

UNIVERSITÉ DE LA MÉDITERRANÉE  
FACULTE DE MÉDECINE DE MARSEILLE

**Validité du taxon *Homo heidelbergensis* Schoetensack, 1908**

## T H È S E

Présentée et publiquement soutenue devant

LA FACULTÉ DE MÉDECINE DE MARSEILLE

Le Mercredi 28 octobre 2009

Par M. Aurélien MOUNIER

Né le 2 Août 1982, à Chambéry

Pour obtenir le grade de DOCTEUR de L'UNIVERSITÉ de la MÉDITERRANÉE

SPÉCIALITÉ : Anthropologie biologique

### **Membres du Jury de la Thèse :**

**Silvana CONDEMI**, Directeur de Recherche, CNRS, Marseille, *Directeur de thèse.*  
**François MARCHAL**, Chargé de Recherche, CNRS, Marseille, *Directeur de thèse.*  
**Bruno MAUREILLE**, Directeur de Recherche au CNRS, Bordeaux, *Rapporteur.*  
**Philip RIGHTMIRE**, Professeur, Harvard University, Cambridge, USA, *Rapporteur.*  
**Olivier DUTOUR**, Professeur, Université de la Méditerranée, Marseille  
**Giorgio MANZI**, Professeur, Sapienza Università di Roma, Italie

Laboratoire d'accueil : "Unité d'Anthropologie: Anthropologie Bio-culturelle"  
UMR 6578 CNRS – EFS – Université de la Méditerranée  
Faculté de Médecine de Marseille



*A mon oncle Robert, en souvenir de ces jours de juillet, sur lesquels le temps n'a pas d'emprise.*



Je tiens tout d'abord à remercier Mme S. Conдеми, M. O. Dutour, M. G. Manzi, M. F. Marchal, M. B. Maureille et M. P. Rightmire, d'avoir accepté de siéger à mon jury de thèse.

Je remercie messieurs G. Boëtsch et O. Dutour pour m'avoir accueilli au sein de l'UMR 6578, il y a 5 ans de cela et m'avoir permis d'accomplir mon travail de recherche dans de bonnes conditions.

Je remercie messieurs O. Dutour et M. Signoli qui m'ont apporté une aide précieuse dans la mise en place administrative et financière de la soutenance de cette thèse.

Je remercie Mme S. Conдеми, qui m'a accompagné et soutenu dans cette thèse et m'a poussé, parfois plus que je ne l'aurai voulu, dans mes retranchements intellectuels.

Je remercie M. F. Marchal pour tout le travail accompli pendant ces cinq ans. – François, c'est très spécial ce remerciement aujourd'hui, il aura fallu que tu t'armes de patience et de bonne volonté pour supporter et répondre à mes demandes sans cesses renouvelées –.

Je tiens à remercier toutes les personnes qui m'ont donné l'autorisation d'accéder aux collections et qui m'ont accueilli dans leur laboratoire. Ce travail n'aurait pas pu être réalisé sans leur aide précieuse.

M. P. Menecier, Mme V. Laborde et Mlle A. Fort au Laboratoire d'Eco-Anthropologie et Ethnobiologie du Musée de l'Homme (Paris) ; Mme D. Grimaud-Hervé, M. P. Pollet et M. G. Daver à l'Institut de Paléontologie Humaine (Paris) ; M. P. Tassy au Museum National d'Histoires Naturelles (Paris) ; M. H. de Lumley et Mme A. Echassoux au laboratoire du Lazaret (Nice) M. O. Dutour au Laboratoire d'Anthropologie Biologique (Marseille).

Mme J. Kontny au Geologisch-Paläontologisches Institut (Heidelberg) ; M. O. Kullmer et M. F. Schrenck au Senckenberg Forschungsinstitut und Naturmuseum (Frankfurt) ; M. R. Ziegler, au Staatliches Museum für Naturkund (Stuttgart).

Mme R. Orban et M. P. Semal à l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique (Bruxelles).

M. C. Stringer, Mme L. Humphrey et M. R. Kruszynski au Natural History Museum (London).

M. F. Mallegni et M. G. Tartarelli, à l'Università degli studi di Pisa ; M. G. Manzi à l'Università di Roma "La Sapienza"; M. L. Bondioli au Museo Pigorini (Roma) ; M. M. Rubini à la Soprintendenza per i Beni Archeologici del Lazio (Tivoli) ; M. A.G. Segre et Mme N. E. Segre à l'Istituto Italiano di Paleontologia Umana (Roma).

M. G. Koufos à l'Université Aristote (Thessaloniki).



Je suis très reconnaissant à M. H. Petersen (University of South Denmark, Odense) pour avoir toujours pris de son temps, pour me conseiller sur les méthodes statistiques à utiliser et pour son amitié. Je remercie M. A. Rosas (Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid) et Mme. P. Smith (Hebrew University, Jerusalem) pour avoir gentiment relu et corrigé un de mes travaux préliminaires.

Pour avoir participé au financement de cette thèse, je remercie le ministère de l'Enseignement supérieur et de la Recherche (contrat d'allocataire de recherche), le projet de l'Union Européenne Synthesys (financement d'une mission au National History Museum de Londres), M. J. Yellen et la Paleoanthropological Society (financement du voyage pour participer au Paleoanthropology Society Annual Meeting).

Je tiens aussi à remercier les membres de l'unité d'Anthropologie Bioculturelle de l'Université de la Méditerranée qui m'ont soutenu et apporté leur aide à des moments divers de cette thèse : M. P. Adalian, M. Y. Ardagna, M. E. Fraysse, Mme G. Geoffroy, Mme L. Girollet, Mlle S. Grazani, Mme E. Herrscher, Mme M. Tramond, Mme B. Saliba-Serre et Mme P. Santantonio.

J'ai une pensée particulière pour tous ces relecteurs anonymes qui ont tenté d'annihiler les innombrables fautes d'orthographe de ce manuscrit : Céline, Christian, Elodie, Jean-Luc, Sophie-Anne, Grégory, Mathieu et sa famille.

Enfin, je ne remerciais jamais assez ma famille. Mes parents d'abord pour la « formation » qu'ils m'ont apportée, sans laquelle je ne serais pas là aujourd'hui. Pour m'avoir rendu curieux des choses et des autres, et pour leur soutien inébranlable, quels que soient les choix que j'ai été amené à faire. Ma sœur, Elodie, qui s'occupe toujours de son « petit » frère comme si le temps n'avait pas passé. Mon frère, Grégory, éloigné dans l'espace, il me montre toujours la voie vers la « lumière », même lorsque celle-ci est « tortueuse comme un torrent de montagne et éreintante comme la position dite du 'petit pont méditant' ».

J'ai une pensée particulière pour mes colocataires qui ont « subi » à mes côtés durant ces quatre années. Chacun a porté sa part de « fardeau » et chacun laisse une empreinte dans cette thèse et dans ma vie. Myles mon antidépresseur « made in New Orleans », Julie qui s'en est allée soigner mon cher ami Philippe pour la vie, Bruno et Marine obligés d'apprendre à vivre avec un thésard « j'ai presque fini » pendant près d'un an et Laetitia qui est arrivée tard mais dans un moment particulièrement difficile.





Je suis reconnaissant à mes amis savoyard, qui malgré l'incompréhension que pouvait soulever chez eux ma démarche, m'ont toujours apporté leur amitié. Je pense à mon ami Mattia avec qui nous avons partagé quelques moments essentiels à la réussite d'une thèse ; à Melissa aussi.

Je remercie enfin, mes amis anthropologues marseillais, unis dans la joie et parfois dans la douleur du thésard épanoui. Je me souviens tout particulièrement des soirées de « réflexion » animées par mes amis Guégué, Patoche et Prik ; de la gentillesse de Aude, Audinette, Isa et Sophie-Anne, de leur disponibilité ; et enfin de l'amitié de mes amis d'outre-Atlantique : Philippe et son déhanchement endiablé ; et Claudia qui m'apportait ce rayon de soleil indispensable.



*« Le vaisseau arrivait au bout de la terre, au cours profond de l'Océan. Là sont le pays et la ville des Cimmériens, couverts de brumes et de nuées ; jamais le soleil, pendant qu'il brille, ne les visite de ses rayons, ni quand il s'avance vers le ciel constellé, ni quand il retourne du ciel vers la terre ; une nuit maudite est étendue sur ces misérables mortels. »*

HOMERE, L'ODYSSEE Chant XI – 13-14.



**VALIDITY OF THE TAXON *HOMO HEIDELBERGENSIS* SCHOETENSACK, 1908**  
(VALIDITE DU TAXON *HOMO HEIDELBERGENSIS* SCHOETENSACK, 1908)

**In order to better understand the evolutionary context of the genus *Homo* in middle Pleistocene, I test the validity of the main debated species in middle Pleistocene *Homo heidelbergensis* Schoetensack, 1908.**

Middle Pleistocene is a key period in human evolution since it witnessed the apparition of both Modern humans and Neandertals. New fossil discoveries as well as the recognition of a greater morphological diversity in the fossil record led to a reconsideration of the middle Pleistocene evolutionary context.

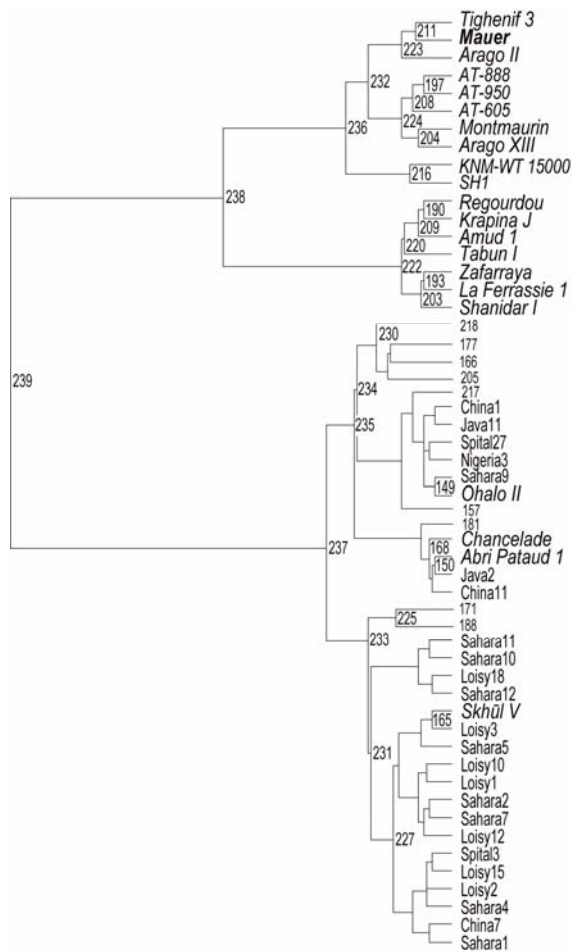
The species name *Homo heidelbergensis* was invented at the beginning of the century following the discovery of the Mauer mandible (Germany) (Schoetensack, 1908). Since the eighties, *Homo heidelbergensis* has been regularly used in order to accommodate most of the mid-Pleistocene hominids fossils. However, there is no consensus concerning the hominid systematic in middle Pleistocene. Indeed, the peculiar morphology of the Mauer mandible is still poorly understood and most of the important mid-Pleistocene fossils lack mandibular remains which do not allow direct comparison with the holotype of *Homo heidelbergensis*. As a result, this species is either considered as an Afro-European taxon ancestor to both Modern Humans and Neandertals (Stringer, 1983, 1985; Rightmire, 1996, 1998, 2008), or as a uniquely European species ancestor to the Neandertals only (Arsuaga et al., 1997; Mallegni et al., 2003; Bermúdez de Castro et al., 2004). The validity of the species is also often challenged (Rosas and Bermúdez de Castro, 1998; Hublin, 2001, 2009), and the 1908 diagnosis does not allow a correct attribution of new specimens to the taxon.

This work is organised in three parts. I start with the study of mandibles since the holotype of the species *Homo heidelbergensis* is a mandible. I then move to the study of the upper face and I finally turn to the calvaria. **My main objective is to see whether I can identify groups of mid-Pleistocene fossils on each cranial part and if the Mauer mandible can be**

**included in these groups.** When this step is achieved I can redefine *Homo heidelbergensis* and propose a coherent evolutionary hypothesis concerning the systematic in middle Pleistocene.

For each cranial part, I use two different and complementary approaches on the same sample (134 fossils from Pleistocene among which 36 originals and 128 extent Humans).

The first is a morphological analysis led on 139 morphological features (mandible: 39, face: 35 and calvaria: 65). I conduct a comparative morphology analysis to better understand the morphology of the middle Pleistocene fossils. Then, I use a phenetic analysis in order to obtain specimens grouping.



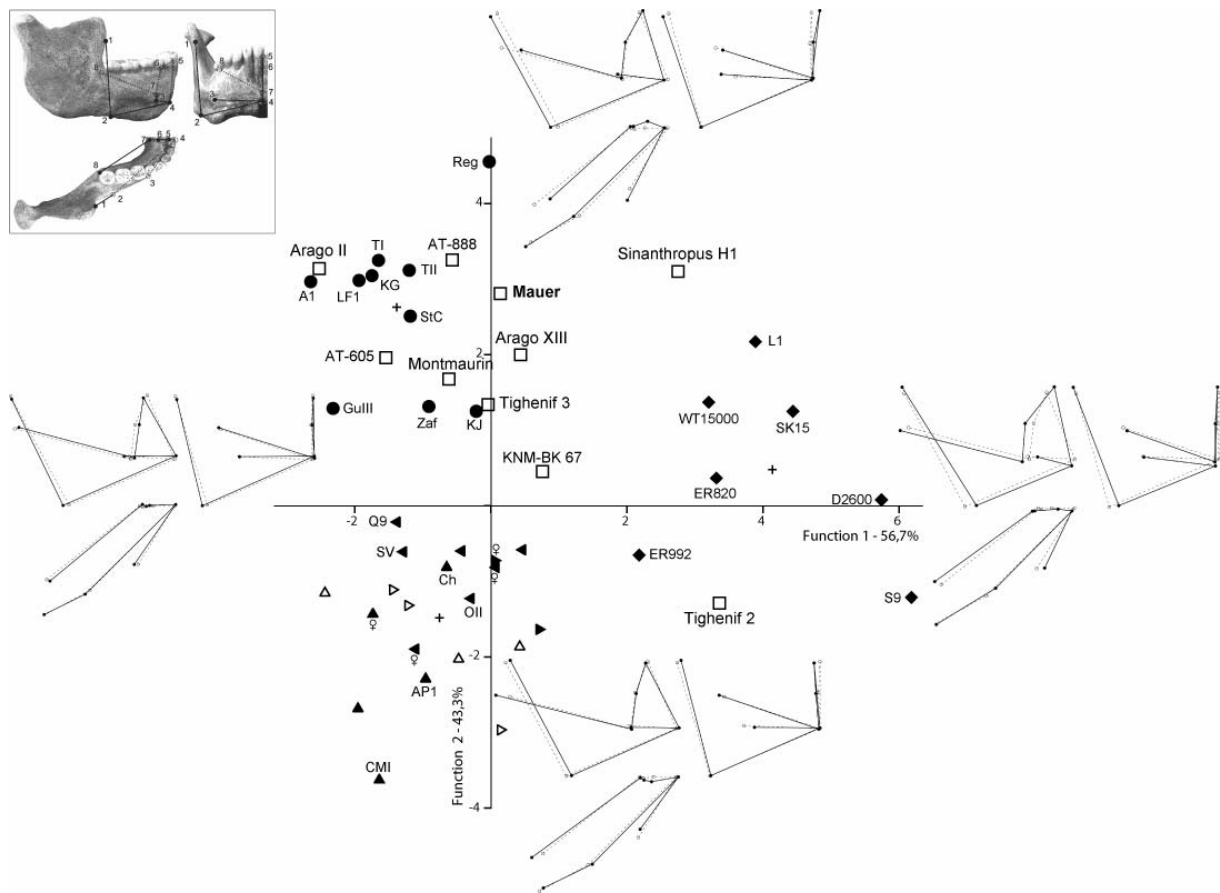
**Figure 1:** Phenetic analysis of mandibles: dendrogram. A middle Pleistocene specimens' cluster includes Mauer (node 232). This group contains exclusively African and European fossils. Tighenif 3 and Arago II are more similar to Mauer than the other middle Pleistocene mandibles. The Asiatic specimen SH1 (*Sinanthropus* H1.12) get more closely associated to the Early Pleistocene mandible KNM-WT 15000 (node 216). The Neandertals cluster together (node 222). Modern Humans fossils are grouped with the extent *Homo sapiens* which show a high degree of variability (node 237).

**Table 1:** Description of the Afro-European middle Pleistocene specimens group thanks to the most statistically significant state of traits

Morphological traits	States	T-Value	p
<b>Afro-European middle Pleistocene group</b>			
<i>Planum alveolare</i>	present	6.08	0.000
Symphysis : profile	receding	5.74	0.000
<i>Tuber symphyseos</i>	absent	5.74	0.000
Ascending ramus : length	wide	5.66	0.000
Lateral tubercles	absent	5.43	0.000
<i>Incurvatio mandibulae</i>	absent	5.19	0.000
<i>Fossa subcondylea</i> : size	well-developed	5.03	0.000
<i>Planum triangulare</i> : size	well-developed	4.68	0.000
Central keel	absent	4.57	0.000
Retromolar surface: orientation	horizontal	4.03	0.000
<i>Incisura submentalis</i>	present	3.91	0.000
<i>Prominentia lateralis</i> : position	M3	3.68	0.000
Mylohyoid line: orientation	parallel	3.58	0.000
<i>Fossa masseterica</i> : depth	deep	3.32	0.000
<i>Torus marginalis superius</i>	strongly marked	3.09	0.001
Mandibular notch's deepest point: position	medial	3.09	0.001
<i>Foramen mentale</i> : position	P4-M1	3.09	0.001
<i>Sulcus extramolaris</i>	large	2.90	0.002
Mylohyoid line: position at the M3 level	low	2.84	0.002
Gonion profile	truncated	2.83	0.002
<i>Foramina mentale</i> : number	multiple	2.26	0.012
<i>Prominentia lateralis</i> : relief	strong swelling	2.20	0.014
<i>Foramen mentale</i> : position	M1	2.20	0.014
<i>Fossae digastrica</i> : orientation	downward	2.08	0.019

The statistical analysis identifies which character state contributes the most to the formation of the cluster. For a significant level of 5% (i.e.,  $p < 0.05$ ) the T-Value must be  $\geq 2$ .

I developed a new phenetic method to perform these analyses based on statistics which have not been previously used in a systematic context (see, Mounier et al. 2009). It is based on exploratory statistics which do not need to conform to any prior hypothesis. I use a Multiple Correspondence Analysis to quantify the morphological similarities between fossils and a hierarchical classification to obtain clusters of specimens each of which can be described thanks to statistical significant morphological traits (see the example of the mandible Figure 1 and Table 1).



**Figure 2:** Canonical Variate Analysis results on mandibles. Group centroïdes: +. Modern Humans are figured by triangle (▲ Historic Europeans, △ Neolithic European, ► Historic Africans, ▷ Neolithic Africans, ◄ Asians, ♀ known female sex), ● Neandertals, ◆ Early Pleistocene, □ middle Pleistocene. Abbreviations: Modern Humans: CMI: Cro-Magnon I, AP1: Abri Pataud 1, OII: Ohalo II, Ch: Chancelade, SV: Skhūl V et Q9: Qafzeh 9; Neandertals: KG: Krapina G, KJ: Krapina J, LF1: La Ferrassie 1, Reg: Regourdou, GullI: Guattari III, StC: Saint Césaire, Zaf: Zafarraya, TI: Tabūn I, TII: Tabūn II and A1 : Amud 1 ; Early Pleistocene : WT-15000 : KNM-WT 15000, ER 820 : KNM-ER 820, ER 992 : KNM-ER 992, S9 : Sangiran 9 et L1 : Lantian 1. European specimens as well as African specimen Tighenif 3 show similarities in shape with the Neandertals.

The second approach is a geometric morphometrics analysis based on 30 landmarks (i.e., mandible: 8, face: 8 and calvaria: 14) which provides a test of the newly identified species

based on the global morphology of the fossils. I perform a General Procrustes Analysis and a Principal Component Analysis to emphasize the intrinsic shape differences between specimens. Then, a Canonical Variate Analysis is used to amplify the differences between Modern Humans, Neandertals and Early Pleistocene specimens. Mid-Pleistocene fossils position is calculated afterward in relation to the differences observed between the three previous groups (see example of the mandible, Figure 2).

**Results from the morphological analyses led on the mandible, upper face and calvaria support the existence of a middle Pleistocene taxon different from *Homo sapiens*, *Homo neanderthalensis* and *Homo erectus* s.l. It can be defined by a list of morphological features that are found among European and African mid-Pleistocene fossils. The Mauer mandible is part of this taxon, and based on the International Zoological Nomenclature Code, the most appropriate species name is *Homo heidelbergensis* Schoetensack, 1908. Geometric morphometrics analyses show that **shapes of African and European middle Pleistocene fossils are similar to each other**. They also show **important similarities with the shape of Neandertals**.**

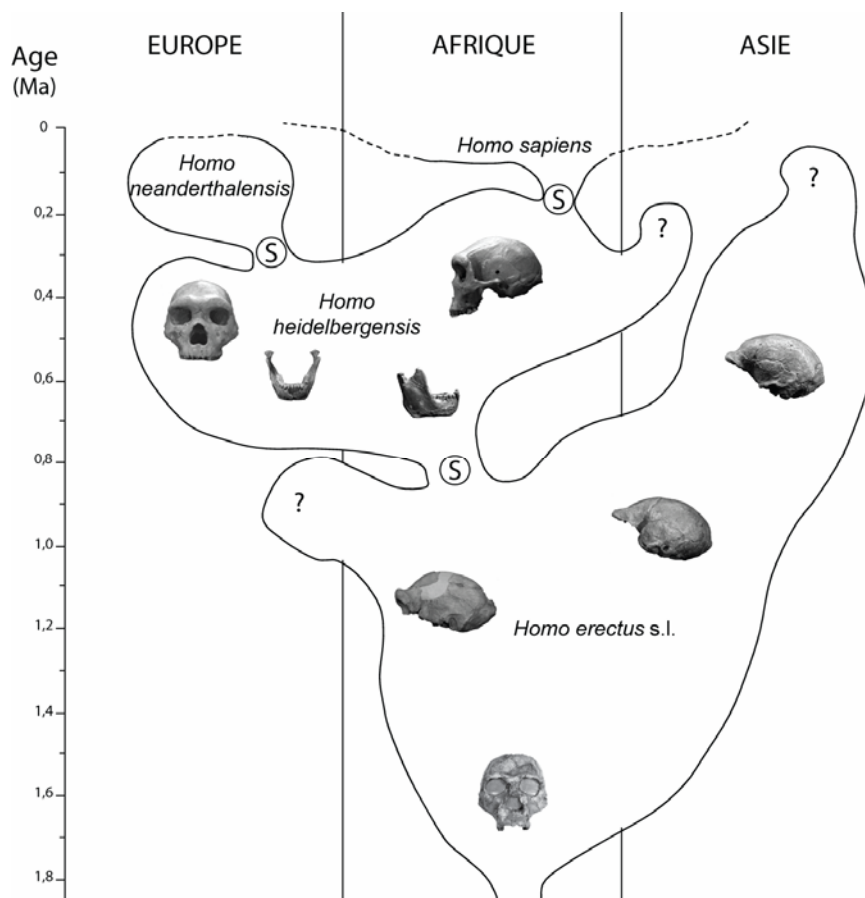


Figure 3: Evolutionary hypothesis supported by the main results of this study: *Homo heidelbergensis* is an Afro-European species last common ancestor of Modern Humans and Neandertals.



Thus, *Homo heidelbergensis* is supported as a valid taxon. We support the Afro-European hypothesis for *Homo heidelbergensis* (i.e., Afro-European taxon ancestor to Neandertals and *Homo sapiens*) (Figure 3). I propose a revision of the diagnosis of *Homo heidelbergensis* Schoetensack, 1908 (Figures 4a and 4b and Tables 2a and 2b).

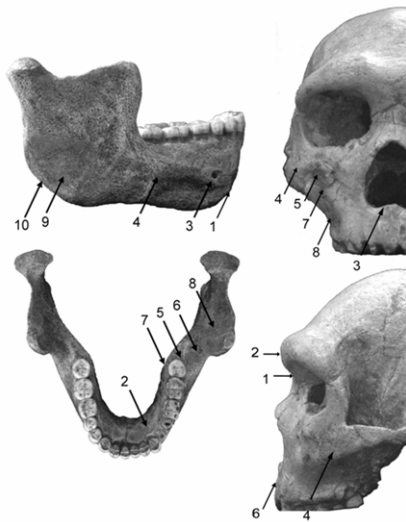


Figure 4a: Morphological features of the revised diagnosis of *Homo heidelbergensis* Schoetensack, 1908. See details in Table 2a.

Table 2a: Diagnosis features of *Homo heidelbergensis* on the face

Traits	Mandible	Upper Face
1	receding symphysis without chin with an <i>incisura submentalis</i>	deeply inserted nasion, large inter-orbital space
2	<i>planum alveolare</i> present	superior orbital rim anteriorly positioned
3	posteriorly positioned <i>foramina mentale</i>	pre-nasal fossa
4	posteriorly positioned <i>prominentia lateralis</i>	weakly curved zygomatic between the body and the temporal process of the bone
5	horizontal retromolar surface	infra-orbital foramen in a low position
6	wide <i>sulcus extramolaris</i>	long nasoalveolar clivus
7	parallel and low mylohyoid line	<i>incurvatio horizontalis</i> and <i>sagittalis</i> weakly marked
8	long ascending ramus width	<i>incurvatio inframalaris frontalis</i> weakly marked
9	deep <i>fossa masseterica</i>	-
10	truncated gonion	-

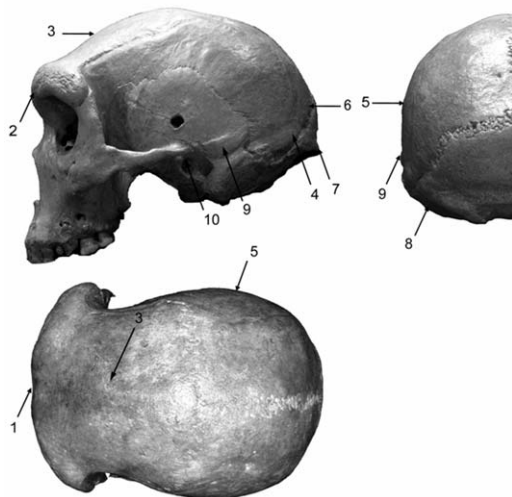


Figure 4b: Morphological features of the revised diagnosis of *Homo heidelbergensis* Schoetensack, 1908. See details in Table 2b.

Table 2b: Diagnosis features of *Homo heidelbergensis* on the calvaria

Traits	Calvaria
1	supra-orbital region medially concave
2	incomplete <i>sulcus supratoralis</i>
3	sagittal keel and frontal tuber weakly marked and medially positioned
4	<i>torus angularis parietalis</i>
5	parietal tubers defined and medially positioned
6	occipital bun
7	medially protruding <i>torus occipitalis transversus</i> :
8	<i>processus retromastoideus</i>
9	<i>crista supramastoidea</i> well-marked and continues with the <i>processus ossis temporalis</i>
10	Intermediate position of the external auditory relative to the <i>processus ossis temporalis</i>



## TABLE DES MATIERES

---

CHAPITRE I <i>HOMO HEIDELBERGENSIS</i> UNE ESPECE FOSSILE .....	1
I. LA MANDIBULE DE MAUER ET <i>HOMO HEIDELBERGENSIS</i> .....	3
I.1. La sablière de Grafenrain : découverte.....	3
I.2. La mandibule de Mauer, diagnose d' <i>Homo heidelbergensis</i> Schoetensack, 1908 .....	4
II. PERSPECTIVES SUR <i>HOMO HEIDELBERGENSIS</i> : ETAT DE LA QUESTION EN PALEOANTHROPOLOGIE....	7
II.1 De l'oubli à la réhabilitation.....	7
II.2 Hypothèses évolutives.....	8
III. OBJECTIFS DE L'ETUDE .....	14
CHAPITRE II SPECIMENS DE L'ETUDE .....	17
I. ECHANTILLONS DE COMPARAISON .....	21
I.1. <i>Homo sapiens</i> – Holocène .....	21
I.2. <i>Homo sapiens</i> – Pléistocène supérieur .....	23
I.3. <i>Homo neanderthalensis</i> .....	24
I.4. « Archaïques » ( <i>Homo erectus</i> tardifs) .....	28
I.5. Pléistocène inférieur .....	29
II. PLEISTOCENE MOYEN .....	32
II.1 Europe .....	32
II.2 Afrique .....	36
II.3 Asie .....	39
CHAPITRE III METHODES .....	49
I. ANALYSES MORPHOLOGIQUES.....	52
I.1. Choix et définition des caractères .....	52
I.2. Morphologie comparée.....	60
I.3. Analyse phénétique .....	60
II. MORPHOMETRIE GEOMETRIQUE .....	64
II.1 Principes de la morphométrie géométrique.....	64
II.2 Choix et description des points repères de l'analyse.....	69
II.3 Méthodes d'analyses .....	74

III.	<i>HOMO HEIDELBERGENSIS</i> : UNE APPROCHE GLOBALE .....	76
CHAPITRE IV – LA MANDIBULE.....		77
I.	MORPHOLOGIE COMPAREE .....	79
I.1.	Face antérieure de la symphyse .....	79
I.2.	Face latérale du corps mandibulaire .....	85
I.3.	Face latérale de la branche montante .....	92
I.4.	Face interne de la mandibule.....	97
I.5.	La mandibule de Mauer et le Pléistocène moyen.....	105
II.	ANALYSE PHÉNÉTIQUE.....	107
II.1	Résultats .....	107
II.2	Discussion .....	120
III.	MORPHOMETRIE GEOMETRIQUE .....	124
III.1	Résultats .....	124
III.2	Discussion .....	139
IV.	CONCLUSIONS SUR LA MANDIBULE.....	144
CHAPITRE V – LE MASSIF FACIAL SUPERIEUR .....		149
I.	MORPHOLOGIE COMPAREE .....	151
I.1.	Région orbitaire et ouverture nasale .....	152
I.2.	Zygomatique .....	162
I.3.	Maxillaire .....	169
I.4.	Morphologie du massif facial supérieur au Pléistocène moyen.....	178
II.	ANALYSE PHENETIQUE.....	180
II.1	Résultats .....	180
II.2	Discussion .....	188
III.	MORPHOMETRIE GEOMETRIQUE .....	193
III.1	Résultats .....	193
III.2	Discussion .....	208
IV.	CONCLUSIONS SUR LE MASSIF FACIAL SUPERIEUR.....	214
CHAPITRE VI – LA CALVARIA.....		219
I.	MORPHOLOGIE COMPAREE .....	222
I.1.	Caractères généraux de la calvaria .....	222
I.2.	Frontal .....	224

I.3.	Pariétal .....	233
I.4.	Occipital .....	240
I.5.	Temporal .....	251
I.6.	Morphologie de la calvaria au Pléistocène moyen.....	265
II.	ANALYSE PHENETIQUE.....	268
II.1	Résultats .....	268
II.2	Discussion .....	286
III.	MORPHOMETRIE GEOMETRIQUE .....	293
III.1	Résultats .....	293
III.2	Discussion .....	308
IV.	CONCLUSIONS SUR LA CALVARIA .....	314
CHAPITRE VII DISCUSSIONS GENERALES ET CONCLUSIONS.....		319
I.	UN GROUPE HOMOGENE AU PLEISTOCENE MOYEN .....	321
I.1.	Evidences morphologiques : morphologie comparée et phénétique.....	321
I.2.	Evidences morphométriques .....	323
I.3.	Synthèse.....	324
II.	TAXINOMIE ET HYPOTHESES EVOLUTIVES .....	327
II.1	Un taxon licite .....	327
II.2	Hypothèses évolutives au Pléistocène moyen.....	330
II.3	<i>Homo heidelbergensis</i> Schoetensack, 1908 : proposition de diagnose.....	337
BIBLIOGRAPHIE.....		341
INDEXE.....		373
INDEXE DES FIGURES.....		375
INDEXE DES TABLEAUX .....		378



# CHAPITRE I

## *HOMO HEIDELBERGENSIS* UNE ESPECE FOSSILE

---





## **I. LA MANDIBULE DE MAUER ET *HOMO HEIDELBERGENSIS***

L'espèce *Homo heidelbergensis* Schoetensack, 1908 a été inventée après la mise au jour de la mandibule de Mauer au début du 20<sup>ème</sup> siècle. Nous commençons cette introduction en revenant brièvement sur les circonstances de cette découverte.

### **I.1. LA SABLIERE DE GRAFENRAIN : DECOUVERTE**

La mandibule de Mauer a été découverte dans la sablière de Grafenrain sur la commune de Mauer à 10 km au sud-est de Heidelberg (Baden-Württemberg, Allemagne). Les alluvions dans lesquelles a été retrouvé le spécimen se sont déposées au Pliocène et à la fin du Pléistocène inférieur alors que la zone était parcourue par un méandre du Neckar. Les sédiments de la région de Mauer sont connus depuis le 19<sup>ème</sup> siècle pour leur richesse fossilifère. En 1887 le Professeur Otto Schoetensack (1850-1912) entreprend une identification systématique des restes de la faune fossile provenant des sablières de la région de Mauer. Il est soutenu dans cette tâche par le propriétaire des sablières Joseph Rösch, et par les ouvriers à qui il prodigue une formation pratique en anatomie. Pendant vingt-cinq ans Otto Schoetensack supervisera cette opération qui revêt une importance toute particulière dans le contexte de l'époque où les découvertes de fossiles étaient généralement dues au hasard (Kraatz et Querner, 1967).

Le 21 octobre 1907, une mandibule fossile est mise au jour par un ouvrier. Schoetensack l'identifie comme étant humaine en se basant notamment sur la taille réduite et la morphologie profondément moderne de la denture du spécimen (Schoetensack, 1908). Il estime l'âge des sédiments où reposait le spécimen au Tertiaire supérieur (sur la base de la faune fossile) et bien que ces sédiments soient en fait du Quaternaire inférieur, le paléontologue avait saisi l'importance de « l'âge géologique » qui place cette trouvaille dans l'histoire de l'évolution de l'Homme. Il avait de plus présumé la présence de l'Homme à cette époque reculée.

## I.2. LA MANDIBULE DE MAUER, DIAGNOSE D'*HOMO HEIDELBERGENSIS* SCHOETENSACK, 1908

La mandibule de Mauer est complète et se trouve dans un excellent état de conservation. La série dentaire, entière lors de la découverte (16 dents), a subi des dommages lors de la préparation de la mandibule en 1907 (enlèvement des sédiments et d'un galet collé sur la branche horizontale gauche) et quatre couronnes gauches (M1, M2 ainsi que P3 et P4) se sont détachées du corps mandibulaire (figure 1). En 1937, à l'occasion du trentième anniversaire de la découverte, H. Weinert restaure la denture du spécimen qui est de nouveau abimée lors d'un pillage à la fin de la seconde guerre mondiale. Les deux prémolaires sont définitivement perdues et aujourd'hui la mandibule exhibe 14 dents avec un espace vide au niveau des prémolaires gauches. La troisième molaire présente une usure relativement réduite ce qui laisse penser que la mandibule appartenait à un individu adulte assez jeune d'environ 20-30 ans (Conдеми et Koenigswald, 1997). Lors de la découverte, le spécimen était cassé au niveau de la symphyse et bien que les deux morceaux aient été collés ensemble, des petits fragments d'os ont été perdus dans cette zone. Les condyles présentent une légère asymétrie puisque le condyle gauche est déformé par de l'arthrose (Schoch, 1943 ; Czarnetzki et al., 2003). Enfin, l'apophyse coronoïde gauche est légèrement cassée à son sommet.

Dans la monographie originale parue en 1908 (*Der Unterkiefer des Homo Heidelbergensis aus den Sanden von Mauer bei Heidelberg. Ein Beitrag zur Paläontologie des Menschen*), Schoetensack insiste principalement sur les caractères primitifs de la mandibule ainsi que sur les dimensions impressionnantes du spécimen qui est alors l'un des deux fossiles humains le plus archaïque jamais mis au jour avec la calotte de Trinil (Dubois, 1894). En effet, sa constitution générale très robuste le distingue au premier coup d'œil des mandibules d'Hommes modernes et des fossiles connus à l'époque (i.e., Chancelade, Cro-Magnon, Engis, Gibraltar, Krapina, Neanderthal, Spy, Trinil). Trois caractéristiques principales contribuent à l'aspect primitif de la mâchoire : 1) un corps mandibulaire d'une épaisseur remarquable, 2) une branche montante démesurément large et, 3) une symphyse fuyante sans menton. Devant cet aspect général inédit à l'époque, Schoetensack note : « *Selbst dem Fachmanne wäre es nicht zu verargen, wenn er sie nur zögernd als menschliche anerkennen würde (...).* »<sup>1</sup> (Schoetensack, 1908 : 25), mais la morphologie de la dentition ne

<sup>1</sup> Même un spécialiste n'aurait pas été à blâmer, s'il avait hésité à l'accepter en tant qu'humain (...).

laisse que peu de doute concernant l'appartenance du spécimen au genre *Homo*. Les canines ne présentent aucun signe de projection par rapport à la rangée antérieure des incisives, et les proportions générales de la denture rentrent dans la variabilité humaine. De plus, les comparaisons qu'il effectue avec le matériel de Spy et de Krapina le confortent dans l'opinion qu'il tient un spécimen qui représente un état ancestral à la fois de ces spécimens anciens, et des Hommes modernes.

Devant de telles évidences concordantes, et sur la base d'une série de caractères mêlant une morphologie osseuse primitive, à une dentition humaine et gracile, Schoetensack décide de créer une nouvelle espèce. Suivant le Code de Nomenclature Zoologique International, il utilise la mandibule de Mauer comme holotype et nomme l'espèce qu'elle représente *Homo heidelbergensis* Schoetensack, 1908.

Schoetensack est le premier chercheur à identifier un fossile d'un tel âge géologique (le Tertiaire supérieur d'après l'auteur) et à l'attribuer au genre *Homo*. Ceci rend sa « contribution à la paléontologie humaine », comme il sous-titre sa monographie de 1908, d'une importance capitale pour la discipline. Pour lui, cette découverte se rapproche sensiblement d'un hypothétique « chaînon manquant » : « *Die Mandibula des Homo heidelbergensis läßt den Urzustand erkennen, welcher dem gemeinsamen Vorfahren der Menschheit und der Menschenaffen zukam.* »<sup>2</sup> (Schoetensack, 1908 : 44).

La mandibule de Mauer sera restée près de 600 000 ans ensevelie dans les alluvions du Neckar. Elle représente encore aujourd'hui l'un des plus anciens témoignages de la présence de l'Homme en Europe occidentale.

---

<sup>2</sup> La mandibule de l'*Homo heidelbergensis* nous laisse entrevoir l'état primitif dont devait s'approcher l'ancêtre commun aux Hommes et aux anthropoïdes.

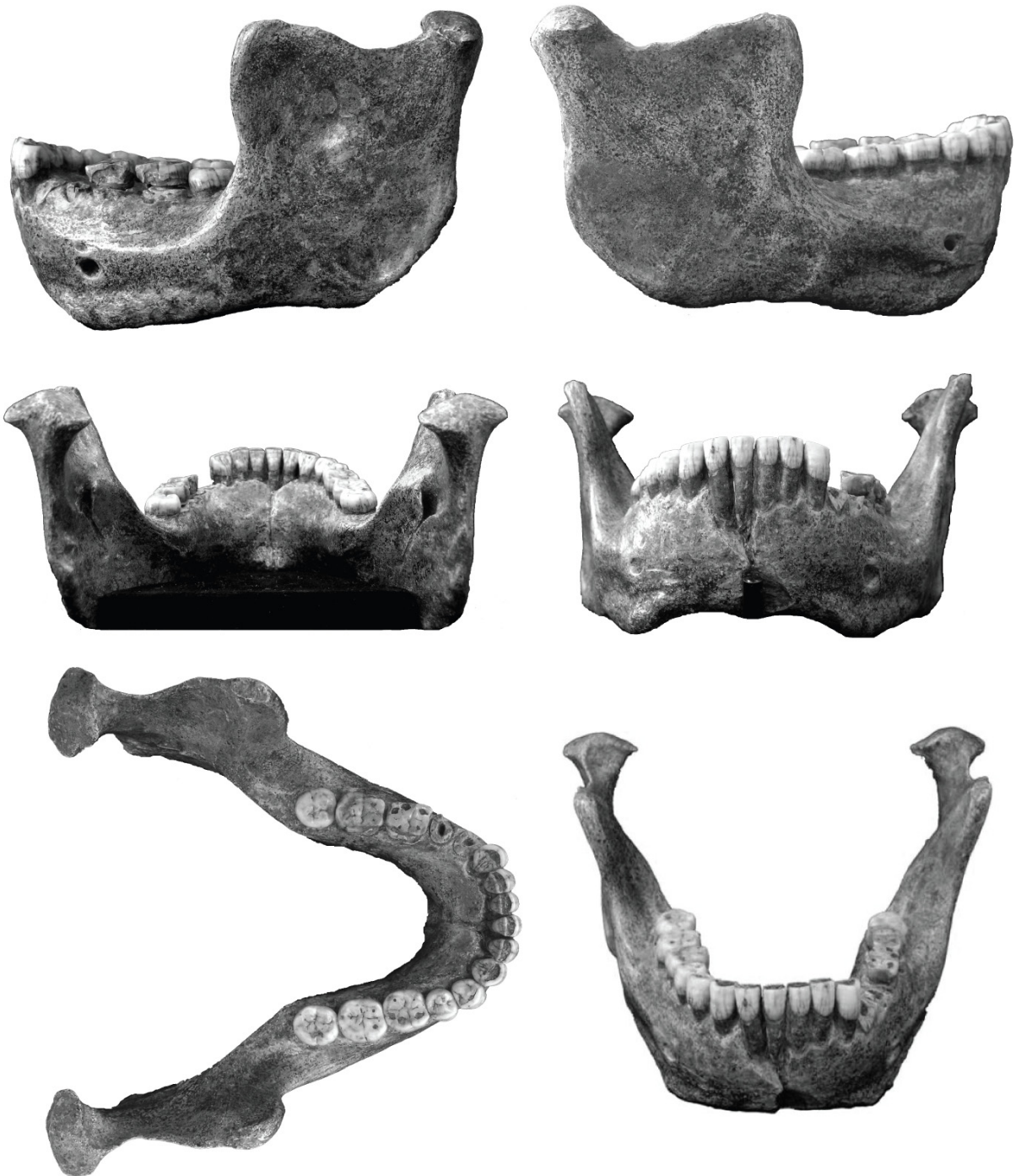


Figure 1 : Vues de la mandibule de Mauer. De gauche à droite et de bas en haut : norma lateralis gauche et droite, norma occipitalis, norma facialis, norma verticalis et vue supérieure aux trois quarts.

## II. PERSPECTIVES SUR *HOMO HEIDELBERGENSIS* : ÉTAT DE LA QUESTION EN PALEOANTHROPOLOGIE

### II.1 DE L'OUBLI A LA REHABILITATION

La découverte de la mandibule de Mauer et l'invention de l'espèce *Homo heidelbergensis* n'a pas eu le retentissement attendu. Dans son livre sur les Hommes Fossiles (Boule, 1923) ne conteste pas l'existence de l'espèce. Mais les découvertes toujours plus spectaculaires de Néandertaliens en Europe (i.e., La Chapelle-aux-Saints (Boule, 1908), Le Moustier (Peyrony, 1930), La Ferrassie (Capitan et Peyrony, 1909), La Quina (Martin, 1923)) ainsi que la découverte du « fossile » de Piltdown (Keith, 1925) vont obscurcir le débat et entraîner ce nomen dans l'oubli pour la majeure partie du siècle .

En effet, suite à l'invention de l'espèce *Pithecanthropus erectus* (*Homo erectus*) par Eugène Dubois (1893), certains auteurs comme Hrdlička (1927) et Weidenreich (1928) considèrent la mandibule de Mauer comme un représentant européen de ce taxon. Au cours des années 1950, le développement de la théorie synthétique de l'évolution entraîne une réduction drastique du nombre d'espèces identifiées en paléanthropologie. *Homo erectus* devient le point central de la classification pour tous les représentants du genre *Homo* à l'exception des Néandertaliens et des Hommes modernes (Mayr, 1950 ; Drennan, 1953). Ce processus entraîne la création de nombreuses sous-espèces et la mandibule de Mauer devient ainsi le représentant d'*Homo erectus heidelbergensis* (Campbell, 1964 ; Kraatz, 1985, 1992).

La découverte du crâne de Petralona en Grèce en septembre 1959, va relancer le débat sur la place d'*Homo heidelbergensis* dans l'évolution humaine. Dans sa monographie sur le crâne de Petralona, Murrill (1981), souligne tout d'abord les similarités existantes entre le massif facial des Néandertaliens et celui de Petralona sur la base de comparaisons morphologiques. Il place cependant le fossile dans une sous-espèce d'*Homo erectus* et considère deux hypothèses : la première, exclusivement européenne (*Homo erectus petralonensis*) et la seconde afro-européenne qui inclurait le spécimen zambien Kabwe 1 (ex-Broken Hill) et utiliserait le nom inventé par Woodward (1921) pour ce fossile afin de désigner la sous-espèce (*Homo erectus rhodesiensis*). Murrill ne fait pas l'inférence d'une possible inclusion de la mandibule de Mauer dans un taxon commun avec le crâne de Petralona. Il n'utilise donc pas le nom d'espèce *Homo heidelbergensis*. Toutefois, ses

conclusions préfigurent les débats sur l'évolution du genre *Homo* au Pléistocène moyen qui se développeront dans les années suivantes. C'est de ces débats que viendra la réhabilitation du nom d'espèce *Homo heidelbergensis*.

La vision d'une espèce *Homo erectus*, polytypique présente dans l'ensemble de l'ancien monde comme unique ancêtre de l'*Homo sapiens* est contestée dès la fin des années 1970. En effet, l'essor de la cladistique, de plus en plus appliquée aux problématiques de l'évolution humaine (e.g., Eldredge et Tattersall, 1975 ; Delson et al., 1977 ; Bonde, 1977) les découvertes toujours plus nombreuses de nouveaux fossiles (e.g., Clarke, 1976 ; Day et al., 1976 ; Mturi, 1976 ; Aguirre, 1977 ; Vandermeersch, 1978 ; Rightmire, 1979) et le développement de la théorie des équilibres ponctués (Eldredge et Gould, 1972), transforment profondément la classification de la lignée humaine qui redevient beaucoup plus complexe. Certains auteurs proposent alors de diviser l'hypodigme d'*Homo erectus* en de nombreuses espèces. Ils regroupent la plupart des fossiles africains précédemment attribués à *Homo erectus* dans leur propre taxon *Homo ergaster* Groves et Mazak, 1975, et le nom *Homo heidelbergensis* est finalement réintroduit.

Il est important de rappeler que les débats sur la composition et la position de l'espèce *Homo heidelbergensis* au sein de l'évolution humaine, vont occulter la question de la validité du taxon. Peu d'études, comme nous allons le voir par la suite, s'intéressent à la mandibule de Mauer qui est pourtant l'holotype de l'espèce. Par conséquent, de nombreux auteurs s'interrogent sur l'utilisation qui doit être faite d'*Homo heidelbergensis* sans se référer au fossile qui a permis son invention. C'est plus la position géographique et chronologique des fossiles étudiés qui poussent certains auteurs à utiliser ce nom d'espèce pour les désigner.

## II.2 HYPOTHESES EVOLUTIVES

En 1983, Stringer utilise le nom *Homo heidelbergensis* pour désigner un taxon afro-européen regroupant des spécimens tels que Petralona, Arago, Vértesszöllös 2, Bodo et Kabwe 1. Sur la base d'analyses multivariées, il rapproche tout particulièrement Petralona du fossile africain Kabwe 1 et propose plusieurs hypothèses afro-européennes. Ce taxon du Pléistocène moyen pourrait ainsi être considéré comme le dernier ancêtre commun des Néandertaliens et des Hommes modernes ou plus simplement comme l'ancêtre d'une des deux espèces. Cette espèce afro-européenne prendrait le nom de *Homo rhodesiensis* Woodward, 1921 si son holotype est Kabwe 1 (Mauer n'est alors pas inclus dans l'espèce).

Par contre, et suivant la loi d'antériorité du Code de Nomenclature Zoologique International, si la mandibule de Mauer est incluse dans ce taxon, elle en devient l'holotype et l'espèce doit s'appeler *Homo heidelbergensis* (Stringer, 1983). Cette dernière hypothèse sera par la suite reprise par Rightmire dès 1988 avant d'être largement soutenue et développée par cet auteur durant les années 1990 et 2000 (Rightmire, 1988, 1996, 1998, 2001a, 2008) (figure 2a). L'idée selon laquelle *Homo heidelbergensis* est une espèce afro-européenne s'appuie notamment sur l'identification d'autapomorphies chez les *Homo erectus* asiatiques (Andrews, 1984 ; Stringer, 1984 ; Rightmire, 1990). Ces spécimens se retrouvent exclus de la lignée évolutive menant aux Hommes modernes et aux Néandertaliens, ce qui entraîne une reconsidération de la place taxinomique de certains fossiles européens et africains du Pléistocène moyen. Les *Homo erectus* africains (i.e., *Homo ergaster*) auraient colonisé l'Ancien Monde avant de donner naissance à une espèce *Homo heidelbergensis* afro-européenne, considérée comme le dernier ancêtre commun des Hommes modernes et des Néandertaliens. L'apparition des deux nouvelles espèces se serait produite au cours de deux événements de spéciation différents (Stringer, 1983, 1985 ; Rightmire, 1990, 1998 ; Tattersall, 2000 ; Rightmire, 2008).

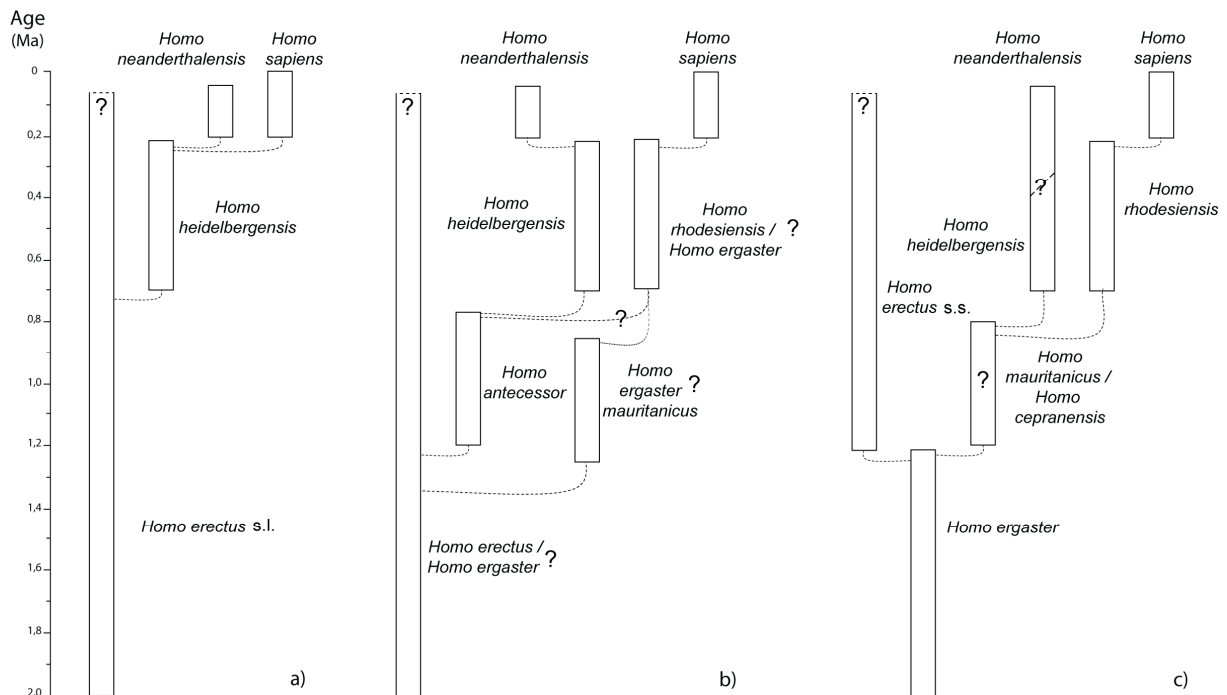
Bien qu'elle ne soit pas partagée par tous les chercheurs (cf. congrès International de Paléontologie Humaine à Nice en 1982 : de Lumley, 1982 et par exemple, de Bonis et Melentis, 1982), cette hypothèse va trouver un retentissement important en paléontologie humaine jusqu'à la découverte de nouveaux fossiles du Pléistocène moyen notamment en Asie et en Europe (Lü, 1990 ; Arsuaga et al., 1992 ; Carbonell et al., 1995). Ces spécimens mettent en lumière la diversité très importante de l'enregistrement fossile de cette période ; elles vont permettre de renforcer l'hypothèse d'une espèce européenne autochtone au Pléistocène moyen soutenue dans les années 1980 par certains auteurs (Adam, 1985 ; Vandermeersch, 1985).

Les restes humains mis au jour à Atapuerca et principalement à la Sima de los Huesos, vont participer tout particulièrement au développement de l'hypothèse autochtone. Ces fossiles dont l'âge estimé est supérieur à 350 ka (près de 600 ka selon l'étude de Bischoff et al., 2007) présentent de nombreuses affinités avec les Néandertaliens, ce qui amène certains auteurs à ancrer la lignée néandertalienne en Europe dès 600. L'association de la mandibule de Mauer aux spécimens de la Sima de los Huesos entraîne l'utilisation du nom *Homo heidelbergensis* pour ces fossiles et pour l'ensemble des restes humains européens du Pléistocène moyen (Arsuaga et al., 1992 ; Arsuaga et al., 1997 ; Rosas et Bermúdez de Castro, 1998) (figure 2c). Comme l'hypothèse afro-européenne, cette idée se base sur deux

événements de spéciation à l'origine des Néandertaliens et des Hommes modernes. Cependant, dans cette hypothèse ces événements de spéciation sont considérés comme les preuves de l'existence de deux lignées distinctes en Afrique et en Europe. Cette interprétation se base sur l'identification de caractères morphologiques dérivés néandertaliens sur les fossiles du Pléistocène moyen européen (Arsuaga et al., 1997 ; Bischoff et al., 2007). En d'autres termes, l'origine de la lignée néandertalienne remonterait à l'apparition des premiers caractères néandertaliens. Par conséquent, les spécimens de Mauer, de la Sima de los Huesos, et de l'Arago, représenteraient l'origine de cette lignée qui conduirait aux populations de Bilzingsleben, Vértesszöllös, Petralona, Swanscombe et Steinheim. Ces chercheurs ne reconnaissent pas de séparation claire entre ces fossiles et les spécimens dits « pré-néandertaliens » ou « proto-néandertaliens » comme Biache, Ehringsdorf et Saccopastore (Conдеми, 1992 ; Arsuaga et al., 1993 ; Carbonell et al., 1995 ; Arsuaga et al., 1997 ; Dean et al., 1998 ; Conдеми, 2001 ; Rougier, 2003). Si l'ensemble des tenants de la théorie d'une espèce exclusivement européenne s'accorde sur les critères pour la définir, le statut taxinomique des spécimens reste débattu, puisque certains auteurs considèrent que l'ensemble de ces individus pourrait être considéré comme représentant un unique taxon *Homo neanderthalensis* (Conдеми, 1992 ; Dean et al., 1998 ; Conдеми, 2001 ; Hublin, 2009) quand d'autres reconnaissent dans les fossiles du Pléistocène moyen l'espèce *Homo heidelbergensis* (Arsuaga et al., 1992 ; Arsuaga et al., 1997 ; Bischoff et al., 2007) (figure 2c).

Néanmoins, et quel que soit le statut systématique accordé aux fossiles, l'hypothèse européenne s'appuie sur un modèle défini par Piveteau (1970) puis développé par Vandermeersch (1978) et certains de ses étudiants (Conдеми, 1989, 1992), qui est désormais connu sous le nom de théorie de l'accrétion (i.e., Accretion Model) (Dean et al., 1998 ; Hublin, 1998). Il décrit l'accumulation progressive de caractères dérivés néandertaliens chez les spécimens fossiles du Pléistocène moyen européen. Dans ce cadre théorique, les espèces *Homo heidelbergensis* et *Homo neanderthalensis* sont considérées : soit comme deux chrono-espèces, voire des chrono-sous-espèces, faisant parties d'une lignée européenne isolée qui mène aux populations de Néandertaliens « classiques » ; soit comme un unique taxon monophylétique *Homo neanderthalensis*. Les spécimens africains considérés par les tenants de la théorie afro-européenne comme membre d'*Homo heidelbergensis* sont regroupés au sein de l'espèce *Homo rhodesiensis* (Woodward, 1921) (Bermúdez de Castro et al., 2004).





**Figure 2 :** Synthèse des scénarios évolutifs majeurs pour le Pléistocène moyen. Les points d'interrogations représentent les principaux désaccords entre différentes études qui présentent des scénarios proches. 1a) hypothèse Afro-Européenne (Stringer, 1983 ; Rightmire, 1998, 2008) ; 1b) hypothèse européenne exclusive (Bermúdez de Castro et al., 1997, 2007) ; 1c) hypothèse européenne exclusive (Arsuaga et al., 1993 ; Dean et al., 1998 ; Hublin, 2001).

Plus récemment, la mise au jour de restes humains du Pléistocène inférieur dans les sites de Gran Dolina (800 ka) et de la Sima del Elefante (1,2 Ma) (Atapuerca) dans le nord de l'Espagne, compliquent un peu plus la situation. En effet, les découvreurs de ces fossiles créent une nouvelle espèce qui serait un possible ancêtre commun pour les Hommes modernes et les Néandertaliens : *Homo antecessor* (Bermúdez de Castro et al., 1997) (figure 2b). Cependant, la description de nouveaux fossiles provenant de ces sites, l'hémi-mandibule ATD6-96 de Gran Dolina (Carbonell et al., 2005) et la mandibule TE9 de la Sima del Elefante (Carbonell et al., 2008), ne semblent pas permettre la confirmation de l'hypothèse d'une relation phylogénétique entre ces spécimens et la lignée européenne menant aux Néandertaliens. Carbonell et al. (2005) suggèrent une origine eurasienne commune pour la population de la Gran Dolina et pour certains restes chinois (le crâne de Nanjing I, grotte d'Hulu, Chine) (Liu et al., 2005). Cette origine eurasienne pousse Bermúdez de Castro et al. (2007) à proposer la création d'une sous-espèce *Homo ergaster mauritanicus*, pour certains fossiles nord-africains du Pléistocène moyen. Cette sous-espèce est basée sur le taxon créé pour désigner les découvertes de Tighenif (ex. Ternifine) (i.e., *Homo mauritanicus*, ex-

*Atlanthropus mauritanicus* Arambourg, 1954) et souligne les caractéristiques ancestrales de ces fossiles nord-africains. L'ensemble de ces hypothèses rendent à *Homo heidelbergensis* sa place au sein d'une lignée exclusivement européenne menant aux Néandertaliens (figure 2b).

Ces découvertes ancrent le débat sur la fin du Pléistocène inférieur, et la mise au jour du crâne de Ceprano près de Rome va également y contribuer. Selon certains auteurs ce crâne vieux de près de 900 ka, pourrait lui aussi appartenir à une espèce qui serait le dernier ancêtre commun aux Néandertaliens et aux Hommes modernes (Manzi et al., 2001 ; Manzi, 2009). Mallegni et al. (2003) proposent l'utilisation du nom *Homo cepranensis* pour la désigner. Toutefois, d'autres auteurs pointent les ressemblances entre Ceprano et des fossiles africains du Pléistocène inférieur (e.g., Daka, Buia) pour réfuter ces hypothèses (Gilbert et al., 2003). Dans cette configuration, comme dans les scénarios suggérés à la fois par les tenants de la théorie de l'accrétion (cf. *supra*) et par les découvreurs des fossiles de Gran Dolina et Elefante, *Homo heidelbergensis* devient une chrono-espèce d'*Homo neanderthalensis*, exclusivement européenne.

Sur la base des données fossiles actuellement disponibles, les relations phylogénétiques entre les représentants d'*Homo antecessor* et d'*Homo cepranensis*, et la lignée néandertalienne restent néanmoins totalement incomprises.

Un scénario alternatif présenté par Hublin (2001), propose l'utilisation des noms spécifiques *Homo mauritanicus* (Arambourg, 1954) et *Homo rhodesiensis* Woodward, 1921 inventé suite à la découverte des fossiles de Kabwe (ex-Broken Hill), afin de clarifier les relations phylogénétiques entre les populations africaine et européenne du Pléistocène moyen. Selon cet auteur, un hypothétique taxon qui serait le dernier ancêtre commun aux Néandertaliens et aux Hommes modernes devrait réunir les spécimens du début du Pléistocène moyen afro-européen (Tighenif, Ceprano et Gran Dolina) sous le nom d'*Homo mauritanicus* qui précède l'invention du nom *Homo antecessor*. Les fossiles plus récents pourraient être regroupés sous le nom *Homo rhodesiensis*. Cette espèce concernerait les spécimens africains comme Bodo, Kabwe, Ndutu, Hopefield et Salé et certains fossiles européens qui ne pourraient pas encore être rattachés à l'espèce *Homo neanderthalensis*. Ce taxon serait l'ancêtre des *Homo sapiens* et des *Homo neanderthalensis*. Ce scénario repose sur l'hypothèse que des tendances évolutives différentes se seraient produites en Asie et en Afrique au cours du Pléistocène. Si ces divergences ne peuvent pas être démontrées, les fossiles africains du Pléistocène inférieur seraient simplement rattachés à un hypothétique taxon *Homo erectus* s.l. (Hublin, 2001).

Finalement, sur la base des évidences fossiles disponibles que nous venons de présenter brièvement ici, Bräuer (2008) considère que les *Homo erectus* africains auraient donné naissance à deux lignées différentes, qui auraient évolué parallèlement en Afrique et en Europe durant les 700 à 800 000 dernières années. Chaque lignée représenterait une espèce différente : *Homo neanderthalensis* en Europe et *Homo sapiens* en Afrique.

Etant donné les débats passés et en cours sur la question, il apparaît clairement que l'espèce *Homo heidelbergensis* occupe une place stratégique dans la compréhension des phénomènes évolutifs qui ont eu cours au Pléistocène moyen avant l'apparition de l'Homme moderne et des Néandertaliens, c'est-à-dire, entre 700 et 300 ka. En effet, l'holotype de l'espèce, la mandibule de Mauer, et l'ensemble des spécimens africains et européens qui sont régulièrement considérés comme des *Homo heidelbergensis* se trouvent chronologiquement entre les *Homo erectus* africains et les spécimens du Pléistocène supérieur (*Homo sapiens* et *Homo neanderthalensis*). *Homo heidelbergensis* est ainsi utilisé pour désigner de très nombreux fossiles (Rightmire, 1996 ; Arsuaga et al., 1997 ; Rightmire, 1998) bien que la majorité de ces spécimens ne présente pas de reste mandibulaire et qu'une comparaison directe avec la mandibule de Mauer soit rarement possible.

Comme nous l'avons vu, si un consensus sur la place du taxon au sein de l'évolution humaine, et sur son utilité même, tarde à se dessiner au sein de la communauté scientifique, deux hypothèses principales se sont peu à peu imposées au cœur du débat. La première considère *Homo heidelbergensis* comme une espèce afro-européenne ancêtre des Néandertaliens et des Hommes modernes (Stringer, 1983, 1985 ; Rightmire, 1990, 1996) (figure 2a), la seconde interprète le taxon comme exclusivement européen et faisant partie de la lignée Néandertalienne (Arsuaga et al., 1997 ; Rosas et Bermúdez de Castro, 1998 ; Rosas, 2001) (figures 2b et c).

### III. OBJECTIFS DE L'ETUDE

Des zones d'ombres subsistent encore quant à l'interprétation de la morphologie des fossiles du Pléistocène moyen et particulièrement de la mandibule de Mauer. Le rôle de l'espèce *Homo heidelbergensis* Schoetensack, 1908 au sein de la lignée humaine, son expansion géographique et temporelle, sa définition même d'un point de vue morphologique sont constamment remis en question.

En effet, la validité de l'espèce n'a pas été réellement testée, et, à l'exception de quelques études (Condemi et Koenigswald, 1997 ; Rosas et Bermúdez de Castro, 1998) la mandibule de Mauer est souvent absente des discussions concernant *Homo heidelbergensis*.

Pour ces raisons, nous nous proposons de clarifier le débat sur l'existence et le rôle d'*Homo heidelbergensis*, au travers de l'étude d'un grand nombre de fossiles du Pléistocène. Ce travail a pour objectif de :

1. Tester la validité de l'espèce *Homo heidelbergensis* à partir de différentes zones du crâne : la mandibule (l'holotype de l'espèce est une mandibule), le massif facial supérieur et la calvaria. Nous verrons s'il est possible d'objectiver l'existence d'un groupe de fossiles séparé des taxons reconnus en paléanthropologie (i.e., *Homo sapiens*, *Homo neanderthalensis* et *Homo* sp. du Pléistocène inférieur), et qui contiendrait la mandibule de Mauer. Si ce groupe existe, il peut être désigné par le nom *Homo heidelbergensis*. Pour ce faire nous utilisons dans un premier temps la morphologie comparée, qui est la démarche classique d'identification d'une espèce en paléontologie humaine. Ces résultats sont ensuite traités au travers d'une analyse phénétique afin d'objectiver la formation de regroupements de spécimens fossiles. Enfin, une analyse par morphométrie géométrique nous permet de vérifier si le groupe préalablement défini est morphométriquement distinct des autres espèces reconnues en paléanthropologie (i.e., *Homo sapiens*, *Homo neanderthalensis*).
2. Si l'existence d'un groupe distinct est avérée, nous nous proposons de redéfinir l'espèce *Homo heidelbergensis* avec une liste de caractères morphologiques issue de l'étape 1, une liste de paratypes et dont l'hypodigme nous donnerait la répartition géographique et temporelle de l'espèce.

3. Finalement, si les deux objectifs précédents sont atteints, nous nous positionnerons par rapport aux différentes hypothèses concernant l'évolution humaine et le rôle d'*Homo heidelbergensis* au Pléistocène moyen, que nous avons présentées ci-dessus (figure 2).



## **CHAPITRE II**

### **SPECIMENS DE L'ETUDE**

---





Cette étude aborde la question de l'évolution humaine au Pléistocène moyen. Plus précisément, nous nous proposons de tester l'existence de l'espèce *Homo heidelbergensis*, inventée par Otto Schoetensack en 1908 à la suite de la découverte de la mandibule de Mauer. Ce spécimen fossile, daté du Pléistocène moyen, est le représentant d'une population humaine qui était inconnue à l'époque de sa découverte. L'enregistrement fossile du Pléistocène moyen, s'est depuis, considérablement étoffé. Désormais, de nombreux spécimens peuvent potentiellement être rattachés à *Homo heidelbergensis*. Cependant, l'absence de définition et de diagnose claires de l'espèce ainsi que la nature de l'holotype (une mandibule unique) rendent difficile toute inclusion nouvelle dans le taxon.

Par conséquent, notre objectif est dans un premier temps, d'identifier les caractères morphologiques de la mandibule de Mauer qui permettrait la mise en place d'une diagnose actualisée de l'espèce. Puis, dans un second temps, d'essayer de mettre en évidence au Pléistocène moyen un groupe de spécimens fossiles homogène (d'un point de vue morphologique et morphométrique). Dans l'éventualité où la mandibule de Mauer trouverait sa place dans ce groupe, l'ensemble pourrait alors prendre le nom d'*Homo heidelbergensis*.

Pour ce faire, nous avons constitué un échantillon de comparaison composé de trois groupes déterminés. Les deux premiers sont des taxons reconnus en paléontologie humaine, à savoir *Homo neanderthalensis* et *Homo sapiens*. Ces échantillons ont été constitués à partir d'individus de provenances géographique et chronologique variées, afin de considérer l'éventail de variation morphologique le plus large possible au sein de ces espèces. Le troisième groupe de ce matériel de comparaison est composée de spécimens du Pléistocène inférieur. Ces fossiles ne sont pas regroupés en fonction de leur attribution taxinomique, mais en fonction de leur origine chronostratigraphique.

Enfin, un échantillon d'étude qui constitue le cœur de notre matériel, est composé de fossiles du Pléistocène moyen provenant d'Europe, d'Afrique et d'Asie. Ces spécimens sont les représentants potentiels de l'espèce *Homo heidelbergensis*.

A l'exception des Néandertaliens et des Hommes modernes, nous avons choisi de regrouper les spécimens en fonction de leur position chronostratigraphique et géographique lors de l'analyse morphologique. Nous avons inclus dans chaque analyse morphologique tous les spécimens dont au moins un caractère de la zone morphologique étudiée était observable. Dans la mesure où les jeunes individus ne montrent pas tous les caractères propres aux

adultes, nous avons exclu les spécimens juvéniles à l'exception des fossiles de Gran Dolina (i.e., ATD6-15, ATD6-69 et ATD6-96), du crâne D2700 de Dmanisi, de l'adolescent de Nariokotome (KNM-WT 15000) et de la mandibule KNM-ER 820, en raison de la rareté des restes fossiles provenant de leurs époques respectives. Si ces fossiles nous apportent de précieuses informations, leur interprétation reste néanmoins problématique.

Toutes les dates indiquées sont données en Ma (million d'année), puis en ka (millier d'années), le terme B.P. (before present) étant précisé pour les dates les plus récentes. Les méthodes de datation utilisées sont précisées pour chaque site.

Comme nous l'expliquons ci-dessus, le matériel de comparaison a été sélectionné afin de représenter les taxons identifiés en paléontologie humaine. Nous avons étudié un échantillon d'Hommes modernes (n=128) dont le rôle est de présenter non pas une estimation de la variabilité humaine actuelle et passée, mais d'offrir une variabilité morphologique qui prenne en compte les variables de temps et d'espace. Notre échantillon humain de l'Holocène couvre une période d'environ 7000 ans et provient d'Afrique (n=30), d'Asie (n=30) et d'Europe (n=68). Nous avons complété ces données sur l'Homme moderne en incluant des *Homo sapiens* fossiles (n=9) qui couvrent une période de près de 80 ka. L'objectif d'un tel échantillon est de pouvoir se rapprocher de ce que les paléoanthropologues observent dans l'enregistrement fossile, à savoir des spécimens provenant d'endroits géographiques éloignés et séparés par d'importants laps de temps. Cet ensemble nous permet de nous rapprocher, par exemple, de la période couverte par notre second échantillon de comparaison : les Néandertaliens.

Afin de prendre un compte un maximum de variabilité temporelle et géographique, dans l'échantillon de Néandertaliens, nous avons décidé de ne pas nous restreindre aux Néandertaliens dits « classiques ». Notre échantillon de Néandertaliens se définit comme les populations ayant vécu en Europe et au Proche-Orient entre 130 et 35 ka. Ainsi, outre les Néandertaliens du stade 4, des spécimens du stade 3 (e.g., spécimens provenant de Saccopastore, La Chaise, Gibraltar (Forbe's Quarry) et Krapina) du modèle de l'accrétion (Condemi, 1992 ; Dean et al., 1998 ; Hublin, 1998 ; Condemi, 2001) sont inclus dans le groupe ainsi que des spécimens de Néandertaliens proche-orientaux (e.g., Amud, Tabun et Shanidar) (n=27).

En ce qui concerne les spécimens fossiles du Pléistocène inférieur nous les avons regroupés par zone géographique sans tenir compte des taxonomies en vigueur et ceci afin de

ne pas engendrer plus de confusion dans l'analyse des morphologies des différentes populations (n=27, dont pour l'Afrique=10, pour l'Asie=14 et pour l'Europe=3).

Nous présentons succinctement ici les différents sites et spécimens. Ces informations sont résumées dans le tableau 2 et des informations complémentaires concernant les séries d'Hommes modernes sont disponibles en annexe 2.

## I. ECHANTILLONS DE COMPARAISON

### I.1. *HOMO SAPIENS* – HOLOCENE

Lorsque cela a été possible le sexe ratio de chaque échantillon a été équilibré.

#### I.1.1 NEOLITHIQUE (N=35)

##### Hassi-el-Abiod

Nous avons étudié deux séries néolithiques. La première provient d'un site africain Hassi-el-Abiod (Mali) fouillé au début des années 1980. 18 sites ont été mis au jour présentant majoritairement des tombes sans structure protectrices datées de  $6970 \pm 130$  ans B.P.  $^{14}\text{C}$  (Petit-Maire et Dutour, 1987 ; Dutour, 1989). 15 individus présentant une mandibule associée au crâne ont été sélectionnés en fonction de leur état de conservation (UMR 6578, Marseille).

##### Loisy-en-Brie

La seconde série provient d'un hypogée fouillé à Loisy-en-Brie (Marne, France) à la fin des années 1960 dont le NMI est de 147. Ce site est daté de  $3740 \text{ BP} \pm 120$  ans B.P.  $^{14}\text{C}$  et a dû être utilisé pendant 70 ans (Dutour, 1994). La fouille n'a pas pu respecter les connexions anatomiques, nous avons donc sélectionné 20 crânes en bon état de conservation et 20 mandibules qui ne proviennent pas forcément des mêmes individus (UMR 6578, Marseille).

#### I.1.2 HISTORIQUES ET CONTEMPORAINS (N=93)

Cinq séries d'Hommes modernes récents ont été étudiées.

##### Nigéria

Nous avons étudié 15 individus Nigériens du 19<sup>ème</sup> siècle présentant une mandibule associée au crâne et dont l'état de conservation était satisfaisant. L'âge et le sexe était parfois connus. Nous avons essayé d'équilibrer le sexe ratio de cet assemblage (NHM, Londres).

Chine

Nous avons inclus deux séries asiatiques. La première a été collectée en Chine au 19<sup>ème</sup> siècle. Nous avons étudié 15 individus d'âge et de sexe connus mais il n'y avait que très peu de femmes (2 dans l'échantillon, China 5 et 6) (NHM, Londres).

Java

La seconde série asiatique a été collectée par des colons Britanniques au 19<sup>ème</sup> siècle. Tous les individus proviennent de l'île de Java, à l'exception de deux individus qui vivaient sur l'île de Maduras (Java 5 et 11). Nous avons sélectionné 15 individus en bon état de conservation dont l'âge et le sexe sont connus (NHM, Londres).

Nous avons aussi observé deux séries européennes.

Spitalfields

Les 30 premiers individus proviennent du célèbre cimetière de Spitalfields à Londres (Molleson et Cox, 1993). Ils sont d'âge et de sexe connus et datent du début du 18<sup>ème</sup> siècle pour les plus anciens et de la fin du 19<sup>ème</sup> siècle pour les plus récents (NHM, Londres).

Roumanie

La dernière série est majoritairement composée d'individus roumains à l'exception de deux individus bulgares (Rouma 9 et 12). Ces individus sont d'âge et de sexe connus, ils ont vécu au début du 20<sup>ème</sup> siècle. Nous avons sélectionné 18 spécimens en bon état de conservation (Musée de l'Homme, Paris).

Tableau 1 :

Détail des séries d'Hommes modernes historiques et contemporains utilisés dans l'analyse

Série	Période	Dénomination	Hommes	Femmes	Indéterminés	Total
Hassi-el-Abiod	Néolithique	Sahara	8	2	5	15
Loisy-en-Brie	Néolithique	Loisy	-	-	20	20
Nigéria	19 <sup>ème</sup> siècle	Nigeria	3	2	10	15
Chine	19 <sup>ème</sup> siècle	China	13	2	-	15
Java	19 <sup>ème</sup> siècle	Java	8	6	1	15
Spitalfields	18 <sup>ème</sup> -19 <sup>ème</sup>	Spital	15	15	-	30
Roumanie	20 <sup>ème</sup> siècle	Rouma	11	7	-	18
<b>Total</b>	-	-	58	34	36	128

Présentation de la période, de la dénomination utilisée au cours de l'étude, du nombre d'individus de sexe masculin et féminin et du nombre total de spécimens. Des informations complémentaires sont disponibles en annexe 2

## I.2. *HOMO SAPIENS* – PLEISTOCENE SUPERIEUR (12 KA -130 KA)

Nous avons inclus dans ce groupe les fossiles à rapporter à *Homo sapiens* de façon consensuelle (n=9).

### I.2.1. EUROPE (N=5)

Découvert par hasard lors de l'aménagement d'une voie ferrée en 1886, l'abri sous-roche de Cro-Magnon (Les Eyzies-de-Tayac, Dordogne, France) a permis l'exhumation d'un minimum de 4 individus. Il a récemment été daté à 28 ka <sup>14</sup>C (Henry-Gambier, 2002). Nous avons observés les trois spécimens adultes (Cro-Magnon I, II et III). Cro-Magnon II est probablement un sujet féminin et ne présente pas de mandibule associée, Cro-Magnon III ne présente pas de face préservée (Broca, 1868 ; Vallois et Billy, 1965).

Au cours de six campagnes de fouilles dirigées par Movius, l'abri sous-roche dit l'Abri Pataud (Dordogne, France), près des Eyzies-de-Tayac a livré 12 individus très incomplets, ainsi qu'un crâne d'un sujet féminin conservé dans son intégralité (Pataud 1) (Movius et Vallois, 1959). Nous avons inclus ce dernier spécimen dans l'étude. Le site est daté de 22 ka, <sup>14</sup>C (Bricker et Mellars, 1987).

Le spécimen de Chancelade (Périgueux, Dordogne, France) complète cet échantillon. Il provient d'une sépulture individuelle découverte en 1888 par Hardy et est daté du magdalénien (Sonneville-Bordes, 1959). Le crâne est en bon état de conservation (des fragments des pariétaux et de la base du crâne sont manquants), le condyle droit de la mandibule est cassé (Hardy, 1890 ; Vallois, 1941-1946 ; Billy, 1992).

### I.2.2. PROCHE-ORIENT (N=4)

Les trois plus anciens spécimens proviennent du Proche-Orient, des sites de Skhūl et Qafzeh en Israël. La grotte de Skhūl est située sur la bordure occidentale du Mont Carmel. Dix spécimens d'Hommes anatomiquement modernes ont été mis au jour par Garrod en 1931 et 1932 (Garrod et Bate, 1937). Le site a été daté par différentes techniques de datation : 119 ± 18 ka, thermoluminescence (Mercier et al., 1993) ; 100 ± 5 ka, <sup>230</sup>Th/<sup>234</sup>U (McDermott et al., 1993) ; entre 100 et 135 ka, ESR et U-series (Grün et al., 2005). Nous avons étudié Skhūl V dont le crâne est quasiment complet à l'exception de la partie centrale de la face (os nasaux et partie du maxillaire), la mandibule est complète (McCown et Keith, 1939 ; Vandermeersch, 1981).

La grotte de Qafzeh est située à proximité de la ville de Nazareth. Dix-huit Hommes anatomiquement modernes y ont été mis au jour par Neuville (années 1930), Piveteau et Vandermeersch (de 1965 à 1975). Le site est daté à environ 100 ka ( $120 \pm 8$  ka (Grün et Stringer, 1991),  $100 \pm 5$  ka (McDermott et al., 1993) et  $92 \pm 5$  ka (Valladas et al., 1988)). Nous avons étudié le crâne de Qafzeh 6 presque complet à l'exception de la base du crâne et qui ne présente pas de mandibule associée et le crâne probablement féminin de Qafzeh 9. Celui-ci ne présente pas d'os nasaux et la base du crâne est endommagée, la mandibule est assez complète (absence du condyle gauche et corps mandibulaire droit fragmentaire) (Vandermeersch, 1981).

Découvert lors d'une opération de prospection en 1989, le site d'Ohalo situé dans la Vallée Nord du Jourdain (Israël) a produit le squelette le plus complet du début de l'épipaléolithique israélien. Ohalo II présente une mandibule associée et est dans un état remarquable de conservation (Hershokvitz et al., 1995), il est daté de 19 ka,  $^{14}\text{C}$  (Carmi et Segal, 1992).

### **I.3. HOMO NEANDERTHALENSIS (N=30)**

#### I.3.1. EUROPE (N=25)

Vingt-trois restes fossiles appartenant à des adultes et des enfants ont été mis au jour dans la grotte de l'Abri Bourgeois-Delaunay (La Chaise-de-Vouthon, Charente, France) au cours de fouilles dirigées par A. Debénath. Malgré la présence de nombreux traits néandertaliens, ces fossiles ne sont pas considérés comme des Néandertaliens « classiques » mais comme des « anté-néandertaliens » (Condemi, 2001). Nous avons inclus dans l'étude la mandibule adulte BD1 (bon état de conservation seule la partie antérieure de la symphyse n'est pas conservée), l'occipital BD 6 et la calotte crânienne BD 17 (partie postérieure du frontal, pariétal gauche et fragments du pariétal droit et de l'occipital) (Piveteau, 1970 ; Condemi, 2001). Le site est estimé à près de 135 ka par différentes méthodes de datation (e.g., Uranium-series, ESR) (Schwarcz et Debénath, 1979 ; Blackwell et al., 1992 ; Condemi, 2001)

Les crânes de Saccopastore ont été découverts dans une carrière de sable et de gravier à Rome (Italie) dans les années 1930. Ils présentent de nombreux traits Néandertaliens sans toutefois correspondre totalement au schéma morphologique des Néandertaliens classiques. Ils sont par contre très proches morphologiquement des Néandertaliens proche-orientaux (Sergi, 1944, 1948a ; Condemi, 1992). Le site est estimé entre 130 et 120 ka (Condemi, 1992 ; Bruner et Manzi, 2006). Les fossiles ne présentent pas de mandibules associées, le torus sus-

orbitaire du crâne 1 est manquant, la quasi-totalité de la calvaria du crâne 2 (particulièrement la partie gauche) est manquante.

Après la découverte d'une molaire d'Homme en août 1899, l'abri-sous-roche de Krapina (Croatie) situé à 40 km de Zagreb a été fouillé jusqu'en 1905. Il a livré un des plus exceptionnels assemblages de restes humains du début du Pléistocène supérieur (874 restes humains). Les niveaux à Néandertaliens seraient datés entre 120 et 140 ka (ESR) (Rink et al., 1995). Nous avons observé les spécimens Krapina 3 (C) (partie supérieure de la face (orbites, os nasaux, zygomatiques et la partie supérieure des maxillaires) et une partie de la calvaria (temporal droit, une partie du pariétal droit et la moitié droite du frontal), Krapina 57 (G) (mandibule, corps mandibulaire droit et symphyse conservés), Krapina 58 (H) (mandibule, symphyse et corps mandibulaire) et Krapina 59 (J) (mandibule complète sauf gonion droit cassé) (Gorjanovic-Kramberger, 1906 ; Smith, 1976).

Le site de La Naulette fouillé en 1866 par M. Dupont a livré une mandibule humaine cette même année. Aucune datation n'est malheureusement disponible pour ce spécimen mais étant donné sa morphologie et la faune associée à la découverte, il semblerait qu'il provienne du début du Pléistocène supérieur (Toussaint et al., 2000). De nouvelles fouilles ont été entreprises depuis 1999. La mandibule présente une symphyse complète, ainsi que le corps mandibulaire gauche. L'absence d'espace rétromolaire peut laisser penser que ce spécimen serait un pré-Néandertalien, cependant étant donné la petite taille du spécimen, il est possible que les caractères néandertaliens ne se soient pas complètement développés (Leguebe et Toussaint, 1988 ; Toussaint et Pirson, 2006)

En 1848, un collectionneur de fossile découvre un crâne de Néandertalien à Gibraltar (Forbe's Quarry) (Wood, 1979). La datation est difficile puisqu'on ne connaît pas la position exacte du fossile lors de la découverte, elle est cependant estimée entre 45 et 70 ka (Oakley, 1964). La partie droite de la calvaria de Gibraltar 1 est assez complète (lacunes importantes au niveau du frontal, du pariétal et de la base du crâne), la partie gauche n'est représentée que par la partie antérieure du frontal et l'occipital. La face est bien conservée, il n'y a pas de mandibule (Stringer, 2000).

La mandibule de Bañolas a été découverte fortuitement en 1887, elle est complète mais la branche montante droite et les apophyses coronoides sont cassées. Sa morphologie particulière amène certains auteurs à la rapprocher des spécimens européens du Pléistocène moyen (de Lumley, 1984 ; Maroto, 1993). Une datation absolue à  $66 \pm 7$  ka (ESR, U-series) (Grün et al., 2006) l'a réintégrée dans l'hypodigme néandertalien.

Au moins deux adultes et six immatures ont été mis au jour dans l’abri sous-roche de La Ferrassie (Dordogne, France) au cours de fouilles menées entre 1905 et 1921 par MM. Peyrony et Capitan. Daté par biostratigraphie, l’âge du site est estimé à 70 ka (Mellars, 1996). Une datation absolue par ESR sur des dents de bovidés de la même couche géologique que La Ferrassie 1 le rajeunit sensiblement :  $55 \pm 2$  ka à  $61 \pm 5$  ka (Blackwell et al., 2007). Nous avons étudié le spécimen La Ferrassie 1 (bon état de conservation, os nasaux manquants, lacunes au niveau de la zone maxillo-alvéolaire et du maxillaire droit. Mandibule en bon état de conservation, condyle droit absent) (Capitan et Peyrony, 1909 ; Heim, 1976).

De nombreux restes fossiles ont été mis au jour dans l’abri sous roche de La Quina (Charente, France) au cours de différentes campagnes de fouilles tout au long du 20<sup>ème</sup> siècle. Les premières débutèrent à la fin du 19<sup>ème</sup> siècle et les plus récentes eurent lieu entre 1985 et 1994 (Martin, 1923 ; Verna, 2006). Le nombre minimum d’individus est estimé à 5 adultes et 3 adolescents. La datation du site reste problématique. Des datations par thermoluminescence relativement discutées (Verna, 2006) ont donné un âge aux alentours de 45-53 ka (Mercier, 1992), mais le site est estimé à  $\sim 65$  ka (OIS 4) sur la base des données paléontologiques (Armand, 1998 ; Verna, 2006). Nous avons observé le crâne H5 (sujet éventuellement féminin, calvaria bien conservée, face absente à l’exception de la zone maxillo-alvéolaire, la symphyse de la mandibule est manquante) et la mandibule H9 (hémi mandibule gauche dont le gonion et l’apophyse coronoïde sont manquants).

Un squelette incomplet d’adulte a été mis au jour dans la grotte de Regourdou (Dordogne, France) en 1957. La faune découverte sur le site pointe vers un âge estimé entre 60 et 75 ka (Bonifay, 1964 ; Piveteau, 1964). Le calvarium de Regourdou 1 n’est pas conservé, la mandibule est en bon état mais la branche montante gauche est manquante et le gonion droit est endommagé (Piveteau, 1964).

Le site de Monte Circeo (Lazio, Italie) a livré dans les années 1940 trois restes crâniens de Néandertaliens. Circeo I (un crâne sans mandibule, complet à l’exception de la base du crâne et de la parti droite de la face) découvert par hasard, Circeo II (mandibule dont la branche montante gauche n’est pas conservée, la droite est largement cassé) et Circeo III (mandibule dont la branche montante gauche est absente, l’apophyse coronoïde et le condyle droits sont cassés) (Ascenzi, 1991 ; Sergi, 1991). La faune du site a été datée à  $52 \pm 12$  ka (racémisation des acides aminés) (Belluomini et al., 1991)

Le 3 août 1908 le squelette d’un Homme âgé est découvert au cours de fouilles menées par les abbés A. et J. Bouyssonie ainsi que par leur frère P. Bouyssonie dans la grotte de La Chapelle-aux-Saints (Corrèze, France) (Boule, 1911-1913). Le site est estimé par ESR entre



$56 \pm 4$  ka et  $47 \pm 3$  ka (Grün et Stringer, 1991). Le crâne de la Chapelle-aux-Saints est quasiment complet à l'exception des os nasaux. Nous n'avons pas inclus la mandibule dans l'analyse étant donné que l'os alvéolaire est presque entièrement résorbé (Boule, 1911-1913, 1923 ; Heim, 1989).

Le spécimen Neanderthal 1 a été découvert fortuitement en 1856 par des mineurs dans la vallée de Neander (grotte Feldhofer, Düsseldorf, Allemagne). Cet individu deviendra par la suite l'holotype de l'espèce *Homo neanderthalensis* (King, 1864). L'individu est daté d'environ 40 ka (AMS-<sup>14</sup>C) (Schmitz et al., 2002). Neanderthal 1 est une calvaria sans os temporal ni base du crâne mais des fouilles récentes ont permis la mise au jour de nouveaux fragments osseux du même individu, notamment un os zygomatique très bien conservé (Schmitz, 2006).

La grotte de Spy (Belgique) a livré deux squelettes adultes (Spy 1 et 2) ainsi que deux dents et un tibia d'immature (Spy 3) en 1886 (Frapont et Lohest, 1887 ; Toussaint et Pirson, 2006). Le site est daté d'environ 36 ka <sup>14</sup>C (Semal et al., 2009). Nous avons étudié Spy 1 (calvaria dont le temporal droit et la base du crâne présente des lacunes, face représentée par la zone maxillo-alvéolaire et le *facies lateralis* de l'os zygomatique et mandibule dont les branches ascendantes sont tronquées verticalement en leur milieu) et Spy 2 (calvaria complète mais base du crâne endommagée, mandibule symphyse absente, branches montantes cassées verticalement en leur milieu).

Le site de Saint-Césaire (Charente Maritime, France) daté par thermoluminescence de  $36,3 \pm 2,7$  ka (Mercier et al., 1991) a produit en 1979 l'un des Néandertaliens les plus récents que nous connaissons. Le spécimen présente une hémi face droite bien conservée, ainsi que la moitié droite du frontal et le pariétal droit. La mandibule est aussi préservée de son côté droit (fracture au niveau du septum C-P3), l'apophyse coronoïde et le condyle sont fracturés (Lévêque et Vandermeersch, 1980).

Non loin de Malaga, le site de Zafarraya (Andalousie, Espagne) a permis la mise au jour d'une mandibule complète (l'apophyse coronoïde droite est cassée, la symphyse est fracturée entre les incisives centrales) et des fragments de postcrâniens au début des années 1980 (Barroso Ruiz et Hublin, 1994 ; Hublin et al., 1995). D'abord considéré comme le site néandertalien le plus récent (33 ka <sup>14</sup>C, Hublin et al., 1998) la datation du site reste problématique. Elle serait néanmoins comprise entre 50 ka et 35 ka (Barroso Ruiz, 2001, 2003).

### I.3.2. PROCHE-ORIENT (N=5)

La grotte de Tabun est située sur la bordure occidentale du Mont Carmel (cf. Skhūl). Deux fossiles principaux ont été mis au jour au début des années 1930 Tabun I et II (Garrod et Bate, 1937 ; McCown et Keith, 1939). La datation de ces fossiles est problématique mais les dernières analyses par ESR suggèrent un âge d'environ  $122 \pm 16$  ka (Grün et Stringer, 2000). Nous avons observé Tabun I (sujet féminin bien conservé à l'exception de la face dont seule la zone maxillo-alvéolaire est conservée, la mandibule est entière sauf le condyle droit) et Tabun II (mandibule bien conservée à l'exception du condyle gauche). La position taxinomique de ce dernier individu est encore très débattue du fait de la présence d'une protubérance mentonnière (Schwartz et Tattersall, 2000 ; Rak et al., 2002). Nous avons néanmoins fait le choix de le considérer dans notre échantillon de comparaison de Néandertaliens pour deux raisons principales : 1) notre adhésion relative aux hypothèse de certains travaux le rapprochant des Néandertaliens (Schwartz et Tattersall, 2000 ; Harvati et al., 2006), 2) son éventuelle attribution au Pléistocène supérieur (Grün et Stringer, 2000).

