

L'enfant de Mezmaiskaya (Caucase) examiné dans une double perspective paléogénétique et paléoanthropologique

*The Mezmaiskaya child (Caucasus). Palaeogenetic and palaeoanthropological
perspectives*

V. Barriel et A.-m. Tillier



Édition électronique

URL : <http://journals.openedition.org/bmsap/524>
ISSN : 1777-5469

Éditeur

Société d'Anthropologie de Paris

Édition imprimée

Date de publication : 1 juin 2002
ISSN : 0037-8984

Référence électronique

V. Barriel et A.-m. Tillier, « L'enfant de Mezmaiskaya (Caucase) examiné dans une double perspective paléogénétique et paléoanthropologique », *Bulletins et mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris* [En ligne], 14 (1-2) | 2002, mis en ligne le 23 avril 2010, consulté le 19 avril 2019. URL : <http://journals.openedition.org/bmsap/524>

**L'ENFANT DE MEZMAISKAYA (CAUCASE) EXAMINÉ
DANS UNE DOUBLE PERSPECTIVE PALÉOGÉNÉTIQUE
ET PALÉOANTHROPOLOGIQUE**

**THE MEZMAISKAYA CHILD (CAUCASUS). PALAEOGENETIC AND
PALAEOANTHROPOLOGICAL PERSPECTIVES**

V. BARRIEL ¹, A.-M. TILLIER ²

RÉSUMÉ

Dans la grotte de Mezmaiskaya située au Nord du Caucase, un squelette d'enfant a été mis au jour en 1993 et son état de conservation remarquable a permis une datation directe du fossile ($29\ 195 \pm 965$ ans BP) et une analyse paléogénétique portant sur l'ADN mitochondrial (Golovanova *et al.*, 1999 ; Ovchinnikov *et al.*, 2000). L'interprétation paléogénétique est examinée dans le présent article à la lumière des données disponibles pour les hommes actuels (Anderson *et al.* 1981 ; HvrBase <http://www.hvrbase.de>), et pour trois fossiles du Paléolithique moyen d'Allemagne (Feildhofer 1 et 2 ; Krings *et al.*, 1997, 1999 ; Schmitz *et al.*, 2002) et de Croatie (Vindija-75-G3/h-203 ; Krings *et al.*, 2000), tous attribués à la lignée néanderthaliennne et de celles de *Pan paniscus* et des quatre de sous-espèces de *Pan troglodytes* (EMBL et GenBank). La question du statut phylogénétique de l'enfant de Mezmaiskaya est abordée à partir des informations génétiques et anthropologiques.

Mots-clés : Mezmaiskaya, Caucase, Paléolithique, ADN mitochondrial, Néanderthalien.

ABSTRACT

In 1993 a child skeleton was recovered from the Mezmaiskaya cave in the northern Caucasus. The excellent bone preservation has allowed direct absolute dating and mitochondrial DNA extraction (Golovanova et al. 1999; Ovchinnikov et al. 2000). The palaeogenetic interpretation is examined in the present article based on data available for modern humans (Anderson et al. 1981; HvrBase; <http://www.hvrbase.de>) and for three Middle Palaeolithic fossils from Germany (Feildhofer 1 and 2 ; Krings et al. 1997; Krings

-
1. Systématique Moléculaire, Muséum National d'Histoire Naturelle, 43 rue Cuvier, 75005 Paris, e-mail : barriel@mnhn.fr
 2. UMR 5809 du CNRS, Laboratoire d'Anthropologie des Populations du Passé, Université Bordeaux 1 avenue des Facultés, 33405 Talence.

et al. 1999; Schmitz et al. 2002) and Croatia (Vindija-75-G3/h-203; Krings et al. 2000), which are attributed to the Neanderthal line and those of *Pan paniscus* and the four subspecies of *Pan troglodytes* (EMBL and GenBank). The question of the phylogenetic status of the Mezmaiskaya child is examined using both molecular analysis and anthropological arguments.

Key words : *Mezmaiskaya, Caucasus, Palaeolithic, mitochondrial DNA, Neanderthal*

INTRODUCTION

Si la découverte dans la vallée de Néander en Allemagne est classiquement associée à la naissance des Néanderthaliens, l'histoire a révélé que cette « paternité » reconnue au squelette de Feildhofer pouvait être reconsidérée. Près de 30 ans auparavant avaient été mis au jour en 1829 dans une grotte de la province de Liège en Belgique, les restes crâniens d'un enfant dont le statut de Néanderthalien ne fut authentifié qu'un siècle plus tard (Tillier, 1983).

Il est intéressant de mettre en parallèle cette anecdote avec le retentissement que connaissent ces dernières années les découvertes d'enfants datés du Paléolithique et le rôle qui leur est réservé dans le débat intéressant les relations entre Néanderthaliens et premiers hommes modernes (e.g. Rak *et al.*, 1994 ; Akazawa *et al.*, 1995 ; Duarte *et al.*, 1999 ; Akazawa *et al.*, 1999 ; Maureille, 2002). L'enfant de Mezmaiskaya, de ce point de vue, n'échappe pas à la règle, bien au contraire, d'autant plus qu'il représente un des rares spécimens paléolithiques ayant servi aux recherches sur l'ADN mitochondrial fossile (e.g. Golovanova *et al.*, 1999 ; Ovchinnikov *et al.*, 2000 ; Krings *et al.*, 2000 ; Hawks, Wolpoff, 2001 ; Barriel, 2001).

Les fouilles dans la grotte de Mezmaiskaya, située dans le Nord du Caucase, ont débuté en 1987 sous la direction de L. Golovanova et c'est en 1993 que fut trouvé le squelette d'un enfant. Celui-ci provient d'une zone près de l'entrée de la grotte, où la couche moustérienne dénommée couche 3 est directement surmontée par le niveau supérieur du remplissage, à savoir la couche 1, contenant selon les archéologues « *a mixture of faunal remains and redeposited artifacts of Paleolithic and post-Paleolithic age* » (Golovanova *et al.*, 1999, p. 78-79).

Aucune trace de fosse, aucun élément de faune ou d'industrie lithique ne sont associés au dépôt. Cependant, selon les auteurs, un rattachement du fossile au Moustérien est probable et cette occupation moustérienne pourrait dater du stade oxygène isotopique 3, compte tenu des datations au ^{14}C obtenues ailleurs pour la couche 2 (Golovanova *et al.*, 1999, tabl. 1). Pour la base de la couche 1, à savoir le niveau 1C (absent dans la zone de la découverte), qui contient une industrie typique du début du

Paléolithique supérieur, une datation de $32\,010 \pm 250$ ans est retenue à partir de l'analyse de charbons de bois.

Compte tenu du contexte, la datation relative du dépôt pouvant susciter quelques interrogations, l'état de conservation du squelette et notamment la préservation assez bonne du collagène, ont amené les inventeurs à réaliser une datation directe à l'accélérateur de particules qui a donné un âge de $29\,195 \pm 965$ ans (Ovchinnikov *et al.*, 2000). Bien que cet âge soit plus récent que ceux acceptés jusque là pour l'occupation moustérienne dans la grotte comme pour le début du Paléolithique supérieur, c'est lui qui semble maintenant retenu. Notons que l'idée d'une occupation moustérienne tardive ne serait pas en contradiction avec les données publiées notamment pour la Crimée par Marks et Chabai (1998). En revanche l'attribution néanderthaliennne proposée pour l'enfant de Mezmaiskaya par ses inventeurs ferait de ce dernier le représentant le plus récent de la lignée à l'Est de la mer Noire et cette position serait à confronter avec les hypothèses émises sur le rôle privilégié accordé au Sud-Ouest de l'Europe occidentale dans l'isolation génétique du groupe (*e.g.* Vega Toscano, 1990 ; Zilhao, 1993 ; Hublin *et al.*, 1995).

PREMIÈRES DONNÉES ANTHROPOLOGIQUES ET INTERPRÉTATION

Le squelette de l'enfant de Mezmaiskaya est relativement complet. Celui-ci reposait sur le côté droit avec les membres inférieurs fléchis et décalés en avant de l'axe du corps, occupant un espace de 40 cm de long et 20 cm de large. Quatorze germes coronaires de dents déciduales ont été retrouvés et, parmi ceux-ci, la seconde molaire présente une surface occlusale qui est incomplètement calcifiée. Selon les auteurs un âge oscillant entre celui d'un fœtus de 7 mois et celui d'un nourrisson de 2 mois peut être proposé (Golanova *et al.*, 1999).

Les données biologiques sur les sujets morts en période périnatale restent mal connues pour le Paléolithique dans son ensemble. La documentation anthropologique est pauvre pour les groupes humains moustériens et se réfère, dans le cas des Néanderthaliens, aux sites français de L'Hortus et de La Ferrassie (Tillier, 2000)³. Pour les premiers hommes modernes, le matériel n'est guère plus abondant, qu'il s'agisse de Qafzeh 13 pour le Paléolithique moyen du Levant (Tillier, 1999), ou des sites du début du Paléolithique supérieur en Europe (Gambier, 1989). Aussi l'étude du spécimen de Mezmaiskaya, relativement complet, revêt donc un grand intérêt, quelle que soit sa position au sein du Paléolithique.

3. Cette documentation vient de s'enrichir avec la résurgence du Moustier 2 (Maureille, 2002).

L'âge au décès de l'enfant

L'intervalle retenu pour l'âge au décès de l'enfant est large et d'après la documentation publiée il semble que l'on puisse exclure un âge fœtal, mais une meilleure estimation sera atteinte avec l'étude détaillée du squelette. En effet pour les sujets relevant de la classe 0 an (ceux relevant des mortalités périnatale et infantile) une assez bonne corrélation existe entre âge et dimensions de certains éléments osseux crâniens et post-crâniens (Sellier *et al.*, 1997).

Une estimation plus précise de l'âge au moment du décès du spécimen de Mezmaiskaya a son importance. Les auteurs disent avoir utilisé pour se prononcer sur les principaux traits anatomiques du fossile, un squelette d'enfant actuel « d'âge équivalent ». Or les déductions ne peuvent être identiques, sur la base d'un spécimen unique de comparaison, s'il s'agit d'un squelette représentant un fœtus avant terme ou un nourrisson, et ce d'autant plus quand la discussion fait référence à l'épaisseur et/ou la robustesse des os crâniens et post-crâniens. Dans l'analyse comparative menée, le référent est un sujet actuel isolé dont l'âge individuel et l'origine ne sont pas précisés. De plus ce sujet fait partie de la cohorte des enfants n'ayant pas survécu, ce qui ne peut être ignoré dans le cas présent comme dans toute approche paléoaurologique (Tillier, 2000).

Premières observations anthropologiques

L'étude préliminaire publiée met en avant un certain nombre de traits qui justifient, selon les auteurs de la publication, une distinction par rapport à la morphologie moderne. La tête osseuse de l'enfant de Mezmaiskaya se distinguerait notamment de celle de l'enfant actuel utilisé en référence, par une écaille frontale plus dense, une éminence frontale moins nette, un processus zygomatique et un corps du sphénoïde plus épais, une écaille occipitale plus grande, un foramen magnum plus allongé et enfin une éminence juxta-mastoïdienne bien développée.