La grotte de Shanidar a été découverte dès 1951 (R. S. Solecki) lors d'une mission de prospection dans le nord de l'Irak. Le site a livré sept squelettes d'adultes et deux squelettes partiels d'enfants, ainsi que quelques restes d'un autre immature (Stewart, 1977 ; Cowgill et al., 2007). Le site est daté entre 60 et 80 ka (Trinkaus, 1991). Nous avons pu observer la mandibule Shanidar 1 (complète) et le crâne de Shanidar 5 (calvaria dont le pariétal droit, le temporal droit et l'occipital sont absents, face complète) (Trinkaus, 1983).

C'est sur la rive nord du lac de Tibériade, à 500 m en amont de la grotte de Zuttiyeh, que Suzuki a mis au jour le squelette Amud 1. La face est endommagée (absence d'os nasaux, et d'une partie du maxillaire), la mandibule est complète à l'exception du condyle et de l'apophyse coronoïde droits (Suzuki et Takai, 1970). Le site est estimé entre 50 et 60 ka (Bar-Yosef, 1998).

### I.4. « ARCHAÏQUES » (*HOMO ERECTUS* TARDIFS) (N=4)

Etant donné les travaux récents portant sur l'âge des spécimens indonésiens d'*Homo erectus* (Swisher et al., 1996 ; Yokoyama et al., 2008), nous avons décidé d'inclure les spécimens de Ngandong et la calvaria Ngawi 1 parmi les fossiles du Pléistocène supérieur. Nous les avons réunis par commodité sous la dénomination « archaïques ».

La calvaria Ngawi 1 a été découverte de façon fortuite en 1987 sur les rives de la rivière Solo (Java, Indonésie). Le spécimen n'a pas de position stratigraphique précise, mais du fait de ses affinités morphologiques avec les spécimens de Ngandong, il pourrait être daté du Pléistocène supérieur (40 ka). Il représenterait ainsi les plus récents *Homo erectus* probablement contemporains des premiers *Homo sapiens* (Widianto et Zeitoun, 2003). La calvaria est en bon état de conservation, elle ne présente ni mandibule ni face.

Le site de Ngandong situé près de la rivière Solo (Java, Indonésie) a permis la mise au jour de plusieurs spécimens considérés comme des *Homo erectus*. La position stratigraphique de ces fossiles est contestée et un consensus sur la datation du site est très difficile à obtenir. Les dates proposées vont de 200 ka jusqu'à 25 ka (Swisher et al., 1996 ; Grün et Thorne, 1997). Yokoyama et al. (2008) ont récemment proposé une datation absolue directe sur les crânes Ngandong 1 et 7 entre 40 et 70 ka. Nous avons inclus dans l'échantillon les calvariae Ngandong 6, 7 et 14 (Santa Luca, 1980).

### **I.5. PLÉISTOCÈNE INFÉRIEUR (0,79 MA – 1,8 MA) (N=27)**

Cet échantillon est composé principalement de spécimens rattachés à l'espèce *Homo erectus* s.l., ainsi que de trois représentants africains de l'espèce *Homo habilis* s.l. (KNM-ER 1470, 1813 et OH24). Notre objectif était de constituer un groupe conséquent de spécimens du Pléistocène inférieur pour faciliter l'analyse des morphologies représentées par ces fossiles.

#### **I.5.1. AFRIQUE (N=10)**

Six spécimens de cet échantillon proviennent de la rive est du lac Turkana (East Turkana, Kenya). Les deux premiers sont des représentants des premiers *Homo* (*Homo habilis* s.l.) : KNM-ER 1470 collecté en 1972 (Leakey, 1973) (crâne sans mandibule dont la base du crâne est manquante, la face est presque complète) et KNM-ER 1813 collecté en 1973 (Day et al., 1976) (crâne sans mandibule, la base du crâne, la partie gauche de la face sont endommagés). Ces spécimens sont datés respectivement de ~1,8 Ma et de >1,78 Ma (Gathogo et Brown, 2006 ; Feibel et al., 2009). Les spécimens suivants sont généralement attribués à *Homo erectus* s.l. ou à *Homo ergaster* : KNM-ER 820 (individu juvénile) et KNM-ER 992 (holotype de l'espèce *Homo ergaster*) découverts en 1971 (Leakey et Wood, 1973) (KNM-ER 820 : corps mandibulaire complet, avec dentition complète, la branche montante droite est manquante et seule la partie antérieure de la gauche est préservée ; KNM-ER 992 : mandibule

fracturée au niveau de la symphyse ; la branche montante droite est fragmentaire, l'incisure mandibulaire et le condyle gauche sont endommagés) ces fossiles sont datés de  $1,53 \pm 0,01$  Ma,  $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$  (McDougall et Brown, 2006) ; KNM-ER 3733 (Leakey et Walker, 1985) (crâne sans mandibule assez complet bien qu'il présente de nombreuses lacunes notamment au niveau de la calvaria et surtout au niveau de la face) découvert dans les années 1980, est daté de  $\sim 1,6$  Ma (Gathogo et Brown, 2006) ; enfin KNM-ER 3883 (Leakey et Walker, 1985) (crâne sans mandibule, calvaria et partie supérieure de la face en bon état) semble être un peu plus récent que le spécimen précédent (Rightmire, 1990).

Après la découverte fortuite d'un fragment de calvaria sur les rives de la rivière Nariokotome (West Turkana, Kenya) en 1984, une campagne de fouille fut entreprise et permit la mise au jour d'un squelette d'un adolescent. KNM-WT 15000 est désormais assigné à l'espèce *Homo erectus* (ou *Homo ergaster*). Le spécimen est daté d'environ 1,6 Ma (Brown et McDougall, 1993). Le torus sus-orbitaire du spécimen n'est pas conservé, mais le reste du crâne est dans un état exceptionnel de conservation (Brown et al., 1985 ; Walker et Leakey, 1993).

Deux spécimens proviennent des Gorges d'Olduvai (Tanzanie). OH 24 (Leakey et al., 1971) (*Homo habilis* s.l., crâne sans mandibule présentant de nombreuses lacunes sur l'ensemble de la calvaria, la face est assez bien conservée) daté d'environ 1.8 Ma (Tamrat et al., 1995) et OH 9 (Rightmire, 1979) (*Homo erectus* s.l., calvaria, la base du crâne et la zone supra-orbitaire sont bien conservées) daté de plus de 1.47 Ma (Tamrat et al., 1995)

Enfin, la mandibule SK 15 a été découverte en 1949 dans le site en grotte de Swartkrans situé au nord-est de Johannesburg dans la province de Gauteng (Afrique du Sud). Broom et Robinson qui dirigeaient les fouilles, reconnaissent à cet individu une morphologie plus proche du genre *Homo* que des spécimens de paranthropes déjà découverts sur le site. Ils en font l'holotype d'une nouvelle espèce *Telanthropus capensis* (Broom et Robinson, 1949). Ce spécimen est désormais attribué au genre *Homo*. Le site est daté par biostratigraphie aux alentours de 1,8 à 1,0 Ma (Brain, 1993). La branche montante droite de la mandibule SK 15 est manquante et les apophyses coronoides et condyliennes ne sont pas préservées sur la branche montante gauche. Seules les molaires sont préservées (M1 et M2 à gauche, et M2 et M3 à droite), et le corps mandibulaire est légèrement comprimé (Broom et Robinson, 1949).

#### 1.5.2. ASIE (N=14)

Nous avons pu inclure dans ce matériel cinq spécimens du site de Dmanisi (Géorgie). Ceux-ci sont datés de près de 1.8 Ma par biostratigraphie (Lordkipanidze, 1999) et par

datation  $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$  (de Lumley et al., 2002). Le premier spécimen fossile fut découvert par hasard alors que le site de Dmanisi était fouillé pour ces restes archéologiques du Moyen-âge. Des fouilles spécifiques furent alors entreprises. Nous avons inclus deux mandibules : D211 (Gabunia, 1992 ; Bräuer et Schultz, 1996) (corps mandibulaire et symphyse) et D2600 (Gabunia et al., 2002) (quasi complète à l'exception de la partie postéro-inférieure des branches ascendantes qui sont cassées), et trois crânes : D2280 (calvaria assez complète, la base du crâne est endommagée), D2282 (calvaria en bon état, une partie de la face est préservée) (Gabunia et al., 2000 ; Rightmire et al., 2006) et D2700 (adolescent, crâne dans un excellent état de conservation) (Vekua et al., 2002 ; Rightmire et al., 2006).

Huit spécimens proviennent de la localité de Sangiran (Java, Indonésie), les mandibules Sangiran 1b (corps mandibulaire droit sans branche montante), Sangiran 9 (corps mandibulaire droit sans branche montante, la symphyse est fracturée à gauche du milieu), Sangiran 21 (branche montante avec condyle, coronoïde et M3 en place), Sangiran 22 (corps mandibulaire et symphyse) (Rightmire, 1990 ; Kaifu et al., 2005) et les crânes Sangiran 2 (calvaria la zone supra-orbital droite est manquante, base du crâne non conservée), Sangiran 3 (calvaria partielle, pariétaux et occipital conservés partiellement), Sangiran 4 (calvaria, absence de frontal, partie antérieure des pariétaux non conservés, zone maxillo-alvéolaire conservée) et Sangiran 17 (crâne assez complet, partie droite de la face bien conservée, calvaria en bon état) (Jacob, 1975 ; Rightmire, 1990). Le site de Sangiran a été daté entre  $1,02 \pm 0,06$  Ma et  $1,51 \pm 0,08$  Ma (Larick et al., 2001).

Le spécimen de Lantian (Gongwangling, Chine) a été mis au jour lors de fouilles menées par l'Institut de Paléontologie des Vertébrés et de Paléoanthropologie entre Mai et Octobre 1964. Ce crâne assez mal conservé (partie antérieure de la calvaria, une partie du nasoalvéolaire clivus) serait daté d'environ 1 Ma (Woo, 1965 ; An et Ho, 1989).

### 1.5.3. EUROPE (N=3)

Finalement nous avons inclus deux spécimens du site de Gran Dolina (Atapuerca, Espagne), à savoir la mandibule ATD6-96 (hémi-mandibule en très bon état de conservation) (Carbonell et al., 2005) et la portion de face en association avec la portion de frontal ATD6-69/15 (maxillaire et partie antérieure du frontal) (Arsuaga et al., 1999). D'abord estimés à plus de 780 ka (Parés et Pérez-Gonzalez, 1999) l'âge de ces spécimens a été récemment réévalué et se situerait entre 900 et 950 ka (Berger et al., 2008).

La calvaria de Ceprano (Lazio, Italie) trouvée fortuitement a pu être datée approximativement par biostratigraphie à près de 900 ka (Ascenzi et al., 1996). Cet individu

présente une mosaïque de caractères difficiles à décrypter. De plus, l'état fragmentaire du crâne lors de la découverte a nécessité plusieurs étapes de reconstructions successives (Ascenzi et al., 1996 ; Clarke, 2000). Par conséquent, son statut phylogénétique est débattu ; pour certains il représente un *Homo erectus* européen (Ascenzi et al., 2000), pour Manzi et al. (2001) il pourrait être assigné à *Homo antecessor*, enfin pour d'autres il est l'holotype d'une nouvelle espèce : *Homo cepranensis* (Mallegni et al., 2003). Le spécimen reconstruit est relativement en bon état, la base du crâne est cependant fortement endommagée, la calvaria présente de nombreuses lacunes mais le *facies lateralis* de l'os zygomatique droit est conservé.

## II. PLEISTOCENE MOYEN (130 KA – 790 KA)

Cet échantillon formé d'abord sur une base chronologique comprend des spécimens dont le statut taxinomique au sein de la lignée humaine est très débattu actuellement. La fin du Pléistocène moyen voit en effet l'émergence des Hommes modernes et des Néandertaliens et la plupart des fossiles de cette période sont régulièrement évoqués dans les débats autour de l'existence et de la définition d'*Homo heidelbergensis*.

### II.1 EUROPE (N=19)

Le site de Mauer (Heidelberg, Allemagne) et la mandibule qui y a été découvert est à l'origine de l'invention de nom d'espèce *Homo heidelbergensis* Schoetensack, 1908. Le site, ainsi que le spécimen sont présentés en détail dans le chapitre I. Selon Hambach (1996), la mandibule de Mauer date d'environ 640 ka pour Wagner (2001), elle serait plus récente (~500 ka). Une datation absolue récente (ESR/U-series) indique cependant une date d'environ 600 ka (Shao, 2008). La mandibule est complète (Schoetensack, 1908 ; Condemi et Koenigswald, 1997).

La Sierra de Atapuerca est situé dans le nord de l'Espagne, à 14 km à l'est de Burgos. Elle contient de très nombreuses cavités karstiques, dont la Sima de los Huesos, remplies de sédiments Pléistocène. Ce site exceptionnel, a livré un nombre minimum de 28 individus (Bermúdez de Castro et al., 2004 ; Bischoff et al., 2007). L'âge minimum du site, d'abord estimé à 350 ka (Arsuaga et al., 1993), a été récemment revue à la hausse aux environs de 530

ka (U-series) (Bischoff et al., 2007). Les restes humains sont dans un bon état général de conservation. Nous avons inclus 6 de ces fossiles dans cet échantillon dont nous avons précisé l'attribution sexuelle indicative donnée par les auteurs. Le crâne 5 (sujet considéré comme masculin, une partie du maxillaire droit, la partie antérolatérale (torus sus-orbitaire) du frontal, et une partie du pariétal gauche au niveau de la suture coronarienne présentent des lacunes, la mandibule AT-888 lui correspond) (Arsuaga et al., 1993) ; les mandibules AT-B1 (sujet considéré comme masculin, le corps mandibulaire et la symphyse bien conservés, absence de branche montante) ; AT-605 (sujet considéré comme masculin, complet à l'exception de la branche montante droite) ; AT-607 (sujet considéré comme masculin, complet, la branche montante gauche est manquante) (Rosas, 1995) ; AT-888 (sujet considéré comme masculin, complet, à l'exception de la branche montante qui est cassée au niveau du corps mandibulaire. Le condyle droit est érodé, le coronoïde droit a été restauré) ; et AT-950 (sujet considéré comme féminin, complet à l'exception du condyle gauche cassé) (Rosas, 1997). Ils présentent des morphologies intermédiaires avec l'apparition très précoce de traits néandertaliens caractéristiques associés à d'autres plus primitifs (Arsuaga et al., 1997 ; Rosas, 2001). Selon Bischoff et al. (2007) la nouvelle datation du site, si elle est confirmée, ferait de ces fossiles les plus anciens représentants de la lignée Néandertalienne. Ils conservent cependant pour les auteurs leur statut d'*Homo heidelbergensis*.

Site remarquable par le nombre et l'importance des fossiles humains qu'il a livrés, la Caune de l'Arago (vaste cavité de 35 x 10m) est située à l'extrémité méridionale du massif des Corbières dans les Pyrénées Orientales (Tautavel, France). L'ensemble du remplissage se serait produit entre 700 ka et 350 ka. Le site est fouillé depuis 1964 (de Lumley et al., 1984). Le sol G qui a récemment été daté à un minimum de 350 ka (U-series) (Falguères et al., 2004) a produit les fossiles humains les mieux conservés et les plus nombreux du site (104 restes fossiles en 2000, dont des fragments de mandibule, un pariétal, une face et des restes du squelette postcrânien) (de Lumley, 2000). Il est important de noter que le crâne facial avait auparavant été daté à  $400 \pm 96$  ka (spectrométrie gamma) (Yokoyama et Nguyen, 1981). Ces fossiles ont longtemps été considérés comme les représentants d'*Homo erectus* en Europe (de Lumley, 1982) avant d'être associés à la mandibule de Mauer en tant que représentant d'une lignée européenne menant aux Néandertaliens (Condemi, 1992 ; Condemi et Koenigswald, 1997 ; Dean et al., 1998) ou comme représentants d'un taxon afro-européen *Homo heidelbergensis* (Stringer, 1983 ; Rightmire, 1988, 2008). La découverte des nouveaux fossiles de Ceprano (Ascenzi et al., 1996) et de Gran Dolina (Carbonell et al., 1995) a conforté ces deux hypothèses. Nous avons inclus dans notre échantillon les mandibules Arago

II (assez complet, branche montante gauche pas conservée, branche montante droite reconstituée à partir de différents fragments), Arago XIII (hémi-mandibule bien conservée) (de Lumley et al., 1982) et le crâne partiel représenté par la face Arago XXI (frontal et os de la face conservés) (Spitery, 1982b, 1982c) et le pariétal Arago XLVII (Grimaud, 1982).

C'est dans une mine de gravier (Barnfield) dans le Kent (Angleterre) qu'ont été retrouvés les trois os qui forment le fossile de Swanscombe. L'occipital fut mis au jour en 1935, le pariétal gauche l'année suivante et le pariétal droit en 1955. Estimé à 400 ka (Stringer et Hublin, 1999), il présente quelques traits néandertaliens caractéristiques (une éminence juxta-mastoïdienne bien marquée, une fosse sus-iniaque bien délimitée et un faible torus occipital) (Hublin, 1978a) qui illustrent la théorie de l'accrétion selon certains auteurs (Condemi, 1989, 1992 ; Dean et al., 1998). L'occipital et le pariétal gauche sont en excellent état, le pariétal droit est un peu endommagé (Marston, 1937 ; Wymer, 1964 ; Stringer et Hublin, 1999).

Le site de Montmaurin (Haute Garonne, France) possède un système de grottes important. C'est la partie inférieure d'une galerie verticale qui a produit une mandibule pré-moustérienne. Ce spécimen présente le type général des Néandertaliens, mais certains caractères le rapprochent de Mauer. La mandibule est à la fois plus petite et plus robuste que celle des Néandertaliens classiques. La date du site est estimée à près de 400 ka (Vallois, 1955 ; Billy et Vallois, 1977). La mandibule est probablement celle d'un sujet féminin ; elle est complète (apophyses coronoides et incisures mandibulaires érodées, le corps mandibulaire gauche présente une fracture franche).

Le site de Castel di Guido près de Rome (Lazio, Italie) a permis la mise au jour de plusieurs restes humains (deux fragments fémoraux, un fragment d'occipital un fragment de maxillaire, un fragment de pariétal et un temporal) (Fornaciari et al., 1982 ; Mallegni et al., 1983 ; Mallegni et Radmilli, 1988). Aucune datation absolue de ces fossiles n'est disponible, le site est néanmoins estimé à près de 300 ka (biostratigraphie) (Mallegni et Radmilli, 1988). Ces fossiles sont très importants puisqu'ils représentent le matériel le mieux conservé pour cette époque du Pléistocène moyen en Italie (Manzi, 2004b). Nous avons intégré les restes crâniens de ce site dans l'analyse morphologique.

Le crâne de Steinheim a été découvert fortuitement en 1933 dans une carrière (Sigrist) située à 20 km au nord de Stuttgart (Allemagne). Les caractères morphologiques de cet individu en font un spécimen central au sein de l'évolution humaine en Europe puisque certains d'entre eux sont considérés comme spécifique des Néandertaliens (Hublin, 1988b) ou des *Homo sapiens* (Adam, 1985). Une reconstruction du spécimen semble cependant montrer



que les caractères modernes relevés notamment sur le massif facial, seraient principalement dus à la déformation du fossile (Braun et al., 1998). Il n’y a pas de datation absolue pour ce site qui est estimé à environ 250 ka (Adam, 1985). Le crâne de Steinheim est probablement un sujet féminin, bien conservé quoique déformé, la base du crâne est endommagée de même que toute la partie gauche de la face et le clivus nasoalvéolaire (Weinert, 1936 ; Adam, 1985).

Petralona est un site en grotte à 37 km de Thessaloniki (Macédoine) au nord de la Grèce. Ce crâne, découvert en 1959 par M. Malkotsis (Poulianos, 1981), occupe une place centrale dans le débat sur l’origine des Néandertaliens et des Hommes modernes. Les caractères qu’il présente le rapprochent aussi bien d’un *Homo erectus* évolué (forme générale de la voûte crânienne), d’un Homme moderne archaïque ou d’un Néandertalien (Hublin, 1988b ; Condemi, 1992) bien que certains auteurs considèrent qu’il ne présente pas de traits nettement néandertaliens (sa morphologie maxillo-malaire s’en rapproche cependant) (Murrill, 1981 ; Koufos, 2007). Il présente de nombreuses similarités avec le spécimen africain Kabwe I, ce qui en fait un des fossiles clés de l’hypothèse selon laquelle *Homo heidelbergensis* serait une espèce afro-européenne (Rightmire, 1998, 2001a, 2008). Une datation absolue le situe entre 150 et 250 ka (ESR) (Grün, 1996). Le crâne est en excellent état de conservation général ; seule l’apophyse zygomatique du temporal droit est cassée.

Le fossile de Reilingen a été découvert en 1976 dans une carrière du sud-ouest de l’Allemagne. Il s’agit de deux pariétaux, du temporal droit et de la majeure partie de l’occipital. Le spécimen n’est pas daté avec précision puisqu’on ne connaît pas la position exacte de sa découverte, mais son âge est estimé entre 300 et 200 ka pour Dean et al. (1998) alors que d’autres auteurs (Condemi, 1996 ; Ziegler et Dean, 1998) l’estiment entre 130 et 115 ka sur la base de la faune associée au fossile. Le spécimen présente une mosaïque de caractères primitifs et dérivés vers les Néandertaliens. Il est considéré par de nombreux auteurs comme faisant parti de la lignée néandertalienne (Condemi, 1996 ; Dean et al., 1998).

Dès 1908, des restes humains fossilisés ont été découverts dans la carrière de Weimar-Ehringsdorf, non loin de Thuringe (Allemagne). Ce site a produit un minimum de 6 individus parmi lesquels une calvaria d’adulte (Ehringsdorf H) et une mandibule adulte (Ehringsdorf F) (Vleck, 1993 ; Street et al., 2006). La calvaria présente une morphologie qui montre des similitudes avec le spécimen de Steinheim ainsi qu’avec d’autres individus fossiles de la fin du Pléistocène moyen (e.g., La Chaise) considérés par de nombreux chercheurs comme étant des représentants précoces des Néandertaliens (proto-néandertaliens) (Dean et al., 1998 ; Condemi, 2001). Le site est daté d’au moins 200 ka (U-series) (Blackwell et Schwarcz, 1986) pour la couche la plus ancienne dont font partie les fossiles que nous avons étudiés. La

calvaria Ehringsdorf H est en assez bon état, la mandibule Ehringsdorf F ne présente pas de branche montante.

## II.2 AFRIQUE (N=19)

### II.2.1. AFRIQUE DU NORD (N=9)

Les quatre spécimens les plus anciens de cet échantillon proviennent du site de Tighenif (ex Ternifine) en Algérie, situé à 20 km à l'est de Mascara. Les deux campagnes de fouilles ont été dirigées par Arambourg et Hoffstetter en 1954 et 1955. Trois mandibules, un pariétal et des dents isolées ont été mis au jour. Ce site est daté par biostratigraphie à environ 700 ka (Geraads et al., 1986). Les trois mandibules sont : Tighenif 1 (presque complète, les branches montantes ne sont pas conservées, le corps mandibulaire présente de nombreuses fractures), Tighenif 2 (hémi-mandibule gauche, la symphyse est conservée jusqu'au septum I2-C droit, le gonion gauche est endommagé) et Tighenif 3 (complète, le corps mandibulaire présente de nombreuses fractures). Le pariétal Tighenif 4 est en bon état de conservation, mais totalement isolé (Arambourg, 1963 ; Hublin, 1991).

Les carrières Thomas sont situées à huit kilomètres de Casablanca. En 1969, une mandibule humaine (Thomas I) est trouvée lors de l'exploitation de la carrière. Ce spécimen décrit en détail par Sausse (1975) est généralement rattaché à l'espèce *Homo erectus*. L'âge incertain de ce spécimen est estimé par Geraads et al. (1980) à 400 ka sur la base de la faune, alors qu'une étude plus récente (Raynal et al., 2001) la considère comme plus ancienne (600 ka). La mandibule Thomas I est une hémi-mandibule gauche appartenant à un individu adulte. Elle est tronquée au niveau du septum C-P3, la symphyse, l'apophyse coronoïde et le condyle sont absents. La partie externe supérieure du corps est érodée de P4 à la branche montante.

Le crâne de Salé a été découvert fortuitement en 1971 dans une carrière à 5 km de Salé (Côte Atlantique, Maroc) (Jaeger, 1973). Il est daté à environ 400 ka (ESR, Grün, 1987). Le spécimen est pathologique (torticollis congénital) et l'interprétation de la morphologie de l'os occipital doit être faite avec précaution (Hublin, 1991 ; Hublin, 2001). Le spécimen ne présente pas de face ni de zone supra-orbitaire.

Les spécimens de Kébibat ont été découverts fortuitement en 1933 dans une carrière de la banlieue de Rabat (Maroc). Les circonstances de la découverte sont assez particulières : le crâne a été détruit lors d'une explosion et les fragments ont été ré-enfouis sur le site. L'origine stratigraphique du spécimen est par conséquent très débattue. Les spécimens sont néanmoins estimés entre 250 et 350 ka (Saban, 1975 ; Hublin, 2001). Nous avons pu inclure la mandibule

de Kébibat dans notre échantillon. La symphyse et la majeure partie du corps mandibulaire sont conservées (jusqu'à la M1 à gauche et jusqu'à la M3 à droite).

La grotte de Djebel Irhoud se trouve à 55 km de Safi (Maroc). Elle a livré durant les années 1960 quatre restes humains (Irhoud 1 à 4) (Ennouchi, 1962, 1963, 1975) dont deux crânes adultes inclus dans cet échantillon (Irhoud 1 et 2). Le premier spécimen fut découvert fortuitement en 1961 lors de l'exploitation d'une carrière, les autres individus furent mis au jour durant les fouilles qui suivirent. Le remplissage du site a été daté de 90 à 125 ka pour la partie supérieure et de 105 et 190 ka pour la partie inférieure, les auteurs considèrent que les spécimens seraient datés de 130 à 190 ka (ESR) (Grün et Stringer, 1991). Certains auteurs considèrent que les spécimens d'Irhoud montrent des caractères néandertaliens (Ennouchi, 1963 ; Bräuer, 1984), ce qui a été contesté à plusieurs reprises par différents auteurs qui soulignent leur similarités avec les *Homo sapiens* (Hublin, 1978a ; Hublin, 1991 ; Hublin, 2001 ; Smith et al. 2007). Le crâne Irhoud 1 est très complet (les os nasaux sont manquants, la base du crâne est endommagée), celui d'Irhoud 2 ne présente pas de face, le pariétal droit et la base du crâne présentent de larges lacunes.

#### II.2.2. AFRIQUE DE L'EST (N=7)

Le crâne de Bodo a été récolté en surface dans la vallée de l'Awash (Bodo D'Ar, Afar Depression, Ethiopie) en 1976 (face) par Kalb et en 1981 (pariétal) par Clark. Ce spécimen présente une mosaïque de caractères rappelant à la fois les *Homo erectus* s.l., les Néandertaliens et les Hommes modernes (Conroy et al., 1978 ; Rightmire, 1996). L'âge du site est évalué à près de 600 ka ( $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ ) (Clark et al., 1994). Le crâne présente une face en bon état (la partie droite est cependant endommagée), la calvaria est moins bien conservée, puisque l'occipital n'est pas conservé et que les pariétaux et la base du crâne sont endommagés.

La mandibule KNM-BK 67 provient d'un site de la formation de Kapthurin se situant à l'ouest du lac Baringo (Lac Baringo, Kenya) qui a produit une seconde mandibule (KNM-BK 8518) (Leakey et al., 1969 ; Wood et Noten, 1986) ainsi que des restes du squelette postcrânien. D'abord attribués aux *Homo erectus* s.l. (Uytterschaut, 1992) ou au groupe des *Homo sapiens* archaïques, ces restes sont parfois rapprochés de la morphologie de la mandibule de Mauer (McBrearty et al., 1999). Ces fossiles ont été datés entre 510 et 512 ka ( $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ ) (Deino et McBrearty, 2002). Le spécimen KNM-BK 67 a été compressé au niveau de la symphyse, les apophyses coronaires sont manquantes.

Le spécimen de Ndutu a été trouvé dans des sédiments lacustres sur la rive ouest du lac Ndutu (à l'ouest des Gorges d'Olduvai, Tanzanie) en 1973 lors de fouilles dirigées par Mturi (Mturi, 1976). Sa datation reste problématique ; elle se situe entre 200 ka et 400 ka (Leakey et Hay, 1982 ; Rightmire, 1983). Bräuer (2008) privilégie cependant la limite inférieure. Sa position au sein de la lignée humaine est aussi débattue puisqu'il présente une mosaïque de caractères qui semble faire de ce spécimen un pont entre les *Homo erectus* s.l. et les Hommes modernes (Rightmire, 1983 ; Clarke, 1990). Ce crâne a été fortement reconstruit (Clarke, 1976), le frontal, les pariétaux et les os de la face présentent d'importantes lacunes.

Le crâne KNM-ER 3884 découvert lors de fouilles organisées dans la région du lac Turkana (Kenya) en 1992, semble repousser encore la limite des premiers Hommes modernes. Daté de 270 à 300 ka (Bräuer et al., 1997) il représenterait la première évidence fossile d'un éventuel « pré-sapiens » (Bräuer, 2001). Une partie importante de la calvaria est conservée (occipital, pariétaux mais pas le frontal à l'exception de sa partie antérieure : le torus sus-orbitaire) ainsi que la zone maxillo-alvéolaire (Bräuer et al., 1992 ; Bräuer, 2001).

Le crâne LH18 a été découvert en 1976 à Laetoli dans le nord de la Tanzanie. Ce spécimen est important de part sa morphologie presque moderne (Day et al., 1980) et son âge évalué entre 200 et 300 ka par datation  $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$  (Manega, 1995). La calvaria est bien conservée à l'exception de la base du crâne qui est endommagée. La face est plus abimée (os zygomatiques absents, maxillaire présentant des lacunes importantes, absence d'os nasaux).

Les spécimens Omo 1 et 2 ont été mis au jour dans le sud de l'Ethiopie (Kibish formation) (Day, 1969). Leur provenance exacte, ainsi que leur statut taxonomique restent débattus. Ils présentent néanmoins de fortes affinités avec les Hommes modernes (Bräuer, 2008). Si l'estimation actuelle de leur âge se confirme (entre  $104 \pm 7$  ka et  $198 \pm 14$  ka ( $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ ), McDougall et al., 2008) ces fossiles pourraient représenter les plus anciens Hommes modernes découverts actuellement. Nous n'avons pas pu étudier Omo 1. Omo 2 est une calvaria sans face dont la base du crâne est endommagée (Day et Stringer, 1982 ; Day et Stringer, 1991).

Découvert fortuitement sur les bords du Nil Bleu à 320 km au sud-est de Khartoum (Soudan), la calvaria de Singa a suscité de nombreuses controverses sur son attribution taxinomique étant donné sa morphologie particulière et sa datation incertaine (Woodward, 1938 ; Stringer, 1979 ; Stringer et al., 1985). Une datation du spécimen à  $133 \pm 2$  ka (McDermott et al., 1996), ainsi que l'interprétation paléopathologique de certaines de ces caractéristiques morphologiques ont permis de reconsidérer sa position dans l'évolution

humaine. Il est désormais considéré comme un représentant précoce des *Homo sapiens* (Speer et al., 1998).

### II.2.3. AFRIQUE DU SUD (N=3)

Le crâne de Saldanha provient du site d'Elandsfontein (Afrique du Sud) (Drennan, 1953), un fragment de mandibule (branche montante droite) a aussi été mis au jour dans ce site (Drennan et Singer, 1955). Celle-ci présente des similitudes avec la mandibule de Mauer (Drennan et Singer, 1955), alors que Rightmire souligne les similarités morphologiques entre les crânes de Kabwe 1 et Saldanha (Rightmire, 2008). La stratigraphie du site et l'assemblage faunique suggèrent un âge de 600 ka pour la calvaria (Klein et al., 2007). Le spécimen de Saldanha ne présente ni face, ni base du crâne. Nous n'avons pas eu accès à la mandibule.

Découvert en 1932 à Florisbad (Bloemfontein, Afrique du Sud) au cours d'une campagne de fouille dirigée par T.F. Dreyer, ce spécimen se trouvait dans une zone d'accumulation d'ossements consommés par des prédateurs (Dreyer, 1935). Une datation du spécimen a pu être obtenue à partir d'une dent,  $295 \pm 35$  ka (ESR) (Grün et al., 1996). Etant donné le degré de conservation du spécimen (la plupart du frontal, le côté droit de la face et des parties des pariétaux) et le fait qu'il ait été reconstruit plusieurs fois, sa position phylogénétique est difficile à déterminer même si nombre d'auteurs s'accordent pour le considérer comme un ancêtre des Hommes modernes (Clarke, 1985 ; Rightmire, 2008).

Le crâne Kabwe 1 a été découvert dans une exploitation minière de Zambie (ex Rhodésie) en 1921 (Woodward, 1921), sa datation est problématique mais la plupart des auteurs s'accordent sur son appartenance au Pléistocène moyen, et sur une date aux alentours de 200 ka (Partridge, 1982 ; Rightmire, 1990 ; Klein, 1994 ; Rightmire, 2001a). Le crâne présenterait un mélange de caractères primitifs et dérivés vers la lignée des Hommes modernes (Rightmire, 1990, 1998). Le spécimen est très complet ; seule la partie arrière droite du crâne est endommagée (temporal absent, pariétal et occipital).

## II.3 ASIE (N=11)

A la lumière de datations récentes (Swisher et al., 1996 ; Yokoyama et al., 2008) et bien que celles-ci restent encore controversées (Grün et Thorne, 1997), nous n'avons pas inclus dans cet échantillon les spécimens de Ngandong ni la calvaria Ngawi 1. Bien qu'inclus dans l'hypodigm de l'espèce *Homo erectus* (Santa Luca, 1980 ; Widiyanto et Zeitoun, 2003), ces spécimens semblent selon toutes vraisemblances dater du Pléistocène supérieur.

## II.3.1. CHINE (N=9)

La grotte de Zhoukoudian se trouve sur la pente nord du Longgu-Shan, près du village de Zhoukoudian à 42 km au sud ouest de Beijing (Chine). Le site fouillé pendant une bonne partie du 20<sup>ème</sup> siècle a permis de mettre au jour une importante collection de restes humains dont la plupart sont rattachés à l'espèce *Homo erectus* (*Sinanthropus pekinensis*) (Weidenreich, 1936, 1943). Différentes datations de la localité 1 du site proposent un âge autour de 400 ka : de 300 à 550 ka (ESR) (Grün et al., 1997) et de 400 à 500 ka (U-series) (Shen et al., 2001). La dernière datation absolue du site propose cependant une date plus ancienne de 680 à 780 ka ( $^{26}\text{Al}/^{10}\text{Be}$ ) (Shen et al., 2009). La plupart des originaux découverts avant la seconde guerre mondiale ont disparu. Six spécimens du site ont été inclus dans cet échantillon, trois crânes (Crânes III, XI et XII, désignés sous l'abréviation ZH III, ZH XI et ZH XII) qui ne présentent pas de face, et trois mandibules (G1, G2 et H1.12, désignés sous l'abréviation SG1, SG2 et SH1) dont l'état de conservation est variable (G1 présente principalement le corps mandibulaire sans symphyse et avec une branche montante dont les apophyses condyliennes et coronoïdes sont cassées ; G2 est un fragment de branche montante droite attachée au corps mandibulaire qui est fracturé du septum M1-M2 jusqu'au gonion ; H1.12 est une hémi-mandibule droite complète). Selon Weidenreich (1936), les mandibules G1 et G2 proviennent du même individu.

La grotte d'Hexian (Longtandong, Anhui Province, Chine) fouillée en 1980 et 1981 a produit des fragments de différents crânes humains, une mandibule et des dents isolées. L'ensemble de ces restes a été rattaché à *Homo erectus* (Huang et al., 1982). L'individu le plus complet (PA 380) est une calvaria dont la base du crâne est endommagée. Le site a pu être daté à  $412 \pm 25$  ka (ESR et U-series) (Grün et al., 1998), ce qui fait de ces spécimens des contemporains des Sinanthropes si l'on en croit les premières datations obtenues à Zhoukoudian (Grün et al., 1997 ; Shen et al., 2001). Cependant, la morphologie plus avancée des fossiles d'Hexian par rapport aux *Homo erectus* de Zhoukoudian (Grün et al., 1998), semble être plus en accord avec les nouvelles datations plus anciennes obtenues pour les Sinanthropes (Shen et al., 2009).

Le crâne de Dali a été mis au jour en 1978 dans le comté de Duanjia (Chine) d'une couche stratigraphique de la fin du Pléistocène moyen (Wu, 1981). Le site a été daté entre 260 et 300 ka (U-series, ESR) (Yin et al., 2001). Ce spécimen est en très bon état de conservation (une partie importante du pariétal gauche est manquante, les maxillaires présentent quelques lacunes) et se trouve être l'un des seuls fossiles chinois avec Jinni Shan à présenter une face

en bon état. Certains auteurs considèrent ce spécimen comme une preuve de la continuité régionale entre les *Homo erectus* et les premiers Hommes modernes en Asie (Wolpoff et al., 1984).

Le spécimen de Jinniushan (Chine) a été découvert en 1984 lors de la fouille d'une ancienne grotte dans la province de Liaoning. Décrit comme un *Homo erectus* il est désormais généralement considéré comme un *Homo sapiens* « archaïque » (Lü, 1990 ; Pope, 1992 ; Chen et al., 1994). Des datations (ESR et U-series) ont pu être effectuées sur des dents de faune extraites du site, elles pointent vers un âge d'environ 200 ka (Chen et al., 1994). Le crâne présente de nombreuses lacunes au niveau de la calvaria (pariétaux et frontal) ainsi qu'au niveau de la face. La morphologie de ce crâne est le résultat de deux reconstructions importantes.

### II.3.2. INDE (N=1)

Le spécimen de Narmada a été découvert fortuitement en 1982 dans la vallée de la Narmada (Nagpur, Inde), il est décrit comme un *Homo erectus* tardif (de Lumley et Sonakia, 1985 ; Sonakia, 1985). Son statut a par la suite été plusieurs fois reconsidéré (Kennedy, 2001 ; Athreya, 2007). Le crâne est plus vieux que 236 ka (U-series) (Cameron et al., 2004). Seule la moitié droite de la calvaria est conservée, la face n'est pas conservée et il n'y a pas de mandibule associée.

### II.3.3. PROCHE-ORIENT (N=1)

Le spécimen Zuttiyeh a été découvert par Turville-Petre en 1925 dans la grotte Zuttiyeh (Mugharet-es-Zuttiyeh) sur la rive nord du lac de Tibériade (Israël) (Keith, 1927). Le fossile est d'abord considéré comme la preuve de la présence des Néandertaliens hors d'Europe avant d'être reconsidéré et intégré dans la lignée menant aux Hommes modernes de Qafzeh et Skhül (Vandermeersch, 1981 ; Zeitoun, 2001). Le spécimen est estimé à plus de 200 ka sur la base de l'industrie Yabroudienne associée (Bar-Yosef, 1995). Le « crâne de Galilée » est principalement composé d'un frontal associé à l'os zygomatique droit.

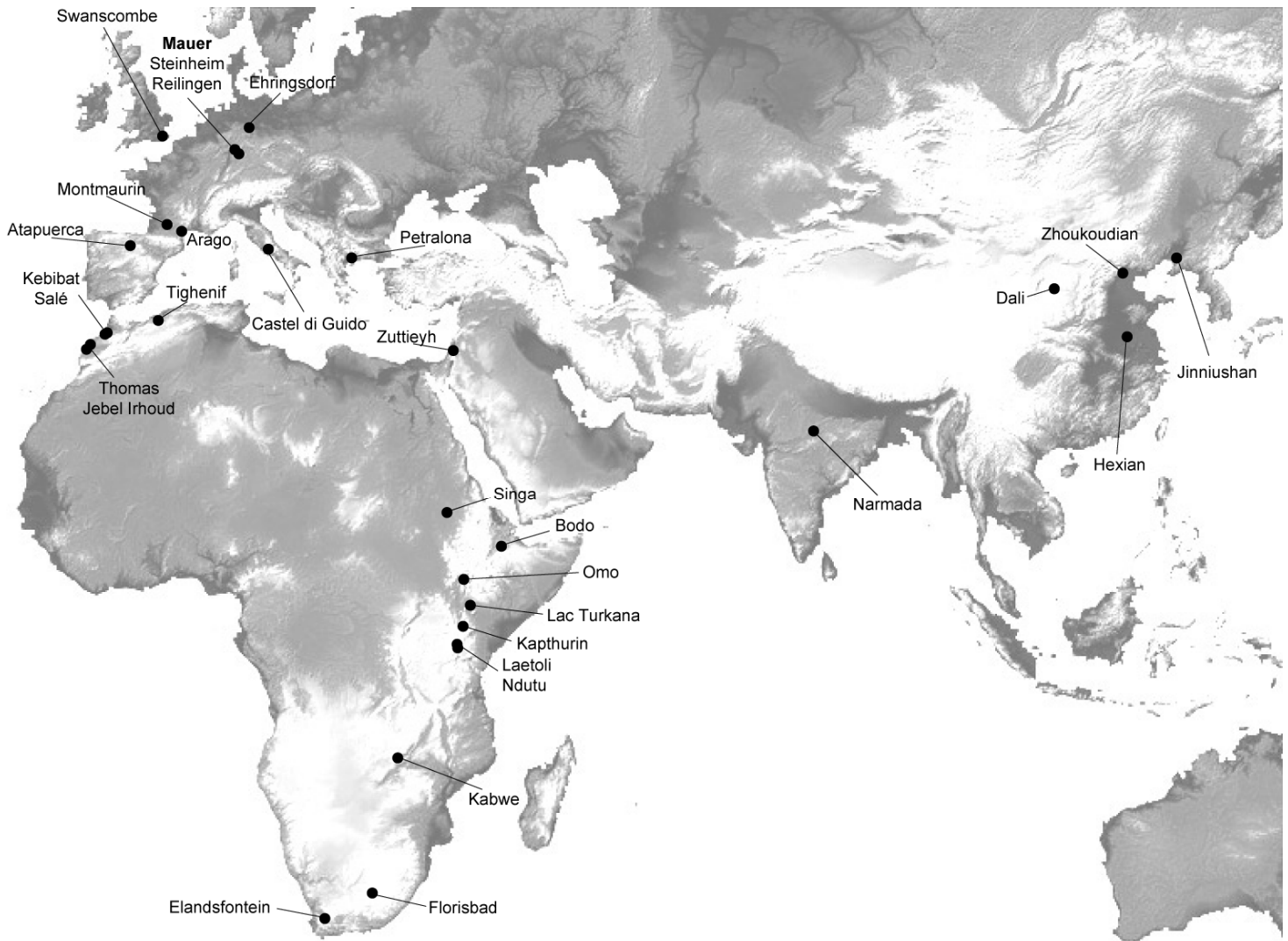


Figure 3 : Localisation des sites dont sont issus les fossiles du Pléistocène moyen présentés dans ce chapitre



Tableau 2 :

Résumé des spécimens de l'étude

Spécimens	Mandibule	Calvaria	Face	Sites	Chronologie	Références		Lieu d'étude
						Description	Chronologie	
<b><u>Echantillon de comparaison</u></b>								
<b><u>Homo sapiens – Holocène</u></b>								
<u>Néolithique</u>								
<b>Hassi-el-Abiod</b> (n=15)	X	X	X	Sahara, Mali	6970 BP ± 130	Dutour, 1989	Dutour, 1989	UMR
<b>Loisy-en-Brie</b> (n=20)		X	X	Loisy-en-Brie, France	3740 BP ± 120	Dutour, 1994	Dutour, 1994	UMR
<b>Loisy-en-Brie</b> (n=20)	X			id.	id.	id.	id.	UMR
<u>Historique et contemporain</u>								
<b>Nigeria</b> (n=15)	X	X	X		20 <sup>ème</sup> siècle	-	-	NHM
<b>Java</b> (n=15)	X	X	X		20 <sup>ème</sup> siècle	-	-	NHM
<b>China</b> (n=15)	X	X	X		20 <sup>ème</sup> siècle	-	-	NHM
<b>Spitalfields</b> (n=30)	X	X	X		17 <sup>ème</sup> -19 <sup>ème</sup> siècle	(Molleson et Cox, 1993)	-	NHM
<b>Roumains</b> (n=18)	X	X	X		19 <sup>ème</sup> siècle	-	-	MH
<b><u>Homo sapiens – Pléistocène supérieur (12 ka – 130 ka)</u></b>								
<u>Europe</u>								
<b>Cro-Magnon I</b>	X	X	X	Les Eyzies, France	28 ka	Vallois et Billy, 1965	Henry-Gambier, 2002	MH
<b>Cro-Magnon II</b>		X	X	id.	28 ka	id.	id.	MH
<b>Cro-Magnon III</b>		X		id.	28 ka	id.	id.	MH
<b>Abri Pataud 1</b>	X	X	X	Les Ezyes, France	22 ka	Movius et Vallois, 1959	Bricker et Mellars, 1987	MH
Chancelade	X	X	X	Chancelade, France	magdalénien, 3 ou 4	Hardy, 1890; Vallois, 1940-46	Sonneville- Bordes, 1959	UMR
<u>Proche-Orient</u>								
<b>Qafzeh 6</b>		X	X	Qafzeh, Israël	90-130 ka	Vandermeersch, 1981	Valladas et al., 1998 ; Grün et Stringer, 1991	IPH
Qafzeh 9	X	X	X	id.	90-130 ka	id.	id.	UMR
Skhūl V	X	X	X	Skhūl, Israël	66-102 ka	McCown and Keith, 1939	McDermott, 1993 ; Grün et al. 2005	UMR
Ohalo II	X	X	X	Ohalo, Israël	19 ka	Hershokvitz et al., 1995	Carmi et Segal, 1992	UMR
<b><u>Homo neanderthalensis</u></b>								
<u>Europe</u>								
<b>Saccopastore 1</b>		X	X	Saccopastore, Italie	130-120 ka	Condemi, 1992	Bruner et Manzi, 2006	USap
<b>Saccopastore 2</b>		X	X	id.	130-120 ka	id.	id.	USap
Krapina C		X	X	Krapina, Croatie	120-140 ka	Smith, 1976	Rink et al., 1995	FD
Krapina J	X			id.	120-140 ka	id.	id.	NHM
Krapina H	X			id.	120-140 ka	id.	id.	IPH
Krapina G	X			id.	120-140 ka	id.	id.	IPH
La Chaise BD 1	X			La Chaise, Abri Bourgeois- Delaunay, France	~135 ka	Piveteau, 1970 ; Condemi, 2001	Schwarcz et Debénath, 1979 ; Blackwell et al., 1992	FD
La Chaise BD 6		X		id.	~135 ka	id.	id.	FD

Spécimens	Mandibule	Calvaria	Face	Sites	Chronologie	Références		Lieu d'étude
						Description	Chronologie	
La Chais BD 17		X		id.	~135 ka	id.	id.	FD
<b>La Naulette</b>	X			La Naulette, Belgique	Début du Pléistocène supérieur	Leguebe et Toussaint, 1988	Toussaint et Pirson, 2006	IRSNB
<b>Gibraltar 1</b>		X	X	Forbes' Quarry, Gibraltar	45-70 ka	Stringer, 2000	Oakley, 1964	NHM
Bañolas	X			Bañolas, Espagne	66±7 ka	Maroto, 1993	Grün et al., 2006	UMR
<b>La Ferrassie 1</b>	X	X	X	La Ferrassie, France	55±2 - 61±5 ka	Heim, 1976	Blackwell et al., 2007	MH
<b>La Quina H5</b>	X	X	X	La Quina, France	~65 ka	Verna, 2006	Mellars, 1996	MH
La Quina H9	X			id.	~65 ka	id.	id.	NHM
Regourdou	X			Regourdou, France	60-75 ka	Piveteau, 1964	Bonifay, 1964	FD
<b>Monte Circeo I</b>		X	X	Monte Circeo, Italie	52±12 ka	Sergi, 1991	Grün et Stringer, 1991	MP
<b>Monte Circeo II</b>	X			id.	52±12 ka	id.	id.	IsIPU
<b>Monte Circeo III</b>	X			id.	52±12 ka	id.	id.	IsIPU
<b>La Chapelle aux Saints</b>		X	X	La Chapelle-aux-Saints, France	~50 ka	Boule, 1911-1913	Boule 1911-1913	MH
Neanderthal 1		X		Feldhoffer Grotte, Allemagne	40 ka	Schmitz, 2006	Schmitz et al., 2002	UMR
<b>Spy 1</b>	X	X	X	Spy, Belgique	>36 ka	Fraipont et Lohest, 1887	Toussaint et Pirson, 2006	IRSNB
<b>Spy 2</b>	X	X	X	id.	>36 ka	id.	id.	IRSNB
St Césaire	X	X	X	Charente Maritime, France	36ka	Lévêque et Vandermeersch, 1980	Mercier et al., 1991	FD
Zafarraya	X			Malaga, Espagne	35-50 ka	Barroso Ruiz, 2001; 2003	Barroso Ruiz, 2001; 2003	MH
<u>Proche-Orient</u>								
<b>Tabun I</b>	X	X	X	Tabun, Israël	122 ± 16 ka	McCown et Keith, 1939	Grün et Stringer, 2000	NHM
Tabun II	X			id.	122 ± 16 ka	id.	id.	NHM
Shanidar 1	X			Shanidar, Irak	60-80 ka	Trinkaus, 1983	Trinkaus, 1991	MH
Shanidar 5		X	X	id.	60-80 ka	id.	id.	FD
Amud 1	X	X	X	Amud, Israël	50-60 ka	Suzuki et Takai, 1970	Bar-Yosef O., 1998	NHM
<b>« Archaïques » (<i>Homo erectus tardifs</i>)</b>								
Ngawi 1		X		Java, Indonésie	~40 ka	Widianto, 2003	Widianto, 2003	SFN
Ngandong 6		X		Java, Indonésie	40-200 ka	Santa Luca, 1980	Yokoyama et al., 2008	SFN
Ngandong 7		X		id.	40-200 ka	id.	id.	SMN
Ngandong 14		X		id.	40-200 ka	id.	id.	SFN
<b>Pléistocène inférieur (0,79 – 1,8 Ma)</b>								
<i>Homo habilis</i> s.l.								
KNM-ER 1470		X	X	East Turkana, Kenya	~1,8 Ma	Leakey, 1973	Gathogo et Brown, 2006	UMR
KNM-ER 1813		X	X	id.	>1,78 Ma	Day et al. 1976	Feibel et al., 2009	UMR
OH 24		X	X	Gorges d'Olduvai, Tanzanie	~1,8 Ma	Leakey et al., 1971	Tamrat et al., 1995	UMR

Spécimens	Mandibule	Calvaria	Face	Sites	Chronologie	Références		Lieu d'étude
						Description	Chronologie	
<b>Homo erectus s.l.</b>								
<u>Afrique</u>								
KNM-ER 3733		X	X	East Turkana, Kenya	~1,6 Ma	Leakey et Walker, 1985	Gathogo et Brown, 2006	UMR
KNM-ER 3883		X	X	id.	id.	id.	id.	FD
KNM-WT 15000	X	X	X	West Turkana, Kenya	~1,6 Ma	Walker et Leakey, 1993	Brown et McDougall, 1993	FD
KNM-ER 820	X			East Turkana, Kenya	1,53±0,01 Ma	Leakey et Wood, 1973	McDougall et Brown, 2006	FD
KNM-ER 992	X			id.	id.	id.	id.	UMR
OH 9		X		Gorges d'Olduvai, Tanzanie	>1,47 Ma	Leakey et al., 1971	Tamrat et al., 1995	UMR
SK 15	X			Swartkrans, Afrique du Sud	1,0-1,8 Ma	Broom and Robinston, 1949	Brain, 1993	FD
<u>Asie</u>								
D 211	X			Dmanisi, Géorgie	1,81± 0,05 Ma	Bräuer and Schultz, 1996	Lordkipanidze, 1999 ; de Lumley et al., 2002	MH
D 2280		X		id.	id.	Gabunia et al. 2000	id.	NHM
D 2282		X	X	id.	id.	id.	id.	NHM
D 2600	X			id.	id.	id.	id.	FD
D 2700		X	X	id.	id.	Vekua et al. 2002	id.	NHM
<b>Sangiran 1b</b>	X			Java, Indonésie	1-1,5 Ma	Rightmire, 1990	Larick et al., 2001	SFN
<b>Sangiran 2</b>		X		id.	id.	id.	id.	SFN
<b>Sangiran 3</b>		X		id.	id.	id.	id.	SFN
<b>Sangiran 4</b>		X		id.	id.	id.	id.	SFN
Sangiran 9	X			id.	id.	Kaifu et al., 2005	id.	FD
Sangiran 17		X	X	id.	id.	Rightmire, 1990	id.	UMR
Sangiran 21	X			id.	id.	Kaifu et al., 2005	id.	FD
Sangiran 22	X			id.	id.	id.	id.	FD
Lantian		X	X	Gongwangling, Chine	1,0 Ma	Woo, 1965	An et Ho, 1989	FD
<u>Europe</u>								
ATD6-96	X			Gran Dolina, Atapuerca, Espagne	900-950 ka	Carbonell et al., 2005	Berger et al., 2008	NA
ATD6-69/15		X	X	id.	900-950 ka	Arsuaga et al., 1999	id.	FD
<b>Ceprano</b>		X		Ceprano, Italie	900 ka	Ascenzi, 1996 ; 2000	Ascenzi, 1996	SupL
<b><u>Pléistocène moyen (0,78 Ma-0,13Ma)</u></b>								
<u>Europe</u>								
<b>Mauer</b>	X			Mauer, Allemagne	500-640 ka	Schoetensack, 1908	Hambach, 1996 ; Wagner, 2001 ; Shao, 2008	GPI
AT-B1	X			Sima de Los Huesos, Atapuerca, Espagne	~530 ka	Rosas, 1995	Bischoff et al., 2007	MH
AT-605	X			id.	~530 ka	id.	id.	FD
AT-607	X			id.	~530 ka	id.	id.	FD
AT-888	X			id.	~530 ka	Rosas, 1997	id.	FD

Spécimens	Mandibule	Calvaria	Face	Sites	Chronologie	Références		Lieu d'étude
						Description	Chronologie	
AT-950	X			Sima de los Huesos, Atapuerca, Espagne	~530 ka	Rosas, 1997	Bischoff et al., 2007	NA
SH5		X	X	id.	~530 ka	Arsuaga et al., 1993	id.	FD
Arago II (AR II)	X			Tautavel, France	450 ka	Lumley, 1982	Yokoyama et Nguyen, 1981	UMR
Arago XIII (AR XIII)	X			id.	450 ka	id.	id.	UMR
Arago 21			X	id.	450 ka	Spitery, 1982b, c	id.	UMR
Arago 47		X		id.	450 ka	Grimaud, 1982	id.	UMR
<b>Swanscombe</b>		X		Swanscombe, Royaume-Uni	400 ka	Marston, 1937	Stringer et Hublin, 1999	NHM
<b>Montmaurin</b>	X			Montmaurin, France	400 ka	Billy et Vallois, 1977	Billy et Vallois, 1977	MH
<b>Castel di Guido</b>		X		Castel di Guido, Rome, Italie	300 ka	Mallegni et al., 1983	Mallegni et Radmilli, 1988	UP
<b>Steinheim</b>		X	X	Steinheim, Allemagne	250 ka	Weinert, 1936	Adam, 1985	SMN
<b>Petalona</b>		X	X	Petalona, Grèce	150-250 ka	Murrill, 1981; Koufos, 2007	Grün, 1996	UA
<b>Reilingen</b>		X		Reilingen, Allemagne	125-250 ka	Condemi, 1996	Ziegler et Dean, 1998	SMN
Ehringsdorf H		X		Ehringsdorf, Allemagne	230 ka	Street et al., 2006	Blackwell et Schwarcz, 1986	SMN
Ehringsdorf F	X			id.	230 ka	id.	id.	SFN
<u>Afrique</u>								
Afrique du nord								
<b>Tighenif 1 (T1)</b>	X			Tighenif (Ternifine), Algérie	~700 ka	Arambourg, 1963	Hublin, 1991	MNHN
<b>Tighenif 2 (T2)</b>	X			id.	~700 ka	id.	id.	MNHN
<b>Tighenif 3 (T3)</b>	X			id.	~700 ka	id.	id.	MNHN
<b>Tighenif 4</b>		X		id.	~700 ka	id.	id.	MNHN
Thomas 1	X			Casablanca, Maroc	600 ka	Sausse, 1975	Raynal, 2001	MH
Salé		X		Salé, Maroc	400 ka	Hublin, 1991	Grün, 1987	FD
Kébibat	X			Rabat, Maroc	250-350 ka	Saban, 1975; Hublin, 2001	Hublin 2001	FD
Irhoud 1		X	X	Djebel Irhoud, Maroc	130-190 ka	Ennouchi, 1962, Hublin, 1991	Grün et Stringer, 1991	MNHN
Irhoud 2		X	X	id.	90-125 ka	id.	id.	FD
Afrique de l'est								
Bodo		X	X	Bodo, Ethiopie	600 ka	Conroy et al., 1978; Rightmire, 1996	Clark et al. 1994	UMR
KNM-BK 67	X			Lac Baringo, Kenya	510-512 ka	Leakey et al. 1969	Deino and McBrearty 2002	UMR
Ndutu		X	X	Ndutu, Tanzanie	200-400 ka	Rightmire, 1983	Leakey and Hay, 1982	NHM
KNM-ER 3884		X	X	Guomde, East Turkana, Kenya	160ka-305 ka	Brauer, 2001	Brauer et al. 1997	NHM
LH 18		X	X	Laetoli, Tanzanie	129-108 ka	Day et al. 1980	Manega, 1995	UMR
Omo 2		X	X	Omo Kibish, Ethiopie	~130 ka	Day and Stringer 1991	McDougall et al., 2008	FD
<b>Singa</b>		X		Singa, Soudan	133±2 ka	Woodward, 1938 ; Stringer, 1979	McDermott et al., 1996	NHM
Afrique du sud								
Saldanha		X		Elandsfontein, Afrique du Sud	~600 ka	Drennan, 1953	Klein, 2007	UP

Spécimens	Mandibule	Calvaria	Face	Sites	Chronologie	Références		Lieu d'étude
						Description	Chronologie	
Florisbad		X	X	Bloemfontein, Afrique du Sud	259±35 ka	Dreyer, 1935 ; Clarke, 1985	Grün et al. 1996	NHM
<b>Kabwe 1</b>		X	X	Kabwe, Zambie	> 125 ka	Woodward, 1921	Klein, 1994	NHM
<u>Asie</u>								
Chine								
ZH G1	X			Zhoukoudian, Chine	400-780 ka	Weidenreich, 1936	Grün et al., 1997 ; Shen et al., 2009	IPH
ZH G2	X			id.	400-780 ka	id.	id.	IPH
ZH H1	X			id.	400-780 ka	id.	id.	FD
ZH Crâne III		X		id.	400-780 ka	Weidenreich, 1943	id.	SMN
ZH Crâne IX		X		id.	400-780 ka	id.	id.	UMR
ZH Crâne XII		X		id.	400-780 ka	id.	id.	SFN
Hexian		X	X	Hexian, Chine	412 ± 25 ka	Huang et al. 1982	Grün et al., 1998	FD
Dali		X	X	Dali, Chine	260-300 ka	Wu, 1981	Yin et al., 2001	UMR
Jinniu Shan		X	X	Jinniu Shan, Chine	200 ka	Wu, 1988	Chen et al. 1994	FD
Inde								
Narmada		X	X	Nagpur, Inde	>236 ka	Sonakia, 1985	Cameron et al., 2004	UMR
Proche-Orient								
Zuttiyeh		X	X	Zuttiyeh, Israël	>200ka	Keith, 1927	Bar Yosef, 1995	UMR

Les noms en gras représentent les spécimens originaux auxquels nous avons eu accès. Abréviations : FD : Laboratoire départemental de préhistoire du Lazaret, Fort de la Drette ; GPI : Geologisch-Paläontologisches Institut Ruprecht-Karls-Universität Heidelberg ; IPH : Institut de Paléontologie Humaine, Paris ; IRSNB : Institut Royale des Sciences Naturelles de Belgique, Bruxelles ; IsIPU : Istituto Italiano di Paleontologia Umana, Roma ; MH : Musée de l'Homme, Paris ; MNHN : Museum National d'Histoire Naturel, Paris ; MP : Museo Pigorini, Roma ; NHM : British Museum, Natural History Museum, London ; SFN : Senkenberg Forschungsinstitut und Naturmuseum, Frankfurt ; SMN : Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart ; SupL : Suprintendenza del Lazio, Tivoli ; UA : Département de Géologie et de Géographie Physique, Université Aristote, Thessalonique ; UMR : UMR 6578, Unité d'Anthropologie Bioculturelle, Marseille ; UP : Università degli studi di Pisa ; USap : Università La Sapienza, Roma. Les spécimens que nous n'avons pas pu observer (i.e., ATD6-96 et AT-950) porte la mention NA à la place du lieu d'observation.



## **CHAPITRE III**

### **METHODES**

---





Notre étude se propose de reconsidérer l'évolution humaine au Pléistocène moyen. Nous avons fait le choix de nous concentrer sur le taxon *Homo heidelbergensis* qui est devenu depuis le milieu des années 1980 l'espèce référence pour cette période de l'évolution humaine (Stringer, 1983 ; Rightmire, 1985 ; Stringer, 1985 ; Arsuaga et al., 1997 ; Rightmire, 1998 ; Rosas et Bermúdez de Castro, 1998 ; Hublin, 2001 ; Rightmire, 2008). Par conséquent, l'objectif principal de ce travail est de tester la validité et l'existence de l'espèce *Homo heidelbergensis* en se concentrant sur l'identification d'un groupe de spécimens fossiles comprenant la mandibule de Mauer, holotype de l'espèce *Homo heidelbergensis*.

Pour la première étape de cette étude, nous nous sommes tournés vers la méthode traditionnelle utilisée pour l'identification et l'invention d'espèces en paléontologie, la morphologie comparée. Cette méthode, bien que légitime dans le contexte historique de la discipline, présente cependant, un certain nombre de biais que nous ne pouvons prétendre contourner quelle que soit la rigueur de notre analyse. Ceux-ci reposent principalement sur la pertinence du choix des caractères à considérer et sur la subjectivité de l'observation morphologique. Afin d'atténuer ce problème majeur, nous avons mis au point un protocole d'observation stricte, inspiré de nombreux travaux précédents, basé sur une méthode de codification. Ces observations codées selon différentes modalités (i.e., les états de caractères) ont ensuite été réunies au sein de tableaux d'occurrences des états de caractères, nous permettant d'avoir une vue d'ensemble des différents groupes chronostratigraphiques de notre échantillon. Les premières conclusions concernant les morphologies des individus du Pléistocène moyen ont ainsi pu être tirées.

Cette analyse préliminaire a été complétée par une analyse phénétique basée sur les caractères observés et codés lors de la morphologie comparée. Le but de cette deuxième partie est tout d'abord d'identifier des regroupements de spécimens fossiles sans utiliser de classification *a priori* des individus, et de générer ainsi une taxinomie primaire sur notre échantillon. Chaque groupe obtenu peut ensuite être décrit par les états de caractères morphologiques ayant joué un rôle significatif lors de sa formation.

Enfin, nous avons testé l'existence du taxon *Homo heidelbergensis* en utilisant la morphométrie géométrique afin de travailler sur les conformations globales des spécimens. Cette dernière démarche nous permet de confronter nos résultats issus des deux analyses précédentes à une méthode, désormais largement utilisée en paléoanthropologie, qui fait abstraction des biais liés aux choix des caractères morphologiques et à l'observation des spécimens. L'utilisation d'une méthode métrique en complément de cette méthode

traditionnelle s'est naturellement imposée. Nous avons fait le choix de la morphométrie géométrique car son principe (affranchissement des contraintes de taille pour se concentrer sur la conformation des spécimens) permet d'utiliser des données métriques objectives tout en se rapprochant de la morphologie classique. Selon Zelditch et al. (2004), la morphométrie géométrique est simplement une façon quantitative de s'atteler aux comparaisons de conformations qui ont toujours intéressé les biologistes.

## I. ANALYSES MORPHOLOGIQUES

### I.1. CHOIX ET DEFINITION DES CARACTERES

Nous avons tout d'abord effectué un choix préliminaire de caractères dans la littérature. Ces caractères se répartissent sur les trois zones morphologiques que nous avons évoquées dans le chapitre I de ce manuscrit, à savoir, la mandibule (figure 4, tableau 3), le massif facial supérieur qui prend en compte les maxillaires, les zygomatiques et les os nasaux (figure 5, tableau 4) et la calvaria qui inclut le frontal, les pariétaux, les temporaux et l'occipital (figure 6, tableau 5). Les caractères et la bibliographie utilisés pour les colligés sont détaillés en annexe (annexe 1). Nous avons sélectionné 39 caractères sur la mandibule (Arambourg, 1963 ; Heim, 1976 ; Trinkaus, 1988 ; Rightmire, 1990 ; Condemi, 1991 ; Rosas, 1995 ; Condemi et Koenigswald, 1997 ; White et Folkens, 2000 ; Rosas, 2001), 35 caractères sur la face (Boule, 1911-1913 ; Vallois et Vandermeersch, 1972 ; Heim, 1976 ; Vandermeersch, 1981 ; Trinkaus, 1983 ; Stringer, 1984 ; Franciscus et Trinkaus, 1988 ; Rightmire, 1990 ; Stringer, 1991 ; Condemi, 1992 ; Maureille, 1994 ; Rightmire, 1996 ; Caparros, 1997 ; Condemi, 2001 ; Antón, 2003 ; Franciscus, 2003 ; Trinkaus, 2003 ; Prat, 2004) et 68 caractères sur la calvaria (Boule, 1911-1913 ; Weidenreich, 1943 ; Vallois, 1969 ; Suzuki et Takai, 1970 ; Vallois et Vandermeersch, 1972 ; Hublin, 1978a ; Vandermeersch, 1981 ; Grimaud, 1982 ; Trinkaus, 1983 ; Andrews, 1984 ; Stringer, 1984 ; Hublin, 1988a ; Rightmire, 1990 ; Condemi, 1992 ; Nara, 1994 ; Caparros, 1997 ; Zeitoun, 2000 ; Condemi, 2001 ; Elyaqine, 1995, 2001 ; Antón, 2003). Ce processus de sélection était encadré par cinq critères principaux :

1. les caractères doivent rendre compte de la morphologie globale et particulière de chaque zone morphologique définie

2. ils doivent permettre la mise en évidence des phénomènes évolutifs qui relient les différentes populations considérées dans cette étude
3. ils doivent être répétables et reproductibles
4. il est parfois difficile d'estimer l'indépendance des caractères, nous avons donc fait le choix d'utiliser une méthode statistique qui ne nécessite pas d'hypothèse d'indépendance préalable. Par conséquent les caractères ne sont pas soumis à un critère d'indépendance strict
5. enfin, étant donné que nous avons fait le choix de ne pas estimer les caractères morphologiques manquants sur les spécimens lors de l'analyse phénétique, lorsqu'un trait morphologique est manquant chez la plupart de nos spécimens fossiles, le caractère est mis à l'écart.

Ces caractères morphologiques vous nous permettre de mettre en évidence une partie importante de la variabilité humaine actuelle, ainsi que les caractéristiques des Néandertaliens et des *Homo erectus*. Chaque trait morphologique est étudié sur chacun des spécimens de notre échantillon. Les spécimens sont ensuite comparés entre eux en fonction de leur position chronostratigraphique ou de leur appartenance spécifique dans le cas des *Homo sapiens* et des *Homo neanderthalensis*.

Les caractères ont ensuite été codés (tableaux 9 à 18 pour la mandibule, tableaux 31 à 36 pour le massif facial supérieur, tableaux 45 à 52 pour la calvaria et annexe 1) grâce à un système de codage qui prend en compte les deux types de caractères appréhendés. Les caractères binaires (absence/présence) sont codés 1 pour l'absence et 2 pour la présence. Les caractères continus sont définis selon plusieurs états de caractères pour un maximum de 5 états. Dans cette configuration, l'état 1 peut représenter l'absence du caractère ou une configuration particulière, les états suivants illustrent une expression forte d'un caractère ou une configuration particulière du caractère. Etant donné la difficulté de coder différents stades d'expression d'un caractère continu, nous avons essayé autant que possible de nous en tenir à un système binaire pour la plupart de ces caractères, cependant certaines configurations morphologiques nécessitent la présence d'états intermédiaires afin de capturer au mieux la variabilité morphologique des spécimens. Nous n'avons pas polarisé les caractères. Afin de synthétiser les observations réalisées et de simplifier les comparaisons morphologiques, nous avons utilisé des tableaux présentant l'occurrence de chaque état de caractères pour chaque groupe de spécimens (chapitre IV : tableaux 9 à 18 pour la mandibule ; chapitre V : tableaux 31 à 36 pour la face ; chapitre VI : tableaux 47 à 54 pour la calvaria).

L'analyse s'effectue indépendamment sur chacune des zones morphologiques (i.e., mandibule, face et calvaria). Celles-ci ont de plus été divisées en sous-parties afin de faciliter l'étude.

La mandibule présente cinq sous-parties (figure 4, tableau 3 et annexe 1) :

1. symphyse
2. face latérale du corps mandibulaire du septum C-P3 jusqu'au bord antérieur de la branche ascendante
3. face latérale de la branche ascendante
4. face interne de la branche ascendante
5. face interne du corps mandibulaire

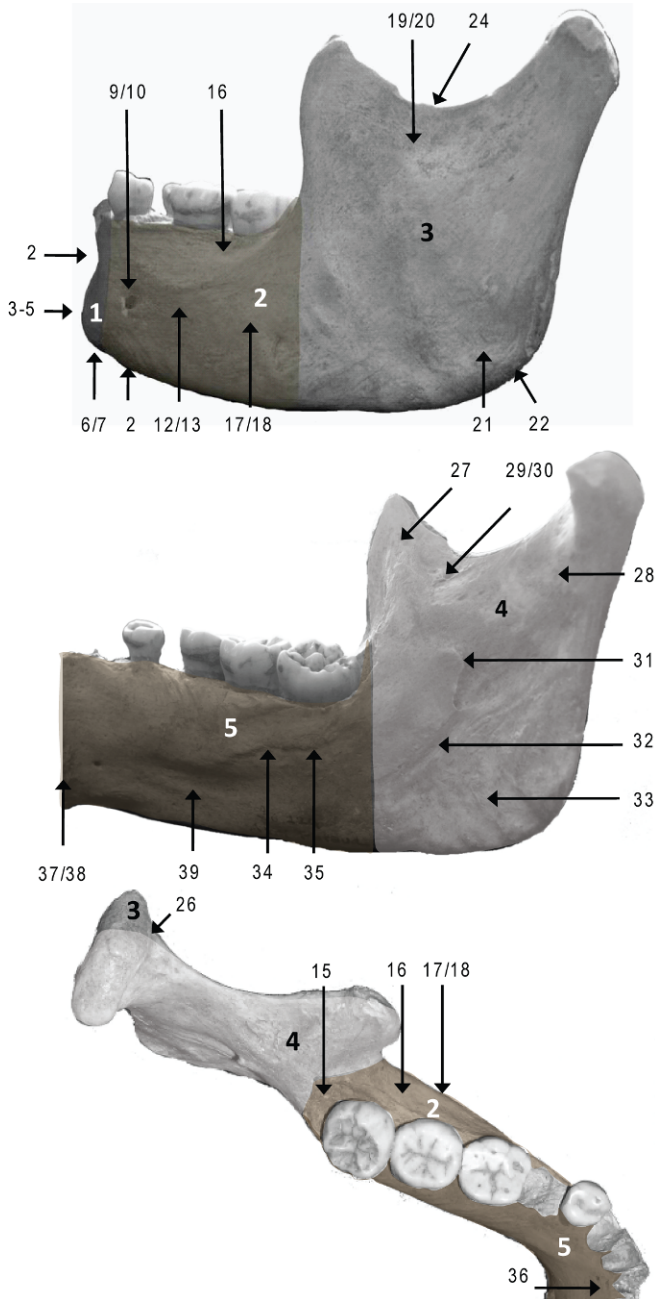


Figure 4 : Caractères morphologiques de la mandibule. Les numéros font référence aux sous-parties (1 à 5, gras) et aux caractères (1 à 39) expliqués dans le tableau 3 ci-contre.

Tableau 3 :

Caractères morphologiques de la mandibule

1-Symphyse		2-Face latérale du corps mandibulaire	
Orientation du profil	1	Orientation des bords du corps	8
<i>Incurvatio mandibulae</i>	2	<i>Foramen mentale</i> : Nombre	9
<i>Tuber symphyseos</i>	3	<i>Foramen mentale</i> :Position	10
Crête centrale	4	<i>Tuberculus marginalis anterior</i>	11
Tubercules latéraux	5	<i>Torus marginalis superius</i>	12
<i>Incisura submentalis</i>	6	<i>Torus marginalis inferius</i>	13
<i>Fossae digastrica</i> orientation	7	Espace rétromolaire	14
-	-	Surface rétromolaire	15
-	-	Sulcus extramolaire	16
-	-	<i>Prominentia lateralis</i> :	
-	-	Taille	17
-	-	Position	18
3-Face latérale de la branche ascendante		4-Face interne de la branche ascendante	
<i>Fossa subcondylea</i> :		<i>Crista endocoronoidea</i> orientation	27
Profondeur	19	<i>Crista endocondyloidea</i> : orientation	28
Taille	20	<i>Planum triangulare</i>	
<i>Fossa masseterica</i>	21	Taille	29
Profil du gonion	22	Profondeur	30
Longueur du Rameau	23	<i>Lingula mandibulae</i>	31
Incisure mandibulaire :		Sillon mylohyoïdien : pont osseux	32
Point le plus profond	24	Fosse ptérygoïde	33
Élévation du condyle / coronoïde	25	-	-
Jonction avec le condyle	26	-	-
5-Face interne du corps mandibulaire			
Ligne mylohyoïdienne :			
Orientation			34
Position (M3)			35
<i>Planum alveolare</i>			36
<i>Fossae genioglossus</i> :			
Epine mentonnière supérieure			37
Epine mentonnière inférieure			38
Fosse sous-mandibulaire			39

Les caractères et leurs états sont présentés en détail dans l'annexe 1

Le massif facial supérieur présente trois sous-parties (figure 5, tableau 4 et annexe 1) :

1. région orbitale et ouverture nasale (morphologie des orbites, des os nasaux et de l'ouverture nasale)
2. zygomatique
3. maxillaire et région maxillo-alvéolaire

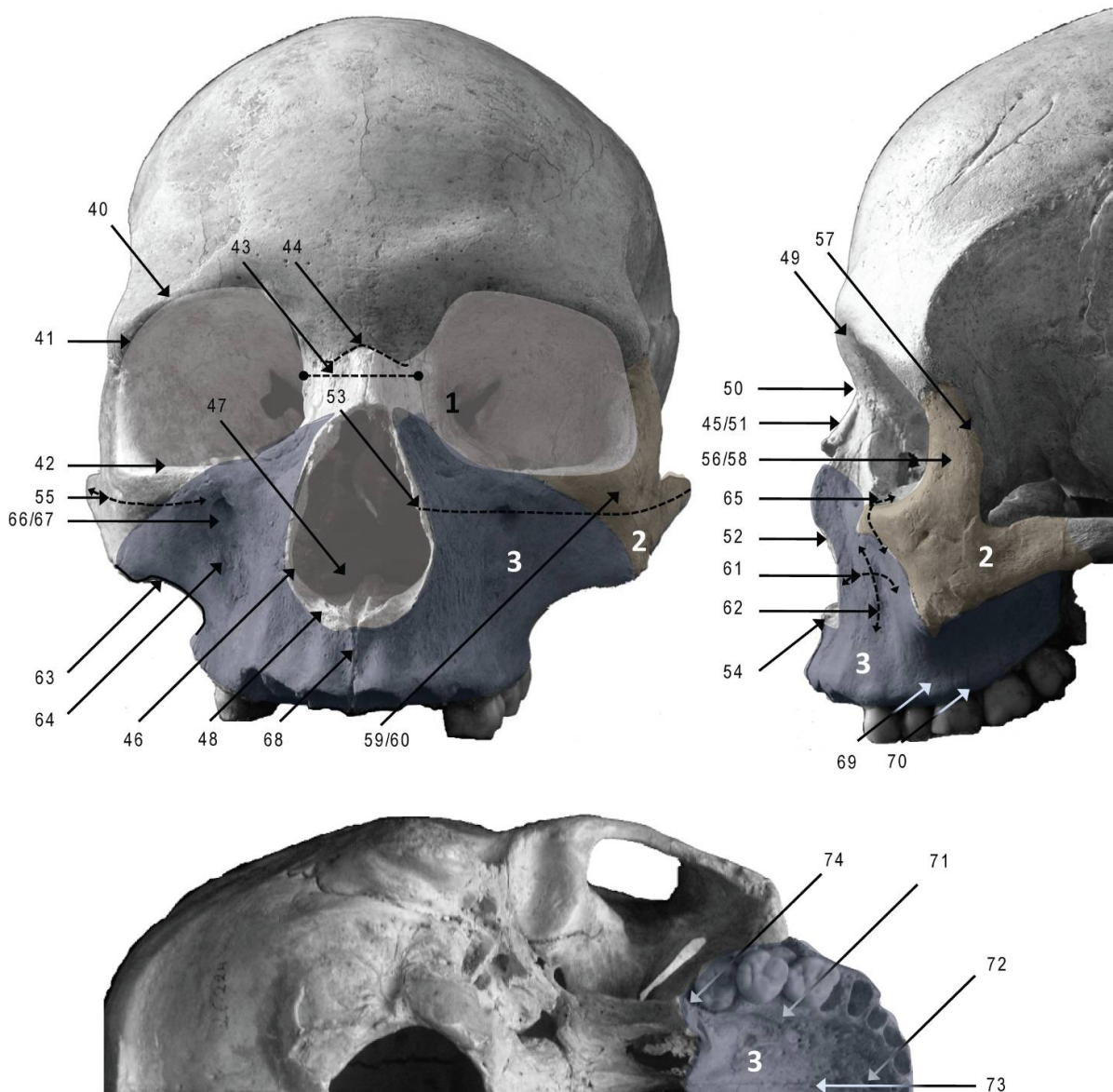


Figure 5 : Caractères morphologiques du massif facial supérieur. Les numéros font référence aux sous-parties (1 à 3, gras) et aux caractères (40 à 74) présentés dans le tableau 5 ci-dessous.

Tableau 4 :

Caractères morphologiques du massif facial supérieur

1-Région orbitaire et ouverture nasale		2-Zygomatique		3-Maxillaire	
Forme du bord orbitaire supérieur	40	Orientation du zygomatique par rapport au maxillaire	55	<i>Incurvatio horizontalis</i>	61
Forme du bord orbitaire supéro-latéral	41	Relief sur le <i>facies lateralis</i> du processus frontal	56	<i>Incurvatio sagittalis</i>	62
Forme du bord orbitaire inférieur	42	<i>Tuberculum marginale</i>	57	<i>Incurvatio inframalaris frontalis</i>	63
Espace inter-orbitaire	43	Foramen zygomatiko-facial	58	Fossette canine	64
Sutures fronto-nasales et fronto-maxillaires	44	Relief du corps	59	Relation du bord infra-orbitaire avec le maxillaire	65
Ensellure nasale dans le plan coronal	45	Tubérosité zygomaxillaire	60	Nombre de foramens infra-orbitaires	66
Relation entre les parois inférieure et latérale de l'ouverture nasale et la crête conchale	46	-	-	Position du foramen infra-orbitaire	67
Configuration du sol de l'ouverture nasale	47	-	-	Espace sous-alvéolaire	68
Forme du bord inférieur de l'ouverture nasale	48	-	-	Position de l'insertion de la crête faciale par rapport à l'arcade dentaire	69
Position du bord supérieur de l'orbite par rapport au bord inférieur	49	-	-	Torus alvéolaire sur la face externe du processus alvéolaire	70
Profondeur relative du nasion par rapport à la glabelle	50	-	-	Torus alvéolaire sur le bord lingual du processus alvéolaire	71
Projection des os nasaux par rapport à la suture naso-frontale	51	-	-	<i>Torus palatinus</i>	72
Orientation des bords latéraux de l'ouverture nasale	52	-	-	Position du foramen incisif	73
Projection du processus temporal du zygomatique sur l'ouverture nasale	53	-	-	Forme de l'arcade dentaire	74
Projection de l'épine nasale	54	-	-	-	-

Les caractères et leurs états sont présentés en détail dans l'annexe 1.

La calvaria présente cinq sous-parties (figure 6, tableau 5, annexe 1) :

1. caractères généraux du crâne
2. frontal
3. pariétal
4. occipital
5. temporal

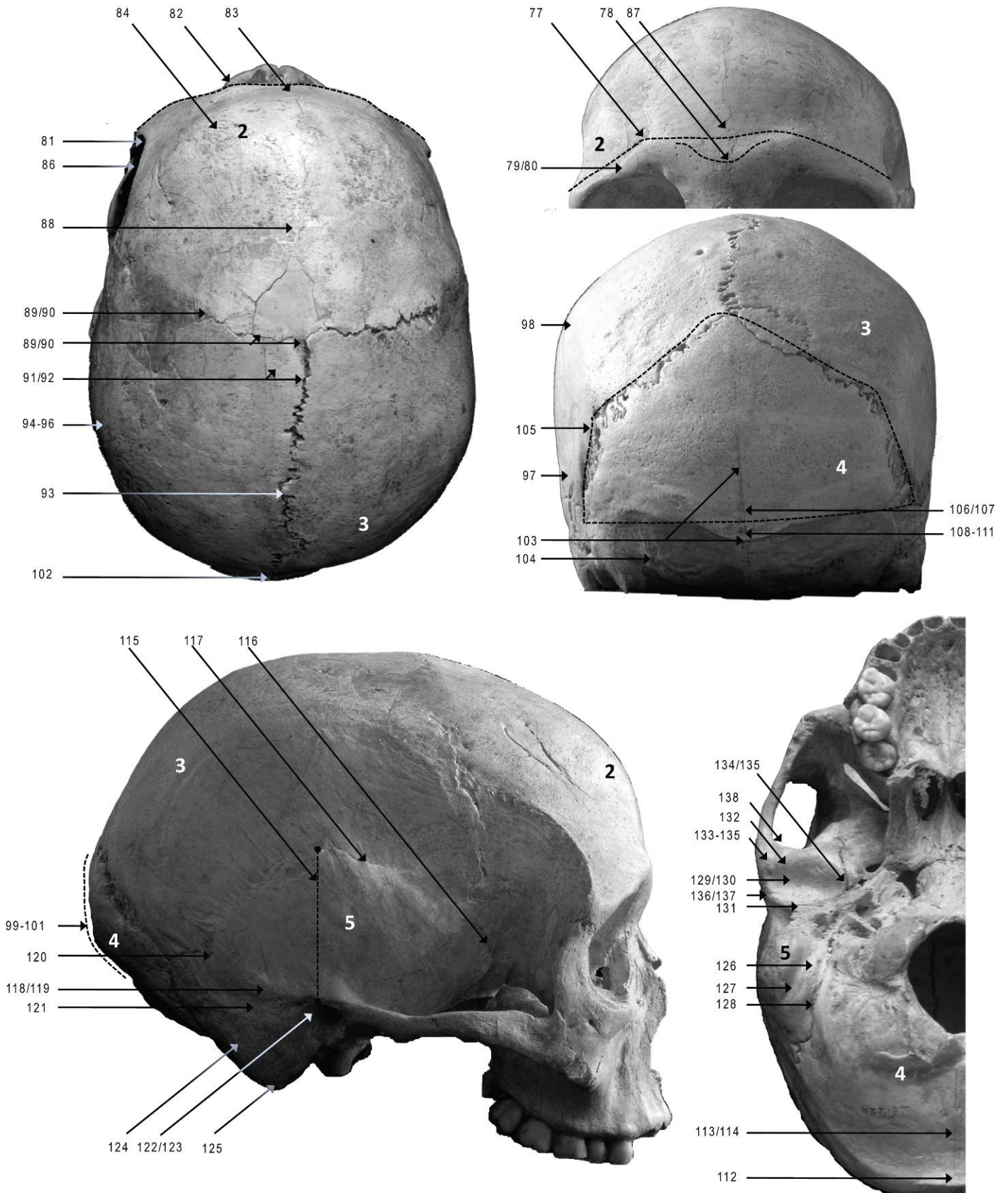


Figure 6 : Caractères morphologiques de la calvaria. Les numéros font référence aux sous-parties (2 à 5, gras) et aux caractères (75 à 141) expliqués dans le tableau 6 ci-dessous.



Tableau 5 :

Caractères morphologiques de la calvaria

1-Caractères généraux de la calvaria		2-Frontal		3-Pariétal	
Forme du crâne en <i>norma occipitalis</i>	75	Profil de la région supra-orbitaire en <i>norma facialis</i>	77	Carène sagittale sur la moitié postérieure de la partie antérieure de la suture pariétale	91
Proportions des cordes sagittales du frontal et du pariétal	76	<i>Arcus supraciliaris</i> au niveau glabellaire	78	Méplat de part et d'autre de la suture pariétale dans sa moitié antérieure	92
-	-	Structures de la région supra-orbitaire	79	Dépression pré-lambdatique	93
-	-	Saillie de la région supra-orbitaire	80	<i>Linea temporalis</i> sur le pariétal	94
-	-	Constriction post-orbitaire	81	Définition des <i>linea temporalis</i>	95
-	-	Profil de la région supra-orbitaire en <i>norma verticalis</i>	82	Position de la ligne temporale supérieure	96
-	-	<i>Sulcus postorbitalis</i>	83	<i>Torus angularis parietalis</i>	97
-	-	Bosse frontale	84	Bosses pariétales	98
-	-	Convexité antéro-postérieure du frontal	85	-	-
-	-	Crêtes temporales sur le frontal	86	-	-
-	-	Tubercule supra-glabellaire médio-sagittale	87	-	-
-	-	Carène sagittale du frontal	88	-	-
-	-	Eminence bregmatique	89	-	-
-	-	Renfort coronal supérieur	90	-	-
4-Occipital		5-Temporal			
Angulation entre le <i>planum occipitale</i> et le <i>planum nucale</i>	99	Hauteur de l'écaille temporale	115		
Courbure du <i>planum occipitale</i> en <i>norma lateralis</i>	100	Forme du bord antérieur de l'écaille temporale	116		
Taille du <i>planum nucale</i> par rapport au <i>planum occipitale</i>	101	Forme du bord supérieur de l'écaille temporale	117		
Chignon occipital	102	<i>Crista supramastoidea</i> au niveau du porion	118		
Position de l'opisthocranion par rapport à l'inion	103	Continuité de la <i>crista supramastoidea</i> et du processus zygomatique	119		
<i>Processus retromastoideus</i>	104	<i>Tuberculum supramastoideum anterius</i>	120		
Forme du <i>planum occipitale</i> en <i>norma occipitalis</i>	105	Sillon sus-mastoïdien	121		
Définition de la fosse sus-iniaque	106	Forme du méat auditif externe	122		
Forme des parois latérales de la fosse sus-iniaque	107	Position du méat auditif externe par rapport à l'apophyse zygomatique	123		
<i>Sulcus supratoralis</i>	108	<i>Tuberculum mastoideum anterior</i>	124		
Saillie maximale du <i>torus occipitalis transversus</i>	109	Détachement du <i>processus mastoideus</i> de la base du crâne	125		
Forme du <i>torus occipitalis transversus</i>	110	Eminence juxta-mastoïdienne par rapport au <i>processus mastoideus</i>	126		
<i>Protuberantia occipitalis externa</i>	111	Pont osseux fermant la rainure digastrique	127		
<i>Tuberculum linearum</i>	112	<i>Crista occipitomastoidea</i>	128		
Expression de la crête occipitale externe	113	Longueur sagittale de la cavité glénoïde	129		
Alignement des parties postérieures et antérieures de la crête occipitale externe	114	Profondeur de la cavité glénoïde	130		
-	-	Orientation de la crête pétro-tympanique	131		
		Conformation du tubercule articulaire	132		
		<i>Tuberculum zygomaticum anterius</i>	133		
		Saillie relative du <i>tuberculum zygomaticum anterius</i> par rapport au <i>processus entoglenoidalis</i>	134		
		Position relative du <i>processus entoglenoidalis</i> par rapport au <i>tuberculum zygomaticum anterius</i>	135		
		<i>Tuberculum zygomaticum posterius</i>	136		
		Contribution du tympanal à la paroi postérieure de la cavité glénoïde	137		
		Existence d'un tubercule pré-glénoïde	138		
		Fermeture de la cavité glénoïde	139		

Les caractères et leurs états sont présentés en détail dans l'annexe 1.

## I.2. MORPHOLOGIE COMPAREE

Chaque spécimen a été décrit au cours de différentes sessions d'observation. Les descriptions des spécimens ont ensuite été confrontées avec les données présentes dans la littérature.

Dans un premier temps la mandibule de Mauer est décrite de façon détaillée et est comparée à chacun des spécimens mandibulaires de notre échantillon. Cette étape nous permet de cerner la morphologie générale du spécimen type de l'espèce *Homo heidelbergensis* et de la replacer dans un contexte élargi à l'ensemble de notre échantillon.

En ce qui concerne le massif facial supérieur et la calvaria, nous avons particulièrement développé les descriptions morphologiques des spécimens du Pléistocène moyen que nous avons systématiquement comparés entre eux et aux autres spécimens regroupés dans les groupes chronostratigraphiques présentés dans la partie « matériel ». Les caractéristiques du groupe des Hommes modernes sont souvent présentées sous forme de pourcentage. Ceux-ci sont basés sur les individus observables au sein des Hommes modernes historiques, néolithiques et fossiles.

A partir des comparaisons morphologiques, il est possible de déterminer un certain nombre de caractères morphologiques permettant de décrire au mieux la mandibule de Mauer et de façon plus générale, les spécimens du Pléistocène moyen.

## I.3. ANALYSE PHENETIQUE

Nous avons traité les données morphologiques codées au travers d'analyses phénétiques. Comme nous l'avons spécifié dans l'introduction de ce chapitre, l'objectif principal est de générer de la manière la plus objective possible des regroupements de spécimens, en utilisant comme variables les caractères morphologiques décrits lors de la morphologie comparée. La présence de Néandertaliens et d'hommes modernes au sein de l'analyse doit permettre de calibrer la méthode en vérifiant si celle-ci met en évidence la distinction entre les individus de ces deux taxons. Les autres groupes formés peuvent ainsi être considérés comme des taxons au même titre qu'*Homo neanderthalensis* comparé à *Homo sapiens*. Chacun des groupes obtenus peut finalement être décrit par les états de caractères morphologiques responsables de la réunion d'individus au sein de ces groupes. Ceci nous autorise à réfléchir sur les mécanismes responsables de ces associations, et à décrire l'importance des différents traits morphologiques dans la formation des groupes.

### I.3.1. PHENETIQUE ET CLADISTIQUE

Notre choix d'utiliser une analyse phénétique pour traiter ce genre de problématique peut paraître dépassé dans le contexte actuel où l'essor de la cladistique tend à occulter ce type d'analyse. Les deux techniques, que ce soit la cladistique ou la phénétique, présentent leurs avantages et leurs inconvénients. Cependant, la cladistique a pour but la reconstruction de l'histoire évolutive de lignées d'individus alors que la phénétique se concentre sur l'obtention de taxinomies alphas (Sneath, 1995), c'est-à-dire l'obtention de classifications primaires à partir d'individus non classifiés. De telles classifications peuvent éventuellement être ensuite testées en servant de point de départ pour une analyse cladistique. Ainsi, afin de reconstruire l'histoire évolutive d'une lignée, la cladistique nécessite la formation d'unités taxinomiques (i.e., OTU) qui doivent être décidées avant le début de l'analyse. Notre objectif principal étant justement d'obtenir une taxinomie préliminaire des spécimens du Pléistocène moyen, nous avons donc utilisé une méthode phénétique pour analyser nos données morphologiques.

### I.3.2. ANALYSE PHENETIQUE

La taxinomie que nous allons obtenir dépend principalement de la sélection des caractères qui sont utilisés lors de l'analyse. Nous nous sommes concentrés, tout au long de l'étude, sur la sélection des caractères et de la méthode statistique. Nous avons de plus donné la priorité à la réduction du maximum de biais potentiels (i.e., pas d'estimation des données manquantes), de ce fait nous préférons perdre une partie de l'information afin d'augmenter la fiabilité de nos résultats. Cependant, ce choix nous oblige à n'inclure que les spécimens les mieux préservés dans l'analyse statistique. Le regroupement des spécimens se fait sur la base des caractéristiques morphologiques. Comme pour la morphologie comparée, trois analyses principales ont été entreprises, une pour chacune des trois zones morphologiques considérées dans cette étude (i.e., mandibule, face et calvaria). De plus, et afin de parer le manque de données sur certains spécimens clés, chacune des ces trois zones morphologiques a été soumise à des analyses partielles portant sur une partie seulement des caractéristiques morphologiques.

Nos analyses phénétiques reposent sur deux méthodes statistiques différentes exécutées successivement à partir de nos données originales. La première est une Analyse des Correspondances Multiples (ACM) qui génère une matrice de distances entre les individus

utilisés dans l'analyse à partir de leurs caractéristiques morphologiques. La seconde est une classification hiérarchique qui nous permet d'obtenir un dendrogramme basé sur la matrice de distance calculée précédemment.

#### Analyse des Correspondance Multiples (ACM)

L'Analyse des Correspondances Multiples (ACM) est une technique descriptive / exploratoire conçue pour analyser des tableaux à entrées multiples présentant des valeurs de correspondance entre les lignes (i.e., dans notre cas, les spécimens) et les colonnes (i.e., les caractères morphologiques). Cette méthode statistique permet d'examiner les données sans poser d'hypothèse préalable. Les variables ne doivent pas répondre à une loi statistique particulière pour pouvoir être testées (Greenacre, 1984). Par exemple, le critère d'indépendance des variables (des caractères dans notre cas) qui est généralement un pré-requis des analyses phénétiques est très difficile à vérifier et occasionne de nombreux biais. En utilisant une ACM nous nous affranchissons de ce postulat et nos variables n'ont pas à répondre à ce critère. Par conséquent, le non respect de l'indépendance des variables n'a pas d'influence sur le résultat. Les informations fournies par les résultats permettent de décrire le modèle de relation qui existe entre plusieurs variables de catégories dépendantes (i.e., dans cette étude, les caractères morphologiques qui décrivent les spécimens) à l'aide de l'inertie (la variance) basée sur une valeur de chi-deux. L'ACM a l'avantage de ne pas présumer de la répartition des données au sein de groupes discrets, et peut par conséquent représenter de façon précise des variations continues. L'objectif de l'ACM est de trouver la meilleure « explication » de la base de données dans le moins de dimensions possibles (Benzécri, 1973, 1977 ; Greenacre, 1984 ; Abdi et Valentin, 2007). Les résultats peuvent être présentés sur un diagramme montrant deux des dimensions qui « expliquent » la base de données. Il est important de noter que ces graphiques ne peuvent pas représenter la totalité de l'inertie (variance) des résultats, mais seulement une partie (à savoir, l'inertie expliquée par les deux dimensions montrées), ce qui les rend difficile à interpréter. Nous avons fait le choix de ne pas les présenter.

#### Classification hiérarchique

La deuxième partie de l'analyse permet cependant d'utiliser l'ensemble de l'inertie des résultats de l'ACM afin d'obtenir des groupes de spécimens à proprement parler. C'est-à-dire que les dimensions de l'ACM, qui représentent la totalité de l'inertie de la solution, sont utilisées pour obtenir une classification hiérarchique de nos spécimens. Cette classification est

basée sur le critère de Ward (Ward, 1963) dont le principe de base est de réorganiser les individus de la base de données en augmentant la variance (i.e., la différence) entre les groupes en cours de formation, tout en diminuant la variance à l'intérieur de ces mêmes groupes. En d'autres termes, durant le processus de formation des groupes, le programme agrège les deux spécimens les plus similaires qui vont former une classe dont le barycentre est ensuite considéré comme un individu pour l'étape suivante de l'agrégation. Avant de lancer l'analyse, nous n'avons pas précisé le nombre de groupes désirés ou la composition potentielle de ces groupes. Il n'y a donc pas de contraintes *a priori*. Finalement, avant de construire le dendrogramme figurant les différents groupes qui « expliquent » le mieux la base de données, le programme consolide les résultats de la classification pour obtenir le meilleur arbre possible (cf. annexe 3).

Nous avons utilisé le logiciel SPAD pour Windows (version 5.5 ©DECISIA 1996-2002) pour l'ensemble de ces analyses.

## II. MORPHOMETRIE GEOMETRIQUE

Bien que les premiers travaux de morphométrie géométrique ne concernaient pas la morphologie des organismes vivants (i.e., il s'agissait de répondre à des questions portant sur des alignements de mégalithes, Kendall, 1977 ; Kendall et Kendall, 1980), et que la morphométrie géométrique soit une méthode statistique, elle peut cependant être considérée comme une méthode d'étude de la morphologie. En effet, la morphométrie géométrique nous permet d'une part d'expliquer les différences de conformation (i.e., la forme débarrassée de la taille) qui ont été analysées mathématiquement, mais elle nous offre aussi les moyens de visualiser ces différences (Zelditch et al., 2004).

### II.1 PRINCIPES DE LA MORPHOMETRIE GEOMETRIQUE

La morphométrie géométrique permet d'analyser des variations morphologiques à partir de données composées de points repères (i.e., landmarks). Ceux-ci sont définis par Zelditch et al. (2004) comme étant des locus anatomiques discrets qui peuvent être identifiés chez tous les spécimens de l'étude. En d'autres termes, ce sont des points « équivalents », reconnaissables sur tous les objets (i.e., les crânes et les mandibules) comparés dans l'analyse (O'Higgins, 2000). Un ensemble de points repères définit l'objet de l'étude en 2 ou en 3 dimensions, cet ensemble est la forme ou la configuration de l'objet. La morphométrie géométrique permet d'analyser cette configuration en préservant l'information géométrique tout au long de l'analyse menée dans un espace de conformation spécifique (l'espace de conformation de Kendall, *Kendall's space shape*). La forme (ou configuration) définie par les points repères peut être décomposée afin d'en extraire la conformation. Cette conformation est définie par Kendall (1977) comme étant l'ensemble de l'information géométrique qui reste lorsque la position, l'échelle et les effets de rotations sont éliminés de l'objet. En d'autres termes, cette conformation représente la « morphologie » de la configuration de l'objet lorsque la taille est exclue et c'est la variation de « morphologie » entre spécimens que la morphométrie géométrique nous permet d'analyser. Enfin, il est possible de visualiser ces variations de morphologie entre les groupes ou les spécimens considérés au cours de l'étude (O'Higgins, 2000 ; Zelditch et al., 2004).

## II.1.1. POINTS REPERES (I.E., LANDMARKS)

Les points repères présentent l'avantage de ne pas nécessiter de sélection *a priori*. En d'autres termes alors qu'une analyse morphométrique conventionnelle nécessite la sélection de variables avant de procéder à l'analyse, l'utilisation de points repères permet de s'affranchir de cette étape. En effet, si les variables métriques utilisées dans l'analyse ne sont pas les plus significatives pour tester l'hypothèse envisagée, les résultats sont « noyés » sous un bruit de fond provoqué par les variables les moins significatives. Au contraire en morphométrie géométrique, les variables n'ont pas à être sélectionnées *à priori*, puisque l'analyse va déterminer quelles sont les variables les plus significatives (Zelditch et al., 2004). Les points repères doivent évidemment être choisis avant l'analyse, mais ils permettent d'inclure dans l'analyse toutes les variables qui auraient pu être mesurées entre chacun d'entre eux. Dans le cas où les points repères sélectionnés ne seraient pas assez pertinents, le résultat ne permettrait sans doute pas de tester l'hypothèse suggérée en début d'analyse, mais en aucun cas un bruit de fond non significatif ne viendrait obscurcir le résultat.

Bookstein (1991) a défini une nomenclature permettant de distinguer trois classes de points repères. Le Type I regroupe les points repères optimaux, ils sont bien définis localement, leur homologie d'individu à individu est fortement supportée. Par exemple, un point repère défini par trois sutures osseuses est localement défini et identifiable de façon précise chez n'importe quel spécimen. Le Type II est intermédiaire, il correspond à des points dont la position est d'abord définie localement à l'aide de structures spécifiques, comme pour les Types I, mais il dépend aussi de facteurs moins précis tels que le maximum ou le minimum d'une courbe ou du développement d'une structure particulière. Dans ce cas, l'homologie d'individu à individu n'est supportée que géométriquement et non plus par des structures locales. Le Type III est beaucoup plus problématique, les points de cette catégorie peuvent ne pas être considérés comme de vrais points repères homologues. Ils ne sont pas définis par des structures spécifiques locales, mais plutôt comme étant positionnés à un extrême par rapport à un autre point. Un exemple de point repère de Type III est l'euryon puisqu'il est défini par la largeur maximale du crâne. L'homologie de ces points est problématique du fait de l'imprécision de leur définition et il faut s'attendre à une variation importante entre individus. L'interprétation de résultats provenant de points repères de Type III est par conséquent plus délicate. Ils sont cependant très utiles pour décrire certaines conformations spécifiques qui ne peuvent être décrites à l'aide de points repères de Type I ou II (O'Higgins, 2000 ; Zelditch et al., 2004).

### II.1.2. ANALYSES PROCRUSTES GENERALISEES (I.E., GENERAL PROCRUSTES ANALYSIS, GPA)

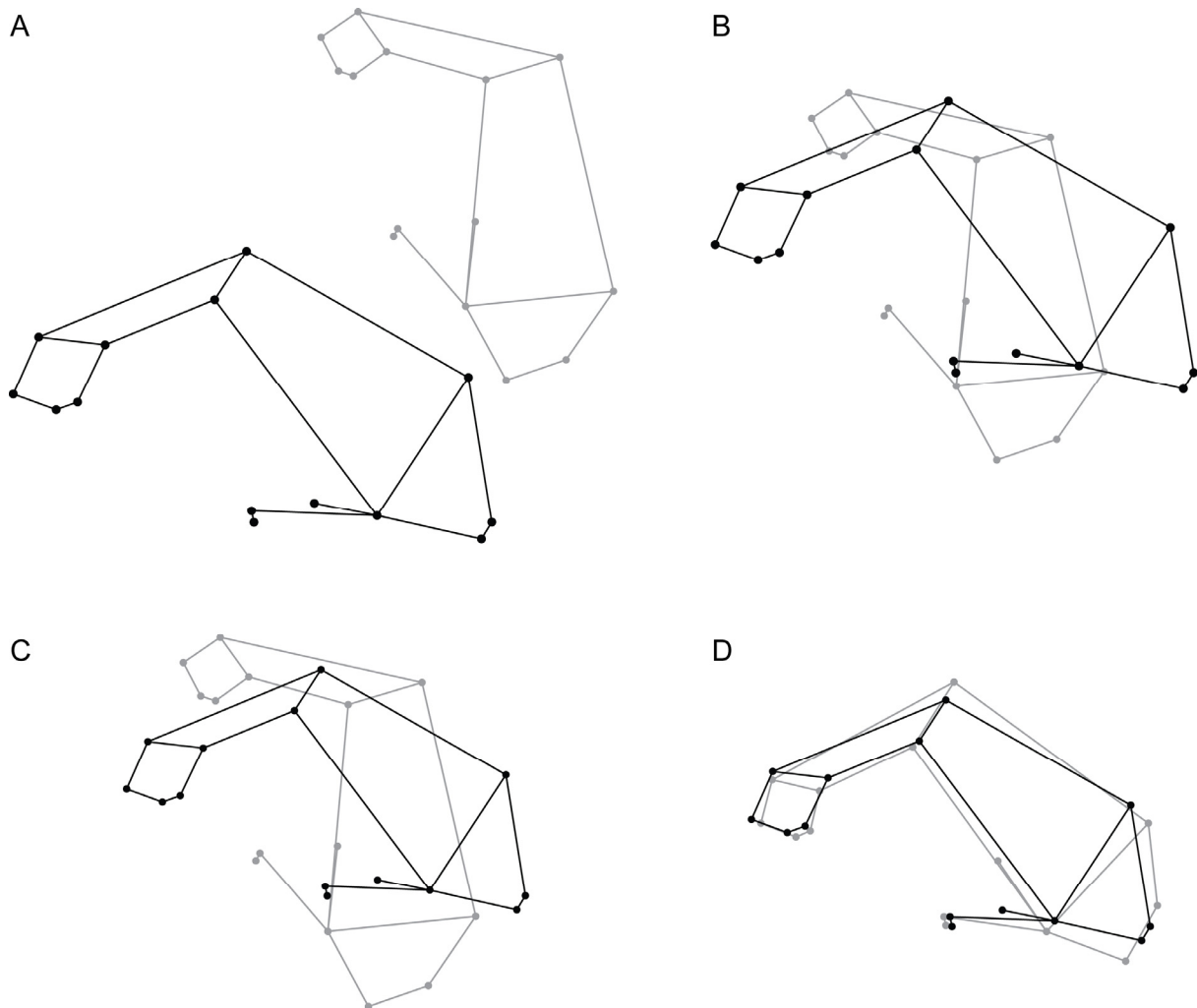
L'Analyse Procruste Généralisée ou superposition procrustes (Gower, 1975 ; Rohlf et Slice, 1990 ; Goodall, 1991) est la technique qui permet de s'affranchir de certaines composantes (i.e., la taille, l'orientation, la position) pour se concentrer sur l'étude de la conformation des spécimens (i.e., la « morphologie » des configurations définies par les points repères). A partir des configurations des individus formées par les points repères, il est possible de déterminer la localisation du centroïde de la configuration de chaque individu (i.e., la somme des distances de tous les points repères du spécimen ramenés à son centre : le centre de gravité de la configuration) et de calculer la distance entre chaque point repère et ce centre. L'étape suivante est le calcul du *centroïde size* (la taille centroïde), à savoir la racine carrée de la somme des carrés de chacune de ces distances au centroïde. Cette mesure est la mesure qui est mathématiquement indépendante de la conformation, c'est une mesure naturelle de la taille. Dans la pratique, la taille centroïde peut parfois être corrélée à la conformation parce que les organismes plus grands présentent souvent une conformation différente des plus petits (O'Higgins, 2000 ; Zelditch et al., 2004). Une fois la taille quantifiée, elle peut-être exclue afin de se concentrer sur la conformation. Nous présentons ici un résumé des trois étapes principales de L'Analyse Procrustes Généralisée (figure 7) :

1. Les objets (ici les calvariae) définis par les points repères sont centrés à l'origine en soustrayant les coordonnées (X, Y, ou Z) de chaque point repère, des coordonnées de son centroïde. Ceci entraîne la translation de chaque centroïde à l'origine (les centroïdes des deux configurations se superposent) (figure 7B).
2. Les deux calvariae sont mises à la même taille unitaire (mise à l'échelle) (chaque coordonnée de chaque point repère est divisée par la taille centroïde de la configuration) (figure 7C).
3. Les calvariae sont pivotées afin de trouver l'ajustement optimal où la somme des carrés des distances entre chaque point repère homologue est la plus petite possible (figure 7D).

A la fin de ce procédé, les différences de position existant entre chaque point repère homologue représentent la différence de conformation entre les deux objets. Ces différences peuvent être visualisées et sont ensuite analysées statistiquement en tant que variables des analyses multivariées suivantes.



Dans le cas où plus de deux objets sont analysés au travers d'une superposition procrustes, les deux premières étapes sont inchangées. Lors de l'étape finale, le programme calcule une conformation moyenne à partir de l'ensemble des objets : il cherche alors au cours de diverses itérations à trouver l'alignement optimal où la somme des carrés des distances entre chaque point homologue est la plus petite possible.



**Figure 7 :** De A à D : étapes de l'Analyse Procrustes Généralisée (AGP), suppression des différences de formes autres que la différence due à la conformation pour deux calvariae représentées par 14 points repères. (A) les deux configurations originales ; (B) après suppression des différences de positionnement ; (C) après suppression des différences d'échelle ; (D) après suppression des différences d'orientation.

## II.1.3. ESPACE DE CONFORMATION DE KENDALL

Après cette étape, chaque conformation (individu) peut-être représentée par un point dans un « espace de conformation ». Dans le cas de l'analyse procrustes généralisée c'est l'espace de conformation de Kendall, qui est un espace non-euclidien. Dans l'exemple présenté ci-dessous, l'espace pour les triangles est l'équivalent d'une sphère d'un diamètre unitaire (figure 8A) mais pour des configurations de plus de 3 points repères ( $k$  points repères dans  $m$  dimensions), l'espace est beaucoup plus complexe. Pour cette raison, l'analyse des conformations est délicate. Pour pouvoir analyser les différences de conformation entre les individus il faut d'abord projeter les points dans un espace tangent à l'espace de Kendall par l'individu moyen. Cette espace tangent à l'espace de conformation peut-être imaginé comme un espace à  $km - m - m(m - 1)/2 - 1$  dimensions.

Une Analyse en Composantes Principales (ACP) peut ensuite être utilisée pour analyser les conformations dans l'espace tangent. L'objectif principal de l'ACP est de réduire le nombre de variables et de détecter des structures dans les relations entre variables de la base de données. Elle vise à expliquer le maximum de variations des données dans un minimum de dimensions. Dans notre cas nous allons pouvoir visualiser les différentes tendances de variations de la conformation au sein de notre échantillon. Techniquement, l'ACP utilise les coordonnées de l'espace tangent pour extraire  $km - m - m(m - 1)/2 - 1$  vecteurs propres (eigenvectors) qui sont les composantes principales de variation de la conformation (figure 8B).

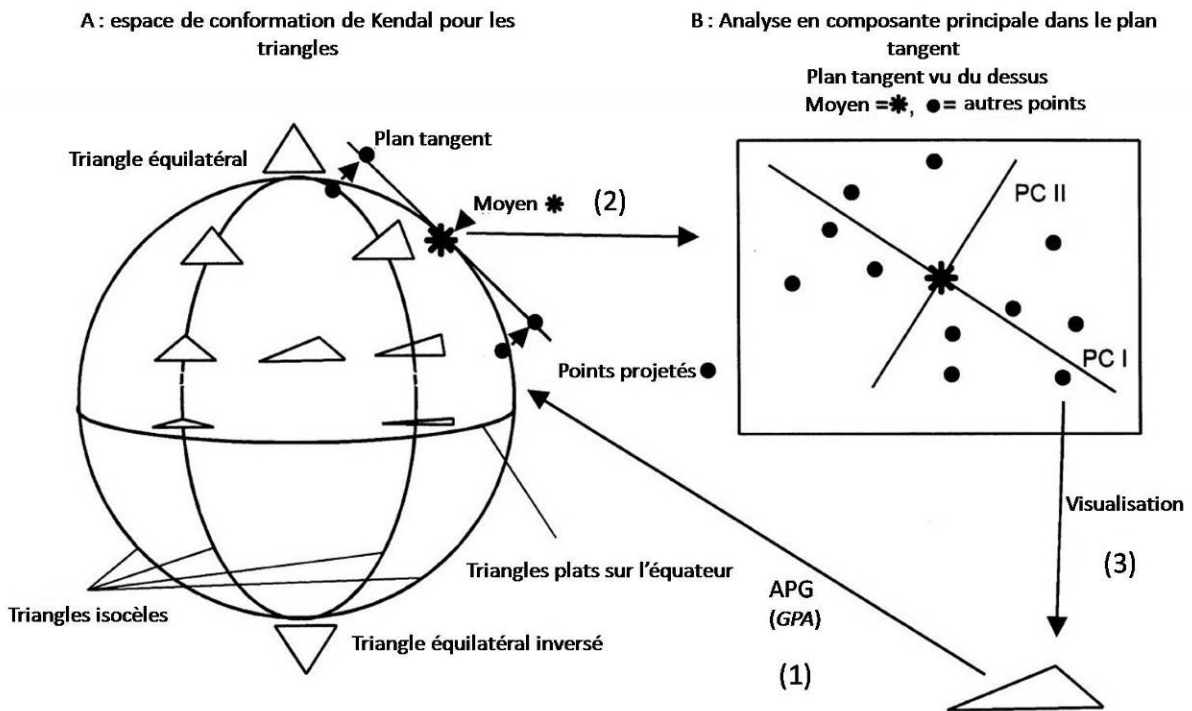


Figure 8 : (A) représentation de l'espace de conformation de Kendall pour des triangles. (B) Illustration de la projection des points représentant les triangles dans l'espace de conformation de Kendall dans un espace tangent au triangle moyen (\*) et les composantes principales de variabilité de conformation (PCI et PCII) dans cet espace tangent. Les trois étapes de cette analyse représentées par les numéros sont : (1) Analyse Procrustes Généralisée (APG), (2) Analyse en Composantes Principales (ACP) et (3) visualisation de la variabilité des conformations représentées par les composantes principales PCI et PCII. D'après O'Higgins (2000).

## II.2 CHOIX ET DESCRIPTION DES POINTS REPERES DE L'ANALYSE

Les points repères utilisés dans cette analyse ont été d'abord choisis à partir de données bibliographiques (Howells, 1973 ; Maureille, 1994 ; White et Folkens, 2000 ; Millet, 2003). La plupart sont des points crâniométriques connus, d'autres sont régulièrement utilisés dans des analyses morphométriques.

Les points repères que nous avons sélectionnés doivent répondre à différentes spécifications. Tout d'abord, ils doivent nous permettre de décrire au mieux la forme globale et particulière de chaque zone morphologique et de chaque individu de notre échantillon. Cet axiome est resté le principe de base qui nous a guidé tout au long du processus de sélection. Cependant, nous avons aussi dû tenir compte d'autres particularités liées à la nature de notre échantillon et de nos analyses statistiques.

En ce qui concerne les individus étudiés, nous avons fait le choix de privilégier les points repères présentant une homologie importante, c'est-à-dire que nous avons tenté de minimiser la prise en compte de points repères de Type III. Une partie de nos points repères

fait néanmoins partie de cette catégorie. Ils nous ont permis de caractériser des zones morphologiques particulières qui ne présentaient pas de points repères de Type I. Ensuite, notre échantillon est formé pour une grande part de spécimens fossiles dont l'état de conservation est variable. Nous avons fait le choix d'estimer le moins possible les morphologies des fossiles mal conservés et nous nous sommes limités à la prise en compte de certaines zones anatomiques, reconstruites sur les fossiles, qui ne souffrent pas de contestation majeure. Par conséquent, le nombre de points repères sélectionnés s'en est trouvé drastiquement réduit.

Enfin, notre base de données a été analysée au travers de trois analyses. Les deux premières analyses ne nécessitent pas la mise en place de pré-requis particuliers. Par contre, pour pouvoir effectuer la dernière analyse (i.e., l'analyse discriminante linéaire, voir II.3.2 dans ce chapitre), nous avons dû nous conformer à plusieurs principes dont certains ont eu un impact direct sur le choix des points repères. Ainsi, l'analyse discriminante linéaire nécessite la formation *a priori* de groupes d'individus dont la composition, en termes de nombre de spécimens dans chaque groupe, doit varier dans des proportions acceptables. Par exemple, la validité de l'analyse ne peut pas être testée si nous comparons un groupe formé de trois individus du Pléistocène inférieur à un groupe formé de cent hommes modernes. De même, pour pouvoir valider l'analyse nous devons impérativement introduire un nombre de variables inférieur au nombre de spécimens du plus petit de nos groupes. Pour ces raisons, nous avons réduit le nombre de points repères afin d'inclure le maximum de spécimens du Pléistocène inférieur dont l'état de conservation est souvent mauvais, notamment sur la mandibule et le massif facial supérieur.

Les coordonnées des points repères ont été enregistrées dans un espace à trois dimensions (X, Y et Z) grâce à un MicroScribe® 3DX équipé d'un bras articulé qui permet l'enregistrement des coordonnées de n'importe quel point dans l'espace. Ces données sont enregistrées sur ordinateur grâce au logiciel MicroScribe Utility Software v. 4.0 (© 1995-2002, Immersion Corporation). Les enregistrements ont été effectués directement sur les spécimens. Nous avons, autant que possible, réalisé ces prises de coordonnées sur des spécimens originaux. Lorsque cela n'était pas faisable, nous avons utilisé des moulages de bonne qualité (le détail des spécimens originaux étudiés est présenté dans le chapitre II – Matériel, tableaux 1 et 2).

Etant donné l'état de conservation des mandibules fossiles et plus particulièrement des mandibules du Pléistocène inférieur, seuls huit points repères ont été retenus sur la mandibule. La branche montante ne présente qu'un seul point repère, c'est en effet la zone anatomique de la mandibule qui est la moins conservée sur les fossiles. Le point repère #2 (Type III) se trouve à la verticale du centre de la *prominentia lateralis* sa position est figurée par la droite blanche sur la figure ci-dessous (figure 9). La position de chaque point repère est représentée sur la figure 9 et le tableau 6 présente une description de chaque point (tableau 6).

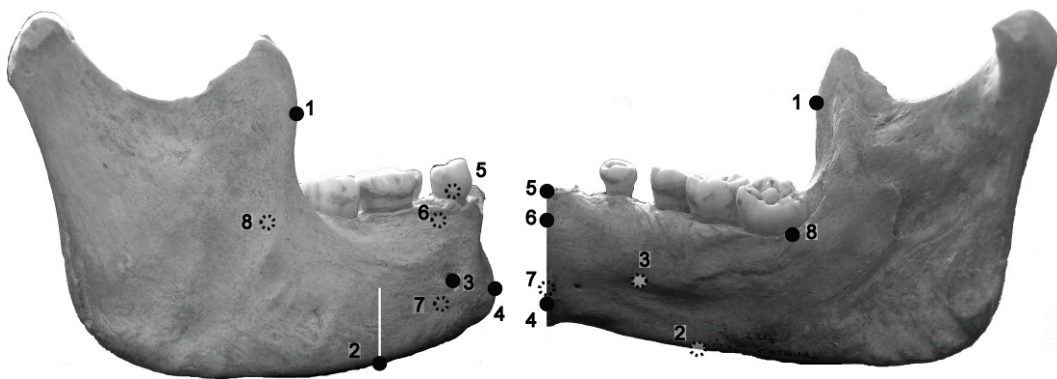


Figure 9 : position des points repères sur la mandibule

Tableau 6 :

Description des points repères sur la mandibule

n°	nom	description des points repères	type
1	<b>rameau antérieur</b>	point le plus postérieur sur la bordure antérieure du rameau	II
2	<b>basal</b>	point à la verticale du centre de la <i>proeminentia lateralis</i>	III
3	<b>foramen mentale</b>	point au centre du <i>foramen mentale</i>	I
4	<b>progonion</b>	point le plus antérieur de la symphyse	III
5	<b>infradental postérieur</b>	point le plus postérieur entre les alvéoles des incisives	I
6	<b>planum alveolare</b>	point le plus postérieur du <i>planum alveolare</i>	III
7	<b>géni</b>	point le plus postérieur au niveau des <i>fossae genioglossus</i>	III
8	<b>troisième molaire</b>	point au coin postéro-lingual de l'alvéole de la M3	II

Numéro, nom, description et type de chacun des points repères utilisés dans l'analyse de la mandibule.

De même, et vue l'état de conservation de fossiles anciens en ce qui concerne le massif facial supérieur, huit points repères seulement ont pu être pris en compte. Leurs positionnements sont indiqués sur la figure 10 ; une description est disponible dans le tableau 7. Le point repère #5 correspond à la projection orthogonale du milieu de la distance du nasal

latéral (#2) au zygo-maxillaire antérieur (#6) cette distance est figurée sur la figure ci-dessus par une droite blanche.

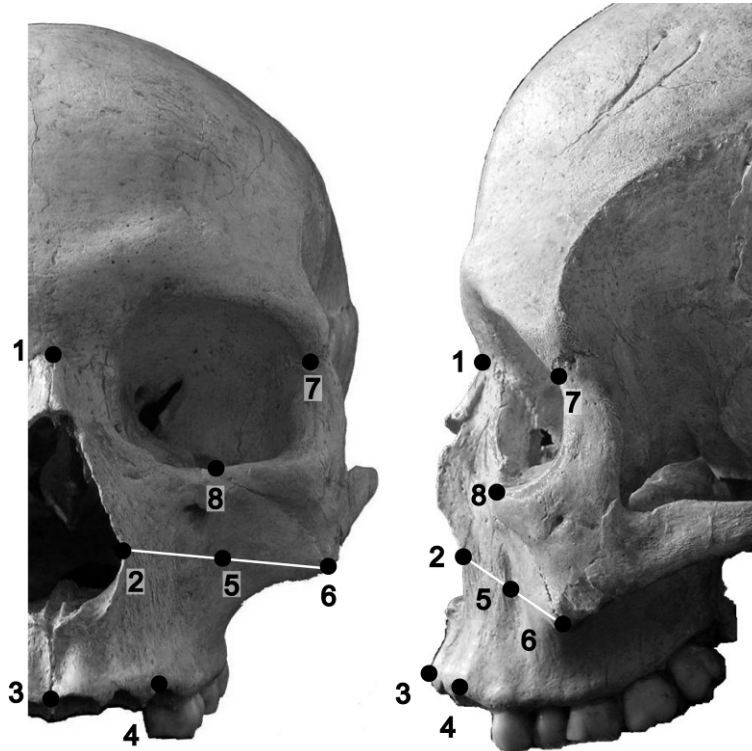


Figure 10 : position des points repères sur le massif facial supérieur

Tableau 7 :

Description des points repères sur le massif facial supérieur

n°	nom	description des points repères	type
1	<b>nasion</b>	intersection de la suture naso-frontale et du plan médian	I
2	<b>nasal latéral</b>	point le plus latéral du bord latéral de l'ouverture nasale	III
3	<b>prosthion</b>	point le plus antérieur dans le plan médian entre les incisives centrales	I
4	<b>canin</b>	point le plus antéro-latéral du bord alvéolaire antéro-externe de l'alvéole de la canine	III
5	<b>infra-orbitaire</b>	point de la face antérieure du maxillaire qui correspond à la projection orthogonale du milieu de la distance du nasal latéral au zygo-maxillaire antérieur	III
6	<b>zygo-maxillaire antérieur</b>	point le plus antéro-inférieur de la suture zygomatoco-maxillaire	II
7	<b>fronto-malaire orbitaire</b>	intersection du bord latéral de l'orbite et de la suture fronto-zygomatique	I
8	<b>zygo-orbitaire</b>	point le plus supéro-médial de la suture zygomatoco-maxillaire	II

Numéro, nom, description et type de chacun des points repères utilisés dans l'analyse du massif facial supérieur.

Enfin, quatorze points repères ont pu être retenus sur la calvaria. Leur position est indiquée sur la figure 11, et une description est disponible dans le tableau 8.

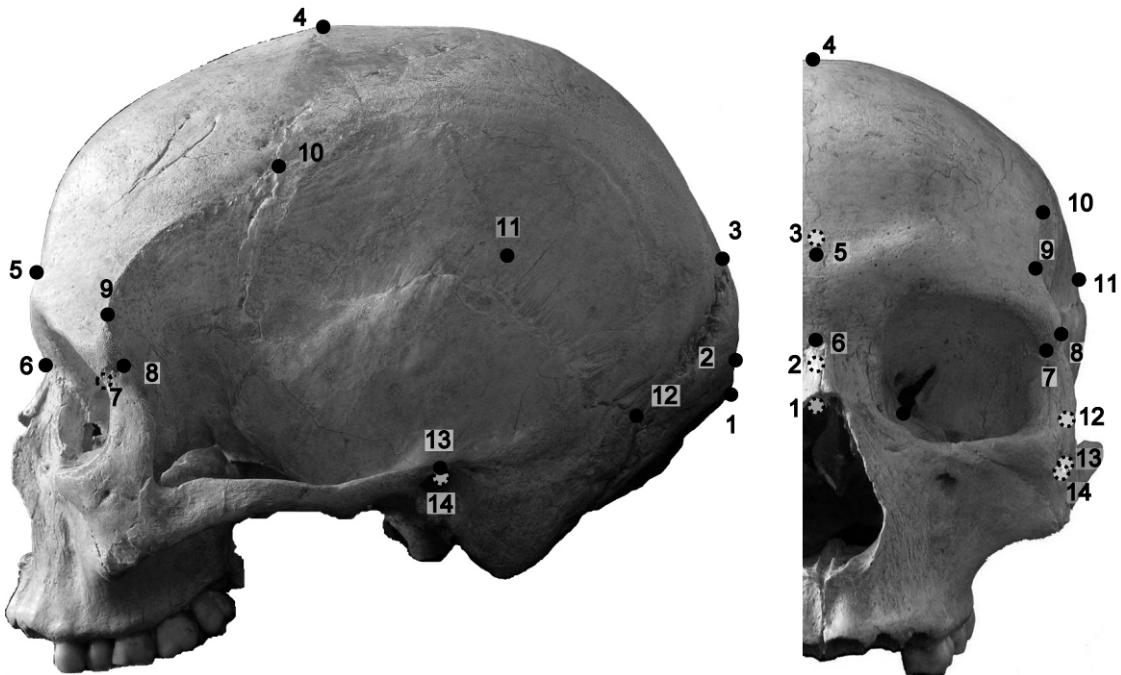


Figure 11 : position des points repères sur le massif facial supérieur et la calvaria

Tableau 8 :

Description des points repères de la calvaria

n°	nom	description des points repères	type
1	<b>inion</b>	point de rencontre des lignes nucales supérieures sur le plan sagittal	I
2	<b>opisthocranion</b>	point de longueur maximale du crâne sur l'occipital	III
3	<b>lambda</b>	en cas d'os surnuméraire, point intersection des droites issues des sutures pariétales et occipito-pariétales	I
4	<b>bregma</b>	point de rencontre de la suture pariéto-pariétale et du frontal	I
5	<b>supraglabellaire</b>	point d'inflexion maximale du sulcus post-orbitaire, sur le plan sagittal	III
6	<b>nasion</b>	intersection de la suture naso-frontale et du plan médian	I
7	<b>fronto-malaire temporal</b>	point le plus postéro-latéral de la suture fronto-zygomatique	II
8	<b>fronto-malaire orbitaire</b>	intersection du bord latéral de l'orbite et de la suture fronto-zygomatique	I
9	<b>fronto-temporal</b>	point le plus médian sur la ligne temporale (supérieure si elle est déjà divisée)	II
10	<b>stéphanion</b>	intersection de la suture coronale et de la ligne temporale (inférieure si elle est déjà divisée)	I
11	<b>euryon</b>	point le plus latéral de la paroi latérale du crâne	III
12	<b>asterion</b>	point triple à l'intersection des sutures pariéto-temporale et lambdoïdale	I
13	<b>auriculae</b>	point d'inflexion maximum du bord du processus zygomatique du temporal (généralement au niveau du méat auditif)	III
14	<b>porion</b>	point sur le bord supérieur et à l'aplomb du méat auditif	III

Numéro, nom, description et type de chacun des points repères utilisés dans l'analyse de la calvaria.

## II.3 METHODES D'ANALYSES

### II.3.1. ANALYSES PROCRUSTES GENERALISEES ET ANALYSE EN COMPOSANTES PRINCIPALES

Chacune des zones morphologiques (i.e., la mandibule, le massif facial supérieur et la calvaria) décrites par l'ensemble des points repères présentées ci-dessus, a été analysée de façon indépendante.

Nous avons dans un premier temps utilisé une analyse procrustes généralisée (APG) couplée à une analyse en composantes principales (ACP) telles qu'elles ont été décrites ci-dessus, sur chaque spécimen.

### II.3.2. ANALYSE DISCRIMINANTE LINEAIRE

Nous avons utilisé les premières composantes principales issues des ACP comme variables pour l'analyse discriminante linéaire. Le nombre de variables introduites dans l'analyse a ainsi été réduit, ce qui nous a permis de respecter le pré-requis inhérent à la réalisation d'une analyse discriminante linéaire : le nombre de variables doit être inférieur au nombre d'individus présents dans le plus petit groupe de l'analyse.

Alors que l'ACP permet notamment de maximiser la variance de l'échantillon total, l'analyse discriminante a pour but de tester des groupes d'individus constitués *a priori* en les analysant au travers de leurs variables de conformation. Dans notre cas, nous utilisons ces analyses discriminantes pour séparer les trois groupes de spécimens prédéterminés (i.e., *Homo sapiens* actuels et fossiles, *Homo neanderthalensis* et le groupe formé d'individus du Pléistocène inférieur) sur la base des différences de conformation mises en évidence lors de l'ACP. Cette séparation s'effectue par rapport au calcul de deux fonctions discriminantes. Les individus du Pléistocène moyen sont ensuite introduits dans l'analyse. Leur position par rapport aux deux fonctions discriminantes est donc calculée *a posteriori*.

Cette étape nous permet ainsi de visualiser la place théorique de chaque individu dont l'attribution taxinomique est débattue, en fonction de sa conformation et par rapport aux conformations moyennes et extrêmes des spécimens d'hommes modernes, de Néandertaliens et d'individus du Pléistocène inférieur.



La qualité de la discrimination des différents groupes est évaluée à l'aide de la statistique du lambda de Wilks (Wilks, 1962). Plus la valeur du lambda est proche de zéro, plus la discrimination est bonne. L'application de ce test nécessite l'égalité des matrices de covariance des groupes à discriminer. Cette hypothèse peut-être testée grâce à la statistique du M de Box (Colley et Lohnes, 1971) qui compare les matrices de covariances de chaque groupe entre elles. Il s'agit de rejeter l'hypothèse  $H_0$  selon laquelle les matrices sont différentes. Pour le réaliser, nous avons dû réduire le nombre d'individus modernes inclus dans chaque analyse étant donné que les groupes testés doivent présenter un nombre d'individus relativement proche. Les spécimens ont été sélectionnés au hasard au sein de chaque série étudiée, afin de maintenir une variabilité géographique et temporelle dans l'analyse. De plus, nous avons pris soin de conserver un ratio homme/femme proche de un afin de prendre en compte une partie de la variabilité morphologique due au dimorphisme sexuel. Le groupe d'*Homo sapiens* actuels et fossiles utilisé au cours de chacune des analyses de morphométrie géométrique est donc composé d'environ vingt individus afin qu'il puisse être comparé aux groupes de Néandertaliens et de spécimens du Pléistocène inférieur dont le nombre varie entre sept et douze.

Les analyses procrustes généralisées et les analyses en composantes principales ont été réalisées à l'aide des logiciels Morphologika 2 v2.5 (O'Higgins et Jones, 2006) et Morpho J (Klingenberg, 2008). Les analyses discriminantes ont été réalisées sur le logiciel SPSS (version 11.5 ©SPSS Inc. 1989-2002).

### III. *HOMO HEIDELBERGENSIS* : UNE APPROCHE GLOBALE

L'utilisation d'approches méthodologiques différentes nous permet d'envisager l'évolution humaine au Pléistocène moyen d'une manière plus globale.

Alors que l'emploi de la morphologie comparée et de la phénétique nous permet de nous remettre dans un contexte historique d'identification d'espèces en paléanthropologie, la morphométrie géométrique nous aide à pondérer les résultats obtenus en présentant les variations morphologiques dans leur complexité et dans leur continuité.

En effet, la morphométrie géométrique nous donne les moyens de travailler sur la morphologie globale de nos spécimens ce qui n'est pas le cas des analyses phénétique et de morphologie comparée qui considèrent plus des morphologies particulières et locales. De plus, nous nous affranchissons des problèmes de subjectivité inhérents à l'observation et à la codification de caractères morphologiques.

Nous avons fait le choix d'utiliser de façon systématique des analyses multivariées. Elles permettent une démarche « exploratoire » qui met en évidence les structures sous-jacentes de notre base de données. L'interprétation des résultats de ces méthodes « exploratoires » est parfois ardue. Nous leurs avons donc adjoint une deuxième étape « d'amplification » qui rend les résultats et les structures plus lisibles.

Enfin, en confrontant les résultats et interprétations issus d'analyses différentes, nous pouvons cerner au mieux, les éventuels biais de chaque méthode. De cette façon il est plus aisé d'identifier les tendances évolutives au sein de notre échantillon et de discuter la définition et la place de l'espèce *Homo heidelbergensis*.

## **CHAPITRE IV – LA MANDIBULE**

### **ÉTUDE MORPHOLOGIQUE ET MORPHOMETRIQUE**

---



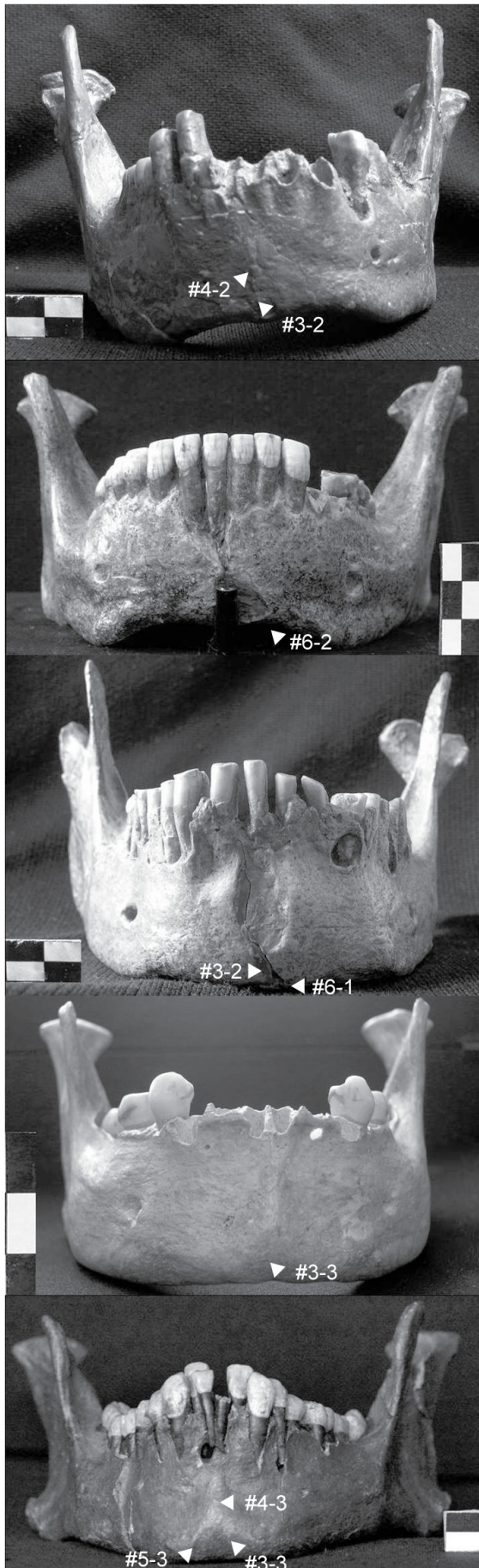
## I. MORPHOLOGIE COMPAREE

Nous abordons l'étude des spécimens fossiles par la mandibule. En effet, la mandibule de Mauer étant l'holotype de l'espèce *Homo heidelbergensis*, c'est par conséquent le seul spécimen dont l'appartenance au taxon soit avérée. Nous considérons les différentes zones morphologiques de la mandibule définies dans le chapitre III en commençant par une description détaillée de la mandibule de Mauer. Celle-ci est ensuite confrontée aux différents groupes fossiles identifiés dans le chapitre II, à savoir les spécimens du Pléistocène supérieur (Néandertaliens et Hommes modernes), du Pléistocène inférieur et enfin les contemporains de Mauer, c'est-à-dire les mandibules du Pléistocène moyen.

### I.1. FACE ANTERIEURE DE LA SYMPHYSE (TABLEAUX 9 ET 10, FIGURE 12)

#### I.1.1 DESCRIPTION

La partie antérieure de la symphyse de la mandibule de Mauer est fuyante et lisse. Bien qu'elle soit légèrement endommagée (elle présente une perte osseuse à gauche de la ligne médiane dans sa partie basale) il est clair qu'il n'y a aucune trace de menton : absence d'*incurvatio mandibulae*, de crête centrale et de *tuber symphyseos*. La symphyse des Néandertaliens est verticale à l'exception des spécimens plus anciens la Chaise BD1 et Krapina H, dont la symphyse est fuyante. Elle ne présente pas la structure mentonnaire en « T » inversée (une crête centrale encadrée par les *fossae mentale* et prolongée dans sa partie basale par un *tuber symphyseos* projeté et des tubercules latéraux) observée au sein de notre échantillon d'Hommes modernes. Seul le spécimen fossile Skhūl V n'exhibe ni crête centrale, ni tubercules latéraux. Néanmoins, la moitié de notre échantillon de Néandertaliens présente une *incurvatio mandibulae* peu développée (La Naulette, La Ferrassie 1, Regourdou, Guattari III, Spy 1, Zafarraya et Shanidar 1) et une majorité d'entre eux (Krapina H, La Naulette, La Ferrassie 1, Spy 1, Saint Césaire, Zafarraya, Tabun I et II, Shanidar 1 et Amud 1) montre un *tuber symphyseos* peu développé (en *norma verticalis*, la protubérance mentonnaire est masquée par l'arcade dentaire). Le développement de l'*incurvatio mandibulae* est particulièrement fort chez Tabun II. La plupart des mandibules du Pléistocène inférieur de notre échantillon présente une configuration similaire à celle observée chez Mauer à



l'exception des spécimens de Dmanisi dont la symphyse verticale présente une *incurvatio mandibulae* ainsi qu'un *tuber symphyseos* peu marqués. Les spécimens asiatiques (Sangiran et Lantian) montrent aussi le faible développement d'un *tuber symphyseos*. Parmi les individus du Pléistocène moyen, la symphyse des spécimens AT-B1, AT-888, AT-950, Arago XIII, Montmaurin et KNM-BK 67 est similaire à celle de Mauer alors que les autres individus présentent une configuration plus variable. La symphyse d'AT-605 est verticale, mais ne présente pas de relief particulier ; Arago II possède une *incurvatio mandibulae* faiblement marquée, tout comme Ehringsdorf F dont

**Figure 12 :** Face antérieure de la symphyse des spécimens (de haut en bas) Tighenif 3, Mauer, La Ferrassie 1, Abri Pataud 1 et Sahara 1. Les flèches pointent les caractéristiques morphologiques labélisées selon le numéro du caractère (symbolisé par le signe #), dont la description est présentée dans le tableau 9, associé au numéro de l'état de caractère. Les spécimens Tighenif 3 et Mauer montrent une *incisura submentalis* développée (#6-2). La symphyse de Tighenif 3 montre les signes de *fossa mentale*, d'une crête centrale (#4-2), et d'un *tuber symphyseos* (#3-2). Ces caractères sont fortement exprimés chez les spécimens d'*Homo sapiens* Abri Pataud 1 et Sahara 1 et ils sont associés à des tubercules latéraux marqués et individualisés (#5-3). La mandibule Sahara 1 est large et présente des insertions musculaires fortes.

la symphyse porte un faible *tuber symphyseos*. Ces trois caractères se trouvent réunis sur la mandibule de Kébibat. Le Sinanthrope H1 (SH1) présente lui aussi un faible *tuber symphyseos* auquel sont associés des tubercules latéraux faiblement individualisés. Enfin, les mandibules de Tighenif présentent les signes peu développés d'un menton moderne (i.e., présence d'une crête centrale bornée de *fossae mentale*, d'un *tuber symphyseos* associé à des tubercules latéraux). Cependant, seule la symphyse de Tighenif 2 réunit l'ensemble de ces caractères.

La partie inférieure de la mandibule de Mauer présente une *incisura submentalis* (i.e., un espace en forme de demi-lune sous le bord inférieur de la symphyse). Ses *fossae digastrica* sont larges et orientées vers le bas. Nous avons observé une *incisura submentalis* sur moins de la moitié de nos individus néandertaliens (i.e., Krapina J et G, La Chaise BD1, Bañolas, Spy 1, Zafarraya et Shanidar 1) ainsi que sur 20% de notre échantillon d'Hommes modernes dont la mandibule de Skhūl V. L'orientation des *fossae digastrica* est très variable, que ce soit chez les Néandertaliens ou chez les Hommes modernes pour qui chaque configuration est presque également représentée. La plupart des spécimens du Pléistocène inférieur montre une configuration proche de celle de Mauer, avec une *incisura submentalis* (sauf KNM-WT 15000, SK 15, D 2600 et Lantian 1) et des *fossae digastrica* orientées vers le bas (à l'exception de celles de Lantian 1, orientées vers l'arrière). En ce qui concerne le Pléistocène moyen, Eh F, Kébibat et SH1 ne présentent pas d'*incisura submentalis*. Les *fossae digastrica* de Tighenif 1, Montmaurin et AT-888 regardent vers l'arrière et le bas, et celles de Tighenif 2 sont clairement orientées vers l'arrière. La configuration du reste de l'échantillon est similaire à Mauer.

Tableau 9 :

Etats des caractères morphologiques de la symphyse pour chaque spécimen fossile de l'étude

<b>Symphyse</b>	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>4</b>	<b>5</b>	<b>6</b>	<b>7</b>
KNM-WT 15000	1	1	2	1	1	1	1
KNM-ER 992	1	1	1	1	1	2	1
SK 15	1	1	1	1	1	1	1
D 211	2	2	2	1	1	2	1
D 2600	2	2	2	1	1	1	1
Sangiran 1b	1	1	1	1	1	2	1
Sangiran 9	1	1	2	1	1	2	1
Sangiran 21	-	-	-	-	-	-	-
Sangiran 22	1	1	2	1	1	2	1
Lantian 1	1	1	2	1	1	1	3
ATD6-96	1	1	1	-	1	2	-
<b>Mauer</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>1</b>
AT-B1	1	1	1	1	1	2	1
AT-605	2	1	1	1	1	2	1
AT-888	1	1	1	1	1	2	2
AT-950	1	1	1	1	1	2	1
Arago II	1	2	1	1	1	2	1
Arago XIII	1	1	1	1	1	2	1
Montmaurin	1	1	1	1	1	2	2
Ehringsdorf F	1	2	2	1	1	1	1
Tighenif 1	1	1	2	1	1	2	2
Tighenif 2	1	1	2	2	2	2	3
Tighenif 3	1	1	2	2	1	2	1
Thomas 1	-	-	-	-	-	-	-
Kébibat	2	2	2	1	1	1	1
KNM-BK 67	1	1	1	1	1	2	1
SH1	1	1	2	1	2	1	1
SG1	-	-	-	-	-	-	-
SG2	-	-	-	-	-	-	-
Krapina J	2	1	1	1	1	2	1
Krapina H	1	1	2	1	1	1	2
Krapina G	2	1	1	1	1	2	1
La Chaise BD 1	1	-	-	-	-	2	-
La Naulette	2	2	2	1	1	1	2
Bañolas	2	1	1	1	1	2	3
La Ferrassie 1	2	2	2	1	1	1	1
La Quina H5	2	-	1	1	1	1	2
La Quina H9	2	1	1	1	1	1	1
Regourdou	2	2	1	1	1	1	1
Guattari II	2	1	1	1	1	1	1
Guattari III	2	2	1	1	1	1	2
Spy 1	2	2	2	1	1	2	3
Spy 2	-	-	-	-	-	-	-
St Césaire	2	1	2	2	1	1	1
Zafarraya	2	2	2	1	1	2	2
Tabun I	2	1	2	1	1	1	3
Tabun II	2	3	2	1	1	1	-
Shanidar I	2	2	2	1	1	2	2
Amud 1	2	1	2	1	1	1	2
Cro-Magnon I	3	3	3	2	3	1	2
Cro-Magnon III	3	2	3	2	3	1	3
Abri Pataud	3	3	3	3	3	1	1
Chancelade	3	3	3	3	3	1	1
Qafzeh 9	3	3	3	2	2	1	2
Skhūl V	3	3	3	1	1	1	2
Ohalo II	3	3	3	3	3	2	3

Les numéros de la première ligne indiquent le caractère considéré, les chiffres des lignes suivantes correspondent à l'état du caractère pour chaque individu, le signe (-) indique une donnée manquante. Les données détaillées des Hommes modernes de l'Holocène sont disponibles en annexe 2.



Tableau 10 :

Caractères et occurrences des états de caractères de la symphyse au sein de l'échantillon

Caractères <b>Symphyse</b>	états de caractères	Mauer	Pléistocène inférieur	Pléistocène moyen	Pléistocène supérieur			Holocène		
					Néandertaliens	HM	Néolithique	Europe	Afrique	Asie
Profil de la symphyse en <i>norma lateralis</i>	1 fuyant	1	8	13	2	0	0	0	0	0
	2 verticale		2	2	17	0	0	0	0	0
	3 concave		0	0	0	7	35	48	15	30
<i>Incurvatio mandibulae</i> : dépression sur la partie antérieure de la symphyse	1 absence	1	8	12	9	0	0	0	0	0
	2 peu marquée		2	3	7	1	5	1	0	0
	3 fortement marquée		0	0	1	6	30	47	15	30
<i>Tuber symphyseos</i> : partie central du trigone mentonnier	1 absence	1	4	9	8	0	0	0	0	0
	2 peu projeté		6	6	10	0	0	0	0	3
	3 fortement projeté		0	0	0	7	35	48	15	27
Crête centrale: crête délimitée latéralement par les <i>fossae mentale</i>	1 absence	1	9	13	17	1	0	0	0	0
	2 enflure sur la partie antérieure de la symphyse		0	2	1	3	11	13	1	3
	3 crête sur la partie antérieure de la symphyse		0	0	0	3	24	35	14	27
Tubercules latéraux: développement latérale de la protubérance mentonnière	1 absence	1	10	13	18	1	0	0	0	0
	2 perceptibles, fusionnés avec le <i>tuber symphyseos</i>		0	2	0	1	10	4	3	2
	3 présents, individualisés du <i>tuber symphyseos</i>		0	0	0	5	25	44	12	28
<i>Incisura submentalis</i> : espace en forme de 'demi-lune' sous la partie postérieure de la symphyse	1 absence		4	3	12	6	30	42	12	18
	2 présence	2	6	12	7	1	5	6	3	12
<i>Fossae digastrica</i> : orientation des fosses	1 bas	1	8	11	7	2	9	12	5	7
	2 bas-arrière		0	3	7	3	11	17	8	12
	3 arrière		1	1	3	2	15	19	2	11

La colonne Mauer présente l'état de chaque caractère morphologique pour ce spécimen. Les autres colonnes indiquent les états de caractères morphologiques par groupe chronostratigraphique de spécimens. Nombre total de mandibules étudiées : Pléistocène inférieur : 11 ; Pléistocène moyen : 18 ; Pléistocène supérieur : 27 dont 20 Néandertaliens, 7 Hommes modernes (HM) ; Néolithiques : 35 dont 15 sahariens, 20 européens ; Historiques : 93 dont 48 Européens (30 spécimens de Spitalfields, 18 Roumains), 15 Africains (Nigériens), 30 Asiatiques (15 Chinois, 15 Javanais).

## I.1.2 DISCUSSION

La partie antérieure de la symphyse de la mandibule de Mauer ainsi que celle de la plupart des individus du Pléistocène moyen montrent une morphologie proche de la configuration observée chez les individus du Pléistocène inférieur. Son profil est fuyant et ne présente aucune superstructure osseuse (pas de protubérance mentonnière ou d'*incurvatio mandibulae*) (Rightmire, 1990). Au contraire, la symphyse des Hommes modernes se caractérise par une configuration en « T » inversé (voir discussion par, Schwartz et Tattersall, 2000), formée par différentes structures dont une crête centrale encadrée par des *fossae mentale* et un *tuber symphyseos* plus ou moins saillant associé à des tubercules latéraux projetés latéralement. Les Néandertaliens possèdent une région symphysaire large et verticale, complétée chez certains individus par un *tuber symphyseos* peu développé et qui n'est jamais visible en *norma verticalis* (Krapina H, La Naulette, La Ferrassie 1, Spy 1, Saint Césaire, Zafarraya, Tabun I et II, Shanidar I et Amud 1), ainsi que par une *incurvatio mandibulae* faiblement marquée (La Naulette, La Ferrassie 1, Guattari III, Spy 1, Zafarraya, Tabun II et Shanidar I). Cette incurvation semble cependant due d'avantage à une forte avancée de l'os alvéolaire au niveau des incisives. Chez l'Homme moderne, l'*incurvatio mandibulae* dérive principalement du processus de résorption osseuse près du bord alvéolaire associé à une déposition osseuse concomitante dans la partie basale médiane de la symphyse (Enlow, 1982). Par conséquent, et malgré la présence occasionnelle d'un *tuber symphyseos*, la configuration de la symphyse des Néandertaliens est différente de ce que nous pouvons observer chez les Hommes modernes. Il est intéressant de noter que les trois mandibules de Tighenif présentent une configuration originale parmi les fossiles du Pléistocène moyen. Malgré une symphyse fuyante, des signes évidents de crête centrale, *tuber symphyseos* et *mental fossae* sont identifiables (Arambourg, 1963). La présence de ces caractères pourrait indiquer une éventuelle relation d'ancêtres à descendants avec les Hommes modernes. Cependant, la mandibule SH1 montre elle aussi les signes d'un *tuber symphyseos* associé à des tubercules latéraux, et l'importance phylogénétique à accorder au développement d'une éminence mentonnière reste difficile à évaluer (voir, e.g., Arensburg et al., 1989 ; Bromage, 1989 ; Arensburg et al., 1990 ; Bromage, 1990). Les mandibules de l'Arago présentent deux morphologies légèrement différentes et si la symphyse d'Arago XIII est clairement fuyante, Arago II montre un profil symphysaire plus vertical, proche de la morphologie néandertalienne (de Lumley et al., 1982). Enfin, la partie inférieure de la région symphysaire

présente une morphologie variable, notamment en ce qui concerne l'orientation des *fossae digastrica*. Il est de ce fait difficile d'établir un schéma morphologique concernant ce caractère chez les Hommes modernes et les Néandertaliens. C'est aussi le cas, dans une moindre mesure, chez les individus plus anciens. Ainsi, l'orientation des *fossae digastrica* peut varier pour des spécimens provenant du même site et du même niveau stratigraphique comme nous l'observons parmi les mandibules de Tighenif. Pour cette raison, Arambourg (1963) propose d'accorder peu d'importance taxinomique à ce caractère.

Notre analyse suggère que la symphyse de Mauer possède principalement des caractères qui rappellent la morphologie des spécimens du Pléistocène inférieur. Elle ne partage que peu de traits avec les Néandertaliens ou les Hommes modernes.

## I.2. FACE LATÉRALE DU CORPS MANDIBULAIRE (TABLEAUX 11 ET 12, FIGURE 13)

### I.2.1. DESCRIPTION

Les bords alvéolaire et inférieur du corps mandibulaire de Mauer convergent légèrement vers l'arrière. Des structures osseuses fortement développées (i.e., *tuberculus marginalis*, *sulcus intertoralis*, *prominentia lateralis* ainsi qu'un large *sulcus extramolaris*) sont présentes sur la surface latérale de son corps mandibulaire.

Les bords du corps mandibulaire des Néandertaliens sont majoritairement parallèles (à l'exception de La Chaise BD1, La Quina H9, Guattari III, Spy 1, St Césaire, Tabun II et Shanidar I), tandis que la plupart des Hommes modernes présentent des bords convergents (i.e., 34, 4% des *Homo sapiens* présentent des bords parallèles, dont les spécimens fossiles Cro-Magnon III, Abri Pataud 1 et Ohalo II). Les structures osseuses présentes sur le corps mandibulaire des Néandertaliens sont faiblement développées alors qu'elles sont souvent un peu plus marquées chez l'Homme moderne. Le *tuberculum marginalis anterior* est cependant bien développé, notamment chez les spécimens fossiles (i.e., absent chez Qafzeh 9) et chez les individus néolithiques (27 individus sur 35). Un tiers d'entre eux présente aussi une *prominentia lateralis* fortement marquée. Le corps mandibulaire des individus du Pléistocène supérieur est cependant beaucoup plus gracile que celui de la mandibule de Mauer. En ce qui concerne le Pléistocène inférieur, les bords du corps mandibulaire sont parallèles (à l'exception de KNM-WT 15000 et D 2600). Les individus asiatiques et les spécimens de Dmanisi montrent un développement important des structures osseuses à la surface de leur



corps (i.e., *tuberculum marginalis anterior* pour D 211, D 2600, Sangiran 1b, 9 et 22 et Lantian 1 ; *torus marginalis superius* pour D 2600, Sangiran 9 et 22 ; *torus marginalis inferius* pour D 211, D 2600 et Sangiran 22 ; large *sulcus extramolaris* pour Sangiran 9 et 21 et pour le spécimen sud-africain SK 15 ; *prominentia lateralis* pour Sangiran 9, KNM-ER 992 et SK 15). Comme nous l'avons observé chez les individus anciens, les bords du corps mandibulaire de la plupart des mandibules du Pléistocène moyen sont parallèles (à l'exception d'Arago XIII, AT-605, AT-888 et Kébibat), et des structures osseuses développées sont aussi présentes à la surface de leur corps mandibulaire. Le *tuberculum marginalis anterior* est cependant absent chez les spécimens africains Thomas 1 et KNM-BK 67, alors que le *sulcus intertoralis* est peu défini pour une majorité des spécimens (i.e., sauf pour AT-B1, AT-605, AT-950, Tighenif 3, Kébibat et SH1).

Figure 13 : Les mandibules Tighenif 3, Mauer, La Ferrassie 1 (miroir du côté gauche), Abri Pataud 1 et Sahara 7 (miroir du côté gauche) en *norma lateralis*. Les spécimens Tighenif 3, Mauer et La Ferrassie 1 présentent un gonion tronqué (#22-3), leur *foramen mentale* (#10-2 et 3) ainsi que leur *prominentia lateralis* (#18-3) sont positionnés postérieurement sur le corps mandibulaire. Les spécimens d'*Homo sapiens* Abri Pataud 1 et Sahara 7 montrent un gonion régulier (#10-2) et un *foramen mentale* (#10-1) ainsi qu'une *prominentia lateralis* (#18-1) positionnés plus antérieurement. Mauer et Tighenif 3 présentent aussi des superstructures osseuses fortement développées ainsi qu'une longue branche montante antéropostérieurement.

Le *sulcus extramolaris* n'est pas défini chez Ehringsdorf F et les Sinanthropes et la *prominentia lateralis* n'est pas identifiable chez Ehringsdorf F et Kébibat alors qu'elle est développée à fortement développée pour le reste de l'échantillon (AT-B1, AT-950, Arago II et XIII, Tighenif 1 et 3 et KNM-BK 67).

Les *foramina mentale* multiples de Mauer sont positionnés dans la partie médiale du corps au niveau du septum P4-M1 et la *prominentia lateralis* se trouve au niveau de la M3. Il n'y a pas d'espace rétromolaire clairement défini en *norma lateralis*, cependant, un espace rétromolaire large et horizontal est présent juste derrière la M3. Ces caractères rappellent la morphologie que nous observons généralement chez les Néandertaliens (i.e., *foramina mentale* positionnés encore plus postérieurement (M1), *prominentia lateralis* au niveau de la M3, espace rétromolaire associé à une surface rétromolaire horizontale, (voir (Coon, 1962 ; Wolpoff, 1980 ; Stringer et al., 1984 ; Rak, 1986 ; Trinkaus, 1987 ; Hublin, 1988c ; Condemi, 1991 ; Rosas et al., 1991 ; Condemi et Koenigswald, 1997). La plupart des Hommes modernes diffèrent de Mauer par ces caractères : ils présentent un unique *foramen mentale* positionné au niveau des prémolaires, une surface rétromolaire oblique et peu développée et une *prominentia lateralis* positionnée plus antérieurement. Seule l'absence d'espace rétromolaire en *norma lateralis* est commune à Mauer et aux Hommes modernes mais ce caractère s'observe aussi largement au sein des spécimens du Pléistocène inférieur. En effet, et malgré une variabilité importante, les spécimens anciens présentent plus de similarité avec les Hommes modernes (i.e., *prominentia lateralis* et *foramina mentale* positionnés antérieurement, surface rétromolaire peu développée et oblique), qu'avec les Néandertaliens et la mandibule de Mauer (i.e., *foramina mentale* multiples et bords du corps parallèles). En ce qui concerne le Pléistocène moyen les mandibules présentent une variabilité morphologique relativement importante. Ainsi, si une majorité d'entre elles présente une surface rétromolaire horizontale (à l'exception de Tighenif 2 et des Sinanthropes) comme nous l'observons chez les Néandertaliens, il n'y a pas d'espace rétromolaire en *norma lateralis* (sauf pour les mandibules d'Atapuerca, Ehringsdorf F et SH1). Certains spécimens montrent quant à eux des similarités fortes avec notre échantillon de Néandertaliens. Ehringsdorf F exhibe une disposition néandertalienne quasi-parfaite sur la surface latérale de son corps mandibulaire ; les mandibules d'Atapuerca et Arago II sont aussi très proches des Néandertaliens bien qu'elles présentent un peu plus de variation (*foramen mentale* unique pour AT-605, AT-888 et Arago II, placé sous le septum P4-M1 pour AT-950, absence d'espace rétromolaire et présence d'un *sulcus extramolaris* large pour Arago II et enfin, développement important de la *prominentia lateralis* pour AT-950 et Arago II). Le corps

mandibulaire de Tighenif 3 est par contre très similaire à celui de Mauer à l'exception notable de la *prominentia lateralis* qui est placée plus antérieurement. Il est intéressant de noter que les structures du corps mandibulaire des individus africains de l'échantillon sont placées plus antérieurement que chez les individus européens (*foramina mentale* positionnés sous la P4 pour Tighenif 1 et 2 et KNM-BK 67 ; *prominentia lateralis* positionnée sous la M1 pour Tighenif 1 et sous le septum M2-M3 pour Tighenif 2 et 3, Thomas 1, Kébibat et KNM-BK 67). Finalement, AT-950 et Montmaurin sont très similaires à Mauer et le spécimen SH1 présente de nombreuses ressemblances avec les Néandertaliens.

Tableau 11 :

Etats des caractères morphologiques de la face latérale du corps mandibulaire pour chaque spécimen fossile de l'étude

Corps mandibulaire	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
KNM-WT 15000	2	2	1	1	1	1	1	2	2	2	1
KNM-ER 992	3	1	1	1	2	1	2	2	2	3	1
SK 15	3	1	1	1	2	-	2	2	3	3	2
D 211	3	2	1	2	1	2	2	3	2	2	1
D 2600	1	2	1	2	2	2	2	2	2	2	2
Sangiran 1b	3	2	1	2	2	1	2	2	2	2	1
Sangiran 9	3	1	1	2	1	1	-	-	3	3	1
Sangiran 21	-	-	-	-	-	-	2	1	3	-	-
Sangiran 22	-	2	1	2	2	2	-	-	-	2	1
Lantian 1	3	2	1	2	1	1	2	2	1	2	2
ATD6-96	3	2	1	1	1	1	2	2	2	2	1
<b>Mauer</b>	<b>2</b>	<b>2</b>	<b>2</b>	<b>2</b>	<b>2</b>	<b>2</b>	<b>2</b>	<b>1</b>	<b>3</b>	<b>3</b>	<b>3</b>
AT-B1	3	1	2	2	2	2	3	1	2	3	3
AT-605	1	1	3	2	2	2	3	1	2	2	3
AT-888	2	1	3	2	1	2	3	1	2	2	3
AT-950	3	2	2	2	2	2	3	1	2	3	3
Arago II	3	1	3	2	2	1	2	1	3	3	3
Arago XIII	2	2	2	2	1	2	2	1	2	3	2
Montmaurin	3	2	2	2	2	1	2	1	2	2	2
Ehringsdorf F	3	2	3	2	1	2	3	1	1	1	3
Tighenif 1	3	2	1	2	1	2	2	1	2	3	1
Tighenif 2	3	1	1	2	1	2	2	2	2	2	2
Tighenif 3	3	2	2	2	2	2	2	1	3	3	2
Thomas 1	3	1	2	1	2	1	2	1	2	2	2
Kéibat	2	1	2	2	2	2	-	-	-	1	2
KNM-BK 67	3	1	1	1	2	1	-	1	2	3	2
SH1	3	2	2	2	2	2	3	2	1	2	2
SG1	3	2	1	-	1	2	2	2	1	2	2
SG2	-	-	-	-	-	-	2	2	1	-	-
Krapina J	3	2	3	2	2	2	3	1	1	2	3
Krapina H	3	2	3	2	2	2	-	-	-	2	3
Krapina G	3	2	3	2	2	2	3	1	1	1	3
La Chaise BD 1	2	-	3	-	2	1	3	1	2	2	3
La Naulette	3	2	2	2	2	2	2	2	2	1	2
Bañolas	3	1	2	2	2	2	3	2	1	3	2
La Ferrassie 1	3	2	3	2	2	1	3	1	1	2	3
La Quina H5	3	1	2	2	1	2	3	1	2	1	3
La Quina H9	1	2	1	2	2	2	3	2	2	1	2
Regourdou	3	2	3	2	1	2	3	1	2	1	3
Guattari II	3	2	3	2	2	2	3	1	2	1	3
Guattari III	2	2	2	2	2	2	3	1	2	2	3
Spy 1	2	1	3	2	1	1	3	1	2	2	3
Spy 2	-	1	3	-	-	-	3	1	3	1	3
St Césaire	1	2	2	2	2	2	3	1	2	1	3
Zafarraya	3	2	3	2	2	2	3	1	1	1	2
Tabun I	3	2	2	1	2	2	3	1	1	1	3
Tabun II	1	2	2	2	2	2	3	1	3	3	3
Shanidar I	2	1	2	2	2	2	3	1	2	2	3
Amud 1	3	1	3	2	1	2	3	1	2	1	3
Cro-Magnon I	2	1	1	2	1	2	2	3	2	2	1
Cro-Magnon III	3	1	1	2	1	2	-	-	2	2	1
Abri Pataud	3	1	1	2	1	1	1	2	1	2	1
Chancelade	1	1	1	2	1	2	1	2	2	2	1
Qafzeh 9	1	1	1	1	1	2	2	2	2	3	2
Skhül V	2	1	1	2	1	1	3	1	2	2	2
Ohalo II	3	1	1	2	1	2	2	2	2	2	1

Les numéros de la première ligne indiquent le caractère considéré, les chiffres des lignes suivantes correspondent à l'état du caractère pour chaque individu, le signe (-) indique une donnée manquante. Les données détaillées des Hommes modernes de l'Holocène sont disponibles en annexe 2.

Tableau 12 :

Caractères et occurrences des états de caractères de la face latérale du corps mandibulaire au sein de l'échantillon

Caractères		Mauer	Pléistocène inférieur	Pléistocène moyen	Pléistocène supérieur		Holocène					
<b>Face latérale du corps mandibulaire</b>					états de caractères	Néandertaliens	HM	Néolithique	Europe	Afrique	Asie	
Orientation des bords alvéolaire et basilaire du corps mandibulaire	8	1	fortement incliné	1	1	3	2	10	26	12	19	
		2	incliné	2	1	4	4	2	11	2	0	0
		3	parallèle		7	12	12	3	14	13	3	11
Nombre de <i>foramina mentale</i>	9	1	simple	2	3	8	6	7	27	44	15	24
		2	multiple		7	9	13	0	8	4	0	6
Position du <i>foramen mentale</i> par rapport aux dents	10	1	P3, P3-P4		10	4	1	7	28	46	15	27
		2	P4-M1	2	0	9	8	0	7	1	0	3
		3	M1		0	4	11	0	0	1	0	0
<i>Tuberculus marginalis anterior</i>	11	1	absence		4	2	1	1	8	33	3	13
		2	présence	2	6	14	17	6	27	15	12	17
<i>Sulcus intertoral : torus marginalis superius</i>	12	1	absence		5	6	4	7	28	44	15	26
		2	présence	2	5	11	15	0	7	4	0	4
<i>Sulcus intertoral : torus marginalis inferius</i>	13	1	absence		6	4	3	2	23	28	14	19
		2	présence	2	3	13	16	5	12	20	1	11
Espace rétromolaire : relation entre le bord antérieur de la branche montante et la partie distale de la troisième molaire	14	1	la M3 est couverte		1	0	0	2	2	6	0	0
		2	la M3 est partiellement couverte	2	8	10	1	3	27	31	15	29
		3	la M3 n'est pas couverte		0	6	18	1	4	0	0	0
Orientation de la surface rétromolaire	15	1	horizontale	1	1	13	16	1	10	8	2	6
		2	oblique		7	4	3	4	22	37	12	24
		3	verticale		1	0	0	1	2	0	1	0
<i>Sulcus extramolaris</i>	16	1	absent		1	4	6	1	22	32	14	17
		2	étroit (<7 mm)		6	10	11	6	13	15	1	11
		3	large (≥7 mm)	3	3	3	2	0	0	1	0	2
Développement de la <i>prominentia lateralis</i>	17	1	absente, la surface du corps est plate		0	2	11	0	9	22	8	6
		2	peu développée (<7 mm)		7	7	7	6	16	21	5	17
		3	développée (≥7 mm)	3	3	8	2	1	10	5	2	7
Position de la <i>prominentia lateralis</i> par rapport aux dents	18	1	M1-M2, M2		7	1	0	5	16	38	14	25
		2	M2-M3		3	9	4	2	19	6	1	4
		3	M3	3	0	7	16	0	0	0	0	0

La colonne Mauer présente l'état de chaque caractère morphologique pour ce spécimen. Les autres colonnes indiquent les états de caractères morphologiques par groupe chronostratigraphique de spécimens. Nombre total de mandibules étudiées : Pléistocène inférieur : 11 ; Pléistocène moyen : 18 ; Pléistocène supérieur : 27 dont 20 Néandertaliens, 7 Hommes modernes (HM) ; Néolithiques : 35 dont 15 sahariens, 20 européens ; Historiques : 93 dont 48 Européens (30 spécimens de Spitalfields, 18 Roumains), 15 Africains (Nigériens), 30 Asiatiques (15 Chinois, 15 Javanais).



## I.2.2. DISCUSSION

La robustesse importante du corps mandibulaire de l'holotype d'*Homo heidelbergensis*, est un caractère que nous avons rarement observé au sein de notre échantillon. Seuls les individus du Pléistocène inférieur et particulièrement les mandibules de Sangiran se rapprochent de ces proportions. Cet aspect robuste est dû en partie au fort développement de superstructures osseuses tels que le *sulcus intertoralis*, la *prominentia lateralis* et le large *sulcus extramolaris*. Malgré cela, le corps mandibulaire de Mauer montre quelques caractères qui semblent le lier aux Néandertaliens. En effet, certains traits, comme la position postérieure des *foramina mentale*, du *tuberculum marginalis anterior* et plus particulièrement de la *prominentia lateralis*, sont considérés comme des caractères dérivés néandertaliens (Stringer et al., 1984 ; Hublin, 1988c ; Condemi, 1991 ; Rosas et al., 1991). La mandibule de Mauer ne présente cependant pas d'espace rétromolaire en *norma lateralis*. Néanmoins, elle montre un large espace horizontal derrière la troisième molaire, qui est masqué par le bord antérieur de la branche montante. La présence d'une telle surface rétromolaire horizontale est assez inhabituelle en l'absence d'un espace rétromolaire clairement défini. L'espace rétromolaire est influencé par la projection du milieu de la face qui provoque l'avancée de l'arcade dentaire (Hublin, 1988b ; Nara, 1994) et une diminution de la longueur antéro-postérieure de la branche montante (Franciscus et Trinkaus, 1995). L'impressionnante longueur antéro-postérieure de la branche montante de la mandibule de Mauer pourrait expliquer l'absence d'un espace rétromolaire en *norma lateralis*. Le corps mandibulaire de Mauer montre néanmoins trois traits (i.e., *foramina mentale* et *prominentia lateralis* positionnés postérieurement, surface rétromolaire horizontale) (figure 13) qui sont généralement considérés comme des caractères dérivés néandertaliens.

Il n'y a pas de schéma morphologique prévalent parmi les spécimens du Pléistocène moyen et inférieur, toutefois, les caractères du corps mandibulaire de Tighenif 3, notamment les trois traits morphologiques discutés ci-dessus, sont remarquablement proches de ce que nous avons observé chez Mauer. C'est aussi le cas pour Arago II et les mandibules de la Sima de los Huesos, bien que les spécimens AT-605 et AT-888 présentent une configuration plus proche de celle que nous observons chez les Néandertaliens (e.g., présence d'un espace rétromolaire en *norma lateralis*, structures du corps mandibulaire positionnées encore plus postérieurement). De même, les individus Montmaurin et Arago XIII montrent une morphologie très proche de la configuration présente sur la mandibule de Mauer, à l'exception de la *prominentia lateralis* qui est située légèrement plus antérieurement, au niveau du bord mésial de la troisième molaire. Les spécimens africains Thomas 1 et KNM-

BK 67 possèdent une configuration similaire à ces deux derniers spécimens, mais leurs *foramina mentale* sont positionnés plus antérieurement. Enfin, le corps mandibulaire de la mandibule Ehringsdorf H montre un schéma morphologique totalement néandertalien.

### I.3. FACE LATÉRALE DE LA BRANCHE MONTANTE (TABLEAUX 13 ET 14 ; FIGURE 13)

#### I.3.1. DESCRIPTION

La mandibule de Mauer présente des reliefs peu marqués sur la face latérale de sa branche montante (i.e., *crista ectocondyloidea* et *eminentia lateralis*) comme nous pouvons l'observer sur la plupart des Néandertaliens et des Hommes modernes. Certains spécimens du Pléistocène moyen présentent une *eminentia lateralis* plus marquée (Arago, Tighenif, Sima de los Huesos et Montmaurin). La *fossa subcondylea* est peu profonde et large chez Mauer. Cette configuration s'observe chez une majorité des spécimens du Pléistocène inférieur (fosse profonde et peu étendue pour KNM-WT 15000) et moyen (la fosse est profonde pour Montmaurin et KNM-BK 67 et peu étendue pour les Sinanthropes), ainsi que chez la plupart des Néandertaliens (la fosse est profonde pour La Chaise BD1, La Quina H5, Regourdou, Tabun I et II et Amud 1). Une majorité d'*Homo sapiens* présente une fosse peu profonde et peu étendue (à l'exception de Cro-Magnon I dont la fosse est profonde et étendue).

Mauer exhibe aussi des caractères néandertaliens tel qu'un gonion tronqué et une position reculée du point le plus profond de l'incisure mandibulaire (voir, Rosas, 1992 ; Creed-Miles et al., 1996 ; Rak et al., 2002). Par contre, la jonction latérale de l'incisure mandibulaire sur le condyle et la *fossa masseterica* peu profonde rappelle les configurations observées chez les Hommes modernes (l'incisure mandibulaire des Néandertaliens rejoint le condyle médialement et leur *fossa masseterica* est plane, voir (Hublin, 1998 ; Karavanić et Smith, 1998 ; Rosas, 2001). La longueur antéropostérieure de la branche montante est impressionnante chez Mauer, elle contribue pour plus de la moitié à la longueur totale de la mandibule. Par comparaison, la branche montante est étroite chez les Néandertaliens et les Hommes modernes. L'élévation du condyle est égale ou moins importante que celle de l'apophyse coronoïde chez les Hommes modernes (10,7% de notre échantillon moderne présente un condyle plus haut que le coronoïde dont les fossiles Abri Pataud 1 et Chancelade), alors qu'elle est presque systématiquement moins importante chez les Néandertaliens (élévation égale pour Tabun I et II, voir, Rak et al., 2002). Les spécimens les plus anciens de

cette étude présentent un état de conservation de leur branche montante peu satisfaisant à l'exception d'ATD6-96 et de KNM-WT 15000. Quelques caractères semblent cependant rapprocher ces spécimens des Hommes modernes. Ainsi, le profil du gonion est régulier (KNM-WT 15000, SK 15, ATD6-96) ou en extension (KNM-ER 992), le point le plus profond de l'incisure mandibulaire est positionné médialement pour KNM-ER 992 et ATD6-96, et celle-ci rejoint le condyle latéralement (KNM-WT 15000 et ATD6-96, médialement pour Sangiran 21). La profondeur de la *fossa masseterica* est plus variable : si Sangiran 21, 22 et ATD6-96 ont une fosse peu profonde comme Mauer, les mandibules est-africaines (KNM-WT 15000 et KNM-ER 992) présentent une fosse profonde comme chez la majorité des individus du Pléistocène moyen (AT-605, AT-888, AT-950, Arago II et XIII, Tighenif 1, 2 et 3, et les Sinanthropes). SK15 et Sangiran 9 montrent une fosse plate comme c'est le cas chez la plupart des Néandertaliens et chez Montmaurin et Thomas 1. Les spécimens de Tighenif présentent une configuration proche de celle de Mauer (*fossa subcondylea* large et peu profonde, branche montante longue antéro-postérieurement et profil du gonion tronqué et incisive mandibulaire en position latérale sur le condyle pour Tighenif 3). Ils présentent aussi des similarités importantes avec les spécimens Arago II et XIII, AT-950, AT-888 et Montmaurin, notamment des caractéristiques néandertaliennes comme un condyle positionné inférieurement par rapport à l'apophyse coronoïde (Tighenif 3, AT-950 et SH1) et une incisive mandibulaire positionnée médialement sur le condyle (Tighenif 2, AT-888, AT-950, Arago XIII, SG2 et Montmaurin). Finalement, il est important de noter que si les individus de la Sima de los Huesos sont très similaires aux Néandertaliens, le profil de leur gonion est soit extroversé (AT-605) soit régulier (AT-888 et AT-950) (Rosas, 2001).

Tableau 13 :

Etats des caractères morphologiques de la face latérale de la branche montante pour chaque spécimen fossile de l'étude

<b>Branche montante : face externe</b>	<b>19</b>	<b>20</b>	<b>21</b>	<b>22</b>	<b>23</b>	<b>24</b>	<b>25</b>	<b>26</b>
KNM-WT 15000	3	1	3	2	1	2	1	1
KNM-ER 992	-	-	3	1	1	1	-	-
SK 15	-	-	1	2	-	-	-	-
D 211	-	-	-	-	-	-	-	-
D 2600	2	2	-	-	-	-	1	-
Sangiran 1b	-	-	-	-	-	-	-	-
Sangiran 9	-	-	1	-	-	-	-	-
Sangiran 21	2	1	2	-	-	2	-	2
Sangiran 22	-	-	2	-	-	-	-	-
Lantian 1	-	-	-	-	-	-	-	-
ATD6-96	2	2	2	2	1	1	1	1
<b>Mauer</b>	<b>2</b>	<b>2</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>2</b>	<b>2</b>	<b>2</b>	<b>1</b>
AT-B1	-	-	-	-	-	-	-	-
AT-605	2	2	3	1	1	1	1	2
AT-888	2	2	3	2	2	1	2	2
AT-950	2	2	3	2	2	2	1	2
Arago II	2	2	3	2	2	2	2	1
Arago XIII	2	2	3	3	1	1	2	2
Montmaurin	3	2	1	3	2	1	2	2
Ehringsdorf F	-	-	-	-	-	-	-	-
Tighenif 1	2	-	3	-	-	-	-	-
Tighenif 2	2	2	3	-	2	1	-	2
Tighenif 3	2	2	3	3	2	2	1	1
Thomas 1	-	-	1	2	1	-	-	-
Kébibat	-	-	-	-	-	-	-	-
KNM-BK 67	3	-	2	-	2	-	-	1
SH1	2	1	3	1	1	1	1	1
SG1	-	-	3	-	-	-	-	-
SG2	1	1	3	1	-	2	2	2
Krapina J	2	2	2	3	1	2	1	2
Krapina H	-	-	-	-	-	-	-	-
Krapina G	-	-	-	-	-	-	-	-
La Chaise BD 1	3	1	1	3	1	2	1	1
La Naulette	-	-	-	-	-	-	-	-
Bañolas	-	-	1	2	1	-	-	1
La Ferrassie 1	2	1	1	3	1	2	1	2
La Quina H5	3	2	1	3	1	2	1	2
La Quina H9	2	-	1	-	1	-	-	-
Regourdou	3	2	1	3	1	2	1	2
Guattari II	-	-	3	-	-	-	-	-
Guattari III	2	-	2	-	1	-	-	-
Spy 1	-	-	1	-	-	-	-	-
Spy 2	1	-	-	-	-	2	-	-
St Césaire	2	-	1	3	1	-	-	2
Zafarraya	1	2	1	3	1	2	1	2
Tabun I	3	2	2	3	1	2	2	2
Tabun II	3	2	3	2	1	1	2	1
Shanidar I	2	2	1	3	1	2	1	2
Amud 1	3	2	3	3	1	2	1	2
Cro-Magnon I	3	2	2	2	1	-	-	-
Cro-Magnon III	-	-	-	-	-	-	-	-
Abri Pataud	2	1	1	2	1	1	3	1
Chancelade	1	1	2	2	1	1	3	1
Qafzeh 9	1	1	2	2	1	1	1	1
Skhül V	2	1	1	2	1	1	2	1
Ohalo II	1	1	1	1	1	2	1	1

Les numéros de la première ligne indiquent le caractère considéré, les chiffres des lignes suivantes correspondent à l'état du caractère pour chaque individu, le signe (-) indique une donnée manquante. Les données détaillées des Hommes modernes de l'Holocène sont disponibles en annexe 2.

Tableau 14 :

Caractères et occurrences des états de caractères de la face latérale de la branche montante au sein de l'échantillon

Caractères <b><i>Branche montante : face externe</i></b>	états de caractères	Mauer	Pléistocène inférieur	Pléistocène moyen	Pléistocène supérieur			Holocène		
					Néandertaliens	HM	Néolithique	Europe	Afrique	Asie
<i>Fossa subcondylea</i> : profondeur	19	1	0	1	2	3	8	17	1	9
		2	2	10	6	2	23	27	9	12
		3	1	2	6	1	3	3	5	9
<i>Fossa subcondylea</i> : taille	20	1	2	2	2	5	26	47	15	29
		2	2	9	8	1	8	0	0	1
<i>Fossa masseterica</i> : profondeur	21	1	2	2	10	3	13	23	6	22
		2	2	2	3	3	19	16	5	6
		3	2	11	3	0	2	9	4	2
Profil du gonion en <i>norma lateralis</i>	22	1	1	3	0	1	9	5	3	5
		2	3	4	2	5	25	42	12	25
		3	0	4	10	0	0	0	0	0
Longueur antéro-postérieure de la branche montante	23	1	3	4	14	6	35	48	15	30
		2	0	8	0	0	0	0	0	0
Incisure mandibulaire : position du point le plus profond	24	1	2	6	1	4	24	43	11	26
		2	2	5	10	1	7	4	4	4
Elévation du condyle par rapport à l'apophyse coronoïde	25	1	3	4	8	2	14	26	6	17
		2	0	6	2	1	12	15	8	8
		3	0	0	0	2	1	4	1	0
Incisure mandibulaire : position de la jonction sur le condyle	26	1	2	5	3	5	31	47	15	29
		2	1	7	9	0	3	0	0	1

La colonne Mauer présente l'état de chaque caractère morphologique pour ce spécimen. Les autres colonnes indiquent les états de caractères morphologiques par groupe chronostratigraphique de spécimens. Nombre total de mandibules étudiées : Pléistocène inférieur : 11 ; Pléistocène moyen : 18 ; Pléistocène supérieur : 27 dont 20 Néandertaliens, 7 Hommes modernes (HM) ; Néolithiques : 35 dont 15 sahariens, 20 européens ; Historiques : 93 dont 48 Européens (30 spécimens de Spitalfields, 18 Roumains), 15 Africains (Nigériens), 30 Asiatiques (15 Chinois, 15 Javanais).

## I.3.2. DISCUSSION

Les superstructures de la partie supérieure de la branche montante (i.e., *eminentia lateralis* et *crista ectocondyloidea*) de la mandibule de Mauer sont moins développées que chez la plupart des individus du Pléistocène moyen. Malgré une variabilité importante, elles sont comparables à ce que nous observons chez les spécimens modernes et néandertaliens. Etant donné le degré de conservation peu satisfaisant de la branche montante des mandibules du Pléistocène inférieur, il est assez difficile d'identifier des traits spécifiques sur cette zone morphologique. Cependant, la troncature du gonion (Creed-Miles et al., 1996), ainsi que la position postérieure du point le plus profond de l'incisure mandibulaire que nous avons notée sur la mandibule de Mauer, sont souvent considérées comme des traits spécifiques des Néandertaliens (e.g., Rak et al., 2002). Ce dernier point reste cependant ouvert au débat et un consensus tarde à se dessiner (Jabbour et al., 2002 ; Wolpoff et Frayer, 2005). Ces caractères sont présents sur la quasi-totalité de nos individus néandertaliens. L'élévation égale du processus coronoïde et du condyle peut être considérée comme plus typique du Pléistocène moyen puisque, sur ce caractère, les mandibules de cette période diffèrent des spécimens du Pléistocène inférieur comme de la plupart des Néandertaliens (dont le condyle est généralement moins élevé que l'apophyse coronoïde). Cette caractéristique, si elle est souvent observée au sein des mandibules du Pléistocène moyen (Mauer, AT-950, Arago II et XIII, Montmaurin et SG2), apparaît aussi largement parmi les Hommes modernes. En effet, malgré une variabilité importante, plus du tiers des spécimens modernes (dont le fossile Skhül V) présente une élévation égale du condyle et de l'apophyse coronoïde comme nous l'avons observé chez Mauer. La profondeur de la *fossa masseterica* peut aussi paraître intéressante dans la caractérisation des individus du Pléistocène moyen. Une *fossa masseterica* profonde s'observe en effet chez la plupart de ces individus (à l'exception notable de Mauer, KNM-BK 67, Montmaurin et Thomas 1), alors qu'une majorité de nos individus modernes présente une fosse peu profonde, et que les Néandertaliens ont tendance à montrer une surface plane au niveau de la *fossa masseterica* (Rosas, 2001). Une attention particulière semble devoir être apportée à la position latérale de la jonction de l'incisure mandibulaire sur le condyle. Cette morphologie s'observe parmi les spécimens du Pléistocène inférieur et récent (i.e., observé chez les mandibules d'*Homo ergaster* et d'Hommes modernes, mais très rarement chez les Néandertaliens, Rak et al., 2002 ; Carbonell et al., 2005). De plus, ce caractère distingue la mandibule de Mauer des fossiles généralement considérés comme ancêtres des *Homo neanderthalensis* (i.e., Sima de los Huesos, et Arago XIII) (de Lumley et de Lumley, 1971 ; Arsuaga et al., 1993).

#### I.4. FACE INTERNE DE LA MANDIBULE

##### I.4.1. DESCRIPTION – BRANCHE MONTANTE (TABLEAUX 15 ET 16 ; FIGURE 14)

Les caractères de la face interne de la branche montante sont variables au sein de nos groupes de spécimens. Quelques tendances peuvent cependant être mises en évidence. La mandibule de Mauer exhibe des structures osseuses bien développées dans la partie supérieure de la branche montante (i.e., la *crista ectocondyloidea*, la *crista endocoronoidea*), qui sont généralement moins marquées dans nos échantillons de Néandertaliens et d'Hommes modernes. L'orientation de ces crêtes est variable au sein de notre échantillon, mais Mauer présente cependant une *crista ectocondyloidea* oblique et une *crista endocoronoidea* verticale comme la majorité des mandibules de l'étude. Un large *planum triangulare*, comme nous l'avons observé sur Mauer, se retrouve chez une majorité d'individus du Pléistocène inférieur (peu étendu pour KNM-ER 992), du Pléistocène moyen (petit pour Arago II, Tighenif 2, SH1 et SG2) et des Néandertaliens (peu étendu pour Krapina J, La Ferrassie 1, Tabun I et II). Les Hommes modernes présentent généralement un *planum triangulare* peu étendu pour 95,5% de notre échantillon.