Quant aux os du squelette post-crânien, sont mis en avant la robustesse de trois os longs (fémur, radius et ulna), la largeur de l'extrémité proximale du fémur et de l'ulna, ainsi que, sur le radius, la largeur de l'extrémité distale et la saillie de la tubérosité. Les arguments jugés les plus pertinents par les auteurs pour une affiliation néanderthaliennne du fossile seraient donc le développement de la région juxta-mastoïdienne par rapport à celui du processus mastoïde, la forme allongée du foramen magnum et la faible longueur des segments distaux des membres comparée à celle des segments proximaux.

Comme nous l'avons évoqué plus haut, la diversité morphologique potentielle de cette classe d'âge au Paléolithique reste à établir. La mise en place des caractères

interprétés comme des autapomorphies néanderthaliennes laisse entrevoir une certaine hétérochronie dans le développement (Tillier, 1983, 1986).

La question du statut phylogénétique de l'enfant

La robustesse des os ne peut en elle-même constituer un critère de distinction. Il s'avère que celle-ci peut varier, au sein d'un même site, d'un individu à l'autre, et ce quelle que soit la région du squelette concernée ou la période chronologique visée. Ainsi en est-il, par exemple, d'un os de la tête osseuse, la mandibule, dont la gracilité générale semble augmenter au cours de la croissance dans le site moustérien de Qafzeh (Tillier, 1999). Un autre exemple est illustré dans la Grotte des Enfants à Baoussé-Roussé en Italie par une sépulture double regroupant deux enfants datés de l'Épigravettien final : ces derniers se distinguent l'un de l'autre par la robustesse des os longs des membres, plus forte chez le plus jeune d'entre eux (Henry-Gambier, 2001).

Deux des trois critères retenus pour placer l'enfant de Mezmaiskaya au sein des Néanderthaliens, à savoir le faible développement du processus mastoïde par rapport à celui de l'éminence juxta-mastoïdienne et l'allongement du foramen magnum, restent clairement assujettis au stade de maturation osseuse. De ces caractères juvéniles qui existent chez tous les enfants de l'espèce *Homo sapiens*, seul le premier d'entre eux se maintient chez l'adulte néanderthalien où il est classiquement accepté comme une des autapomorphies. Mais sa présence chez l'enfant de Mezmaiskaya, compte tenu du très jeune âge du spécimen, n'a rien d'exceptionnel.

La configuration allongée du foramen magnum dans la lignée néanderthaliennne, lorsque la base du crâne est préservée, n'est pas un caractère constant, ainsi qu'en attestent notamment les adultes de Swanscombe, Atapuerca SH 5, Saccopastore 1, ou encore La Ferrassie 1 (e.g. Creed-Miles *et al.*, 1996 ; Arsuaga *et al.*, 1997 ; Tillier, 1998). De plus cet allongement antéro-postérieur du foramen peut se rencontrer sur des spécimens du Paléolithique supérieur (Tillier, 1998, tabl. 3), comme au sein de populations récentes (Coqueugniot, 1999). Enfin la forme du foramen magnum varie en fonction de l'âge des sujets (Coqueugniot, Le Minor, 2002). Ainsi dans une série documentée de la faculté de Médecine de Strasbourg, la configuration allongée (exprimée par une valeur de l'indice largeur/longueur x 100 inférieure ou égale à 70) peut intéresser 40% des enfants de la classe d'âge 0 an et seulement 4 % des enfants entre 2 et 4 ans (Coqueugniot, Le Minor, *ibid.*).

Les proportions des segments des membres et notamment les longueurs des segments distaux (radius et tibia) appellent quelques commentaires. Ce caractère, plus

accentué pour le membre inférieur et exprimé par la valeur de l'indice crural (longueur tibia/longueur fémur x 100), fut initialement proposé pour distinguer en Europe les Néanderthaliens des hommes du Paléolithique supérieur (Trinkaus, 1981). Récemment ce caractère a pris soudain une nouvelle dimension avec la publication de la découverte de l'enfant de Lagar Velho au Portugal (Duarte *et al.*, 1999). Au sein de la mosaïque de caractères anatomiques annoncée pour l'enfant portugais, il est devenu un des arguments majeurs pour étayer l'hypothèse d'un métissage entre Néanderthaliens et hommes modernes dont le fossile de Lagar Velho pourrait représenter un des témoignages.

Chez les enfants fossiles, il est exceptionnel que les points d'ossification secondaires des os du membre inférieur soient préservés et l'indice crural est donc calculé sur la base des longueurs inter-métaphysaires du fémur et du tibia, à la différence de ce qui est utilisé pour les adultes, excluant de ce fait toute comparaison directe entre sujets immatures et adultes. Pour les enfants du Paléolithique, la variation de l'indice crural reste peu documentée, car la majorité des enfants néanderthaliens ont des diaphyses incomplètes ne permettant pas un calcul fiable (Tillier, 2000, tabl. 1). Sur le tableau I, la comparaison ne prend en compte que les indices réels et elle implique des enfants du Paléolithique moyen décrits comme néanderthaliens (La Ferrassie 6 et Dederiyeh 1) ou anatomiquement moderne (Skhul 1) ainsi que quelques jeunes spécimens du Paléolithique supérieur (tous décrits, à l'exception de Lagar Velho, comme modernes).

Enfants fossiles et récents	Indice crural	Sources
La Ferrassie 6 (Moustérien, France)	76.5	Tillier 2000
Lagar Velho (début du Paléolithique supérieur, Portugal)	78.3	d'après Duarte <i>et al.</i> 1999
Grotte des Enfants 1 (Épigravettien final, Italie)	79.0	Henry-Gambier 2001
Arene Candide 8 (Épigravettien final, Italie)	79.0	Henry-Gambier <i>ibid.</i>
Dederiyeh 1 (Moustérien, Syrie)	80.5	Kondo et Dodo 2002
Maritza 2 (Épigravettien final, Italie)	81.0	Henry-Gambier 2001
Grotte des Enfants 2 (Épigravettien final, Italie)	82.0	Henry-Gambier <i>ibid.</i>
Arene Candide 5 (Épigravettien final, Italie)	85.0	Henry-Gambier <i>ibid.</i>
Skhul 1 (Moustérien, Israël)	85.7	Tillier 2000
Coimbra (récents, Portugal, N = 20)	77.0 ± 4.2	Tillier <i>ibid.</i>

Tabl. I - Comparaison de l'indice crural chez quelques enfants du Paléolithique moyen et supérieur.

Table I - Crural index values from Middle and Upper Palaeolithic children.

Une comparaison des indices obtenus pour les enfants issus de régions et de périodes différentes ainsi que la confrontation avec la moyenne obtenue pour quelques enfants portugais du début du xx^e s. (Coimbra) s'avèrent à elles seules éloquents. La valeur discriminante de l'indice crural (y compris au sein d'un même site, comme à la

Grotte des Enfants ou à Arene Candide) n'est pas aussi marquée chez les enfants que ce qui pourrait être espéré.

Les trois critères sélectionnés pour une attribution néanderthaliennne, auxquels s'ajoutent les indications de robustesse de certains os, peuvent donc être discutés. Si la publication détaillée du spécimen n'apportait pas plus d'éléments, ceci pourrait avoir des répercussions sur l'interprétation des données dérivant de l'analyse paléogénétique.

LES DONNÉES DE L'ANALYSE GÉNÉTIQUE

Sur l'enfant de Mezmaiskaya, les résultats d'une double analyse d'amplification et de séquençage d'un fragment d'ADN mitochondrial ont été publiés (Ovchinnikov *et al.*, 2000) trois ans après la séquence du spécimen type de Feildhofer (Krings *et al.*, 1997). Il s'agit plus exactement d'une portion de 345 pb de la séquence hypervariable HVRI (analysée à partir de fragments de côtes de l'enfant dans les laboratoires de Glasgow et de Stockholm).

Depuis la publication de la première séquence de Néanderthalien, la question de son statut taxonomique, espèce ou sous-espèce, a fait l'objet de toutes les attentions et a suscité de nombreux débats. Quelle information la génétique peut-elle nous apporter à ce sujet ? Si on envisage l'évolution de la lignée humaine dans le temps et l'espace, deux points peuvent être abordés : le polymorphisme des populations néanderthaliennes (4 séquences disponibles actuellement), et l'évolution génétique entre les Néanderthaliens et les populations humaines actuelles pour lesquelles nous disposons de très nombreuses séquences. L'absence de séquences anciennes d'hommes modernes rend impossible l'étude de la variabilité et de l'évolution génétique entre les hommes modernes anciens et actuels et évidemment la comparaison entre les Néanderthaliens et leurs contemporains modernes.

Les séquences néanderthaliennes

Actuellement, nous disposons d'un total de 4 séquences « néanderthaliennes » (*tabl. 2*), ce qui nous permet d'appréhender la variabilité au sein de cette population. Une séquence inédite (Schmitz *et al.*, 2002) a été obtenue très récemment à partir d'un spécimen issu de nouvelles fouilles menées dans la grotte de Feildhofer : il s'agit du spécimen NN1 (extraction réalisée à partir de l'humérus droit) daté – ainsi que l'holotype – de 40 000 ans.

Seule la région hypervariable I (HVR I) sera discutée ici puisque c'est la seule qui soit disponible pour l'enfant de Mezmaiskaya (pour les 3 autres spécimens, des portions de la région hypervariable II ont également été obtenues).

L'alignement des séquences HVR I des quatre fossiles (Feildhofer 1, Mezmaiskaya, Vindija et Feildhofer 2) a été réalisé par rapport à la séquence humaine de référence de Cambridge (Anderson *et al.*, 1981) (annexe A). La numérotation des sites est réalisée par rapport à la séquence humaine de référence. Pour les comparaisons de séquences 2 à 2, la portion commune minimale est de 324 pb (16056-16378) tandis que la portion commune maximale couvre 379 pb (16023-16400). NJ = « neighbor joining » ; ML = maximum de vraisemblance.

Référence	Spécimen (Origine)	Datation	Région HVR I	Longueur de la séquence	Analyses phylogénétiques
Krings <i>et al.</i> 1997	Feildhofer (Allemagne)	> 30 000 (40 000)	16023-16400	379 pb	NJ, ML
Ovchinnikov <i>et al.</i> 2000	Mezmaiskaya (Nord Caucase)	29 000	16056-16399	345 pb	NJ parcimonie
Krings <i>et al.</i> 2000	Vindija 75-G3/h-303 (Croatie)	42 000	16023-16378	357 pb	distance (NJ) ?
Schmitz <i>et al.</i> 2002	Feildhofer 2 (Allemagne)	40 000	16023-16378	357 pb	NJ, ML, parcimonie

Tabl. II - Néanderthaliens pour lesquels la séquence HVR I est disponible.

Table II - Available Neanderthal sequences of HVR I region.