Mauer partage avec les spécimens du Pléistocène moyen la présence d'une *lingula mandibulae* (à l'exception du Sinanthrope H1), ainsi que, dans une moindre mesure, la présence d'un pont osseux sur le sillon mylohyoïdien avec Ehringsdorf F, Tighenif 1, et 2, KNM-BK 67 et SH1. Une *lingula mandibulae* s'observe chez nos mandibules du Pléistocène inférieur, ainsi que chez la quasi-totalité des Néandertaliens (exception faite de La Quina H5, Zafarraya et Shanidar 1) et des Hommes modernes (90,9%) de notre échantillon. L'expression d'un pont osseux sur le sillon mylohyoïdien est plus variable chez les individus anciens (absent pour KNM-ER 992 et SK15, présent pour KNM-WT 15000 et ATD6-96) et chez les Néandertaliens (absent pour La Chaise BD1, Bañolas, La Ferrassie 1, Regourdou, Guattari II, Spy 1 et 2, Tabun I et Shanidar 1) alors qu'il est absent pour une large majorité de nos Hommes modernes (76,7% de l'échantillon, il est cependant intéressant de noter que 20 individus européens historiques sur 48 présentent un pont osseux). Finalement, AT-605, Arago II, Montmaurin, Tighenif 3, Thomas 1 et KNM-BK 67 possèdent une fosse ptérygoïde profonde comme nous l'observons sur une majorité de nos Néandertaliens (la fosse ptérygoïde est peu profonde pour Krapina H, Bañolas, La Quina H5 et Amud 1), alors que celle de Mauer et des autres spécimens du Pléistocène moyen est peu profonde comme c'est le cas pour la plupart des mandibules du Pléistocène inférieur (à l'exception de SK 15 et S9)

ainsi que pour une large majorité de notre échantillon d'Hommes modernes (la fosse ptérygoïde est profonde pour 21,8% de notre échantillon dont les spécimens fossiles Chancelade et Qafzeh 9).



Tableau 15 :

Etats des caractères morphologiques de la face interne de la branche montante pour chaque spécimen fossile de l'étude

<b>Branche montante: face interne</b>	<b>27</b>	<b>28</b>	<b>29</b>	<b>30</b>	<b>31</b>	<b>32</b>	<b>33</b>
KNM-WT 15000	1	1	1	2	2	2	1
KNM-ER 992	3	-	1	3	-	1	1
SK 15	-	-	-	-	2	1	2
D 211	-	-	-	-	-	-	1
D 2600	2	1	2	3	2	-	1
Sangiran 1b	-	-	-	-	-	-	-
Sangiran 9	-	-	-	-	-	-	2
Sangiran 21	-	1	-	-	-	-	1
Sangiran 22	-	-	-	-	-	-	1
Lantian 1	-	-	-	-	-	-	-
ATD6-96	1	2	2	2	2	2	1
<b>Mauer</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>2</b>	<b>2</b>	<b>2</b>	<b>1</b>
AT-B1	-	-	-	-	-	-	-
AT-605	1	1	2	3	2	1	1
AT-888	1	1	2	2	2	1	1
AT-950	1	1	2	3	2	1	1
Arago II	2	1	1	2	2	1	2
Arago XIII	1	1	2	2	2	1	1
Montmaurin	1	1	2	3	2	2	2
Ehringsdorf F	-	-	-	-	-	-	1
Tighenif 1	-	-	-	-	2	2	1
Tighenif 2	2	2	1	1	2	2	1
Tighenif 3	2	2	2	3	2	1	2
Thomas 1	-	1	-	-	2	1	2
Kébibat	-	-	-	-	-	-	-
KNM-BK 67	-	1	-	-	2	2	2
SH1	2	1	1	2	1	2	1
SG1	1	-	-	-	-	1	1
SG2	1	1	1	2	2	1	-
Krapina J	1	1	1	1	2	2	2
Krapina H	-	-	-	-	-	-	1
Krapina G	-	-	-	-	-	-	2
La Chaise BD 1	1	1	2	3	2	1	-
La Naulette	-	-	-	-	-	-	-
Bañolas	2	2	-	-	-	1	1
La Ferrassie 1	1	1	1	2	2	1	2
La Quina H5	1	2	2	3	1	2	1
La Quina H9	-	1	-	-	2	-	2
Regourdou	2	1	2	1	2	1	2
Guattari II	1	-	-	-	-	1	-
Guattari III	1	1	-	3	2	2	2
Spy 1	1	-	-	2	-	1	2
Spy 2	2	-	-	2	2	1	2
St Césaire	-	3	-	-	2	2	2
Zafarraya	1	1	2	2	1	2	2
Tabun I	3	1	1	2	2	1	2
Tabun II	1	1	1	2	2	2	2
Shanidar I	1	1	2	1	1	1	2
Amud 1	1	1	2	3	2	2	1
Cro-Magnon I	2	1	-	1	-	1	1
Cro-Magnon III	-	-	-	-	-	-	-
Abri Pataud	1	2	1	2	2	1	1
Chancelade	1	1	1	2	2	1	2
Qafzeh 9	1	1	1	2	-	1	2
Skhül V	1	1	1	3	2	1	1
Ohalo II	1	1	1	1	2	1	1

Les numéros de la première ligne indiquent le caractère considéré, les chiffres des lignes suivantes correspondent à l'état du caractère pour chaque individu, le signe (-) indique une donnée manquante. Les données détaillées des Hommes modernes de l'Holocène sont disponibles en annexe 2.

Tableau 16 :

Caractères et occurrences des états de caractères de la face interne de la branche montante au sein de l'échantillon

Caractères <b><i>Branche montante : face interne</i></b>	états de caractères	Mauer	Pléistocène inférieur	Pléistocène moyen	Pléistocène supérieur			Holocène		
					Néandertaliens	HM	Néolithique	Europe	Afrique	Asie
<i>Crista endocoronoidea</i> : orientation	1 vertical	1	2	8	11	5	22	36	10	16
	2 concave		1	4	2	1	4	5	2	7
	3 oblique		1	0	1	0	6	6	3	7
<i>Crista endocondyloidea</i> : orientation	1 oblique	1	3	11	11	5	26	44	15	27
	2 diagonale		1	2	3	1	8	3	0	3
<i>Planum triangulare</i> : taille	1 peu étendu		2	4	4	5	32	47	13	29
	2 étendu	2	2	7	6	0	3	0	2	1
<i>Planum triangulare</i> : profondeur	1 surface plane		0	1	3	2	13	23	0	7
	2 peu profond	2	2	6	6	3	17	22	12	13
	3 profond		2	4	4	1	3	2	3	10
<i>Lingula mandibulae</i>	1 absence		0	1	3	0	2	7	2	1
	2 présence	2	4	13	11	4	33	41	13	29
Sillon mylohyoïdien : présence d'un pont osseux	1 absence		2	9	9	6	30	28	11	27
	2 présence	2	2	6	7	0	4	20	4	3
Fosse ptérygoïde : profondeur	1 peu profonde	1	7	10	4	4	27	36	12	25
	2 profonde		2	5	13	2	8	11	3	5

La colonne Mauer présente l'état de chaque caractère morphologique pour ce spécimen. Les autres colonnes indiquent les états de caractères morphologiques par groupe chronostratigraphique de spécimens. Nombre total de mandibules étudiées : Pléistocène inférieur : 11 ; Pléistocène moyen : 18 ; Pléistocène supérieur : 27 dont 20 Néandertaliens, 7 Hommes modernes (HM) ; Néolithiques : 35 dont 15 sahariens, 20 européens ; Historiques : 93 dont 48 Européens (30 spécimens de Spitalfields, 18 Roumains), 15 Africains (Nigériens), 30 Asiatiques (15 Chinois, 15 Javanais).

## I.4.2. DESCRIPTION – CORPS MANDIBULAIRE (TABLEAUX 17, 18 ; FIGURE 14)

Bien que la morphologie de la partie interne du corps mandibulaire soit variable, il est possible d'identifier quelques structures morphologiques dominantes au sein de nos groupes chronostratigraphiques de fossiles. Tout d'abord, Mauer possède un *planum alveolare* important que nous observons chez tous les individus du Pléistocène inférieur et moyen alors qu'une large majorité des Néandertaliens (sauf les mandibules Krapina G et H, La Naulette et Tabun I) et que l'ensemble des Hommes modernes à l'exception de deux mandibules (i.e., Cro-Magnon 1 et Sahara 11) n'en possèdent pas. Les *fossae genioglossus* sont bien définies chez Mauer (i.e., présence des épines mentonnières supérieure et inférieure marquées) comme chez la moitié des spécimens du Pléistocène moyen (AT-605, AT-888, AT-950, Montmaurin, Tighenif 3, Kébibat et KNM-BK 67). Les spécimens du Pléistocène inférieur montrent une variation plus importante et seuls les spécimens africains possèdent la configuration observée sur Mauer. Les Néandertaliens présentent des *fossae genioglossus* moins bien définies (à l'exception de la Naulette, Guattari I et II, Tabun I et II, Shanidar I et Amud 1), de même 34,3% de notre échantillon d'Hommes modernes possèdent des *fossae genioglossus* bien définies (dont Qafzeh 9). En ce qui concerne la ligne mylohyoïde, elle est parallèle au bord alvéolaire du corps chez Mauer comme chez la plupart des individus du Pléistocène moyen (à l'exception de Montmaurin, Tighenif 2, les Sinanthropes dont la ligne est inclinée et de AT-888 qui possède une ligne diagonale) et chez une majorité des mandibules du Pléistocène inférieur (exception faite de D 2600 et des mandibules de Sangiran dont la ligne est inclinée). L'ensemble des Néandertaliens de notre échantillon présente une ligne mylohyoïde diagonale (voir, Rosas, 1992 ; Creed-Miles et al., 1996) sauf la mandibule de Bañolas. Enfin, la plupart de nos Hommes modernes (67,4%) présentent une ligne mylohyoïde inclinée. Cette caractéristique qui varie beaucoup au sein de notre échantillon reste cependant remarquablement stable chez les Néandertaliens. La ligne mylohyoïde de Mauer est en position basse au niveau de la M3. Cette configuration est dominante pour l'ensemble des individus fossiles à l'exception des Hommes modernes (Cro-Magnon I, Abri Pataud 1, Chancelade et Ohalo II présentent une ligne mylohyoïde en position haute). Les *Homo sapiens* historiques possèdent pour 83,1% d'entre eux une ligne mylohyoïde en position haute, et il est intéressant de noter que les spécimens néolithiques présentent majoritairement une ligne mylohyoïde en position basse (23 individus sur 34). Finalement, la fosse sous-mandibulaire de Mauer est peu profonde comme nous l'observons pour une majorité des spécimens du Pléistocène moyen (exception faite de AT-605, AT-950, des mandibules de



l’Arago, Montmaurin et Ehringsdorf F) ainsi que chez la plupart des Néandertaliens (la fosse est profonde chez Krapina G, Bañolas, La Ferrassie 1, La Quina H5 et H9, Spy 1 et 2 et Shanidar 1). Chez les Hommes modernes, ce caractère est variable mais la fosse sous-mandibulaire tend tout de même à être peu profonde (pour 63,7% de l’échantillon).

**Figure 14 :** Vue interne des mandibules Tighenif 3, Mauer (côté droit inversé), La Ferrassie 1 (côté droit inversé), Abri Pataud 1 et Sahara 9. Les *fossae digastrica* sont orientées vers le bas sur Tighenif 3 (#7-1). Les cinq mandibules montrent une *lingula mandibulae* (#31-2) qui est particulièrement bien développée chez La Ferrassie 1. Tighenif 3 et Mauer présentent un *planum alveolare* fortement développé (#36-2) qui est absent chez La Ferrassie 1, Abri Pataud 1 et Sahara 9. La ligne mylohyoïdienne est en position haute chez La Ferrassie 1, Abri Pataud 1 et Sahara 9 (#35-2). Elle est orientée diagonalement chez La Ferrassie 1 (#34-3), obliquement chez Abri Pataud 1 et Sahara 9 (#34-2) et elle est parallèle aux bords du corps mandibulaire chez Mauer et Tighenif 3 (#34-1).

Tableau 17 :

Etats des caractères morphologiques de la face interne du corps mandibulaire pour chaque spécimen fossile de l'étude

<b>Corps mandibulaire : face interne</b>	<b>34</b>	<b>35</b>	<b>36</b>	<b>37</b>	<b>38</b>	<b>39</b>
KNM-WT 15000	1	2	2	2	2	2
KNM-ER 992	1	1	2	2	2	1
SK 15	1	1	2	2	2	2
D 211	1	1	2	2	1	1
D 2600	2	1	2	1	2	1
Sangiran 1b	2	2	2	-	-	1
Sangiran 9	-	-	2	1	2	-
Sangiran 21	-	1	-	-	-	-
Sangiran 22	2	-	2	1	2	-
Lantian 1	1	2	2	2	1	2
ATD6-96	2	1	2	-	-	1
<b>Mauer</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>2</b>	<b>2</b>	<b>1</b>
AT-B1	1	1	2	1	2	1
AT-605	1	1	2	2	2	2
AT-888	3	1	2	2	2	1
AT-950	1	1	2	2	2	2
Arago II	1	2	2	1	2	2
Arago XIII	1	1	2	1	2	2
Montmaurin	2	1	2	2	2	2
Ehringsdorf F	1	1	2	1	2	2
Tighenif 1	1	1	2	-	-	1
Tighenif 2	2	1	2	2	1	1
Tighenif 3	1	1	2	2	2	1
Thomas 1	1	1	2	-	-	1
Kébibat	1	2	2	2	2	1
KNM-BK 67	1	2	2	2	2	1
SH1	1	2	2	1	1	1
SG1	2	1	-	-	-	-
SG2	-	1	-	-	-	1
Krapina J	3	1	1	1	2	1
Krapina H	3	1	2	1	2	-
Krapina G	3	1	2	1	2	2
La Chaise BD 1	3	1	1	1	1	1
La Naulette	3	2	2	2	2	1
Bañolas	3	1	1	1	2	2
La Ferrassie 1	3	2	1	1	2	2
La Quina H5	3	1	1	1	2	2
La Quina H9	3	2	1	-	-	1
Regourdou	3	1	1	1	1	1
Guattari II	3	1	1	2	2	1
Guattari III	3	2	1	2	2	1
Spy 1	3	1	1	1	2	2
Spy 2	3	1	-	-	-	2
St Césaire	3	2	1	1	2	1
Zafarraya	3	1	1	1	2	1
Tabun I	3	2	2	2	2	1
Tabun II	2	1	1	2	2	1
Shanidar I	3	1	1	2	2	2
Amud 1	3	1	1	2	2	1
Cro-Magnon I	2	2	2	1	1	2
Cro-Magnon III	2	-	1	1	1	1
Abri Pataud 1	2	2	1	1	1	1
Chancelade	2	2	1	1	2	2
Qafzeh 9	1	1	1	2	2	1
Skhül V	2	1	1	1	2	1
Ohalo II	2	2	1	1	1	2

Les numéros de la première ligne indiquent le caractère considéré, les chiffres des lignes suivantes correspondent à l'état du caractère pour chaque individu, le signe (-) indique une donnée manquante. Les données détaillées des Hommes modernes de l'Holocène sont disponibles en annexe 2.

Tableau 18:

Caractères et occurrences des états de caractères de la partie interne du corps mandibulaire au sein de l'échantillon

Caractères <b>Corps mandibulaire : face interne</b>	états de caractères	Mauer	Pléistocène inférieur	Pléistocène moyen	Pléistocène supérieur		Holocène				
					Néandertaliens	HM	Néolithique	Europe	Afrique	Asie	
Ligne mylohyoïdienne : Orientation	1	parallèle	1	5	13	0	1	4	0	4	6
	2	inclinée		4	3	1	6	23	38	11	3
	3	diagonale		0	1	19	0	8	10	0	11
Ligne mylohyoïdienne : Position sous la M3	1	basse (>7mm)	1	6	14	14	2	23	4	3	7
	2	haute (≤7mm)		3	4	6	4	11	36	11	22
<i>Planum alveolare</i>	1	absence		0	0	15	6	34	48	15	30
	2	présence	2	10	16	4	1	1	0	0	0
<i>Fossae genioglossus</i> : Epine mentonnière supérieure	1	absence		3	5	11	6	28	41	6	7
	2	marquée	2	5	9	7	1	6	7	9	23
<i>Fossae genioglossus</i> : Epine mentonnière inférieure	1	absence		2	2	2	4	19	30	1	2
	2	marquée	2	6	12	16	3	15	18	14	28
Fosse sous-mandibulaire	1	peu profonde	1	5	11	12	4	24	31	9	18
	2	profonde		3	6	7	3	11	17	6	12

La colonne Mauer présente l'état de chaque caractère morphologique pour ce spécimen. Les autres colonnes indiquent les états de caractères morphologiques par groupe chronostratigraphique de spécimens. Nombre total de mandibules étudiées : Pléistocène inférieur : 11 ; Pléistocène moyen : 18 ; Pléistocène supérieur : 27 dont 20 Néandertaliens, 7 Hommes modernes (HM) ; Néolithiques : 35 dont 15 sahariens, 20 européens ; Historiques : 93 dont 48 Européens (30 spécimens de Spitalfields, 18 Roumains), 15 Africains (Nigériens), 30 Asiatiques (15 Chinois, 15 Javanais).

## I.4.3. DISCUSSION

La face médiale de la mandibule dévoile deux schémas morphologiques différents. La partie supérieure est occupée par un certain nombre de caractères très variables qui ne semblent pas être très discriminant d'un point de vue taxinomique (i.e., *crista endocoronoidea*, *crista endocondyloidea* et *planum triangulare*). La partie inférieure, quant à elle, semble de ce point de vue plus intéressante. En effet, certaines de ses caractéristiques sont considérées comme spécifiques des Néandertaliens (i.e., absence de *lingula mandibulae*, une ligne mylohyoïdienne diagonale en position haute sous la troisième molaire, un sillon mylohyoïdien couvert par un pont osseux et une fosse ptérygoïde profonde, Rosas, 1992 ; Creed-Miles et al., 1996), et présentent une configuration différente chez les Hommes modernes et les autres espèces fossiles d'hommes. Cependant, notre échantillon de Néandertaliens semble présenter une variabilité beaucoup plus importante en ce qui concerne la présence d'un pont osseux sur le sillon mylohyoïdien, et plus particulièrement la position haute de la ligne mylohyoïdienne sous la troisième molaire, que ce qui a été décrit auparavant (Rosas, 1992 ; Creed-Miles et al., 1996 ; Rosas, 2001). Quoiqu'il en soit, la morphologie de la mandibule de Mauer est plus similaire à celle des individus du Pléistocène inférieur et moyen et à celle des Hommes modernes (i.e., ligne mylohyoïdienne parallèle en position basse sous la troisième molaire, la présence d'une *lingula mandibulae* et une fosse ptérygoïde peu profonde). La profondeur de la fosse sous-mandibulaire est relativement variable, et ce, au sein de chacun de nos groupes et il semble difficile d'en tirer une information taxinomique fiable. Par contre, un *planum alveolare* proéminent associé à des épines mentonnières marquées rappelle clairement la morphologie des individus du Pléistocène inférieur.

## I.5. LA MANDIBULE DE MAUER ET LE PLEISTOCENE MOYEN

Par conséquent, et comme cela a été décrit par certains auteurs (Conдеми et Koenigswald, 1997 ; Rosas et Bermúdez de Castro, 1998), le spécimen type d'*Homo heidelbergensis* présente une mosaïque de caractères qui peuvent être considérés comme étant dérivés ou primitifs. La partie antérieure de la symphyse et la partie médiale de la branche montante et du corps mandibulaire présentent une majorité de caractères qui s'observent chez les spécimens du Pléistocène inférieur et moyen, alors que certaines caractéristiques de la partie latérale de la branche montante et du corps mandibulaire sont considérées comme des caractères spécifiques des Néandertaliens. La position postérieure des structures présentes sur le corps mandibulaire, la surface rétromolaire large et horizontale et la troncature du gonion,

peuvent être des indications d'un lien évolutif potentiel avec la lignée néandertalienne. Enfin, un certain nombre de traits partagés par les individus du Pléistocène moyen pourraient être considérés comme étant plus distinctifs de cette période (i.e., élévation égale du condyle et de l'apophyse coronoïde, bords alvéolaire et basal du corps mandibulaire parallèles, *fossa masseterica* profonde).

Nous avons vu que les mandibules africaines (Tighenif 3, KNM-BK 67 et dans une moindre mesure Tighenif 2) et européennes (spécimens de la Sima de los Huesos, d'Arago et Montmaurin) du Pléistocène moyen présentent des similarités importantes avec la mandibule de Mauer (e.g., morphologie de la symphyse, position des structures osseuses sur le corps mandibulaire, face interne de la mandibule). Ces caractères pourraient éventuellement servir de base pour la définition de l'espèce *Homo heidelbergensis*.



## II. ANALYSE PHÉNÉTIQUE

La morphologie comparée nous a permis d’appréhender la variation et la spécificité morphologique de certains groupes de fossiles du Pléistocène. Nous avons pu mettre en évidence quelques tendances concernant les individus du Pléistocène moyen.

Cette seconde partie de nos analyses a pour objectif de considérer la formation de groupes de spécimens fossiles au Pléistocène moyen, en nous basant sur les caractéristiques morphologiques précédemment décrites.

### II.1 RESULTATS

Nous n’estimons pas les données manquantes, et seuls les spécimens les mieux conservés sont intégrés aux analyses phénétiques. Nous avons réalisé trois analyses distinctes afin de cerner au mieux nos données. L’analyse générale utilise les trente-neuf caractères décrits lors de la morphologie comparée (ANALYSE GENERALE, II.1.1). La première analyse partielle a pour objectif d’intégrer deux fossiles du Pléistocène inférieur KNM-ER 992 et ATD6-96. Dix caractères non observables sur ces spécimens ont été exclus (ANALYSE PARTIELLE – PLEISTOCENE INFERIEUR, II.1.1). Finalement, les dernières analyses (ANALYSES PARTIELLES – PLEISTOCENE MOYEN, II.2.2) ont pour but d’introduire deux spécimens africains du Pléistocène moyen (Tighenif 2 et KNM-BK 67) afin d’augmenter la variabilité au sein de notre échantillon pour cette période.

#### II.1.1. ANALYSES GENERALE ET PARTIELLE - PLEISTOCENE INFERIEUR

L’analyse générale concerne un fossile du Pléistocène inférieur (KNM-WT 15000), neuf individus du Pléistocène moyen (Tighenif 3, Mauer, AT-605, AT-888, AT-950, Arago II et XIII, Montmaurin et SH1), sept Néandertaliens (Krapina J, La Ferrassie 1, Regourdou, Zafarraya, Tabun 1, Amud 1 et Shanidar 1) et quatre Hommes modernes fossiles (Abri Pataud 1, Chancelade, Skhūl V et Ohalo II). Nous avons aussi pris en compte tous les individus modernes complets (99 individus : Hassi-el-Abiod : 10, Loisy-en-Brie : 15, Spitalfields : 21, Roumains : 9, Nigeria : 14, China : 15, Java : 15).

Le dendrogramme issu de l’analyse générale (figure 15a) montre une séparation très nette entre les Hommes modernes et le reste de l’échantillon. Cette séparation est supportée

par une inertie (i.e., la variance, qui dans notre cas représente la distance morphologique) importante (nœud 239, distance morphologique : 0,282). Le second embranchement différencie les Néandertaliens des individus du Pléistocène moyen et inférieur (nœud 238, distance morphologique : 0,078), alors que le suivant représente la variabilité morphologique maximale au sein de notre cluster d'Hommes modernes (nœud 237, distance morphologique 0,041). Il sépare un groupe d'individus composé par une majorité de spécimens du Néolithique (i.e., Sahara et Loisy : 18 individus sur 28) auxquels s'associe la mandibule de Skhūl V (figure 15a, tableau 20). La distance morphologique maximale entre les Néandertaliens est plus faible que celle que nous obtenons pour le cluster des Hommes modernes (e.g., 0,016 nœud 222 entre Shanidar 1/La Ferrassie 1/Zafarraya et Tabun I/Amud 1/Krapina J/Regourdou). En ce qui concerne le cluster formé d'individus du Pléistocène moyen et inférieur, le spécimen immature du Pléistocène inférieur KNM-WT 15000 s'associe au spécimen asiatique du Pléistocène moyen SH1 pour former un sous-groupe séparé des individus européens du Pléistocène moyen et de la mandibule africaine Tighenif 3 (nœud 236, distance morphologique 0,035). Ce dernier cluster présente une valeur maximale de distance morphologique de 0,028 (nœud 232), elle représente la séparation entre Mauer, Tighenif 3 et Arago II des spécimens de la Sima de los Huesos associés à Arago XIII et Montmaurin. Les individus d'Atapuerca sont ensuite dissociés d'Arago XIII et de Montmaurin (nœud 224, distance morphologique 0,017). Le groupe formé des mandibules d'Atapuerca AT-888 et AT-950 représente la distance morphologique la plus faible du cluster (nœud 197, distance morphologique 0,009). Enfin, Mauer montre le plus d'affinité avec Tighenif 3 (nœud 209, distance morphologique 0,011).

---

Figure 15 (page suivante) : Dendrogrammes de la classification hiérarchique : analyse générale (a), analyse partielle, Pléistocène inférieur (b). Les Hommes modernes sont nettement séparés des spécimens fossiles dans ces dendrogrammes. 11a) Formation d'un cluster du Pléistocène moyen autour de la mandibule de Mauer. Ce groupe comprend exclusivement des individus africains et européens. Tighenif 3 et Arago II sont plus similaires à Mauer que les autres mandibules du Pléistocène moyen. La mandibule asiatique SH1 (*Sinanthropus* H1.12) s'associe principalement avec la mandibule du Pléistocène inférieur KNM-WT 15000 (juvénile). Les Néandertaliens forment un groupe homogène (nœud 222). Les Hommes modernes fossiles sont regroupés avec les autres *Homo sapiens* qui présentent une variabilité importante (nœud 237). 11b) L'analyse partielle permet d'observer le comportement des individus du Pléistocène inférieur KNM-ER 992 et ATD6-96 qui se regroupent avec KNM-WT 15000 et SH1. 10 caractères non conservés sur ces mandibules ont été écartés de l'analyse (i.e., #4, 7, 19, 20, 25, 26, 28, 31, 37, 38). La suppression de 10 caractères a permis l'inclusion de la mandibule Tabun II dans l'analyse : elle s'associe aux Néandertaliens (nœud 223).

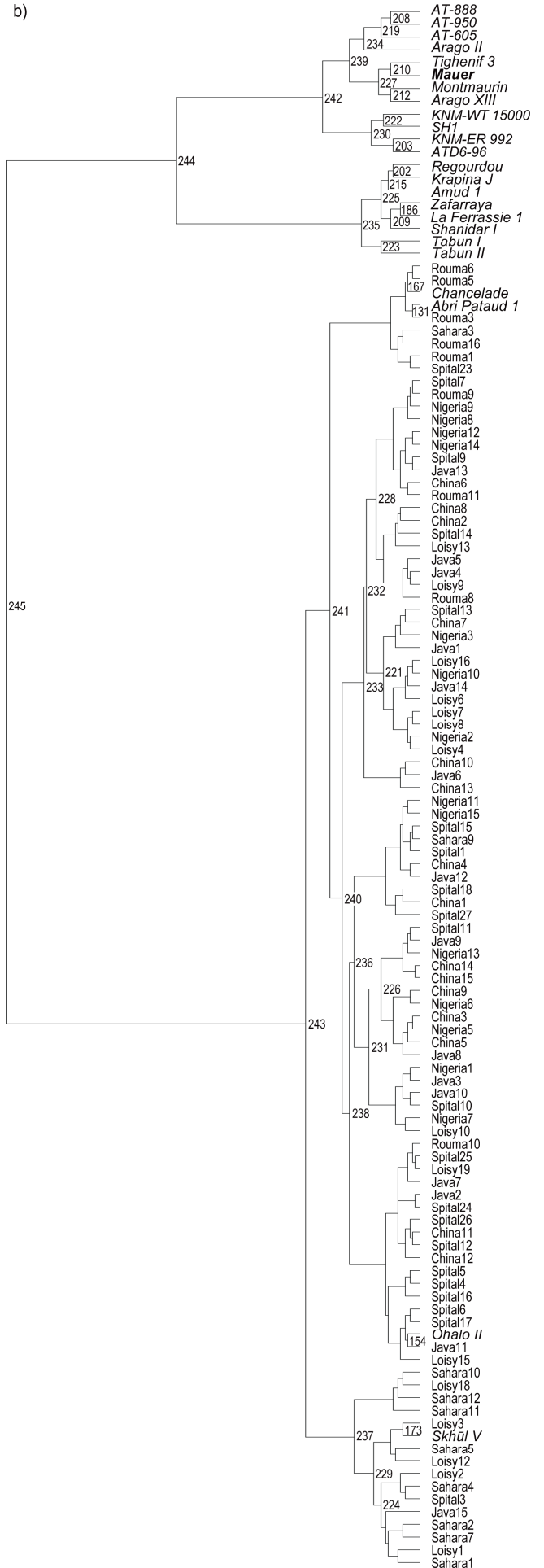
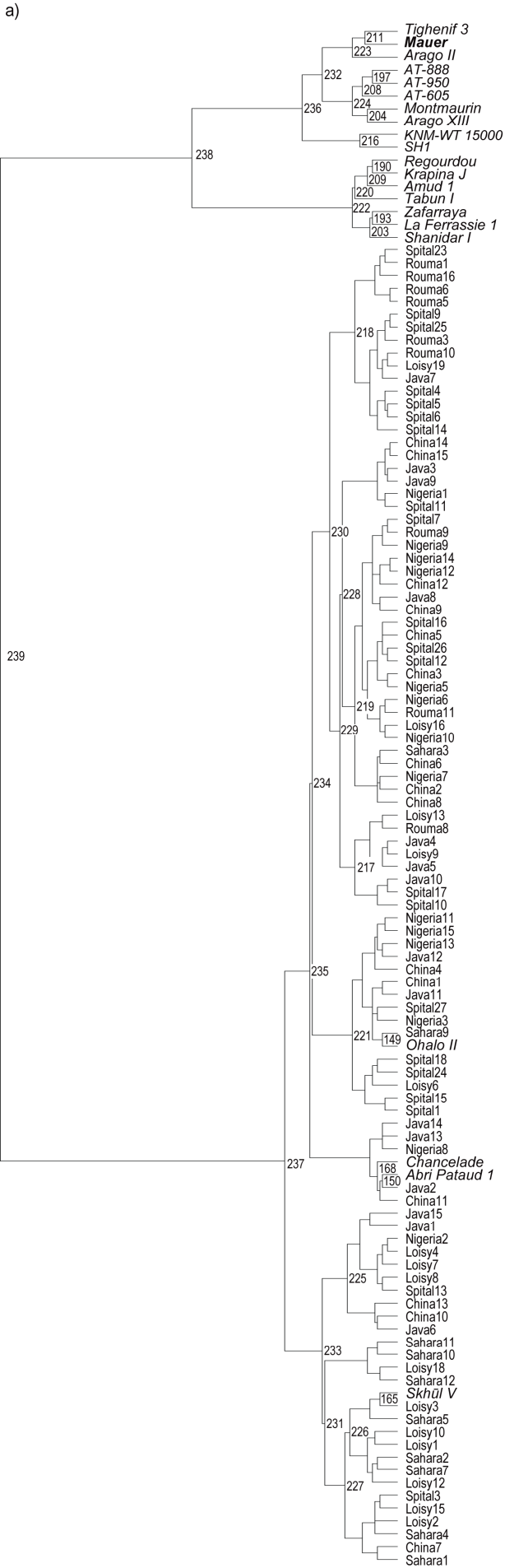


Tableau 19 :

Classification hiérarchique. Description des principaux nœuds des dendrogrammes issus de l'analyse générale (gauche) et de l'analyse partielle (droite)

Analyse générale			Analyse partielle : Pléistocène inférieur		
Nœud	Description	Inertie	Nœud	Description	Inertie
239	Hommes modernes – Hommes fossiles	0,282	245	Hommes modernes – Hommes fossiles	0,296
238	Pléistocène moyen et inférieur – Néandertaliens	0,076	244	Pléistocène moyen et inférieur – Néandertaliens	0,099
237	Distance morphologique maximale entre les Hommes modernes	0,041	243	Distance morphologique maximale entre les Hommes modernes	0,046
236	SH1/KNM-WT 15000 – Pléistocène moyen afro-européen	0,035	242	ATD6-69/KNM-ER 992/SH1/KNM-WT 15000 – Pléistocène moyen afro-européen	0,039
232	AT-650/AT-950/AT-888/AR XIII/Montmaurin – AR II/Mauer/T3	0,028	239	ARXIII/Montmaurin/Mauer/T3 – AR II/AT-605/AT-950/AT-888	0,029
222	Shanidar I/La Ferrassie I/Zafarraya – Tabun I/Amud 1/Krapina J/Regourdou	0,016	235	Tabun I/Tabun II – Shanidar I/La Ferrassie I/Zafarraya/Amud 1/Krapina J/Regourdou	0,023

Les colonnes « Nœud » indiquent le numéro de chaque embranchement identifié sur les dendrogrammes (figure 15). Les colonnes « Description » présentent la composition des clusters déterminés par chaque nœud. L'inertie correspond à la distance morphologique entre les groupes de spécimens identifiés par un nœud. Nœuds 230 et 239 : distance morphologique maximale entre les spécimens afro-européens du Pléistocène moyen ; nœuds 222 et 235 : distance morphologique maximale entre les Néandertaliens.

Les tableaux 21 et 22 présentent les caractéristiques morphologiques responsables de la formation des différents clusters. Vingt-six caractères morphologiques peuvent être identifiés comme étant significatifs ( $p < 0,05$ ) pour expliquer la formation du groupe des Hommes modernes (présence des caractéristiques d'un menton moderne, absence d'une *incisura submentalis*, *fossae digastrica* orientées vers l'arrière, bords du corps mandibulaire convergents fortement vers l'arrière, *foramen mentale* unique et antérieurement positionné, *prominentia lateralis* positionnée antérieurement, *sulcus intertoralis* peu défini, absence d'espace rétromolaire et de sulcus rétromolaire, branche montante étroite, gonion régulier, incisure mandibulaire qui rejoint le condyle latéralement et dont le point le plus profond est positionné médialement, *fossa subcondylae* peu développée, ligne mylohyoïdienne inclinée et en position haute sous la M3, fosse ptérygoïde profonde), alors que vingt caractères permettent la description du cluster des Néandertaliens (symphyse verticale présentant un *tuber symphyseos* peu projeté et une *incurvatio mandibulae* peu marquée à absente, bords du corps mandibulaire parallèles, *foramina mentale* multiple positionnés au niveau de la M1, *prominentia lateralis* positionnée au niveau de la M3, présence d'un espace rétromolaire dont la surface est horizontale, *sulcus intertoralis* bien défini, *fossa subcondylae* bien développée, incisure mandibulaire qui rejoint le condyle médialement et dont le point le plus profond est

positionné postérieurement, *planum triangulare* développé, fosse ptérygoïde profonde, ligne mylohyoïdienne orientée diagonalement) (tableau 21).

Tableau 20 :

Description des clusters des Hommes modernes (gauche) et des Néandertaliens (droite) par les états de caractères morphologiques les plus significatifs pour l'analyse générale

Caractères morphologiques	Etats	Valeur-Test	p	Caractères morphologiques	Etats	Valeur-Test	p
Hommes modernes				Néandertaliens			
Symphyse : profil	concave	9,33	0,000	Symphyse : profil	vertical	6,32	0,000
<i>Tuber symphyseos</i>	fortement projeté	8,55	0,000	Profil du gonion	tronqué	5,71	0,000
<i>Incurvatio mandibulae</i>	fortement marquée	8,18	0,000	Espace rétromolaire	M3 non couverte	5,18	0,000
<i>Foramen mentale</i> : position	P3, P3-P4	7,03	0,000	Incisure mandibulaire : jonction sur le condyle	médiale	5,08	0,000
Tubercules latéraux	présents, individualisés	6,78	0,000	Crête centrale	absente	4,97	0,000
<i>Fossa subcondylea</i> : taille	peu développée	6,37	0,000	Tubercules latéraux	absents	4,97	0,000
<i>Planum alveolare</i>	absent	6,33	0,000	<i>Prominentia lateralis</i> : position	M3	4,79	0,000
Crête centrale	présence	6,30	0,000	<i>Foramen mentale</i> : position	M1	4,20	0,000
Incisure mandibulaire : jonction sur le condyle	latérale	6,02	0,000	Ligne mylohyoïdienne : orientation	diagonale	3,98	0,000
<i>Prominentia lateralis</i> : position	M1, M1-M2	5,53	0,000	Incisure mandibulaire : point le plus profond	arrière	3,92	0,000
<i>Planum triangulare</i> : taille	peu développé	5,39	0,000	<i>Tuber symphyseos</i>	peu projeté	3,91	0,000
Surface rétromolaire : orientation	oblique	5,10	0,000	<i>Fossa subcondylea</i> : taille	bien développée	3,74	0,000
Ligne mylohyoïdienne : orientation	inclinée	4,70	0,000	Surface rétromolaire : orientation	horizontale	3,69	0,000
<i>Torus marginalis superius</i>	absence de relief	4,65	0,000	Fosse ptérygoïde : profondeur	profonde	3,17	0,001
<i>Foramina mentale</i> : nombre	simple	4,53	0,000	<i>Incurvatio mandibulae</i>	peu marquée	3,16	0,001
Espace rétromolaire	M3 partiellement couverte	4,53	0,000	<i>Torus marginalis superius</i>	bien marqué	2,63	0,004
Branche montante : longueur	étroit	4,50	0,000	<i>Foramina mentale</i> : nombre	multiple	2,56	0,005
Profil du gonion	régulier	4,44	0,000	<i>Planum triangulare</i> : taille	bien développé	2,51	0,006
Incisure mandibulaire : position du point le plus profond	médial	3,99	0,000	Bords du corps mandibulaire	parallèles	2,19	0,014
Bords du corps mandibulaire	convergens fortement	3,68	0,000	<i>Torus marginalis inferius</i>	bien marqué	2,09	0,018
Ligne mylohyoïdienne : position sous la M3	haute	2,98	0,001	<i>Incurvatio mandibulae</i>	absente	2,02	0,022
<i>Torus marginalis inferius</i>	absence de relief	2,95	0,002	-	-	-	-
<i>Incisura submentalis</i>	absente	2,88	0,002	-	-	-	-
Fosse ptérygoïde : profondeur	peu profonde	2,54	0,005	-	-	-	-
<i>Sulcus extramolaris</i>	absent	2,41	0,008	-	-	-	-
<i>Fossae digastrica</i> : orientation	vers l'arrière	2,36	0,009	-	-	-	-

L'analyse statistique identifie les états de caractères qui contribuent le plus à la formation des différents groupes. Pour un niveau de signification de 5% (i.e.,  $p < 0,05$ ) la valeur-Test doit être  $\geq 2$ .

Le cluster formé des individus du Pléistocène moyen et de KNM-WT 15000 peut être décrit par vingt-trois caractères statistiquement significatifs (symphyse fuyante sans menton,

présence d'une *incisura submentalis*, présence d'un *planum alveolare*, *fossae digastrica* orientées vers le bas, *foramina mentale* multiple positionnés au niveau du septum P4-M1, *prominentia lateralis* positionnée au niveau de la M3, *torus marginalis superius* marqué, présence d'un espace rétromolaire dont la surface est horizontale, *sulcus extramolaris* large, branche montante large antéro-postérieurement, *fossa masseterica* profonde, profil du gonion tronqué, *fossa subcondylae* et *planum triangulare* très développés, jonction médiale de l'incisure mandibulaire sur le condyle, ligne mylohyoïdienne parallèle et basse sous la M3) (tableau 22). Les spécimens SH1 et KNM-WT 15000 forment un cluster séparé du groupe principal. De plus, sur les vingt-trois caractères identifiés pour décrire le groupe, douze ne sont pas présents chez SH1, et treize ne peuvent être observés sur la mandibule de KNM-WT 15000 (e.g., absence de *tuber symphyseos*, branche montante longue antéro-postérieurement, *fossae subcondylae* et *planum triangulare* très développés, jonction médiale de l'incisure mandibulaire sur le condyle, profil du gonion tronqué, *prominentia lateralis* positionné au niveau de la M3, surface rétromolaire horizontale et *sulcus extramolaris* large). Par conséquent il sera peut-être intéressant de considérer le cluster formé par les individus européens et la mandibule africaine Tighenif 3 dans un cadre taxinomique. L'exclusion de SH1 et de KNM-WT 15000, ne modifie que peu la structure morphologique du groupe, ainsi la présence d'un espace rétromolaire derrière la M3 n'est plus significatif, mais le développement marqué de la *prominentia lateralis* est désormais pris en compte (tableau 22).

Tableau 21 :

Description des clusters du Pléistocène moyen et inférieur (gauche) et du Pléistocène moyen afro-européen (droite) par les états de caractères morphologiques les plus significatifs pour l'analyse générale

Caractères morphologiques	Etats	Valeur-Test	p	Caractères morphologiques	Etats	Valeur-Test	p
Pléistocène moyen et inférieur				Pléistocène moyen Afro-Européen			
<i>Planum alveolare</i>	présent	7,11	0,000	<i>Planum alveolare</i>	présent	6,08	0,000
Symphyse : profil	fuyant	7,04	0,000	Symphyse : profil	fuyant	5,74	0,000
<i>Incurvatio mandibulae</i>	absente	6,25	0,000	<i>Tuber symphyseos</i>	absent	5,74	0,000
Tubercules latéraux	absents	5,48	0,000	Branche montante : longueur	large	5,66	0,000
Crête centrale	absente	5,48	0,000	Tubercules latéraux	absents	5,43	0,000
Branche montante : longueur	large	5,30	0,000	<i>Incurvatio mandibulae</i>	absente	5,19	0,000
<i>Tuber symphyseos</i>	absent	5,27	0,000	<i>Fossa subcondylea</i> : taille	très développée	5,03	0,000
Ligne mylohyoïdienne : orientation	parallèle	4,50	0,000	<i>Planum triangulare</i> : taille	très développé	4,68	0,000
<i>Fossa subcondylea</i> : taille	très développée	4,29	0,000	Crête centrale	absente	4,57	0,000
<i>Fossa masseterica</i> : profondeur	profonde	4,20	0,000	Surface rétromolaire : orientation	horizontale	4,03	0,000
<i>Planum triangulare</i> : taille	très développée	4,12	0,000	<i>Incisura submentalis</i>	présente	3,91	0,000
<i>Foramen mentale</i> : position	P4-M1	3,40	0,000	<i>Prominentia lateralis</i> : position	M3	3,68	0,000
<i>Prominentia lateralis</i> : position	M3	3,30	0,000	Ligne mylohyoïdienne : orientation	parallèle	3,58	0,000
<i>Torus marginalis superius</i>	marqué	3,23	0,001	<i>Fossa masseterica</i> : profondeur	profonde	3,32	0,000
Surface rétromolaire : orientation	horizontale	3,16	0,001	<i>Torus marginalis superius</i>	très marqué	3,09	0,001
<i>Foramina mentale</i> : nombre	multiple	3,15	0,001	Incisure mandibulaire : jonction sur le condyle	médiale	3,09	0,001
<i>Incisura submentalis</i>	présente	3,03	0,001	<i>Foramen mentale</i> : position	P4-M1	3,09	0,001
<i>Fossae digastrica</i> : orientation	vers le bas	2,77	0,003	<i>Sulcus extramolaris</i>	large	2,90	0,002
Incisure mandibulaire : jonction sur le condyle	médiale	2,67	0,004	Ligne mylohyoïdienne : position sous la M3	basse	2,84	0,002
<i>Sulcus extramolaris</i>	large	2,66	0,004	Profil du gonion	tronqué	2,83	0,002
Profil du gonion	tronqué	2,50	0,006	<i>Foramina mentale</i> : nombre	multiple	2,26	0,012
Ligne mylohyoïdienne : position sous la M3	basse	2,09	0,018	Développement de la <i>prominentia lateralis</i>	relief important	2,20	0,014
Espace rétromolaire	M3 non couverte	2,02	0,022	<i>Foramen mentale</i> : position	M1	2,20	0,014
		-	-	<i>Fossae digastrica</i> : orientation	vers le bas	2,08	0,019

L'analyse statistique identifie les états de caractères qui contribuent le plus à la formation des différents groupes. Pour un niveau de signification de 5% (i.e.,  $p < 0,05$ ) la valeur-Test doit être  $\geq 2$ .

L'analyse partielle (figure 15b, tableau 20 et 23), a été réalisée avec le même échantillon auquel nous avons ajouté les individus du Pléistocène inférieur KNM-ER 992 et ATD6-96. Vingt-neuf caractères ont été utilisés, puisque nous avons dû exclure 10 caractères<sup>3</sup> non conservés sur ces deux mandibules, ce qui a permis l'inclusion du spécimen Tabun II.

<sup>3</sup> #4 : présence d'une crête centrale sur la partie antérieure de la symphyse, #7 : orientation des *fossae digastrica*, #19 : profondeur de la *fossa subcondylae*, #20 : taille de la *fossa subcondylae*, #25 : élévation du condyle par rapport au processus coronoïde, #26 : position de l'insertion de l'échancrure sigmoïde sur le condyle, #28 : orientation de la *crista endocondyloïdae*, #31 : présence d'une *lingula mandibulae*, #37 : *fossae genioglossus* : épine mentonnière supérieure, #38 : *fossae genioglossus* : épine mentonnière inférieure.

Tout d’abord, il n’y a pas de changement important concernant les clusters des Hommes modernes et des Néandertaliens. La valeur maximale de distance morphologique est de 0,046 (nœud 243) pour les Hommes modernes et de 0,023 pour les Néandertaliens (nœud 235). Ces valeurs sont légèrement plus élevées mais comparables à ce que nous obtenons dans l’analyse générale (figure 15a ; tableau 20). Il est intéressant de remarquer que cette valeur correspond toujours pour les Hommes modernes à la séparation d’un cluster comprenant le fossile Skhül V ainsi qu’une majorité d’individus néolithiques (13 spécimens sur 16). Pour les Néandertaliens, cette augmentation peut s’expliquer par la présence dans le cluster de la mandibule Tabun II qui s’associe principalement avec Tabun I (nœud 223, distance morphologique 0,015). Les spécimens du Pléistocène inférieurs (KNM-ER 992, KNM-WT 15000 et ATD6-96) forment, comme dans l’analyse générale, un groupe séparé des individus afro-européens du Pléistocène moyen dans lequel nous retrouvons SH1 (nœud 242, distance morphologique 0,039). Ce groupe est décrit par un ensemble de caractères morphologiques minimalistes observables sur la plupart des individus fossiles (i.e., symphyse fuyante sans *incurvatio mandibulae* ni tubercules latéraux, *planum alveolare* présent et ligne mylohyoïdienne parallèle) (tableau 22). En ce qui concerne le cluster formé d’individus afro-européens du Pléistocène moyen, les caractères morphologiques permettant sa description sont très semblables à ce que nous avons obtenu lors de l’analyse générale à l’exception des caractères non utilisés dans l’analyse.



Tableau 22 :

Description des clusters du Pléistocène moyen et inférieur et du Pléistocène moyen afro-européen par les états de caractères les plus significatifs pour l'analyse partielle

Caractères morphologiques	Etats	Valeur-Test	p	Caractères morphologiques	Etats	Valeur-Test	p
<b>Pléistocène inférieur et SH1</b>				<b>Pléistocène moyen Afro-Européen</b>			
Symphyse: profil	fuyante	3,97	0,000	<i>Planum alveolare</i>	présent	5,82	0,000
<i>Incurvatio mandibulae</i>	absent	3,69	0,000	Branche montante: longueur	large	5,68	0,000
<i>Planum alveolare</i>	présent	3,69	0,000	<i>Tuber symphyseos</i>	absent	5,39	0,000
Tubercules latéraux	absents	2,21	0,013	Symphyse: profil	fuyant	5,39	0,000
Ligne mylohyoïdienne : orientation	parallèle	2,21	0,013	Tubercules latéraux	absents	5,16	0,000
-	-	-	-	<i>Incurvatio mandibulae</i>	absente	4,95	0,000
-	-	-	-	<i>Planum triangulare</i> : taille	bien développé	4,61	0,000
-	-	-	-	Surface rétromolaire: orientation	horizontale	4,02	0,000
-	-	-	-	<i>Incisura submentalis</i>	présente	3,85	0,000
-	-	-	-	<i>Prominentia lateralis</i> : position	M3	3,57	0,000
-	-	-	-	Ligne mylohyoïdienne : orientation	parallèle	3,53	0,000
-	-	-	-	<i>Fossa masseterica</i> : profondeur	profonde	3,21	0,001
-	-	-	-	<i>Foramen mentale</i> : position	P4-M1	3,03	0,001
-	-	-	-	<i>Torus marginalis superius</i>	bien développé	2,99	0,001
-	-	-	-	Profil du gonion	tronqué	2,86	0,002
-	-	-	-	Ligne mylohyoïdienne sous la M3	basse	2,74	0,003
-	-	-	-	<i>Sulcus extramolaris</i>	large	2,71	0,003
-	-	-	-	<i>Foramen mentale</i> : position	M1	2,23	0,013
-	-	-	-	<i>Foramina mentale</i> : nombre	multiple	2,17	0,015
-	-	-	-	<i>Prominentia lateralis</i> : développement	relief important	2,11	0,018

L'analyse statistique identifie les états de caractères qui contribuent le plus à la formation des différents groupes. Pour un niveau de signification de 5% (i.e.,  $p < 0,05$ ) la valeur-Test doit être  $\geq 2$ .

## II.1.2. ANALYSES PARTIELLES – PLEISTOCENE MOYEN

Afin d'inclure les fossiles africains du Pléistocène moyen, KNM-BK 67 et Tighenif 2, nous avons exclu huit caractères<sup>4</sup> non observables sur ces mandibules. Ces suppressions ont permis l'ajout de la mandibule néandertalienne Saint Césaire. L'analyse porte donc sur trente-deux caractères, quatre-vingt dix-neuf Hommes actuels et sur vingt-quatre mandibules fossiles.

Ces deux analyses partielles sont cohérentes avec l'analyse générale et séparent correctement les différents clusters identifiés précédemment. La distance morphologique maximale au sein du cluster néandertaliens augmente légèrement (0,021, nœud 235 et 0,022, nœud 233) par rapport à l'analyse générale (nœud 222, 0,016). Ceci est dû à la présence dans les deux cas de la mandibule du Pléistocène moyen AT-605 au sein du cluster néandertalien, qui s'associe avec Krapina J (nœud 197, distance morphologique 0,008 et nœud 195, distance morphologique 0,009) (figures 16a et 16b, tableau 24).

En ce qui concerne l'analyse comprenant les spécimens SH1 et KNM-WT 15000 (figure 16a), le cluster d'individus afro-européens du Pléistocène moyen comprend désormais la mandibule KNM-BK 67 et la distance morphologique maximale entre ces spécimens (0,024, nœud 237) est concordante avec l'analyse générale (0,028, nœud 232). Le spécimen Tighenif 2 s'associe cependant avec SH1 et KNM-WT 15000 au sein d'un cluster séparé (nœud 229) (figure 16a).

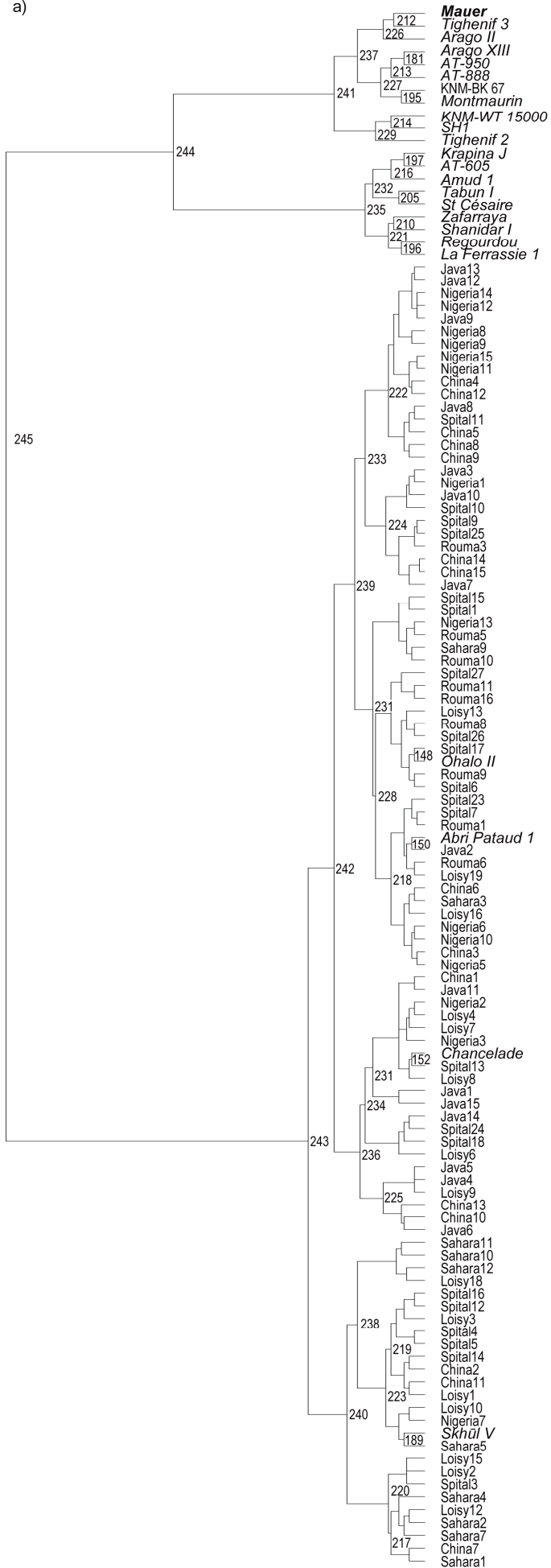
---

Figure 16 (page suivante) : Dendrogrammes de la classification hiérarchique issus de l'analyse partielle portant sur les individus du Pléistocène moyen. Huit caractères ont été exclus (i.e., # 14, 20, 22, 24, 25, 27, 29, 30) afin d'observer le comportement des mandibules Tighenif 2 et KNM-BK 67. Les Hommes modernes sont toujours séparés des autres spécimens. Les Néandertaliens forment un groupe homogène qui inclut cependant AT-605. Le groupe des individus du Pléistocène moyen inclut la mandibule africaine KNM-BK 67. 12a) Les spécimens du Pléistocène moyen africains et européens forment un cluster dont la mandibule T2 est quasiment exclue du fait de ses ressemblances avec SH1 et KNM-WT 15000. 12b) En l'absence de SH1 et KNM-WT 1500, les spécimens de Tighenif forment un groupe légèrement séparé des autres fossiles du Pléistocène moyen. La distance morphologique est cependant peu élevée, de l'ordre de ce que nous pouvons observer chez les Néandertaliens.

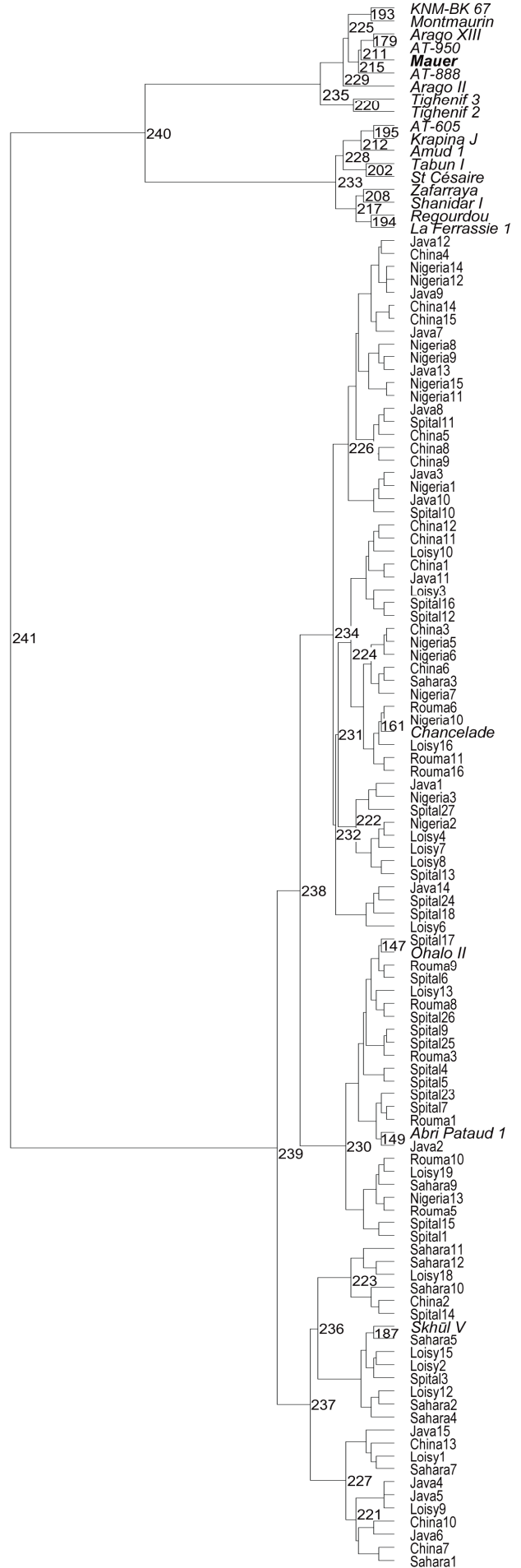
---

<sup>4</sup> #14 : présence d'un espace rétromolaire, #20 : taille de la *fossa subcondylae*, #22 : profil du gonion, #24 : position du point le plus profond de l'échancrure sigmoïde, #25 : élévation du condyle par rapport au processus coronoïde, #27 : orientation du pilier interne du coronoïde, #29 : taille du *planum triangulare*, #30 : profondeur du *planum triangulare*.

a)



b)



Le dernier dendrogramme (figure 16b), réalisé en l'absence du spécimen asiatique SH1 et de l'individu immature KNM-WT 15000, ne présente presque pas de changement. Le spécimen Tighenif 2 et plus fortement associé aux autres spécimens du Pléistocène moyen africains et européens puisque la distance morphologique maximale est égale à celle que nous avons obtenue lors de l'analyse générale (nœud 235, 0,028). Les individus de Tighenif forment cependant un sous-groupe au sein de ce cluster (nœud 220, distance morphologique 0,015) (figure 16b, tableau 24).

**Tableau 23 :**

Classification hiérarchique. Description des principaux nœuds des dendrogrammes issus des analyses partielles – Pléistocène moyen, avec SH1 et KNM-WT 15000 (gauche) et sans SH1 et KNM-WT 15000 (droite)

Nœud	Description	Inertie	Nœud	Description	Inertie
<b>avec SH1 et KNM-WT 15000</b>			<b>sans SH1 et KNM-WT 15000</b>		
245	Hommes modernes – Hommes fossiles	0,284	241	Hommes modernes – Hommes fossiles	0,290
244	Pléistocène moyen et inférieur – Néandertaliens	0,090	240	Pléistocène moyen et inférieur – Néandertaliens	0,093
243	Distance morphologique maximale entre les Hommes modernes	0,041	239	Distance morphologique maximale entre les Hommes modernes	0,039
241	T2/SH1/KNM-WT 15000 – Pléistocène moyen afro-européen	0,034	235	T2/T3/ – AR II/AT-888/ <b>Mauer</b> /AT-950/AR XIII/Montmaurin/KNM-BK 67	0,028
237	Montmaurin/KNM-BK 67/AT-888/AT-950/AR XIII – AR II/T3/ <b>Mauer</b>	0,024	233	La Ferrassie 1/Regourdou/Shanidar I/Zafarraya – Krapina J/AT-605/Amud 1/St Césaire/Tabun I	0,022
235	La Ferrassie 1/Regourdou/Shanidar I/Zafarraya – Krapina J/AT-605/Amud 1/St Césaire/Tabun I	0,021	-	-	-

Les colonnes Nœud indiquent le numéro de chaque embranchement identifié sur les dendrogrammes (figure 16). Les colonnes Description présentent la composition des clusters déterminés par chaque nœud. L'inertie correspond à la distance morphologique entre les groupes de spécimens identifiés par un nœud. Nœuds 237 et 235 : distance morphologique maximale entre les spécimens afro-européens du Pléistocène moyen ; nœuds 233 et 235 : distance morphologique maximale entre les Néandertaliens.

L'exclusion des individus SH1 et KNM-WT 15000 modifie peu l'ensemble de caractères significatifs expliquant la formation de ces groupes (tableau 24). En effet, l'orientation vers le bas des *fossae digastrica*, la position de la *prominentia lateralis* au niveau du septum M2-M3 et la présence d'un *tuber symphyseos* peu projeté n'apparaissent plus dans la description du groupe Pléistocène moyen afro-européen. Par contre, la position basse de la ligne mylohyoïdienne sous la M3 et la présence d'une épine mentonnière supérieure marquée s'intègrent désormais dans la liste des caractères du cluster afro-européen Pléistocène moyen.

Tableau 24 :

Description des clusters du Pléistocène moyen et inférieur (gauche) et du Pléistocène moyen afro-européen (droite) par les états de caractères les plus significatifs pour l'analyse partielle 2

Caractères morphologiques	Etats	Valeur -Test	p	Caractères morphologiques	Etats	Valeur -Test	p
Pléistocène moyen et inférieur				Pléistocène moyen afro-européen			
Symphyse : profil	fuyant	8,00	0,000	Symphyse : profil	fuyant	7,37	0,000
<i>Planum alveolare</i>	présent	7,23	0,000	Branche montante : longueur	large	6,71	0,000
Branche montante : longueur	large	6,29	0,000	<i>Planum alveolare</i>	présent	6,61	0,000
<i>Incurvatio mandibulae</i>	absente	6,25	0,000	<i>Incurvatio mandibulae</i>	absente	5,58	0,000
Crête centrale	absente	5,09	0,000	<i>Tuber symphyseos</i>	absent	5,28	0,000
Tubercules latéraux	absents	4,97	0,000	Tubercules latéraux	absents	4,93	0,000
<i>Tuber symphyseos</i>	absent	4,89	0,000	Crête centrale	absente	4,39	0,000
Ligne mylohyoïdienne : orientation	parallèle	4,17	0,000	<i>Incisura submentalis</i>	présente	4,12	0,000
<i>Fossa masseterica</i> : profondeur	profonde	3,87	0,000	Surface rétromolaire : orientation	horizontale	3,43	0,000
<i>Incisura submentalis</i>	présente	3,28	0,001	Ligne mylohyoïdienne : orientation	parallèle	3,43	0,000
<i>Foramen mentale</i> : position	P4-M1	3,13	0,001	<i>Fossa masseterica</i> : profondeur	profonde	3,15	0,001
<i>Foramina mentale</i> : nombre	multiples	2,86	0,002	<i>Foramen mentale</i> : position	P4-M1	2,88	0,002
<i>Torus marginalis superius</i>	bien développé	2,86	0,002	<i>Sulcus extramolaris</i>	large	2,78	0,003
Surface rétromolaire : orientation	horizontale	2,76	0,003	<i>Torus marginalis superius</i>	bien développé	2,74	0,003
<i>Sulcus extramolaris</i>	large	2,58	0,005	Incisure mandibulaire : jonction sur le condyle	médiale	2,68	0,004
<i>Fossae digastrica</i> : orientation	vers le bas	2,37	0,009	<i>Prominentia lateralis</i> : développement	relief important	2,59	0,005
Incisure mandibulaire : jonction sur le condyle	médiale	2,32	0,010	<i>Prominentia lateralis</i> : position	M3	2,54	0,006
<i>Prominentia lateralis</i> : position	M3	2,25	0,012	Ligne mylohyoïdienne : position sous la M3	basse	2,40	0,008
<i>Tuber symphyseos</i>	peu projeté	2,13	0,017	<i>Foramina mentale</i> : nombre	multiples	2,10	0,018
<i>Prominentia lateralis</i> : développement	relief important	2,12	0,017	<i>Fossae genioglossus</i> : épine mentonnière supérieure	marquée	2,00	0,022
<i>Prominentia lateralis</i> : position	M2-M3	2,05	0,020	-	-	-	-

L'analyse statistique identifie les états de caractères qui contribuent le plus à la formation des différents groupes. Pour un niveau de signification de 5% (i.e.,  $p < 0,05$ ) la valeur-Test doit être  $\geq 2$ .

## II.2 DISCUSSION

Les quatre analyses confirment la séparation nette entre *Homo neanderthalensis* et *Homo sapiens*. Les distances morphologiques maximales de chacun de ces groupes restent relativement stables au cours des analyses. Elles sont assez peu élevées (i.e., pour l'analyse générale : 0,041 pour les Hommes modernes et 0,016 pour les Néandertaliens), et notre échantillon d'Hommes modernes semble présenter une variabilité nettement plus importante que les Néandertaliens. De fait, les résultats de la classification hiérarchique (i.e., le dendrogramme) ainsi que l'analyse des états de caractères significatifs permettant la description des groupes indiquent une variabilité plus grande chez les Hommes modernes. Cette situation s'explique en partie par le nombre important et la diversité géographique et temporelle des Hommes modernes utilisés dans l'analyse. Ainsi, la valeur maximale de distance morphologique des Hommes modernes pour chaque analyse marque la séparation d'un sous-groupe composé majoritairement d'individus néolithiques associés à la mandibule fossile de Skhūl V.

Les spécimens du Pléistocène moyen sont séparés de ces deux groupes. Leur affinité avec les Néandertaliens apparaît cependant plus importante étant donné qu'ils partagent la même branche du dendrogramme (figure 15a). La distance morphologique entre les spécimens du Pléistocène moyen est relativement importante comparée à celle des Néandertaliens (0,035 pour l'analyse générale). Ceci est dû à la présence dans ce groupe de la mandibule immature du Pléistocène inférieur KNM-WT 15000 qui s'agrège avec la mandibule asiatique SH1 dans un sous-groupe. La distance morphologique du groupe formé exclusivement des mandibules afro-européennes du Pléistocène moyen, n'est plus que de 0,028, ce qui est proche de la valeur obtenue pour le cluster Néandertalien.

L'ajout des mandibules du Pléistocène moyen KNM-ER 992 et ATD6-96 renforce la différence existant entre le cluster du Pléistocène moyen afro-européen et le groupe formé de ces deux mandibules associées à KNM-WT 15000 et SH1 (0,039) (figure 15b). Cette situation indique une différence morphologique assez marquée entre ces spécimens et les fossiles afro-européens du Pléistocène moyen. Cependant, le manque de mandibules du Pléistocène inférieur et du Pléistocène moyen asiatique dont l'état de conservation serait satisfaisant, ne nous permet pas de mettre en évidence d'éventuelles divergences entre ces individus. Il est possible que la faible taille de cet échantillon mène au regroupement d'individus en fonction de leurs différences par rapport aux autres mandibules de l'analyse et non pas en fonction de

leurs réelles affinités morphologiques. De plus, le critère de Ward, utilisé lors de la classification hiérarchique, repose sur l'augmentation de la variabilité entre chaque groupe et la diminution de la variabilité au sein de chaque groupe à chaque étape de l'agglomération. Par conséquent, l'algorithme utilisé lors de la constitution des dendrogrammes semble rencontrer des difficultés pour classer des individus isolés d'un point de vue morphologique. Il est toutefois particulièrement efficace pour mettre en évidence des groupes très distincts (Lorr, 1983). Dans notre cas, ceci peut amener la formation d'un groupe « par défaut ». Cette hypothèse semble être confirmée par l'analyse des états de caractères significatifs permettant la description du cluster. Ainsi, seuls cinq traits morphologiques peuvent être mis en évidence (i.e., profil fuyant de la symphyse, absence d'*incurvatio mandibulae*, présence d'un *planum alveolare*, absence de tubercules latéraux et ligne mylohyoïdienne parallèle aux bords alvéolaires) et ceux-ci peuvent être observés sur la plupart des mandibules fossiles du Pléistocène inférieur et moyen. Par conséquent, la mise à l'écart de dix caractères afin d'inclure ces individus dans l'analyse, associé au manque de spécimens sur ces périodes, peut avoir provoqué la formation d'un groupe basé sur quelques caractères communs à l'ensemble des espèces du genre *Homo* avant l'apparition des Néandertaliens.

En ce qui concerne le Pléistocène moyen, et en fonction des arguments développés précédemment, il apparaît assez clairement que le spécimen asiatique peut être exclu du groupe formé par les individus européens et africains du Pléistocène moyen. Son association avec la mandibule de Tighenif 2 lors de l'analyse partielle – Pléistocène moyen (figure 16a) semble être principalement due à la présence de traces de menton osseux chez ces deux individus, à leur relative gracilité comparé au reste de l'échantillon, ainsi qu'à la suppression de caractères importants marquant la différence du spécimen asiatique (e.g., présence d'un espace rétromolaire, présence de gonion en forte extroversion). La variation morphologique importante qui existe entre les individus de Tighenif semble aussi jouer un rôle. En effet, ce n'est qu'après l'exclusion des mandibules SH1 et KNM-WT 15000 que Tighenif 2 et 3 finissent par s'associer. Avant la découverte de Tighenif 3, Arambourg (1954) insistait d'ailleurs sur la ressemblance entre la mandibule Tighenif 2 et les spécimens mandibulaires du Sinanthrope.

Finalement, et étant donné la taille réduite de notre échantillon asiatique dont l'état de conservation est satisfaisant, il nous est impossible de tirer des conclusions sur les tendances évolutives en Asie au Pléistocène moyen. Toutefois, au vu de nos résultats, nous considérons qu'un potentiel groupe d'*Homo heidelbergensis* peut être identifié (i.e., Arago II et XIII, Montmaurin, AT-888, AT-950 et AT-50, Mauer et Tighenif 3, pour l'analyse générale). Ce

groupe présente une distance morphologique relativement faible (0,028) et il peut être décrit par deux types de caractères morphologiques. Certains d'entre eux sont considérés comme spécifiques des Néandertaliens (i.e., *prominentia lateralis* positionnée postérieurement, surface rétromolaire horizontale et dans une moindre mesure, étant donné qu'elle ne s'observe pas sur les mandibules de la Sima de los Huesos, la troncature du gonion), alors que d'autres sont plus spécifiques de ce groupe afro-européen (i.e., *foramina mentale* positionnés au niveau du septum P4-M1, *fossa masseterica* profonde, un *planum triangulare* et une *fossa subcondylae* développés). Ces caractéristiques sont partagées par la plupart des individus africains et européens du Pléistocène moyen inclus dans ces analyses et elles n'interviennent pas dans la description des groupes Néandertaliens et des Hommes modernes. De plus l'inclusion dans les analyses partielles d'individus africains incomplets (i.e., Tighenif 2 et KNM-BK 67) n'obscurcit pas la cohérence du schéma morphologique du groupe afro-européen (cf. tableau 24). En effet, nous observons la formation d'un cluster relativement homogène dont la distance morphologique maximale (0,028) est inférieure à celle des Hommes modernes et proche de ce que nous obtenons pour les individus Néandertaliens (figure 16b).

Cependant, il nous apparaît important de revenir sur la variabilité morphologique observée entre les spécimens de Tighenif qui, comme nous l'avons indiqué plus haut, semble intervenir dans l'association des mandibules Tighenif 2 et SH1. En effet, il est intéressant de remarquer que si Tighenif 3 présente des structures osseuses sur la face latérale de son corps mandibulaire positionnées postérieurement, comme les *foramina mentale* au niveau du septum P4-M1, Tighenif 1 et 2 montrent des *foramina mentale* au niveau de la P4. L'usure dentaire de la troisième molaire de Tighenif 3 indique clairement un âge plus avancé pour ce spécimen comparé à Tighenif 1 et 2. De plus, et comme Nara (1994) le souligne, la position postérieure des caractères spécifiques néandertaliens est mieux réalisée chez les individus complètement matures. Par conséquent, nous pouvons avancer l'hypothèse que ce caractère aurait été plus homogène – et les *foramina mentale* positionnés plus postérieurement – si les trois individus (i.e., plus particulièrement Tighenif 2, dont la troisième molaire ne présente pas de trace d'usure) avaient été complètement matures. Cette observation pourrait aussi s'appliquer à la position de la *prominentia lateralis* et à l'orientation de la surface rétromolaire. Tighenif 1 et 3 présentent une *prominentia lateralis* positionnée au niveau du septum M2-M3 et une surface rétromolaire horizontale, alors que la *prominentia lateralis* est positionnée sous la M2 et la surface rétromolaire est oblique chez Tighenif 2. Finalement, la *prominentia lateralis* de Tighenif 3 est positionnée plus postérieurement à gauche (mésial



M3) qu'à droite. Arambourg (1963) indique que la partie droite de la mandibule est légèrement déformée, ce qui pourrait avoir eu un impact sur la position de la *prominentia lateralis*. Malgré ces différences morphologiques entre ces mandibules, Arambourg (1963) indique que l'échantillon peut constituer un groupe fossile cohérent qui présente d'importantes ressemblances avec la mandibule de Mauer. Les ressemblances entre Mauer et le matériel de Tighenif sont aussi mises en évidence par d'autres auteurs (Billy et Vallois, 1977 ; Twiesselmann, 1991) bien que les aspects généraux de Mauer et de Tighenif 3 puissent paraître très différents l'un de l'autre. Enfin, il est intéressant de noter que la mandibule KNM-BK 67 s'intègre parfaitement au groupe formé autour de Mauer, et à l'exception de la position des *foramina mentale* positionnés plus antérieurement, ce spécimen africain présente comme Tighenif 3 une surface rétromolaire horizontale et une *prominentia lateralis* positionnée postérieurement.

Pour finir, nous pouvons d'abord souligner le fait qu'une des mandibules de la Sima de los Huesos (i.e., AT-605) s'associe aux Néandertaliens lors des deux dernières analyses partielles. Elle s'agrège plus particulièrement au Néandertalien ancien Krapina J. Ceci peut éventuellement se justifier par la réduction du nombre de caractères inclus dans ces analyses, cependant, les autres clusters conservent leur cohérence tout au long des analyses. En conséquence, il semble possible d'interpréter cette situation, associée à la présence de trace de menton osseux sur les individus africains de Tighenif, comme une indication concernant une éventuelle séparation à venir de ce groupe de spécimens de Pléistocène moyen. Les Africains préfigureraient l'apparition de l'Homme moderne, tandis que les Européens présenteraient des indices d'un début de néandertalisation.

Toutefois, cette hypothèse ne remet pas en cause la formation d'un groupe homogène de spécimens africains et européens du Pléistocène moyen. La mandibule de Mauer est présente parmi ces spécimens, le groupe pourrait donc prendre le nom *Homo heidelbergensis* Schoetensack, 1908 en cas de différenciation à un niveau spécifique.

### III. MORPHOMETRIE GEOMETRIQUE

Lors de la morphologie comparée et de l'analyse phénétique, nous avons mis en évidence certaines tendances au sein de notre échantillon de mandibules du Pléistocène moyen.

Nous nous proposons, dans cette troisième partie, d'aborder la question de l'évolution humaine au Pléistocène moyen en utilisant une analyse par morphométrie géométrique.

Les morphologies des individus sont décrites à l'aide de points repères homologues. Les données que nous allons traiter ici sont donc les coordonnées tridimensionnelles de ces points (cf. chapitre III).

#### III.1 RESULTATS

Nous n'estimons pas les données manquantes et huit points repères ont été sélectionnés pour réaliser cette analyse (figure 17, tableau 26 et chapitre III pour la sélection des points repères).

L'analyse porte sur quatorze Hommes modernes de l'Holocène<sup>5</sup>, six *Homo sapiens* fossiles, dix Néandertaliens et sept mandibules du Pléistocène inférieur. Dix individus du Pléistocène moyen ont été testés au cours de cette analyse (tableaux 25a et b).

Tableau 25a :

Spécimens de l'Holocène inclus dans l'analyse par morphométrie géométrique de la mandibule

Europe			Afrique			Asie		
spécimen	chronologie	sexe	spécimen	chronologie	sexe	spécimen	chronologie	sexe
Rouma10	19ème	H	Nigeria2	19ème	F	China1	19ème	H
Spital3	18-19ème	F	Nigeria10	19ème	H	China5	19ème	F
Loisy1	Néolithique	-	Sahara1	Néolithique	H	Java1	19ème	H
Loisy2	Néolithique	-	Sahara7	Néolithique	H	Java3	19ème	F
Loisy3	Néolithique	-	Sahara12	Néolithique	H	-	-	-

Nous n'avons pas pu inclure de spécimen féminin provenant du site Saharien de Hassi El Abiod, étant donné l'état de conservation de la série.

<sup>5</sup> Les statistiques lambda de Wilks (Wilks, 1962) (mesure la qualité de l'analyse discriminante) et M de Box (Colley et Lohnes, 1971) (test l'égalité des matrices de covariances des groupes) permettent de valider l'analyse discriminante linéaire. Elles nécessitent la réduction de notre échantillon d'Hommes modernes afin de rendre les trois groupes plus homogènes. Quatorze spécimens modernes ont été tirés au sort en respectant un ratio homme/femme proche de un. Chaque série étudiée est représentée.

Tableau 25b :

Spécimens du Pléistocène inclus dans l'analyse par morphométrie géométrique de la mandibule

Pléistocène inférieur		Pléistocène moyen		Pléistocène supérieur			
				Néandertaliens		Hommes modernes	
spécimen	origine	spécimen	origine	spécimen	origine	spécimen	origine
SK 15	Afrique	Arago II	Europe	Saint Césaire	Europe	Ohalo II	Proche-Orient
KNM-ER 992	Afrique	Arago XIII	Europe	Zafarraya	Europe	Qafzeh 9	Proche-Orient
KNM-ER 820	Afrique	Montmaurin	Europe	Guattari III	Europe	Skhūl V	Proche-Orient
KNM-WT 15000	Afrique	Mauer	Afrique	Regourdou	Europe	AbriPataud1	Europe
D 2600	Asie	AT-605	Europe	La Ferrassie 1	Europe	Chancelade	Europe
Lantian 1	Asie	AT-888	Europe	Krapina G	Europe	CroMagnon1	Europe
Sangiran 9	Asie	KNM-BK 67	Afrique	Krapina J	Europe	-	-
SK 15	Afrique	Tighenif 2	Afrique	Amud 1	Proche-Orient	-	-
-	-	Tighenif 3	Afrique	Tabun I	Proche-Orient	-	-
-	-	SH 1	Asie	Tabun II	Proche-Orient	-	-

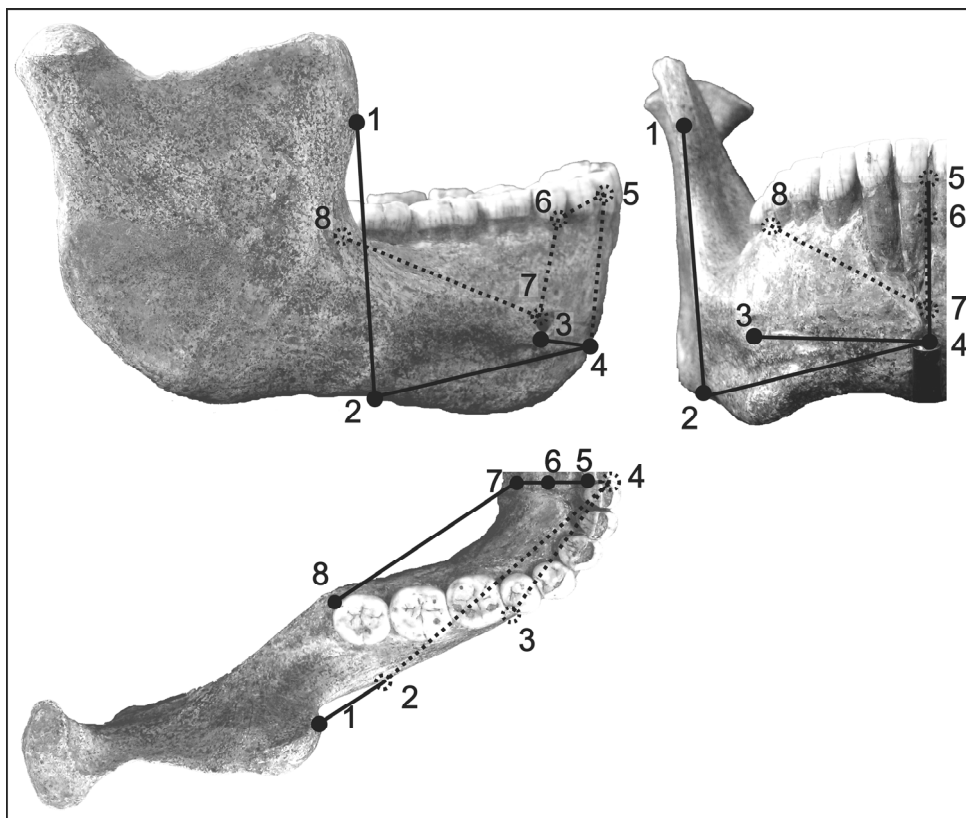


Figure 17 : Présentation des points repères utilisés dans l'analyse par morphométrie géométrique (mandibule de Mauer). La description des points est expliquée dans le tableau 26 ainsi que dans la chapitre III.

Tableau 26 :

Points repères utilisés dans l'analyse de la mandibule par morphométrie géométrique

n°	nom	description des landmarks	type
1	<b>rameau antérieur</b>	point le plus postérieur sur la bordure antérieur du rameau	II
2	<b>basal</b>	point à la verticale du centre de la <i>proeminentia lateralis</i>	III
3	<b>foramen mentale</b>	point au centre du <i>foramen mentale</i>	I
4	<b>progonion</b>	point le plus antérieur de la symphyse hors os alvéolaire	III
5	<b>infradental postérieur</b>	point le plus postérieur entre les alvéoles des incisives	I
6	<b>planum alveolare</b>	point le plus postérieur du <i>planum alveolare</i>	III
7	<b>géni</b>	point le plus postérieur au niveau des <i>fossae genioglossus</i>	II
8	<b>troisième molaire</b>	point au coin postéro-lingual de l'alvéole de la M3	II

Numéro, nom, description et type de chacun des points repères utilisés dans l'analyse.

## III.1.1. ANALYSE EN COMPOSANTES PRINCIPALES

Les neuf premières composantes principales expriment 90,46% de la variance totale. Les deux premières composantes regroupent près de 40% de la variance (22,31% pour la première composante principale (CP1), 17,01% pour la CP2, cf. tableau 27). La figure 18 présente la projection des conformations des individus de notre échantillon sur ces deux axes.

Tableau 27 :

Composantes principales regroupant plus de 90% de la variance totale

PC	valeurs propres	% variance totale	% variance cumulée
1	0,00336	22,31	22,31
2	0,00261	17,01	39,32
3	0,00224	14,91	54,23
4	0,00157	10,41	64,64
5	0,00125	8,28	72,92
6	0,00079	5,25	78,17
7	0,00073	4,88	83,05
8	0,00064	4,27	87,32
9	0,00047	3,14	90,46

Chaque composante principale est présentée avec sa valeur propre, le pourcentage de variance expliqué par la composante, ainsi que le pourcentage de variance cumulée avec les composantes précédentes.

Cette représentation graphique nous permet d'observer les différences de conformation des spécimens de notre échantillon sans prendre en considération l'origine chronostratigraphique ou géographique des individus. Il est important de garder à l'esprit que plus de la moitié de la variance n'est pas représentée par la figure 18.

Nous pouvons cependant observer certaines tendances au sein de notre nuage de points. Tout d'abord, la première composante (CP1) sépare assez nettement les Néandertaliens et les individus du Pléistocène moyen (valeurs positives pour la CP1) des Hommes modernes et des

spécimens du Pléistocène inférieur (valeurs négatives). La dispersion du nuage de points des Hommes modernes est relativement faible sur la première composante. Nous pouvons cependant noter la position de Qafzeh 9, Skhūl V et d'un individu néolithique européen qui représentent la dispersion maximale de cet ensemble sur la CP1 et semblent présenter des affinités avec certains individus du Pléistocène moyen. Sur la seconde composante (CP2) qui représente 17,01 %, les individus modernes ont tendance à présenter des valeurs positives. Cependant, certains spécimens présentent des valeurs négatives, notamment Qafzeh 9 et Skhūl V, voire très négatives pour Chancelade et deux individus du Néolithique européen. Par conséquent, la dispersion du nuage de points sur cette composante est nettement plus importante que sur la CP1. Nous pouvons d'ailleurs noter la disposition des individus féminins de sexe connu qui sont très groupés au niveau de la CP1 et très dispersés sur la CP2.

Les mandibules du Pléistocène inférieur présentent des valeurs de CP1 relativement plus extrêmes que les Hommes modernes avec notamment les mandibules Sangiran 9 et D 2600 dont les valeurs de la CP1 sont les plus négatives de l'échantillon. Nous pouvons aussi noter la relative cohésion des mandibules africaines (i.e., SK 15, KNM-ER 820, KNM-ER 992 et KNM-WT 15000) par rapport aux individus eurasiatiques (i.e., Sangiran 9, Lantian 1 et D 2600) qui s'illustrent notamment par des valeurs de CP2 très négatives. D 2600 se différencie d'ailleurs de l'ensemble de l'échantillon sur la CP2, cette position semble mettre en évidence sa morphologie particulière (voir, et Gabounia et al., 2002 ; Skinner et al., 2006).

Le nuage de points des Néandertaliens suit aussi ce schéma général, avec une dispersion importante sur la seconde composante par rapport à une relative homogénéité sur la CP1, pour laquelle seuls Krapina J et Zafarraya se rapprochent des individus modernes. Nous pouvons cependant remarquer que les Néandertaliens tendent à présenter des valeurs de CP2 plus faibles que les individus modernes (à l'exception de Krapina G et Tabun I). Cette dernière remarque semble aussi valable pour les fossiles du Pléistocène moyen, à l'exception notable de Montmaurin, Mauer et Arago II.

La figure 19 présente les conformations extrêmes associées aux deux premières composantes principales.

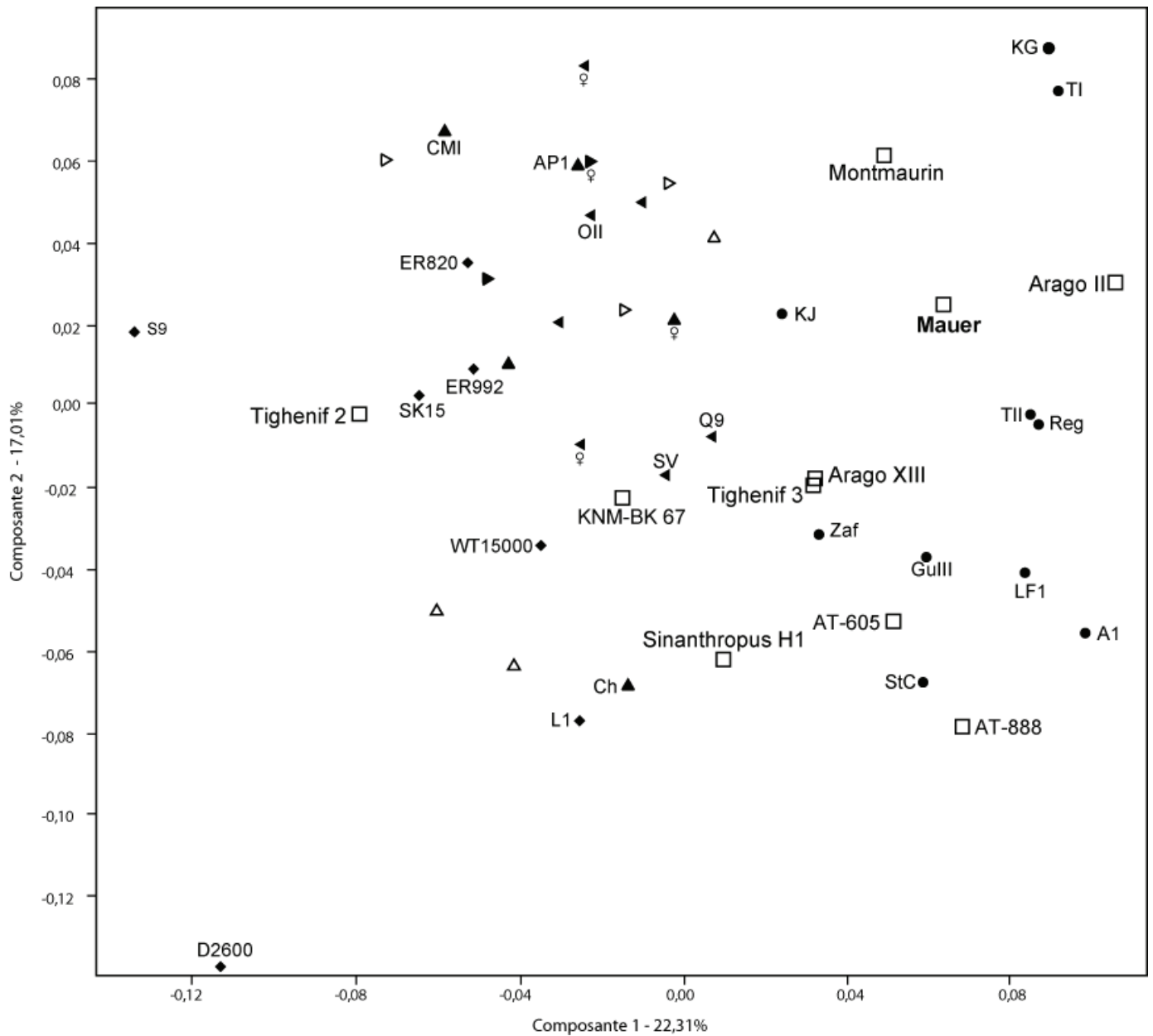
La déformation sur la CP1 correspond tout d'abord à une modification de la largeur du corps mandibulaire qui apparaît plus large pour les valeurs négatives, notamment au niveau du point repère troisième molaire (#8). Nous notons aussi un décalage dans la position des structures osseuses présentes sur la partie latérale du corps (i.e., *foramen mentale* et *prominentia lateralis*, #3 et 2) qui présentent un recul important au niveau des valeurs

positives, ainsi qu'un décalage des positions relatives de la partie antérieure de la branche montante (#1) par rapport au coin postéro-lingual de la troisième molaire (#8). Ce dernier changement semble occasionner l'apparition d'un espace rétromolaire pour les valeurs positives de la CP1. Ces modifications semblent être liées à l'allongement général du corps mandibulaire pour les spécimens présentant des valeurs de CP1 positives, à savoir les Néandertaliens et certains individus du Pléistocène moyen. Ces résultats rejoignent les observations que nous avons faites dans la première partie de ce chapitre, ainsi que les travaux portant sur la morphologie particulière de la mandibule néandertalienne et notamment sur l'apparition de l'espace rétromolaire (voir, Hublin, 1988b ; Nara, 1994 ; Franciscus et Trinkaus, 1995). Une légère modification de la largeur de la symphyse dans sa partie inférieure est aussi visible en *norma lateralis*. Pour des valeurs de CP1 positives, les *fossae genioglossus* semblent positionnées plus vers l'avant et moins profondément que pour des valeurs négatives. Cette différence de conformation peut éventuellement être occasionnée par la difficulté liée à la localisation et à l'enregistrement du point repère géni (#7) (point repère de type II). Cette remarque est valable pour la différence de conformation que nous observons au niveau de la partie supérieure de la symphyse, avec un décalage latéral du point repère infradental postérieur (#5), dont l'enregistrement peut se révéler ardu du fait d'une perte d'os alvéolaire présente chez la plupart des individus.

En ce qui concerne la CP2, les principales déformations occasionnées sont de deux ordres. Tout d'abord, nous observons un changement dans la profondeur du corps mandibulaire et de la symphyse, cette profondeur diminuant dans les valeurs positives de la CP2. Ensuite, la longueur de la mandibule semble être modifiée et nous pouvons noter un allongement relatif de celle-ci au niveau des valeurs positives de la CP2. Il est intéressant de noter que cet allongement ne se traduit pas par l'apparition d'un espace rétromolaire, et qu'il est plutôt accompagné par une avancée de la partie antérieure de la branche montante. La conformation extrême que nous observons pour les valeurs négatives de la CP2 montre notamment une symphyse plus haute, dont le *planum alveolare* est plus pentu (#6), et dont la partie antérieure semble être plus fuyante. Cette conformation est à mettre en relation avec la morphologie particulière du spécimen du Pléistocène inférieur D 2600 qui présente des valeurs extrêmes sur la CP2. Ceci rappelle tout particulièrement l'aspect « étiré » de cette mandibule (i.e., branche montante très haute, symphyse très profonde), ainsi que la morphologie de la symphyse (i.e., *planum alveolare* long et pentu, partie antérieure de la symphyse sub-verticale présentant une déformation rappelant une *incurvatio mandibulae*) (voir, chapitre IV, I.1, Gabounia et al., 2002).

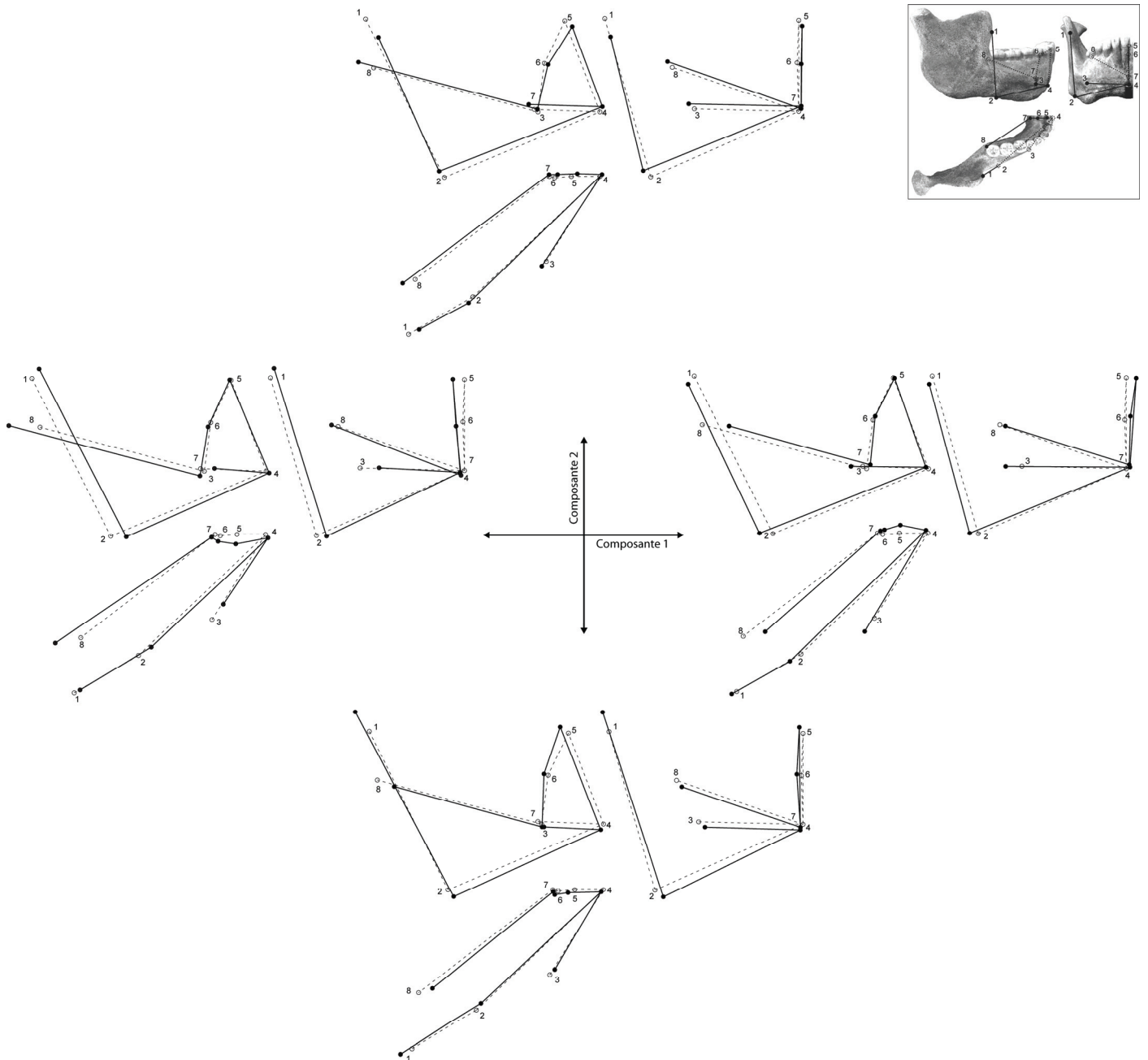
En ce qui concerne les individus du Pléistocène moyen, à l'exception des mandibules africaines KNM-BK 67 et Tighenif 2, ils se situent tous dans la partie positive de la CP1 (allongement du corps mandibulaire). Les spécimens européens Mauer, Montmaurin et Arago II montrent une symphyse et un corps mandibulaire moins profonds (partie positive de la CP2) qu' Arago XIII, Tighenif 3, SH1 et les mandibules de la Sima de los Huesos.

Tighenif 2 se trouve de façon surprenante dans la zone des individus du Pléistocène inférieur. Cette position est principalement due à un corps mandibulaire relativement court accompagné par un plan alvéolaire développé et une partie inférieure de la symphyse large. Enfin, la mandibule KNM-BK 67 montre une configuration proche de celle observée chez les Hommes modernes anciens (i.e., Skhūl V et Qafzeh 9), et proche de la conformation consensus. Cette position est toutefois sujette à caution étant donné le fort degré de distorsion de cet individu (Leakey et al., 1969) bien que nous ayons corrigé cette déformation (voir, chapitre III).



**Figure 18 :** Analyse en Composantes Principales sur la mandibule. Présentation des composantes 1 et 2 qui représentent 39,32% de la variance totale. Les triangles représentent les hommes (▲ européens historiques, △ européens néolithiques, ► africains historiques, ▷ africains néolithiques, ◄ asiatiques, ♀ individus de sexe féminin connus, les individus fossiles sont légendés), ● Néandertaliens, ◆ spécimens du Pléistocène inférieur, □ spécimens du Pléistocène moyen. Abréviations : Hommes modernes : CMI : Cro-Magnon I, AP1 : Abri Pataud 1, OII : Ohalo II, Ch : Chancelade, SV Skhül V et Q9 : Qafzeh 9 ; Néandertaliens : KG : Krapina G, KJ : Krapina J, LF1 : La Ferrassie 1, Reg : Regourdou, GullIII : Guattari III, StC : Saint Césaire, Zaf : Zafarraya, TI : Tabun I, TII : Tabun II et A1 : Amud 1 ; Pléistocène inférieur : WT-15000 : KNM-WT 15000, ER 820 : KNM-ER 820, ER 992 : KNM-ER 992, S9 : Sangiran 9 et L1 : Lantian 1. La CP1 sépare les individus du Pléistocène inférieur et les Hommes modernes des Néandertaliens et des individus du Pléistocène moyen. Nous pouvons noter les valeurs extrêmes de deux individus du Pléistocène inférieur (S9 et D2600) et la forte dispersion de ce groupe. La dispersion des différents groupes est relativement réduite sur la CP1 alors, qu'elle est plus importante sur la CP2.





**Figure 19 :** Conformations extrêmes en *norma lateralis* (gauche), *norma facialis* (droite) et *norma verticalis* (bas) de la mandibule pour les composantes 1 et 2 de l'ACP. La conformation supérieure droite représente la dimension 1 sur la dimension 2 (*norma lateralis*), la conformation inférieure représente la dimension 1 sur la dimension 3 (*norma verticalis*) et la conformation supérieure gauche représente la dimension 2 sur la dimension 3 (*norma facialis*). Les lignes pointillées représentent la conformation moyenne de l'ensemble de l'échantillon. Les lignes pleines représentent la conformation extrême pour chaque composante principale.

## III.1.2. ANALYSE DISCRIMINANTE LINEAIRE

Nous n'avons pas utilisé les fossiles du Pléistocène moyen pour le calcul des fonctions discriminantes. Ils ont été inclus *a posteriori* dans l'analyse (voir, chapitre III). Les six premières composantes principales<sup>6</sup> issues de l'ACP (78,1% de la variance totale) ont été utilisées pour réaliser l'analyse discriminante linéaire (tableau 27). Les matrices de covariance des trois groupes sont considérées comme égales avec un M de Box de 73,678 pour  $p=0,264$  (tableau 28).

Tableau 28 :

Résultats du test de Box sur les matrices de covariance des trois groupes déterminés pour l'analyse discriminante sur la mandibule

<b>M de Box</b>	<b>73,678</b>
F	1,130
ddl 1	42
ddl 2	1146,169
p	0,264

Les matrices de covariance des trois groupes prédéfinis sont considérées comme égales.

L'analyse discriminante sépare correctement les Hommes modernes, les Néandertaliens et les individus du Pléistocène inférieur au travers de deux fonctions discriminantes. Le lambda de Wilks pour la première fonction discriminante est de 0,042 alors que celui de la seconde présente une valeur plus élevée (i.e., 0,229), mais néanmoins suffisamment faible pour valider la discrimination pour  $p<0,0001$ . Enfin, chaque fonction discriminante représente près de la moitié de la variance totale (i.e., 56,7% pour la première fonction et 43,3% pour la seconde) (tableau 29). La contribution de chaque composante principale aux fonctions discriminantes est indiquée dans le tableau 30. Nous pouvons noter la prépondérance de la CP1 pour les deux fonctions discriminantes, ainsi que la forte participation de la CP4. La CP2 est la composante suivante en termes de contribution aux fonctions discriminantes.

<sup>6</sup>Le nombre d'individus de notre plus petit groupe à discriminer (dans notre cas  $n=7$ ) doit-être supérieur au nombre de variables utilisées dans l'analyse afin de pouvoir tester l'égalité des matrices de covariance des groupes à discriminer (M de Box).

Tableau 29 :

Qualité de la discrimination et valeurs propres des fonctions de l'analyse discriminante linéaire

Fonctions	Lambda de Wilks	Chi-deux	ddl	p	Valeurs propres	% de variance	% de variance cumulée	Corrélation canonique
1	0,042	99,728	12	0,000	4,423	56,7	56,7	0,903
2	0,229	46,473	5	0,000	3,373	43,3	100,0	0,878

Les valeurs de lambda de Wilks valident la discrimination de chaque fonction. La première fonction représente 56,7% de la variance total, la seconde 43,3%.

Tableau 30 :

Contributions des composantes principales aux fonctions discriminantes et coefficients par fonction

Composantes Principales	Contributions aux fonctions discriminantes		Coefficients des fonctions discriminantes	
	Fonctions		Fonctions	
	1	2	1	2
4	0,438	0,400	0,936	0,715
3	0,159	0,098	0,546	0,403
5	-0,079	-0,054	-0,002	-0,125
1	-0,626	0,756	-0,677	0,747
2	-0,132	-0,145	-0,597	-0,611
6	0,003	-0,086	0,019	-0,174

La CP1 et la CP4 contribuent de façon majoritaire aux deux fonctions discriminantes. La contribution de la CP2 que nous avons représentée sur la figure 18 est relativement mesurée pour chaque fonction.

La première fonction discriminante sépare nettement les Hommes modernes et les Néandertaliens, qui présentent des valeurs négatives, des individus du Pléistocène inférieur dont les valeurs pour cette fonction sont positives (i.e., lambda de Wilks : 0,042 ; Chi-deux : 99,768, ddl=12 ;  $p < 0,0001$ ). La dispersion du nuage de points des Néandertaliens et des Hommes modernes est relativement similaire et assez peu étendue. Nous pouvons noter que les positions extrêmes sur la première fonction sont occupées chez les Néandertaliens par un individu du Proche-Orient (Amud 1) et, notamment, par un Néandertalien ancien (Krapina J). Par contre, au sein du groupe moderne, les individus fossiles sont clairement intégrés au nuage de points et ce sont des spécimens néolithiques (deux individus de Loisy-en-Brie) ou historiques (un africain et un asiatique) qui présentent les conformations les plus extrêmes sur cette fonction. Enfin, nous pouvons remarquer à titre indicatif, que les individus de sexe féminin connus ne présentent pas de disposition particulière (figure 20).

Les individus du Pléistocène inférieur présentent quant à eux une plus grande variation de conformation sur la première fonction. Ce résultat n'est pas surprenant étant donné que les individus du Pléistocène inférieur n'appartiennent pas forcément au même taxon. De plus, la présence de deux individus juvéniles (i.e., KNM-WT 15000 et KNM-ER 820) peut augmenter

la variation morphologique au sein du groupe. Malgré cette variabilité, les spécimens du Pléistocène inférieur forment tout de même un groupe relativement homogène et surtout clairement distinct des spécimens du Pléistocène supérieur. Nous pouvons néanmoins noter la position de la mandibule africaine KNM-ER 992 dont la conformation semble plus proche des Hommes modernes que tous les autres individus de ce groupe, ainsi que la position extrême de Sangiran 9, révélatrice d'une conformation différente. Enfin, la mandibule de Dmanisi est mieux intégrée au groupe que ce que ne laissent paraître les résultats de l'ACP (figure 20).

Les différences de conformations entre les spécimens du Pléistocène supérieur et les individus du Pléistocène inférieur concernent principalement la robustesse générale de la mandibule (figure 21). Du côté des valeurs positives de l'axe, nous pouvons noter l'orientation de la symphyse qui apparaît nettement plus fuyante étant donné que la droite reliant le progonion (#4) au point repère infradental postérieur (#5) est quasiment verticale. De plus, les reliefs osseux de la partie interne de la symphyse sont plus développés avec un *planum alveolare* marqué (#6) et une épine mentonnière forte (#7). Le corps mandibulaire est aussi plus large en *norma verticalis* notamment au niveau de la troisième molaire (#8) et du *foramen mentale* (#3). Enfin, les structures morphologiques présentes sur la partie latérale du corps mandibulaire sont positionnées antérieurement par rapport à la conformation moyenne de notre échantillon, notamment lorsque l'on considère la position de la *prominentia lateralis* (qui se trouve à l'aplomb du point repère basal #2). Du côté des valeurs positives, les individus du Pléistocène supérieur présentent une symphyse plus redressée dont le *planum alveolare* est très effacé. Le corps mandibulaire est aussi légèrement moins large en *norma verticalis*.

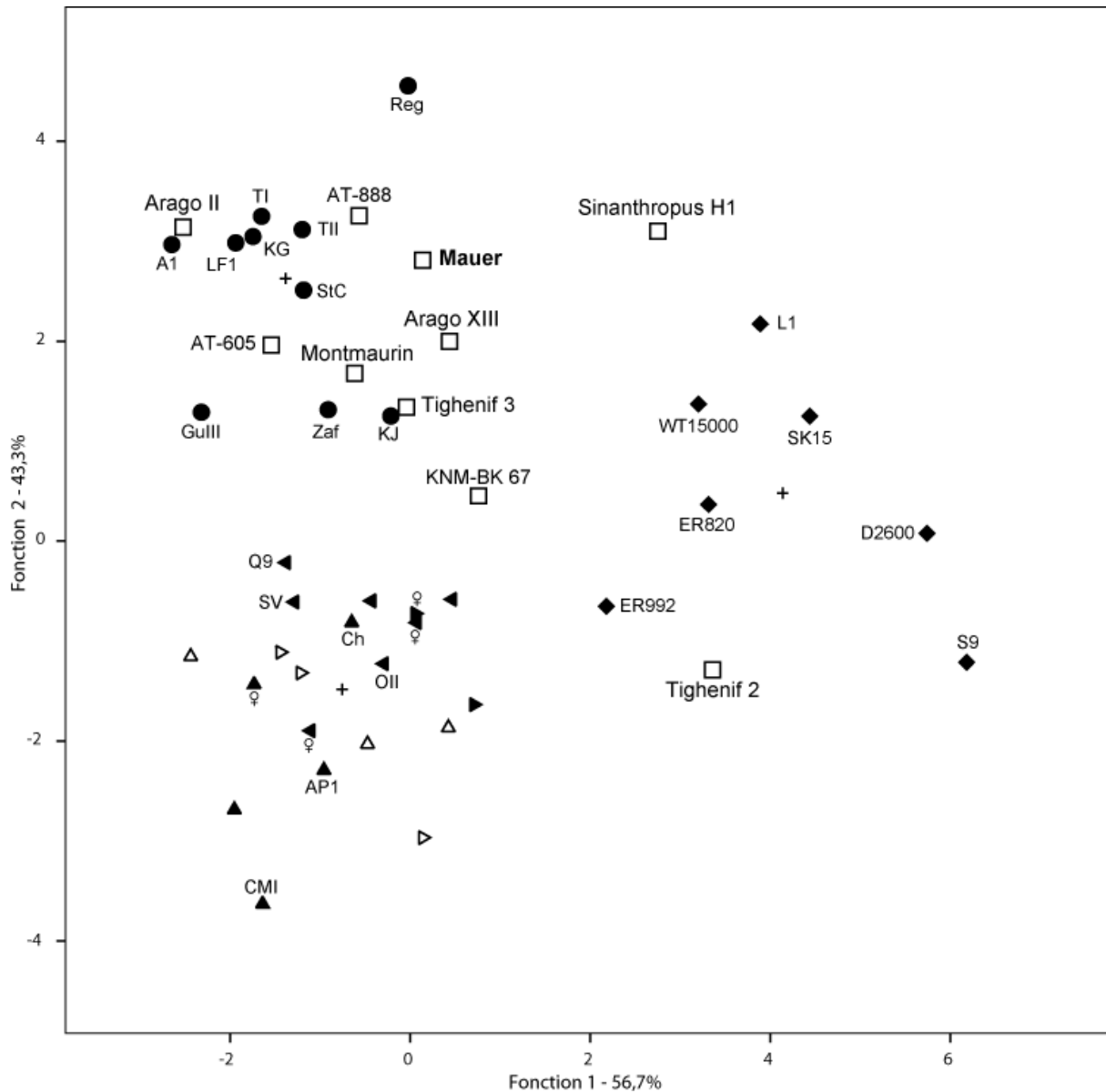
La seconde fonction est moins discriminante ( $\lambda$  de Wilks : 0,229 ; Chi-deux : 46,473 ; ddl=5 ;  $p < 0,0001$ ), elle représente légèrement moins de variance (i.e., 43,3%). Elle sépare néanmoins nettement les Hommes modernes (valeurs négatives) des Néandertaliens (valeurs positives). Il est intéressant de noter que la dispersion des nuages de points des individus du Pléistocène supérieur est plus importante sur cette fonction qu'elle ne l'était sur la première fonction. Pour les Hommes modernes, cette dispersion est due à la présence d'individus fossiles au sein de cet échantillon. Nous pouvons notamment remarquer que les spécimens du Proche-Orient Skhūl V et Qafzeh 9 présentent une conformation légèrement plus proche des Néandertaliens que les autres individus modernes. Au niveau des valeurs négatives, ce sont le fossile Cro-Magnon I et un individu néolithique (Sahara 1) qui se trouvent à la limite de variabilité de notre échantillon. En ce qui concerne les Néandertaliens, nous pouvons noter que le groupe est relativement homogène, et qu'il contient les spécimens

du Proche-Orient (Amud 1, Tabun I et II). La position de la mandibule Tabun II est d'autant plus intéressante qu'elle est proche du centroïde du groupe (figure 20) alors que son statut taxinomique est encore débattu en paléanthropologie (voir, Stefan et Trinkaus, 1998 ; Rak et al., 2002). Ceci confirme nos observations et les résultats de l'analyse phénétique précédente dans lesquels Tabun II ne se différencie pas significativement des Néandertaliens (cf. chapitre IV, II.1.1, figure 15b). Finalement, c'est Regourdou qui présente la conformation la plus extrême au niveau de la seconde fonction discriminante. La dispersion du nuage de points des individus du Pléistocène moyen concorde avec ce que nous avons observé pour les deux autres groupes. Sangiran 9 présente une fois encore la conformation extrême du groupe et se positionne du côté des valeurs négatives de la seconde fonction. Lantian 1 présente lui la conformation extrême au niveau des valeurs positives de cette fonction. Comme nous l'avons noté lors de la description de la première fonction discriminante, D 2600 présente des valeurs mesurées, contrairement à ce que nous avons pu observer sur le plan formé des deux premières composantes (figure 18).

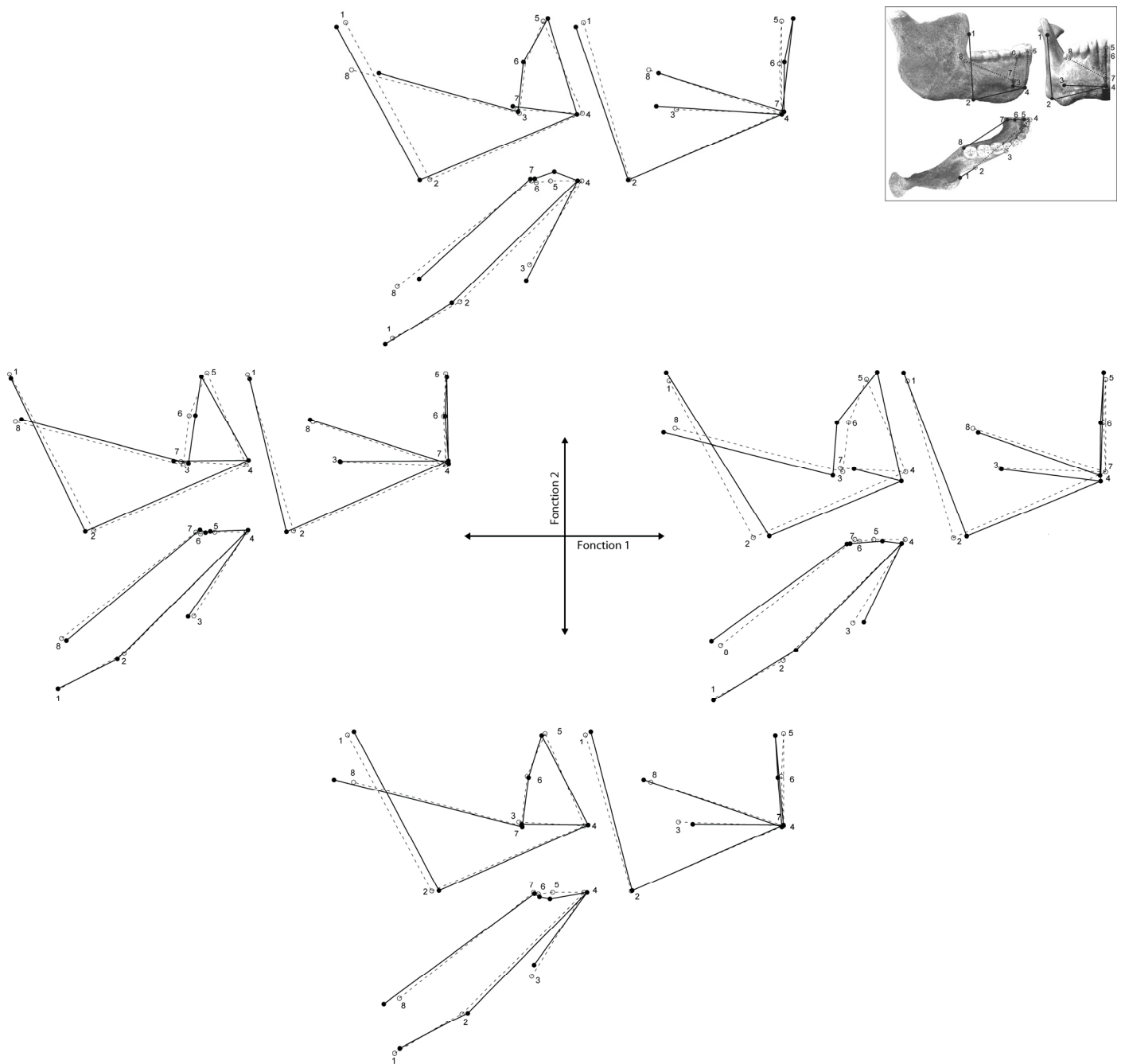
Les conformations extrêmes de la seconde fonction de l'analyse discriminante se caractérisent d'abord par un décalage au niveau de la partie supérieure de la symphyse (point repère infradental postérieur #5, figure 19). Nous avons noté que les individus positionnés aux extrémités de cette fonction étaient Regourdou pour les Néandertaliens, Cro-Magnon I et Sahara 1 pour les Hommes modernes. Il est important de remarquer que ces individus présentent certaines particularités au niveau de la symphyse, qui peuvent en partie expliquer cette déformation. Tout d'abord, la présence d'incisives surnuméraires chez Sahara 1 (figure 12), ainsi que les pertes d'os alvéolaires chez Cro-Magnon I, un individu d'âge mûr (Vallois et Billy, 1965), peuvent rendre difficile la localisation du point repère infradental postérieur (#5). De même, la mandibule de Regourdou présente des pertes osseuses au niveau des alvéoles des incisives. De nombreuses autres mandibules peuvent éventuellement poser ce problème, mais la déformation au niveau de la partie postérieure de la symphyse n'est pas l'unique facteur permettant d'expliquer la dispersion des individus sur la seconde fonction. En effet, nous pouvons noter un décalage au niveau de l'inclinaison de la droite reliant les points repères infradental postérieur (#5) et progonion (#4). Celle-ci est moins inclinée chez les Néandertaliens que chez les Hommes modernes. Le *planum alveolare* (#6) semble aussi légèrement plus développé pour ces individus. La principale différence repose cependant sur le recul des structures anatomiques présentes sur le corps mandibulaire. Ainsi, la *prominentia lateralis* (à l'aplomb du basal #2), et surtout le *foramen mentale* (#3) sont positionnés plus postérieurement chez les Néandertaliens que chez les Hommes modernes. De plus, le point

repère 8 (troisième molaire) est plus avancé par rapport à la partie antérieure de la branche montante, laissant ainsi apparaître un espace rétromolaire du côté du groupe des Néandertaliens. Nous avons déjà noté ces différences de conformation lors de la description de l'ACP et celles-ci rejoignent nos observations de la première partie de ce chapitre, ainsi que la définition des spécificités de la mandibule néandertalienne (Hublin, 1988b ; Nara, 1994 ; Franciscus et Trinkaus, 1995).

En ce qui concerne les individus du Pléistocène moyen, et comme nous le rappelions au début de cette analyse, leur position sur la figure 20 est le résultat de leur projection *a posteriori* sur les fonctions discriminantes calculées à partir des Hommes modernes, des Néandertaliens et des individus du Pléistocène inférieur. Il est intéressant de noter que la conformation des spécimens européens est similaire à celle des Néandertaliens. Ceci est particulièrement frappant pour les individus de la Sima de los Huesos (AT-605 et AT-888), ainsi que pour les individus Arago II et Montmaurin. La mandibule de Mauer et la seconde mandibule de la Caune de l'Arago (Arago XIII) se trouvent légèrement décalées vers les valeurs positives de la première fonction discriminante. Cette position souligne notamment la robustesse générale de ces individus ainsi que le fort développement de leur *planum alveolare*. Comme nous l'avons observé lors de l'analyse phénetique, le Sinanthrope H1 est proche de la conformation des individus du Pléistocène inférieur. La présence chez cet individu d'un espace rétromolaire en fait cependant un intermédiaire entre les Néandertaliens et ces individus. Enfin, les individus du Pléistocène moyen africains présentent des comportements singuliers. En effet, la mandibule Kényane KNM-BK 67 semble dotée d'une conformation intermédiaire entre les Néandertaliens et les Hommes modernes. Toutefois et comme nous l'avons soulevé lors de l'analyse en composantes principales, ce spécimen est fortement déformé, et malgré la correction que nous lui avons apportée, sa position intermédiaire reste sujette à caution. Les spécimens de Tighenif ont par contre des conformations très éloignées les unes des autres. Tighenif 3 est très proche du spécimen Krapina J et s'inscrit dans la variabilité du groupe des Néandertaliens comme les individus européens. Tighenif 2 se trouve par contre au sein du groupe des individus du Pléistocène inférieur. Le développement important de son *planum alveolare* peut expliquer en partie cette position. Il est aussi intéressant de noter que sa valeur pour la première fonction est très proche de celle de la mandibule asiatique SH1. La différence importante sur la seconde composante est due à l'absence d'espace rétromolaire chez Tighenif 2.



**Figure 20 :** Résultats de l'analyse discriminante linéaire sur la mandibule. Les croix représentent les centroïdes de chaque groupe discriminé. Les triangles représentent les Hommes modernes (▲ européens historiques, △ européens néolithiques, ► africains historiques, ▷ africains néolithiques, ◀ asiatiques, ♀ individus de sexe féminin connu, les individus fossiles sont légendés), ● Néandertaliens, ◆ spécimens du Pléistocène inférieur, □ spécimens du Pléistocène moyen. Abréviations : Hommes modernes : CMI : Cro-Magnon I, AP1 : Abri Pataud 1, OII : Ohalo II, Ch : Chancelade, SV Skhül V et Q9 : Qafzeh 9 ; Néandertaliens : KG : Krapina G, KJ : Krapina J, LF1 : La Ferrassie 1, Reg : Regourdou, GullI : Guattari III, StC : Saint Césaire, Zaf : Zafarraya, TI : Tabun I, TII : Tabun II et A1 : Amud 1 ; Pléistocène inférieur : WT-15000 : KNM-WT 15000, ER 820 : KNM-ER 820, ER 992 : KNM-ER 992, S9 : Sangiran 9 et L1 : Lantian 1. Les Hommes modernes, les Néandertaliens et les individus du Pléistocène inférieur sont clairement séparés. Les spécimens européens du Pléistocène moyen présentent des conformations proches des Néandertaliens. C'est aussi le cas pour le spécimen africain Tighenif 3, alors que Tighenif 2 présente une conformation plus proche des individus du Pléistocène inférieur. La mandibule kényane KNM-BK 67 occupe une position relativement intermédiaire entre les Hommes modernes et les Néandertaliens. La mandibule asiatique SH1 présente une conformation proche de celle des individus du Pléistocène inférieur



**Figure 21 :** Conformations extrêmes en *norma lateralis* (gauche), *norma facialis* (droite) et *norma verticalis* (bas) de la mandibule pour chaque fonction discriminante. La conformation supérieure droite représente la dimension 1 sur la dimension 2 (*norma lateralis*), la conformation inférieure représente la dimension 1 sur la dimension 3 (*norma verticalis*) et la conformation supérieure gauche représente la dimension 2 sur la dimension 3 (*norma facialis*). Les lignes pointillées représentent la conformation moyenne de l'ensemble de l'échantillon. Les lignes pleines représentent la conformation extrême pour chaque fonction.



### III.2 DISCUSSION

Les résultats de la morphométrie géométrique sur la mandibule montrent une différence significative entre les fossiles du Pléistocène inférieur, les Néandertaliens et les Hommes modernes. L'état de conservation de l'échantillon fossile du Pléistocène inférieur nous a pourtant amené à intégrer deux spécimens juvéniles (KNM-WT 15000 et KNM-ER 820) dans ce groupe qui présente *a priori* une hétérogénéité taxinomique importante (trois taxons y sont potentiellement reconnus : *Homo ergaster* Groves et Mazak, 1975, *Homo erectus* Dubois, 1893 et *Homo georgicus* Gabounia et al., 2002). Toutefois, cela n'empêche pas leur discrimination.

Les distinctions entre nos trois échantillons de références sont soutenues par des différences de conformation cohérentes avec les observations réalisées sur notre échantillon fossile, ainsi qu'avec les descriptions publiées par d'autres auteurs. L'utilisation de la morphométrie géométrique permet donc de cerner et de mettre en évidence les distinctions entre différents taxons humains, comme cela a déjà été montré (Nicholson et Harvati, 2006).

#### Une conformation homogène au Pléistocène moyen

En ce qui concerne les fossiles du Pléistocène moyen, nous pouvons tout d'abord noter que tous les fossiles, à l'exception de deux, montrent des similarités frappantes dans leur architecture anatomique. Cette affinité s'applique aussi bien aux spécimens européens tels que Arago II et XIII, AT-605, AT-888, Montmaurin et Mauer qu'aux spécimens africains Tighenif 3 et dans une moindre mesure KNM-BK 67. Seules, la mandibule asiatique SH1 et la mandibule africaine Tighenif 2 semblent montrer plus d'affinité pour les fossiles du Pléistocène inférieur.

La conformation associée à cet ensemble cohérent se caractérise d'abord par une robustesse relativement réduite, notamment visible au niveau de la largeur du corps mandibulaire, de la longueur du *planum alveolare*, et du développement des épines mentonnières. Nous pouvons aussi noter que le profil de la symphyse est moins fuyant et tend à se redresser. Ces changements s'accompagnent d'un allongement du corps mandibulaire et d'un recul du positionnement des différentes structures présentes sur la face latérale du corps mandibulaire (i.e., *foramen mentale*, *prominentia lateralis*, apparition et extension de la zone rétromolaire). Cette description fait penser à la conformation que nous avons décrite pour les Néandertaliens. Nos fossiles africains et européens du Pléistocène moyen se positionnent en

effet à proximité du nuage de points des Néandertaliens ce qui souligne les similarités de leurs architectures anatomiques (figure 20).

Cette similitude dans les conformations de fossiles africains et européens avec les Néandertaliens n'est pas sans évoquer l'hypothèse énoncée par Trinkaus (2003). Selon lui, les Néandertaliens ne présentent pas de spécialisation particulière en ce qui concerne la longueur et la projection de leur massif facial. La conformation de la face des Néandertaliens se place plutôt dans la continuité de l'évolution du genre *Homo* au Pléistocène, tandis que c'est celle des Hommes modernes qui présente la plus grande spécialisation. Cette hypothèse justifie la similarité de conformation que nous observons dans cette étude. Elle ne permet cependant pas d'explicitier les changements de conformations entre le Pléistocène inférieur et le Pléistocène moyen, puisque ni les Néandertaliens, ni les fossiles du Pléistocène moyen ne présentent d'affinité importante avec notre échantillon du Pléistocène inférieur. Un facteur évolutif commun aux individus du Pléistocène moyen africain et européen pourrait être responsable de cette situation.

Pour revenir à la distribution de nos individus du Pléistocène moyen, une tendance semble se dégager au sein du groupe. Certains spécimens européen (les plus graciles) s'inscrivent de façon plus nette dans la variation néandertalienne (i.e., Arago II, AT-605, AT-888 et Montmaurin) quand d'autres restent à la périphérie du nuage de points néandertaliens. Ces derniers correspondent à des individus plus massifs (i.e., Mauer, Tighenif 3 et Arago XIII) et à la mandibule KNM-BK 67. Cette dichotomie entre les mandibules de la Caune de l'Arago a notamment été soulignée par de Lumley et al. (1982) qui rapprochent en terme de robustesse et de taille, Arago II de Montmaurin et de la première mandibule de la Sima de los Huesos (i.e., AT-B1) et Arago XIII de la mandibule de Mauer. Certains auteurs ont d'ailleurs montré qu'avec l'augmentation de la taille générale, il y avait une progression de l'apparition de caractères néandertaliens liés au prognathisme du milieu de la face (e.g., espace rétromolaire, Coon, 1962 ; Franciscus et Trinkaus, 1995). Rosas et al. (2006) ajoutent que la symphyse est aussi affectée : elle tend à se redresser et à présenter une légère dépression.

Ce début de séparation, associé à la position plus intermédiaire entre les Hommes modernes et les Néandertaliens de KNM-BK 67, pourrait laisser envisager l'émergence d'une divergence au sein des individus du Pléistocène moyen. Nous pouvons en effet considérer que Mauer ainsi que Tighenif 3 constitueraient la base d'un taxon afro-européen, dont les descendants se diversifieraient différemment en Europe et en Afrique. Cette hypothèse, déjà développée par certains auteurs (Stringer, 1983, 1985 ; Rightmire, 1996, 1998, 2008), s'accommoderait de l'utilisation du nom d'espèce *Homo heidelbergensis* Schoetensack, 1908

pour désigner cet ensemble afro-européen, qui constituerait l'ancêtre commun des Néandertaliens et des Hommes modernes.

### SH1 et Tighenif 2

Comme nous l'avons vu, les fossiles SH1 et Tighenif 2 ne suivent pas le schéma général que nous venons de souligner pour les fossiles du Pléistocène moyen.

Pour ce qui est de la mandibule asiatique SH1, elle se positionne de façon intermédiaire entre les fossiles du Pléistocène inférieur et les Néandertaliens. Elle présente cependant plus d'affinités pour les spécimens du Pléistocène inférieur, notamment au niveau de la première fonction discriminante. Celle-ci porte la plus grande part de la variation totale des données (56,7 %), et distingue clairement le Pléistocène inférieur du Pléistocène supérieur. Cette position traduit chez ce spécimen une conformation particulière, qui peut sur certains points rappeler la mandibule de Tighenif 2. La symphyse présente un profil particulièrement fuyant et le *planum alveolare* est très allongé. De même, la largeur du corps mandibulaire au niveau de la troisième molaire est proportionnellement plus importante que celle des Néandertaliens. Par contre, SH1 se distingue de Tighenif 2 au niveau de la position des structures anatomiques sur la face latérale du corps mandibulaire. Les *foramina mentale* et la *prominentia lateralis* sont positionnés relativement postérieurement, et un petit espace rétromolaire est observable derrière la troisième molaire. Ceci explique notamment l'affinité plus importante que cette mandibule partage avec les Néandertaliens et les fossiles du Pléistocène moyen par rapport à Tighenif 2.

En ce qui concerne Tighenif 2, sa position sur la figure 20 est pour le moins surprenante. Ce spécimen se trouve ainsi séparé de tous les autres individus du Pléistocène moyen ainsi que de Tighenif 3. Nous pouvons néanmoins en partie expliquer cette position du fait de sa conformation particulière. La symphyse est très fuyante en *norma lateralis* (légèrement plus que chez Tighenif 3) et le *planum alveolare* est plus allongé que chez Tighenif 1 et 3 (voir, Arambourg, 1963). La conformation du spécimen montre aussi une largeur importante du corps mandibulaire notamment au niveau de la troisième molaire qui semble plus importante que chez Tighenif 3. Le *foramen mentale* et la *prominentia lateralis* sont positionnés antérieurement sur le corps mandibulaire et, du fait de la largeur de la branche montante, il n'y a pas d'espace rétromolaire. Cette discordance entre Tighenif 2 et Tighenif 3 se doit d'être rapportée à la variation morphologique importante notée par de nombreux auteurs concernant ces deux individus (Arambourg, 1963 ; Rightmire, 1990 ; Hublin, 2001). Dans notre étude, celle-ci s'apparente à la différence observée entre deux

taxons différents. Arambourg note d'ailleurs à ce sujet (1963 : 142) : « *L'étude des trois mandibules recueillies à Ternifine et de leur denture a révélé entre elles un certain nombre de différences qui, s'il ne s'agissait point de pièces recueillies au même niveau, dans un même gisement – et qui, de toute évidence, ont appartenu à un même milieu tribal ou peut-être familial – auraient pu inciter à les faire attribuer à des types différents.* ». L'auteur conclut cependant en interprétant ces faits comme étant lié à une variation intra-spécifique d'ordre probablement sexuelle. Nous considérons pour notre part, que c'est notamment le statut de jeune adulte de Tighenif 2 qui provoque cette discordance. L'usure dentaire de la troisième molaire de Tighenif 2 est en effet quasiment nulle (Arambourg, 1963). La position des structures anatomiques sur le corps mandibulaire semble être tributaire de la maturation de l'individu et Nara (1994) souligne pour les Néandertaliens, que la position reculée de ces structures est mieux réalisée chez les spécimens complètement adultes (voir aussi, dans ce chapitre, I.2.2). Nous pouvons aussi revenir aux modifications de conformation qui interviennent en fonction de la taille du spécimen (voir *supra*, et Coon, 1962 ; Franciscus et Trinkaus, 1995 ; Rosas et al., 2006). En effet, nous considérons que la taille relativement réduite de Tighenif 2 peut expliquer les différences observées avec Tighenif 3, que ce soit au niveau de la symphyse (plus fuyante) ou du corps mandibulaire (*prominentia lateralis* et *foramen mentale* positionnés plus antérieurement).

Finalement nous devons considérer le fait que Tighenif 2 et SH1, qui présentent globalement plus de similarités dans leur conformation avec les fossiles du Pléistocène inférieur, proviennent probablement de couches chronostratigraphiques d'un âge similaire. La localité 1 du site de Zhoukoudian a vu son âge réévalué à près de 700 ka (Shen et al., 2009), et le site de Tighenif est estimé à environ 700 ka (Geraads et al., 1986). Différents auteurs ont déjà pointé les similitudes entre les mandibules de Zhoukoudian et celles de Tighenif (Arambourg, 1963 ; Rightmire, 1990). Par conséquent, il reste possible d'envisager l'hypothèse selon laquelle les fossiles du début du Pléistocène moyen seraient proches des fossiles du Pléistocène inférieur. Ces spécimens pourraient éventuellement être associés dans un taxon présentant des morphotypes géographiques (Howell, 1960 ; Rightmire, 1990) qui pourrait s'apparenter à *Homo erectus* s.l..

Néanmoins, la position et la conformation de Tighenif 3 reste problématique quant à la vérification d'une telle hypothèse et nous préférons privilégier la première hypothèse d'un taxon afro-européen au Pléistocène moyen.

Pour conclure, nous avons vu que les mandibules du Pléistocène moyen présentent une conformation relativement homogène qui montre de nombreuses affinités avec la conformation néandertalienne. Il semble possible de distinguer un groupe de spécimens africains et européens qui pourraient éventuellement constituer un taxon à part entière.

Deux spécimens ne suivent pas ce schéma et affichent une ressemblance forte avec la conformation des individus du Pléistocène inférieur : la mandibule asiatique SH1 et le spécimen africain Tighenif 2. La position du spécimen asiatique ainsi que l'analyse de sa conformation peuvent éventuellement être interprétées comme des indices soutenant l'hypothèse d'une trajectoire évolutive différente en Asie au Pléistocène moyen (Andrews, 1984 ; Wood, 1994). Nous pouvons aussi envisager l'hypothèse d'un taxon polytypique présentant une certaine variation morphologique régionale (Howell, 1960 ; Rightmire 1990) étant donné les similarités relevées entre Tighenif 2 et SH1.

Néanmoins, au vu des arguments que nous avons développés pour expliquer le comportement du spécimen Tighenif 2, il nous paraît pour l'heure plus intéressant de privilégier la similarité entre les spécimens africains et européens du Pléistocène moyen. Ce groupe pourrait, effectivement, constituer un taxon qui serait potentiellement le dernier ancêtre commun des Hommes modernes et des Néandertaliens. Cette hypothèse est notamment étayée par la conformation de l'individu africain KNM-BK 67 qui semble se rapprocher de la conformation des Hommes modernes.

#### IV. CONCLUSIONS SUR LA MANDIBULE

Chacune des analyses que nous avons réalisées dans ce chapitre sur les mandibules du Pléistocène, nous a permis de mettre en évidence des tendances cohérentes en ce qui concerne l'évolution de la lignée humaine au Pléistocène moyen.

Tout d'abord, nous avons cerné la morphologie de la mandibule de Mauer et nous l'avons mise en perspective avec la diversité morphologique qui existait au Pléistocène moyen (voir aussi, Condemi et Koenigswald, 1997 ; Rosas et Bermúdez de Castro, 1998). Nous avons ainsi mis en évidence une certaine homogénéité morphologique entre les mandibules africaines et européennes de notre échantillon du Pléistocène moyen. La partie antérieure de la symphyse et la partie médiale de la branche montante et du corps mandibulaire de Mauer montrent des caractères majoritairement à affinité avec les spécimens du Pléistocène inférieur et moyen. De nombreux traits morphologiques de la partie latérale de la branche montante et du corps mandibulaire font, par contre, référence à la morphologie des Néandertaliens (i.e., position postérieure des structures présentes sur le corps mandibulaire, surface rétromolaire large et horizontale et gonion tronqué). D'autres caractéristiques sont partagées par la plupart des individus du Pléistocène moyen et peuvent être considérées comme étant plus distinctives de cette période (i.e., élévation égale du condyle et de l'apophyse coronoïde, bords alvéolaire et basal du corps mandibulaire parallèles, *fossa masseterica* profonde).

Cet ensemble de caractères, fait ressortir de nombreuses analogies avec la définition des Néandertaliens (Coon, 1962 ; Wolpoff, 1980 ; Stringer et al., 1984 ; Rak, 1986 ; Trinkaus, 1987 ; Condemi, 1991 ; Rosas et al., 1991 ; Rosas, 2001) ainsi qu'avec les fossiles du Pléistocène inférieur. Ainsi, notre groupe de spécimens afro-européens se positionne morphologiquement entre *Homo neanderthalensis* et les fossiles du Pléistocène inférieur.

La seconde partie de ce chapitre a été consacrée à l'obtention d'une classification basée sur les caractères étudiés lors de la morphologie comparée. Les différentes classifications que nous avons réalisées pointent toutes vers la formation d'un groupe fossile au Pléistocène moyen qui s'agrège autour de la mandibule de Mauer. Ce groupe est constitué à la fois de

spécimens européens (i.e., mandibules de la Sima de los Huesos, Arago, Montmaurin et Mauer) et africains (i.e., mandibules de Tighenif et KNM-BK 67). Il est caractérisé par une suite de traits morphologiques statistiquement significatifs :

- la symphyse est fuyante sans menton avec une *incisura submentalis*, des *fossae digastrica* orientées vers le bas et un *planum alveolare*
- la face latérale du corps mandibulaire possède des *foramina mentale* et une *prominentia lateralis* positionnés postérieurement, une surface rétromolaire horizontale et un *sulcus extramolaris* large
- la face interne du corps mandibulaire présente une ligne mylohyoïdienne parallèle et basse sous la troisième molaire
- la branche montante est large antéro-postérieurement, elle a une *fossa subcondylae* et un *planum triangulare* très développés, son incisure mandibulaire rejoint le condyle en position médiale, et sa partie inférieure présente une *fossa masseterica* profonde et un gonion tronqué.

Ces caractères peuvent constituer une base pour la définition d'un éventuel taxon afro-européen au Pléistocène moyen, qui du fait de l'inclusion de la mandibule de Mauer dans ce groupe, pourrait prendre le nom de *Homo heidelbergensis* Schoetensack, 1908. Ceci a déjà fait l'objet d'une publication qui aboutit aux mêmes conclusions bien qu'elle utilise des données légèrement différentes (Mounier et al., 2009).

Les résultats de l'analyse par morphométrie géométrique mettent aussi en avant l'homogénéité qui existe entre les mandibules du Pléistocène moyen africain et européen. La conformation géométrique de ces spécimens montre d'abord une variation relativement restreinte entre ces individus, mais aussi une corrélation forte avec la conformation néandertalienne. Cette corrélation n'est pas en désaccord avec ce que nous avons observé d'un point de vue morphologique sur les mandibules du Pléistocène moyen, et des similitudes avec les Néandertaliens ont déjà été mises en évidence en particulier chez les spécimens européens (voir, notamment, de Lumley et al., 1982 ; Condemi et Koenigswald, 1997 ; Rosas, 2001). Par contre, les fossiles africains ne sont pas connus pour présenter une morphologie néandertalienne, mais Tighenif 3 s'intègre dans la variabilité néandertalienne de notre échantillon. KNM-BK 67 présente une conformation légèrement plus intermédiaire.

Cette situation nous ramène à l'hypothèse évoquée par Trinkaus (2003) sur l'aspect peu dérivé du massif facial des Néandertaliens par rapport à celui des Hommes modernes. Nous retrouvons sur nos fossiles du Pléistocène moyen la conformation « néandertalienne »,

associée à une suite de caractères généralement liée à la lignée néandertalienne. Par conséquent, il nous paraît possible que la morphologie néandertalienne sans être particulièrement spécialisée puisse être vue comme le « paroxysme » d'une architecture anatomique apparue avec les premiers représentants du genre *Homo* ou au moins de l'espèce *Homo erectus* s.l. (voir, Trinkaus 2003, 2005). Les fossiles du Pléistocène moyen africain et européen présenteraient une conformation en phase avec le contexte évolutif de leur époque. Les spécialisations n'apparaissant que plus tard, en Afrique plus qu'Europe, où les fossiles de la fin du Pléistocène moyen montrent de plus en plus la morphologie extrême des Néandertaliens (pour l'apparition des caractères néandertaliens, voir, Condemi, 1988b ; Hublin, 1988b ; Condemi, 2001). Nos résultats ne nous permettent cependant pas de trancher définitivement sur cette question.

Nous nous intéressons enfin, à la place des fossiles asiatiques du Pléistocène moyen, représentés dans ce chapitre par la mandibule du Sinanthrope H1, ainsi qu'à la position particulière du spécimen Tighenif 2 dans nos analyses. Ces deux individus présentent des affinités importantes avec les fossiles du Pléistocène inférieur. Pour ce qui est de SH1, il est possible de considérer que ce spécimen représente un éventuel contexte évolutif différent en Asie au Pléistocène moyen et diffère donc des fossiles européens et africains de cette époque (Andrews, 1984 ; Stringer, 1984 ; Wood, 1994). Dans le cas de Tighenif 2, la variation morphologique importante entre les mandibules de Tighenif a été relevée par de nombreux auteurs (Arambourg, 1963 ; Rightmire, 1990 ; Hublin, 2001), mais une telle différence entre les conformations de Tighenif 2 et 3 n'était pas attendue. Il nous semble que la taille réduite de Tighenif 2 conjugué à son statut de jeune adulte, puisse en partie expliquer sa conformation plus typique du Pléistocène inférieur (cf. *supra*).

Enfin, nous pouvons revenir sur le fossile de la Gran Dolina (i.e., ATD6-96), qui lors de l'analyse phénétique ne s'intègre pas au groupe du Pléistocène moyen. Sa position géographique et stratigraphique le rapproche pourtant des fossiles nord-africains de Tighenif. Les différences morphologiques sont très importantes entre ces individus, comme le notent d'ailleurs Bermúdez de Castro et al. (2007), pour qui les hominidés de Gran Dolina – TD6 appartiendraient à une lignée eurasiennne exclusive. Ils proposent d'intégrer les spécimens de Tighenif dans une sous-espèce d'*Homo ergaster* : *Homo ergaster mauritanicus*. Notre interprétation de ces fossiles est différente. Le spécimen de Gran Dolina semble se rapprocher des individus du Pléistocène inférieur, tandis que Tighenif 3 s'intègre dans la variabilité du groupe afro-européen du Pléistocène moyen. Il est important de noter que nous n'avons pas



utilisé de données dentaires, contrairement à l'étude de Bermúdez de Castro et al. (2007). De plus, nous n'avons pas eu accès au spécimen ATD6-96. Notre étude se base sur les données publiées par Carbonell et al. (2005).

Pour conclure, les analyses que nous avons menées sur les mandibules du Pléistocène nous permettent de mettre en évidence l'unité morphologique et de conformation de certains fossiles du Pléistocène moyen. Ces spécimens sont africains (mandibules de Tighenif et KNM-BK 67) ou européen (mandibules de la Sima de los Huesos, mandibules de la Caune de l'Arago, Montmaurin et Mauer) et semblent constituer un taxon à part entière qui précède la divergence entre les Hommes modernes en Afrique et les Néandertaliens en Europe. Du fait de la présence de la mandibule de Mauer dans ce groupe fossiles et des règles d'antériorité du Code de Nomenclature Zoologique International, ce taxon devrait prendre le nom d'*Homo heidelbergensis* Schoetensack, 1908.



## **CHAPITRE V – LE MASSIF FACIAL SUPERIEUR**

### **ETUDE MORPHOLOGIQUE ET MORPHOMETRIQUE**

---



Dans le chapitre précédent nous avons pu mettre en évidence un groupe de spécimens s'agréant autour de la mandibule de Mauer sur la base de leurs similarités morphologiques et morphométriques. Nous avons vu que ce groupe de fossiles (i.e., Montmaurin, Arago XIII et II, AT-605, AT-888 et AT-950, Tighenif 3 et KNM-BK 67) pouvait, dans un contexte d'analyse phénétique, constituer un potentiel taxon autour de la mandibule de Mauer. Cet ensemble présente en effet une homogénéité tant du point de vue morphologique que de celui de la structure morphométrique des mandibules. De plus, certains traits morphologiques (e.g., symphyse fuyante ne présentant pas de menton, présence d'un *planuma alveolare* marqué, d'une *incisura submentalis*, *foramina mentale* multiples positionnés au niveau du septum P4-M1, *prominentia lateralis* positionnée au niveau de la M3, présence d'une surface rétromolaire horizontale, branche montante large) peuvent être identifiés pour définir ce groupe. La mandibule de Mauer étant l'holotype de l'espèce *Homo heidelbergensis*, ce nom pourrait être utilisé pour désigner cet ensemble de fossiles.

Nous nous proposons dans ce chapitre de considérer une deuxième zone morphologique du crâne, à savoir le massif facial supérieur, afin d'étendre la caractérisation de ce groupe de spécimens. Le massif facial supérieur et la mandibule sont très liés d'un point de vue structurel. Ils subissent en effet certaines contraintes mécaniques, notamment en ce qui concerne la mastication, et évolutives similaires.

La mandibule de Mauer est le seul spécimen fossile dont l'appartenance à *Homo heidelbergensis* n'est pas discutable (holotype de l'espèce). Par conséquent, pour nous aider dans l'identification d'un groupe d'individus appartenant potentiellement à *Homo heidelbergensis* par rapport aux caractères morphologiques de la face, nous nous basons principalement sur les fossiles qui présentent à la fois une face et une mandibule et dont la mandibule s'associe à Mauer dans le chapitre IV (e.g., Arago, Sima de los Huesos).

## I. MORPHOLOGIE COMPAREE

Nous considérons les différentes zones morphologiques de la face définies dans le chapitre III (i.e., région orbitaire et ouverture nasale, zygomatique et maxillaire), en accordant un soin tout particulier à la description des spécimens du Pléistocène moyen. Ces individus sont confrontés aux différents groupes fossiles distingués dans le chapitre II, à savoir, les

spécimens du Pléistocène supérieur (Néandertaliens et Hommes modernes), du Pléistocène inférieur, et enfin les contemporains de Mauer, les fossiles du Pléistocène moyen.

## I.1. REGION ORBITAIRE ET OUVERTURE NASALE (TABLEAUX 31 ET 32, FIGURES 22 ET 23)

### I.1.1 DESCRIPTION

#### *Région orbitaire*

De nombreux auteurs ont utilisé la forme globale des orbites pour caractériser les populations fossiles (voir notamment, Boule, 1911-1913 ; Keith, 1927 ; Weidenreich, 1943 ; Vandermeersch, 1981). Ce critère s'est avéré cependant peu satisfaisant du fait d'une très grande variabilité (Maureille, 1994). Nous avons donc fait le choix de considérer la morphologie orbitaire au travers de plusieurs zones telles que définies par Lahr (1996).

En ce qui concerne nos fossiles du Pléistocène moyen, le bord supérieur est horizontal pour la plupart des Africains (Jebel Irhoud 2, KNM-ER 3884, LH 18, Florisbad et Omo 2), et pour certains Asiatiques et Européens (ZH XI et XII, Hexian, Narmada et Steinheim). Les autres fossiles présentent une inclinaison importante (SH5, Ehringsdorf, Jebel Irhoud 1, Jinniushan) à faible (Arago XXI, Petralona, Bodo, Ndutu, Kabwe 1, Zuttiyeh, Dali et ZH III) de l'extrémité médiale vers l'extrémité latérale de l'orbite. Le bord inférieur de l'orbite est incliné vers l'extérieur pour la plupart des spécimens africains, ainsi que pour Arago XXI et Dali. Cette inclinaison est plus forte chez Kabwe 1, Jinniushan et chez les autres fossiles européens. L'angle supérolatéral formé par le bord orbitaire supérieur et le zygomatique est droit pour les spécimens africains et asiatiques. Jebel Irhoud 1 et Jinniushan montrent cependant un angle supéro-latéral plus arqué comme nous l'avons observé pour les spécimens européens, à l'exception notable d'Arago XXI et de Petralona dont l'angle formé par le bord orbitaire supérieur et le zygomatique est droit.

Notre échantillon d'Hommes modernes montre des orbites dont le bord supérieur est légèrement incliné (61,4%, dont Cro-Magnon I, II et III, Abri Pataud 1, Chancelade et Qafzeh 9) à fortement incliné (28%, dont Qafzeh 6 et Ohalo II) vers l'extérieur. 10,6% d'entre eux, dont Skhül V, possèdent un bord orbitaire supérieur horizontal. Le bord inférieur est incliné (37,6%, dont Qafzeh 6 et 9) à fortement incliné vers l'extérieur (56%). 6,4% des individus dont Cro-Magnon II et Abri Pataud 1 présentent un bord plus horizontal. L'angle supéro-latéral est droit à droit arrondi pour deux tiers des Hommes modernes de notre échantillon (dont les fossiles Cro-Magnon II et III, Abri Pataud 1, Chancelade, Qafzeh 9 et Ohalo II).

Le bord orbitaire supérieur des Néandertaliens est généralement légèrement incliné vers l'extérieur, mais certains individus présentent un bord plus horizontal (Saccopastore 1, Krapina C, Gibraltar 1, St Césaire, Shanidar 5 et Amud 1). Le bord inférieur n'est jamais horizontal mais fortement incliné vers l'extérieur (à l'exception de Saccopastore 1 et 2 et de Krapina C, légèrement incliné vers l'extérieur). L'angle supéro-latéral est arqué pour La Ferrassie 1, La Quina H5, Monte Circeo 1, La Chapelle-aux-Saints, Neanderthal 1 et Tabun I, tandis qu'il est droit pour le reste de l'échantillon.

Chez les spécimens du Pléistocène inférieur, les bords orbitaires supérieurs sont presque horizontaux (bords légèrement inclinés : KNM-ER 3733, OH 9, D 2280, D 2700 ; fortement inclinés KNM-WT 15000). Les bords inférieurs ne sont jamais horizontaux mais fortement inclinés vers l'extérieur (sauf chez KNM-ER 1813, OH 24, D 2700 et Sangiran 17), et l'angle supéro-latéral est majoritairement droit. Il est néanmoins arqué chez KNM-ER 1470, KNM-ER 3733, KNM-WT 15000, ainsi que chez les fossiles eurasiatiques D 2280, D 2700 et Lantian 2.

Les spécimens du Pléistocène moyen montrent pour la plupart un bord orbitaire supérieur positionné antérieurement au bord inférieur en *norma lateralis*. Cette configuration se retrouve chez les spécimens du Pléistocène inférieur (sauf pour D 2282, D 2700 et KNM-ER 1470) et chez les Néandertaliens (sauf Shanidar 5, Gibraltar 1, Krapina C, et Amud 1) (voir, Boule, 1911-1913). Seul le fossile asiatique Zuttiyeh a des bords orbitaires alignés, comme c'est le cas pour la plupart de Hommes modernes (60,3% de nos Hommes modernes, quand 12,7% d'entre eux dont Qafzeh 6 et Cro-Magnon I montrent un bord supérieur positionné antérieurement au bord inférieur).

La région inter-orbitaire est large (i.e.,  $\geq 29$  mm entre les crêtes lacrymales) pour les fossiles du Pléistocène moyen, à l'exception de Steinheim, dont les déformations peuvent néanmoins affecter ce caractère. Chez les fossiles du Pléistocène inférieur (sauf pour OH9 et Lantian 2) et chez les Hommes modernes (90% de notre échantillon) la largeur inter-orbitaire est faible tandis que seuls quatre Néandertaliens montrent une région inter-orbitaire relativement étroite (Gibraltar 1, Monte Circeo 1, Spy 1 et éventuellement Saint Césaire dont la région inter-orbitaire est fortement reconstruite).

Contrairement aux Néandertaliens dont le nasion est généralement peu enfoncé ou au même niveau que la glabelle, le nasion des fossiles du Pléistocène moyen est profondément positionné sous la zone sus-orbitaire pour une majorité des spécimens (Arago XXI, Petralona, Steinheim, Bodo, Florisbad, Kabwe 1, ZH XI, Dali et Jinniushan). Il se trouve placé plus haut

sur la région sus-orbitaire pour les spécimens de Jebel Irhoud 1, Ndotu, ZH XII, et Zuttiyeh. Pour les fossiles SH5, Ehringsdorf H, Jebel Irhoud 2, LH 18, Singa, ZH III et Hexian, le nasion et la glabellule sont au même niveau, ce qui rappelle la configuration des Hommes modernes (exception faite de Skhül V, Qafzeh 6 et Cro-Magnon I). Enfin, la position du nasion des spécimens du Pléistocène inférieur est plus variable : positionné au même niveau que la glabellule pour KNM-ER 1813, KNM-ER 3733, D 2280, D 2700 et Lantian 2, légèrement reculé sous la zone sus-orbitaire (OH 24 et Ceprano), ou encore positionné plus postérieurement (KNM-ER 1470, KNM-ER 3883, OH 9 et Sangiran 17).

Les individus européens du Pléistocène moyen présentent des sutures fronto-nasale et fronto-maxillaire trapézoïdes à l'exception de Steinheim dont les sutures sont courbes. C'est aussi cette configuration que nous retrouvons chez une majorité des Hommes modernes européens (tableau 32, #44) malgré une variabilité importante (voir, Maureille, 1994). Les individus africains présentent majoritairement des sutures courbes (sauf Florisbad et Kabwe 1 : trapézoïde et Ndotu et Singa : horizontales). C'est aussi le cas chez les Néandertaliens, à l'exception de Gibraltar 1, Amud 1 et La Ferrassie 1 dont les sutures sont trapézoïdes. Les spécimens asiatiques montrent comme les fossiles du Pléistocène inférieur (tableau 32, #44), des sutures fronto-nasale et fronto-maxillaire variables : celles de Jinniushan sont trapézoïdes, celles des spécimens de Zhoukoudian sont horizontales comme l'a décrit Weidenreich (1943) et celles de Dali et Zuttiyeh sont courbes.

L'ensellure nasale des fossiles du Pléistocène moyen est majoritairement pincée (SH5, Steinheim, Ndotu, Dali et Jinniushan). Nous avons noté cette configuration pour une majorité des spécimens du Pléistocène inférieur (sauf pour KNM-ER 3883 et KNM-WT 15000 : plane, pour KNM-ER 1470 et Sangiran 4 : courbe). Elle est courbe pour le reste de l'échantillon à l'exception de Singa (i.e., ensellure nasale plane), comme c'est le cas pour les Néandertaliens et pour la plupart des Hommes modernes (63,1% dont Qafzeh 6 et Ohalo II) (tableau 32, #44). Enfin, les os nasaux sont fortement projetés vers l'avant par rapport à la suture naso-frontale ce qui rappelle la morphologie observée chez les individus du Pléistocène supérieur et plus particulièrement chez les Néandertaliens (pour la projection du milieu de la face voir notamment, Condemi, 1992, 2001 ; Maureille, 1994).

#### Ouverture nasale

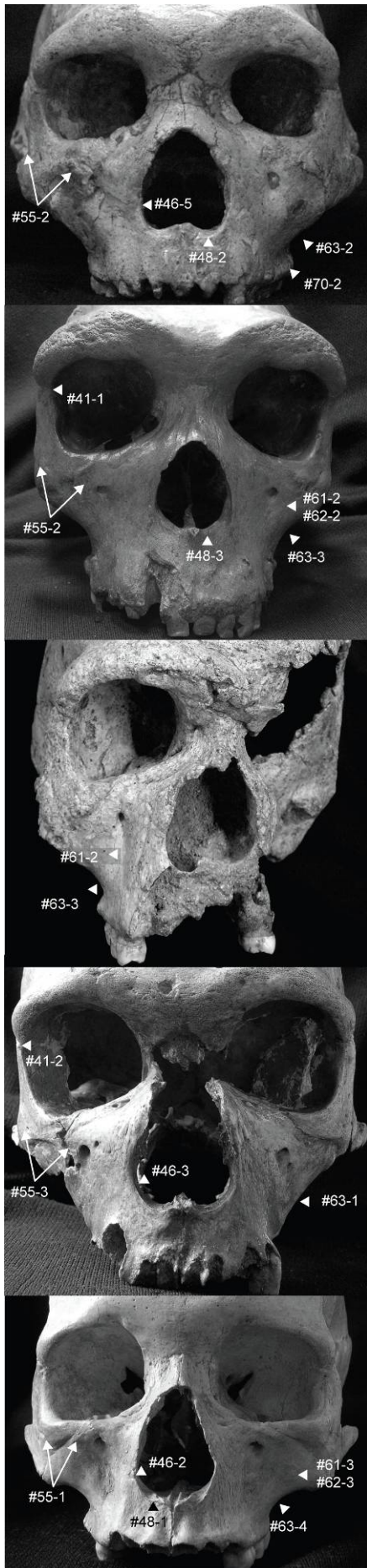
L'orientation des bords latéraux de l'ouverture nasale en *norma lateralis* est homogène pour l'ensemble des groupes fossiles. Ainsi, au Pléistocène supérieur et moyen les bords sont



verticaux à concaves, alors qu'ils sont inclinés chez les fossiles plus anciens (sauf pour ATD6-96). De même, la projection de l'épine nasale est généralement forte chez les Hommes modernes et les Néandertaliens, tandis qu'elle semble faible pour les fossiles du Pléistocène inférieur, comme l'avait souligné Weidenreich pour les Sinanthropes (1943). Cette structure est cependant souvent endommagée dans notre échantillon. Certains spécimens du Pléistocène moyen semblent néanmoins avoir une épine nasale peu projetée (Arago XXI, Petralona et Jinniushan) contrairement à SH5 et Kabwe 1. Chez l'Homme moderne, la projection du processus temporal du zygomatique par rapport à l'ouverture nasale est en position haute (52,9%, dont Cro-Magnon I, Abri Pataud 1 et Chancelade) ou médiane (57,1%, dont Qafzeh 6, Skhūl V et Ohalo II). Cette dernière configuration s'observe sur tous les Néandertaliens ainsi qu'au Pléistocène inférieur (sauf pour D 2282, en position haute et Sangiran 17, en position basse). Les fossiles du Pléistocène moyen se partagent, quant à eux, entre une projection du processus temporal du zygomatique en position basse (SH5, Dali et Jinniushan) et en position intermédiaire (Arago XXI, Petralona, Bodo, LH 18 et Kabwe 1).

Franciscus (2003) a étudié précisément la configuration de la partie interne de la cavité nasale chez les fossiles. Cette zone anatomique s'avère cependant très variable au sein de notre échantillon. Les fossiles du Pléistocène moyen se répartissent entre trois configurations principales : fusion de la crête conchale et de la paroi spinale (SH5, LH 18, Florisbad et Kabwe 1), fusion des parois latérales et spinales (Arago XXI, Bodo et Dali) et fusion de la crête conchale et de la paroi latérale (Steinheim, Jebel Irhoud 1 et Jinniushan). Ces deux dernières configurations se retrouvent chez deux tiers de nos individus modernes (tableau 32, #46). Par contre, les crêtes de la cavité nasale de Petralona ne sont pas fusionnées, et celles de Ndutu le sont totalement. Les Néandertaliens présentent plus une fusion totale des bords de la cavité nasale. Pour les fossiles du Pléistocène inférieur, c'est la fusion de la crête conchale et de la paroi latérale de l'ouverture nasale qui s'observe le plus fréquemment. Cependant, la variabilité de ce caractère reste très importante (tableau 32, #46).

Au Pléistocène moyen, la variation de la configuration du bord inférieur de la cavité nasale correspond à ce que nous avons noté chez les Hommes modernes, avec quatre individus dont le bord inférieur est net (Arago XXI, LH 18, Florisbad et Dali) et cinq qui présentent un sillon pré-nasal (SH5, Jebel Irhoud 1, Bodo, Kabwe 1 et Jinniushan). Le sillon pré-nasal s'observe aussi de façon majoritaire chez les fossiles du Pléistocène inférieur. Seuls Petralona et Steinheim possèdent la configuration néandertalienne de la fossette pré-nasale (le sillon pré-nasal de Maureille, 1994). Saccopastore 1 présente néanmoins un sillon pré-nasal.



Le sol de la cavité nasale est variable. Il est incliné pour Steinheim, Jebel Irhoud 1 et LH 18 et plan pour SH5, Arago XXI, Ndu, Florisbad, Dali et Jinniushan. Ces configurations sont majoritaires chez nos Hommes modernes (tableau 32, #47). Petralona, Bodo et Kabwe 1 montrent une cavité nasale présentant deux niveaux ce qui rappelle la configuration néandertalienne (seuls Saccopastore 2 et Tabun I présentent une surface inclinée). Pour le Pléistocène inférieur la variabilité morphologique de ce caractère est encore très important et les trois configurations sont représentées (sol horizontal pour Sangiran 17, ATD6-69 et KNM-WT 15000 ; sol incliné pour KNM-ER 1813 et 3733 et Lantian 2 : sol présentant deux niveaux pour Sangiran 4 et les spécimens de Dmanisi)

Figure 22 : Massif facial supérieur en *norma facialis*. De haut en bas : Petralona, Kabwe 1, Steinheim, La Chapelle-aux-Saints et Abri Pataud 1. Notez la déformation importante du crâne de Steinheim. Kabwe 1 et Petralona montrent un bord orbitaire supéro-latéral droit (#41-1) ; le zygomatic est incurvé vers l'arrière et est faiblement anguleux (#55-2) ; un torus alvéolaire est présent sur le bord lingual de la zone maxillo-alvéolaire (#70-2) ; la surface antérieure de leur maxillaire porte des incurvations faibles (#61 et 62 -2). La faible *incurvatio inframalaris* est légèrement plus marquée chez Kabwe 1 (#63-3) que chez Petralona (#63-2). Les parois latérales, spinale et la crête conchale sont fusionnées chez Petralona (#46-5), tandis que La Chapelle-aux-Saints présente une fusion des parois latérales et spinales (#46-3) et Abri Pataud 1 une fusion de la crête conchale avec la paroi latérale (#46-2). Le bord inférieur de l'ouverture nasale est net chez Abri Pataud 1 (#48-1), il présente une fossette pré nasale chez la Chapelle-aux-Saints et Petralona (#48-2), et un sillon pré nasal chez Kabwe 1 (#48-3). La Chapelle-aux-Saints montre un bord orbitaire supéro-latéral plus arqué (#41-2), le zygomatic est oblique dans le prolongement du maxillaire (#55-3) qui ne présente aucune incurvations (#61, 62, et 63 -1). Le zygomatic d'Abri Pataud 1 est par contre « en façade » (#55-1) ; la surface antérieure de son maxillaire présente des incurvations marquées (#61 et 62 -3) et l'*incurvatio inframalaris frontalis* montre une double courbure (#63-4).

Tableau 31 :

Etats des caractères de la région orbitaire et de l'ouverture nasale pour chaque spécimen fossile de l'étude

Région orbitaire et ouverture nasale	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54
KNM-ER 1470	1	2	3	1	2	2	4	-	3	2	1	1	1	-	-
KNM-ER 1813	1	1	2	1	2	3	4	1	3	1	3	1	1	-	-
OH 24	1	1	2	1	1	3	4	-	3	1	2	1	1	-	1
KNM-ER 3733	2	2	3	1	3	3	4	1	3	1	3	1	1	2	1
KNM-ER 3883	1	1	3	1	3	1	-	-	-	1	1	-	1	-	-
KNM-WT 15000	3	2	3	1	1	1	2	2	3	1	-	1	1	-	-
OH 9	2	1	-	2	1	3	-	-	-	-	1	-	-	-	-
D 2280	2	2	-	1	2	-	-	-	-	-	3	-	-	-	-
D 2282	1	1	-	-	-	-	2	3	3	3	-	-	1	3	-
D 2700	2	2	2	1	2	2	2	3	3	2	3	1	1	2	1
Sangiran 4	-	-	-	-	-	-	-	3	3	-	-	-	-	-	1
Sangiran 17	1	1	2	1	2	3	1	2	1	1	1	2	1	1	-
Lantian 2	1	2	-	2	-	-	-	1	1	-	3	-	-	-	-
Ceprano	1	1	-	-	1	-	-	-	-	-	2	-	-	-	-
ATD6-69/15	-	-	3	-	-	-	4	2	3	1	-	-	2	2	1
SH5	2	2	2	2	3	3	4	2	3	1	3	2	2	1	2
Arago XXI	2	1	2	2	3	2	3	2	1	1	1	2	2	2	1
Steinheim	1	2	3	1	2	3	4	1	2	1	1	2	2	2	-
Petralona	2	1	3	2	3	2	5	3	2	1	1	2	2	2	1
Ehringsdorf H	3	2	-	2	-	-	-	-	-	-	3	-	-	-	-
Jebel Irhoud 1	3	2	2	2	2	-	4	1	3	1	2	2	2	2	-
Jebel Irhoud 2	1	-	-	2	2	-	-	-	-	-	3	-	-	-	-
Bodo	2	1	2	2	2	2	3	3	3	1	1	2	2	2	-
Ndutu	2	-	-	2	1	3	1	2	-	1	2	2	2	-	-
KNM-ER 3884	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
LH 18	1	-	3	1	2	-	2	1	1	1	3	2	2	2	-
Omo 2	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Singa	2	1	-	1	1	1	-	-	-	-	3	-	-	-	-
Florisbad	1	1	2	2	3	2	2	2	1	1	1	-	2	-	-
Kabwe 1	2	1	3	2	3	3	2	3	3	1	1	2	2	2	2
ZH III	2	-	-	2	-	-	-	-	-	-	3	-	-	-	-
ZH XI	1	1	-	2	1	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-
ZH XII	1	1	-	-	1	2	-	-	-	1	2	-	-	-	-
Hexian	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	-	-	-	-
Dali	2	1	2	2	2	3	3	2	1	1	1	2	2	1	-
Jinniushan	3	2	2	2	3	3	4	2	3	1	1	2	2	1	1
Narmada	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Zuttiyeh	2	1	-	-	2	-	-	-	-	2	2	-	-	-	-
Saccopastore 1	1	1	2	2	2	2	4	3	3	1	-	2	2	-	2
Saccopastore 2	2	1	2	2	2	2	1	1	2	1	3	2	2	2	-
Krapina C	1	1	2	2	2	2	-	-	-	2	2	2	-	-	-
Gibraltar 1	1	1	3	1	3	2	3	3	2	2	2	2	2	2	2
La Ferrassie 1	2	2	3	2	3	-	1	3	2	1	3	2	2	2	-
La Quina H5	2	2	-	-	-	-	-	3	2	-	2	-	-	-	-
Monte Circeo	2	2	3	1	2	2	1	3	2	1	2	2	2	2	-
La Chapelle-aux-Saints	2	2	3	2	2	-	3	3	2	1	2	2	2	2	2
Neanderthal 1	2	2	-	2	2	-	-	-	-	-	3	-	-	-	-
Spy 1	2	1	-	1	2	-	-	-	2	-	-	-	-	-	-
Spy 2	2	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
St Césaire	1	1	3	1	-	-	1	3	2	1	2	-	2	-	-
Tabun I	2	2	-	2	-	-	-	1	2	-	3	-	2	-	-
Shanidar 5	1	1	3	2	2	2	1	3	2	1	3	2	2	2	-
Amud 1	1	1	3	2	3	-	-	3	-	2	2	-	-	2	-
Cro-Magnon I	2	2	2	1	3	2	2	2	1	1	1	2	2	3	-
Cro-Magnon II	2	1	1	1	2	-	2	2	3	3	3	-	2	-	-
Cro-Magnon III	2	-	-	1	2	-	-	-	-	-	2	-	-	-	-
Abri Pataud 1	2	1	1	1	2	2	2	2	1	3	2	1	2	3	-
Chancelade	2	1	2	1	3	-	3	1	1	3	3	-	2	3	2
Qafzeh 6	3	2	3	1	2	3	3	2	1	1	1	2	2	2	1
Qafzeh 9	2	1	3	1	-	-	3	2	3	3	3	-	2	-	-
Skhül V	1	2	-	1	-	-	-	-	-	2	1	-	-	2	-
Ohalo II	3	1	2	1	3	3	1	2	1	3	3	1	2	2	-

Les numéros de la première ligne indiquent le caractère considéré, les chiffres des lignes suivantes correspondent à l'état du caractère pour chaque individu, le signe (-) indique une donnée manquante. Les données détaillées des Hommes modernes de l'Holocène sont disponibles en annexe 2.

Tableau 32 :

Caractères et occurrences des états de caractères de la région orbitaire et de l'ouverture nasale au sein de l'échantillon

Caractères Région orbitaire et ouverture nasale	états de caractères	Pléistocène inférieur	Pléistocène moyen	Pléistocène supérieur		Holocène			
				Néandertaliens	HM	Néolithique	Europe	Afrique	Asie
Forme du bord orbitaire supérieur 40	1 horizontal	8	10	6	1	4	5	1	3
	2 légèrement incliné vers l'extérieur	4	10	9	6	17	28	11	19
	3 fortement incliné vers l'extérieur	1	3	0	2	9	15	3	8
Forme du bord orbitaire supéro-latéral 41	1 angle droit	7	11	9	5	16	24	13	25
	2 en arc	6	5	6	3	10	24	2	5
Forme du bord orbitaire inférieur 42	1 horizontal	0	0	0	2	0	1	0	5
	2 légèrement incliné vers l'extérieur	4	7	3	3	6	15	4	19
	3 fortement incliné vers l'extérieur	5	4	7	2	19	32	11	6
Espace inter-orbitaire 43	1 étroit (<29 mm)	9	3	4	9	22	46	11	29
	2 large (≥29 mm)	2	14	9	0	6	2	4	1
Sutures naso-frontale et fronto-maxillaires 44	1 horizontal	4	4	0	0	5	2	1	2
	2 oblique à courbe	5	7	8	4	9	13	7	14
	3 trapézoïdiforme	2	6	3	3	15	33	7	14
Ensellure nasale dans le plan coronal 45	1 plane	2	1	0	0	0	2	2	7
	2 élevée à courbe	2	5	6	2	11	34	7	16
	3 pincée	5	6	0	2	5	12	4	7
Relation entre les parois inférieure et latérale de la cavité nasale et la crête conchale 46	1 fusion totale	1	1	5	1	7	8	1	5
	2 fusion crête conchale / paroi spinale	3	3	0	3	2	4	3	10
	3 fusion parois latérales / spinale	0	3	2	3	1	23	5	5
	4 fusion crête conchale / paroi latérale	5	4	1	0	10	0	6	10
	5 absence de fusion	0	1	0	0	3	1	0	0
Configuration du sol de la cavité nasale 47	1 incliné	3	3	2	1	13	34	8	13
	2 plan	3	6	0	6	10	9	6	13
	3 deux niveaux	3	3	9	0	0	5	1	4
Forme du bord inférieur de l'ouverture nasale 48	1 net	2	4	0	5	15	31	4	10
	2 fossette pré nasale	0	2	10	0	1	0	0	0
	3 sillon pré nasale	9	5	1	2	10	17	11	20
Position du bord orbitaire supérieur par rapport au bord inférieur 49	1 antérieur	7	13	7	2	8	6	0	0
	2 même plan	2	1	3	1	12	11	3	7
	3 postérieur	1	0	0	5	5	31	12	23
Profondeur relative du nasion par rapport à la glabella 50	1 profond	4	9	0	3	1	3	1	0
	2 peu profond	2	4	7	2	8	15	3	7
	3 même plan	5	7	6	4	21	30	11	23
Projection des os nasaux par rapport à la suture naso-frontale 51	1 projection faible	6	0	0	2	0	0	0	6
	2 projection importante	1	11	8	2	11	48	14	24
Orientation des bords latéraux de l'ouverture nasale en <i>norma lateralis</i> 52	1 inclinés vers l'avant	9	0	0	0	0	0	0	0
	2 verticaux à concaves	1	12	9	7	23	47	15	30
Projection du processus temporal du zygomatic sur l'ouverture nasale 53	1 basse	1	3	0	0	0	0	0	0
	2 médiane	3	7	7	3	5	33	7	10
	3 haute	1	0	0	3	19	15	8	20
Projection de l'épine nasale 54	1 absence, peu projetée	5	3	0	1	4	19	11	10
	2 fortement projetée	0	2	3	1	9	19	2	19

Légende du tableau 32 (page précédente). Etats de caractères morphologiques par groupe chronostratigraphiques de spécimens. Nombre total d'individus étudiés : Pléistocène inférieur : 15 dont 3 *Homo habilis* s.l. ; Pléistocène moyen : 23 ; Pléistocène supérieur : 28 dont 15 Néandertaliens, 9 Hommes Modernes (HM) fossiles ; Néolithiques : 33 dont 13 Sahariens, 20 Européens ; Historique : 93 dont 48 Européens (30 spécimens de Spitalfields, 18 Roumains), 15 Africains (Nigériens), 30 Asiatiques (15 Chinois, 15 Javanais).

---

### I.1.2 DISCUSSION

Comme nous l'avons évoqué ci-dessus, certains traits morphologiques du massif facial supérieur ont souvent été utilisés pour décrire et définir des populations fossiles, notamment la forme globale des orbites et la largeur de l'espace inter-orbitaire. Ainsi, la forme des orbites a longtemps été considérée comme ronde chez les Néandertaliens (Busk, 1865 ; Boule, 1911-1913, 1912 ; Weidenreich, 1943), losangiques chez les spécimens de Zhoukoudian (Weidenreich, 1943), ou encore rectangulaire chez l'Homme moderne. La forme des orbites est fortement liée à la configuration globale de la face et les Néandertaliens présentent généralement un bord orbitaire supérieur plus incliné vers l'extérieur que les Néandertaliens anciens comme nous l'avons vu pour Saccopastore 1, Krapina C et Gibraltar 1. De même, un espace inter-orbitaire large semble être caractéristique de tous les spécimens fossiles ayant précédé les Hommes modernes (Broca, 1869 ; Boule, 1911-1913 ; Weidenreich, 1943), à l'exception des *Homo habilis* s.l.. Cependant, de nombreux auteurs ont pointé la variabilité morphologique importante du massif facial supérieur, que ce soit chez les individus modernes ou chez les spécimens fossiles (Patte, 1955 ; Howells, 1973 ; Howells, 1978, 1989 ; Maureille, 1994). Howells (1989) souligne tout particulièrement l'importance de cette variabilité dans la région nasale inter-orbitaire. De fait, ces auteurs sont revenus sur ces caractères spécifiques en notant que la réalité morphologique des spécimens modernes et fossiles était plus complexe. Maureille (1994) indique notamment, que tous les Néandertaliens ne présentent pas des orbites rondes mais qu'au contraire une variabilité importante existe en ce qui concerne la forme des orbites. Il ajoute aussi que la valeur du rapport de la largeur inter-orbitaire sur la largeur bi-orbitaire est relativement constante chez différents groupes fossiles (e.g., *Homo erectus* s.l. et *Homo neanderthalensis*) et chez les Hommes modernes (1994). Il est d'ailleurs intéressant de voir que la diagnose de l'*Homo neanderthalensis* a évolué pour certains auteurs, et la forme des orbites s'en est trouvée exclue (voir par exemple, (Condemi, 1992, 2001).

Nos observations confirment cette variation morphologique. Certains caractères permettent néanmoins de clarifier la morphologie des fossiles du Pléistocène moyen.

Nous nous intéressons tout d’abord à la zone orbitaire où nous pouvons remarquer que certaines morphologies semblent se répartir au sein de notre échantillon du Pléistocène moyen suivant un double « schéma » géographique et chronologique.

Par exemple, les fossiles africains les plus anciens, Bodo, Kabwe 1 et dans une moindre mesure Nduetu, présentent une configuration plus proche du Pléistocène inférieur. Le bord orbitaire supérieur est incliné vers l’extérieur, la zone inter-orbitaire est large, le nasion est nettement reculé sous la glabellle, et le bord orbitaire supérieur est positionné antérieurement par rapport au bord inférieur. Par contre, les individus de la fin du Pléistocène (i.e., Jebel Irhoud 1 et 2, Omo 2, LH 18, KNM-ER 3884) montrent un rétrécissement de leur largeur inter-orbitaire, notamment chez LH 18 et Singa, et un nasion peu reculé sous la glabellle ou positionné au même niveau, ce qui les rapproche de la morphologie moderne. La conformation du bord orbitaire supérieur est plus difficile à interpréter. Le bord orbitaire supérieur est relativement horizontal, comme chez Skhūl V et 10% de nos Hommes modernes, mais surtout comme nous l’observons au Pléistocène inférieur, chez les fossiles d’*Homo habilis* s.l. et chez les *Homo erectus* de Sangiran.

Les fossiles européens montrent des différences moins marquées. En effet, le bord supérieur de l’orbite est positionné antérieurement par rapport au bord inférieur, le bord orbitaire supérieur n’est jamais horizontal et la zone inter-orbitaire est large pour l’ensemble de nos individus à l’exception de Steinheim. Nous avons vu que, pour ce dernier spécimen, la déformation importante qui le caractérise (voir, Braun et al., 1998 ; Prossinger et al., 2003) peut éventuellement pondérer ces observations. La position du nasion par rapport à la glabellle semble par contre plus intéressante. En effet, si le nasion de Petralona, Arago XXI et Steinheim est profondément enfoncé sous la glabellle, SH5 et Ehringsdorf H montre la conformation néandertalienne, c’est-à-dire un nasion en position haute sur le torus sus-orbitaire (Patte, 1955 ; Trinkaus, 1983 ; Maureille, 1994). Enfin, il est potentiellement intéressant de remarquer que les sutures naso-frontale et naso-maxillaire de Steinheim, à la différence des autres fossiles européens, ne sont pas trapézoïdes, mais courbes comme chez les Néandertaliens.

De même, la divergence entre les fossiles asiatiques les plus anciens (principalement Zhoukoudian, Hexian) et les individus plus récents (i.e., Dali, Jinniushan et Zuttiyeh) est mesurée. Par exemple, pour tous ces fossiles, l’espace inter-orbitaire est large, et le bord orbitaire supérieur est positionné antérieurement par rapport au bord inférieur. Toutefois, nous pouvons remarquer d’abord que les fossiles plus anciens ont un bord orbitaire supérieur horizontal, comme c’est le cas au Pléistocène inférieur et ensuite que Zuttiyeh est le seul

spécimen à montrer des bords orbitaires supérieurs et inférieurs au même niveau, ce que nous observons généralement chez l'Homme moderne. Cette observation, bien qu'insuffisante pour conclure sur Zuttiyeh, nous ramène aux études de Vandermeersch (1981) et de Zeitoun (2001) qui considèrent ce fossile comme l'un des plus anciens *Homo sapiens*. Enfin, et contrairement à ce que nous avons vu pour les fossiles africains et européens, les individus les plus récents (i.e., Dali et Jinniushan) présentent un nasion profondément positionné sous la glabelle, ce qui n'est pas le cas des autres individus asiatiques.

Malgré une variation morphologique importante de la zone orbitaire qui se traduit notamment par la présence de caractères peu discriminatifs d'un point de vue taxinomique (e.g., configuration de l'angle supéro-latéral, du bord inférieur de l'orbite et des sutures naso-frontale et fronto-maxillaire, voir notamment Patte, 1955 ; Howells, 1989 ; Maureille, 1994), nous distinguons deux tendances morphologiques au Pléistocène moyen.

Tout d'abord, les fossiles africains et européens anciens sont plus similaires entre eux qu'avec les fossiles asiatiques anciens qui montrent, notamment au niveau de la conformation de leur bord orbitaire supérieur, une configuration proche des spécimens du Pléistocène inférieur.

Ensuite, les spécimens africains de la fin du Pléistocène moyen tendent à se rapprocher des Hommes modernes notamment au niveau de la largeur inter-orbitaire qui diminue au cours du temps et de la position du nasion sous la glabelle. La différence est moins nette pour les fossiles européens plus récents, mais la configuration des sutures fronto-nasale et fronto-maxillaire de Steinheim et la position du nasion sur le torus sus-orbitaire chez Ehringsdorf H et SH5 évoque la morphologie Néandertalienne. Enfin, le spécimen de Zuttiyeh montre des bords orbitaires supérieurs et inférieurs au même niveau ce qui est plus caractéristique des Hommes modernes.

En ce qui concerne la région nasale, nous pouvons tout d'abord noter la relative homogénéité qui existe au sein de notre échantillon du Pléistocène moyen, particulièrement en ce qui concerne la projection importante des os nasaux par rapport à la suture naso-frontale ainsi que l'orientation verticale à concave des bords de l'ouverture nasale en *norma lateralis*. Nos fossiles du Pléistocène moyen se démarquent clairement des spécimens du Pléistocène inférieur, dont les bords de l'ouverture nasale sont plus inclinés et la projection des os nasaux faible par rapport à la suture naso-frontale. Weidenreich (1943) utilise notamment ce dernier critère dans la définition de la population d'*Homo erectus* découverte à Zhoukoudian,

malheureusement, les spécimens chinois de cette période à notre disposition (i.e., ZH III, XI et XII et Hexian) ne présentent pas d'os nasaux.

L'organisation de la cavité nasale met plus en évidence des différences régionales et temporelles subtiles au Pléistocène moyen.

Par exemple, le sol de la cavité nasale est incliné ou horizontal pour les fossiles asiatiques et africains de notre échantillon. Seuls les fossiles plus anciens Bodo et Kabwe 1 montrent une organisation sur deux niveaux comme c'est le cas chez les Néandertaliens (Franciscus, 2003). Cette morphologie s'observe aussi chez le fossile européen Petralona. De même, le bord inférieur de l'ouverture nasale est net ou montre un sillon prénasal chez les individus asiatiques et africains, ce qui rappelle d'une part les individus du Pléistocène inférieur (i.e., sillon prénasal) mais aussi les Hommes modernes. Les fossiles européens Petralona et Steinheim montrent quant à eux une fossette prénasale qui s'observe plus fréquemment chez les Néandertaliens, bien que Maureille (1994) ne considère pas ce caractère comme spécifique de l'espèce.

Comme la zone orbitaire, l'ouverture nasale présente une variabilité importante. La présence d'un sillon prénasale chez deux fossiles européens, ainsi que la configuration du sol de la cavité nasale chez Petralona peut éventuellement laisser supposer un lien évolutif avec les Néandertaliens. Toutefois, deux individus africains du Pléistocène moyen anciens possèdent aussi une cavité nasale dont le sol est sur deux niveaux. Il semble donc difficile de considérer ce caractère comme néandertalien.

## **I.2. ZYGOMATIQUE (TABLEAUX 33 ET 34, FIGURES 22 ET 23)**

### **I.2.1. DESCRIPTION**

Au Pléistocène moyen, les fossiles SH5, Arago XXI, Petralona, Steinheim, Bodo, Kabwe 1 et Zuttiyeh, présentent un zygomatique incurvé vers l'arrière qui montre une faible angulation verticale avec le processus temporal. Il ne se trouve pas dans le prolongement du maxillaire. Cette configuration rappelle ce que nous observons chez les Néandertaliens anciens. En effet, le zygomatique des Néandertaliens de notre échantillon est orienté obliquement vers l'arrière et se situe dans le prolongement du maxillaire (voir notamment, Boule, 1911-1913 ; Sergi, 1948b ; Condemi, 1992 ; Maureille, 1994 ; Maureille et Houët, 1997), mais les individus plus anciens (Saccopastore 1 et 2, Gibraltar 1 et Krapina C) présentent quant à eux l'orientation intermédiaire que nous venons de décrire pour les fossiles



du Pléistocène moyen. Les spécimens africains et asiatiques les plus récents (Jebel Irhoud 1, Florisbad, Jinniushan et Dali) montrent par contre une configuration proche de l'Homme moderne : un zygomatique coudé dont les faces frontale et latérale sont bien définies, comme l'a notamment décrit Vandermeersch (1981). C'est aussi ce que nous avons noté pour les spécimens du Pléistocène inférieur (voir aussi, Maureille, 1994).