Authenticité des séquences anciennes

L'authenticité des séquences anciennes, surtout quand elles sont « humaines », est soumise à de nombreux contrôles et à des critères très stricts en raison des risques importants de contamination. Pour l'enfant de Mezmaiskaya, si l'authenticité de la séquence obtenue dans le premier laboratoire (Glasgow) ne fait aucun doute, les résultats issus du second (Stockholm) sont moins satisfaisants, faisant apparaître une contamination pour certains clones (Ovchinnikov *et al.*, *ibid.*, p. 492).

De même, pour la séquence du spécimen type de Feildhofer (Feildhofer 1), il est signalé dans l'article de Schmitz et collaborateurs (2002) que certaines substitutions sont certainement des artefacts et qu'il serait préférable de ne pas en tenir compte. En effet, il a été montré récemment que des lésions peuvent survenir lors de l'amplification pour certains extraits d'ADN ancien (Hofreiter *et al.*, 2001) ce qui a conduit l'équipe de Munich à revoir toutes les séquences néanderthaliennes issues de son laboratoire. Deux séries consécutives de deux mutations posent problème et sont remises en cause pour Feildhofer 1 : il s'agit des positions 16107 et 16108, 16111 et 16112 (présence d'une thymine en place d'une cytosine pour les 4 sites), mutations qui étaient présentes seulement chez certains clones. Plusieurs causes pourraient expliquer la présence de ces

mutations inédites qui ne se retrouvent chez aucun autre Néanderthalien : mutations endogènes et propres à Feildhofer 1, hétéroplasmie chez Feildhofer 1 ou encore mauvaise incorporation de nucléotides à l'amplification. Dans l'attente d'une nouvelle séquence de l'holotype, les auteurs recommandent la prudence et éliminent ces sites de leurs analyses, ce qui ne modifie pas leurs conclusions.

Cependant, lors des comparaisons 2 à 2 avec ce spécimen, le nombre de substitutions est diminué de 4 (= « substitutions corrigées ») ce qui modifie amplement parfois les taux de variations observés (voir *tabl. III*). Si on reprend simplement les premières données de Krings *et al.* (1997), la différence entre la séquence néanderthaliennne de Feildhofer 1 et la séquence humaine de référence (Anderson *et al.*, 1981) n'est plus de 27 mutations sur la longueur comparée de 324 pb ($27,2 \pm 2,2$ avec une variation de 22 à 36) mais de 23 si on applique cette correction ce qui devrait entraîner une diminution de la variation de 18 à 32. Cela implique qu'une plus grande proportion d'hommes modernes ressemble plus aux Néanderthaliens qu'ils ne ressemblent entre eux (variation de 1 à 24).

Variations entre Néanderthaliens et comparaison par rapport à la séquence humaine de référence

Les séquences HVR I des 4 Néanderthaliens ont été alignées (annexe A) par rapport à la séquence humaine de référence et en conservant sa numérotation. L'insertion d'un nucléotide entre les positions 16263 et 16264 sera nommée 16263a.

La comparaison 2 à 2 des séquences de Néanderthaliens est donnée dans le tableau 3 ainsi que le nombre de substitutions par rapport à la séquence d'Anderson.

Pour l'enfant de Mezmaiskaya, la comparaison avec les résultats provenant de l'holotype, à savoir le squelette de Feildhofer (Feildhofer 1), fait apparaître une divergence de 12 substitutions (8 « substitutions corrigées ») soit une divergence de 3,5 %, c'est-à-dire une divergence légèrement supérieure à la moyenne observée entre deux sujets actuels qui est de 8 à 10 substitutions (Barriel, 2001). Cependant, les deux spécimens fossiles ont en commun 19 substitutions par rapport à la séquence humaine actuelle de référence (Anderson *et al.*, 1981).

La comparaison des séquences néanderthaliennes entre elles montre que c'est la séquence du fossile caucasien avec 3,5 % qui est la plus divergente de toutes, les autres valeurs se situant à moins de 2 %. Il est intéressant de noter également la forte identité entre la séquence du fossile croate de Vindija et la séquence de Feildhofer 2 avec une seule différence en position 16258.

Par rapport à la séquence d'Anderson, le nombre de substitutions varie de 23 (Mezmaiskaya et Feildhofer 2) à 29 substitutions pour Feildhofer 1 (mais seulement 25 en substitutions corrigées). Avec ces 4 séquences, il devient possible d'estimer le polymorphisme néanderthalien, même si l'échantillon est encore loin d'être suffisant.

Selon les datations proposées, 13 000 ans séparent les spécimens de Mezmaiskaya (29 000 ans) et de Vindija (42 000 ans), la datation des deux spécimens de Feildhofer étant de 40 000 ans. Par rapport à la séquence humaine de référence, la séquence néanderthaliennne la plus ancienne, soit l'individu croate, ne présente pas le taux de substitutions le plus élevé, tandis que le spécimen le plus récent (Mezmaiskaya) apparaît comme le moins variable avec Feildhofer 2. Par ailleurs, les deux fossiles allemands, de même âge, ne présentent pas une cohérence spatiale et temporelle en termes de nombre de différences pour la région HVR I considérée.

Variations au sein du genre *Pan*

Pour discuter du statut taxonomique d'espèce ou de sous-espèce des Néanderthaliens, quelle serait la variation attendue et donc celle observée dans la nature actuelle ? La comparaison est alors possible avec les chimpanzés (*tabl. IV*).

Les séquences HVR I des 4 Néanderthaliens ont été alignées (annexe B) avec les séquences consensus majoritaire de chacune des espèces et des sous-espèces de chimpanzés soit 5 taxons (*Pan paniscus*, *Pan troglodytes schweinfurthii*, *Pan troglodytes troglodytes*, *Pan troglodytes vellerosus*, *Pan troglodytes verus*). En effet, pour chacun des taxons une interrogation des banques de données EMBL et GenBank ont fourni un certain nombre de séquences. Seules les séquences de *Pan troglodytes* pour lesquelles la sous-espèce était identifiée ont été retenues. Ainsi, 227 séquences de chimpanzés ont été sélectionnées réparties de la manière suivante : 20 *Pan paniscus*, 153 *Pan troglodytes schweinfurthii*, 18 *Pan troglodytes troglodytes*, 5 *Pan troglodytes vellerosus* et 31 *Pan troglodytes verus*.

Ces séquences ont servi à établir une séquence dite de « consensus majoritaire » pour chacun des cinq taxons. Pour un site donné, le nucléotide le plus fréquemment représenté, c'est-à-dire le nucléotide majoritaire (fréquence > à 50 %), a été conservé dans la séquence. Aucune ambiguïté n'est apparue à l'exception du site 16042 pour *Pan paniscus* (1 séquence avec A et 1 séquence avec G soit W selon le code international IUB). Une insertion d'un nucléotide se produit entre les positions 16171 et 16172 chez *Pan paniscus* et *Pan troglodytes vellerosus*, elle est nommée 16171a.

Si on considère la variabilité entre les deux espèces de chimpanzés, *Pan paniscus* et *Pan troglodytes*, elle est de 12,5 % en moyenne (de 10,9 à 13,2 %) soit environ 2 fois supérieure à celle observée (7,3 %) pour la même région HVR I entre la séquence d'Anderson et les séquences des 4 Néanderthaliens (*tabl. III et IV*).

Entre les 4 sous-espèces de *Pan troglodytes*, la variabilité est identique à celle qui existe entre « Anderson » et « Néanderthal » puisqu'elle est en moyenne de 7,3 %. Quatre valeurs sont supérieures à 7,3 % mais deux sont nettement inférieures et concernent les comparaisons *Pan troglodytes verus/Pan troglodytes vellerosus* (5,9 %) et *Pan troglodytes troglodytes/Pan troglodytes schweinfurthii* (4,4 %).

	Anderson	Mezmaiskaya	Feildhofer 1	Vindija 75-G3
Mezmaiskaya	23/345 (6,7 %) <i>23/324</i>	-		
Feildhofer 1	29/379 (7,7 %) <i>27/324 - 25</i>	12/345 (3,5 %) <i>12/324 - 8</i>	-	
Vindija 75-G3	24/357 (6,7 %) <i>23/324</i>	6/324 (1,9 %) <i>6/324</i>	6/357 (1,7 %) <i>6/324 - 2</i>	-
Feildhofer 2	23/357 (6,4 %) <i>22/324</i>	5/324 (1,5 %) <i>5/324</i>	7/357 (2 %) <i>7/324 - 3</i>	1/357 (0,3 %) <i>1/324</i>

Tabl. III - Nombre de différences pour la région HVR I entre Néandertaliens et par rapport à la séquence humaine de référence (Anderson et al., 1981). Les valeurs indiquées correspondent au nombre de différences par rapport à la longueur totale de la portion de séquence comparée (pourcentage entre parenthèses). La comparaison sur la portion commune minimale aux 4 Néandertaliens soit 324 pb est indiquée en italiques. Les valeurs en gras correspondent aux substitutions corrigées pour les comparaisons par rapport à Feildhofer 1.

Table III - Differences in HVR I regions between Neanderthals and modern humans referring to the common sequence length. Percent divergence is given in brackets. Bolded values correspond to the nucleotide substitutions in comparison with Feildhofer 1.

	Analyses précédentes (Klings <i>et al.</i> , 1999/312 pb)	Cette analyse
Hs Anderson/Hn Néandertal	25,6 ± 2,2	23,8/324 (7,3 %)
Ppa/Ptt	-	48/378 (12,7 %)
Ppa/Ptv	-	45/342 (13,2 %)
Ppa/Pts	-	47/360 (13,1 %)
Ppa/Ptvell	-	41/378 (10,9 %)
Ptt/Ptv	36,2 ± 6,1	32/342 (9,4 %)
Ptt/Pts	19,7 ± 2,9	16/361 (4,4 %)
Ptt/Ptvell		32/379 (8,4 %)
Ptv/Pts	33,0 ± 4,5	29/342 (8,5 %)
Ptv/Ptvell	-	20/342 (5,9 %)
Pts/Ptvell	-	27/361 (7,5 %)
Ppa/Ppa	17,7 ± 8,5 (N = 19)	14,7/376 (3,9 %) (écart 0-29) (N = 20)
Ptt/Ptt	14,6 ± 8,1 (N = 10)	16,9/376 (4,5 %) (écart 0-33) (N = 18)
Ptv/Ptv	21,8 ± 9,7 (N = 25)	20,1/341 (5,9 %) (écart 0-36) (N = 31)
Pts/Pts	7,9 ± 3,0 (N = 108)	
Ptvell/Ptvell		12,7/378 (3,4 %) (écart 4-24) (N = 5)

Tabl. IV - Nombre moyen de différences entre espèces, sous-espèces et au sein des sous-espèces de chimpanzés pour la seule région HVR I.

Hs = *Homo sapiens*, Hn = *Homo neanderthalensis*, Ppa = *Pan paniscus*, Ptt = *Pan troglodytes troglodytes*, Ptv = *Pan troglodytes verus*, Pts = *Pan troglodytes schweinfurthii*, Ptvell = *Pan troglodytes vellerosus*.