Chez les fossiles du Pléistocène moyen, la surface du *facies lateralis* du processus temporal du zygomatique est majoritairement concave (à l'exception de Florisbad, Jinniushan, Dali et Zuttiyeh), comme c'est le cas au sein de notre échantillon d'Hommes modernes (tableau 34, #55) et chez une majorité de fossiles du Pléistocène inférieur (sauf chez KNM-ER 3733, D 2282 et Sangiran 17). Par contre, la surface du *facies lateralis* du processus frontal du zygomatique est plane pour la plupart des Néandertaliens. Les individus du Proche-Orient, comme l'a notamment souligné Condemi (1992) (Tabun I, Shanidar 5 et Amud 1), ainsi que Spy 1 et Gibraltar 1 montrent néanmoins une concavité marquée. Le corps du zygomatique de nos spécimens du Pléistocène moyen est bombé (plan pour Petralona, Dali et Zuttiyeh) et à l'exception de Florisbad et de Zuttiyeh, il montre une tubérosité zygomaxillaire apparente à marquée (SH5, Bodo, Kabwe 1 et Jinniushan). C'est aussi le cas pour la plupart des Hommes modernes et des fossiles du Pléistocène inférieur, alors que la tubérosité zygomaxillaire est généralement peu marquée chez les Néandertaliens.

Le bord temporal du processus frontal du zygomatique des spécimens européens montre un *tuberculum marginale* faiblement développé (SH5) à bien développé (Arago XXI et Petralona). Il est cependant absent chez Steinheim, comme c'est le cas pour les spécimens asiatiques et africains. Ce tubercule a été observé sur 73,8% de nos Hommes modernes (tableau 34, #57). Selon Hauser et De Stefano (1989), le *tuberculum marginale* est généralement plus représenté chez les sujets masculins que féminins. Ce n'est pas le cas pour notre échantillon moderne de sexe connu (N = 88, dont 55 hommes et 33 femmes). En effet, nous avons relevé 78,2 % de présence chez les hommes contre 72,7 % chez les femmes, mais la différence n'est pas significative (i.e., Chi-deux Yates = 0,505, ddl = 3,  $\alpha = 0,05$ , voir annexe 2). De même, le *tuberculum marginale* est présent chez la plupart des Néandertaliens (faible chez Saccopastore 1, Gibraltar 1, La Ferrassie 1, La Chapelle-aux-Saints, Monte Circeo 1 et Spy 1 ; fort pour Krapina C, Saint Césaire et Amud 1). Il est par contre absent chez la moitié des fossiles du Pléistocène inférieur (KNM-ER 1470 et 1813, D 2282, D 2700 et Sangiran 17) (tableau 34, #57). Il est intéressant de noter que Hauser et De Stefano (1989) considèrent que ce caractère n'est pas asymétrique (contra Maureille, 1994), mais dans le cas

où cela se présente, il est généralement positionné à droite. Comme le souligne Murrill (1981), Petralona présente néanmoins un *tuberculum marginale* unique sur son zygomatique gauche.

Les foramens zygomatiko-faciaux de Steinheim et Kabwe 1 sont multiples et disposés en arc de cercle. Les Néandertaliens sont connus pour présenter une innervation importante de la face (Condemi, 1992, 2001 ; Maureille, 1994) et ils présentent aussi cette disposition en arc de cercle (à l'exception Saccopastore 2, Saint Césaire, Shanidar 5 et de Saccopastore 1 dont les foramens ne sont pas observables). Les autres fossiles du Pléistocène moyen présentent soit un foramen unique (Petralona, Jebel Irhoud 1 et Bodo) soit des foramens multiples (SH5, Arago XXI, Dali, Jinniushan et Zuttiyeh). Nous avons retrouvé ces deux dernières configurations chez la plupart des Hommes modernes et des spécimens du Pléistocène inférieur (tableau 34, #58).

Tableau 33 :

Etats des caractères morphologiques du zygomatique pour chaque spécimen fossile de l'étude

<b>Zygomatique</b>	<b>55</b>	<b>56</b>	<b>57</b>	<b>58</b>	<b>59</b>	<b>60</b>
KNM-ER 1470	-	1	1	-	-	-
KNM-ER 1813	1	1	1	3	-	2
OH 24	1	1	2	-	-	2
KNM-ER 3733	1	2	2	3	1	3
KNM-ER 3883	1	1	3	-	3	3
KNM-WT 15000	1	1	2	2	3	3
OH 9	-	-	-	-	-	-
D 2280	-	-	-	-	-	-
D 2282	1	2	1	3	3	2
D 2700	1	1	1	3	3	2
Sangiran 4	-	-	-	-	-	-
Sangiran 17	1	2	1	1	3	1
Lantian 2	-	-	-	-	-	-
Ceprano	-	1	3	3	-	-
ATD6-69/15	1	-	-	-	3	2
SH5	2	1	3	4	3	2
Arago XXI	2	1	3	3	3	2
Steinheim	2	1	1	4	3	2
Petralona	2	1	3	2	2	2
Ehringsdorf H	-	-	-	-	-	-
Jebel Irhoud 1	1	1	1	2	3	2
Jebel Irhoud 2	-	-	-	-	-	-
Bodo	2	1	1	2	3	3
Ndutu	-	-	-	-	-	-
KNM-ER 3884	-	-	-	-	-	-
LH 18	-	-	-	-	-	-
Omo 2	-	-	-	-	-	-
Singa	-	-	-	-	-	-
Florisbad	1	2	1	-	3	1
Kabwe 1	2	1	1	4	3	3
ZH III	-	-	-	-	-	-
ZH XI	-	-	-	-	-	-
ZH XII	-	1	1	-	-	-
Hexian	-	-	-	-	-	-
Dali	1	2	1	3	2	2
Jinniushan	1	2	1	3	3	3
Narmada	-	1	1	-	-	-
Zuttiyeh	2	2	1	3	2	1
Saccopastore 1	2	2	2	1	3	2
Saccopastore 2	2	2	1	3	3	1
Krapina C	2	2	3	4	3	2
Gibraltar 1	2	1	2	4	2	2
La Ferrassie 1	3	2	2	4	2	2
La Quina H5	-	2	1	4	1	2
Monte Circeo	3	2	2	4	3	2
La Chapelle-aux-Saints	3	2	2	4	1	2
Neanderthal 1	-	-	-	-	-	-
Spy 1	-	1	2	4	-	-
Spy 2	-	-	-	-	-	-
St Césaire	3	1	3	3	3	2
Tabun I	-	-	-	-	-	-
Shanidar 5	3	1	1	3	3	2
Amud 1	-	1	3	4	3	3
Cro-Magnon I	1	1	2	2	3	3
Cro-Magnon II	1	-	-	-	-	-
Cro-Magnon III	-	-	-	-	-	-
Abri Pataud 1	1	1	2	3	2	1
Chancelade	1	1	2	3	3	1
Qafzeh 6	1	2	2	3	3	3
Qafzeh 9	1	1	1	3	2	2
Skhūl V	1	1	1	2	2	1
Ohalo II	1	1	3	3	3	3

Les numéros de la première ligne indiquent le caractère considéré, les chiffres des lignes suivantes correspondent à l'état du caractère pour chaque individu, le signe (-) indique une donnée manquante. Les données détaillées des Hommes modernes de l'Holocène sont disponibles en annexe 2.

Tableau 34 :

Caractères et occurrences des états de caractères du zygomatique au sein de l'échantillon

Caractères Zygomatique	états de caractères	Pléistocène inférieur	Pléistocène moyen	Pléistocène supérieur		Holocène			
				Néandertaliens	HM	Néolithique	Europe	Afrique	Asie
Orientation du zygomatique par rapport au maxillaire	1 en façade	9	4	0	8	26	48	15	30
	2 incurvé vers l'arrière	0	7	4	0	0	0	0	0
	3 obliquement dans le prolongement	0	0	5	0	0	0	0	0
Relief sur le <i>facies lateralis</i> du processus frontal	1 concavité	7	9	5	6	20	21	5	18
	2 plane	3	4	7	1	7	27	10	12
Tuberculum marginale	1 absence	5	10	3	2	8	12	7	4
	2 peu développé	3	0	6	4	7	13	5	10
	3 fortement développé	2	3	3	1	11	23	3	16
Foramen zygomatoco-facial	1 absence	1	0	1	0	0	2	0	0
	2 unique	1	3	0	2	1	14	6	2
	3 multiple	5	4	3	5	18	17	7	23
	4 multiple disposés en arc	0	3	8	0	8	15	2	5
Relief du corps	1 zone dépressionnaire	1	0	2	0	0	0	0	1
	2 plane	0	3	2	3	13	3	0	0
	3 bombement	6	8	7	4	14	45	15	29
Tubérosité zygomaxillaire	1 absence	1	2	1	3	10	7	5	10
	2 apparente	5	6	9	1	13	24	9	12
	3 présence	3	3	1	3	4	17	1	8

Etats de caractères morphologiques par groupe chronostratigraphiques de spécimens. Nombre total d'individus étudiés : Pléistocène inférieur : 15 dont 3 *Homo habilis* s.l. ; Pléistocène moyen : 23 ; Pléistocène supérieur : 28 dont 15 Néandertaliens, 9 Hommes Modernes (HM) fossiles ; Néolithiques : 33 dont 13 Sahariens, 20 Européens ; Historique : 93 dont 48 Européens (30 spécimens de Spitalfleds, 18 Roumains), 15 Africains (Nigériens), 30 Asiatiques (15 Chinois, 15 Javanais).

## I.2.2. DISCUSSION

La morphologie du zygomatique de nos fossiles du Pléistocène moyen montre deux aspects principaux.

Le premier sépare nos individus du Pléistocène moyen en deux groupes en ce qui concerne l'orientation du zygomatique par rapport au maxillaire et l'organisation des foramens zygomatoco-faciaux.

Parmi les spécimens africains dont l'état de conservation du zygomatique est satisfaisant, Jebel Irhoud 1 et Florisbad présentent un zygomatique « en façade » (i.e., zygomatique dont l'angulation forte entre le corps et le processus temporal de l'os distingue une face latérale et une face frontale, Vandermeersch, 1981) comme nous l'avons observé pour l'ensemble de notre échantillon moderne. Cette configuration qui se retrouve chez Dali et Jinniushan est considérée par Vandermeersch (1981) comme un point clé de la diagnose d'*Homo sapiens*. Néanmoins, elle s'observe aussi au sein de notre échantillon du Pléistocène inférieur et Maureille (1994) considère que c'est un trait primitif. Par la suite, Vandermeersch (1989) ne fait plus apparaître cette configuration dans la définition de l'*Homo sapiens*. Pour ce qui est des foramens zygomatoco-faciaux, ces fossiles présentent une configuration que nous retrouvons généralement chez les Hommes modernes ou chez les fossiles du Pléistocène inférieur, à savoir un foramen unique ou des foramens multiples, mais non disposés en arcs. Il est tout de même intéressant de noter que le fossile africain plus ancien Bodo ainsi que les fossiles européens Petralona et Arago XXI présentent ce type de configuration.

En effet, les foramens zygomatoco-faciaux des fossiles européens SH5, Steinheim et de Kabwe 1 sont disposés en arc comme c'est le cas pour une majorité de nos Néandertaliens (Krapina C, Gibraltar 1, La Ferrassie 1, La Quina H5, Monte Circeo I, La Chapelle-aux-Saints et Amud 1). Pour Maureille (1994) les modalités d'expression du foramen sont significativement différentes entre les Hommes actuels et les Néandertaliens. Ces derniers présentent généralement des foramens multiples disposés « *selon un arc de cercle depuis le milieu de la base du processus frontal jusqu'au tubercule marginal* » (p. 182). De plus, la configuration du zygomatique des spécimens européens du Pléistocène moyen SH 5, Arago XXI, Steinheim et Petralona ainsi que de Kabwe 1, Bodo et Zuttiyeh est particulière. Chez ces individus, le zygomatique est faiblement courbé dans les plans horizontal et coronal, il est oblique vers l'arrière sans être totalement dans la continuité avec le maxillaire. Cette description du zygomatique rapproche ces individus des Néandertaliens, dont le zygomatique se trouve dans le prolongement d'un maxillaire orienté obliquement vers l'extérieur et

l'arrière, vers le bas et l'avant (Sergi, 1948b ; Condemi, 1992 ; Maureille, 1994). Elle s'apparente surtout à la configuration que nous avons notée chez les Néandertaliens anciens Saccopastore 1 et 2 et Gibraltar 1, et que Condemi (1992) décrit comme une organisation intermédiaire entre la configuration néandertalienne et la configuration moderne. Un lien évolutif entre les spécimens du Pléistocène moyen présentant cette conformation (i.e., les Européens, les Africains les plus anciens et Zuttiyeh) et les Néandertaliens nous semble envisageable.

Le second aspect que révèle la morphologie du zygomatique de nos spécimens du Pléistocène moyen, concerne la configuration de la surface osseuse qui présente une variabilité importante au sein de nos différents groupes fossiles.

Quelques spécificités peuvent être notées mais elles semblent concerner plus une répartition géographique qu'une éventuelle discrimination spécifique. Par exemple la surface du *facies lateralis* du processus frontal du zygomatique des Néandertaliens dits « classiques » est généralement plate, alors que celle des individus proche-orientaux (Amud 1 et Shanidar 5) a tendance à présenter une concavité qui se retrouve aussi chez les spécimens européens plus anciens et chez le Sinanthrope (Condemi, 1992). Nous avons observé cette concavité sur la plupart des fossiles du Pléistocène moyen et notamment chez tous les spécimens européens ainsi que chez ZH XII. Le zygomatique des fossiles du Pléistocène inférieur montre aussi cette concavité (à l'exception de KNM-ER 3733, D 2282 et Sangiran 17) de même que celui de la moitié de nos individus modernes. Il est cependant intéressant de noter que cette configuration est principalement représentée chez les fossiles d'*Homo sapiens* (Cro-Magnon I, Abri Pataud 1, Chancelade, Qafzeh 9, Skhūl V et Ohalo II) ainsi que chez les individus néolithiques.

A l'exception des individus européens (SH5, Arago XXI et Petralona) nous n'avons pas observé de *tuberculum marginale* parmi nos individus du Pléistocène moyen. Ce caractère s'observe souvent au sein de nos groupes fossiles et il est notamment très présent chez les Hommes modernes. Comme nous l'avons indiqué plus haut la présence d'un *tuberculum marginale* est potentiellement lié au sexe (Hauser et De Stephano, 1989). Cependant, Maureille (1994) ne semble pas confirmer ce résultat, et si nos sujets modernes masculins possèdent plus souvent un *tuberculum marginale* que nos sujets féminins, la différence n'est pas significative. Condemi (2001) note tout de même une prédominance de ce caractère chez les sujets masculins Néandertaliens.

Pour conclure sur le zygomatique des fossiles du Pléistocène moyen, nous avons vu que certaines caractéristiques sont très variables au sein de notre échantillon fossile. D'autres caractères, l'orientation du zygomatique et la disposition des foramens zygomatiko-faciaux, mettent par contre en lumière une dichotomie au sein de notre échantillon.

Les fossiles africains et asiatiques du Pléistocène moyen tardif (i.e. Jebel Irhoud 1, Florisbad, Dali et Jinniushan) tendent à présenter la configuration moderne (e.g., zygomatique « en façade »), tandis que les fossiles européens ainsi que les fossiles africains et asiatiques plus anciens montrent de façon claire des affinités avec les Néandertaliens. Celles-ci reposent principalement sur la configuration « oblique » du zygomatique mais aussi sur la disposition en arc des foramens zygomatiko-faciaux. Sur ce dernier caractère, il est intéressant de noter que certains spécimens ne présentent pas cette configuration, notamment les fossiles les plus anciens (e.g., Bodo, Petralona, Arago XXI), que nous observons chez des fossiles européens plus récents (e.g., Steinheim). Ce dernier point qui semble indiquer une installation tardive de ce caractère au sein de la lignée néandertalienne, viendrait confirmer la mise en place tardive de la face néandertalienne dans la théorie de l'accrétion (Conдеми, 1992 ; Dean et al., 1998).

### I.3. MAXILLAIRE (TABLEAUX 35, 36 ; FIGURES 22 ET 23)

#### I.3.1. DESCRIPTION

##### Région supérieure du maxillaire (du bord orbital au sol de la cavité nasale)

Les spécimens les plus récents du Pléistocène moyen présentent un maxillaire dont la morphologie se rapproche fortement de la configuration observée chez l'Homme actuel, à savoir trois incurvations sur le maxillaire (Sergi, 1948b ; Conдеми, 1992 ; Maureille, 1994) ainsi qu'un surcreusement important de la face antérieure du maxillaire (la fossette canine de Maureille 1994). Les individus de notre échantillon moderne présentent toujours deux incurvations marquées sur la surface du maxillaire (*incurvatio horizontalis* et *incurvatio sagittalis*) ainsi qu'une courbure au niveau de la crête faciale (*incurvatio inframalaris frontalis*). Cette dernière est légèrement plus variable, et Skhūl V, Qafzeh 6 et 9 montrent une *incurvatio inframalaris frontalis* moins marquée (tableau 36, #61 à 64). Pour en revenir au Pléistocène moyen, Dali, Jinniushan, Jebel Irhoud 1, LH 18 et Florisbad présentent, comme le fossile du Pléistocène inférieur ATD6-69, l'ensemble de ces caractéristiques modernes (*incurvatio horizontalis*, *sagittalis* et *inframalaris frontalis* marquées, la fossette canine est profonde et bien délimitée chez LH 18 et Florisbad, elle est moins profonde et moins délimitée mais néanmoins présente chez Dali, Jinniushan et Jebel Irhoud 1).

Le fossile de Steinheim présente aussi une morphologie relativement moderne avec une *incurvatio horizontalis* fortement marquée, une fossette canine présente mais peu profonde. Comme l'ont notamment souligné Braun et al. (1998) la déformation post-mortem qu'a subi le crâne peut être responsable de cette anatomie, d'autant plus que *l'incurvatio sagittalis* est peu marquée et que *l'incurvatio inframalaris frontalis* qui affecte l'ensemble de la crête faciale, est fortement atténuée. Maureille (1994) considère cependant que *l'incurvatio horizontale* devait être présente avant la déformation du crâne. Cette morphologie rapproche ce spécimen des autres fossiles européens (SH5, Arago XXI et Petralona) et de Kabwe 1 qui présentent une configuration du maxillaire assez proche de ce que nous pouvons noter chez les Néandertaliens anciens. En effet, *l'incurvatio horizontalis* et *l'incurvatio sagittalis*, bien qu'atténuées, sont clairement identifiables sur le faciès antérieur du maxillaire de Steinheim. La courbure infra-malaire est cependant plus marquée et elle affecte l'ensemble de la crête maxillo-faciale. Petralona, présente la morphologie la plus proche des Néandertaliens anciens, avec une *incurvatio inframalaris frontalis* similaire à ce que nous avons observé chez Saccopastore 2 et Gibraltar 1, bien que le degré de courbure de la crête faciale de Petralona soit plus accusé (voir, Condemi, 1992). Les Néandertaliens du Proche-Orient présentent aussi des incurvations atténuées sur leur maxillaire (*incurvatio horizontalis* pour Shanidar 5, *incurvatio inframalaris frontalis* pour Amud 1). *L'incurvatio inframalaris frontalis* n'affecte cependant que la partie la plus inférieure de la crête faciale de ces fossiles, avec un point de courbure maximum qui correspond à l'insertion de la crête sur la zone maxillo-alvéolaire. Enfin, une fossette canine peu profonde et peu délimitée peut être observée sur Kabwe 1, Arago XXI et Petralona. Elle est nettement mieux délimitée chez Steinheim et SH5 qui présentent néanmoins une dissymétrie importante par rapport à ce caractère (la fossette canine est beaucoup moins marquée sur le maxillaire gauche). Le spécimen de Bodo montre une morphologie intermédiaire, puisque les incurvations sur le faciès antérieur du maxillaire sont quasiment absentes (*l'incurvatio horizontalis* est faiblement marquée, *l'incurvatio sagittalis* est absente et la fossette canine est juste perceptible). Le degré de courbure de sa crête infra-malaire est cependant relativement accusée et affecte l'ensemble de la crête faciale comme chez les spécimens européens et chez Kabwe 1. Finalement, malgré son état de conservation peu satisfaisant, le maxillaire de Nduku semble présenter une *incurvatio horizontalis* bien marquée alors que *l'incurvatio inframalaris frontalis* est très atténuée, de l'ordre de ce que nous avons observé chez les Néandertaliens anciens.

Il est intéressant de noter qu'aucun des fossiles du Pléistocène moyen ne présente la configuration néandertalienne « classique », à savoir une absence d'incurvation et de



surcreusement sur la face antérieure du maxillaire et une absence de courbure infra-malaire. La surface antérieure du maxillaire rejoint le bord alvéolaire obliquement vers l'avant et le bas (Sergi, 1948b ; Condemni, 1992). Les fossiles du Pléistocène inférieur présentent des reliefs relativement peu marqués sur le faciès antérieur du maxillaire avec une fossette canine peu profonde et peu délimitée et une *incurvatio inframalaris frontalis* assez marquée qui affecte l'ensemble de la crête faciale (sauf les spécimens KNM-ER 1470, KNM-WT 15000, Sangiran 17 et Lantian 2 dont les reliefs sur le maxillaire sont encore plus atténués à absents) (tableau 36, #61 à 64).

La crête faciale des spécimens du Pléistocène moyen s'insère majoritairement au niveau du septum M1-M2 (septum P4-M1 pour Dali, M1 pour Bodo). C'est le cas chez la plupart des Hommes modernes (i.e. au niveau de la M1 ou du septum M1-M2 pour 86,1% de notre échantillon, dont la plupart des fossiles d'*Homo sapiens*, voir tableau 36, #69). La crête faciale des fossiles du Pléistocène inférieur s'insère plus antérieurement (au niveau du septum P4-M1 ou de la M1, tableau 36, #69) tandis que chez les Néandertaliens elle est généralement plus reculée (au niveau de la M2 ou du septum M2-M3, sauf pour Saint-Césaire en M3 et pour Saccopastore 1 et 2 et Monte Circeo 1 en M1-M2).

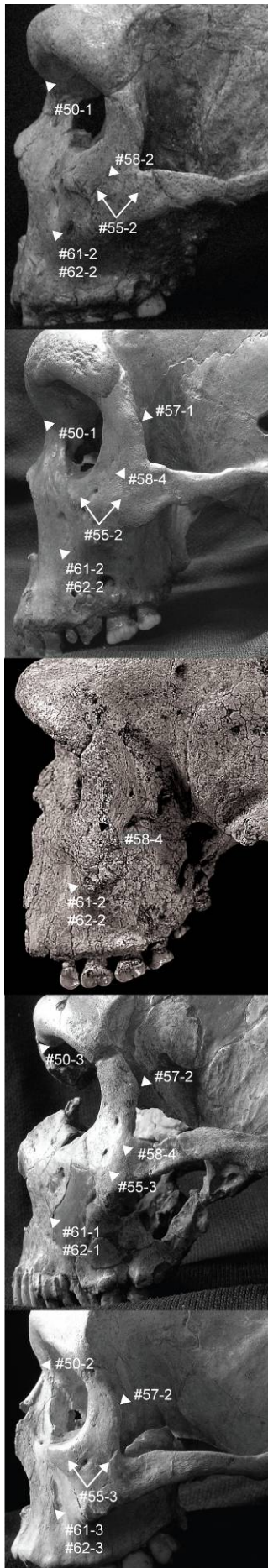
Enfin, le foramen infra-orbitaire est généralement unique et bas sur le maxillaire de nos spécimens du Pléistocène moyen, ce qui rappelle la configuration notée chez les fossiles du Pléistocène inférieur. Ndu, Dali et Jebel Irhoud 1 montrent néanmoins une configuration plus proche de ce que nous pouvons noter pour les Hommes modernes, avec des forams situés en position haute sur le maxillaire, tandis que SH5 se rapproche de la configuration majoritaire chez les Néandertaliens, avec des forams multiples en position basse sur le maxillaire. Saccopastore 1, La Ferrassie 1 et Monte Circeo 1 présentent néanmoins des forams unique et les forams de Gibraltar 1 et Krapina C sont en position haute.

#### Région maxillo-alvéolaire

Concernant les spécimens du Pléistocène moyen, la présence de superstructures au niveau de l'arcade maxillo-alvéolaire est variable. La présence d'un torus sur la face vestibulaire du processus alvéolaire est attestée chez quatre individus (Arago XXI, Steinheim, Petralona et Kabwe 1), et la moitié des spécimens présente un torus sur la face linguale (Arago XXI, Petralona, Kabwe 1, Dali et Jinniushan). Nous n'avons quasiment jamais observé ce type de structures osseuses chez nos Hommes modernes de l'Holocène, mais nous en avons noté chez Abri Pataud 1 (face externe), Skhül V, Qafzeh 6 et Cro-Magnon II (face

linguale). Ils ne s'observent pas non plus chez nos spécimens du Pléistocène inférieur, à l'exception de Sangiran 17 (face vestibulaire). Les Néandertaliens montrent généralement un torus sur le bord alvéolaire vestibulaire (Saccopastore 1 et 2, Gibraltar 1, Amud 1, Tabun I, Shanidar 5, Spy 1, La Ferrassie 1, La Chapelle-aux-Saints, La Quina H5), mais pas sur le bord alvéolaire lingual. Le *torus palatinus* est observable chez SH5, Arago XXI, Nduvu, Kabwe 1 et Dali, comme c'est le cas pour un tiers de notre échantillon moderne (34,4% dont Cro-Magnon I, Abri Pataud 1 et Chancelade), ainsi que chez trois Néandertaliens classiques (i.e., La Ferrassie 1, Monte Circeo 1 et La Chapelle-aux-Saints). Les spécimens de Dmanisi sont les seuls fossiles du Pléistocène inférieur à présenter un *torus palatinus*.

Le foramen incisif de nos spécimens du Pléistocène moyen est positionné antérieurement à la ligne formée par les septums C-P3, à l'exception notable de Kabwe 1 (i.e., il se trouve au niveau de la P3). C'est la configuration majoritaire au sein de notre échantillon moderne (86,1% de l'échantillon). Il est intéressant de noter que la proportion d'individus modernes présentant un foramen incisif positionné plus postérieurement est plus importante chez les asiatiques (7 sur 29) et les africains (7 sur 22) historiques que chez les européens (3 sur 61). La moitié de nos Néandertaliens montre un foramen incisif placé relativement antérieurement (au niveau ou antérieurement aux septums C-P3) (i.e., Saccopastore 1 et 2, Tabun I, Shanidar 5, Monte Circeo 1), alors que le foramen incisif des Néandertaliens est généralement décrit comme étant positionné postérieurement (Boule, 1911-1913; Vandermeersch, 1981 ; Condemi, 1992 ; Maureille 1994). Le foramen incisif des spécimens du Pléistocène inférieur est positionné postérieurement à la ligne formée par les septums C-P3, à l'exception de KMN-ER 1813 et de l'individu immature ATD6-69.



La forme de l'arcade maxillo-alvéolaire de nos spécimens du Pléistocène moyen est variable. Les bords de l'arcade sont convergents chez SH5, Jinniushan et les spécimens africains à l'exception de Jebel Irhoud 1 dont les bords de l'arcade maxillo-alvéolaire sont divergents. Cette dernière configuration s'observe aussi chez les spécimens Arago XXI et Petralona et chez la plupart des Hommes modernes de notre échantillon (71,1%). Steinheim et Dali présentent des bords parallèles, comme c'est le cas pour certains de nos Néandertaliens. Condemi (1992) note d'ailleurs que les Néandertaliens classiques ont tendances à montrer des bords parallèles (contra Maureille, 1994). Nous avons cependant observé des bords divergents chez La Ferrassie 1, Tabun I, Shanidar 5 et Amud 1, et des bords convergents chez Gibraltar 1 et La Quina H5. Comme pour les fossiles du Pléistocène moyen, la forme de l'arcade maxillo-alvéolaire des spécimens du Pléistocène inférieur est assez hétérogène. La moitié d'entre eux présente des bords alvéolaires parallèles (KNM-ER 1813, OH 24, KNM-ER 3733, KNM-WT 15000 et S4) alors que ceux de KNM-ER 1470, D 2700 et ATD6-69 sont divergents. Enfin, les bords de l'arcade alvéolaires de D 2282 et Sangiran 17 sont convergents.

**Figure 23.** Massif facial supérieur en *norma lateralis*. De haut en bas : Petralona, Kabwe 1, Steinheim (photo inversée), La Ferrassie 1 et Abri Pataud 1. Notez la déformation importante du crâne de Steinheim. Kabwe 1, Petralona et Steinheim montrent un nasion profondément enfoncé sous la glabelle (#50-1), le zygomatique est incurvé vers l'arrière et est faiblement anguleux (#55-2) ; la surface antérieure du maxillaire porte des incurvations faibles (#61 et 62 -2). Le *tuberculum marginale* est absent Kabwe 1 (#57-1), les foramens zygomatiko-faciaux sont disposés en arc chez Kabwe 1 et Steinheim, comme chez La Ferrassie 1 (#58-4). Ce dernier spécimen montre un nasion et une glabelle positionnés au même niveau (50-3), le zygomatique se trouve dans le prolongement du maxillaire (#55-3) qui ne présente pas d'incurvations sur sa face antérieure (#61 et 62 -1). Notez le zygomatique en « façade » (#55-3) ainsi que les incurvations marquées à la surface de son maxillaire (#61 et 62 -3). Le bord temporal du zygomatique porte un *tuberculum marginale* peu développé (#57-2).

Tableau 35 :

Etats des caractères de l'os maxillaire pour chaque spécimen fossile de l'étude

Maxillaire	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74
KNM-ER 1470	2	1	2	-	2	-	-	2	2	1	1	1	1	2
KNM-ER 1813	3	2	3	2	2	1	1	2	1	1	1	1	2	1
OH 24	2	2	3	2	2	1	1	2	1	1	1	1	1	1
KNM-ER 3733	2	2	3	2	3	1	1	2	1	1	1	1	1	1
KNM-ER 3883	3	-	-	-	2	1	1	-	-	-	-	-	-	-
KNM-WT 15000	2	1	2	1	2	1	1	2	1	1	1	1	1	1
OH 9	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
D 2280	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
D 2282	2	2	3	2	-	1	-	2	2	1	1	2	1	3
D 2700	3	2	3	2	3	2	1	1	2	1	1	2	1	2
Sangiran 4	-	-	-	-	-	-	-	2	1	2	1	1	1	1
Sangiran 17	3	1	2	1	2	1	2	2	2	1	1	1	1	3
Lantian 2	2	2	-	-	-	-	-	2	2	1	-	-	-	-
Ceprano	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
ATD6-69/15	3	3	4	3	3	1	1	1	2	1	1	1	2	2
SH5	2	2	3	3	2	2	1	2	2	1	1	2	2	3
Arago XXI	2	2	3	2	2	1	1	2	2	2	2	2	2	2
Steinheim	3	2	3	3	3	1	1	2	2	2	1	1	2	1
Petralona	2	2	2	2	2	1	1	2	2	2	2	1	2	2
Ehringsdorf H	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Jebel Irhoud 1	3	3	4	3	3	2	2	2	2	1	1	1	2	2
Jebel Irhoud 2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Bodo	2	1	3	2	2	1	1	2	2	1	1	1	2	3
Ndutu	3	-	2	-	3	1	2	-	2	-	-	2	-	-
KNM-ER 3884	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	1	-	3
LH 18	3	3	4	4	3	1	1	1	2	1	-	1	2	2
Omo 2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Singa	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Florisbad	3	3	4	4	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Kabwe 1	2	2	3	2	2	1	1	2	2	2	2	2	1	3
ZH III	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
ZH XI	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
ZH XII	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Hexian	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Dali	3	3	4	3	3	1	2	1	1	1	2	2	2	1
Jinniushan	3	2	4	3	3	1	1	2	2	1	2	1	2	3
Narmada	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Zuttiyeh	-	-	-	-	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Saccopastore 1	2	2	2	2	2	1	1	2	2	2	1	1	2	1
Saccopastore 2	2	1	2	2	2	2	1	2	2	2	1	1	2	1
Krapina C	1	-	-	-	2	2	2	-	-	-	-	-	-	-
Gibraltar 1	2	1	2	2	1	2	2	1	3	2	1	1	1	3
La Ferrassie 1	1	1	1	1	1	1	1	2	3	2	1	2	1	2
La Quina H5	-	-	-	-	-	-	-	-	2	-	-	-	-	3
Monte Circeo	1	1	1	1	2	1	1	2	2	1	1	2	2	1
La Chapelle-aux-Saints	1	1	1	1	1	2	1	2	3	2	1	2	1	1
Neanderthal 1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Spy 1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	-	-	-	-
Spy 2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
St Césaire	1	1	1	1	1	-	-	2	3	1	1	1	-	-
Tabun I	-	-	-	-	-	-	-	2	-	2	1	-	2	2
Shanidar 5	2	1	1	2	1	2	1	2	3	2	1	1	2	2
Amud 1	-	-	2	-	-	-	-	1	3	2	1	1	1	2
Cro-Magnon I	3	3	4	4	3	1	2	1	1	1	1	2	2	3
Cro-Magnon II	3	3	4	4	3	1	2	1	2	1	2	1	2	2
Cro-Magnon III	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Abri Pataud 1	3	3	4	4	3	1	2	1	2	2	1	2	2	2
Chancelade	3	3	4	4	3	1	1	1	2	1	1	2	2	2
Qafzeh 6	3	3	3	3	3	-	-	2	2	1	2	1	2	3
Qafzeh 9	3	3	3	3	3	-	1	2	2	1	1	1	2	3
Skhūl V	-	-	3	-	-	-	-	2	2	1	2	-	-	3
Ohalo II	3	3	4	4	3	1	2	1	2	1	1	1	2	2

Les numéros de la première ligne indiquent le caractère considéré, les chiffres des lignes suivantes correspondent à l'état du caractère pour chaque individu, le signe (-) indique une donnée manquante. Les données détaillées des Hommes modernes de l'Holocène sont disponibles en annexe 2.

Tableau 36 :

Caractères et occurrences des états de caractères du maxillaire au sein de l'échantillon

Caractères Maxillaire	états de caractères	Pléistocène inférieur	Pléistocène moyen	Pléistocène supérieur		Holocène			
				Néandertaliens	HM	Néolithique	Europe	Afrique	Asie
<i>Incurvatio horizontalis</i>	1 absence	0	0	5	0	0	0	0	0
	2 surcreusement	6	5	4	0	3	0	0	0
	3 présence	5	7	0	7	23	48	15	30
<i>Incurvatio sagittalis</i>	1 absence	3	1	7	0	0	0	0	0
	2 surcreusement	6	6	1	0	0	2	0	0
	3 présence	1	4	0	7	26	46	15	30
<i>Incurvatio inframalaris frontalis</i>	1 absence	0	0	5	0	0	0	0	0
	2 faible au niveau de la jonction avec le bord maxillo-alvéolaire	3	2	4	0	0	0	0	1
	3 faible, affecte l'ensemble de la crête	5	5	0	3	3	4	1	1
	4 forte, double incurvation	1	5	0	5	24	44	14	28
Fossette canine	1 absence	2	0	4	0	0	0	0	1
	2 léger surcreusement mal délimité	5	4	4	0	2	1	0	1
	3 surcreusement délimité	1	5	0	2	11	6	1	8
	4 présence	0	2	0	5	12	41	14	20
Relation du bord infra-orbitaire avec le maxillaire	1 discontinuité faible	0	0	5	0	0	0	0	0
	2 discontinuité	6	5	4	0	0	1	0	0
	3 discontinuité forte : maxillaire vertical	3	8	0	7	26	47	15	30
Nombre de foramens infra-orbitaires	1 simple	8	9	3	5	22	43	13	21
	2 multiple	1	2	5	0	3	5	2	9
Position du foramen infra-orbitaire	1 bas ( $\geq 11$ mm)	7	8	6	2	2	0	0	0
	2 haut ( $< 11$ mm)	1	3	2	4	23	48	15	30
Espace sous-alvéolaire	1 hauteur faible ( $\leq 17$ mm)	2	2	2	5	17	45	14	28
	2 hauteur importante ( $> 17$ mm)	9	8	8	3	2	3	1	2
Position de l'insertion de la crête faciale par rapport à l'arcade dentaire	1 P4 et P4-M1	5	1	0	1	0	1	0	0
	2 M1 et M1-M2	6	10	3	7	24	32	14	28
	3 M2 et postérieur	0	0	6	0	1	12	1	1
Torus alvéolaire sur la face vestibulaire du processus alvéolaire	1 absence	10	7	2	7	26	42	14	30
	2 présence	1	4	10	1	0	2	1	0
Torus alvéolaire sur le bord lingual du processus alvéolaire	1 absence	10	5	10	5	24	36	15	25
	2 présence	0	5	0	3	2	9	0	5
<i>Torus palatinus</i>	1 absence	8	7	6	4	14	24	15	25
	2 présence	2	5	3	3	11	24	0	5
Position du foramen incisif	1 postérieure	8	1	4	0	5	1	4	7
	2 antérieure	2	9	5	7	18	47	11	22
Forme de l'arcade dentaire	1 upsoïde : bords parallèles	5	2	4	0	3	6	0	3
	2 bords divergents	3	4	4	4	19	27	14	22
	3 bords convergents	2	5	2	4	2	11	1	5

Etats de caractères morphologiques par groupe chronostratigraphiques de spécimens. Nombre total d'individus étudiés : Pléistocène inférieur : 15 dont 3 *Homo habilis* s.l. ; Pléistocène moyen : 23 ; Pléistocène supérieur : 28 dont 15 Néandertaliens, 9 Hommes Modernes (HM) fossiles ; Néolithiques : 33 dont 13 Sahariens, 20 Européens ; Historique : 93 dont 48 Européens (30 spécimens de Spitalfields, 18 Roumains), 15 Africains (Nigériens), 30 Asiatiques (15 Chinois, 15 Javanais).

## I.3.2. DISCUSSION

La morphologie du maxillaire des fossiles du Pléistocène moyen met en évidence une dichotomie dans notre échantillon, et il semble que nous puissions classer nos spécimens en fonction de leur position chronologique.

Ainsi, les fossiles du Pléistocène moyen tardif qu'ils soient africains (i.e., Jebel Irhoud 1, LH 18 et Florisbad) ou asiatiques (i.e., Dali et Jinniushan) présentent trois incurvations marquées sur le maxillaire (i.e., *incurvatio horizontalis*, *sagittalis* et *inframalaris frontalis*), qui sont typiques de la configuration moderne (voir notamment, Sergi, 1948b ; Vandermeersch, 1981 ; Condemi, 1992).

Au contraire, les individus africains plus anciens Kabwe 1 et Bodo, ainsi que les fossiles européens SH5, Arago XXI et Petralona, montrent des incurvations beaucoup plus atténuées qui rappellent la conformation des Néandertaliens anciens Saccopastore 1 et 2 et Gibraltar 1. Elles sont cependant moins marquées chez ces derniers fossiles (Condemi, 1988b, 1992). La configuration de Steinheim est proche des autres fossiles européens, mais son interprétation est rendue difficile par la déformation importante qui l'affecte (Braun et al., 1998).

Le cas de l'individu immature du Pléistocène inférieur ADT6-69 dont le maxillaire présente une configuration très proche de celle des Hommes modernes (Arsuaga et al., 1999) semble plus complexe. Cependant, cette conformation étonnante pour un individu aussi ancien, peut en partie s'expliquer par le fait qu'il n'a pas atteint l'âge adulte. La morphologie de son maxillaire peut ne pas être considérée comme représentative de celle de la population adulte dont il est issu.

Dans un autre registre, la présence de superstructure osseuse sur la zone maxillo-alvéolaire (i.e., torus alvéolaire sur les faces vestibulaire et linguale du processus alvéolaire et *torus palatinus*) semble séparer les fossiles africains récents du reste de l'échantillon du Pléistocène moyen. En effet, les individus européens présentent souvent ce type de renforcement osseux, notamment Arago XXI et dans une moindre mesure, Petralona, Steinheim et SH5. Ces observations sont valables pour le fossile africain ancien Kabwe 1 et les spécimens asiatiques Dali et Jinniushan. A l'exception du *torus palatinus* qui s'observe chez les Hommes modernes (Broca, 1868 ; Vallois, 1941-1946 ; Vallois et Billy, 1965, nous l'avons particulièrement noté sur nos individus européens), ces structures sont généralement peu représentées au sein des populations modernes. Elles se retrouvent par contre souvent

chez les Néandertaliens. Toutefois, outre le fait que les torus alvéolaires linguale et vestibulaire peuvent être d'origine pathologique (Maureille, 1994), la valeur taxinomique de ces caractères discrets est soumise à caution et ne peut être comparée aux transformations structurelles que nous observons sur le maxillaire des fossiles du Pléistocène moyen.

D'autres caractères sont plus homogènes au sein de notre échantillon du Pléistocène moyen.

Ainsi, le foramen infra-orbitaire est en position basse sur le maxillaire, ce qui rappelle la configuration néandertalienne (Condemi, 1992), et celle que nous avons notée chez les fossiles du Pléistocène inférieur. Par contre, le foramen infra-orbitaire de Jebel Irhoud 1, Ndutu et Jinniushan est en position haute (<11 mm du bord orbitaire) ce qui correspond à la configuration moderne (Patte, 1955). De même, la longueur de l'espace sous-alvéolaire des individus du Pléistocène moyen semble lier ces individus au Pléistocène inférieur et aux Néandertaliens. Seuls LH 18 et Dali se rapprochent des Hommes modernes en présentant un espace sous-alvéolaire court.

L'insertion de la crête faciale se fait au niveau de la première molaire ou du septum entre les deux premières molaires. Cette configuration se retrouve chez les individus du Pléistocène inférieur ainsi que chez les Hommes modernes (Maureille, 1994). Les Néandertaliens, du fait de l'avancée de la partie inférieure de leur massif facial, montrent une crête faciale positionnée plus postérieurement sur la zone maxillo-alvéolaire. Pour Howells (1978) l'avancée de la partie inférieure du massif facial des Néandertaliens est liée à la projection antérieure de l'arcade dentaire, qui est par ailleurs considérée par Maureille (1994) comme plésiomorphe chez les Néandertaliens. Il est intéressant de noter que les deux Néandertaliens anciens de Saccopastore ont une crête faciale positionnée légèrement plus antérieurement.

Enfin, le foramen incisif est situé antérieurement chez nos individus du Pléistocène moyen, comme c'est le cas pour les Hommes modernes, et contrairement à ce que nous observons chez les individus du Pléistocène inférieur.

La morphologie du maxillaire des fossiles du Pléistocène moyen, met en évidence deux tendances dans notre échantillon.

Ainsi, les fossiles africains (i.e., Jebel Irhoud 1, LH 18 et Florisbad) et asiatiques (Dali et Jinniushan) montrent des affinités fortes avec les Hommes modernes (voir notamment,

Stringer, 1985 ; Pope, 1992 ; Hublin, 2001), particulièrement en ce qui concerne la présence d'un maxillaire en flexion dont les trois incurvations sont marquées (i.e., *incurvatio horizontalis*, *sagittalis* et *inframalaris frontalis*).

Les fossiles européens (i.e., SH5, Petralona, Arago XXI et Steinheim) montrent quant à eux une configuration plus particulière. Elle semble intermédiaire entre les Néandertaliens et les Hommes modernes. Ils présentent en effet des incurvations très atténuées sur le maxillaire, ce qui les rapproche notamment des fossiles néandertaliens anciens (i.e., Saccopastore et Gibraltar (voir, Condemi, 1988b, 1992), mais la position de l'insertion de leur crête faciale sur la zone maxillo-alvéolaire (i.e., au niveau de la M1, ou du septum M1-M2) se rapporte plus à la configuration moderne. Finalement, cette morphologie peut paraître assez spécifique de cette période du Pléistocène moyen puisqu'elle se trouve aussi chez les fossiles africains du début du Pléistocène moyen, Kabwe 1 et Bodo.

#### I.4. MORPHOLOGIE DU MASSIF FACIAL SUPERIEUR AU PLEISTOCENE MOYEN

Pour conclure, nous pouvons, tout d'abord, noter que la partie supérieure de la face, notamment la zone orbitaire, tend à présenter une variabilité très importante. Notre étude confirme donc différentes études qui soulignent cette variation anatomique (Patte, 1955 ; Howells, 1973 ; Howells, 1978, 1989 ; Maureille, 1994). Quelques caractères montrent néanmoins une certaine homogénéité chez les fossiles du Pléistocène moyen (e.g., position du bord orbitaire supérieur par rapport au bord orbitaire inférieur), mais ces morphologies sont communes à l'ensemble des fossiles précédant l'apparition de l'Homme moderne.

La configuration du zygomatique et du maxillaire est plus intéressante. En effet, nous avons montré qu'elle permet de mettre en évidence une dichotomie franche dans notre échantillon. Cette dichotomie est d'abord d'ordre chronologique puisqu'elle sépare les fossiles du Pléistocène moyen tardif africains et asiatiques (i.e., Jebel Irhoud 1, LH 18, Florisbad, Dali et Jinniushan), des fossiles européens et africains plus anciens (Petralona, SH5, Arago XXI, Steinheim, Kabwe 1 et Bodo).

Ainsi, la configuration du zygomatique et du maxillaire des premiers spécimens se rapproche de celle des Hommes modernes (e.g., zygomatique en « façade », maxillaire en flexion), tandis que les autres individus présentent plus une morphologie intermédiaire (e.g., zygomatique incurvé vers l'arrière et présentant une angulation verticale faible avec le processus temporal, maxillaire présentant des incurvations atténuées).



Toutefois, il est intéressant de noter que cette organisation morphologique se rapproche aussi de celle des Néandertaliens anciens (notamment Saccopastore et Gibraltar), et qu'un des fossiles européens le plus récent (i.e., Steinheim) présente quelques caractéristiques plus néandertaliennes comme le positionnement des foramens zygomatoco-faciaux en arc sur le zygomatique.

Par conséquent, nous pouvons mettre en évidence un groupe d'hommes fossiles au Pléistocène moyen, qui se différencie à la fois des Hommes modernes, des Néandertaliens et des fossiles du Pléistocène inférieur. Ce groupe est composé d'individus africains (Bodo, Kabwe 1 et Nduvu) et européens (SH5, Arago XXI, Petralona et dans une moindre mesure Steinheim) du Pléistocène moyen ancien et pourrait éventuellement constituer un taxon qui donnerait lieu à la fin du Pléistocène moyen à deux événements de spéciations. Les fossiles européens se différenciant en Néandertaliens et les fossiles africains en Hommes modernes.

## II. ANALYSE PHÉNETIQUE

La morphologie comparée nous a permis d’appréhender la variation morphologique du massif facial au Pléistocène. Nous avons de plus pu mettre en évidence une certaine homogénéité morphologique chez les fossiles du Pléistocène moyen.

Cette seconde partie de nos analyses a pour objectif la formation de groupes de spécimens à l’aide d’une méthode statistique basée sur les caractéristiques morphologiques que nous avons décrites précédemment.

Nous n’avons pas estimé les données manquantes, par conséquent, seuls les spécimens les mieux conservés apparaissent dans ces analyses. Deux caractères morphologiques<sup>7</sup> ont dû être exclus des analyses, étant donné que leur degré de conservation chez les fossiles n’était pas satisfaisant. Nous avons réalisé deux analyses afin de cerner au mieux nos données. La première analyse (i.e., analyse générale) est basée sur la totalité des caractères décrits lors de la morphologie comparée, à l’exception des deux caractères précédemment cités (#45 et 54). La seconde analyse (i.e., analyse partielle) a pour but principal d’inclure le fossile de Gran Dolina ATD6-69/15 et douze caractères morphologiques non conservés chez ce spécimen ont dû être exclus.

### II.1 RESULTATS

L’analyse générale est basée sur trente-trois caractères morphologiques. Elle concerne vingt-un spécimens fossiles (i.e., trois fossiles du Pléistocène inférieur : KNM-ER 3733, D 2700 et Sangiran 17 ; neuf fossiles du Pléistocène moyen : SH5, Arago XXI, Steinheim, Petralona, Jebel Irhoud 1, Bodo, Kabwe 1, Dali et Jinniushan ; six Néandertaliens : Saccopastore 2, Gibraltar 1, La Ferrassie 1, Monte Circeo I, La Chapelle-aux-Saints, Shanidar 5 ; trois *Homo sapiens* : Cro-Magnon 1, Abri Pataud 1 et Ohalo II) et quatre-vingt onze individus modernes dont l’état de conservation était satisfaisant (i.e., Loisy-en-Brie : sept individus, Spitalfields : vingt-neuf, Roumains : douze, Nigeria : quatorze, China : quinze,

---

<sup>7</sup> #45 : forme de l’ensellure nasale dans le plan coronal et #54 : projection de l’épine nasale.

Java : quatorze). Aucun individu de la série néolithique africaine (i.e., Hassi-el-Abiod) n'a pu être intégré dans cette analyse.

Comme nous l'avons observé dans le chapitre IV sur la mandibule, le dendrogramme issu de l'analyse générale (figure 24a, tableau 37) montre tout d'abord une séparation très nette entre les Hommes modernes et les individus fossiles. Cette dichotomie est soutenue par une valeur d'inertie importante (nœud 223, distance morphologique : 0,254). Seuls les spécimens du Pléistocène moyen Jebel Irhoud 1 (nœud 168), Dali et Jinniushan figurent au sein du groupe d'*Homo sapiens*. Dali et Jinniushan (nœud 193, distance morphologique : 0,093) sont cependant séparés de la majorité des Hommes modernes au sein d'un groupe où figure aussi Cro-Magnon 1 (nœud 216, 0,040). La distance maximale au sein du groupe des Hommes modernes est de 0,047 (nœud 218). Le reste de l'échantillon est séparé en deux groupes principaux (nœud 222, distance morphologique : 0,125) composés des fossiles du Pléistocène inférieur et moyen pour l'un et des Néandertaliens pour l'autre. Le groupe des Néandertaliens présente une distance morphologique maximale de 0,049 (nœud 220), comparable à ce que nous obtenons pour les *Homo sapiens*. Ce nœud dissocie les Néandertaliens européens souvent appelés « Néandertaliens classiques » (La Chapelle-aux-Saints, La Ferrassie 1 et Monte Circeo I) d'un groupe formé d'un spécimen du Proche-Orient (Shanidar 5) et d'un spécimen plus ancien (Gibraltar 1). Les fossiles du Pléistocène inférieur sont séparés des individus du Pléistocène moyen (nœud 221, distance 0,061) et se répartissent aussi en deux groupes avec le spécimen asiatique Sangiran 17 isolé des individus afro-européen D 2700 et KNM-ER 3733 (nœud 219, distance 0,048). Le dernier groupe présente une valeur de distance relativement faible (nœud 213, distance morphologique 0,029). Il est formé de fossiles afro-européens du Pléistocène moyen qui s'agrègent en deux sous-groupes distincts. Le premier comprend les spécimens du Pléistocène moyen européen Petralona et Steinheim, ainsi que le crâne de Néandertalien ancien Saccopastore 2 (nœud 225, distance morphologique : 0,021). Le second est formé des individus du Pléistocène moyen européen SH5 et Arago XXI et africains Bodo et Kabwe 1 (nœud 198, distance morphologique : 0,017) (figure 24a, tableau 37).

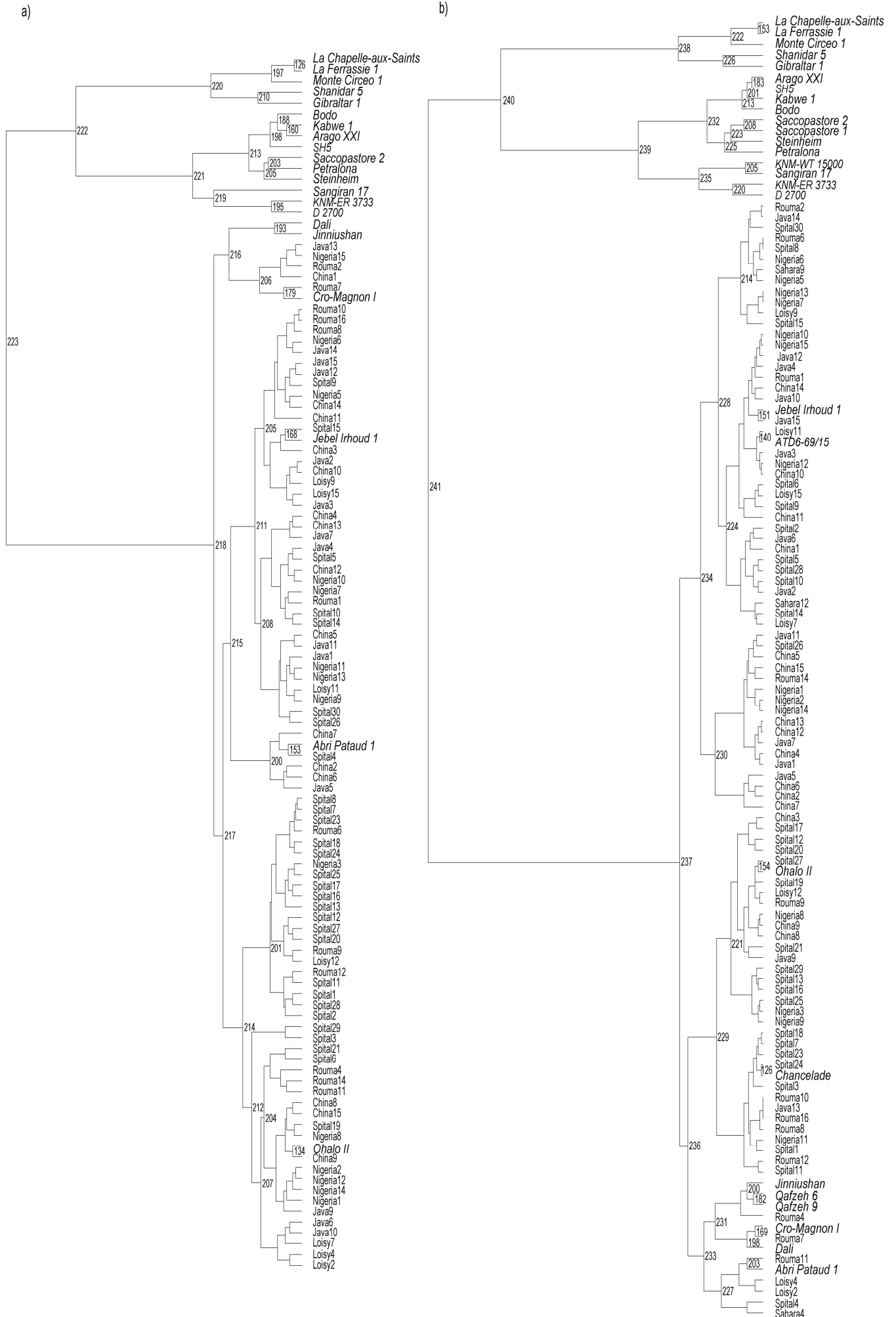


Figure 24 (page précédente) : Dendrogrammes de la classification hiérarchiques basés sur le massif facial supérieur : analyse générale (a), analyse partielle, Pléistocène inférieur (b). Les Hommes modernes sont nettement séparés des spécimens fossiles dans ces dendrogrammes (nœuds 223 et 241) à l'exception de Jebel Irhoud 1 (nœuds 168, 151), Dali et Jinniushan (nœuds 216, 231) qui s'associent aux *Homo sapiens*. Les Néandertaliens forment un cluster à part à l'exception des individus de Saccopastore qui s'associent aux individus du Pléistocène moyen Petralona et Steinheim (nœuds 203 et 223). 19a) Dali et Jinniushan forment un sous-groupe séparé des Hommes modernes. Les fossiles africains et européens du Pléistocène moyen forment un cluster séparé à la fois des individus du Pléistocène inférieur et des Néandertaliens (exception faite de Saccopastore 2). 19b) L'analyse partielle permet d'observer le comportement de cinq autres fossiles (i.e., ATD6-69/15, KNM-WT 15000, Saccopastore 1, Qafzeh 6 et 9, Chancelade). 12 caractères (i.e., #40, 41, 43, 44, 50, 51, 53, 56, 57, 58, 66, 67) non conservés sur ces spécimens ont été écartés de l'analyse. 3 individus néolithiques ont aussi pu être inclus dans l'analyse (Sahara 4, 9 et 12). Il est intéressant de noter l'association des spécimens du Pléistocène moyen asiatique Dali et Jinniushan avec les fossiles d'Hommes modernes (i.e., Abri Pataud 1, Cro-Magnon I, Qafzeh 6 et 9) (nœud 236). ATD6-69/15 fait parti intégrante du groupe des Hommes modernes (nœuds 228 et 140) au sein du même cluster que Jebel Irhoud 1 (nœud 151). KNM-WT 15000 s'associe avec Sangiran 17 au sein du cluster du Pléistocène inférieur (nœuds 205 et 235), alors que le fossile de Saccopastore 1 se rapproche de Saccopastore 2 au sein du cluster des spécimens afro-européens du Pléistocène moyen (nœuds 208 et 232).

Tableau 37 :

Description des principaux nœuds des dendrogrammes issus de l'analyse générale et de l'analyse partielle

Analyse générale			Analyse partielle		
Nœud	Inertie	Description	Nœud	Inertie	Description
223	0,254	Hommes modernes – hommes fossiles	241	0,331	Hommes modernes – hommes fossiles
222	0,125	Pléistocène moyen et inférieur – Néandertaliens	240	0,180	Pléistocène moyen et inférieur – Néandertaliens
221	0,060	Pléistocène inférieur – Pléistocène moyen	239	0,085	Pléistocène inférieur – Pléistocène moyen
220	0,049	Gibraltar 1/Shanidar 5 – Néandertaliens classiques	238	0,058	Gibraltar 1/Shanidar 5 – Néandertaliens classiques
219	0,048	D 2700/KNM-ER 3733 – Sangiran 17	237	0,057	Distance morphologique maximale entre les Hommes modernes
218	0,047	Distance morphologique maximale entre les Hommes modernes	236	0,051	Sahara4/Spital4/Loisy2/Loisy4/Abri Pataud1/Rouma11/Dali/Rouma7/Cro-Magnon I/Rouma4/Qafzeh 9/Qafzeh 6/Jinniushan – Hommes modernes
216	0,040	Cro-Magnon 1/ Rouma7/China1/Rouma2/Nigeria15/Java13 – Jinniushan/Dali	235	0,044	D 2700/KNM-ER 3733 – Sangiran 17/KNM-WT 15000
213	0,029	SH5/Arago XXI/Kabwe 1/Bodo – Steinheim/Petralona/Saccopastore 2	232	0,038	Steinheim/Petralona/Saccopastore 1 et 2 – Bodo/Kabwe 1/SH4/Arago XXI

Les colonnes Nœud indiquent le numéro de chaque embranchement identifié sur les dendrogrammes (figure 24). Les colonnes Description présentent la composition des clusters déterminés par chaque nœud. L'inertie correspond à la distance morphologique entre les groupes de spécimens identifiés par un nœud. Nœuds 220 et 238 : distance morphologique maximale entre les Néandertaliens ; nœuds 213 et 232 : distance morphologique maximale entre les fossiles afro-européens du Pléistocène moyen. L'ensemble des nœuds est décrit en annexe 3.

Les tableaux 38 et 39 présentent les caractères morphologiques significatifs ( $p < 0,05$ ) permettant de décrire chacune des partitions de la classification hiérarchique. Dix-huit caractères expliquent la formation du cluster des Hommes modernes (tableau 38) :

- Région orbitaire et ouverture nasale : bord orbitaire supérieur positionné postérieurement par rapport au bord inférieur, bord orbitaire supérieur fortement incliné vers l'extérieur, espace inter-orbitaire étroit, bord latéraux de l'ouverture nasal verticaux à concaves, sol de la cavité nasale incliné, bord inférieur de la cavité nasale net,
- Zygomatique : zygomatique en façade et corps du zygomatique bombé,
- Maxillaire : espace sous-alvéolaire court, absence de torus alvéolaire sur la face vestibulaire du processus alvéolaire, foramen incisif positionné antérieurement, présence d'une fossette canine et des trois incurvations sur le maxillaire, foramen infra-orbitaire en position haute, bord infra-orbitaire présentant une discontinuité forte avec le maxillaire.

Quatorze traits peuvent être identifiés pour expliquer la formation du cluster des Néandertaliens (tableau 38) :

- Région orbitaire et ouverture nasale : bord orbitaire supérieur positionné antérieurement par rapport au bord inférieur, bord inférieur de la cavité nasale présentant une fossette pré nasale, sol de la cavité nasale sur deux niveaux,
- Zygomatique : zygomatique dans le prolongement du maxillaire et présence de foramen zygomatoco-faciaux multiples disposés en arc,
- Maxillaire : présence d'un torus sur le bord vestibulaire du processus alvéolaire, espace sous-alvéolaire long, insertion de la crête faciale en M2, absence de fossette canine et des trois incurvations sur le maxillaire, foramen infra-orbitaire en position basse, bord infra-orbitaire et maxillaire présentant une discontinuité faible.

Tableau 38 :

Analyse générale : Présentation des caractéristiques morphologiques statistiquement significatives pour décrire les classes des Hommes modernes (gauche) et des Néandertaliens (droite)

Caractères morphologiques	Etats	T	p	Caractères morphologiques	Etats	T	p
Hommes modernes				Néandertaliens			
<i>Incurvatio sagittalis</i>	présente	8,02	0,000	<i>Incurvatio sagittalis</i>	absente	4,93	0,000
<i>Incurvatio horizontalis</i>	présente	7,80	0,000	Bord inférieur de l'ouverture nasale	fossette prénasale	4,93	0,000
Foramen infra-orbitaire: position	haut	7,46	0,000	Zygomatique: orientation par rapport au maxillaire	oblique, prolongement	4,80	0,000
Zygomatique: orientation par rapport au maxillaire	en façade	7,35	0,000	<i>Incurvatio inframalaris frontalis</i>	absente	4,80	0,000
<i>Incurvatio inframalaris frontalis</i>	forte, double incurvation	7,34	0,000	Relation du bord infra-orbitaire avec le maxillaire	discontinuité faible	4,80	0,000
Relation du bord infra-orbitaire avec le maxillaire	discontinuité forte	7,00	0,000	<i>Incurvatio horizontalis</i>	absente	3,92	0,000
Espace sous-alvéolaire	court	6,10	0,000	Cavité nasale: configuration du sol	deux niveaux	3,75	0,000
Fossette canine	présence	5,53	0,000	Torus alvéolaire: face vestibulaire du processus alvéolaire	présent	3,37	0,000
Torus alvéolaire: face vestibulaire du processus alvéolaire	absence	5,10	0,000	Fossette canine	absente	3,33	0,000
Bord orbitaire supérieur par rapport au bord inférieur	postérieur	4,90	0,000	Foramen infra-orbitaire: position	bas	3,18	0,001
Processus temporal du zygomatique: projection sur l'ouverture nasale	haute	3,98	0,000	Crête faciale: position de l'insertion	M2 et postérieur	2,85	0,002
Espace inter-orbitaire	étroit	3,77	0,000	Espace sous-alvéolaire	long	2,63	0,004
Bords latéraux de l'ouverture nasale: orientation	verticaux à concaves	2,88	0,002	Bord orbitaire supérieur par rapport au bord inférieur	antérieur	2,38	0,009
Bord orbitaire supérieur	fortement incliné vers l'extérieur	2,63	0,004	Foramen zygomatoco-facial	multiples en arc	2,10	0,018
Foramen incisif: position	antérieur	2,55	0,005	-	-	-	-
Cavité nasale: configuration du sol	incliné	2,41	0,008	-	-	-	-
Bord inférieur de l'ouverture nasale	net	2,29	0,011	-	-	-	-
Corps du zygomatique: relief	bombement	2,17	0,015	-	-	-	-

L'analyse statistique identifie les états de caractères qui contribuent le plus à la formation de chaque classe. Pour une probabilité p de 5% (i.e.,  $p < 0,05$ ), la Valeur-Test (T) doit être  $\geq 2$ .

Le cluster formé par les individus du Pléistocène inférieur (D 2700, KNM-ER 3733 et Sangiran 17) peut être décrit par cinq traits morphologiques significatifs (i.e., bords latéraux de l'ouverture nasale inclinés, os nasaux peu projetés, présence d'un surcreusement au niveau des *incurvatio sagittalis* et *horizontalis* et foramen incisif positionné postérieurement) (tableau 39). Ce groupe est supporté par un petit nombre de caractères qui s'observent généralement chez de nombreux spécimens fossiles anciens. Cette situation est due au fait que ces individus très différents de l'ensemble de notre échantillon se regroupent par défaut, ne trouvant pas d'autres spécimens plus proches d'eux pour permettre la formation d'un groupe plus cohérent.

La situation est différente pour le cluster suivant qui regroupe les individus du Pléistocène moyen afro-européen ainsi que le Néandertalien ancien Saccopastore 2. Ce groupe est beaucoup plus homogène, et treize caractères permettent de le décrire (tableau 39) :

- Région orbitaire et ouverture nasale : bord orbitaire supérieur positionné antérieurement au bord inférieur, espace inter-orbitaire large, nasion profond par rapport à la glabelle, bord inférieur de l'ouverture nasale présentant une fossette pré nasale,
- Zygomatique : zygomatique incurvé par rapport au maxillaire
- Maxillaire : présence d'un torus sur le bord vestibulaire du processus alvéolaire, espace sous-alvéolaire long, présence d'un léger surcreusement au niveau de la fossette canine, *incurvatio inframalaris* faible affectant l'ensemble de la crête, présence d'un surcreusement au niveau des *incurvatio horizontalis* et *sagittalis*, foramen infra-orbitaire en position basse, bord infra-orbitaire présentant une discontinuité avec le maxillaire.

Tableau 39 :

Analyse générale : Présentation des caractéristiques morphologiques statistiquement significatives pour décrire les classes formées par les spécimens du Pléistocène moyen (gauche) et du Pléistocène inférieur (droite)

Caractères morphologiques	Etats	T	p	Caractères morphologiques	Etats	T	p
Pléistocène moyen				Pléistocène inférieur			
Zygomatique: orientation par rapport au maxillaire	incurvé	6,24	0,000	Bords latéraux de l'ouverture nasale: orientation	inclinés	4,45	0,000
Foramen infra-orbitaire: position	bas	5,21	0,000	Foramen incisif: position	postérieur	2,58	0,005
Relation du bord infra-orbitaire avec le maxillaire	discontinuité	5,03	0,000	Os nasaux: projection par rapport à la suture naso-frontal	faible	2,04	0,021
<i>Incurvatio horizontalis</i>	surcreusement	4,86	0,000	<i>Incurvatio sagittalis</i>	surcreusement	2,04	0,021
Espace sous-alvéolaire	long	4,51	0,000	<i>Incurvatio horizontalis</i>	surcreusement	2,04	0,021
Bord orbitaire supérieur par rapport au bord inférieur	antérieur	4,20	0,000	-	-	-	-
<i>Incurvatio sagittalis</i>	surcreusement	3,97	0,000	-	-	-	-
Fossette canine	léger surcreusement	3,82	0,000	-	-	-	-
Espace inter-orbitaire	large	3,72	0,000	-	-	-	-
Torus alvéolaire: face vestibulaire du processus alvéolaire	présent	3,69	0,000	-	-	-	-
Profondeur nasion par rapport à la glabelle	profond	3,57	0,000	-	-	-	-
<i>Incurvatio inframalaris frontalis</i>	faible, affecte l'ensemble de la crête	3,57	0,000	-	-	-	-
Bord inférieur de l'ouverture nasale	fossette pré nasale	2,43	0,007	-	-	-	-

L'analyse statistique identifie les états de caractères qui contribuent le plus à la formation de chaque classe. Pour une probabilité p de 5% (i.e.,  $p < 0,05$ ), la Valeur-Test (T) doit être  $\geq 2$ .



L'analyse partielle est basée sur vingt-et-un caractères suite à l'exclusion de douze traits morphologique<sup>8</sup> afin d'inclure le spécimen du Pléistocène inférieur ATD6-69/15. Ceci nous a aussi permis d'inclure d'autres spécimens dont les parties manquantes étaient concordantes avec celles du fossile ATD6-69/15 (KNM-WT 15000, Saccopastore 1, Qafzeh 6 et 9, Chancelade et trois Néolithiques : Sahara 4, 9 et 12).

Le dendrogramme issu de l'analyse partielle (figure 24b) met aussi en évidence la séparation entre les Hommes modernes et le reste de l'échantillon soutenue par une distance morphologique, 0,331 (nœud 241) encore plus importante que dans l'analyse générale. De plus, certains *Homo sapiens* fossiles (Abri Pataud 1, Cro-Magnon I, Qafzeh 6 et 9) s'associent avec Dali et Jinniushan pour former un sous-groupe du cluster principal des Hommes modernes (nœud 236, distance morphologique : 0,051). Trois individus néolithiques sont aussi présents au sein de ce groupe (Sahara 4, Loisy 2 et 4). Jebel Irhoud 1 (nœud 151) est toujours intégré dans le groupe principal des Hommes modernes. Il est de plus accompagné de l'individu immature ATD6-69/15 (nœud 140) au sein d'un sous-groupe (nœud 224, distance morphologique : 0,025). Les Néandertaliens présentent la même configuration que lors de l'analyse générale au sein d'un cluster supporté par une distance morphologique maximale légèrement plus élevée, 0,058 (nœud 238). Les spécimens du Pléistocène inférieur forment un cluster séparé des individus du Pléistocène moyen (nœud 239, distance morphologique : 0,085), qui intègre le spécimen immature KNM-WT 15000 associé principalement à Sangiran 17 (nœud 205, distance morphologique : 0,021). Les individus du Pléistocène moyen présentent eux aussi la même organisation que lors de l'analyse générale, à l'exception du spécimen Saccopastore 1 qui s'associe fortement avec Saccopastore 2 (nœud 208, distance morphologique : 0,013) en compagnie de Petralona (nœud 225) et Steinheim (nœud 223) (figure 24b, tableau 37).

Comme nous l'avons noté précédemment, peu de caractères sont significatifs pour expliquer l'association des individus du Pléistocène inférieur. Sur les six caractères, trois n'étaient pas significatifs dans l'analyse générale (i.e., absence de fossette canine, insertion de

---

<sup>8</sup> #40 : forme du bord orbitaire supérieur, #41 : forme du bord orbitaire supéro-latéral, #43 : taille de l'espace inter-orbitaire, #44 : relation entre la suture fronto-nasale et fronto-maxillaire, #50 : profondeur relative du nasion par rapport à la glabelle, #51 : projection des os nasaux par rapport à la suture naso-frontale, #53 : position de la projection de la partie inférieure du processus temporal du zygomatique (point craniométrique zygotemporal inférieur) par rapport à l'ouverture nasale, #56 : relief sur la surface du *facies lateralis* du processus frontal du zygomatique, #57 : développement d'un *tuberculum marginale* sur le bord temporal du zygomatique, #58 : nombre et disposition du foramen zygomatiko-facial, #66 : nombre de foramen infra-orbitaire, #67 : position du foramen infra-orbitaire sur le maxillaire.

la crête faciale ne P4, P4-M1, présence d'une *incurvatio inframalaris frontalis* faible) (tableau 39). Les caractères justifiant la formation du cluster des individus afro-européens du Pléistocène moyen sont identiques à ce que nous avons obtenu lors de l'analyse générale, à l'exception d'un trait, la présence d'une faible *incurvatio inframalaris frontalis*. Cet état de caractère cohabite avec la présence d'une faible *incurvation inframalaris frontalis* affectant l'ensemble de la crête faciale. Ceci est dû à la présence au sein du groupe des deux individus de Saccopastore dont la crête faciale est plus rectiligne (tableau 40).

**Tableau 40 :**

Analyse partielle : Présentation des caractéristiques morphologiques statistiquement significatives pour décrire les classes formées par les spécimens du Pléistocène moyen (gauche) et les spécimens du Pléistocène inférieur (droite)

Caractère morphologique	Etats	T	p	Caractère morphologique	Etats	T	p
<b>Pléistocène moyen</b>				<b>Pléistocène inférieur</b>			
Zygomatique: orientation par rapport au maxillaire	incurvé vers l'arrière	6,71	0,000	Bords latéraux de l'ouverture nasale: orientation	inclinés vers l'avant	5,17	0,000
Relation du bord infra-orbitaire avec le maxillaire	discontinuité	5,36	0,000	Foramen incisif: position	postérieur	3,13	0,001
<i>Incurvatio horizontalis</i>	surcreusement	5,21	0,000	<i>Incurvatio horizontalis</i>	surcreusement	2,76	0,003
Espace sous-alvéolaire	long	4,72	0,000	Crête facial: position de l'insertion	P4, P4-M1	2,41	0,008
<i>Incurvatio sagittalis</i>	surcreusement	4,52	0,000	Fossette canine	absente	2,26	0,012
Bord orbitaire supérieur par rapport au bord inférieur	antérieur	4,43	0,000	<i>Incurvatio inframalaris frontalis</i>	faible	2,13	0,016
Fossette canine	léger surcreusement	4,24	0,000	-	-	-	-
Torus alvéolaire: face vestibulaire du processus alvéolaire	présent	4,24	0,000	-	-	-	-
<i>Incurvatio inframalaris frontalis</i>	faible, affecte l'ensemble de la crête	3,20	0,001	-	-	-	-
<i>Incurvatio inframalaris frontalis</i>	faible	2,51	0,006	-	-	-	-
Bord inférieur de l'ouverture nasale	fossette pré nasale	2,36	0,009	-	-	-	-

L'analyse statistique identifie les états de caractères qui contribuent le plus à la formation de chaque classe. Pour une probabilité p de 5% (i.e.,  $p < 0,05$ ), la Valeur-Test (T) doit être  $\geq 2$ .

## II.2 DISCUSSION

Comme nous avons pu le voir, les deux classifications hiérarchiques confirment la dichotomie franche qui existe entre les Hommes modernes et le reste de l'échantillon.

Il nous semble toutefois important de souligner la présence du spécimen immature ATD6-69/15 au sein du cluster des Hommes modernes (figure 24b). Cette position surprenante en regard de la position chronostratigraphique de ce fossile peut s'expliquer par

différents paramètres. Le premier est la suppression d'un certain nombre de caractères afin d'intégrer ce fossile dans la classification hiérarchique. Cependant, les différents groupes issus de l'analyse partielle ne présentent pas de changement important par rapport à l'analyse générale ; il semble plus probable que ce soit en fait la morphologie du maxillaire (i.e., maxillaire en inflexion, voir, Arsuaga et al., 1999) de cet individu qui soit responsable d'une telle association. Il faut néanmoins prendre en considération le fait qu'il est difficile d'inférer à partir d'un individu juvénile la morphologie des adultes, même si les caractères adultes de la face semblent se mettre en place après l'éruption de la première molaire définitive (Tillier, 1986).

En ce qui concerne les autres fossiles du Pléistocène inférieur, nous pouvons remarquer que le seul spécimen asiatique, Sangiran 17, est mis de côté dans l'analyse générale (figure 24a). Cette séparation pourrait correspondre à une éventuelle différenciation régionale entre les individus asiatiques et africains, largement discutée dans la littérature (Andrews, 1984 ; Rightmire, 1990 ; Wood, 1994 ; Antón, 2003 ; Mallegni et al., 2003 ; Manzi, 2004a). Cependant, la distance morphologique maximale au sein des individus du Pléistocène moyen est du même ordre que ce que nous observons pour les Néandertaliens et les Hommes modernes dans les deux analyses (0,048 et 0,047 respectivement). De plus, nous ne disposons pas d'assez d'individus dont l'état de conservation soit satisfaisant pour une inclusion dans les analyses phénétiques. Enfin, l'individu immature africain KNM-WT 15000 s'associe à Sangiran 17 dans l'analyse partielle (figure 24b). Il est donc difficile, du moins à ce stade de l'étude, d'inférer une quelconque hypothèse concernant les affinités morphologiques et les tendances évolutives qui peuvent éventuellement en découler, entre l'Asie et l'Afrique au Pléistocène inférieur.

#### *Un groupe homogène*

Pour ce qui est du Pléistocène moyen, nous avons noté la formation d'un groupe de fossiles africains (Bodo et Kabwe 1) et européens (Arago XXI, SH5, Petralona et Steinheim) dont l'association est forte dans les deux analyses (0,029 pour l'analyse générale et 0,038 pour l'analyse partielle). Les caractères permettant de décrire ce groupe sont particulièrement intéressants. Il s'agit en effet d'un mélange de caractères dont nous pouvons observer la présence chez la plupart des individus fossiles précédant l'apparition des Hommes modernes (e.g., foramen infra-orbitaire bas sur le maxillaire, espace sous-alvéolaire développé en longueur, espace inter-orbitaire large et bord orbitaire supérieur positionné antérieurement au bord orbitaire inférieur), de caractères qui semblent plus spécifiques du Pléistocène moyen

(e.g., nasion profond par rapport à la glabellle, présence d'un torus alvéolaire sur la face vestibulaire du processus alvéolaire du maxillaire), ainsi que d'un caractère plus fréquent chez les Néandertaliens (présence d'une fossette pré nasale). Cependant, si ces caractères marquent le schéma morphologique de ces individus, la conformation du maxillaire et du zygomatique semble à bien des égards encore plus intéressante. Ainsi, la combinaison, relativement unique, de caractères intermédiaires entre la configuration des Hommes modernes et celle des Néandertaliens joue un rôle important dans la définition du groupe (i.e., zygomatique incurvé vers l'arrière, présence atténuée des trois incurvations spécifiques du maxillaire moderne).

Enfin, ces individus se différencient nettement des autres groupes de notre échantillon, à l'exception des Néandertaliens puisque les Néandertaliens anciens de Saccopastore montrent des similitudes importantes avec Steinheim et Petralona.

#### Divergences évolutives

Le groupe Pléistocène moyen est divisé en deux sous-groupes. Si l'un réunit des fossiles européens (Arago XXI et SH5) et africains (Bodo et Kabwe 1), l'autre associe les spécimens européens Petralona et Steinheim au Néandertalien ancien Saccopastore 2, dans l'analyse générale, et Saccopastore 1 dans l'analyse partielle (figure 24).

Cette association peut tout d'abord, sembler peu justifiée tant il est vrai que les spécimens de Saccopastore, tout en présentant une certaine variabilité par rapport aux Néandertaliens classiques, sont proches de ceux-ci (Condemi, 1992). La configuration du maxillaire et du zygomatique joue cependant un rôle considérable dans cette classification. Dans son étude sur les individus de Saccopastore, Condemi (1992) classe ces fossiles au sein de l'espèce *Homo neanderthalensis* (ou la sous-espèce *Homo sapiens neanderthalensis*) tout en notant qu'ils ne présentent pas l'ensemble des caractères dérivés néandertaliens. Condemi qualifie notamment le maxillaire et le zygomatique de ces spécimens comme portant des « caractères néandertaliens partiellement développés » (Condemi, 1992 : 141), et note aussi que les fossiles de Steinheim, Arago XXI et Petralona ont des incurvations *sagittalis* et *horizontalis* plus développées que celles observées chez les spécimens de Saccopastore et de Gibraltar 1. Nos observations concordent avec ces affirmations. Nous avons cependant noté, comme l'avait d'ailleurs souligné Maureille (1994), que parmi les fossiles européens du Pléistocène moyen, Petralona présente le maxillaire le plus « en extension ». Le maxillaire de Steinheim semble légèrement plus infléchi, mais cela est dû en grande partie à son degré de déformation (Braun et al., 1998), comme nous l'avons discuté ci-dessus.

D'un autre côté, il est possible que l'utilisation de caractères morphologiques et d'états de caractères distincts comme base pour l'analyse phénétique nous fasse perdre un certain degré de variabilité. Ainsi, afin d'éviter de rendre la codification des incurvations de la surface antérieure du maxillaire (i.e., *incurvatio horizontalis* et *sagittalis*) conflictuelle, nous n'avons utilisé que trois états de caractères pour les coder. Or, la différence qui existe, par exemple entre les maxillaires de Petralona et Saccopastore 2, se trouve de cette façon réduite artificiellement. Par conséquent, la similarité entre les individus afro-européens du Pléistocène moyen et les fossiles de Saccopastore se trouve éventuellement amplifiée. De plus, le fait de séparer l'analyse du massif facial supérieur de l'analyse de la calvaria, nous permet certes d'augmenter de façon substantielle le nombre de fossiles concernés par l'analyse phénétique sans estimer les caractères manquants, mais nous empêche de considérer sur chacune de ces analyses ces individus dans leur globalité.

Cependant et malgré ces réserves, il semble que cette similarité entre les individus européens du Pléistocène moyen et les Néandertaliens anciens de Saccopastore s'inscrive dans le mouvement de néandertalisation déjà décrit par de nombreux auteurs au Pléistocène moyen européen (Conдеми, 1992 ; Dean et al., 1998 ; Conдеми, 2001 ; Tattersall et Schwartz, 2006). D'autant plus que ce sont les fossiles du Pléistocène moyen les plus récents (i.e., Steinheim et Petralona) qui semblent partager le plus d'affinité avec les spécimens de Saccopastore (figure 24).

Les autres individus du Pléistocène moyen qui ne font pas partie de ce premier groupe sont tous portés par la branche principale des Hommes modernes (figure 24). Il s'agit d'un fossile africain du Pléistocène moyen tardif (Jebel Irhoud 1) et de deux individus asiatiques (Dali et Jinniushan), datés eux aussi de la fin du Pléistocène moyen. Les spécimens asiatiques forment cependant un groupe légèrement à part des Hommes modernes (figure 24a). Lors de l'analyse partielle, ils s'associent avec les fossiles d'*Homo sapiens* dont les spécimens de Qafzeh. Ces trois fossiles présentent néanmoins les caractéristiques principales des Hommes modernes en ce qui concerne la structure anatomique du massif facial supérieur (i.e., zygomatique en « façade », face en inflexion).

En tout état de cause, et au vue de l'étude phénétique du massif facial supérieur, nous avons au Pléistocène moyen deux types d'individus. Les premiers se composent d'individus européens (Arago XXI, SH5, Petralona et Steinheim) et d'individus africains (Bodo et Kabwe

1) relativement anciens, dont la face porte des caractères qui semblent assez spécifiques du Pléistocène moyen. Ils forment un groupe cohérent d'un point de vue morphologique, et nous laissent envisager l'hypothèse d'une population afro-européenne homogène au Pléistocène moyen. Les seconds spécimens sont des fossiles africains (e.g., Jebel Irhoud 1, LH 18) et asiatiques (Dali, Jinniushan) du Pléistocène moyen tardif. Ils présentent, en ce qui concerne la morphologie de leur face, des affinités fortes avec l'Homme moderne (Pope, 1992 ; Hublin, 2001).

Cet état des lieux au Pléistocène moyen nous permet d'envisager les hypothèses développées sur l'existence d'un taxon afro-européen par certains auteurs (Stringer, 1983, 1985 ; Rightmire, 1990, 1996, 1998), comme éventuel ancêtre commun des Hommes modernes et des Néandertaliens. Le fait que les individus européens les plus récents semblent présenter une affinité plus prononcée avec les Néandertaliens (Petralona, Steinheim), et que les individus africains du Pléistocène moyen tardif présentent une ressemblance plus importante avec les individus modernes renforce d'autant plus ce scénario.

### III. MORPHOMETRIE GEOMETRIQUE

Nous avons mis en évidence certaines tendances évolutives au Pléistocène moyen lors de la morphologie comparée et de l'analyse phénétique.

Nous nous proposons, dans cette troisième partie, de reconsidérer notre échantillon au travers d'une analyse par morphométrie géométrique. Nous allons travailler sur les conformations des spécimens de notre échantillon, basées sur des points repères enregistrés dans l'espace (cf. chapitre III).

#### III.1 RESULTATS

Nous avons sélectionné huit points repères pour analyser le massif facial supérieur (c.f., chapitre III, figure 25, tableau 42).

L'analyse porte sur quatorze Hommes modernes<sup>9</sup> de l'Holocène, cinq *Homo sapiens* fossiles, huit Néandertaliens et sept fossiles du Pléistocène inférieur. Huit fossiles du Pléistocène moyen ont pu être inclus dans l'analyse (tableaux 41a et b).

Tableau 41a :

Spécimens de l'Holocène inclus dans l'analyse par morphométrie géométrique du massif facial supérieur

Europe			Afrique			Asie		
spécimen	chronologie	sexe	spécimen	chronologie	sexe	spécimen	chronologie	sexe
Rouma2	19ème	H	Nigeria2	19ème	F	China1	19ème	H
Spital3	18-19ème	F	Nigeria3	19ème	H	China5	19ème	F
Loisy1	Néolithique	-	Sahara4	Néolithique	H	Java1	19ème	H
Loisy5	Néolithique	-	Sahara7	Néolithique	H	Java3	19ème	F
Loisy11	Néolithique	-	Sahara12	Néolithique	H	-	-	-

Nous n'avons pas pu inclure de spécimen féminin provenant du site Saharien de Hassi El Abiod, étant donné l'état de conservation de la série.

<sup>9</sup>Les statistiques lambda de Wilks (Wilks, 1962) (mesure la qualité de l'analyse discriminante) et M de Box (Colley et Lohnes, 1971) (test l'égalité des matrices de covariance des groupes) permettent de valider l'analyse discriminante linéaire. Elles nécessitent la réduction de notre échantillon d'Hommes modernes afin de rendre les trois groupes plus homogènes. Quatorze spécimens modernes ont été tirés au sort en respectant un ratio homme/femme proche de un.

Tableau 41b :

Spécimens du Pléistocène inclus dans l'analyse par morphométrie géométrique du massif facial supérieur

Pléistocène inférieur		Pléistocène moyen		Pléistocène supérieur			
spécimen	origine	spécimen	origine	Néandertaliens		Hommes modernes	
				spécimen	origine	spécimen	origine
KNM-ER 3733	Afrique	SH5	Europe	Amud 1	Proche-Orient	Ohalo II	Proche-Orient
KNM-WT 15000	Afrique	Arago XXI	Europe	Shanidar 5	Moyen-Orient	Qafzeh 6	Proche-Orient
KNM-ER1813	Afrique	Petralona	Europe	Saint Césaire	Europe	Qafzeh 9	Proche-Orient
OH24	Afrique	Jebel Irhoud 1	Afrique	La Chapelle-aux-Saints	Europe	Abri Pataud 1	Europe
KNM-ER 1470	Afrique	Kabwe 1	Afrique	Monte Circeo I	Europe	Cro-Magnon I	Europe
D 2700	Asie	Bodo	Afrique	La Ferrassie1	Europe	-	-
Sangiran 17	Asie	Dali	Asie	Gibraltar 1	Europe	-	-
-	-	Jinniushan	Asie	Saccopastore 2	Europe	-	-

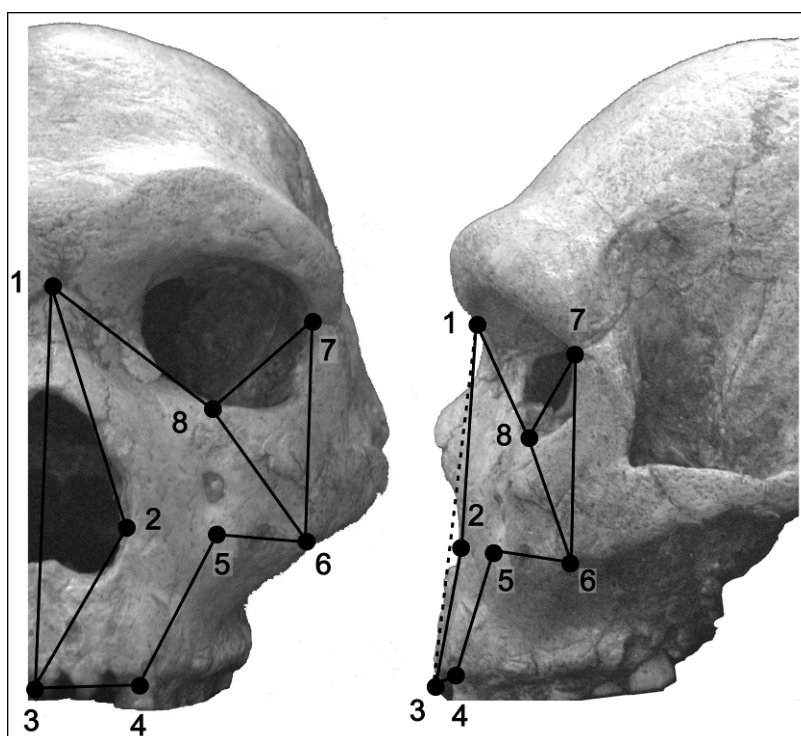


Figure 25 : Présentation des points repères utilisés dans l'analyse par morphométrie géométrique (crâne de Petralona). La description des points est explicitée dans le tableau 39 ainsi que dans la chapitre III.

Tableau 42 :

Points repères utilisés dans l'analyse du massif facial supérieur par morphométrie géométrique

n°	nom	description des landmarks	type
1	<b>nasion</b>	intersection de la suture naso-frontale et du plan médian	I
2	<b>nasal latéral</b>	point le plus latéral du bord latéral de l'ouverture nasale	III
3	<b>prosthion</b>	point le plus antérieur dans le plan médian entre les incisives centrales	I
4	<b>canin</b>	point le plus antéro-latéral du bord alvéolaire antéro-externe de l'alvéole de la canine	III
5	<b>infra-orbitaire</b>	point de la face antérieure du maxillaire qui correspond à la projection orthogonale du milieu de la distance du nasal latéral au zygo-maxillaire antérieur	III
6	<b>zygo-maxillaire antérieur</b>	point le plus antéro-inférieur de la suture zygomatoco-maxillaire	II
7	<b>fronto-malaire orbitaire</b>	intersection du bord latéral de l'orbite et de la suture fronto-zygomatique	I
8	<b>zygo-orbitaire</b>	point le plus supéro-médial de la suture zygomatoco-maxillaire	II

Numéro, nom, description et type de chacun des points repères utilisés dans l'analyse.



## III.1.1. ANALYSE EN COMPOSANTES PRINCIPALES

Plus de 90,5% de la variance totale sont représentés par les dix premières composantes principales, avec un maximum de variance de 21,87 % pour la première composante (CP1) (tableau 43). La figure 26 représente la projection des conformations des individus dans le plan formé par les deux premières composantes qui représentent à elle deux près de 40 % de la variance totale.

Tableau 43 :

Composantes principales regroupant plus de 90% de la variance totale

PC	valeurs propres	% variance totale	% variance cumulée
1	0,00341	21,87	21,87
2	0,00281	18,01	39,88
3	0,00180	11,56	51,44
4	0,00179	11,46	62,91
5	0,00102	6,51	69,42
6	0,00094	6,04	75,46
7	0,00076	4,89	80,35
8	0,00061	3,89	84,24
9	0,00054	3,47	87,71
10	0,00043	2,79	90,5

Chaque composante principale est présentée avec sa valeur propre, le pourcentage de variance expliqué par la composante, ainsi que le pourcentage de variance cumulée avec les composantes précédentes.

Tout d’abord, il apparaît que la projection des conformations des individus de notre échantillon sur les deux premières composantes montre une discrimination importante entre les spécimens modernes, les Néandertaliens et les fossiles du Pléistocène inférieur (figure 26).

La CP1 sépare nettement les Néandertaliens (valeurs positives) des autres individus de l’échantillon. Le nuage de points néandertalien est très homogène sur cette composante, et aucun groupe ne se dégage réellement parmi ces individus. Les différences régionales ou temporelles ne semblent pas représentées sur ce plan. En effet, sur la CP1, les individus du Proche-Orient (i.e., Amud 1 et Shanidar 5) et les deux Néandertaliens anciens Saccopastore 2 et Gibraltar 1 se placent résolument au sein du nuage de points, tandis que les positions extrêmes sont occupées par deux Néandertaliens européens classiques (i.e., La Ferrassie 1 et Monte Circeo I) (figure 26).