Table IV - Minimum number of differences in HVR I region between species, subspecies and among subspecies of Chimpanzees. Hs = *Homo sapiens*, Hn = *Homo neanderthalensis*, Ppa = *Pan paniscus*, Ptt = *Pan troglodytes troglodytes*, Ptv = *Pan troglodytes verus*, Pts = *Pan troglodytes schweinfurthii*, Ptvell = *Pan troglodytes vellerosus*.

Pour chacune des sous-espèces de chimpanzés (Klings *et al.*, 1999), la variation est toujours inférieure à celle qui existe entre « Anderson » et « Néanderthal » (23,8 différences) mais au sein des *Pan troglodytes verus* cette divergence atteint presque 20 différences.

La divergence homme moderne/Néanderthalien (de 23,8 différences en moyenne) est très nettement inférieure à celle qui existe entre les deux espèces de chimpanzés, *Pan paniscus* et *Pan troglodytes* (de 41 à 48 différences). Elle se situe dans la fourchette de variation des sous-espèces de chimpanzés communs, fourchette qui varie de 16 à 32 différences. La comparaison avec les chimpanzés actuels va donc plutôt dans le sens d'un statut taxonomique de sous-espèce pour les Néanderthaliens.

Variations au sein de l'espèce humaine

Un échantillon de séquences humaines a été extrait de la banque de données de la région de contrôle mitochondriale, HvrBase (<http://www.hvrbase.de>). Un total de 2888 séquences appartenant à 60 populations a été récupéré pour les cinq continents (annexe C). Les séquences ont été choisies dans des populations pour lesquelles 10 séquences au moins étaient disponibles. Une séquence « consensus majoritaire » a été réalisée pour chacune des 60 populations selon le principe utilisé pour les chimpanzés. Une séquence « consensus majoritaire » a été également reconstruite par continent soit 5 séquences. Ce sont ces 5 séquences qui seront utilisées pour l'analyse de parcimonie complète. Afin de situer les sites variables le long de la séquence, une séquence « consensus classique » utilisant le code international IUB a été réalisée pour chaque continent.

Les séquences néanderthaliennes ont ensuite été alignées avec ces séquences consensus, classiques et majoritaires (annexe B).

La comparaison Néanderthalien/hommes modernes montrent que les différences moyennes sont environ 3 fois supérieures à celle qui existe entre les hommes modernes actuels, environ 2 fois moindres que celle observée entre *Homo sapiens* et *Pan* (55 différences pour la région HVR I).

Si on réexamine les travaux précédents (*tabl. V*) dans la perspective de tester les hypothèses concernant l'éventuelle proximité génétique des Européens modernes avec les Néanderthaliens, les différents auteurs ont comparé les séquences en fonction du continent d'origine des lignées. Or, quelle que soit l'origine géographique des individus, la moyenne des substitutions est sensiblement la même (*tabl. V*), les populations semblent donc équidistantes.

	Krings <i>et al.</i> 1997 Feildhofer 1 (HVR I)	Krings <i>et al.</i> 1999 Feildhofer 1 (HVR I +II)	Ovchinnikov <i>et al.</i> 2000 Mezmaiskaya (HVR I)	Krings <i>et al.</i> 2000 Vindija (HVR I +II)
Homo/Homo	8,0 ± 3,1 (1-24)	10,9 ± 5,1 (1-35)		
Homo/Néand	27,2 ± 2,2 (20-36)	35,3 ± 2,3 (29-43)	22 (/séq de réf.)	34,9 ± 2,4
Afrique/Néand	27,1 ± 2,2	34,4 ± 2,7	23,09 ± 2,86	33,9 ± 2,8 (28-42)
Europe/Néand	28,2 ± 1,9	35,8 ± 2,1	25,45 ± 3,27	35,3 ± 2,1 (29-43)
Asie/Néand	27,7 ± 2,1	33,8 ± 2,0	23,27 ± 4,06	33,5 ± 2,1 (29-38)
Amérique/Néand	27,4 ± 1,8			
Océanie/Néand	28,3 ± 3,7			
Homo/Pan	55,0 ± 3,0 (46-67)	93,4 ± 7,1 (78-113)		

Tabl. V - Nombre de différences des Néanderthaliens par rapport aux populations humaines actuelles.

Table V - Differences in the HVI region sequences between Neanderthals and modern humans.

En termes de substitutions, le polymorphisme néanderthalien est comparable à celui observé pour 300 Africains ($8,36 \pm 3,2$) mais supérieur à ceux des Caucasiens ($5,28 \pm 2,24$) et des Asiatiques ($6,27 \pm 2,29$) (Ovchinnikov *et al.*, 2000). La diversité néanderthalienne est estimée à 3,73 % et celle d'*Homo* est de 3,43 % (Krings *et al.*, 2000), soit environ 4 fois moins importante que celle qui existe chez les chimpanzés (14,82 %) et les gorilles (18,57 %). L'hypothèse d'une baisse de la diversité génétique humaine comme le résultat d'une expansion rapide à partir d'une population de taille réduite semble alors devoir s'appliquer également aux Néanderthaliens.

Pour Relethford (2001), si certains taux de divergence entre Néanderthaliens (de 1 à 12 substitutions) sont statistiquement différents de ceux observés au sein de populations humaines actuelles, comme celui des Européens (5,3 différences) ou des Asiatiques (6,3 différences), le taux des Africains (8,4 différences) ne l'est pas : environ 37 % des Africains diffèrent entre eux de 12 substitutions ou plus. La différence entre Néanderthaliens est donc plus grande que celle de certains groupes actuels mais pas de tous.

Par ailleurs, comme le discutent Gutierrez et ses collaborateurs (2002), la sous-représentation de certaines populations et notamment les Africains biaisent les calculs de distances deux à deux. Une analyse de la région HVR I + II (Gutierrez *et al.*, 2002, fig. 2, p. 1362) montre que 10 Africains se retrouvent groupe-frère d'un clade (Néanderthal, *Homo sapiens*) sans réel support pour HVR I + II ; il s'agit de 10 Kung. Dans un second temps, la séquence « consensus majoritaire » des Kung sera ajoutée à celle des Africains dans l'analyse complète.

Analyse phylogénétique

Une analyse de parcimonie est réalisée. La parcimonie a été choisie ici car elle permet la comparaison avec l'étude d'Ovchinnikov et collaborateurs. C'est surtout la seule méthode de reconstruction phylogénétique qui permet de localiser et de discuter du nombre et de la nature des synapomorphies aux différents nœuds.

En ce qui concerne les reconstructions phylogénétiques des articles de Krings *et al.* (1997, 1999, 2000), un arbre de distance (Neighbor-Joining) est reconstruit, enraciné avec les lignées de chimpanzés et de bonobos. L'arbre montre une première séparation Néanderthalien-homme moderne, puis des dichotomies successives dont la première isole certaines des lignées africaines des autres lignées, qui contiennent également des Africains. Pour la région hypervariable I seule, les trois séquences néanderthaliennes sont utilisées et forment un groupe homogène isolé des hommes modernes (Krings *et al.*, 2000). Sur la base de ces données, les relations phylogénétiques des fossiles d'Allemagne et du Caucase avec les hommes modernes sont discutées et les conclusions des auteurs, utilisant à la fois un arbre de distance et un arbre de parcimonie (Ovchinnikov *et al.*, *ibid.*, fig. 3), vont dans le sens de l'existence d'un clade néanderthalien, groupe-frère des hommes modernes. Cependant, comme le soulignent Gutierrez et ses collaborateurs (2002), les 3 séquences de Néanderthaliens apparaissent monophylétiques mais sans véritable support (valeurs de bootstrap non significatives) ; le test de « branches internes » suggérant plutôt une polytomie aussi bien pour l'analyse de HVR I + II que celle de HVR I seule. Pour eux, la position phylogénétique des Néanderthaliens reste sensible à la méthode de reconstruction utilisée, au choix du modèle de substitutions de nucléotides et à la méthode d'estimation de support de branche notamment.

La matrice finale analysée par parcimonie à l'aide du logiciel Paup4 (version 4.0b10, Swofford, 2002) comporte un total de 16 taxons et 380 caractères. Les taxons conservés sont les séquences « consensus majoritaire » de *Pan paniscus*, *Pan troglodytes schweinfurthii*, *Pan troglodytes troglodytes*, *Pan troglodytes vellerosus*, *Pan troglodytes verus*, la séquence d'Anderson, les 4 séquences néandertaliennes, les séquences « consensus majoritaire » des Africains, des Européens, des Asiatiques, des Américains et des Océaniens auxquels s'ajoute la séquence « consensus majoritaire » de la population Kung. Pour les 380 caractères, cinq sites comportent des événements du type insertion-délétion qui seront traités ici comme des états supplémentaires. L'analyse par un algorithme exact du type « branch and bound » fournit 2 arbres également parcimonieux d'une longueur de 161 pas (IC = 0,7826 et IR = 0,8713).

L'arbre de consensus strict (*fig. 1*) montre un clade *Homo sapiens* soutenu par un grand nombre de synapomorphies (30 à 37 synapomorphies en fonction des optimisations) groupe-frère des chimpanzés utilisés comme extra-groupes. Les relations

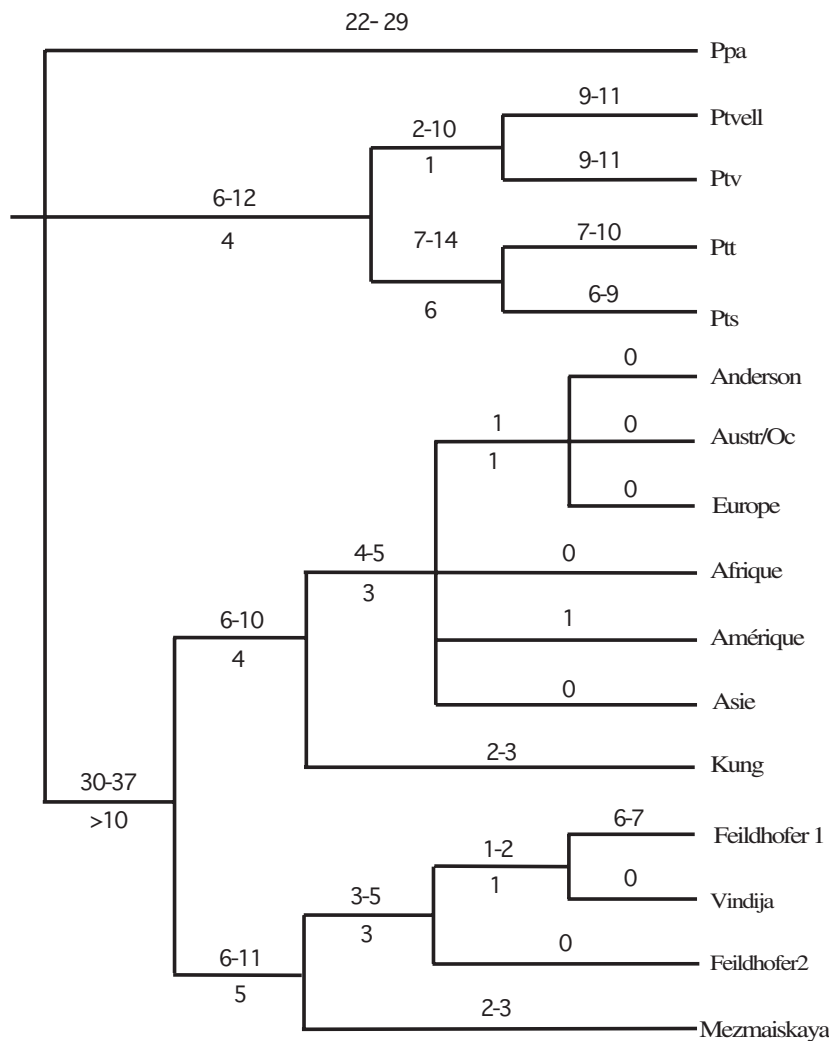


Fig. 1 - Arbre de consensus strict ($L = 161$ pas ; $IC = 0,7886$; $IR = 0,8713$) de 2 arbres parcimonieux ($L = 161$ pas ; $IC = 0,7886$; $IR = 0,8713$) avec la matrice de 16 taxons et 380 caractères. Les valeurs indiquées au dessus des branches terminales et internes représentent le nombre minimal et maximal de synapomorphies. Les valeurs indiquées sous les branches correspondent aux indices de Bremer.

Ppa = *Pan paniscus*, Ptt = *Pan troglodytes troglodytes*, Ptv = *Pan troglodytes verus*, Pts = *Pan troglodytes schweinfurthii*, Ptvell = *Pan troglodytes vellerosus*.

Pour la composition des échantillons modernes voir l'annexe C.

Fig. 1 - Phylogenetic relationship of four Neanderthals and modern humans using a consensus tree ($L = 161$ steps ; $IC = 0,7886$; $IR = 0,8713$) based upon two parsimony analyses with 16 taxa and 380 data. Numbers above the branches refer to minimum and maximum synapomorphies; numbers below correspond to Bremer Index values. Information on the composition of the modern human samples are given in annex C.

intraspécifiques au sein de *Pan troglodytes* sont celles classiquement proposées (Morin *et al.*, 1994 ; Excoffier, Yang, 1999). Le nœud *Homo* est fortement soutenu avec un indice de Bremer supérieur à 10.

Au sein du clade *Homo sapiens*, les Néanderthaliens apparaissent monophylétiques avec un indice de Bremer de 5, groupe-frère des hommes modernes actuels. Les synapomorphies qui soutiennent le clade Néanderthal sont au nombre de 6 transformations non ambiguës : trois transitions C→T (16262, 16278) et A→G (16299), deux transversions A→C (positions 16 182, 16183) et une insertion de A (16263a) (annexe B). Parmi ces 6 synapomorphies, deux sont homoplastiques pour le jeu de données : le nucléotide C en position 16182 subit une réversion (C→A) chez le taxon Feildhofer 1 tandis que la synapomorphie 16299 (partage d'un nucléotide G) est également une autapomorphie de *Pan troglodytes verus*.

L'individu caucasien de Mezmaiskaya se retrouve en position de groupe-frère des 3 autres Néanderthaliens qui forment un clade (indice de Bremer de 3) soutenu par 3 synapomorphies non ambiguës du type transitions (sites 16037, 16078, 16154) ; cependant la mutation en position 16037 n'est pas confirmée car elle est le résultat de l'optimisation d'un point d'interrogation (portion de séquence non disponible pour l'individu du Caucase). L'enfant de Mezmaiskaya ne partage donc pas ces 2 mutations non homoplastiques propres aux autres individus néanderthaliens ; il possède 2 autapomorphies non homoplastiques (16086 et 16344).

Au sein du clade Néanderthal, Feildhofer 1 et Vindija forment un groupe monophylétique bien que les séquences de Feildhofer 2 et de Vindija soient identiques à l'exception du site 16258 qui devient donc une synapomorphie (partage d'une guanine) du clade (Feildhofer 1, Vindija). Si on considère les longueurs de branches de chacun des taxons, il est intéressant de noter que les longueurs de branches sont nulles pour Vindija et Feildhofer 2, c'est-à-dire que la séquence correspond à celle du morphotype ancestral. En revanche, la branche terminale menant à Feildhofer 1 apparaît relativement longue avec au moins 6 autapomorphies : une transition en 16093, la réversion du site 16182 et les 4 mutations « non corrigées » des positions 16207, 16208, 16211, 16212 qui peuvent être considérées comme des artefacts.

Le clade formé par les séquences « consensus majoritaire » des populations actuelles, auxquelles s'ajoute la séquence majoritaire de la population Kung en position basale, est soutenu par 6 synapomorphies correspondant à 4 transitions et 2 transversions (16139, 16209, 16244, 16256, 16320, 16362). Si on considère les séquences consensus des populations humaines actuelles (annexe B), certains sites apparaissent variables au sein de l'espèce humaine comme les positions 16189, 16223, 16362 ou encore le site 16278 qui apparaît dans cette analyse comme une synapomorphie de Néanderthalien.

Si on effectue l'analyse sans la population Kung, on obtient un arbre de parcimonie d'une longueur de 157 pas (IC = 0,8025 ; IR = 0,8821) qui montre la séquence majoritaire « Amérique » en position basale des autres séquences actuelles. Les relations entre Néanderthaliens sont inchangées.

CONCLUSIONS

La comparaison de séquences ne peut résoudre le statut d'espèce ou de sous-espèce de l'homme de Néandertal, ou de toute autre espèce et les conclusions avancées méritent d'être nuancées. Premièrement, lors des interprétations, il ne faut pas perdre de vue que le fragment HVR I de 379 pb au maximum ne représente qu'une petite portion de l'ADN mitochondrial et une très petite portion de l'ADN total. De plus, la comparaison de séquences actuelles avec celles d'individus disparus il y a environ 30 000 ans comporte évidemment un biais, les populations humaines ayant continué « d'évoluer » depuis leur ancêtre commun. En comparant les données des tableaux ci-dessus, il apparaît que le nombre de différences moyennes entre les Néanderthaliens et les populations européennes, asiatiques et africaines se réduit quand on considère plusieurs individus. Il est donc particulièrement souhaitable de poursuivre le séquençage de l'ADN d'autres individus néanderthaliens issus de régions différentes.

Entre la mer Noire et la mer Caspienne, précédant la découverte de Mezmaiskaya, les vestiges humains issus de niveaux moustériens, sont fragmentaires, en majorité des dents isolées, et aucune datation absolue des niveaux n'a été proposée. Les spécimens les plus complets sont représentés par une mandibule immature trouvée au Nord du Caucase, dans la grotte de Barakaevskaia (Lioubine *et al.*, 1986 ; Faerman *et al.*, 1994) et par un fragment de maxillaire gauche d'adulte provenant de Sakajia (Gabunia, Vekua, 1990) en Géorgie. Le spécimen de Sakajia consiste en une portion alvéolaire portant quatre dents et illustre, par quelques traits anatomiques et dentaires, une morphologie composite qui suggère aux auteurs « un statut intermédiaire » entre les Néanderthaliens européens et les fossiles du Levant. La mandibule de Barakaevskaia, quant à elle, est celle d'un enfant âgé d'environ 3 ans qui a été rapporté aux Néanderthaliens (Faerman *et al.*, 1994).

Si l'état fragmentaire du spécimen de Sakajia rend aléatoire tout classement, les données que nous avons recueillies sur la croissance de la mandibule chez les premiers hommes modernes de Qafzeh et de Skhul au Levant (Tillier, 1999), ainsi que quelques indices disponibles pour le fossile de Barakaevskaia nous inciteraient plutôt à la prudence, quant à la certitude d'une attribution néanderthaliennne. La position taxonomique de ces deux pièces ne semble pas totalement résolue.

Dans ce contexte il reste à espérer que l'analyse exhaustive et comparative du fossile de Mezmaiskaya, en dépit du très jeune stade de développement qu'il représente, puisse contribuer à lever le voile sur la diagnose des occupants du Caucase à cette période critique du Paléolithique.

Que deviendraient les interprétations paléogénétiques si le statut de l'enfant caucasien devait évoluer ? Il faut rappeler que, jusqu'à présent, la référence « moderne » employée lors des travaux appliqués aux Néanderthaliens est dans la majorité des cas celle issue de populations actuelles (rassemblées dans Anderson *et al.*, 1981). En janvier 2001, une équipe australienne (Adcock *et al.*, 2001) a publié un fragment de 354 pb de la région HVR I de l'ADN mitochondrial pour 10 Australiens anciens dont « l'homme de Mungo » (Sud-Est de l'Australie) daté de plus de 60 000 ans, qualifié d'anatomiquement « moderne ». Il représenterait donc le plus ancien ADN humain récupéré à ce jour. Les individus sont inclus dans une analyse plus vaste avec 45 Australiens actuels. L'ADNmt du spécimen « Mungo 3 » appartient à une lignée mitochondriale survivant seulement dans le chromosome 11 chez les populations actuelles. L'analyse montre que les séquences anciennes incluant donc des individus à la fois graciles et robustes forment un groupe homogène avec les individus actuels tandis que l'homme de Mungo aurait probablement divergé avant l'ancêtre commun le plus récent. Dès la publication de cet article, les critiques furent nombreuses : elles concernaient notamment l'authenticité de la séquence, le modèle de substitution utilisé pour la reconstruction phylogénétique, l'échantillonnage (Cooper *et al.*, 2001) ou bien encore l'âge supposé de « Mungo » (Bowler, Magee, 2000 ; Gillepsie, Roberts, 2000).

D'après certains auteurs (Höss, 2000 ; Tschentscher *et al.*, 2000) un squelette de 34 000 ans d'Europe centrale, montrant une bonne préservation des acides aminés, serait susceptible de contenir de l'ADN amplifiable. Cependant, il convient de revenir sur un des critères utilisés, et non des moindres, pour authentifier les séquences anciennes et exclure toute contamination potentielle par de l'ADN moderne : les séquences néanderthaliennes doivent être différentes des allèles des populations actuelles. Il est certain que dans ces conditions, toute ressemblance avec des séquences connues étant interprétée comme une contamination il apparaît très difficile d'envisager un patrimoine génétique commun aux deux espèces ou deux sous-espèces. Si le statut de l'enfant de Mezmaiskaya devait changer, faudrait-il envisager alors une contamination par de l'ADN de Néanderthal (peu probable) ou bien plutôt une participation des Néanderthaliens au patrimoine génétique de l'homme moderne ?