Les Hommes modernes et les individus du Pléistocène inférieur se regroupent du côté des valeurs négatives de cette composante. Le nuage de points des fossiles du Pléistocène

inférieur est nettement plus étendu que celui des Néandertaliens sur la CP1, et les fossiles africains KNM-ER 1470, OH 24 et KNM-ER 3733, ainsi que le spécimen de Java Sangiran 17, présentent les valeurs les plus négatives de l'échantillon. Par contre, il est intéressant de noter que les individus juvéniles D 2700 et KNM-WT 15000, ainsi que KNM-ER 1813 semblent montrer plus d'affinités avec les Hommes modernes (figure 26). Pour ce qui est des individus modernes, ils montrent une dispersion assez importante sur la CP1 du fait des positions relativement extrêmes d'un individu néolithique (Sahara 4) et du fossile Qafzeh 9. Les autres individus sont globalement intégrés à la variabilité du groupe, bien que les spécimens Néolithiques tendent à occuper la périphérie du nuage de points. Enfin, nos individus de sexe féminin connu ne présentent pas un comportement particulier (figure 26).

Les différences de conformation observées pour les valeurs positives extrêmes de la première composante (figure 27), concernent tout d'abord le zygomatique. Celui-ci est fortement réduit avec notamment une suture zygomaxillaire plus courte (i.e., déplacement latéral vers l'extérieur du point repère zygo-orbitaire #8 et déplacement vers l'arrière et le haut du point repère zygo-maxillaire antérieur #6) ce qui semble occasionner une augmentation de la surface du maxillaire et de l'orbite au détriment du zygomatique. Le maxillaire montre aussi de nombreux changements qui semblent liés à la projection du milieu de la face caractéristique des Néandertaliens (voir notamment, Boule, 1911-1913 ; Sergi, 1948b ; Condemi, 1992 ; Maureille, 1994). Par exemple, la partie latérale de l'ouverture nasale est fortement projetée vers l'avant (#2) tout comme la partie centrale du maxillaire (infra-orbitaire #5). Le canin (#4) est aussi légèrement projeté vers l'avant et le bas. Enfin, il est intéressant de noter que l'angulation entre les segments reliant le canin au point infra-malaire et l'infra-malaire au zygomaxillaire antérieure est nettement moins accentuée que du côté des valeurs négatives de cette composante. Le maxillaire semble en effet plus fléchi sur la conformation extrême du côté des valeurs négatives de la première composante (i.e., déplacement vers l'arrière du nasal latéral #2 et de l'infra-orbitaire #5). Cet aspect est accentué par l'augmentation de la surface du zygomatique notamment dans sa partie inférieure (déplacement vers le bas du zygomaxillaire antérieur #6).

La seconde composante (CP2) (18,01 %) sépare les individus du Pléistocène inférieur (valeurs positives) des Hommes modernes. Nous pouvons noter la position de Qafzeh 9 et de Sahara 4 qui, comme nous l'avons noté pour la CP1, se positionnent à la périphérie du groupe. Ils présentent des valeurs de CP2 qui se rapprochent des individus du Pléistocène inférieur et notamment de Sangiran 17 pour Sahara 4, et des Néandertaliens. Enfin, le spécimen africain

historique Nigeria<sup>3</sup> présente la valeur la plus négative de l'échantillon sur la seconde composante. La dispersion des individus du Pléistocène inférieur est très importante sur cette composante. Celle-ci est principalement due à Sangiran 17 qui se trouve dans la partie moderne de la seconde composante, et qui est clairement séparé des autres individus de l'échantillon. Il est intéressant de noter l'apparente affinité existant entre les individus Africains KNM-WT 15000 et KNM-ER 1813, et la position plus intermédiaire du spécimen géorgien D 2700 (figure 27). Finalement, les Néandertaliens sont eux aussi très dispersés sur la CP2, bien qu'ils soient plus homogènes que les fossiles du Pléistocène inférieur. Nous pouvons également noter les valeurs de CP2 très élevées que présente Monte Circeo I, alors que Shanidar 5, Saint Césaire et Gibraltar 1 ont des valeurs proches des Hommes modernes.

La conformation extrême au niveau des valeurs positives de cette composante montre principalement un allongement de la partie inférieure de la face (prosthion et canin #3 et 4 vers le bas) accompagné d'une réduction de la partie supérieure de la face particulièrement visible au niveau de la taille des orbites (i.e., le zygo-orbitaire est positionné plus haut et vers l'arrière). La partie centrale du maxillaire est cependant aussi projetée vers l'avant et le point repère infra-orbitaire se déplace nettement vers l'avant. A la différence de ce que nous avons décrit pour les Néandertaliens, cette avancée n'est pas accompagnée d'un déplacement significatif des bords de l'ouverture nasale (#2) vers l'avant (figure 27). Enfin, en ce qui concerne la conformation extrême au niveau des valeurs négatives de la seconde composante, nous observons tout d'abord une réduction de la partie inférieure de la face par rapport à la partie supérieure. Le canin (#4) est décalé vers le haut et l'avant et le zygo-orbitaire (#8) est décalé vers le bas et vers l'avant. L'avancée du bord inférieur de l'orbite et de la zone maxillo-alvéolaire associée à un net décalage vers l'arrière de la partie centrale du maxillaire semble se rapporter au maxillaire en flexion typique de l'Homme moderne (voir, Sergi, 1948b ; Vandermeersch, 1981). Nous pouvons finalement noter une légère augmentation de la surface du maxillaire notamment due au décalage latéral vers l'extérieur du point repère zygo-maxillaire antérieur (#6).

En ce qui concerne les individus du Pléistocène moyen, il est intéressant de noter que les individus de la fin du Pléistocène moyen ont tendance à se positionner aux abords du nuage de points des Hommes modernes. En effet, la conformation du maxillaire de Jebel Irhoud 1 semble être assez fortement en flexion. Le fossile de Dali se positionne de façon plus intermédiaire entre les Hommes modernes et les Néandertaliens, du fait notamment d'un

maxillaire fléchi associé à une ouverture nasale assez fortement projetée vers l'avant. Enfin, le fossile de Jinniushan fait lui partie intégrante du nuage de points des spécimens modernes.

Les autres individus du Pléistocène moyen apparaissent nettement plus similaires aux Néandertaliens. Les fossiles européens SH5 et Arago XXI rentrent dans la variabilité du nuage de points des néandertaliens. Il est intéressant de noter que les spécimens africains Kabwe 1 et Bodo, présentent aussi une conformation proche des Néandertaliens. Celle-ci semble cependant plus intermédiaire et présente des affinités avec celle des individus du Pléistocène inférieur, notamment pour Kabwe 1.

Cette projection souligne aussi la similarité et l'affinité forte entre Petralona et Kabwe 1. Leur maxillaire semble notamment être légèrement fléchi et la projection de la partie médiale de la face apparaît moins développée que chez les Néandertaliens.

Finalement, un schéma morphologique commun à la plupart des fossiles du Pléistocène moyen semble se dessiner. En effet, à l'exception d'Arago XXI, de Jebel Irhoud 1 et de Jinniushan dont nous avons noté les affinités néandertaliennes ou modernes, les individus du Pléistocène moyen présentent notamment des valeurs de CP 1 très proches.

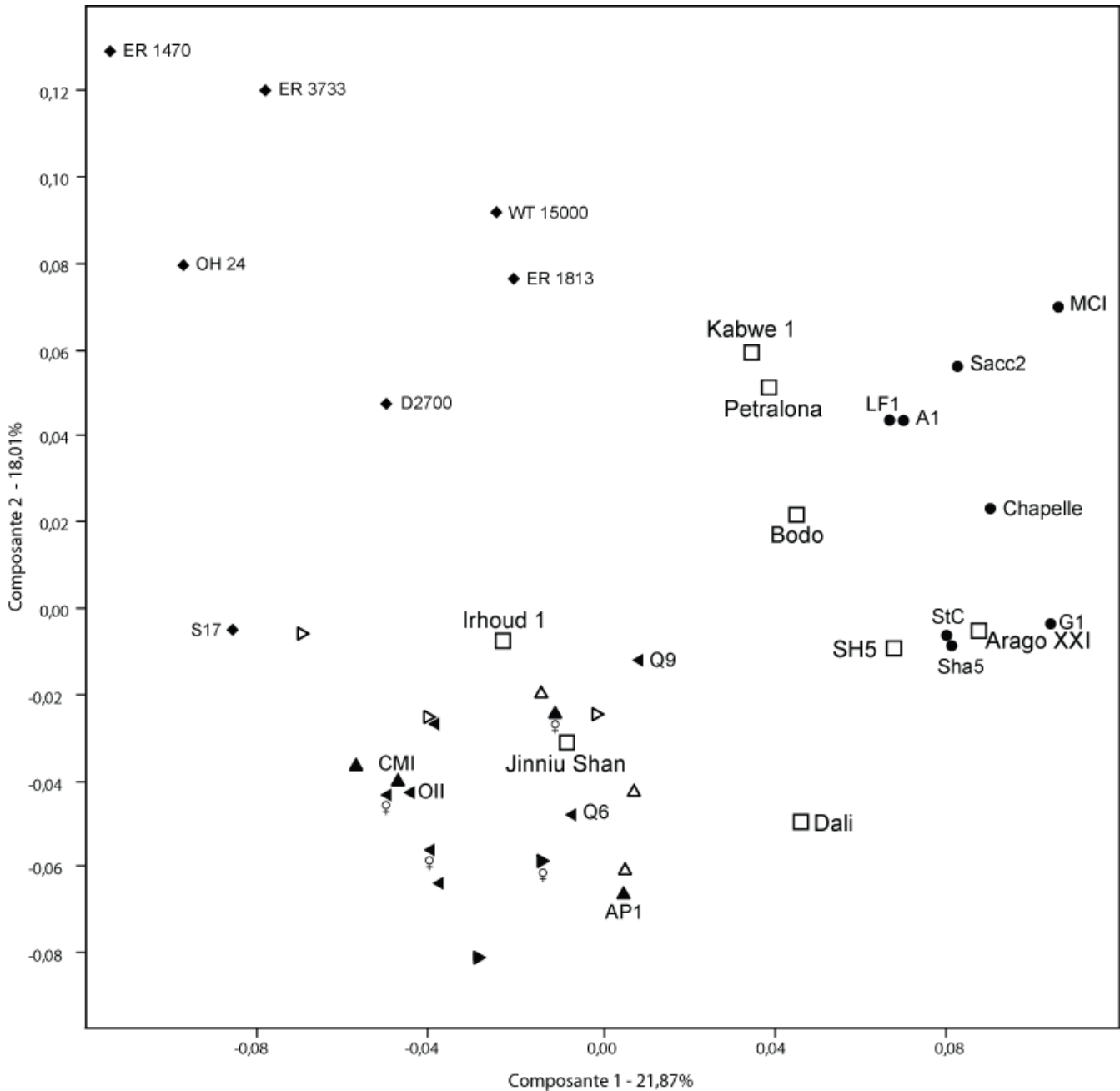
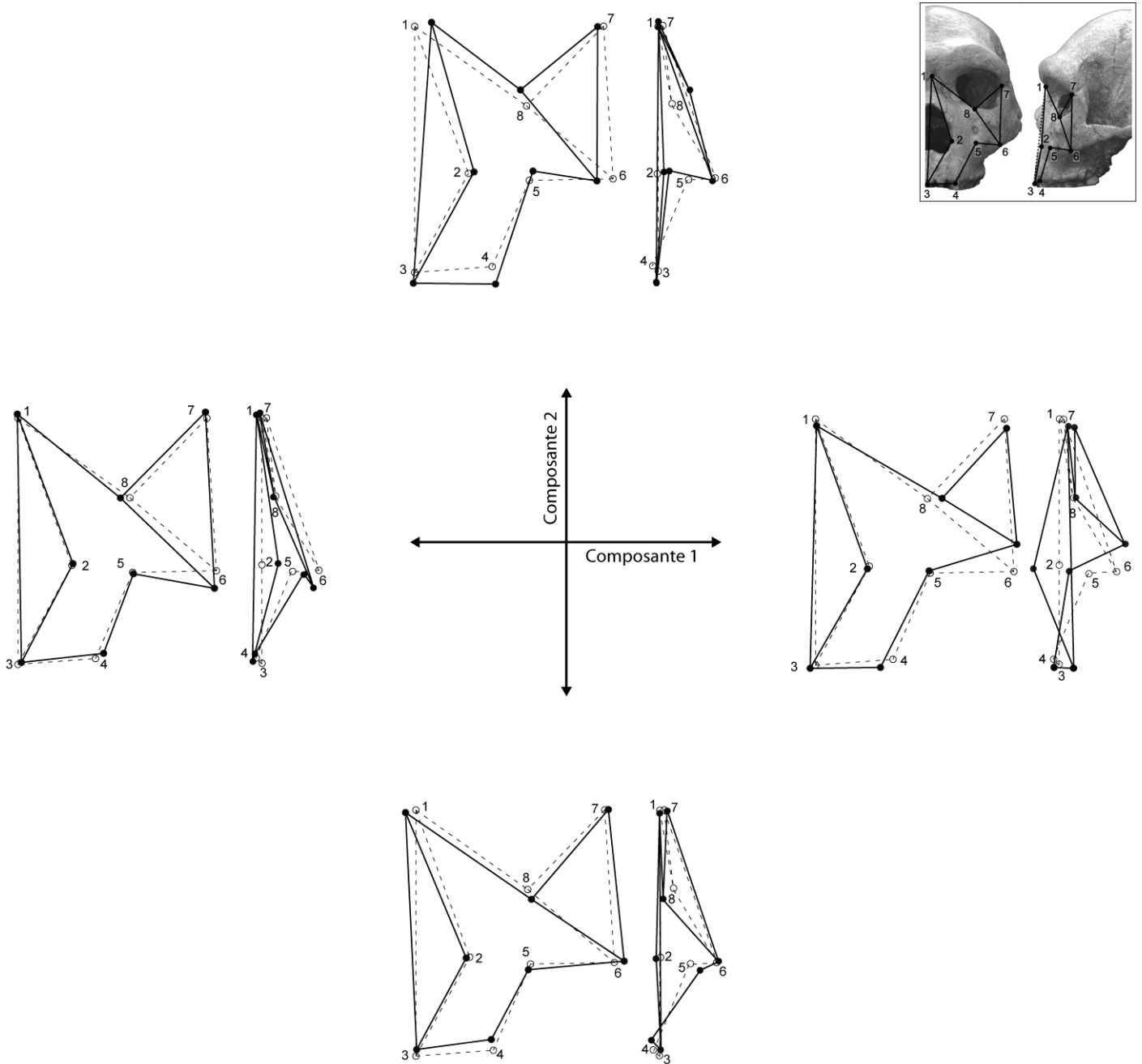


Figure 26 : Analyse en Composantes Principales sur le massif facial supérieur. Présentation des composantes 1 et 2 qui représentent 39,88% de la variance. Les triangles représentent les Hommes modernes (▲ européens historiques, △ européens néolithiques, ► africains historiques, ▷ africains néolithiques, ◀ asiatiques, ♀ individus de sexe féminin connus, les individus fossiles sont légendés) ● Néandertaliens, ◆ spécimens du Pléistocène inférieur, □ spécimens du Pléistocène moyen. Abréviations : Hommes modernes : CMI : Cro-Magnon I, AP1 : Abri Pataud 1, OII : Ohalo II, Q6 : Qafzeh 6 et Q9 : Qafzeh 9 ; Néandertaliens : Sacc2 : Saccopastore 2, G1 : Gibraltar 1, LF1 : La Ferrassie 1, Chapelles : La Chapelle-aux-Saints, MCI : Monte Circeo I, StC : Saint Césaire, Sha5 : Shanidar 5 et A1 : Amud 1 ; Pléistocène inférieur : ER 1470 : KNM-ER 1470, ER 1813 : KNM-ER 1813, ER 3733 : KNM-ER 3733, WT-15000 : KNM-WT 15000 et S17 : Sangiran 17. Les deux première composantes représentent 39,88 % de la variance totale et séparent nettement notre échantillon en trois groupes principaux : les Hommes modernes auxquels s'ajoutent deux spécimens du Pléistocène moyen Jebel Irhoud 1 et Jinniu Shan, les Néandertaliens associés aux individus européens du Pléistocène moyen ainsi qu'à Kabwe 1 et Bodo, et enfin les individus du Pléistocène inférieur. Les fossiles Sangiran 17 et Dali se trouvent positionnés de façon intermédiaire entre les Hommes modernes et les spécimens du Pléistocène inférieur pour le premier et entre les Néandertaliens et les Hommes modernes pour le second.



**Figure 27 :** Conformations extrêmes en *norma facialis* (gauche) et *norma lateralis* (droite) du massif facial supérieur pour les composantes 1 et 2 de l'ACP. Nous avons appliqué un facteur 1,5 à la largeur de la conformation extrême en *norma lateralis* afin d'assurer une lisibilité correcte de la déformation. Les déformations extrêmes (trait plein) de l'individu consensus (trait pointillé) représentent les tendances des changements de morphologie générale du massif facial supérieur lorsque l'on se déplace sur la première ou la deuxième composante.

## III.1.2. ANALYSE DISCRIMINANTE LINEAIRE

Nous n'avons pas utilisé les individus du Pléistocène moyen pour le calcul des fonctions discriminantes. Ils ont été intégrés *a posteriori* dans l'analyse afin de ne pas préjuger de leur classification. L'analyse discriminante linéaire est basée sur les six premières composantes de l'ACP<sup>10</sup> qui représentent 75,46 % de la variance totale (tableau 43). Le test M de Box valide l'hypothèse d'égalité des matrices de covariance des trois groupes prédéfinis avec  $M=77,878$  pour  $p=0,273$  (tableau 44).

Tableau 44 :

Résultats du test M de Box sur les matrices de covariance des trois groupes déterminés pour l'analyse discriminante du massif facial supérieur

<b>M de Box</b>	<b>77,878</b>
F	1,124
ddl 1	42
ddl 2	1021,122
p	0,273

Les matrices de covariance des trois groupes prédéfinis sont considérées comme égales.

La première fonction de l'analyse discriminante sépare nettement les Hommes modernes des Néandertaliens (figure 28), elle est validée par un lambda de Wilks proche de 0 (lambda de Wilks 0,022 pour  $p<0,0001$ ). Elle représente 64,4 % de la variance totale. La seconde fonction isole les individus du Pléistocène inférieur du reste de l'échantillon (figure 28), elle présente un lambda de Wilks plus élevé, mais néanmoins suffisant pour valider la discrimination (lambda de Wilks 0,191 pour  $p<0,0001$ ). Elle ne représente que 35,6% de la variance totale (tableau 45). Les CP 1 et 2 contribuent de façon majoritaire au calcul des deux fonctions discriminantes, les autres CP ont un impact nettement plus marginal (tableau 46).

<sup>10</sup> Le nombre d'individus de notre plus petit groupe à discriminer (dans notre cas  $n=7$ ) doit-être supérieur au nombre de variables utilisées dans l'analyse afin de pouvoir tester l'égalité des matrices de covariance des groupes à discriminer (M de Box).

Tableau 45 :

Qualité de la discrimination et valeurs propres des fonctions de l'analyse discriminante linéaire

Fonctions	Lambda de Wilks	Chi-deux	ddl	p	Valeurs propres	% de variance	% de variance cumulée	Corrélation canonique
1	0,022	108,691	12	0,000	7,656	64,4	64,4	0,940
2	0,191	47,182	5	0,000	4,236	35,6	100,0	0,899

Les valeurs de lambda de Wilks valident la discrimination de chaque fonction pour  $p < 0,0001$ . La première fonction représente 64,4% de la variance totale et la seconde 35,6%.

Tableau 46 :

Contributions des composantes principales aux fonctions discriminantes et coefficient par fonction

Composantes Principales	Contributions aux fonctions discriminantes		Coefficients des fonctions discriminantes	
	Fonctions		Fonctions	
	1	2	1	2
1	0,661	-0,607	0,985	-0,539
6	-0,093	-0,048	-0,449	-0,295
5	-0,023	0,011	-0,480	0,124
4	0,000	0,000	-0,066	0,106
2	0,356	0,691	0,784	0,853
3	0,063	0,153	0,262	0,445

La CP1 contribue de façon très majoritaire à la première fonction discriminante, alors que c'est la CP2 qui contribue le plus à la seconde fonction discriminante.

La première fonction discriminante sépare les Hommes modernes des Néandertaliens qui forment des groupes relativement homogènes. Le nuage de points des individus du Pléistocène inférieur présente une dispersion plus large, il est principalement discriminé par la seconde fonction (figure 28).

Sur la première fonction discriminante, la dispersion des individus modernes, semble suivre une logique géographique. En effet, les individus asiatiques historiques ont tendance à se regrouper dans la partie inférieure gauche du nuage de points. De même, les spécimens africains néolithiques et historiques sont positionnés dans la partie gauche et les individus européens historiques et néolithiques se positionnent plus dans la partie droite. Pour les individus fossiles, si Abri Pataud 1 et Ohalo II suivent globalement cette distribution, ce n'est pas le cas pour Cro-Magnon I et les fossiles de Qafzeh. Il est intéressant de voir que Qafzeh 6 et 9 se trouvent à la périphérie du groupe moderne et semblent présenter plus d'affinité avec les Néandertaliens (figure 28).

La distribution des individus néandertaliens ne semble pas, par contre, suivre ce type de schéma. Nous n'observons pas de dispersion préférentielle en fonction de l'origine géographique ou temporelle des individus et les Néandertaliens apparaissent très regroupés au



niveau de la première fonction discriminante. Seul Monte Circeo I présente des valeurs légèrement plus extrêmes sur cette fonction. Il est cependant intéressant de noter la position du Néandertalien ancien Saccopastore 2 qui est très proche du centroïde du groupe, et donc de la conformation consensus de notre échantillon de Néandertaliens. Le nuage de points du Pléistocène inférieur est relativement dispersé sur la première fonction discriminante. Les extrêmes en sont marqués par Sangiran 17 dont les valeurs approchent celles des Néandertaliens, et par KNM-ER 1813 qui se situe au niveau des Hommes modernes. Nous retrouvons la position isolée de Sangiran 17, et les similarités entre les individus africains KNM-ER 1470, KNM-ER 3733 et OH 24, que nous avons observées dans l'ACP.

La conformation extrême du côté des valeurs négatives de la première fonction discriminante rappelle ce que nous avons décrit pour l'ACP. Le maxillaire apparaît clairement en inflexion avec un décalage vers l'avant de la zone maxillo alvéolaire et du bord infra-orbitaire (canin #4 et zygo-orbitaire #8), associé à un décalage vers l'arrière de la partie centrale du maxillaire, que ce soit au niveau du bord latéral de l'ouverture nasale ou de la zone infra-orbitaire (nasal latéral #2 et infra-orbitaire #5). Enfin, le zygomatique est plus développé vers le bas avec la partie inférieure de la suture zygo-maxillaire qui présente une avancée vers le bas et l'avant (#6) (figure 29). La conformation extrême pour les valeurs positives de la première composante montre clairement l'inflation caractéristique du maxillaire néandertalien. Le bord infra-orbitaire est en retrait par rapport à la conformation moyenne de l'échantillon (zygo-orbitaire #8) et c'est la zone médiale du maxillaire qui présente un décalage important vers l'avant au niveau du bord latéral de l'ouverture nasale (#2) et de la zone infra-orbitaire (#5). Nous pouvons aussi noter un développement plus important de la partie inférieure de la face par rapport à la partie supérieure. En effet, la partie maxillo-alvéolaire est plus développée vers le bas et l'avant et le zygomatique est nettement moins étendu qu'au niveau des valeurs négatives de cette fonction, avec notamment une suture zygo-maxillaire courte : le zygo-orbitaire (#8) est décalé vers l'extérieur et le zygo-maxillaire antérieur (#6) est fortement décalé vers le haut et l'arrière. Cette configuration du zygomatique semble renforcer la continuité qui existe entre l'orientation du zygomatique et du maxillaire (figure 29).

La seconde fonction discriminante marque la séparation entre les individus du Pléistocène inférieur et les spécimens du Pléistocène supérieur. La dispersion du nuage de points moderne est similaire à ce que nous avons observé pour la première fonction. Ce sont les individus néolithiques qui se positionnent à la périphérie du groupe sur cette fonction et les

individus asiatiques historiques ont tendance à se situer dans la partie inférieure du nuage de points. De leur côté, les Néandertaliens présentent une distribution nettement plus large sur la seconde fonction discriminante que ce que nous pouvons observer sur la première fonction. Nous pouvons noter les positions périphériques de La Ferrassie 1 dans la partie supérieure du groupe, et de Gibraltar 1 et Saint Césaire dans la partie inférieure, mais nous n’observons pas de structures particulières dans cette dispersion. En ce qui concerne les individus du Pléistocène inférieur, nous pouvons remarquer que le spécimen africain KNM-ER 1470 présente une conformation extrême qui l’isole dans les valeurs positives de la fonction. Au contraire, KNM-ER 1813, KNM-WT 15000 et Sangiran 17 montrent plus d’affinités avec les spécimens du Pléistocène supérieur. Enfin, l’individu juvénile de Dmanisi se trouve positionné très proche du centroïde du groupe (figure 29).

Les conformations extrêmes de la seconde fonction discriminante soulignent tout d’abord une différence dans la hauteur de la face. Dans les valeurs positives, la partie inférieure de la face apparaît clairement allongée vers le bas et l’extérieur notamment au niveau du canin (#4). La surface de l’orbite semble par contre réduite (le point repère zygo-orbitaire est largement décalé vers le haut et surtout vers l’arrière), notamment à cause d’un zygomaticum particulièrement développé qui présente un allongement de la suture zygo-maxillaire (zygo-maxillaire antérieur #6). La partie centrale du maxillaire apparaît moins fléchie que dans les valeurs négatives. Le point repère infra-orbitaire est décalé vers l’avant par rapport à la conformation consensus alors que le bord latéral de l’ouverture nasale semble se déplacer vers l’arrière (nasal latéral #2). Ainsi, les points repère #2 et 5 apparaissent sur un même plan en *norma lateralis*. Nous pouvons aussi remarquer que la partie latérale de l’ouverture nasale présente un léger décalage latéral, que nous n’avons pas noté au niveau des conformations extrêmes de la première fonction discriminante. Enfin, il est intéressant de noter l’avancée majeure du point repère fronto-malaire orbitaire qui peut indiquer le développement de la zone supra-orbitaire (figure 29). Du côté des valeurs négatives nous retrouvons le schéma décrit au niveau des valeurs négatives de la première fonction, mais celui-ci est atténué. Le zygomaticum notamment est moins développé et le bord latéral de l’ouverture nasale est projeté vers l’avant.

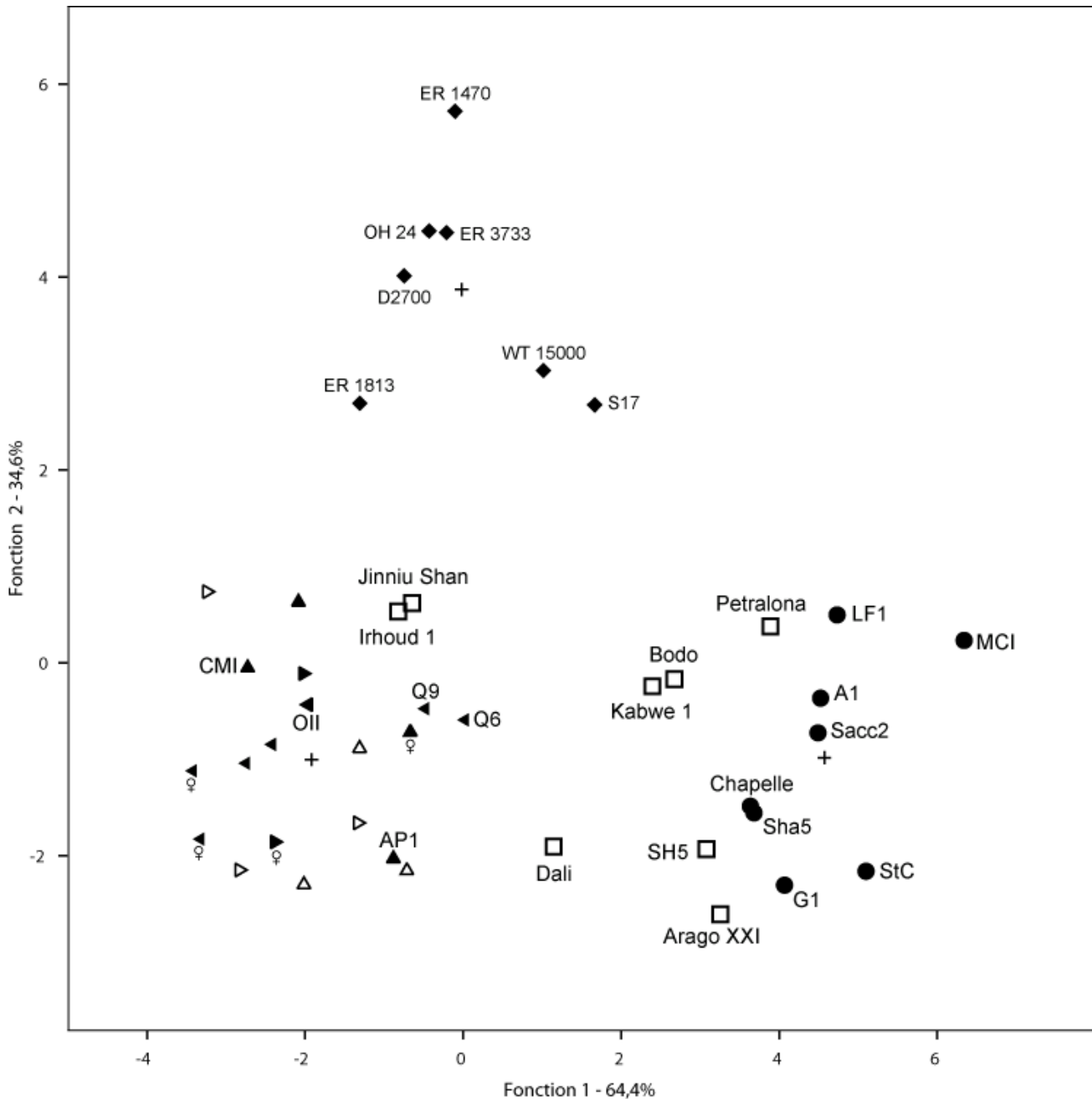
Finalement, les individus du Pléistocène moyen se divisent en deux groupes.

Le premier comprend les individus africains et asiatiques les plus récents qui présentent une affinité forte avec les Hommes modernes. En effet, Jebel Irhoud 1 et Jinniushan sont positionnés à la limite de la dispersion du nuage de points des individus modernes, et Dali se

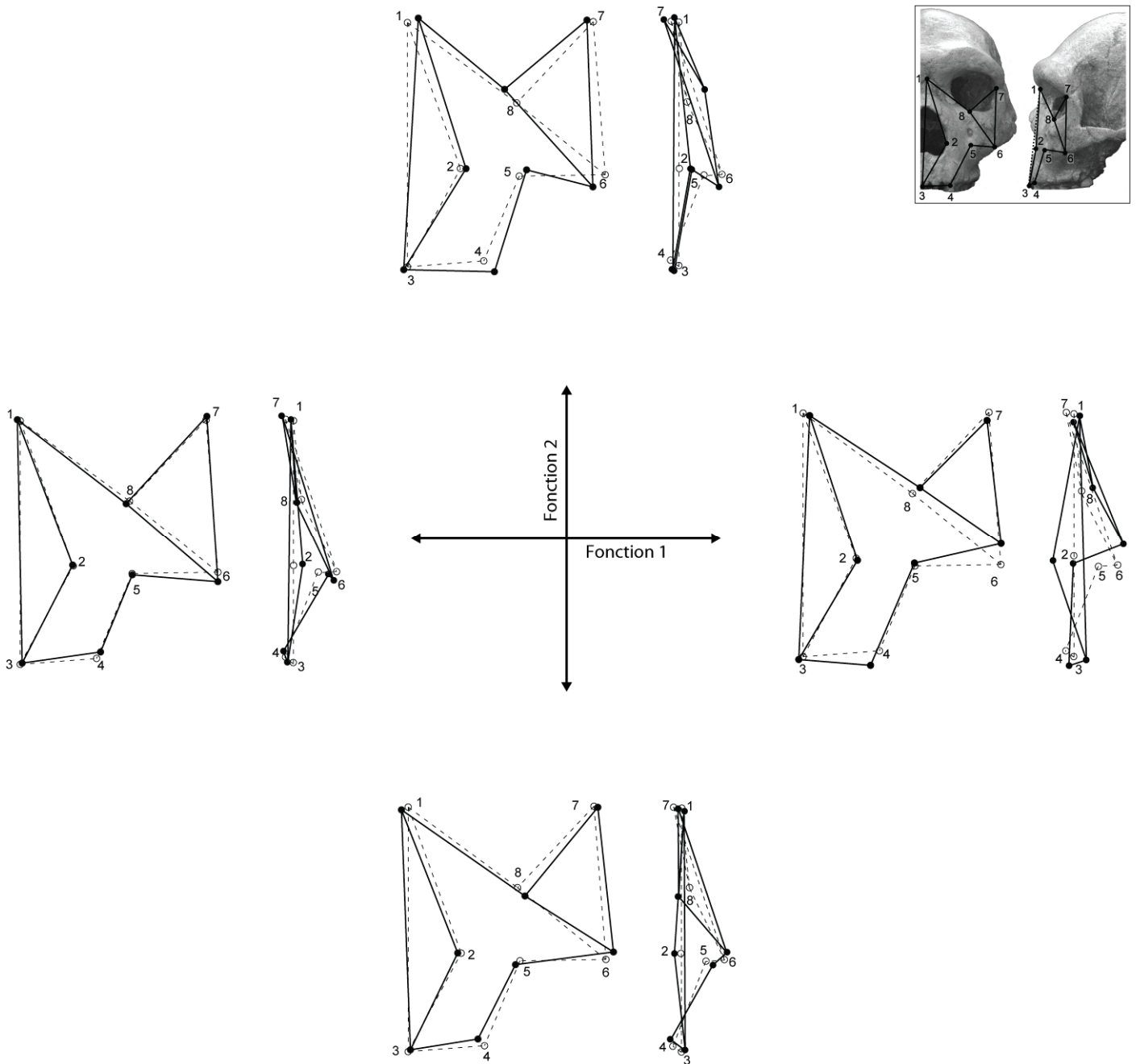
trouve dans une position légèrement plus intermédiaire entre les Hommes modernes et les Néandertaliens (figure 29). Ces individus présentent un maxillaire en inflexion, mais dans le cas de Dali, il semble que la projection importante du bord latéral de l'ouverture nasale le rapproche plus de la conformation néandertalienne (figure 29).

Le second groupe présente une affinité claire avec les Néandertaliens. Nous pouvons remarquer la présence d'individus européens souvent considérés comme faisant partie de la lignée néandertalienne et qui présentent en effet des caractères à affinité néandertalienne (voir notamment, Stringer, 1983 ; Condemi, 1989 ; Dean et al., 1998). Arago XXI, SH5 et Petralona se trouvent en effet proche de la périphérie du nuage de points néandertaliens. Cependant, leur positionnement souligne aussi les différences déjà relevées avec les Néandertaliens, notamment au niveau du maxillaire (présence d'incurvations) et du zygomatique (angulation avec le maxillaire et développement plus important). Enfin, nous pouvons remarquer que l'individu le plus proche des Néandertaliens est le crâne de Petralona. D'autre part, les individus africains Bodo et Kabwe 1 présentent des conformations du massif facial supérieur très proches l'une de l'autre (figure 29). Ensuite, les deux spécimens semblent partager de nombreuses similarités avec Petralona et avec les Néandertaliens, mais aussi avec les autres individus européens notamment par leur positionnement sur la seconde fonction discriminante. Leur position est cependant la plus intermédiaire entre les Hommes modernes et les Néandertaliens, avec notamment Kabwe 1 qui présente la conformation la plus proche des individus modernes.

Enfin, il est important de noter qu'aucun des fossiles du Pléistocène moyen, pas même le plus ancien (i.e., Bodo), ne présente de réelles affinités avec les individus du Pléistocène inférieur. Au contraire, ces individus se partagent entre une affinité à caractère plus « moderne » (i.e., Jebel Irhoud I, Jinniushan et Dali) et une affinité de type « néandertalienne » (i.e., Bodo, Kabwe 1, Petralona, Arago XXI et SH 5). Il est cependant important de noter que ces derniers spécimens possèdent une conformation du massif facial supérieur assez homogène, notamment au niveau des valeurs de la seconde fonction discriminante. Elle est de plus légèrement différente de celle des Néandertaliens. La dispersion de ces individus sur la seconde composante est de plus comparable à celle que nous observons pour les Hommes modernes et les Néandertaliens (figure 29).



**Figure 28 :** Résultats de l'analyse discriminante linéaire. Les croix représentent les centroïdes de chaque groupe discriminé. Les triangles représentent les Hommes modernes (▲ européens historiques, △ européens néolithiques, ► africains historiques, ▷ africains néolithiques, ◄ asiatiques, les individus fossiles sont légendés) ● Néandertaliens, ◆ spécimens du Pléistocène inférieur, □ spécimens du Pléistocène moyen. Abréviations : Hommes modernes : CMI : Cro-Magnon I, AP1 : Abri Pataud 1, OII : Ohalo II, Q6 : Qafzeh 6 et Q9 : Qafzeh 9 ; Néandertaliens : Sacc2 : Saccopastore 2, G1 : Gibraltar 1, LF1 : La Ferrassie 1, Chapelle : La Chapelle-aux-Saints, MCI : Monte Circeo I, StC : Saint Césaire, Sha5 : Shanidar 5 et A1 : Amud 1 ; Pléistocène inférieur : ER 1470 : KNM-ER 1470, ER 1813 : KNM-ER 1813, ER 3733 : KNM-ER 3733, WT-15000 : KNM-WT 15000 et S17 : Sangiran 17. Les Hommes modernes, les Néandertaliens et les individus du Pléistocène inférieur sont clairement séparés. Les spécimens européens du Pléistocène moyen présentent des conformations proche des Néandertaliens. C'est aussi le cas pour les spécimens africains Bodo et Kabwe 1. Les fossiles africains (Jebel Irhoud 1) et asiatiques (Jinniushan) plus tardifs montrent des affinités avec les Hommes modernes. Dali se positionnent de façon légèrement plus intermédiaire entre les Hommes modernes et les Néandertaliens.



**Figure 29 :** Conformations extrêmes en *norma facialis* (gauche) et *norma lateralis* (droite) du massif facial supérieur pour les deux fonctions discriminantes permettant la séparation des trois groupes prédéfinis (Hommes modernes, Néandertaliens et spécimens du Pléistocène inférieur). Nous avons appliqué un facteur 1,5 à la largeur de la conformation extrême en *norma lateralis* afin d'assurer une lisibilité correcte de la déformation. Les déformations extrêmes (trait plein) de l'individu consensus (trait pointillé) représentent les tendances des changements de morphologie générale du massif facial supérieur lorsque l'on se déplace sur la première ou la deuxième composante.

## III.2 DISCUSSION

L'analyse par morphométrie géométrique nous permet de séparer très clairement les Hommes modernes des Néandertaliens et des individus du Pléistocène inférieur. Afin de constituer un groupe de spécimens du Pléistocène inférieur conséquent, nous n'avons pas tenu compte du statut taxinomique de ces fossiles. Cinq noms d'espèces peuvent en effet être attribués à l'un ou l'autre de ces spécimens (i.e., *Homo habilis*, *Homo rudolfensis*, *Homo georgicus*, *Homo ergaster*, *Homo erectus* ; voir par exemple, Wood, 1994 ; Kennedy, 1999 ; Wood, 1999 ; Antón, 2002 ; Conroy, 2002 ; Gabounia et al., 2002 ; Prat, 2004 ; Baab, 2008). Nous avons aussi inclus deux individus juvéniles (KNM-WT 15000 et D 2700) dont la morphologie générale ne reflète pas forcément celle des adultes de la population dont ils sont issus. Toutefois, cela n'empêche pas leur discrimination.

Le comportement de nos fossiles du Pléistocène moyen par rapport à la discrimination des ces trois groupes des spécimens révèle principalement deux tendances.

### *Deux structures anatomiques au Pléistocène moyen*

Tout d'abord les individus du Pléistocène moyen tardif présentent de fortes affinités avec les Hommes modernes. Ainsi, Jebel Irhoud 1 et Jinniushan se positionnent à la périphérie de la zone d'influence des Hommes modernes. La conformation associée à cette position rapproche ces individus des fossiles du Proche Orient Qafzeh 6 et 9, pour la première fonction discriminante, dont Vandermeersch a démontré qu'ils présentaient bien un maxillaire en inflexion (Vandermeersch, 1981) et de deux spécimens modernes de notre échantillon de comparaison (i.e., Sahara4 et Rouma2) pour la seconde fonction discriminante. Concrètement, la dépression de la zone infra-orbitaire est moins marquée que pour la plupart des Hommes modernes, le bord orbitaire inférieur n'est pas positionné aussi antérieurement, et le maxillaire semble plus développé verticalement. Ils rentrent cependant dans une certaine variabilité moderne et nous pouvons noter que ces fossiles sont souvent rapprochés de l'espèce *Homo sapiens* (Lü, 1990 ; Hublin, 1992 ; Pope, 1992 ; Chen et al., 1994 ; Hublin, 2001).

Un autre spécimen du Pléistocène moyen tardif montre aussi des affinités avec les Hommes modernes. Il s'agit du crâne de Dali qui se positionne de façon plus intermédiaire entre les Hommes modernes et les Néandertaliens puisqu'il sort de la variabilité de notre groupe moderne au niveau de la première fonction discriminante. Ce fossile présente

notamment une dépression dans la partie médiale de son maxillaire, mais aussi une projection importante des bords latéraux de son ouverture nasale. Les similarités du massif facial de ce spécimen avec les Hommes modernes ont souvent été soulignées (Pope, 1992 ; Maureille, 1994 ; Brown, 2001 ; Rightmire, 2001b). Dali est parfois considéré comme une phase transitionnelle entre les *Homo erectus* asiatiques et les asiatiques actuels (Wu, 1981 ; Pope, 1992) et est utilisé pour argumenter en faveur du modèle multirégional d'évolution de l'homme (Wolpoff, 1980, 1991).

Quoiqu'il en soit ces individus présentent de nombreuses caractéristiques et affinités de conformation qui contribuent à les rapprocher des Hommes modernes.

Les autres individus du Pléistocène moyen, qu'ils soient européens ou africains présentent tous des affinités fortes avec la conformation néandertalienne.

C'est notamment le cas des fossiles européens Arago XXI et SH5. Leur position sur la figure 28 met cependant en évidence le caractère intermédiaire de la conformation de leur massif facial supérieur. En effet, la conformation du maxillaire en extension n'est pas totalement réalisée chez ces individus qui présentent des valeurs plus faibles que les Néandertaliens sur la première fonction discriminante. De plus, leur positionnement par rapport à la seconde fonction discriminante semble indiquer la présence d'incurvations sur le maxillaire. Nous avons déjà relevé cette configuration lors des comparaisons morphologiques et elle a été discutée par de nombreux auteurs (voir pour Arago XXI, de Lumley et Spitz, 1982 ; Spitz, 1982b ; Maureille, 1994 et pour SH5, Arsuaga et al., 1997). Nos interprétations divergent cependant. Certains auteurs (de Lumley et Spitz, 1982 ; Spitz, 1982b ; Maureille, 1994) interprètent la morphologie du maxillaire d'Arago XXI comme un lien potentiel avec les Néandertaliens. Ils le rapprochent cependant surtout des fossiles de Sangiran et considèrent Arago XXI comme un *Homo erectus*. Pour en revenir à ce travail, il est intéressant de noter qu'Arago XXI et SH5 se positionnent près du Néandertalien ancien Gibraltar 1 et du spécimen du Proche-Orient Shanidar 5. Nous avons vu que ces fossiles présentaient des incurvations peu marquées à la surface de leur maxillaire (voir aussi, Vandermeersch, 1981 ; Trinkaus, 1983 ; Condemi, 1992 ; Maureille, 1994). L'autre Néandertalien ancien inclus dans cette analyse, Saccopastore 2, ainsi que le second Néandertalien du Proche-Orient, Amud 1, ne suivent pas ce schéma et se positionnent, en effet, très proche du centroïde du groupe. Ce positionnement indique une similarité forte avec la conformation moyenne des Néandertaliens, malgré la présence sur les maxillaires de ces individus de caractères morphologiques intermédiaires (i.e., incurvations atténuées) qui

rappellent la morphologie dominante au Pléistocène moyen (voir I.3 dans ce chapitre et, Sergi, 1948 ; Vandermeersch, 1981 ; Condemi, 1992). Ceci est surtout vrai pour Saccopastore 2 puisque le maxillaire d'Amud 1 est largement reconstruit.

En ce qui concerne le fossile de Petralona, nous pouvons noter qu'il présente des similarités très fortes avec les Néandertaliens en terme de conformation du massif facial supérieur. C'est d'ailleurs le spécimen du Pléistocène moyen qui se rapproche le plus des Néandertaliens. Si le maxillaire de Petralona présente bien des incurvations (i.e., *incurvatio horizontalis*, *incurvatio sagittalis* et *incurvatio inframalaris*, voir notamment, Condemi, 1992 ; Murrill, 1981 ; de Bonis et Melentis, 1982 ; Maureille, 1994) elles ne permettent pas de distinguer de manière nette ce spécimen des Néandertaliens dans cette analyse. Il conserve néanmoins de fortes ressemblances avec les autres fossiles du Pléistocène moyen, que ce soit avec les spécimens européens (i.e., Arago XXI et SH5), ou avec les spécimens africains (Bodo et Kabwe 1). De Bonis et Melentis (1982) soulignent d'ailleurs ces similarités pour défendre l'inclusion de ces spécimens au sein de la sous-espèce *Homo sapiens neanderthalensis*. Ils écartent la possibilité de les inclure dans une sous-espèce *Homo sapiens heidelbergensis* (Bonde, 1977) qui constituerait un ancêtre commun entre les Néandertaliens et les Hommes modernes. Comme nous allons le voir par la suite nos interprétations de ces morphologies sont divergentes.

Dans la figure 28, les deux fossiles africains Bodo et Kabwe 1, présentent une position intermédiaire entre les Hommes modernes et les Néandertaliens. Ils sont néanmoins plus proches de la conformation des individus européens du Pléistocène moyen et plus particulièrement de Petralona. De façon générale, ils constituent de part leur position une sorte de lien entre tous les fossiles du Pléistocène moyen de cette étude, que ce soit les fossiles plus récents dont l'affinité pour les Hommes modernes est forte (i.e., Jebel Irhoud 1, Jinniushan et Dali) ou les fossiles européens. Mais la particularité de ces résultats est de montrer clairement l'affinité particulière qui lie Bodo et dans une moindre mesure Kabwe 1 aux Néandertaliens. Celle-ci s'explique principalement, comme pour les fossiles européens, par la configuration de leur maxillaire et de leur zygomatique. L'orientation du zygomatique est intermédiaire entre les configurations moderne et néandertalienne et le maxillaire présente des incurvations peu marquées chez Kabwe 1, et très atténuées chez Bodo (voir, I.2 et I.3 dans ce chapitre). Rightmire (1996) décrit d'ailleurs ce dernier fossile comme possédant un maxillaire presque en extension, ce qui n'est pas le cas de Kabwe 1. Malgré cette différence importante, les conformations du massif facial supérieur de Bodo et Kabwe 1 sont très semblables. Rightmire (1996 ; 2001b) rapproche d'ailleurs Bodo de Kabwe 1 sur un certain nombre de caractères



qu'il considère comme proches de la morphologie moderne (e.g., capacité crânienne, torus supra-orbitaire non continu, bords latéraux de l'ouverture nasale verticaux, position antérieure du foramen incisif). Ces caractères ne considèrent cependant pas la morphologie du maxillaire et du zygomatique et Maureille (1994) insiste sur le fait que la morphologie de la face de Bodo est très différente de celle de Kabwe 1. Par conséquent, en soulignant les similitudes dans les conformations du maxillaire et du zygomatique de Bodo et Kabwe 1, nos résultats apportent une vision différente et assez inédite de ces spécimens.

#### *Des constatations divergentes*

Outre l'interprétation que nous faisons de la morphologie du maxillaire de Bodo et Kabwe 1, certaines différences avec les descriptions faites dans la littérature se sont manifestées au cours de notre analyse. Par exemple, les Néandertaliens semblent présenter une conformation proche de celle des individus du Pléistocène inférieur pour ce qui est de la hauteur et des proportions de la face comme l'a notamment souligné Trinkaus (2003). Nous avons cependant noté des différences importantes. En effet, l'allongement vertical du maxillaire est associé à un prognathisme alvéolaire important chez les Néandertaliens et nous pouvons reprendre l'hypothèse, notamment formulée par Maureille (1994) et par Trinkaus (2003), selon laquelle la différence de proportion entre les parties supérieure et inférieure de la face est liée à ce prognathisme. Nos analyses montrent cependant, que cette avancée de la zone maxillo-faciale s'observe chez les Néandertaliens et chez les individus modernes, mais très peu chez les individus du Pléistocène inférieur.

De plus, nous avons noté que le développement relatif de la surface des orbites est réduit chez les individus du Pléistocène inférieur, mais aussi chez les Néandertaliens. Ce résultat est surprenant, puisque la surface orbitaire est généralement considérée comme très importante chez les Néandertaliens, au moins en valeur absolue (Maureille, 1994). Nous voyons ici, que les Hommes modernes semblent présenter des orbites plus étendues lorsque leur surface est rapportée à l'ensemble du massif facial supérieur.

Finalement, nous avons noté pour ce qui est de l'ouverture nasale une largeur relativement semblable chez les Néandertaliens et les Hommes modernes alors que les individus du Pléistocène inférieur tendent à présenter une ouverture plus large. Notre analyse se rapproche donc des résultats de Maureille (1994) pour qui, contrairement à ce qui est souvent noté (voir notamment la diagnose des Néandertaliens, Condemi, 1992), les Néandertaliens et les Pré-néandertaliens présentent une ouverture nasale étroite lorsque celle-ci est ramenée à leur hauteur.

### *Evolution au Pléistocène moyen*

Pour conclure sur l'analyse par morphométrie géométrique, nous avons mis en évidence la différence nette qui existe entre les individus africains et asiatiques du Pléistocène moyen plus tardif (i.e., Jebel Irhoud 1, Jinniushan et dans une moindre mesure Dali) et les fossiles africains et européens plus anciens (i.e., Bodo, Kabwe 1, SH5, Arago XXI et Petralona). Les premiers présentent de fortes affinités avec les Hommes modernes, tandis que les seconds montrent une homogénéité certaine dans la structure anatomique de leur massif facial. Cette architecture anatomique s'ajuste cependant, de façon assez nette, avec la conformation néandertalienne. Ceci est particulièrement vrai pour les fossiles européens. Il n'est guère surprenant d'identifier de telles similitudes chez des fossiles considérés comme faisant partie de la lignée néandertalienne et qui présentent en effet des caractères à affinité néandertalienne (voir, Stringer, 1983 ; Condeemi, 1989 ; Dean et al., 1998). Toutefois, leur position à la périphérie du nuage de points des Néandertaliens souligne certains aspects intermédiaires de leur morphologie, notamment au niveau du maxillaire (présence d'incurvations) et du zygomatique (angulation avec le maxillaire et développement plus important). Les fossiles africains Bodo et Kabwe 1, chez qui nous pouvons aussi relever ces morphologies, montrent une conformation légèrement plus intermédiaire, Kabwe 1 notamment, est plus proche de la conformation des Hommes modernes.

Notre étude nous permet donc de délimiter un groupe de spécimens africains et européens dont la conformation du massif facial supérieur est homogène. Cette conformation correspond cependant de façon assez claire à celle des Néandertaliens, et ce, même pour les spécimens africains.

Pour finir, il nous paraît important de souligner la position de Bodo par rapport aux autres fossiles du Pléistocène moyen : sa position est la plus centrale du nuage de points. Les individus européens présentent d'un côté plus d'affinités pour les Néandertaliens alors que Kabwe 1 semble montrer un peu plus de similarité avec les Homme moderne.

Ce schéma associé à l'homogénéité que nous avons identifiée au sein des individus africains et européens nous ramène aux hypothèses développées par Stringer (1983, 1985) et Rightmire (1990, 1996, 1998), sur l'existence d'un taxon homogène au Pléistocène moyen. Ce taxon pourrait être le dernier ancêtre commun des Néandertaliens et des Hommes modernes. Bodo qui est probablement le fossile le plus ancien de cet ensemble (Clark et al.,

1994) peut éventuellement présenter une conformation ‘ancestrale’ qui se trouve être plus proche des Néandertaliens que des Hommes modernes. Kabwe 1 d’un côté et les fossiles européens de l’autre se différenciant vers les *Homo sapiens* et les *Homo neanderthalensis*.

Les différences de conformation ne sont cependant pas suffisamment marquées au début du Pléistocène moyen pour permettre une discrimination efficace de ces individus. Nous interprétons cette situation comme un indice de l’existence potentielle d’une espèce afro-européenne au début du Pléistocène moyen.

#### IV. CONCLUSIONS SUR LE MASSIF FACIAL SUPERIEUR

Nos résultats issus de chacune de nos analyses (i.e., morphologie comparée, analyse phénétique et morphométrie géométrique) sont globalement concordants. Le changement de méthode d'analyse et l'utilisation de données de natures différentes n'obscurcit pas l'information générale qui ressort de cette étude du massif facial supérieur des fossiles du Pléistocène moyen, à savoir l'identification d'une homogénéité de morphologie et de conformation sur le massif facial supérieur d'individus africains et européens du Pléistocène moyen. Cependant, l'interprétation de ces résultats soulève un certain nombre de questions que nous allons examiner ici. Nous allons d'abord rappeler les principaux points issus de cette étude.

Tout d'abord, notre travail distingue deux groupes de fossiles au Pléistocène moyen qui semblent correspondre à des phases évolutives différentes.

Le premier regroupe principalement les fossiles du Pléistocène moyen tardif. La morphologie et la conformation de leur massif facial supérieur montrent clairement des affinités fortes avec l'un des deux taxons du Pléistocène supérieur, à savoir *Homo sapiens*. Ces fossiles, sont notamment les individus africains Jebel Irhoud 1, LH 18 et Florisbad ainsi que les individus asiatiques Jinniushan et Dali dont le schéma morphologique ainsi que la conformation (pour Jebel Irhoud 1, Jinniushan et Dali) rappellent les Hommes modernes. Nos analyses viennent donc confirmer un certain nombre d'études précédentes (voir, Pope, 1992 ; Brown, 2001 ; Hublin, 2001 ; Brauer, 2008).

Le second groupe est composé de fossiles généralement plus anciens originaires d'Europe (i.e., SH5, Arago XXI, Steinheim et Petralona) et d'Afrique (i.e., Kabwe 1 et Bodo) dont la morphologie ainsi que la conformation montrent une homogénéité certaine (voir notamment, Rightmire 2001). Cette homogénéité est basée sur deux types de morphologies, à savoir, une série de caractères rapprochant ces individus des fossiles du Pléistocène inférieur, et d'un autre côté, des caractères qui peuvent être qualifiés d'intermédiaires entre les deux extrêmes que constituent la morphologie moderne et la morphologie néandertalienne. Ces caractères intermédiaires concernent l'architecture anatomique du zygomatique et du

maxillaire. Notre étude montre clairement que cette architecture intermédiaire est commune aux spécimens européens et africains ce qui n'est généralement pas considéré.

Cependant, la morphologie qui rapproche ces spécimens du Pléistocène moyen des fossiles du Pléistocène inférieur est aisément observable en morphologie comparée, mais n'apparaît pas vraiment lors de l'étude des conformations globales de la face. En effet, notre groupe du Pléistocène moyen ne présente pas de similarité de conformation avec les spécimens du Pléistocène inférieur.

Deux hypothèses permettent d'expliquer cette apparente discordance entre nos résultats.

La première met en exergue le caractère d'approximation des conformations utilisées pour décrire la morphologie globale de nos spécimens lors des analyses par morphométrie géométrique. Le choix des points repères joue ici un rôle prépondérant. Etant donné les limitations inhérentes à l'analyse d'un échantillon de fossiles, à savoir le faible nombre d'individus disponibles et l'état de conservation de ces individus, nous avons été obligé de sélectionner ces points dans un esprit de consensus visant à réunir une majorité de fossiles tout en se concentrant sur l'obtention d'une approximation cohérente du massif facial supérieur. Notre analyse et notre interprétation des résultats issus de la morphométrie géométrique montrent cependant que ce facteur n'empêche en rien la mise en évidence des principales tendances et différences qui existent entre nos spécimens de notre échantillon de comparaison. Les fossiles du Pléistocène inférieur, les Néandertaliens et les Hommes modernes sont correctement séparés et les conformations qui président à ces séparations sont concordantes avec la description des fossiles que nous avons faite dans la première partie de ce chapitre ainsi qu'avec les descriptions réalisées par de nombreux auteurs. Par conséquent l'utilisation de ces points repères semble suffisante pour approximer la morphologie globale des individus de notre étude et appréhender les liens entre les trois groupes majeurs de spécimens que nous avons étudiés.

La seconde hypothèse se doit de considérer la proximité relevée, lors de l'analyse des conformations géométriques, entre les fossiles africains et européens du Pléistocène moyen (i.e., Bodo, Kabwe 1, SH5, Arago XXI et Petralona) avec les Néandertaliens sous un angle différent. Il est d'abord important de rappeler les principales conclusions concernant le deuxième groupe de fossiles du Pléistocène moyen. Nous avons montré qu'une homogénéité importante ressortait de l'analyse des morphologies des spécimens africains et européens ce que confirment d'autres études (Rightmire 2001, 2008). Nous avons aussi vu que la morphologie des individus européens (notamment des individus plus récents comme Petralona ou Steinheim) laisse penser qu'ils présentent un lien évolutif fort avec les

Néandertaliens (voir aussi, Condemi, 1988, 1992 ; Arsuaga et al., 1997 ; Dean et al., 1998). Nous avons enfin mis en évidence que la face des individus africains tels que Kabwe 1 ou Ndutu montre une légère tendance à la modernisation (voir par exemple, Bräuer, 1991, 2008).

Dans ce contexte, l'affinité de conformation entre Néandertaliens et fossiles du Pléistocène moyen peut s'interpréter en se référant à l'hypothèse développée notamment par Trinkaus sur les longueurs du massif facial des Néandertaliens d'abord (2003) et sur un ensemble de caractères morphologiques d'autre part (Trinkaus, 2006). Celle-ci énonce que dans un contexte d'évolution du genre *Homo* au Pléistocène, la morphologie néandertalienne est moins dérivée que la morphologie moderne qui présente plus de spécialisation.

L'augmentation du volume cérébral pourrait éventuellement être impliquée dans la construction de la morphologie néandertalienne (voir, Lieberman et al., 2000 ; Rosas et al., 2006). La similarité de conformation entre les fossiles du Pléistocène moyen africains et européens et les Néandertaliens soutiendrait cette hypothèse étant donné que la morphologie globale au Pléistocène moyen présente moins d'affinité avec le Pléistocène inférieur. Nous reviendrons sur cet aspect dans la discussion générale de ce travail.

Enfin, nous avons peu évoqué la morphologie de la face des fossiles asiatiques dans cette étude. Au sein de notre échantillon asiatique, seuls Dali, Jinniushan et Zuttiyeh présentent un massif facial supérieur dans un état de conservation satisfaisant pour être intégré à cette étude. Ces fossiles sont datés de la fin du Pléistocène moyen, et nous n'avons pas eu accès à des spécimens du début du Pléistocène moyen (i.e., Zhoukoudian) dont la conservation nous aurait permis de les intégrer dans nos analyses. Par conséquent, il nous est difficile d'aborder la morphologie et les éventuelles tendances évolutives qui existaient en Asie au Pléistocène moyen.

Pour finir sur le massif facial supérieur des fossiles du Pléistocène moyen, nous revenons sur la dichotomie que nous avons montrée entre les spécimens les plus récents et les plus anciens du Pléistocène moyen.

Les fossiles récents présentent une configuration morphologique et morphométrique proche des Hommes modernes pour les Africains et proche des Néandertaliens pour les Européens. Les fossiles plus anciens présentent une configuration morphologique homogène que ce soit pour les individus africains ou pour les individus européens.

Nos conclusions étayent l'hypothèse de l'existence d'un taxon afro-européen, au moins au cours de la première partie du Pléistocène moyen, qui pré luderait à la spécialisation des

Hommes modernes en Afrique et à l'apparition des populations néandertaliennes en Europe. Si la mandibule de Mauer peut être intégrée dans ce taxon, il devrait prendre le nom *Homo heidelbergensis* Schoetensack, 1908 comme l'ont déjà exprimé certains auteurs (Stringer, 1983, 1985 ; Rightmire, 1990, 1996, 1998).





## **CHAPITRE VI – LA CALVARIA**

### **ÉTUDE MORPHOLOGIQUE ET MORPHOMETRIQUE**

---



Dans les chapitres précédents, nous avons mis en évidence une affinité morphologique et de conformation entre certains spécimens du Pléistocène moyen africains (Tighenif, KNM-BK 67, Bodo et Kabwe 1) et européens (Mauer, Sima de los Huesos, Arago, Montmaurin, Petralona), sur la mandibule et sur le massif facial supérieur. Nous avons déterminé un ensemble de caractères morphologiques pour définir ces fossiles. Ainsi, nous avons pu identifier des caractères communs sur la mandibule (symphyse fuyante sans menton, présentant un *planuma alveolare* marqué, une *incisura submentalis*, structures osseuses positionnées postérieurement sur le corps mandibulaire, présence d'une surface rétromolaire horizontale, branche montante large) et sur la face (zygomatique incurvé vers l'arrière par rapport au maxillaire, maxillaire présentant des incurvations peu marquées, foramen infra-orbitaire bas sur le maxillaire).

Les analyses phénétiques ont permis d'isoler ce groupe de fossiles des autres ensembles humains considérés dans cette étude (i.e., spécimens du Pléistocène inférieur, *Homo neanderthalensis* et *Homo sapiens*) ainsi que des individus asiatiques du Pléistocène moyen (i.e., SH1, Dali et Jinniushan) et des individus africains du Pléistocène moyen tardif (i.e., Jebel Irhoud 1, LH 18).

L'analyse des conformations (i.e., morphométrie géométrique) a mis aussi en lumière l'existence d'une homogénéité de conformation particulière à ces fossiles, bien qu'elle ne parvienne pas à les séparer de façon significative des Néandertaliens.

Nous sommes donc face à des individus africains et européens du Pléistocène moyen qui constituent un groupe homogène d'un point de leur morphologie et de leur conformation, mais dont la conformation géométrique reste proche de celle des Néandertaliens. Néanmoins, nous avons vu que cette similitude de conformation est interprétable d'un point de vue taxinomique. Par conséquent ce groupe peut éventuellement se voir attribuer son propre taxon qui du fait de la présence de la mandibule de Mauer et des règles régissant la nomenclature zoologique internationale, prendrait le nom de *Homo heidelbergensis* Schoetensack, 1908.

Afin de compléter notre travail sur l'évolution humaine au Pléistocène moyen et de tenter de clarifier certains de nos résultats encore conflictuels, nous nous proposons de traiter dans ce chapitre une autre zone morphologique du crâne, à savoir la calvaria. C'est l'une des parties morphologiques la plus représentée au sein de l'enregistrement fossile. Des comparaisons plus étendues avec de nombreux fossiles sont donc possibles.

L'identification potentielle d'*Homo heidelbergensis* sur ces spécimens ne peut se faire que si nous pouvons ramener les calvariae fossiles étudiées à la mandibule de Mauer, puisque celle-ci est l'holotype de l'espèce *Homo heidelbergensis*.

## I. MORPHOLOGIE COMPAREE

Dans cette partie, nous considérons successivement les différents os de la calvaria comme définis dans le chapitre III, en accordant un soin tout particulier à la description des spécimens du Pléistocène moyen. Ces fossiles sont confrontés aux différents groupes fossiles identifiés dans le chapitre II, (spécimens du Pléistocène inférieur, Néandertaliens et Hommes modernes). Un groupe de fossiles supplémentaires (n=4) a été défini et ajouté à l'analyse de la calvaria, celui-ci regroupe les fossiles du Pléistocène supérieur qui n'appartiennent ni aux Néandertaliens ni aux Hommes modernes. Pour faciliter la lecture du manuscrit, nous les avons désignés sous le terme d'« archaïques », afin de ne pas rentrer dans le débat concernant leur attribution taxinomique, bien qu'ils soient souvent considérés en tant qu'*Homo erectus* tardifs. Ce sont des fossiles provenant des sites de Ngawi et de Ngandong.

### I.1. CARACTERES GENERAUX DE LA CALVARIA (TABLEAUX 47 ET 48, FIGURES 30 ET 31)

#### I.1.1 DESCRIPTION

Une majorité des fossiles du Pléistocène moyen (i.e., les Africains Jebel Irhoud 2, KNM-ER 3884, Omo 2, Salé, Ndutu, Saldanha et Kabwe 1, les Asiatiques ZH III, XI et XII, Hexian et Narmada ainsi que Petralona) présentent un crâne triangulaire en *norma occipitalis* (forme en « tente »). Cette morphologie se retrouve chez les fossiles du Pléistocène inférieur et chez les spécimens « archaïques ». Les individus européens du Pléistocène moyen Swanscombe, Steinheim, Reilingen et Ehringsdorf H montrent une morphologie néandertalienne (en « bombe ») (Boule, 1911-1913 ; Condemi, 1992), alors que les spécimens africains et asiatiques les plus récents (i.e., Jebel Irhoud 1, LH 18, Singa, Dali et Jinniushan), ainsi que le fossile de la Sima de los Huesos montrent forme pentagonale (forme en « maison »). Celle-ci s'observe chez 95,2% des Hommes modernes de notre échantillon, dont l'ensemble des fossiles d'*Homo sapiens*.

En ce qui concerne le rapport des cordes du frontal et du pariétal, les fossiles du Pléistocène moyen possèdent généralement une corde pariétale plus courte que celle du frontal, notamment chez les spécimens européens (i.e., SH5, Petralona et Ehringsdorf H),

africains anciens (i.e., Saldanha et Kabwe 1) et asiatiques (i.e., ZH III et XII, Dali et Jinniushan). C'est ce que nous avons aussi noté pour les fossiles « archaïques », une majorité de Néandertaliens (sauf Gibraltar 1, La Chapelle-aux-Saints, Spy 1 et Tabun 1) et une majorité de fossiles du Pléistocène inférieur (sauf KNM-ER 1470, KNM-WT 15000 et Sangiran 2). Les fossiles africains du Pléistocène moyen tardif (Jebel Irhoud 1 et 2 et LH 18), les fossiles asiatiques anciens (ZH XI et Hexian) ainsi que Steinheim montrent par contre une corde pariétale plus courte ou de même longueur que la corde frontale. Ces deux dernières configurations sont majoritaires dans notre échantillon d'Hommes modernes (tableaux 47 et 48, #76).

### I.1.2 DISCUSSION

La forme du crâne en *norma occipitalis* est homogène au sein de nos groupes de comparaisons et permet de mettre en évidence des tendances au Pléistocène moyen.

Ainsi, les fossiles les plus anciens présentent une conformation plus typique des *Homo erectus* s.l. (i.e., forme « en tente ») (Grimaud, 1982), tandis que les plus récents semblent se rapprocher des Hommes modernes (forme en « maison », voir, Broca, 1868 ; Olivier, 1960) pour les africains et les asiatiques, et des Néandertaliens (forme en « bombe », voir, Boule, 1911-1913 ; Vandermeersch, 1981 ; Condemni, 1992) pour les européens.

Néanmoins, certains fossiles africains récents Jebel Irhoud 2, KNM-ER 3884 et Omo 2 présentent une forme triangulaire, qui peut être potentiellement vue comme une rétention de caractères ancestraux.

Le rapport des cordes pariétale et frontale apporte moins d'informations. Les fossiles européens, asiatiques et africains anciens montrent une configuration qui rappelle à la fois les fossiles d'*Homo erectus* s.l. et les Néandertaliens (i.e., corde pariétale plus longue), tandis que les spécimens africains récents se rapprochent de la configuration majoritaire chez les Hommes modernes (corde pariétale plus courte ou de même longueur).

Par conséquent, si nous ne mettons pas en évidence de caractères propre au Pléistocène moyen, nous pouvons remarquer à la fois l'homogénéité des fossiles plus anciens, et les divergences évolutives qui commencent à se manifester à la fin du Pléistocène moyen.

## I.2. FRONTAL (TABLEAUX 47 ET 48, FIGURES 30 ET 32)

### I.2.1. DESCRIPTION

Le profil de la région supra-orbitaire des fossiles du Pléistocène moyen, quelle que soit leur origine géographique ou chronostratigraphique, est convexe en *norma frontalis*. C'est aussi la morphologie dominante dans notre échantillon de comparaison. Nous la retrouvons chez les Hommes modernes (à l'exception des fossiles Cro-Magnon II et Skhül V), les Néandertaliens et chez une majorité d'individus du Pléistocène inférieur (à l'exception d'OH 24 et de D 2282). Les spécimens de Ngandong et Ngawi 1 présentent par contre un profil rectiligne, comme nous l'avons observé chez Jebel Irhoud 1 et KNM-ER 3884.

En *norma verticalis*, le profil de la zone supra-orbitaire de la plupart des spécimens du Pléistocène moyen est convexe ou présente une concavité au niveau de la glabelle. Les Africains les plus récents (i.e., Jebel Irhoud 1 et 2, Omo 2, Singa), ainsi que Saldanha, Bodo, Ehringsdorf H et Jinniushan, montrent la première configuration. Les fossiles européens Arago XXI, Steinheim, Petralona, ainsi que LH 18, Florisbad, Kabwe 1, Hexian, Dali et Zutiyeh présentent une concavité au niveau de la glabelle. Par contre, les spécimens de Zhoukoudian montrent un profil rectiligne, qui est la morphologie majoritaire chez les fossiles « archaïques » (sauf pour Ngandong 7) comme au Pléistocène inférieur (concavité au niveau de la glabelle pour OH 9 et Ceprano, profil convexe pour KNM-ER 3883, D 2282, D 2700 et Sangiran 17) (tableaux 47 et 48, #82). 94,7% des Hommes modernes de notre échantillon et l'ensemble des Néandertaliens présentent un profil convexe.

En ce qui concerne la conformation des différentes structures de la région supra-orbitaire (voir annexe 1, Cunningham, 1908 ; Santa Luca, 1980 ; Nara, 1994), au Pléistocène moyen l'ensemble des fossiles européens, et la plupart des fossiles africains et asiatiques présentent donc un *sulcus supraorbitalis* incomplet. Les fossiles « archaïques » Ngandong 6 et 14 montrent aussi un *sulcus supraorbitalis* incomplet, comme de nombreux fossiles du Pléistocène inférieur (la fusion est néanmoins complète pour KNM-ER 1470, OH 24, KNM-ER 3733, KNM-ER 3883, OH9 et Sangiran 17). Les spécimens africains du Pléistocène moyen Jebel Irhoud 1, LH 18, Florisbad ainsi que Zutiyeh, montrent par contre un sulcus complet. Les structures de la région supra-orbitaire ne sont pas fusionnées comme c'est le cas pour les Hommes modernes. Narmada est le seul fossile du Pléistocène moyen qui semble montrer une fusion complète des structures de la zone supra-orbitaire. Nous avons relevé cette morphologie chez la majorité des Néandertaliens. Cette fusion ne semble cependant pas être

totalement réalisée chez certains Néandertaliens (i.e., Krapina C, Gibraltar 1, La Quina H5, Saint Césaire et Shanidar 5).

La région post-orbitaire est saillante au Pléistocène moyen, comme pour l'ensemble de notre échantillon de comparaison fossile. Ce sont par contre les arcades supra-ciliaires qui forment une saillie chez quatre fossiles africains du Pléistocène moyen tardif (Jebel Irhoud 2, KNM-ER 3884, Omo 2 et Singa). Cette configuration s'observe pour près de la moitié de notre échantillon moderne (43,6%), les autres Hommes modernes ne présentent aucune saillie. La plupart des fossiles du Pléistocène moyen montrent un *sulcus postorbitalis*, qui rappelle ce que nous avons observé chez les Néandertaliens ainsi que chez la plupart des fossiles du Pléistocène inférieur (gouttière continue) (tableaux 47 et 48, #83). Celui-ci est par contre absent chez les fossiles africains du Pléistocène moyen tardif Omo 2 et Singa, comme chez les Hommes modernes (exception faite du fossile Skhūl V). LH 18 et Florisbad présentent une dépression dans la région médiale de la zone post-orbitaire que nous avons aussi observée chez quelques Hommes modernes dont les fossiles Qafzeh 6 et Cro-Magnon III.

La constriction post-orbitaire a été évaluée au travers de l'indice de constriction post-orbitaire (i.e.,  $Icp = M9 / M43$ , voir annexe 1). Les individus asiatiques du Pléistocène moyen ancien (i.e., Zhoukoudian et Hexian), ainsi que certains individus africains (Bodo, Kabwe 1, Ndutu, Kabwe 1 et LH 18) possèdent une constriction post-orbitaire assez importante ( $0,85 \geq Icp \geq 0,75$ ). Elle est moins marquée que ce que nous observons au Pléistocène inférieur (i.e.,  $Icp < 0,75$ , à l'exception de KNM-WT 15000, Sangiran 17 et Ceprano). Les autres fossiles du Pléistocène moyen présentent, comme les fossiles du Pléistocène supérieur (Hommes modernes, « archaïques » et Néandertaliens), une constriction post-orbitaire peu marquée ( $Icp > 0,85$ ).

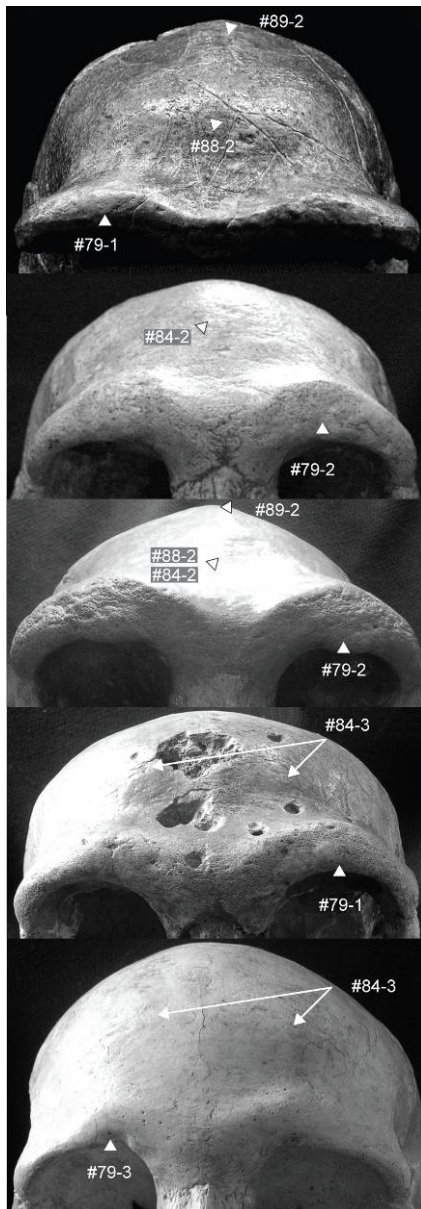
L'indice de courbure frontale (i.e.,  $Icf = M29*100/M26$ , cf. annexe 1) est très variable, notamment chez l'Homme moderne (voir, Heim, 1974 ; Spitz, 1982b ; Trinkaus, 1983 ; Condemi, 1992). Nous retrouvons cette variabilité au Pléistocène moyen, mais les fossiles Arago XXI, Steinheim, Petralona, Ehringsdorf H, Jebel Irhoud 1 et 2, Bodo, Omo 2, Singa, ZH XI, Dali et ZutiyeH présentent un indice relativement faible comme nous l'avons noté au Pléistocène supérieur (tableaux 47 et 48, #85). Cet indice reste néanmoins peu lisible, il prend en effet en compte le développement de la zone supra-orbitaire.

Le développement de bosses frontales peut paraître plus informatif (voir, Heim, 1974 ; Stringer et al., 1984). En effet, au Pléistocène moyen, neuf individus (Jebel Irhoud 1 et 2, Ndutu, LH 18, Singa, ZH III, ZutiyeH et dans une moindre mesure Ehringsdorf H et Steinheim) présentent des bosses frontales individualisées comme nous les avons observées

chez les Néandertaliens et les Hommes modernes. Les autres fossiles du Pléistocène moyen montrent une bosse frontale peu individualisée et positionnée médialement. C’est la morphologie qui prévaut chez les spécimens « archaïques » ainsi que chez les fossiles du Pléistocène inférieur. A noter que six d’entre eux ne présentent pas de bosse frontale individualisée (i.e., KNM-ER 1470, OH 24, KNM- WT 15000, D 2280, D 2700 et Lantian 2).

En ce qui concerne les lignes temporales du frontal, elles forment une crête simple chez la plupart des fossiles du Pléistocène moyen. Cette morphologie s’observe principalement au Pléistocène inférieur (tableaux 47 et 48, #86). Elles ne sont cependant pas visibles chez Steinheim comme c’est le cas pour les Hommes modernes et les Néandertaliens.

La présence d’un dédoublement de la crête temporale au niveau du frontal est assez rare et s’observe chez Petralona, Kabwe 1, ZH XII et Dali. Nous l’avons aussi observé chez



les spécimens de Sangiran (2 et 17).

Un tubercule supra-glabellaire médio-sagittal, défini comme un caractère néandertalien par Zeitoun (2000), s’observe chez sept fossiles du Pléistocène moyen (i.e., SH5, Arago XXI, Bodo, Singa, Hexian, Jinniushan et Zutiye). Le reste de l’échantillon en est dépourvu, comme c’est le cas de la plupart des individus modernes (tableaux 47 et 48, #87). De même, les spécimens « archaïques » et les fossiles du Pléistocène inférieur ne possèdent pas ce tubercule. Nous l’avons par contre observé chez une majorité des Néandertaliens (absent chez Krapina C, La Ferrassie 1 et Tabun I), ainsi que chez le fossile du Pléistocène inférieur Ceprano.

Figure 30 : Calvariae en *norma frontalis*. De haut en bas : Zhoukoudian crâne III (ZH III), Petralona, Kabwe 1, La Chapelle-aux-Saints et Abri Pataud 1. Les structures de la zone supra-orbitaire sont partiellement fusionnées chez Petralona et Kabwe 1 (#79-2). Elles sont entièrement fusionnées chez La Chapelle-aux-Saints et ZH III (#79-1), et non fusionnées chez Abri Pataud 1 (#79-3). Une éminence bregmatique (#89-2) ainsi qu’une carène sagittale du frontale sont observables (#88-2) chez ZH III et Kabwe 1. Elles sont absentes chez Petralona, La Chapelle-aux-Saints et Abri Pataud 1. Petralona présente une bosse frontale médiale que nous retrouvons chez Kabwe 1 et ZH III (#84-2). La Chapelle-aux-Saints et Abri Pataud 1 montrent des bosses frontales bien individualisées qui affectent l’ensemble du frontal (#84-3).



Postérieurement au tubercule supra-glabellaire médio-sagittal, le frontal peut présenter des épaissements osseux : une carène sagittale, une éminence bregmatique ou un renfort coronal supérieur. Au Pléistocène moyen seuls Bodo, ZH III, XI et XII possèdent les trois caractères réunis. La carène sagittale et le renfort coronal supérieur s’observent tout de même sur près de la moitié de l’échantillon (i.e., carène sagittale : SH5, Salé, Bodo, Singa, Saldanha, Kabwe 1, ZH III, XI et XII, Dali et Jinniushan ; renfort coronal supérieur : Steinheim, Petralona, Reilingen, Salé, Bodo, Omo 2, Singa, Kabwe 1, ZH III, XI et XII et Hexian). L’éminence bregmatique est beaucoup plus rare, elle est cependant présente chez la plupart des individus chinois (ZH III, XI et XII et Hexian). Ces renforcements osseux se retrouvent chez les individus de Ngandong et chez Ngawi 1 ainsi que chez les fossiles du Pléistocène inférieur (KNM-ER 3883, KNM-WT 15000, Sangiran 3 et Lantian 2 ne présentent pas de carène sagittale), comme l’ont souligné de nombreux auteurs (Rightmire, 1990 ; Zeitoun, 2000 ; Antón, 2003 ; de Lumley et al., 2006). Ces structures sont en revanche absentes au sein de nos échantillons d’Hommes modernes et de Néandertaliens, à l’exception du renfort coronal supérieur qui est occasionnellement présent (tableaux 47 et 48, #88, 89, 90).

Tableau 47 :

Etats des caractères morphologiques généraux de la calvaria et du frontal pour chaque spécimen fossile de l'étude

Caractères généraux	75	76	Frontal	77	78	79	80	81	82	83	84	85	86	87	88	89	90
KNM-ER 1470	1	1		2	1	3	3	1	2	1	1	3	2	1	1	1	1
KNM-ER1813	1	3		2	1	2	3	1	2	3	2	2	2	1	1	1	1
OH 24	1	3		1	1	3	3	1	2	3	1	2	-	-	1	1	1
KNM-ER 3733	1	3		2	1	3	3	1	2	3	2	2	2	1	2	2	2
KNM-ER 3883	1	3		2	2	3	3	1	3	3	2	1	2	1	1	2	2
KNM-WT 15000	1	1		-	-	-	-	2	-	-	1	1	2	1	1	2	2
OH 9	1	-		2	2	3	3	1	1	3	2	-	2	1	1	-	-
D 2280	1	3		2	1	2	3	1	2	3	1	2	2	1	2	2	2
D 2282	1	-		1	-	2	3	1	3	3	2	-	2	1	2	2	2
D 2700	1	2		2	2	2	2	1	3	3	1	2	2	1	2	2	2
Sangiran 2	1	-		-	-	-	3	1	-	3	2	-	3	-	2	2	2
Sangiran 3	-	-		-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	2
Sangiran 4	1	-		-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Sangiran 17	1	3		2	2	3	3	2	3	3	2	2	3	1	2	2	2
Lantian 2	-	3		2	1	2	3	1	2	3	1	3	2	1	1	2	-
Ceprano	1	3		2	1	2	3	2	1	3	2	3	2	2	1	1	-
ATD6-15/ 69	-	-		-	-	-	2	-	-	2	2	-	2	1	1	-	-
SH5	3	3		3	1	2	3	3	2	3	2	2	2	2	2	1	1
Arago XXI/XLVII	-	-		2	1	2	3	3	1	3	2	3	2	2	1	1	1
Swanscombe	2	-		-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Castel di Guido	-	-		-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Steinheim	2	2		2	1	2	3	3	1	3	3	3	1	1	1	1	2
Petralona	1	3		2	2	2	3	3	1	3	2	3	3	1	1	1	2
Reilingen	2	-		-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2
Ehringsdorf H	2	3		2	2	2	3	3	3	3	3	3	2	1	1	1	1
Tighenif 4	-	-		-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Salé	1	-		-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	-	2	1	2
Jebel Irhoud 1	3	1		1	1	1	3	3	3	3	3	3	2	1	1	2	1
Jebel Irhoud 2	1	2		2	1	2	2	3	3	3	3	3	2	1	1	1	1
Bodo	-	-		2	2	2	3	2	3	3	2	3	2	2	2	2	2
Ndutu	1	-		-	-	2	3	2	-	3	3	-	2	-	-	-	1
KNM-ER 3884	1	-		1	-	2	2	-	2	3	-	-	-	-	-	-	-
LH 18	3	2		2	1	1	3	2	1	2	3	2	2	1	1	1	1
Omo 2	1	2		2	-	2	2	3	3	1	2	3	2	1	1	1	2
Singa	3	3		2	1	1	2	3	3	1	3	3	2	2	2	2	2
Saldanha	1	3		2	-	2	3	3	3	3	2	-	2	1	2	1	1
Florisbad	-	-		2	2	1	3	-	1	2	2	-	2	1	1	2	1
Kabwe 1	1	3		2	2	2	3	2	1	3	2	3	3	1	2	2	2
ZH Crâne III	1	3		2	2	2	3	2	2	3	3	2	2	1	2	2	2
ZH Crâne XI	1	1		1	2	2	3	2	2	3	2	3	2	1	2	2	2
ZH Crâne XII	1	3		2	2	2	3	2	2	3	2	2	3	1	2	2	2
Hexian	1	1		2	2	2	3	2	1	3	2	2	2	2	1	2	2
Dali	3	3		2	1	2	3	3	1	3	2	3	3	1	2	1	1
Jinniushan	3	3		2	2	2	3	3	3	3	2	2	2	2	2	1	1
Narmada	1	-		2	-	3	3	3	-	-	2	-	2	-	1	1	1
Zutiyeh	-	-		2	1	1	3	2	1	3	3	3	2	2	1	1	1
Saccopastore 1	2	3		-	-	-	3	3	-	-	3	2	2	-	1	1	1
Saccopastore 2	-	-		-	-	3	3	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Krapina C	-	-		2	1	2	3	2	3	3	3	-	2	1	1	-	1
La Chaise BD 6	-	-		-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
La Chaise BD 17	2	-		-	-	-	-	-	-	3	-	2	-	1	1	1	1
Gibraltar 1	2	1		2	2	2	3	3	3	3	3	1	2	2	1	-	1
La Ferrassie 1	2	3		2	1	3	3	3	3	3	3	3	3	1	1	1	1
La Quina H5	2	-		2	-	2	3	3	3	3	3	-	2	2	1	1	1
Monte Circeo I	2	3		2	1	3	3	3	3	3	3	2	2	2	1	1	1
La Chapelle-aux-Saints	2	1		2	1	3	3	3	3	3	3	3	2	2	1	1	1
Neanderthal 1	2	3		2	1	3	3	3	3	3	3	3	2	2	1	1	2
Spy 1	2	1		2	2	3	3	3	3	3	3	2	2	2	1	1	2
Spy 2	2	-		2	-	3	3	3	3	3	3	-	2	2	1	1	2
St Césaire	-	-		-	1	2	3	3	3	3	3	-	2	-	1	1	1
Tabun I	2	1		2	1	3	3	3	3	3	3	3	2	1	1	1	2
Shanidar 5	2	3		2	1	2	3	3	3	3	3	2	2	2	1	1	1
Amud 1	2	3		2	1	2	3	3	3	3	3	3	2	2	1	1	1
Ngawi	1	3		1	2	3	3	3	2	2	2	2	2	1	2	2	2
Ngandong 6	1	3		1	2	2	3	3	2	3	2	1	2	1	2	2	2
Ngandong 7	1	3		1	2	3	3	3	1	3	2	2	2	1	2	2	2
Ngandong 14	1	3		1	1	2	3	2	2	3	2	2	2	1	2	2	2
Cro-Magnon I	3	1		2	1	1	2	3	3	1	3	3	2	1	1	1	1
Cro-Magnon II	3	-		1	1	1	1	3	3	1	3	-	1	1	1	1	2
Cro-Magnon III	3	-		2	1	1	2	3	3	2	3	3	2	1	1	1	2

Caractères généraux	75	76	Frontal	77	78	79	80	81	82	83	84	85	86	87	88	89	90
Abri Pataud	3	3		2	2	1	2	3	3	1	3	3	2	1	1	1	1
Chancelade 1	3	1		2	1	1	2	3	3	1	3	2	2	1	1	1	1
Qafzeh 6	3	3		2	1	1	3	3	3	2	3	1	2	1	1	1	1
Qafzeh 9	3	1		2	-	1	2	3	3	1	3	1	2	1	1	1	1
Skhül V	3	1		1	-	2	3	3	3	3	3	2	2	1	1	1	1
Ohalo II	3	1		2	1	1	2	3	1	1	3	2	2	1	1	1	1

Les numéros de la première ligne indiquent le caractère considéré, les chiffres des lignes suivantes correspondent à l'état du caractère pour chaque individu, le signe (-) indique une donnée manquante. Les données détaillées des Hommes modernes de l'Holocène sont disponibles en annexe 2.

---

Légende du tableau 48 (page suivante). Etats de caractères morphologiques par groupe chronostratigraphique de spécimens. La colonne « Archaïques » présente les spécimens de Ngandong et Ngawi généralement considérés en tant qu'*Homo erectus* tardifs. Nombre total de calvaria étudiées : Pléistocène inférieur : 17 dont 3 *Homo habilis* s.l. ; Pléistocène moyen : 29 ; Pléistocène supérieur : 30 dont 17 Néandertaliens, 9 Hommes Modernes (HM) fossiles, 4 Archaïques ; Néolithiques : 35 dont 15 Sahariens, 20 Européens ; Historiques : 93 dont 48 Européens (30 spécimens de Spitalfields, 18 Roumains), 15 Africains (Nigériens), 30 Asiatiques (15 Chinois, 15 Javanais).

Tableau 48 :

Caractères et occurrences des états de caractères généraux de la calvaria et du frontal au sein de l'échantillon

Caractères <i>Caractères généraux</i>	états de caractères	Pléistocène inférieur	Pléistocène moyen	Pléistocène supérieur			Holocène					
				Néandertaliens	Archaïques	HM	Néolithique	Europe	Afrique	Asie		
Forme du crâne en <i>norma occipitalis</i>	75	1	triangulaire	14	13	0	4	0	1	3	0	0
		2	circulaire	0	4	13	0	0	0	2	0	0
		3	pentagonal	0	6	0	0	9	30	43	15	30
Proportion des cordes sagittales du frontal et du pariétal	76	1	corde pariétal > corde frontale	2	3	4	0	5	18	19	8	11
		2	corde pariétal ≈ corde frontale	1	4	0	0	0	5	17	5	7
		3	corde pariétal < corde frontale	8	9	6	4	2	5	12	2	12
<b>Frontal</b>												
Profil de la région supra-orbitaire en <i>norma facialis</i>	77	1	rectiligne	2	3	0	4	2	0	0	0	0
		2	convexe	10	20	12	0	7	30	48	15	30
<i>Arcus supraciliaris</i> au niveau glabellaire	78	1	absence de fusion	7	9	9	1	6	19	43	6	24
		2	fusion dans la partie médiane	4	10	2	3	1	12	5	9	6
Structures de la région supra-orbitaire, conformation du <i>sulcus supraorbitalis</i>	79	1	sulcus présent, absence de fusion	0	5	0	0	8	31	47	15	30
		2	sulcus incomplet, fusion partielle	6	18	6	2	1	0	1	0	0
		3	sulcus absent, fusion totale	6	1	8	2	0	0	0	0	0
Saillie de la région supra-orbitaire	80	1	non saillante	0	0	0	0	1	20	25	10	14
		2	saillie de l'arcade supra-ciliaire	2	4	0	0	6	12	23	5	16
		3	saillante	12	20	15	4	2	0	0	0	0
Constriction post-orbitaire	81	1	importante	11	0	0	0	0	0	0	0	0
		2	faible	3	9	0	1	1	1	0	1	5
		3	absente	0	13	15	3	8	28	48	14	25
Profil de la région supra-orbitaire en <i>norma verticalis</i>	82	1	concave au niveau de la glabella	2	9	0	1	1	3	1	0	1
		2	rectiligne	6	5	0	3	0	1	0	0	0
		3	convexe	4	8	14	0	8	28	47	15	29
<i>Sulcus postorbitalis</i>	83	1	absent	1	2	0	0	6	30	46	15	26
		2	présent, partie médiane	1	2	0	1	2	1	2	0	4
		3	présent continu	12	19	13	3	1	0	0	0	0
Bosse frontale	84	1	absence	6	0	0	0	0	0	0	0	0
		2	bombement peu individualisé, partie médiane	9	14	0	4	0	0	0	0	0
		3	présence	0	9	15	0	9	32	48	15	30
Convexité antéro-postérieure de l'os frontal	85	1	convexité faible	2	0	1	1	2	2	1	0	0
		2	convexité moyenne	6	6	4	3	3	5	11	2	7
		3	convexité importante	3	13	5	0	3	19	35	13	23
Crêtes temporales sur le frontal	86	1	absence	0	1	0	0	1	9	7	4	9
		2	présence simple	12	19	14	4	8	24	41	11	21
		3	présence double	2	4	1	0	0	0	0	0	0
Tubercule supra-glabellaire médio-sagittal	87	1	absent	12	14	3	4	9	31	45	11	30
		2	présent	1	7	9	0	0	0	3	4	0
Carène sagittale du frontal	88	1	absente	9	12	15	0	9	32	48	15	30
		2	présente	6	11	0	4	0	0	0	0	0
Eminence bregmatique	89	1	absente	4	19	13	0	9	31	48	15	30
		2	présente	10	5	0	4	0	0	0	0	0
Renfort coronal supérieur	90	1	absent	3	12	11	0	7	32	48	15	30
		2	présent	9	13	4	4	2	0	0	0	0

## I.2.2. DISCUSSION

La morphologie de la région supra-orbitaire divise nettement notre échantillon du Pléistocène moyen.