Quelles conclusions peut-on réellement avancer à ce stade ? Dans les arbres phylogénétiques, si une apparition des Néanderthaliens au sein des hommes modernes avait permis de confirmer l'interfécondité et les échanges géniques, la position des Néanderthaliens à l'extérieur du clade *Homo sapiens* ne permet pas d'affirmer le

contraire : on ne peut pas exclure la participation des Néanderthaliens, notamment par des gènes nucléaires, au patrimoine des hommes modernes. Si les populations humaines actuelles présentent une faible diversité génétique, due à un effectif ancestral réduit ou à un goulot d'étranglement, il est tout à fait possible d'envisager une participation génétique plus ancienne des Néanderthaliens qui se serait perdue à cette occasion et ne serait donc plus visible. Le séquençage d'un premier homme moderne authentifié apparaît dorénavant incontournable.

BIBLIOGRAPHIE

- ADCOCK (G.J.), DENNIS (E.S.), EASTEAL (S.), HUTTLEY (G.A.), JERMIIN (L.S.), PEACOCK (W.J.), THORNE (A.) 2001, Mitochondrial DNA sequences in ancient Australians: implications for modern human origins, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 98: 537-542.
- AKAZAWA (T.), DODO (Y.), MUHESEN (S.), ABDUL-SALAM (A.), ABE (Y.), KONDO (O.), MIZOGUCHI (Y.) 1995, Neanderthal infant burial, *Nature* 377: 585-586.
- AKAZAWA (T.), MUHESEN (S.), ISHIDA (H.), KONDO (O.), GRIGGO (C.) 1999, New discovery of a Neanderthal burial from the Dederiyeh Cave, *Paléorient* 25, 2: 129-142.
- ANDERSON (S.), BANKIER (A.T.), BARREL (B.G.), BRUIJIN (M.H.L.), COULSON de (A.R.), DROUIN (J.), EPERON (E.C.), NIERLICH (D.P.), ROE (B.A.), SANGER (E.), SCHREIER (P.H.), SMITH (A.J.H.), STADEN (R.), YOUNG (I.G.) 1981, Sequence and organization of the human mitochondrial genome, *Nature* 290: 457-465.
- ARSUAGA (J-L.), MARTINEZ (I.), GRACIA (A.), LORENZO (C.) 1997, The Sima de los Huesos Crania (Sierra de Atapuerca, Spain), A comparative study, *J. Hum. Evol.* 33: 219-281.
- BARRIEL (V.) 2001, La génétique au service de la quête de nos ancêtres, in Y. Coppens, P. Picq (dir.), *Aux origines de l'humanité*, Éditions Fayard, Paris, p. 469-509.
- BOWLER (J.M.), MAGEE (J.W.) 2000, "Redating Australia's oldest human remains: A sceptic's view" *J. Hum. Evol.* 38: 719-726.
- BURCKHARDT (F.), VON HAESELER (A.), MEYER (S.) 1999, HvrBase: compilation of mtDNA control region sequences from primates, *Nucleic Acids Research* 27: 138-142.

- COOPER (A.A.), RAMBAUT (V.), MACAULAY (E.), WILLERSLEV (A.J.), HANSEN (A.J.), STRINGER (C.B.) 2001, Human origins and ancient human DNA, *Science* 292: 1655-1656.
- COQUEUGNIOT (H.) 1999, Le crâne d'*Homo sapiens* en Eurasie : croissance et variation depuis 100 000 ans, *British Archaeological Reports*, International series 822, Oxford.
- COQUEUGNIOT (H.) LE MINOR (J.-M.) 2002, Fermeture des synchondroses intra-occipitales : implication dans la configuration du foramen magnum, *C.R. Palevol.* : 35-42.
- CREED MILES (M.), ROSAS (A.), KRUSZYNSKI (R.) 1996, Issues in the Identification of Neandertal derivative traits at early post-natal ages, *J. Hum. Evol.* 30: 147-153.
- DUARTE (C.), MAURICIO (J.), PETTITT (P.B.), SOUTO (P.), TRINKAUS (E.), VAN DER PLICHT (H.), ZILHAO (J.) 1999, The Early Upper Paleolithic Human Skeleton from the Abrigo do Lagar Velho (Portugal) and Modern Human Emergence in Iberia, *Proc. Nat. Acad. of Sciences* 96: 7604-7609.
- EXCOFFIER (L.), YANG (Z.) 1999, Substitution rate variation among sites in mitochondrial hypervariable region I of humans and chimpanzees, *Mol. Biol. Evol.* 16, 10: 1357-1368.
- FAERMAN (M.), ZILBERMAN (U.), SMITH (P.), KHARITONOV (V.), BATSEVITZ (V.) 1994, A Neandertal infant from the Barakai Cave, Western Caucasus, *J. Hum. Evol.* 27: 405-415.
- GABOUNIA (L.), VEKUA (A.) 1990, L'évolution du paléoenvironnement au cours de l'anthropogénèse en Géorgie (Transcaucasie), *L'Anthropologie* 94, 4 : 643-650.
- GAMBIER (D.) 1986, Étude des os d'enfants du gisement aurignacien de Cro-Magnon, Les Eyzies, (Dordogne), *Bull. et Mém. de la Société d'Anthropologie de Paris* 3,1 : 13-26.
- GILLESPIE (R.), ROBERTS (R.G.) 2000, On the reliability of age estimates for human remains at Lake Mungo, *J. Hum. Evol.* 38: 727-732.
- GOLOVANOVA (L.), HOFFECKER (J.F.), KHARITONOV (V.), ROMANOVA (G.) 1999, Mezmaiskaya Cave: a Neandertal occupation in the Northern Caucasus, *Current Anthropology* 40,1: 77-86.
- GUTIERREZ (G.), SANCHEZ (D.), MARÍN (A.) 2002, A reanalysis of the ancient mitochondrial DNA sequences recovered from Neandertal bones, *Mol. Biol. Evol.* 19,8: 1359-1366.
- HAWKS (J.), WOLPOFF (M.H.) 2001, Brief communication: Paleoanthropology and the Population Genetics of Ancient Genes, *Am. J. Phys. Anthrop.* 114: 269-272.
- HENRY-GAMBIER (D.) (dir.) 2001, *Anthropologie et Paléontologie funéraire des populations du Paléolithique supérieur d'Italie : l'exemple de la double sépulture d'enfants du site de Baoussé Roussé*, CTHS, Paris.
- HOFREITER (M.), JAENICKE (V.), SERRE (D.), VON HAESLER (A.), PÄÄBO (S.) 2001, DNA sequences from multiple amplifications reveal artifacts induced by cytosine deamination in ancient DNA, *Nucleic Acids Research* 29: 4793-4799.
- HÖSS (M.) 2000, Neandertal population genetics, *Nature* 404: 453-454.
- HUBLIN (J.-J.), BARROSO RUIZ (C.), MEDINA LARA (P.), FONTUGNE (M.), REYSS (J.L.) 1995, The Mousterian Site of Zafarraya (Andalucía, Spain): Dating and

- implications on the Paleolithic Peopling Processes of Western Europe, *C.R. Acad. Sci. Paris* 321: 931-937.
- KONDO (O.), DODO (Y.) 2002, The postcranial Bones of the Neanderthal Child of Burial n° 1, in T. Akazawa, S. Muhesen (eds), *Neanderthal burials Excavations of the Dederiyeh Cave, Afrin, Syria*, International Research Center for Japanese Studies, Kyoto, p. 139-214.
- KRINGS (M.), CAPELLI (C.), TSCHENTSCHER (F.), GEISERT (H.), MEYER (S.), VON HAESLER (A.), GROSSSCHMIDT (K.), POSSNERT (G.), PAUNOVIC (M.), PÄÄBO (S.) 2000, A view of Neandertal genetic diversity, *Nature Genetics* 26: 144-146.
- KRINGS (M.), GEISERT (H.), SCHMITZ (R.W.), KRAINITZKI (H.), PÄÄBO (S.) 1999, DNA sequences of the mitochondrial hypervariable region II from the Neandertal type specimen, *Proc. Nat. Acad. of Sciences* 96: 5581-5585.
- KRINGS (M.), STONE (A.), SCHMITZ RALF (R.W.), KRAINITZKI (H.), STONEKING (M.), PÄÄBO (S.) 1997, Neandertal DNA Sequences and the Origin of Modern Humans, *Cell*. 90: 19-30.
- LIUBINE (V.P.), AUTLEV (P.U.), ZUBOV (A.A.), ROMANOVA (G.P.), KHARITONOV (V.M.) 1986, The discovery of the Neanderthal skeletal remains at the Barakai site (the Western Caucasus) (en russe), *Voprosi Antropologii* 77: 60-70.
- MARKS (A.E.), CHABAI (V.P.) 1998, *The Middle Paleolithic of Western Crimea*, vol. 1, ERAUL 84, Service de Préhistoire, Liège.
- MAUREILLE (B.) 2002, A lost Neanderthal neonate found, *Nature* 419: 33-34.
- MORIN (P.A.), MOORE (J.J.), CHAKRABORTY (R.), JIN (L.), GOODALL (J.), WOODRUFF (D.S.) 1994, Kin selection, social structure, gene flow, and the evolution of chimpanzees, *Science* 265: 1193-1201.
- OVCHINNIKOV (I.V.), GÖTHERSTRÖM (A.), ROMANOVA (G.P.), KHARITONOV (V.M.), LIDÉN (K.), GOODWIN (W.) 2000, Molecular analysis of Neanderthal DNA from the northern Caucasus, *Nature* 404: 490-493.
- RAK (Y.), KIMBEL (B.), HOVERS (E.) 1994, A Neandertal infant from Amud Cave, Israel, *J. Hum. Evol.* 26: 313-324.
- RELETHFORD (J.H.) 2001, Neandertal DNA, in J.H. Relethford (ed.), *Genetics and the search for modern humans origins*, Wiley-Liss edition, p. 178-193.
- ROMANOVA (G.P.), KHARITONOV (V.M.), LIDEN (K.), GOODWIN (W.) 2000, Molecular analysis of Neanderthal DNA from the Northern Caucasus, *Nature* 404: 490-493.
- SCHMITZ (R.W.), SERRE (D.), BONANI (G.), FEINE (S.), HILLGRUBER (F.), KRAINITZKI (H.), PÄÄBO (S.), SMITH (F.H.) 2002, The Neandertal type revisited: interdisciplinary investigations of skeletal remains from the Neander Valley, Germany, *Proc. Nat. Acad. of Sciences* 99: 13 342-13 347.
- SELLIER (P.), TILLIER (A.-M.), BRUZEK (J.) 1997, À la recherche d'une référence pour l'estimation de l'âge des fœtus, nouveau-nés et nourrissons des populations archéologiques européennes, *Anthropologie et Préhistoire* 108 : 75-87.
- SWOFFORD (D.L.) 2002, *PAUP4: Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and other methods)*, version 4.0b10, Sinauer Associates, Sunderland, Mass.
- TILLIER (A.-M.) 1983, Le crâne d'enfant d'Engis 2 : un exemple de distribution des caractères juvéniles, primitifs et néandertaliens, *Bull. Soc. Royale Belge Anthropol. Préhist.* 94 : 51-75.

- TILLIER (A.-M.) 1986, Quelques aspects de l'ontogenèse du squelette crânien des Néanderthaliens, in V.V. Novotny, A. Mizerova (eds), Fossil Man-New Facts-New Ideas, Papers in honour of J. Jelinek's life anniversary, *Anthropologie* 23, Brno, p. 207-216.
- TILLIER (A.-M.) 1998, Ontogenetic Variation in Late Pleistocene *Homo sapiens* from the Near East: Implications for Methodological Bias in Reconstructing Evolutionary Biology, in T. Akazawa, K. Aoki, O. Bar-Yosef (eds), *Neanderthals and Modern Humans in Western Asia*, Acts of the Tokyo University Museum Symposium, 20-25 november 1995, Plenum Press, New York, p. 381-389.
- TILLIER (A.-M.) 1999, Les enfants moustériens de Qafzeh, Interprétation phylogénétique et paléoaurologie, *Cahiers de Paléanthropologie*, CNRS Éditions, Paris.
- TILLIER (A.-M.) (dir.) 2000, Children in the past, Paleoanthropology, demographic anomalies, taphonomy and mortuary practices, *Anthropologie* XXXVIII/1, Brno, 120 p.
- TRINKAUS (E.) 1981, Neanderthal limb proportions and cold adaptation, in C.B. Stringer (ed.), *Aspects of Human Evolution*, Taylor and Francis, London, p. 187-224.
- TSCHECHTSCHER (F.), CAPELLI (C.), GEISERT (H.), KRAINITZKI (H.), SCHMITZ (R.W.), KRINGS (M.) 2000, Mitochondrial DNA sequences from the Neanderthals, in J. Orschiedt, G.C. Weniger (eds), *Neanderthals and modern humans —Discussing the transition: central and eastern Europe from 50.000-30.000 BP*, Neanderthal Museum, p. 303-314.
- VEGA TOSCANO (L.G.) 1990, La fin du Paléolithique moyen au Sud de l'Espagne : ses implications dans le contexte de la péninsule Ibérique, in C. Farizy (ed.), Paléolithique moyen récent et Paléolithique supérieur ancien en Europe, *Mémoires du Musée de Préhistoire d'Ile de France* 3 : 169-176.
- ZILHAO (J.) 1993, Le passage du Paléolithique moyen au Paléolithique supérieur dans le Portugal, in V. Cabrera Valdès (ed.), *El Origen del Hombre moderno en el suroeste de Europa*, UNED, Madrid, p. 127-146.

Annexe A
HVR I (16021 à 16400)

		16080
Anderson	CTGTTCTTTTCATGGGGAAGCAGATTTGGGTACCACCCAAGTATTGACTCACCCATCAACA	
Mezmaiskaya	??-A--	
Feldhofer	??------G-----	
Vindija	??------G-----	
Feldhofer2	??------G-----	
		16140
Anderson	ACCGCTATGTATTTTCGTACATTACTGCCAGCCACCATGAATATTGTACGGTACCATAAAT	
Mezmaiskaya	----C-----T-----CC--CC-----A-----T-	
Feldhofer	----T-----C-----TT--TT-----A-----T-	
Vindija	----T-----T-----CC--CC-----A-----T-	
Feldhofer2	----T-----T-----CC--CC-----A-----T-	
		16200
Anderson	ACTTGACCACCTGTAGTACATAAAAACCCAATCCACATCAAAAACCCCTCCCCATGCTTA	
Mezmaiskaya	-----T----T-A-----T-----CC---C-----	
Feldhofer	-----T----C-G-----T-----AC---C-----	
Vindija	-----T----C-G-----T-----CC---C-----	
Feldhofer2	-----T----C-G-----T-----CC---C-----	
		16260
Anderson	CAAGCAAGTACAGCAATCAACCCTCAACTATCACACATCAACTGCAACTCCAAGCCACC	
Mezmaiskaya	-----C-----T-----G---T-----A-----A-A--	
Feldhofer	-----C-----T-----G---T-----A-----A-G--	
Vindija	-----C-----T-----G---T-----A-----A-G--	
Feldhofer2	-----C-----T-----G---T-----A-----A-A--	
		16320
Anderson	CCT*CACCCCTAGGATACCAACAAACCTACCCACCTTAAACAGTACATAGTACATAAAGC	
Mezmaiskaya	-T-A-----T-----G-----C-----T	
Feldhofer	-T-A-----T-----G-----C-----T	
Vindija	-T-A-----T-----G-----C-----T	
Feldhofer2	-T-A-----T-----G-----C-----T	
		16380
Anderson	CATTTACCGTACATAGCACATTACAGTCAAATCCCTTCTCGTCCCCATGGATGACCCCC	
Mezmaiskaya	-----T-----C-----	
Feldhofer	-----C-----C-----	
Vindija	-----C-----C-----??	
Feldhofer2	-----C-----C-----??	
		16400
Anderson	TCAGATAGGGGTCCCTTGAC	
Mezmaiskaya	-----?	
Feldhofer	-----T	
Vindija	????????????????????	
Feldhofer2	????????????????????	

Annexe B

HVR I (16021 à 16400)

Anderson	CTGTTCTTTCATGGGAAGCAGATTTGGGTACCACCCAAGTATTGACTCACCCATCAACA
Mezmaiskaya	??C-----T--A--C--CC--TC--AC-
Feildhofer	??-----G---G---GG--A-----C-----T--A--C--CC--TC--GC-
Vindija	??-----G---G---GG--A-----C-----T--A--C--CC--TC--GC-
Feildhofer2	??-----G---G---GG--A-----C-----T--A--C--CC--TC--GC-
Ppamajor	??-----A---W---AA--G-----C-----T--G--C--TT--CT--*T-
Ptvellemajor	??-----A---A---AA--A-----T-----C--G--C--TT--TT--*C-
Pttrogmajor	??-----A---A---AA--A-----T-----T--G--T--TT--TT--*C-
Ptverusmajor	??-A-----T-----C--G--C--TT--TT--*C-
Ptschwmajor	????????????????????????????-A---AA--A-----T-----T--G--T--TT--TT--*C-
Afriquemaj	??-----A---G---GG--A-----C-----T--A--C--CC--TC--AC-
Afriquecons	??-----A---G---GG--A-----C-----T--A--C--CC--TC--AC-
Ameriquemaj	??-----A---G---GG--A-----C-----T--A--C--CC--TC--AC-
Ameriquecons	??-----A---G---GG--A-----C-----T--A--C--CC--TC--AC-
Asiemaj	??-----A---G---GG--A-----C-----T--A--C--CC--TC--AC-
Asiecons	??-----A---G---GG--A-----C-----T--A--C--CC--TC--AC-
AustrOceanmaj	??-----A---G---GG--A-----C-----T--A--C--CC--TC--AC-
AustrOceancons	??-----A---G---GG--R-----C-----T--A--C--CC--TC--AC-
Europemaj	??-----A---G---GG--A-----C-----T--A--C--CC--TC--AC-
Europecons	??-----A---G---GG--A-----C-----T--A--Y--CC--TC--AC-
Kungmaj	??-----A---G---GG--A-----C-----T--A--C--CC--TC--AC-
Anderson	ACCGCTATGTATTTTCGTACATTACTGCCAGCCACCATGAATATTGTACGGTACCATAAAT
Mezmaiskaya	----C-----T-----CC--CC-----TGT-CA----C-T--TT
Feldhofer	----T-----C-----TT--TT-----TGT-CA----C-T--TT
Vindija	----T-----T-----CC--CC-----TGT-CA----C-T--TT
Feldhofer2	----T-----T-----CC--CC-----TGT-CA----C-T--TT
Ppamajor	----T-----T-----CC--CC-----TAC-TA----T-T--TC
Ptvellemajor	----T-----T-----CC--CC-----TGT-CA----C-C--TC
Pttrogmajor	----T-----T-----CC--CC-----TGT-CA----T-T--TC
Ptverusmajor	----T-----T-----CC--CC-----TGT-CA----C-T--TC
Ptschwmajor	----T-----T-----CC--CC-----TGT-CA----T-T--TC
Afriquemaj	----T-----T-----CC--CC-----TGT-CG----C-T--AT
Afriquecons	----T-----T-----CC--CC-----YGY-CR----C-T--AT
Ameriquemaj	----T-----T-----CC--CC-----TGT-CG----C-T--AT
Ameriquecons	----T-----T-----CC--YC-----TGT-CG----C-T--AT
Asiemaj	----T-----T-----CC--CC-----TGT-CG----C-T--AT
Asiecons	----T-----T-----CC--CC-----TGT-CG----C-T--AT
AustrOceanmaj	----T-----T-----CC--CC-----TGT-CG----C-T--AT
AustrOceancons	----T-----T-----CC--CC-----TGT-CR----C-T--AT
Europemaj	----T-----T-----CC--CC-----TGT-CG----C-T--AT
Europecons	----T-----T-----CC--CC-----TGY-CG----C-T--AT

Anderson ACTTGACCACCTGTAGTACATAAAAAACCCAA*TCCACATCAAAAACCCCTCCCCATGC TTA
 Mezmaiskaya -CTTG--T----GT-AT----AA---C-T-A*T-----C-ACC-CCC-C-----
 Feldhofer -CTTG--T----GC-GT----AA---C-T-A*T-----C-AAC-CCC-C-----
 Vindija -CTTG--T----GC-GT----AA---C-T-A*T-----C-ACC-CCC-C-----
 Feldhofer2 -CTTG--T----GC-GT----AA---C-T-A*T-----C-ACC-CCC-C-----
 Ppamajor -TTTA--C----AT-AC----AA---C-T-CAT-----T-AAA-TTC-*-----
 Ptvellemajor -CTCA--T----AT-AC----A*---C-C-CCC-----C-AAA-CTC-A-----
 Pttrogmajor -CTCA--T----AT-AC----T*---C-C-C*C-----T-CAA-GTC-C-----
 Ptverusmajor -CCCA--T----AT-AC----A*---T-C-C*C-----T-AAA-CTT-A-----
 Ptschwmajor -CTCA--T----AT-AT----C*---C-C-C*C-----T-CAA-CTC-A-----
 Afriquemaj -CTTG--C----GT-GT----AA---C-C-A*T-----C-AAA-CCC-T-----
 Afriquecons -CTTG--C----GT-GT----AA---C-C-A*Y-----C-AAA-ICY-Y-----
 Ameriquemaj -CTTG--C----GT-GT----AA---C-C-A*T-----C-AAA-CCC-T-----
 Ameriquecons -CTTG--C----GT-GT----AA---C-C-A*T-----C-AAA-CCC-Y-----
 Asiemaj -CTTG--C----GT-GT----AA---C-C-A*T-----C-AAA-CCC-T-----
 Asiecons -CTTG--C----GT-GT----AA---C-C-A*T-----C-AAA-CCC-T-----
 AustrOceanmaj -CTTG--C----GT-GT----AA---C-C-A*T-----C-AAA-CCC-Y-----
 AustrOceancons -CTYR--Y----GT-GT----AA---C-C-A*T-----C-AAA-CCC-Y-----
 Europemaj -CTTG--C----GT-GT----AA---C-C-A*T-----C-AAA-CCC-T-----
 Europecons -CTTG--C----GT-GT----AA---C-C-A*T-----C-AAA-CCC-Y-----
 Kungmaj -CTTG--C----GT-GT----AA---C-C-A*T-----C-AAA-CCT-C-----

Anderson CAAGCAAGTACAGCAATCAACCCCTCAACTATCACACATCAACTGCAACTCCAAAGCCACC
 Mezmaiskaya -----A-C---GC--TC----TT-----G--AT----C-ACTA--A-T---A-A-ACC
 Feldhofer -----A-C---GC--TC----TT-----G--AT----C-ACTA--A-T---A-A-GCC
 Vindija -----A-C---GC--TC----TT-----G--AT----C-ACTA--A-T---A-A-GCC
 Feldhofer2 -----A-C---GC--TC----TT-----G--AT----C-ACTA--A-T---A-A-ACC
 Ppamajor -----C-A---AT--TC----TC----G--GA---A-CACA--A-C---A-A-ACT
 Ptvellemajor -----C-C---AC--TC----CC-----G--GA---A-AACA--A-T---C-A-ATT
 Pttrogmajor -----C-T---AC--TC----CT-----G--AC---A-AACG--A-T---A-A-ACT
 Ptverusmajor -----C-C---AC--TC----TC-----A-AA---A-AACA--A-T---C-A-ACC
 Ptschwmajor -----C-C---AC--TC----CT-----G--AC---A-AACA--A-T---A-A-ATT
 Afriquemaj -----A-T---GC--TC----TT-----A--AC---C-ACTG--A-T---A-C-ACC
 Afriquecons -----A-T---GC--TY---YT-----R--AC---C-ACYG--A-T---A-C-ACC
 Ameriquemaj -----A-T---GC--TC----TT-----A--AC---C-ACTG--A-T---A-C-ACC
 Ameriquecons -----A-T---GC--YC---YT-----A--AC---C-ACTG--A-T---A-C-ACC
 Asiemaj -----A-T---GC--TC----TT-----A--AC---C-ACTG--A-T---A-C-ACC
 Asiecons -----A-T---GC--TC---YT-----A--AC---C-ACTG--A-T---A-C-ACC
 AustrOceanmaj -----A-T---GC--YC---CT-----A--AC---C-ACTG--R-T---A-C-ACC
 AustrOceancons -----A-T---GC--YC---YT-----A--AC---C-ACTG--R-T---A-C-ACC
 Europemaj -----A-T---GC--TC----CT-----A--AC---C-ACTG--A-T---A-C-ACC
 Europecons -----A-Y---GC--TC----CT-----A--AC---C-ACTG--A-T---A-C-ACC
 Kungmaj -----A-T---GC--TC----TT-----G--AC---C-ACCG--A-T---A-C-ACC

Anderson CCT* CACCC ACTAGG ATACCAACAAACCTACCCACCCCTTAACAGTACATAGTACATAAAGC
 Mezmaiskaya CT-ACA----CTAGG---T-----ACCCACC--TG-C-GT-----C-----AGT
 Feldhofer CT-ACA----CTAGG---T-----ACCCACC--TG-C-GT-----C-----AGT
 Vindija CT-ACA----CTAGG---T-----ACCCACC--TG-C-GT-----C-----AGT
 Feldhofer2 CT-ACA----CTAGG---T-----ACCCACC--TG-C-GT-----C-----AGT
 Ppamajor CC-*CC---CCCCG---C-----GACAATC--TA-T-GT-----C-----CAT
 Ptvellemajor CC-*AC---CCCCG---C-----ATTCCCTC--TA-C-GG-----C-----CAT
 Pttrogmajor CC-*CC---CCCCG---C-----ACACTCC--TA-C-GT-----C-----CAC
 Ptverusmajor CC-*CC---CCCCG---C-----ACCCACC--TG-C-AA-----T-----CAT
 Ptschwmajor CC-*CC---CCCCG---C-----ATACTCT--TA-C-GT-----T-----CAC
 Afriquemaj CC-*CA---CTAGG---Y-----ACCCACC--TA-C-GT-----T-----AGC
 Afriquecons CC-*YA---YTAGR---Y-----ACCCAYC--TA-C-GY-----Y-----AGC
 Ameriquemaj CC-*CA---CTAGG---C-----ACCCACC--TA-C-GT-----T-----AGC
 Ameriquecons CC-*CA---CTAGG---Y-----AYCCACC--YA-C-GT-----T-----ARC
 Asiemaj CC-*CA---CTAGG---C-----ACCCACC--TA-C-GT-----T-----AGC
 Asiecons CC-*CA---CTAGG---C-----ACCCACC--TA-C-GT-----Y-----AGC
 AustrOceanmaj YC-*CA---CTAGG---C-----ACCCACC--TA-C-GT-----T-----AGC
 AustrOceancons YC-*CA---CTAGG---Y-----ACYCAYC--TA-C-GT-----T-----AGC
 Europemaj CC-*CA---CTAGG---C-----ACCCACC--TA-C-GT-----T-----AGC
 Europecons CC-*CA---CTAGG---C-----ACCCAYC--YA-C-GT-----Y-----AGC
 Kungmaj CC-*CA---CTAGG---C-----ACCCATC--TA-C-GT-----C-----AGC

Anderson CATTTACCGTACATAGCACATTACAGTCAAATCCCTTCTCGTCCCCATGGATGACCCCCC
 Mezmaiskaya CATTTC-GT-----T-----C-T-C-C-----T-----AC-----
 Feldhofer CATTTC-GT-----C-----C-T-C-C-----T-----AC-----
 Vindija CATTTC-GT-----C-----C-T-C-C-----T-----AC-----??
 Feldhofer2 CATTTC-GT-----C-----C-T-C-C-----T-----AC-----??
 Ppamajor TATAT-C-GT-----C-----A-C-C-C-----C-----CC-----
 Ptvellemajor CACAC-C-GT-----C-----A-C-C-C-----C-----AC-----
 Pttrogmajor CGCAC-C-AG-----C-----A-T-C-T-----C-----CC-----
 Ptverusmajor CACAC-C-GT-----C-----A-C-C-C-----C-----AT-----
 Ptschwmajor CGTAC-C-AT-----C-----A-C-C-C-----C-----CC-----
 Afriquemaj CATTTC-GT-----C-----C-T-C-T-----T-----AC-----
 Afriquecons CATTTC-GT-----C-----C-T-Y-T-----T-----AC-----
 Ameriquemaj CATTTC-GT-----C-----C-T-C-C-----T-----AC-----
 Ameriquecons CATTY-Y-GT-----C-----C-T-Y-Y-----T-----AC-----
 Asiemaj CATTTC-GT-----C-----C-T-C-T-----T-----AC-----
 Asiecons CATTTC-GT-----C-----C-T-C-Y-----T-----AC-----
 AustrOceanmaj CATTTC-GT-----C-----C-T-C-T-----T-----AC-----
 AustrOceancons CATTTC-GT-----C-----C-T-C-T-----T-----AC-----
 Europemaj CATTTC-GT-----C-----C-T-C-T-----T-----AC-----
 Europecons CATTTC-GT-----C-----C-T-C-T-----T-----AC-----
 Kungmaj CATTTC-GT-----C-----C-T-C-T-----T-----AC-----

Anderson	TCAGATAGGGGTCCCTTGAC
Mezmaiskaya	-----GG-----A?
Feldhofer	-----GG-----AT
Vindija	????????????????????
Feldhofer2	????????????????????
Ppamajor	-----AA-----GC
Ptvellemajor	-----AG-----AC
Pttrogmajor	-----AG-----CT
Ptverusmajor	-----???????????
Ptschwmajor	-----GG-----CC
Afriquemaj	-----GG-----AC
Afriquecons	-----GG-----AC
Ameriquemaj	-----GG-----AC
Ameriquecons	-----GG-----AC
Asiemaj	-----GG-----AC
Asiecons	-----GG-----AC
AustrOceanmaj	-----GG-----AC
AustrOceancons	-----GG-----AC
Europemaj	-----GG-----AC
Europecons	-----RG-----AC
Kungmaj	-----GG???????????

*Annexe C - 60 populations humaines (2888 individus) issues de HvrBase
(Burckhardt et al. 1999 ; <http://www.hvrbase.de>).*

Continent	Populations	Nombre d'individus
Afrique	17	691
	Pygmés Biaka (RCA)	17
	Dinka (Soudan)	46
	Égyptiens, Assiut	23
	Égyptiens, Mansoura	46
	Fulbe (Burkina Faso, Bénin, Cameroun, Niger, Nigéria)	61
	Hausa (Niger, Nigéria)	20
	Herero (Botswana)	27
	Kerma (Soudan)	42
	Kibuyu (Kenya)	25
	Kung ! (Botswana)	25
	Mandenka (Est Sénégal)	119
	Pygmés Mbuti (Zaïre)	20
	Nubia (Nubie, Soudan)	96
	Somali (Éthiopie Kenya, Somali)	27
	Touareg (Mali, Niger)	26
	Turkana (Kenya)	37
	Yoruba (Nigéria)	34
Asie	8	327
	Cantonais (Chine S, Hong Kong)	20
	Evenk (Russie, Sibérie)	11
	Havik (Inde)	48
	Mongoliens (Mngolie)	103
	Mukri (Inde)	43
	Philippines (Philippines)	36
	Sabah (Bornéo)	37
	Turcs (Turquie)	29
Australie / Océanie	6	224
	Aoteoroa (Nouvelle Zélande)	24
	Australie (Ouest Australie)	13
	Maori (Nouvelle Zélande)	31
	PapouNG (Nouvelle Guinée)	54
	Samoan (Samoa)	51
	Vanuatu (Vanuatu)	51

Amériques	15	653
	Americain africain(USA)	103
	Brésil	24
	Bella Coola (Canada Colombie britannique)	44
	Chili	45
	Colombie	20
	Gaviao (Brésil, Lourdes)	28
	Haida (Canada, Iles Reine Charlotte)	42
	Huetar (Costa Ricca)	27
	Kuna (Est Panama)	63
	Mapuche (Argentine)	39
	Ngoebe (Ouest Panama)	46
	Nuu-Chah-Nulth (Canada, USA)	65
	Xavante (Brésil, Rio das Mortes)	25
	Yanomama (NW Brésil, Vénézuéla)	53
	Zoro (Brésil, Aripuana)	29
Europe	14	993
	Allemands	67
	Anglais (Grande-Bretagne)	100
	Basques	106
	Bulgares	30
	Canaries	54
	Danois	32
	Estonie	28
	Finlandais	147
	Français	52
	Kareliens (Russie)	83
	Moksha (Russie)	21
	Saami (Finlande, Norvège, Suède)	176
	Sardiniens (Italie)	69
	Suédois	28