Les fossiles africains les plus récents présentent des affinités avec les Hommes modernes et avec certains fossiles anciens d'*Homo sapiens* (i.e., Qafzeh et Skhūl) (voir par exemple, Hublin, 2001). La saillie de leur région supra-orbitaire est limitée, notamment chez Jebel Irhoud 2, KNM-ER 3884, LH 18, Omo 2, le *sulcus postorbitalis* est absent (Omo 2 et Singa) ou incomplet (LH 18 et Florisbad), et les structures de la région supra-orbitaire ne sont pas fusionnées (notamment l'*arcus supraciliaris* et l'*arcus supraorbitalis* voir, Cunningham, 1908 ; Santa Luca, 1980 ; Nara, 1994), chez Jebel Irhoud 1, LH 18, Singa et Florisbad. De plus, les fossiles Jebel Irhoud 1 et 2, Ndutu, LH 18 et Singa montrent des bosses frontales individualisées qui affectent l'ensemble de la partie antérieure de l'os frontal. Un tel caractère est notamment utilisé par Stringer et al. (1984) dans la diagnose d'*Homo sapiens*. La portée taxinomique de ce caractère doit cependant être reconsidérée puisque les Néandertaliens présentent eux aussi des bosses frontales individualisées qui s'observent, dans une moindre mesure, chez deux spécimens européens du Pléistocène moyen (Steinheim et Ehringsdorf H).

Le reste de l'échantillon (les fossiles africains les plus anciens, les fossiles européens et les fossiles asiatiques) montre par contre, une région supra-orbitaire développée accompagnée d'un *sulcus postorbitalis* marqué et continu. Comme nous l'avons vu, cette morphologie est plus typique du Pléistocène inférieur (voir, Andrews, 1984). Par contre, la présence d'un *sulcus supraorbitalis* incomplet chez ces fossiles les démarque de la plupart des fossiles du Pléistocène inférieur et des Néandertaliens dont les *arcus supraciliaris* et *supraorbitalis* sont généralement fusionnés (Cunningham, 1908 ; Heim, 1974 ; Condemi, 1992). Il est cependant intéressant de noter que Ceprano présente un *sulcus supraorbitalis* incomplet, et que certains Néandertaliens anciens (Krapina C et Gibraltar 1) ainsi que le fossile du Proche-Orient Shanidar 5 semblent aussi montrer cette caractéristique. Ceci pourrait éventuellement laisser supposer l'existence d'une continuité évolutive en Europe, du fossile de Ceprano aux Néandertaliens. Enfin, la plupart des fossiles européens, asiatiques et africains anciens montrent une bosse frontale médiale peu individualisée. Celle-ci semble relativement typique de cette période, bien que nous l'ayons observée chez certains fossiles du Pléistocène inférieur.

Les fossiles les plus anciens du Pléistocène moyen asiatique (i.e., Zhoukoudian et Hexian) se distinguent en présentant notamment une zone supra-orbitaire rectiligne en *norma verticalis* ainsi qu'une éminence bregmatique associée à une carène sagittale et à des renforts coronaux supérieurs. Ces caractères, et notamment les superstructures osseuses qui forment ensemble un système anatomique, sont souvent considérés comme spécifiques des *Homo erectus* asiatiques (Le Gros Clark, 1978 ; Andrews, 1984 ; Stringer, 1984 ; Hublin, 1986 ; Nara, 1994 ; Antón, 2003). Nous les avons d'ailleurs observés chez les fossiles du Pléistocène inférieur ainsi que chez les spécimens « archaïques ». Ce dernier point souligne la similarité des fossiles de Zhoukoudian et Hexian avec Ngandong et Ngawi (Santa Luca, 1980 ; Rightmire, 1990 ; Antón, 2002, 2003).

Le profil en *norma verticalis* de la zone post-orbitaire des autres fossiles du Pléistocène moyen exhibe généralement une concavité médiale au niveau de la glabelle. Ce caractère peut éventuellement être considéré comme plus spécifique du Pléistocène moyen. Les Néandertaliens et les Hommes modernes tendent à présenter un profil régulièrement convexe comme nous l'observons principalement pour les spécimens du Pléistocène moyen tardif africain (Jebel Irhoud 1 et 2, Omo 2, Singa) mais aussi chez Ehringsdorf H et Jinniushan. Les fossiles africains et européens du Pléistocène moyen tardif montrent d'ailleurs une morphologie plus proche des Hommes modernes et des Néandertaliens en ce qui concerne les superstructures osseuses du frontal. Ainsi, ils n'exhibent pas de carène sagittale du frontal à la différence des fossiles asiatiques plus récents (Dali, Jinniushan) des spécimens africains anciens (Kabwe 1, Saldanha, Bodo et Salé) et du fossile européen SH5.

Finalement, nous pouvons remarquer que le fossile de Ceprano présente quelques affinités avec les fossiles du Pléistocène moyen. Comme nous l'avons vu, son *sulcus supraorbitalis* est incomplet, il présente une concavité médiale au niveau de la glabelle, une bosse frontale médiale et peu individualisée, et sa constriction post-orbitaire est relativement réduite (voir, Mallegni et al., 2003). De plus, il montre un tubercule supra-glabellaire médio-sagittal sur la partie antéro-inférieure de l'écaille de son frontal. Selon Zeitoun (2000), ce caractère est plutôt néandertalien. Nous l'avons observé chez deux individus du Pléistocène moyen européen (i.e., SH5 et Arago XXI), et il pourrait constituer un indice d'une potentielle relation évolutive entre Ceprano, ces individus et les Néandertaliens. Son existence chez des individus asiatiques (i.e., Hexian, Jinniushan et Zutiye) et africains (Bodo et Singa) du Pléistocène moyen rend cependant l'interprétation taxinomique de ce caractère difficile.

Nous pouvons tirer quelques enseignements en ce qui concerne la morphologie de l'os frontal des individus du Pléistocène moyen.

Tout d'abord, les fossiles africains les plus récents montrent des affinités fortes avec l'Homme moderne (e.g., saillie faible de la zone supra-orbitaire dont les différentes structures ne sont pas fusionnées, bosses frontales bien individualisées). Ensuite, les spécimens asiatiques les plus anciens (Zhoukoudian et Hexian) exhibent de fortes convergences morphologiques avec les spécimens du Pléistocène inférieur et les fossiles de Ngandong et de Ngawi (e.g., zone supra-orbitaire rectiligne, présence de superstructures osseuses). Et, enfin, la plupart des fossiles européens (Arago XXI, Petralona, Steinheim, SH 5), les spécimens africains anciens (Bodo, Kabwe 1 et Saldanha) et les individus asiatiques Dali et Jinniushan se différencient à la fois des fossiles du Pléistocène inférieur et des spécimens du Pléistocène supérieur. Leur frontal expose en effet, une suite de caractères qui paraissent plus typiques du Pléistocène moyen (e.g., *sulcus supraorbitalis* incomplet, présence d'une bosse frontale peu individualisée et médiale, présence d'une concavité au niveau de la glabelle en *norma verticalis*).

### I.3. PARIETAL (TABLEAUX 49 ET 50, FIGURES 30 ET 31)

#### I.3.1. DESCRIPTION

Le pariétal des fossiles du Pléistocène moyen, présente souvent une carène sagittale, des méplats para-sagittaux ainsi qu'une dépression pré-lambdatique. Nous les avons observés chez les spécimens européens (les trois caractères ne sont cependant pas observables sur Arago XLVII, Steinheim ne présente pas de dépression pré-lambdatique et les méplats para-sagittaux sont absents chez Ehringsdorf H) et chez les individus asiatiques (aucune dépression pré-lambdatique n'est cependant observable chez ZH XII, Dali présente uniquement des méplats para-sagittaux peu accusés, et seule une dépression pré-lambdatique est observable sur le spécimen de Jinniushan). Ces caractères s'observent chez les spécimens « archaïques » et se retrouvent généralement chez les fossiles du Pléistocène inférieur. Près de la moitié de notre échantillon présente une carène sagittale et des méplats para-sagittaux, plus particulièrement les individus asiatiques (tableaux 49 et 50, #91, 92 et 93). La dépression pré-lambdatique est cependant absente chez Ngandong 14, et chez KNM-ER 3733, et 3883 et Lantian 2. Les fossiles africains du Pléistocène moyen sont plus contrastés.

Nous retrouvons les trois caractères chez Salé et LH 18. Les fossiles de Jebel Irhoud et le crâne de Kabwe 1 possèdent des méplats para-sagittaux ainsi qu'une dépression pré-lambdatique marquée, Bodo et Omo 2 ont une carène sagittale associée à des méplats para-sagittaux. Enfin, des méplats para-sagittaux sont observables sur le pariétal de Tighenif 4 alors que Singa et Florisbad présentent tous les deux une dépression pré-lambdatique. Les Hommes modernes de notre échantillon ne présentent quasiment jamais de carène sagittale ou de méplats para-sagittaux (tableaux 49 et 50, #91, 92 et 93). La dépression pré-lambdatique est plus courante : 48,9 % de l'échantillon dont les spécimens de Cro Magnon, Qafzeh 6, Skhül V et Ohalo II. Enfin, les Néandertaliens montrent souvent des méplats para-sagittaux (absents chez La Quina H5, Monte Circeo I et Amud 1) ainsi qu'une dépression pré-lambdatique (absente chez La Quina H5, Spy 2, Tabun I et Shanidar 5). La carène sagittale sur la suture pariétale est généralement absente (présente chez La Ferrassie 1, Monte Circeo I, Spy 1 et 2).

Malgré une variabilité importante, les *linea temporalis* sont généralement bien définies chez les fossiles du Pléistocène moyen (i.e., Reilingen, Tighenif 4, Salé, Jebel Irhoud 1 et 2, Bodo, LH 18, Florisbad, Kabwe 1, Dali et chez Arago XLVII et Petralona). Seul le spécimen de Narmada montre la formation d'une crête, comme nous pouvons le voir chez les spécimens Ngandong 6 et 14 et chez les fossiles du Pléistocène inférieur KNM-ER 3733, OH 9, D 2280, D 2282, Sangiran 17 et Ceprano. La majorité des individus modernes et des Néandertaliens montrent généralement des lignes temporales peu définies (tableaux 49 et 50, #95). Pour les spécimens du Pléistocène moyen, ces *linea temporalis* sont positionnées bas sur le pariétal, à l'exception de certains individus asiatiques (ZH III et XI et Hexian). Nous retrouvons cette morphologie chez la majorité des spécimens du Pléistocène supérieur (Hommes modernes, Néandertaliens et « archaïques »), alors que certains fossiles du Pléistocène inférieur montrent des *linea temporalis* en position haute (KNM-ER 1470, KNM-ER 1813, D 2280, D 2700, Sangiran 2, 3 et 4). Enfin, nous avons fréquemment observé un *torus angularis parietalis* (i.e., un bombement osseux qui s'observe dans la partie postéro-latérale du pariétal, voir annexe 1, #97 et Weidenreich, 1943) chez les spécimens africains et européens du Pléistocène moyen (Arago XLVII, Petralona, Reilingen, Salé, Bodo, Ndutu, Omo 2 et Kabwe 1) ainsi que chez nos spécimens asiatiques (à l'exception de Jinniushan). Cette configuration ne s'observe jamais chez les Hommes modernes, ni chez les Néandertaliens (sauf chez Tabun I et Saccopastore 1, voir, Condemi, 1992). Le *torus angularis parietalis* est par contre toujours représenté chez les fossiles « archaïques ». Nous l'avons aussi noté chez une majorité de



spécimens du Pléistocène inférieur (à l'exception de KNM-ER 1813 et 3883, KNM-WT 15000 et de OH 9).

En ce qui concerne les bosses pariétales (voir annexe 1, #98 et Krukoff, 1967), les individus du Pléistocène moyen présentent une variabilité assez importante. Elles ne semblent pas individualisées chez Arago XLVII, Petralona, Ehringsdorf H, Tighenif 4, Bodo, Saldanha, Kabwe 1 ni chez les spécimens de Zhoukoudian (i.e., le sommet de la bosse correspond au maximum de courbure de l'os, Grimaud, 1982). C'est aussi le cas chez les fossiles de Ngandong, les Néandertaliens et chez la plupart des fossiles du Pléistocène inférieur (tableaux 49 et 50, #98). Par contre, la plupart des spécimens africains du Pléistocène moyen (Salé, Nduu, KNM-ER 3884, LH 18, Omo 2, Singa, Florisbad) ainsi que SH5, Hexian et Dali montrent des bosses nettement plus individualisées et hautes sur le pariétal. C'est la configuration des Hommes modernes (sauf pour Skhūl V : bosses pariétales positionnées médialement, et pour Qafzeh 9 : pas individualisées). Les autres fossiles du Pléistocène moyen présentent des bosses pariétales individualisées en position médiale sur le pariétal comme c'est le cas pour Ngawi 1 et Ceprano.

Tableau 49 :

Etats des caractères morphologiques du pariétal pour chaque spécimen fossile de l'étude

Pariétal	91	92	93	94	95	96	97	98
KNM-ER 1470	1	1	1	3	2	1	2	3
KNM-ER1813	1	1	1	2	2	1	1	1
OH 24	1	-	1	-	-	3	-	-
KNM-ER 3733	1	1	2	3	3	3	2	1
KNM-ER 3883	2	1	2	3	2	3	1	1
KNM-WT 15000	1	2	1	-	1	3	1	1
OH 9	-	-	-	2	3	2	1	1
D 2280	2	1	1	2	3	1	2	1
D 2282	2	1	1	2	3	3	2	1
D 2700	2	2	1	2	2	1	2	1
Sangiran 2	2	2	1	3	2	1	2	1
Sangiran 3	2	2	1	2	2	1	-	1
Sangiran 4	2	2	1	3	2	1	2	1
Sangiran 17	1	2	1	3	3	2	2	1
Lantian 2	2	1	2	-	1	3	-	1
Ceprano	1	1	-	3	3	3	2	3
ATD6-15/ 69	-	-	-	-	-	-	-	-
SH5	2	2	2	2	1	3	1	3
Arago XXI/XLVII	1	1	1	3	2	3	2	1
Swanscombe	2	2	2	2	1	3	1	2
Castel di Guido	-	-	-	-	1	-	-	-
Steinheim	2	2	1	2	1	3	1	2
Petalona	2	2	2	3	2	3	2	1
Reilingen	2	2	2	2	2	3	2	2
Ehringsdorf H	2	1	2	2	1	3	1	1
Tighenif 4	1	2	1	2	2	2	1	1
Salé	2	2	2	2	2	2	2	3
Jebel Irhoud 1	1	2	2	2	2	2	1	2
Jebel Irhoud 2	1	2	2	2	2	3	1	2
Bodo	2	2	-	2	2	2	2	1
Ndutu	-	-	2	2	1	-	2	3
KNM-ER 3884	-	-	1	-	1	-	1	3
LH 18	2	2	2	2	2	3	1	3
Omo 2	2	2	1	3	1	3	2	3
Singa	1	1	2	2	1	3	1	3
Saldanha	1	1	1	2	1	2	1	1
Florisbad	1	1	2	-	2	-	-	3
Kabwe 1	1	2	2	2	2	3	2	1
Zh Skull III	2	2	2	2	1	1	2	1
Zh Skull XI	2	2	2	2	1	1	2	1
ZH Skull XII	2	2	1	3	1	3	2	1
Hexian	2	2	2	3	1	1	2	3
Dali	1	2	1	3	2	3	2	3
Jinniushan	1	1	2	2	1	3	1	2
Narmada	2	2	-	2	3	3	2	2
Zutiyeh	-	-	-	-	-	-	-	-
Saccopastore 1	1	2	1	2	2	3	2	1
Saccopastore 2	-	-	-	-	-	-	-	-
Krapina C	-	-	-	3	1	3	1	1
La Chaise BD 6	-	-	-	-	-	-	-	-
La Chaise BD 17	-	-	2	3	1	-	1	1
Gibraltar 1	-	-	-	2	2	3	1	1
La Ferrassie 1	2	2	2	2	1	3	1	1
La Quina H5	1	1	1	1	1	3	1	1
Monte Circeo I	2	1	2	3	1	3	1	1
La Chapelle-aux-Saints	1	2	2	2	1	3	1	1
Neanderthal 1	1	2	2	2	2	3	1	1

<b>Pariétal</b>	<b>91</b>	<b>92</b>	<b>93</b>	<b>94</b>	<b>95</b>	<b>96</b>	<b>97</b>	<b>98</b>
Spy 1	2	2	2	3	1	3	1	1
Spy 2	2	2	1	3	2	3	1	1
St Césaire	1	-	-	-	1	3	-	1
Tabun I	1	2	1	2	2	3	2	1
Shanidar 5	1	2	1	-	1	3	-	-
Amud 1	1	1	2	2	1	3	1	1
Ngawi	2	2	2	2	2	3	2	2
Ngandong 6	2	2	2	2	3	2	2	1
Ngandong 7	2	2	2	2	2	3	2	1
Ngandong 14	2	2	1	2	3	3	2	1
Cro-Magnon I	1	2	2	3	1	2	1	3
Cro-Magnon II	1	2	2	2	1	2	1	3
Cro-Magnon III	1	1	2	2	2	3	1	3
Abri Pataud	1	2	1	2	1	3	1	3
Chancelade 1	1	2	1	3	1	3	1	3
Qafzeh 6	1	1	2	2	1	3	1	3
Qafzeh 9	-	1	1	2	1	3	1	1
Skhül V	2	2	2	2	1	3	1	2
Ohalo II	1	1	2	2	2	3	1	3

Les numéros de la première ligne indiquent le caractère considéré, les chiffres des lignes suivantes correspondent à l'état du caractère pour chaque individu, le signe (-) indique une donnée manquante. Les données détaillées des Hommes modernes de l'Holocène sont disponibles en annexe 2.

Tableau 50 :

Caractères et occurrences des états de caractères du pariétal au sein de l'échantillon

Caractères <i>Pariétal</i>	états de caractères	Pléistocène inférieur	Pléistocène moyen	Pléistocène supérieur			Holocène			
				Néandertaliens	Archaïques	AMH	Néolithique	Europe	Afrique	Asie
Carène sagittale sur la moitié postérieure de la partie antérieure de la suture pariétale	91 1 absence	7	10	8	0	7	31	44	13	29
	2 présence	8	15	4	4	1	0	4	2	1
Méplat de part et d'autre de la suture pariétal dans sa moitié antérieur	92 1 absence	8	6	3	0	4	28	43	13	28
	2 présence	6	19	8	4	5	4	5	2	2
Dépression pré-lambdatique	93 1 absence	11	8	5	1	3	13	25	10	17
	2 présence	3	17	7	3	6	18	23	5	13
<i>Linea temporalis</i> sur le pariétal : bande temporale	94 1 absence	0	0	1	0	0	10	6	1	0
	2 bande temporale étroite	6	19	7	4	7	20	41	13	27
	3 bande temporale large	7	6	5	0	2	2	1	1	3
Définition des <i>linea temporalis</i>	95 1 pas à peu visibles	2	15	10	0	7	22	29	13	7
	2 présence	7	12	5	2	2	10	19	2	27
	3 présence, forme une crête	6	1	0	2	0	0	0	0	3
Position de la ligne temporale supérieure	96 1 position haute	7	3	0	0	0	0	0	1	0
	2 position médiane	2	5	0	1	2	4	5	0	2
	3 position basse	7	16	14	3	7	27	43	14	28
<i>Torus angularis parietalis</i>	97 1 absence	4	12	11	0	9	32	48	15	30
	2 présence	9	14	2	4	0	0	0	0	0
Bosses pariétales	98 1 absence	13	10	14	3	1	0	0	0	0
	2 présence, position centrale	0	7	0	1	1	0	2	0	0
	3 présence, position haute	2	10	0	0	7	31	46	15	30

Etats de caractères morphologiques par groupe chronostratigraphique de spécimens. La colonne « Archaïques » présente les spécimens de Ngandong et Ngawi généralement considérés en tant qu'*Homo erectus* tardifs. Nombre total de calvaria étudiées : Pléistocène inférieur : 17 dont 3 *Homo habilis* s.l. ; Pléistocène moyen : 29 ; Pléistocène supérieur : 30 dont 17 Néandertaliens, 9 Hommes Modernes (HM) fossiles, 4 Archaïques ; Néolithiques : 35 dont 15 Sahariens, 20 Européens ; Historiques : 93 dont 48 Européens (30 spécimens de Spitalfields, 18 Roumains), 15 Africains (Nigériens), 30 Asiatiques(15 Chinois, 15 Javanais).

## I.3.2. DISCUSSION

Les pariétaux de notre échantillon du Pléistocène moyen présentent d’abord des caractères rappelant la morphologie des spécimens du Pléistocène inférieur et des individus « archaïques » de Ngandong et Ngawi.

Ainsi, la carène sagittale s’observe chez la plupart des spécimens asiatiques (Zhoukoudian et Hexian) et européens (SH5, Swanscombe, Steinheim, Petralona, Reilingen et Ehringsdorf H) ainsi que chez certains spécimens africains (Salé, Bodo, LH 18 et Omo 2). Celle-ci est souvent considérée comme spécifique de *Homo erectus* s.l. et plus particulièrement des spécimens asiatiques (Andrews, 1984 ; Stringer, 1984 ; Rightmire, 1990 ; Stringer, 1991 ; Antón, 2003). Nous l’avons d’ailleurs notée pour les fossiles asiatiques du Pléistocène inférieur (Sangiran et Dmanisi), chez Ceprano, ainsi que chez les spécimens de Ngandong et Ngawi 1. Certains Hommes modernes et Néandertaliens présentent cependant une carène sagittale peu marquée, mais cette morphologie semble être causée par la présence de méplats para-sagittaux de part et d’autre de la suture pariétale. C’est cette configuration que nous observons chez les spécimens africains du Pléistocène moyen tardif Jebel Irhoud 1 et 2.

De même, le *torus angularis parietalis* décrit par Weidenreich (1943) comme un bombement arrondi de la surface du pariétal qui se situe à l’angle des sutures lambdoïde et pariéto-mastoïde, est présent chez les spécimens asiatiques (Zhoukoudian, Hexian, Dali et Narmada) ainsi que chez certains spécimens européens (Swanscombe, Petralona et Reilingen) et africains (Tighenif 4, Salé, Jebel Irhoud 1, Bodo et Kabwe 1). Une fois encore, ce caractère semble souligner un lien évolutif fort avec les *Homo erectus* s.l. dont il est parfois considéré comme spécifique, notamment pour les fossiles asiatiques (Stringer, 1984, 1991 ; Antón, 2003).

Par contre, la morphologie des *linea temporalis* est plus variable. Narmada exhibe des crêtes temporales, comme nous l’avons vu au Pléistocène inférieur (Koobi Fora, Sangiran et Ceprano). Les fossiles asiatiques les plus anciens du Pléistocène moyen (i.e., Zhoukoudian et Hexian) ont une ligne temporale supérieure en position haute sur le pariétal. L’importance taxinomique de cette configuration a été largement discutée (voir pour les fossiles attribués à *Homo habilis/rudolfensis* ou à *Homo ergaster*, Prat, 2004 ; de Lumley et al., 2006), est assez caractéristique des fossiles anciens. Les autres spécimens du Pléistocène moyen présentent soit une ligne suprême disposée médialement sur le pariétal (Tighenif 4, Salé, Jebel Irhoud 1,

Bodo et Saldanha) soit en position basse. C'est cette morphologie qui est plus caractéristique du Pléistocène supérieur. Elle s'observe chez les Néandertaliens, les spécimens « archaïques » et les Hommes modernes.

Nous retrouvons donc la dichotomie entre les individus asiatiques Zhoukoudian et Hexian et le reste des fossiles du Pléistocène moyen, mise en évidence lors de l'analyse du frontal.

Le développement des bosses pariétales distingue, quant à lui, les fossiles africains et asiatiques les plus récents des autres fossiles du Pléistocène moyen. Les bosses pariétales sont bien individualisées chez certains spécimens africains du Pléistocène moyen tardif (Salé, Ndutu, KNM-ER 3884, LH 18, Singa et Florisbad) ainsi que chez Dali et Jinniushan. Cette morphologie est typique des *Homo sapiens* (Grimaud, 1982). Il est intéressant de noter que le fossile européen de la Sima de los Huesos (SH5), se distingue des autres fossiles européens en présentant lui aussi des bosses pariétales particulièrement bien marquées.

Les distinctions que nous avons mises en lumière lors de l'analyse des caractéristiques du frontal au sein de nos individus du Pléistocène moyen apparaissent moins nettement ici.

En effet, de nombreux spécimens africains tardifs présentent des caractères rappelant la morphologie des spécimens du Pléistocène inférieur ou des spécimens asiatiques d'*Homo erectus*, (e.g., carène sagittale sur la suture pariétale, *torus angularis parietalis*). La configuration des bosses pariétales et de la *linea temporalis* laissent cependant entrevoir la distinction entre le Pléistocène moyen tardif, le Pléistocène moyen ancien asiatique et le reste de notre échantillon.

#### **I.4. OCCIPITAL (TABLEAUX 51 ET 52, FIGURES 32 ET 33)**

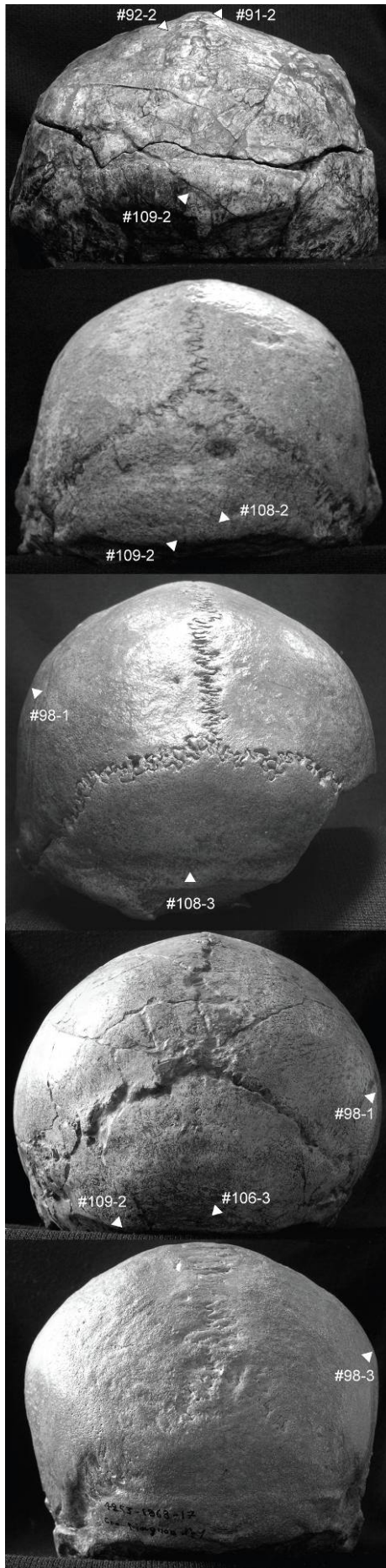
##### **I.4.1. DESCRIPTION**

Une majorité des fossiles du Pléistocène moyen montre une angulation entre le *planum occipitale* et le *planum nucale* de l'occipital, comme c'est le cas pour les fossiles « archaïques » et pour les spécimens du Pléistocène inférieur (l'occipital est plus arrondi chez KNM-ER 1470, OH 24, D 2280 et D 2700). Certains spécimens européens (Swanscombe et Steinheim) et africains (Jebel Irhoud 1 et 2, KNM-ER 3884, LH 18 et Singa) du Pléistocène moyen possèdent un occipital plus arrondi. Cette morphologie est typique des Hommes modernes (Vandermeersch, 1981 ; Caparros, 1997), tandis que les Néandertaliens montrent

une angulation de l'occipital plus marquée (celle-ci semble moins marquée chez les Néandertaliens du Proche-Orient). En *norma lateralis*, le *planum occipitale* des fossiles du Pléistocène moyen est généralement convexe à l'exception notable de la plupart des individus asiatiques (ZH III, ZH XII, Hexian et Dali) ainsi que de deux individus africains (Omo 2 et Saldanha). Nous retrouvons cette convexité du *planum occipitale* chez la plupart des Hommes modernes de notre échantillon (sauf pour 24,8% de nos individus dont Cro-Magnon I et Qafzeh 9), chez les Néandertaliens et chez la moitié des fossiles du Pléistocène inférieur (tableaux 51 et 52, #100).

La plupart des spécimens du Pléistocène moyen présentent un *planum occipitale* plus développé que le *planum nucale* à l'exception une fois encore d'individus asiatiques (les spécimens de Zhoukoudian et Hexian) ainsi que de Reilingen, Salé et Kabwe 1 dont le développement des deux plans est à peu près équivalent. Le *planum occipitale* des individus du Pléistocène supérieur (i.e., Hommes modernes, Néandertaliens et fossiles « archaïques ») est généralement plus allongé que le *planum nucale* (sauf pour Ngandong 14 et Spy 1). Au Pléistocène inférieur, les fossiles de Sangiran ainsi que les fossiles africains, KNM-ER 3733 et KNM-WT 15000, ont tendance à présenter un *planum occipitale* plus court. Finalement, la plupart des spécimens du Pléistocène moyen ne présentent pas de chignon occipital. C'est la morphologie majoritaire pour l'ensemble de notre échantillon de comparaison, puisque seules les Néandertaliens se démarquent en présentant un chignon occipital clairement défini (pour une discussion sur le chignon occipital voir, Boule, 1911-1913 ; Hublin, 1978a ; Wolpoff, 1980 ; Trinkaus et Lemay, 1982). Saccopastore 1 montre néanmoins un simple pincement de l'occipital (voir, Condemi, 1992). Pour en revenir au Pléistocène moyen, nous avons noté un chignon occipital plus ou moins bien développé chez les spécimens européens (Steinheim, Petralona, Reilingen et Ehringsdorf H), ainsi que chez Kabwe 1 et Jinniushan (voir pour ces deux derniers spécimens, Rightmire, 1990 ; Pope, 1992 ; Zeitoun, 2000).

En *norma occipitalis*, la morphologie de l'occipital des fossiles du Pléistocène moyen est variable. Les individus asiatiques et principalement les individus de Zhoukoudian présentent un *planum occipitale* triangulaire (il est plus arrondi chez ZH III et Jinniushan) et l'inion et l'opisthocranion sont confondus (ce n'est pas le cas pour ZH III, Jinniushan et Narmada). Enfin, un *processus retromastoïdeus* est présent chez ZH XI, Dali et Jinniushan. Cette configuration est proche de celle que nous observons chez les fossiles du Pléistocène inférieur : le *planum occipitale* est triangulaire (celui de KNM-WT 15000, KNM-ER 3883, D 2700 et Sangiran 2 est plus arrondi), l'inion et l'opisthocranion sont confondus (sauf chez OH



24 et KNM-ER 3883), et près de la moitié de l'échantillon possède un *processus retromastoideus* développé (tableaux 51 et 52, #103, 104 et 105). A l'exception du *planum occipitale* qui est arrondi, les fossiles « archaïques » se conforment à cette morphologie (Ngawi 1 ne présente cependant pas de *processus retromastoideus*).

Les individus africains et européens du Pléistocène moyen présentent plutôt un *planum occipitale* pentagonal (SH5, Steinheim, Salé, Jebel Irhoud 1 et 2, KNM-ER 3884, LH 18, Omo 2, Singa et Kabwe 1), ou arrondi pour les fossiles européens de Swanscombe et Reilingen. L'inion et l'opisthocranion ne sont pas confondus et le *processus retromastoideus* est généralement absent chez les spécimens africains et européens, à l'exception de Jebel Irhoud 1 et KNM-ER 3884. Ces morphologies se retrouvent chez les Hommes modernes (i.e., *planum occipitale* pentagonal)

**Figure 31 :** Calvariae en *norma occipitalis*. De haut en bas : Sangiran 4, Petralona, Kabwe 1, La Ferrassie 1 et Cro-Magnon I. Sangiran 4 présente une carène sagittale (#91-2) encadrée de méplats para-sagittaux (#92-2). Son *torus occipitalis transversus* présente une saillie maximale médiale (#109-2). Le *torus occipitalis transversus* de Petralona montre aussi une saillie maximale médiale (#109-2), il est surmonté d'un surcreusement (*sulcus supratoralis*) (#108-2). Les bosses pariétales de Kabwe 1 ne sont pas définies (#98-1), le *sulcus supratoralis* est présent (#108-3). La Ferrassie 1 présente une fosse sus-iniaque (#106-3), son *torus occipitalis transversus* montre deux saillies maximales bilatérales (#109-2). Ses bosses pariétales ne sont pas définies : le *parietum* correspond au maximum de courbure du pariétal (#98-1). Cro-Magnon I montre des bosses pariétales définies en position haute (#98-3). Notez la forme en « tente » des crânes de Sangiran 4, Petralona et de Kabwe 1 ; la forme en « bombe » du crâne de La Ferrassie 1 ; la forme en « maison » du crâne de Cro-Magnon I.



et chez les Néandertaliens (i.e., *planum occipitale* arrondi). Les fossiles Cro-Magnon I, Skhül V, Saccopastore 1 et Spy 2 possèdent néanmoins un *processus retromastoideus*. Finalement, il est intéressant de noter que Petralona possède un *planum occipitale* triangulaire, sur lequel l'inion et l'opisthocranion sont confondus, ainsi qu'un *processus retromastoideus*.

Les fossiles africains et asiatiques du Pléistocène moyen ne présentent aucun signe de fosse sus-iniaque. Par contre, nous avons relevé la présence d'une dépression peu délimitée au niveau de la fosse sus-iniaque chez les individus européens SH5, Swanscombe, Castel di Guido et Steinheim. Ehringsdorf H et Reilingen montrent quant à eux une fosse bien délimitée. Nous n'avons pas observé cette structure sur le fossile de Petralona. A la place, il possède un léger surcreusement au dessus du *torus occipitalis transversus* qui s'apparente plus à un *sulcus supratoralis*. Une fosse sus-iniaque bien délimitée est caractéristique des Néandertaliens (voir notamment, Stringer et al., 1984 ; Hublin, 1988a ; Rougier et Balzeau, 2007). Hormis chez les Néandertaliens, nous ne l'avons jamais observée au sein de notre échantillon de comparaison, contrairement à ce que notent Widiyanto et Zeitoun (2003) pour le spécimen Ngawi 1 et contrairement aux observations effectuées par Trinkaus (2007) sur certains fossiles d'Hommes modernes (e.g., Cioclovina 1).

Un *torus occipitalis transversus* est observable sur la plupart des spécimens du Pléistocène moyen. Les individus asiatiques possèdent un torus rectiligne à saillie maximale médiale (Zhoukoudian, Hexian, Dali et Jinniushan). Cette morphologie rappelle ce que nous pouvons observer chez les fossiles « archaïques » (le torus présente généralement une convexité inférieure sauf chez Ngandong 6) et chez les spécimens du Pléistocène inférieur (le torus est convexe vers le haut pour KNM-ER 3883 et Sangiran 4). Les spécimens européens du Pléistocène moyen montrent aussi un torus bien développé mais une majorité d'entre eux (Swanscombe, Steinheim, Reilingen et Ehringsdorf H) présente un torus rectiligne à saillie maximale bilatérale (i.e., le torus présente deux points de saillies maximales vers l'arrière voir, (Hublin, 1978a ; Hublin, 1988a) et figure 32, annexe 1, #109). C'est la morphologie majoritaire chez les Néandertaliens (tableaux 51 et 52, #109). Cependant, le *torus occipitalis transversus* de SH5 et Petralona ainsi que des fossiles africains Salé, Nduku, Saldanha et Kabwe 1 présente une saillie maximale médiale. Finalement, Jebel Irhoud 1 et 2, KNM-ER 3884, LH 18 et Omo 2 ne présentent pas de *torus occipitalis transversus* mais plutôt un épaissement de la ligne nucale supérieure. Nous avons observé cette configuration chez Qafzeh 6, quand le reste de notre échantillon moderne ne présente pas de *torus occipitalis transversus*.

Enfin, le *sulcus supratoralis* est généralement peu marqué chez les fossiles du Pléistocène moyen : présence d'un surcreusement chez SH5, Castel di Guido, Petralona, Salé, Jebel Irhoud 2, Nduu, KNM-ER 3884, Omo 2, Saldanha, Hexian et Jinniushan ; absent chez Swanscombe, Steinheim, Reilingen, Ehringsdorf H, Jebel Irhoud 1, LH 18, Singa et Dali. Seuls les spécimens de Zhoukoudian et le crâne de Kabwe 1 possèdent un sulcus profondément marqué. Chez les Néandertaliens, nous n'avons pas observé de *sulcus supratoralis* à proprement parler. La Quina H5, Monte Circeo I et Amud 1 présentent néanmoins un faible surcreusement longeant la partie latérale du torus que Condemi (1992) observe de façon plus systématique chez les Néandertaliens. Les fossiles du Pléistocène inférieur présentent généralement un *sulcus supratoralis* peu marqué. Il est totalement absent chez les individus immatures KNM-WT 15000 et D 2700 ainsi que chez KNM-ER 147. Par contre, les spécimens « archaïques » présentent un *sulcus supratoralis* profond (il est moins marqué pour Ngawi 1 et Ngandong 7).

La *protuberantia occipitalis externa* est absente pour une majorité de nos spécimens du Pléistocène moyen. Nous l'avons cependant observée chez SH5, Jebel Irhoud 2, Nduu, Omo 2, Kabwe 1, Dali et Jinniushan. Ce caractère est considéré par Stringer et al. (1984), comme un caractère spécifique des *Homo sapiens*. Elle est cependant absente pour 22,7% de notre échantillon d'Hommes modernes. Nous avons observé une *protuberantia occipitalis externa* chez les fossiles de Ngandong, mais pas chez Ngawi 1. Elle est absente chez les Néandertaliens et chez la plupart des fossiles du Pléistocène inférieur (tableaux 51 et 52, #111). Chez nos fossiles du Pléistocène moyen, le *tuberculum linearum* est nettement plus représenté que la *protuberantia occipitalis externa*. Seuls Swanscombe, Jebel Irhoud 1 et 2, Singa et ZH III n'en présentent pas. Cette structure s'observe largement dans notre échantillon de comparaison, à l'exception des Néandertaliens pour lesquels nous l'avons observée uniquement chez Saccopastore 2, Spy 1 et Tabun I (tableaux 51 et 52, #112).

Située antérieurement au *tuberculum linearum*, la crête occipitale externe est généralement bien marquée au Pléistocène moyen (à l'exception de Steinheim, Reilingen, Jebel Irhoud 2, KNM-ER 3884, Singa, ZH III et XII et Dali). Ses parties postérieure et antérieure sont alignées sauf chez deux individus européens (Petralona et Ehringsdorf H) et chez le crâne ZH XII. Cette morphologie correspond à ce que nous pouvons noter chez les fossiles du Pléistocène inférieur (tableaux 51 et 52, #113 et 114). Les spécimens du Pléistocène supérieur présentent majoritairement une crête occipitale externe moins marquée : elle n'est pas marquée pour 55,8% de notre échantillon moderne dont Cro-Magnon I,

Chancelade 1, Qafzeh 6 et Skhūl V ; seule la partie postérieure est marquée chez les fossiles « archaïques » ; et une majorité de Néandertaliens (La Chaise BD 6, Monte Circeo I, Spy 1 et 2 et Amud 1) présentent une crête occipitale externe peu marquée. Les Néandertaliens présentent une crête dont les parties antérieure et postérieure sont alignées, comme c'est le cas pour moins de la moitié de notre échantillon moderne.

Tableau 51 :

Etats des caractères morphologiques de l'occipital pour chaque spécimen fossile de l'étude

Occipital	99	100	101	102	103	104	105	106	107	108	109	110	111	112	113	114
KNM-ER 1470	1	2	-	1	1	-	1	1	1	1	2	2	-	-	-	-
KNM-ER1813	2	1	2	1	1	1	1	1	1	2	2	2	1	2	3	1
OH 24	1	2	2	1	2	1	-	1	1	-	2	-	-	-	1	-
KNM-ER 3733	2	1	1	1	1	2	1	1	1	3	2	2	1	2	3	1
KNM-ER 3883	2	2	2	1	2	1	2	1	1	2	2	3	1	2	2	-
KNM-WT 15000	2	1	1	1	1	2	2	1	1	1	2	2	2	2	3	2
OH 9	2	2	-	1	1	1	-	1	1	2	2	2	2	2	3	1
D 2280	1	2	2	1	1	1	1	1	1	3	2	2	2	2	1	1
D 2282	2	2	-	1	1	1	1	1	1	2	2	2	1	1	-	-
D 2700	1	1	2	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	2	2	2
Sangiran 2	2	1	1	1	1	2	2	1	1	3	2	2	1	1	-	-
Sangiran 3	-	2	-	1	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Sangiran 4	2	1	1	1	-	2	1	1	1	3	2	3	1	2	3	1
Sangiran 17	2	1	1	1	1	2	1	1	1	2	2	2	1	2	3	1
Lantian 2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Ceprano	2	1	-	1	1	2	1	1	1	2	2	2	2	2	-	-
ATD6-15/ 69	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
SH5	2	2	2	1	2	1	3	2	3	2	2	2	2	2	3	1
Arago XXI/XLVII	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Swanscombe	1	2	2	1	2	1	2	2	2	1	3	2	1	1	3	1
Castel di Guido	-	-	-	1	-	-	-	2	-	2	-	4	2	2	-	-
Steinheim	1	2	2	2	2	1	3	2	3	1	3	2	1	2	1	-
Petralona	2	2	2	2	1	2	1	1	1	2	2	4	1	2	2	2
Reilingen	2	2	1	2	2	1	2	3	3	1	3	2	1	2	1	-
Ehringsdorf H	2	2	2	2	2	-	-	3	2	1	3	2	1	2	3	2
Tighenif 4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Salé	2	2	1	1	2	2	3	1	1	2	2	4	1	1	3	1
Jebel Irhoud 1	1	2	2	1	2	1	3	1	1	1	1	1	1	1	3	1
Jebel Irhoud 2	1	2	2	1	2	1	3	1	1	2	1	1	2	2	1	-
Bodo	-	-	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Ndutu	2	2	2	1	2	1	1	1	1	2	2	2	2	2	-	1
KNM-ER 3884	1	2	2	1	2	2	3	1	1	2	1	1	1	-	1	-
LH 18	1	2	2	1	2	1	3	1	1	1	1	1	1	2	3	1
Omo 2	2	1	2	1	2	1	3	1	1	2	1	1	2	2	3	1
Singa	1	2	2	1	2	1	3	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Saldanha	2	1	2	1	2	-	2	1	1	2	2	4	1	-	-	-
Florisbad	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Kabwe 1	2	2	1	2	2	1	3	1	1	3	2	4	2	-	3	-
Zh Skull III	2	1	1	1	1	2	2	1	1	3	2	2	1	2	1	1
Zh Skull XI	2	2	1	1	1	1	1	1	1	3	2	2	1	1	3	1
ZH Skull XII	2	1	1	1	1	1	1	1	1	3	2	2	1	2	1	2
Hexian	2	1	1	1	1	1	1	1	1	2	2	2	1	2	3	1
Dali	2	1	2	1	1	2	1	1	1	1	2	2	2	2	1	-
Jinniushan	2	2	2	2	2	2	2	1	1	2	2	2	2	2	3	1
Narmada	-	2	-	-	2	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Zutiyeh	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Saccopastore 1	2	2	2	1	2	2	2	3	2	1	3	2	1	1	3	2
Saccopastore 2	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	3	-	-	2	-	-
Krapina C	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
La Chaise BD 6	2	2	-	-	-	1	2	3	2	1	3	4	1	1	1	1
La Chaise BD 17	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Gibraltar 1	2	2	2	2	2	1	2	3	3	1	3	2	1	1	3	2
La Ferrassie 1	2	2	2	2	2	1	2	3	3	1	3	2	1	1	3	2
La Quina H5	2	2	-	2	2	1	2	3	3	2	3	2	1	1	-	-
Monte Circeo I	2	2	2	2	2	1	2	3	3	2	3	2	1	1	1	-
La Chapelle-aux-Saints	2	2	2	2	2	1	2	3	3	1	3	2	1	1	2	2
Neanderthal 1	-	2	-	2	2	-	2	3	3	1	3	-	-	-	-	-
Spy 1	2	2	1	2	2	1	2	3	3	1	3	2	1	2	1	2
Spy 2	2	2	1	2	2	2	2	3	3	1	3	4	1	1	1	2
St Césaire	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Tabun I	1	2	-	2	2	1	2	3	2	1	3	2	1	2	-	-

Occipital	99	100	101	102	103	104	105	106	107	108	109	110	111	112	113	114
Shanidar 5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Amud 1	1	2	2	2	2	1	2	3	2	2	3	2	1	1	1	1
Ngawi	2	2	1	1	1	1	2	1	1	2	2	4	1	2	2	1
Ngandong 6	2	2	1	1	1	2	2	1	1	3	2	2	2	2	2	1
Ngandong 7	2	1	1	1	1	2	2	1	1	2	2	4	2	2	2	1
Ngandong 14	2	2	2	1	1	2	3	1	1	3	2	4	2	2	2	1
Cro-Magnon I	1	1	1	1	2	2	3	1	1	1	1	1	2	2	1	1
Cro-Magnon II	1	2	-	1	2	-	3	-	-	1	1	1	-	-	-	-
Cro-Magnon III	1	2	-	2	2	1	3	1	1	1	1	1	-	-	-	-
Abri Pataud	1	2	2	1	2	1	3	1	1	1	1	1	2	1	3	1
Chancelade 1	1	2	2	1	2	1	3	1	1	1	1	1	2	1	1	1
Qafzeh 6	1	2	2	1	2	1	3	1	1	2	1	1	2	1	1	2
Qafzeh 9	1	1	2	1	2	1	3	1	1	1	1	1	1	2	-	-
Skhūl V	1	2	2	1	2	2	3	1	1	1	1	1	2	2	1	1
Ohalo II	1	2	2	1	2	1	3	1	1	1	1	1	2	2	3	2

Les numéros de la première ligne indiquent le caractère considéré, les chiffres des lignes suivantes correspondent à l'état du caractère pour chaque individu, le signe (-) indique une donnée manquante. Les données détaillées des Hommes modernes de l'Holocène sont disponibles en annexe 2.

Légende du tableau 52 (page suivante). Etats de caractères morphologiques par groupe chronostratigraphique de spécimens. La colonne « Archaïques » présente les spécimens de Ngandong et Ngawi généralement considérés en tant qu'*Homo erectus* tardifs. Nombre total de calvaria étudiées : Pléistocène inférieur : 17 dont 3 *Homo habilis* s.l. ; Pléistocène moyen : 29 ; Pléistocène supérieur : 30 dont 17 Néandertaliens, 9 Hommes Modernes (HM) fossiles, 4 Archaïques ; Néolithiques : 35 dont 15 Sahariens, 20 Européens ; Historiques : 93 dont 48 Européens (30 spécimens de Spitalfields, 18 Roumains), 15 Africains (Nigériens), 30 Asiatiques (15 Chinois, 15 Javanais).

Tableau 52 :

Caractère et occurrences des états de caractères de l'occipital au sein de l'échantillon

Caractères <i>Occipital</i>	états de caractères	Pléistocène inférieur	Pléistocène moyen	Pléistocène supérieur			Holocène			
				Néandertaliens	Archaïques	AMH	Néolithique	Europe	Afrique	Asie
Angulation entre le <i>planum occipitale</i> et le <i>planum nucale</i>	1 absence d'angulation	4	7	2	0	9	29	48	15	30
	2 présence d'un angulation	10	15	9	4	0	2	0	0	0
Courbure du <i>planum occipitale</i> en <i>norma lateralis</i>	1 plan ou concave	8	6	0	1	2	2	12	3	14
	2 convexe	7	17	12	3	7	29	36	12	16
Taille du <i>planum nucale</i> par rapport au <i>planum occipitale</i>	1 plus grand ou de même longueur	5	7	2	3	1	1	1	1	2
	2 plus court	5	15	6	1	6	30	47	14	28
Chignon occipital	1 absence	15	17	1	4	8	30	48	15	30
	2 présence	0	6	10	0	1	1	0	0	0
Position de l'opisthocranion par rapport à l'inion	1 confondus	11	6	0	4	0	0	0	0	0
	2 non confondus	2	18	11	0	9	32	48	15	30
<i>Processus retromastoideus</i>	1 absence	7	15	10	1	6	32	46	15	30
	2 présence	6	6	2	3	2	0	2	0	0
Forme du <i>planum occipitale</i> en <i>norma occipitalis</i>	1 triangulaire	9	7	0	0	0	0	1	0	1
	2 arrondie	4	5	12	3	0	1	3	0	0
	3 pentagonale	0	10	0	1	9	30	44	15	29
Définition de la fosse sus-iniaque	1 absence	14	17	0	4	8	31	48	15	30
	2 surcreusement peu délimité	0	4	0	0	0	0	0	0	0
	3 présence	0	2	12	0	0	0	0	0	0
Forme des parois latérales de la fosse sus-iniaque	1 absence	14	17	0	4	8	31	48	15	30
	2 convergentes vers le haut	0	2	4	0	0	0	0	0	0
	3 parallèles ou en arc	0	3	8	0	0	0	0	0	0
<i>Sulcus supratoralis</i>	1 absence	3	8	9	0	8	31	45	15	30
	2 surcreusement bordant le torus	6	11	3	2	1	0	3	0	0
	3 présence	4	4	0	2	0	0	0	0	0
Saillie maximale du <i>torus occipitalis transversus</i>	1 absence	1	6	0	0	9	33	48	15	30
	2 présence, saillie médiale	13	12	0	4	0	0	0	0	0
	3 présence, saillie bilatérale	0	4	13	0	0	0	0	0	0
Forme du <i>torus occipitalis transversus</i>	1 absence	1	6	0	0	9	31	48	15	30
	2 rectiligne	10	12	9	1	0	0	0	0	0
	3 courbe à convexité supérieure	2	0	0	0	0	0	0	0	0
	4 courbe à convexité inférieure	0	5	2	3	0	0	0	0	0
<i>Protuberantia occipitalis externa</i>	1 absence	8	15	11	1	1	10	9	4	6
	2 présence	4	8	0	3	6	22	39	11	24
<i>Tuberculum linearum</i>	1 absence	2	5	9	0	3	8	14	7	6
	2 présence	10	15	3	4	4	23	34	8	24
Expression de la crête occipitale externe	1 absence	2	8	5	0	4	16	22	10	20
	2 présence dans sa partie postérieure	1	1	1	4	0	2	10	3	2
	3 présence	7	11	3	0	2	12	16	2	8
Alignement des parties postérieures et antérieures de la crête occipitale externe	1 crêtes alignées	6	12	2	4	4	16	24	10	14
	2 crêtes non alignées	2	3	6	0	2	14	23	5	16

## I.4.2. DISCUSSION

La morphologie de l'occipital révèle, de façon plus nette encore, les clivages qui existent au sein de notre échantillon fossile du Pléistocène moyen.

Tout d'abord, les individus africains du Pléistocène moyen tardif montrent des affinités marquées avec les Hommes modernes.

Ainsi, la plupart de ces fossiles a un *planum occipitale* arrondi en *norma lateralis* (i.e., Jebel Irhoud 1 et 2, KNM-ER 3884, LH 18 et Singa). En *norma occipitalis*, ils ne présentent pas de *torus occipitalis transversus* (i.e., Jebel Irhoud 1 et 2, KNM-ER 3884, LH 18, Omo 2 et Singa). Ces caractères sont utilisés par Vandermeersch (1981) dans la diagnose d'*Homo sapiens*. De plus nous pouvons remarquer chez ces individus l'absence de caractères néandertaliens tels que le chignon occipital ou la fosse sus-iniaque. Enfin, le *planum occipitale* est de forme pentagonale ce qui est souvent reconnu comme un caractère propre aux Hommes modernes.

D'autres caractères sont cependant plus discutables. Par exemple, l'absence de *protuberantia externa* (à l'exception de Jebel Irhoud 2 et Omo 2) et la présence d'un *sulcus supratoralis* peu marqué chez la plupart de ces individus (sauf chez Jebel Irhoud 1, LH 18 et Singa) les rapprochent de la morphologie observée chez les fossiles plus anciens et chez les Néandertaliens (Hublin, 1978a ; 1988a ; Condemi, 1992). La *protuberantia occipitalis externa* est notamment considérée comme caractéristique des Hommes modernes (Hublin, 1978a, 1978b). Nous avons aussi relevé un *processus retromastoïdeus* chez KNM-ER 3884 qui semble être plus caractéristique des *Homo erectus* s.l. (Weidenreich, 1951 ; Santa Luca, 1980)

Il est important de noter que les fossiles africains plus anciens (i.e., Kabwe 1, Salé et Nduu) ne présentent pas l'ensemble de ces affinités avec les Hommes modernes. Si nous avons observé une *protuberantia occipitalis externa* chez Kabwe 1 et Nduu, ces fossiles se caractérisent surtout par des caractères qui rappellent les fossiles du Pléistocène inférieur. Par exemple, la présence d'un *torus occipitalis transversus* et l'existence d'une angulation entre le *planum occipitale* et le *planum nucale* de l'occipital.

Les fossiles asiatiques du Pléistocène moyen, et plus particulièrement les spécimens de Zhoukoudian et Hexian, montrent quant à eux de fortes similitudes avec la morphologie des fossiles du Pléistocène inférieur.

Ainsi, l'occipital est anguleux, il porte un *torus occipitalis transversus* développé dont la saillie maximale est médiale. Ce torus est souligné par un *sulcus supratoralis* marqué, mais il n'y a pas de fosse sus-iniaque, ni de *protuberantia occipitalis externa*. Le *planum occipitale*, de forme triangulaire, est plus court ou de même longueur que le *planum*, ce qui est souvent considéré comme caractéristique des *Homo erectus* s.l. (Nara, 1994). L'inion et l'opisthocranion sont par ailleurs confondus, et un *processus retromastoïdeus* est présent.

Cependant, les spécimens asiatiques les plus récents (i.e., Dali et Jinniushan), se différencient quelque peu de ce schéma et montrent des affinités avec le Pléistocène supérieur. L'inion et l'opisthocranion de Jinniushan ne sont pas confondus. Le *planum occipitale* de son occipital présente un pincement qui s'apparente potentiellement à un chignon. Il est intéressant de noter que ce caractère est possiblement amplifié par la reconstruction importante de Jinniushan (voir, Pope, 1992). Finalement, les deux fossiles montrent une *protuberantia occipitalis externa*.

En ce qui concerne les fossiles européens, nous pouvons souligner dans un premier temps, les différentes caractéristiques à affinité néandertalienne portées par leur occipital (pour une discussion des caractères néandertaliens voir annexe 1 et Boule, 1911-1913 ; Hublin, 1978a ; Wolpoff, 1980 ; Stringer et al., 1984 ; Hublin, 1988a ; Condemi, 1992 ; Rougier et Balzeau, 2007). Celui-ci se caractérise notamment par un chignon (i.e., Steinheim, Petralona, Reilingen et Ehringsdorf H), un *torus occipitalis transversus* à saillies maximales bilatérales (i.e., Swanscombe, Steinheim, Reilingen et Ehringsdorf H) et par l'ébauche d'une fosse sus-iniaque (i.e., SH5, Swanscombe Castel di Guido et Steinheim). Cette dernière est, d'ailleurs, tout à fait développée chez Reilingen et Ehringsdorf H. Enfin, nous pouvons aussi citer la forme arrondie du *planum occipitale* de Swanscombe et Reilingen.

Néanmoins, la variabilité morphologique au sein de ces fossiles européens est importante, et il n'y a pas de réelle homogénéité quant à la présence de ces traits néandertaliens. L'occipital de Petralona est notamment assez particulier, puisqu'il présente de nombreux points communs avec les fossiles du Pléistocène inférieur (e.g., inion confondu avec opisthocranion, *torus occipitalis transversus* marqué dont la saillie maximale est médiale, *planum occipitale* triangulaire, voir, Spiteri, 1982a ; Stringer, 1983 ; Andrews, 1984 ; Stringer, 1984 ; Hublin, 1986 ; Nara, 1994). Ces caractères se retrouvent chez certains



spécimens asiatiques et africains du Pléistocène moyen (i.e., Dali, Jinniushan, Kabwe 1, Nduutu et Saldanha). De fait, mis à part le chignon occipital, dont la définition et l'interprétation reste assez délicate (voir notamment, Trinkaus et Lemay, 1982 ; Rougier, 2003), Petralona ne possède pas de caractères néandertaliens. Un constat similaire peut-être établi pour le fossile espagnol SH5, qui présente néanmoins une ébauche de fosse sus-iniaque.

Par conséquent, il semble que les fossiles du Pléistocène moyen ancien, qu'ils soient européens (Petralona, SH5) ou africains, (Kabwe 1, Saldanha, Nduutu) montrent des similarités fortes entre eux et avec les fossiles asiatiques du Pléistocène moyen plus récent (Dali et Jinniushan). Cette affinité repose principalement sur la présence de caractères ancestraux partagés par les fossiles du Pléistocène inférieur sur leur occipital. Toutefois, quelques caractères que nous retrouvons chez les Néandertaliens et les Hommes modernes sont parfois présents. Ils différencient ces fossiles du Pléistocène moyen des spécimens du Pléistocène inférieur. Par exemple, nous retrouvons un chignon occipital chez Petralona, Kabwe 1 et Jinniushan. De même, le *planum occipitale* de ces fossiles est plus développé que le *planum nucale*. C'est l'association de ces quelques caractères plus dérivés à une morphologie résolument ancestrale qui crée l'affinité entre ces spécimens africains (Kabwe 1, Saldanha, Nduutu), européens (Petralona, SH5) et asiatiques (Dali et Jinniushan) du Pléistocène moyen.

L'occipital des autres individus du Pléistocène moyen semble déjà plus spécialisé. Ainsi, les fossiles africains du Pléistocène moyen tardif (e.g., Jebel Irhoud 1 et 2, LH 18, Singa) montrent des affinités avec les Hommes modernes, tandis que les fossiles européens du Pléistocène moyen tardif (e.g., Reilingen, Ehringsdorf H) sont plus similaires aux Néandertaliens.

Le schéma est différent en Asie. Les spécimens asiatiques les plus anciens (Zhoukoudian, Hexian) se conforment à la morphologie des fossiles du Pléistocène inférieur et des spécimens de Ngandong et Ngawi, c'est-à-dire à des fossiles généralement rattachés à l'espèce *Homo erectus* s.l..

## **I.5. TEMPORAL (TABLEAUX 53 ET 54; FIGURE 32)**

### **I.5.1. DESCRIPTION**

La plupart des fossiles du Pléistocène moyen présente une écaille temporale basse (i.e.,  $I_{et} \leq 60$  cf. annexe 1). Cette configuration s'observe chez les fossiles « archaïques », et chez

la majorité des spécimens du Pléistocène inférieur (tableaux 53 et 54, #115). La moitié des Néandertaliens de notre échantillon a aussi une écaille temporale basse (l'écaille est haute pour Saccopastore 1, Krapina C, Monte Circeo I, Spy 2, Saint Césaire et Amud 1). Par contre, l'écaille des fossiles du Pléistocène moyen SH5, Steinheim, Petralona, Reilingen, Bodo, Kabwe 1, Dali, Jinniushan et Narmada est haute, comme c'est le cas chez les Hommes modernes (Iet > 60 pour 89,5% de notre échantillon). Le bord supérieur de l'écaille du temporal des fossiles du Pléistocène moyen est généralement arrondi ou sinueux. C'est également le cas des Hommes modernes et des Néandertaliens. Hexian et les fossiles de Zhoukoudian présentent un bord supérieur nettement plus rectiligne, ce qui les rapproche de la morphologie des spécimens de Ngandong et des fossiles du Pléistocène inférieur dont la majorité présente aussi une écaille rectiligne supérieurement (tableaux 53 et 54, #115). Nous pouvons noter que Murrill (1981) rapproche la morphologie de l'écaille du temporal de Petralona de celle des spécimens de Zhoukoudian. Il nous semble plutôt que l'écaille du temporal de Petralona est haute et sinueuse.

La partie inférieure de l'écaille du temporal de la majorité des fossiles du Pléistocène moyen (i.e., SH5, Petralona, Salé, Bodo, mais surtout les spécimens asiatiques ZH II, XI, XII, Hexian, Dali et Narmada), présente une *crista supramastoidea* fortement développée au niveau du porion. Ce caractère s'observe principalement chez les fossiles du Pléistocène inférieur, mais aussi chez les fossiles de Ngandong, et dans une moindre mesure chez Ngawi 1. Nous avons aussi noté une *crista supramastoidea* fortement marquée chez quelques Néandertaliens (Gibraltar 1, La Ferrassie 1, Monte Circeo I, Spy 1 et 2). Par contre, la *crista supramastoidea* n'est pas visible au niveau du porion chez de nombreux spécimens africains du Pléistocène moyen (Ndutu, KNM-ER 3884, LH 18, Omo 2) ainsi que chez Castel di Guido, Reilingen et Jinniushan. Cette morphologie se retrouve principalement chez les Hommes modernes (76,1 % de nos individus modernes dont Cro-Magnon II, Chancelade 1 et Skhül V), ainsi que chez Saccopastore 1, La Chapelle-aux-Saints et Shanidar 5 pour les Néandertaliens. Pour l'ensemble de nos fossiles européens et asiatiques du Pléistocène moyen (exception faite de Petralona), la *crista supramastoidea* est continue avec le *processus zygomaticus ossis temporalis*. C'est cette configuration que nous avons observé chez une majorité des fossiles du Pléistocène inférieur (tableaux 53 et 54, #119) ainsi que chez les spécimens « archaïques ». La *crista supramastoidea* n'est par contre jamais continue avec le *processus zygomaticus ossis temporalis* chez les individus africains du Pléistocène moyen, à l'exception notable de Kabwe 1. Cette morphologie est majoritaire chez les Hommes modernes (80,1% de notre échantillon) et chez les Néandertaliens, (à l'exception de Gibraltar

1 et des fossiles de Spy). Un *tuberculum supramastoideum anterius* bien défini prolonge la *crista supramastoidea* de la plupart des individus asiatiques et européens du Pléistocène moyen (à l'exception de Castel di Guido, Petralona, Hexian et Jinniushan). Ce tubercule est aussi présent chez les fossiles africains Jebel Irhoud 1 et Kabwe 1. Les fossiles du Pléistocène inférieur, les spécimens de Ngandong et Ngawi ainsi que la plupart des Néandertaliens (Saccopastore 1 et 2, Gibraltar 1, La Ferrassie 1, La Quina H5, La Chapelle-aux-Saints, Spy 1 et 2) montrent aussi cette morphologie. La plupart des Hommes modernes ne présente pas de *tuberculum supramastoideum anterius*.

Le sillon sus-mastoïdien qui borde inférieurement la *crista supramastoidea* est généralement continu chez les fossiles du Pléistocène moyen. Nous avons noté cette morphologie chez la plupart des Néandertaliens et des Hommes modernes (tableaux 53 et 54, #121). Ce sillon est absent chez LH 18 et fermé dans sa partie postérieure chez Omo 2 et chez certains individus asiatiques (ZH XI, XII et Jinniushan). Une telle fermeture du sillon sus-mastoïdien s'observe pour une majorité de notre échantillon fossile du Pléistocène inférieur (KNM-ER 1813, 3733, KNM-WT 15000, OH 9, D 2280, 2282, 2700, Sangiran 17 et Ceperano), de même que chez les fossiles Ngandong 6 et 14. Enfin, le méat auditif externe des fossiles du Pléistocène moyen est situé en dessous de l'apophyse zygomatique du temporal pour une majorité des individus asiatiques (le méat auditif d'Hexian est situé dans l'alignement de l'apophyse zygomatique, alors que celui de Dali est en position intermédiaire) et africains (les méats auditifs de Nduku et Omo 2 sont en position intermédiaire). Nous retrouvons cette morphologie pour l'ensemble des spécimens de notre échantillon de comparaison, à l'exception des Néandertaliens (tableaux 53 et 54, #123). Ils présentent presque tous un méat auditif externe situé au dessus du plafond de la cavité glénoïde, donc dans le prolongement de l'apophyse zygomatique (Vallois, 1969 ; Condemi, 1988a ; Elyaqine, 1995). Les spécimens européens du Pléistocène moyen montrent quant à eux, une configuration intermédiaire (cf. figure 31, annexe 1 et Nara, 1994) sauf pour le fossile de Steinheim, dont le méat auditif externe est situé en dessous de l'apophyse zygomatique du temporal.

En *norma lateralis*, le *processus mastoïdus* se détache de la base du crâne de la plupart des fossiles du Pléistocène moyen. C'est aussi le cas pour la quasi-totalité de notre échantillon d'Hommes modernes, pour les fossiles de Ngandong et Ngawi et pour la moitié des fossiles du Pléistocène inférieur (sauf chez les spécimens KNM-ER 1813, 3733, KNM-WT 15000 et Sangiran 17). Les fossiles du Pléistocène moyen Reilingen, LH 18, et la plupart de spécimens asiatiques (ZH III, et XII Hexian, Dali, et Jinniushan) possèdent un *processus mastoïdus* qui

ne se détache pas de la base du crâne. Les Néandertaliens présentent cette même morphologie à l'exception de Saccopastore 2 et Amud 1 (voir, Condemi, 1992). Le *processus mastoïdes* des fossiles du Pléistocène moyen ne porte pas de *tuberculum mastoïdeum anterior*. Cette morphologie rappelle celle des Hommes modernes, mais aussi de la majorité des fossiles du Pléistocène inférieur (tableaux 53 et 54, #124). Deux individus africains du Pléistocène moyen (Ndotu et KNM-ER 3884) possèdent par contre un *tuberculum mastoïdeum anterior* sur le bord antérieur de leur *processus mastoïdes*. Les fossiles « archaïques » Ngawi 1 et Ngandong 7 présentent ce tubercule, mais c'est surtout la configuration majoritaire chez les Néandertaliens (Hublin, 1978b ; Condemi, 1988a). Il est néanmoins absent chez les Néandertaliens anciens Saccopastore 2, Krapina C, et Gibraltar 1.

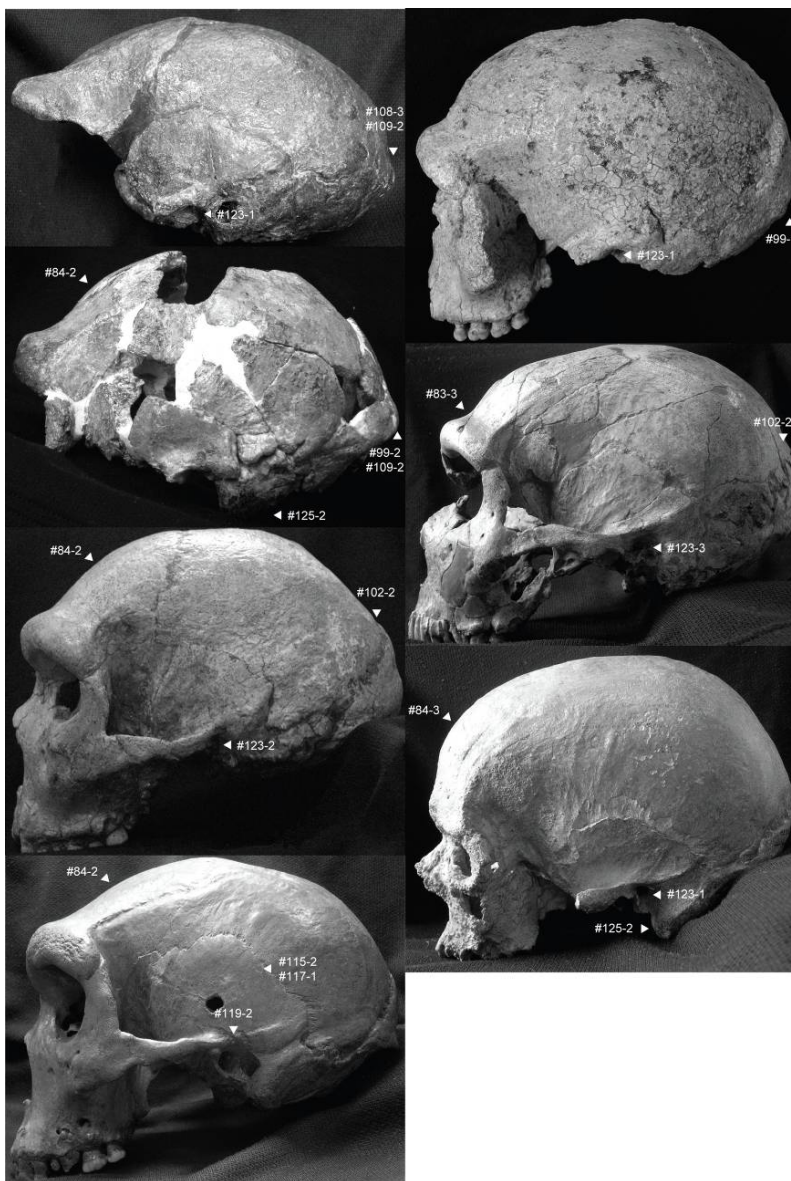


Figure 32 : Calvariae en *norma lateralis*. De haut en bas (gauche) : Sangiran 2, Ceprano (photo inversée), Petralona, Kabwe 1 ; (droite) : Steinheim (photo inversée), La Ferrassie 1, Cro-Magnon I. Sangiran 2 : *torus occipitalis transversus*

sailli maximale médiale (#109-2) surmonté d'un *sulcus supratoralis* (#108-3), méat auditif externe positionné sous l'apophyse zygomatique (#123-1). Ceprano : bosse frontale médiale (#84-2), occipital anguleux (#99-2), *processus mastoïdes* se détache de la base du crâne (#125-2). Petralona : bosse frontale peu individualisée médiale (#84-2), chignon occipital (#102-2), méat auditif externe en position intermédiaire (#123-2). Kabwe 1 : écaille temporale haute et arrondie (#115-2, #117-1), *crista supramastoïde* continue avec le *processus zygomaticus ossis temporalis* (#119-2). Steinheim : occipital arrondi (#99-1), méat auditif externe situé sous l'apophyse zygomatique (#123-1). La Ferrassie 1 : *sulcus supratoralis* continu (#83-3), chignon occipital (#102-2), méat auditif externe aligné avec l'apophyse zygomatique (#123-3). Cro-Magnon I : bosse frontale individualisée (#84-3), *processus mastoïdes* se détache de la base du crâne (#125-2), méat auditif externe situé sous l'apophyse zygomatique (#123-1).

Inférieurement, l'éminence juxta-mastoïdienne des fossiles du Pléistocène moyen est généralement moins développée que le *processus mastoïdus* (elle est cependant aussi développée que le processus chez LH 18, Kabwe 1 et ZH III et plus développée chez Nduu et Dali). Nous observons cette morphologie pour la quasi-totalité de notre échantillon de comparaison (tableaux 53 et 54, #126) à l'exception des Néandertaliens dont l'éminence juxta-mastoïdienne est plus développée que le *processus mastoïdus*. Saccopastore 1 et 2 et La Chapelle-aux-Saints présentent cependant une éminence juxta-mastoïdienne moins développée. Enfin, une majorité des spécimens du Pléistocène moyen ne présentent pas de pont osseux sur la rainure digastrique (nous l'avons observée chez Castel di Guido, Petralona, Salé, Jebel Irhoud 2, Omo 2, ZH III et XI et Jinniushan) et la *crista occipitomastoïde* n'est identifiable que chez les individus asiatiques (ZH III, XI et XII, Hexian et Jinniushan). Nous retrouvons cette morphologie chez la plupart des Hommes modernes, et des fossiles du Pléistocène inférieur (tableaux 53 et 54, #127 et 128). Par contre, les fossiles de Ngandong montrent un pont osseux qui ferme la rainure digastrique dans sa partie antérieure. Une *crista occipitomastoïde* est aussi identifiable chez ces spécimens. La morphologie des Néandertaliens est plus variable. Ils ne présentent pas de *crista occipitomastoïde*, mais un pont osseux fermant la rainure digastrique dans sa partie antérieure est visible chez Saccopastore 1 et 2, Krapina C, La Ferrassie 1, la Chapelle-aux-Saints, Tabun I et Shanidar 5.

La cavité glénoïde des fossiles du Pléistocène moyen est majoritairement bien développée antéro-postérieurement (elle est moins développée chez Steinheim, Jebel Irhoud 1, Nduu, ZH III et XI) et profonde (pour SH5, Steinheim, Ehringsdorf H, Bodo, KNM-ER 3884 et Jinniushan la cavité glénoïde est moins profonde), comme nous l'avons observé pour la plupart des spécimens de notre échantillon d'Hommes modernes (tableaux 53 et 54, #129 et 130). La cavité glénoïde des Néandertaliens est aussi longue antéro-postérieurement, mais elle est moins profonde pour une majorité d'entre eux (Gibraltar 1, La Ferrassie 1, La Quina H5, Monte Circeo I, La Chapelle-aux-Saints, Tabun I et Amud 1). Par contre, la cavité glénoïde des spécimens de Ngandong et de Ngawi 1 est plutôt courte (Ngandong 6 présente une cavité longue), mais profonde. Au Pléistocène inférieur, la morphologie de la cavité glénoïde est plus variable : une courte majorité de nos spécimens présente une cavité glénoïde relativement longue (courte chez KNM-ER 1470 et 1813, OH 24 et 9 D 2282 et D 2700) et peu profonde (KNM-ER 3883, OH 9, D 2280, Sangiran 2 et 4 et Ceprano présentent une cavité plus profonde).

Les individus européens et asiatiques du Pléistocène moyen présentent généralement une crête péro-tympanique orientée vers l'arrière (à l'exception de Castel di Guido et

Jinniushan dont les crêtes sont perpendiculaires au plan sagittal et de Ehringsdorf H dont la crête est orientée vers l'avant). C'est la configuration majoritaire pour les spécimens « archaïques » (la crête pétro-tympanique de Ngawi 1 est orientée vers l'avant) et pour les fossiles du Pléistocène inférieur (tableaux 53 et 54, #131). Les fossiles africains du Pléistocène moyen montrent plus de variabilité : orientée vers l'arrière pour Salé et Singa, perpendiculaire pour Jebel Irhoud 1, Nduu, Omo 2 et Kabwe 1 et orientée vers l'avant pour Jebel Irhoud 2, KNM-ER 3884 et LH 18. Une majorité des Néandertaliens et des Hommes modernes montrent aussi une crête pétro-tympanique orientée vers l'avant, mais elle est perpendiculaire au plan sagittal chez Krapina C, La Quina H5 et Amud 1, ainsi que pour 6,8% de notre échantillon d'Hommes modernes, dont Qafzeh 9 et Skhūl V.

Enfin, la morphologie du tubercule articulaire de nos spécimens du Pléistocène moyen semble être dépendante de l'origine géographique des spécimens. Ainsi, les Européens présentent un tubercule concave médio-latéralement, ce qui correspond à la configuration majoritaire chez les Néandertaliens et chez les fossiles du Pléistocène inférieur. Le tubercule articulaire des Africains est convexe antéro-postérieurement (à l'exception des crânes de Jebel Irhoud, dont le tubercule est concave médio-latéralement), comme nous l'avons observé pour 89,6% de notre échantillon d'Hommes modernes. Les asiatiques présentent un tubercule articulaire concave médio-latéralement et vertical, comme les fossiles Ngandong 6 et 7 et certains fossiles du Pléistocène inférieur (OH 24, D 2282 et D 2700). Nous avons cependant observé une morphologie « africaine » chez Dali et une morphologie « européenne » chez Jinniushan et Narmada. Elyaqine (1995, 2001) a montré que la configuration que nous désignons ici comme « africaine » est majoritaire chez l'Homme moderne, alors que la configuration dite « européenne » correspond à la forme majoritaire chez les Néandertaliens. Nos observations confirment de façon globale ces résultats.

Pour une majorité des individus du Pléistocène moyen principalement européens et asiatiques, le *tuberculum zygomaticum posterius* est bien marqué (à l'exception de Ehringsdorf H, Salé, Jebel Irhoud 1, KNM-ER 3884, LH 18, Omo 2, Singa, Saldanha et Hexian). Il contribue de façon importante à la formation de la paroi postérieure de la cavité glénoïde. Cette morphologie s'observe aussi majoritairement au sein de notre échantillon de Néandertaliens. Le *tuberculum zygomaticum posterius* est saillant pour une majorité de l'échantillon (peu développé chez Saccopastore 2, Monte Circeo I, Spy 1 et 2) et il contribue fortement à la formation de la paroi postérieure de la cavité glénoïde pour la moitié des individus (Saccopastore 1, Gibraltar 1, La Ferrassie 1, Monte Circeo I, La Chapelle-aux-Saints et Amud 1). Chez les Hommes modernes, la morphologie du *tuberculum zygomaticum*

*posterius* est plus variable. Il est développé pour la moitié de l'échantillon (49,6% dont Chancelade 1) et il contribue fortement à la formation de la paroi postérieure de la cavité glénoïde pour près de la moitié de nos individus modernes (tableaux 53 et 54, #136 et 137). Par contre, les fossiles du Pléistocène moyen Reilingen, Salé, Ndutu, KNM-ER 3883, LH 18, Saldanha, ZH III, Hexian et Dali montrent un *tuberculum zygomaticum posterius* moins marqué et qui contribue peu à la paroi postérieure de la cavité glénoïde. C'est ce que nous avons observé chez les spécimens « archaïques ». En ce qui concerne les fossiles du Pléistocène inférieur, la variabilité sur ces caractères est importante : le *tuberculum zygomaticum posterius* est relativement bien développé pour la moitié de notre échantillon (KNM-ER 1470, 1813 et 3883, D 2280, D 2700, Sangiran 17 et Ceprano) mais c'est le tympanal qui contribue le plus fortement à la formation de la paroi postérieure de la cavité glénoïde (sauf chez KNM-ER 1470 et 3883).

Enfin, la cavité glénoïde de la plupart des fossiles européens et africains du Pléistocène moyen est fermée par l'épine du sphénoïde (la *spina glenoidalis* ferme la cavité glénoïde chez SH5, Jebel Irhoud 1, Kabwe 1, ZH III, XI et XII et Hexian). Nous avons noté cette morphologie pour la majorité de notre échantillon de comparaison. L'épine du sphénoïde ferme la cavité glénoïde de la quasi-totalité des Hommes modernes, des spécimens de Ngandong et de la majorité des Néandertaliens. Par contre, pour la majorité des fossiles du Pléistocène inférieur c'est la *spina glenoidalis* qui ferme la cavité glénoïde (tableaux 53 et 54, #139).

Tableau 53 :

Etats des caractères morphologiques du temporal pour chaque spécimen fossile de l'étude

Temporal	115	116	117	118	119	120	121	122	123	124	125	126	127	128	129	130	131	132	133	134	135	136	137	138	139	
KNM-ER 1470	1	2	1	3	2	2	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	2	1	-	-	3	2	1	1	-	
KNM-ER1813	1	2	1	3	2	1	2	1	1	2	1	2	2	1	1	1	3	1	1	2	2	2	2	1	1	2
OH 24	2	2	-	3	2	2	-	2	1	-	-	-	-	1	1	1	1	3	1	3	1	1	2	1	2	
KNM-ER 3733	2	2	2	2	2	2	2	2	1	2	1	2	1	1	2	1	3	1	2	1	3	1	2	1	2	
KNM-ER 3883	2	2	2	2	2	1	3	2	1	1	2	1	1	-	2	2	3	1	2	2	3	2	2	2	1	
KNM-WT 15000	1	2	2	3	2	2	2	2	1	2	1	1	1	1	2	1	2	1	1	1	2	1	2	2	1	
OH 9	1	1	2	2	2	1	2	2	1	2	2	1	2	1	1	2	3	3	2	2	2	2	1	2	1	1
D 2280	1	1	1	2	2	1	2	1	1	1	-	-	2	-	2	2	3	3	1	3	2	2	2	2	2	2
D 2282	1	1	1	3	2	1	2	1	1	1	-	-	2	-	1	1	3	1	2	2	1	-	2	2	-	
D 2700	2	1	2	1	2	1	2	2	1	1	-	-	1	1	1	1	3	1	1	1	3	2	2	1	2	
Sangiran 2	1	1	1	3	2	2	1	1	1	2	-	-	1	-	2	2	3	1	1	2	3	1	2	1	1	
Sangiran 3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
Sangiran 4	1	1	-	3	-	2	3	2	1	2	2	1	1	1	2	2	3	2	1	2	1	1	2	1	1	
Sangiran 17	1	2	1	3	1	2	2	1	2	1	1	1	1	2	2	1	3	1	2	3	2	2	2	2	1	
Lantian 2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
Ceprano	1	2	1	2	2	2	2	-	2	1	2	1	1	2	-	2	3	1	1	2	3	2	2	2	-	
ATD6-15/ 69	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
SH5	2	2	1	3	2	2	3	1	2	1	2	1	1	1	2	1	3	1	1	1	2	2	1	2	1	
Arago XXI/XLVII	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
Swanscombe	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
Castel di Guido	1	1	1	1	-	1	3	2	2	1	-	-	2	-	2	2	1	1	-	-	-	2	1	-	-	
Steinheim	2	2	1	2	2	2	3	2	1	1	2	1	1	1	1	1	3	1	2	2	2	2	1	2	2	
Petralona	2	1	1	3	1	1	3	2	2	-	2	1	2	1	2	2	3	1	2	2	2	2	1	1	2	
Reilingen	2	1	1	1	2	2	3	2	2	1	1	1	1	-	2	2	3	1	-	-	3	2	2	1	2	
Ehringsdorf H	1	1	1	2	2	2	3	1	2	1	-	-	-	-	2	1	2	1	1	2	2	1	-	1	-	
Tighenif 4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
Salé	1	1	1	3	1	1	3	2	1	1	2	1	2	1	2	2	3	2	2	2	2	1	2	1	2	
Jebel Irhoud 1	1	1	1	2	1	2	3	-	1	1	2	1	1	1	1	2	1	2	2	2	2	2	1	1	2	1
Jebel Irhoud 2	1	2	1	2	1	1	3	-	-	1	2	1	2	1	2	2	2	2	-	-	2	2	1	1	-	
Bodo	2	-	-	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	1	-	1	-	-	-	2	1	-	-	
Ndutu	1	1	1	1	1	1	3	2	2	2	2	3	1	-	1	2	1	1	-	-	-	1	2	-	2	
KNM-ER 3884	1	-	-	1	1	1	3	2	1	2	2	1	-	-	2	1	2	2	-	-	-	2	2	-	2	
LH 18	1	2	1	1	1	1	1	2	1	1	1	2	1	1	2	2	2	2	1	1	2	1	2	1	2	
Omo 2	1	1	1	1	1	1	2	2	2	1	2	1	2	1	2	2	1	2	2	3	2	1	1	2	2	
Singa	1	1	1	2	1	1	3	2	1	1	2	1	1	1	2	2	3	2	1	3	3	1	2	1	2	
Saldanha	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
Florisbad	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
Kabwe 1	2	2	1	2	2	2	3	2	1	1	2	2	1	1	2	2	1	2	2	3	2	2	1	2	1	
Zh Skull III	1	2	2	3	2	2	3	2	1	1	1	2	2	2	1	2	3	3	1	3	2	2	2	2	1	
Zh Skull XI	1	2	2	3	-	2	2	1	1	1	1	1	2	2	1	2	3	3	-	-	-	2	1	-	1	
ZH Skull XII	1	2	2	3	2	2	2	2	1	1	2	-	1	2	2	2	3	3	-	-	-	2	1	2	1	
Hexian	1	2	2	3	2	1	3	1	3	1	1	-	1	2	2	2	3	3	-	-	2	1	2	2	1	
Dali	2	1	1	3	2	2	3	2	2	1	1	3	1	1	2	2	3	2	2	3	2	2	2	2	2	
Jinniushan	2	1	1	1	2	1	2	2	1	1	1	1	2	2	2	1	1	1	1	2	2	2	1	2	2	
Narmada	2	2	1	3	2	2	-	2	1	-	-	-	-	-	2	2	3	1	-	-	-	2	1	2	2	
Zutiyeh	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
Saccopastore 1	2	2	1	1	1	2	3	2	-	2	1	1	2	1	2	2	2	1	1	1	1	2	1	2	2	
Saccopastore 2	-	2	-	2	1	2	3	1	3	1	2	1	2	1	2	2	2	1	2	3	2	1	2	2	2	
Krapina C	2	2	1	2	1	1	3	2	2	1	1	3	2	-	2	2	1	3	-	-	-	2	2	-	2	
La Chaise BD 6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
La Chaise BD 17	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
Gibraltar 1	1	1	1	3	2	2	2	1	1	1	1	3	1	-	2	1	2	1	1	1	1	2	1	2	2	
La Ferrassie 1	1	1	1	3	1	2	3	1	3	2	1	3	2	1	2	1	2	1	2	3	2	2	1	2	1	
La Quina H5	1	1	1	2	1	2	3	1	3	2	1	-	1	-	2	1	1	1	2	3	2	2	2	1	2	
Monte Circeo I	2	2	1	3	1	1	3	1	3	2	1	3	1	1	2	1	2	1	2	2	2	1	1	1	2	
La Chapelle-aux-Saints	1	1	1	1	1	2	3	2	3	2	1	1	2	1	2	1	2	1	2	2	2	2	1	1	1	
Neanderthal 1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
Spy 1	1	1	1	3	2	2	2	2	3	2	1	3	1	-	2	2	2	1	2	3	3	1	2	1	1	
Spy 2	2	1	1	3	2	2	3	1	3	2	1	-	-	-	2	2	2	1	2	2	3	1	2	2	1	
St Césaire	2	2	1	2	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	



Temporal	115	116	117	118	119	120	121	122	123	124	125	126	127	128	129	130	131	132	133	134	135	136	137	138	139	
Tabun I	1	1	1	2	1	1	3	2	2	2	1	3	2	-	2	1	3	1	-	-	-	2	2	-	2	
Shanidar 5	1	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	2	-	-	-	2	1	-	-	-	-	-	-	2	
Amud 1	2	-	1	2	1	1	3	2	2	2	2	-	1	-	2	1	1	1	1	2	2	2	1	-	-	
Ngawi	1	2	2	2	2	2	3	1	1	1	2	1	1	-	1	2	2	3	1	3	3	1	2	1	1	
Ngandong 6	1	2	2	3	2	2	2	1	1	2	2	1	2	2	2	2	3	1	1	3	2	1	2	2	2	
Ngandong 7	1	2	2	3	-	2	3	2	1	1	2	1	2	2	1	2	3	1	-	-	-	-	2	-	2	
Ngandong 14	1	2	2	3	2	2	2	1	1	2	2	1	2	2	1	2	3	3	1	3	2	1	2	1	2	
Cro-Magnon I	2	2	1	3	2	1	3	2	1	2	2	1	1	1	2	2	2	2	2	2	2	2	1	2	1	2
Cro-Magnon II	2	-	-	1	1	1	3	1	-	2	1	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Cro-Magnon III	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Abri Pataud	1	1	1	2	1	1	3	1	1	1	2	1	2	1	2	2	2	2	2	3	2	1	2	1	2	
Chancelade 1	2	2	1	1	2	1	3	2	1	1	2	1	2	1	2	2	2	2	2	1	3	2	1	1	2	
Qafzeh 6	2	-	1	2	1	1	3	1	1	1	-	-	-	-	2	2	2	2	2	-	-	1	2	1	-	
Qafzeh 9	2	2	1	2	1	1	3	2	1	1	2	-	1	-	2	2	1	2	1	3	2	1	2	2	-	
Skhūl V	2	1	1	1	2	1	3	2	1	1	2	1	2	1	2	2	1	2	2	3	2	1	2	2	1	
Ohalo II	2	2	1	3	1	2	2	2	1	1	2	1	1	1	2	2	2	2	2	2	2	2	1	1	2	2

Les numéros de la première ligne indiquent le caractère considéré, les chiffres des lignes suivantes correspondent à l'état du caractère pour chaque individu, le signe (-) indique une donnée manquante. Les données détaillées des Hommes modernes sont disponibles en annexe 2.

Tableau 54 :

Caractères et occurrences des états de caractères du temporal au sein de l'échantillon

Caractères <i>Temporal</i>	états de caractères	Pléistocène inférieur	Pléistocène moyen	Pléistocène supérieur			Holocène				
				Néandertaliens	Archaiques	AMH	Néolithique	Europe	Afrique	Asie	
Hauteur de l'écaille	115	1 basse (let ≤ 60)	10	14	7	4	1	4	5	1	3
	2	haute (let > 60)	4	9	6	0	7	28	43	14	27
Forme du bord antérieur	116	1 arrondie ou sinueuse	6	11	7	0	2	17	38	17	18
	2	rectiligne	8	10	5	4	4	14	10	8	12
Forme du bord supérieur	117	1 arrondie ou sinueuse	7	17	12	0	7	32	47	15	30
	2	rectiligne	5	4	0	4	0	0	1	0	0
<i>Crista supramastoidea</i> au niveau du porion	118	1 absence	1	7	3	0	3	25	46	7	21
	2	peu développée	5	6	6	1	3	8	2	8	9
	3	marquée	8	10	5	3	2	0	0	0	0
Continuité : <i>crista supramastoidea</i> / <i>processus zygomaticus ossis temporalis</i>	119	1 non continue	1	9	10	0	5	32	38	13	18
	2	continue	12	11	3	3	3	1	10	2	12
<i>Tuberculum supramastoideum anterius</i>	120	1 absence	6	11	4	0	7	33	47	15	30
	2	présence	8	11	8	4	1	0	1	0	0
Sillon sus-mastoïdien	121	1 absence	1	1	0	0	0	0	0	0	0
	2	présence, fermé postérieurement	9	4	2	2	1	4	7	0	1
	3	présence, continu	2	16	10	2	7	29	41	15	29
Forme du méat auditif externe	122	1 arrondi	5	4	6	3	3	5	10	1	1
	2	elliptique	7	16	6	1	5	27	38	14	29
Position du méat auditif externe par rapport à l'apophyse zygomatique	123	1 dessous	11	12	1	4	7	33	48	15	30
	2	intermédiaire	2	8	3	0	0	0	0	0	0
	3	aligné	0	1	7	0	0	0	0	0	0
<i>Tuberculum mastoideum anterior</i>	124	1 absence	6	18	3	2	6	31	48	15	29
	2	présence	6	2	9	2	2	2	0	0	1
Détachement du <i>processus mastoideus</i> de la base du crâne	125	1 non	4	7	10	1	1	1	1	0	0
	2	oui	4	12	2	3	6	31	47	15	30
Eminence juxta-mastoïdienne par rapport au <i>processus mastoideus</i>	126	1 moins développée	6	12	3	4	6	31	48	15	30
	2	aussi développée	2	3	0	0	0	0	0	0	0
	3	plus développée	0	2	6	0	0	0	0	0	0
Pont osseux fermant la rainure digastrique dans sa partie antérieure	127	1 absence	8	11	5	1	4	18	33	13	19
	2	présence	4	8	7	3	3	14	15	2	11
<i>Crista occipitomastoidea</i>	128	1 absence	7	11	6	0	5	31	48	15	30
	2	présence	2	5	0	3	0	0	0	0	0
Longueur sagittale de la cavité glénoïde	129	1 courte (L < 18 mm)	6	5	0	3	0	0	5	0	1
	2	longue (L ≥ 18 mm)	7	18	12	1	7	31	43	15	29
Profondeur de la cavité glénoïde	130	1 peu profonde	8	6	7	0	0	4	13	0	4
	2	profonde	6	17	5	4	7	28	35	15	26
Orientation de la crête pétro-tympanique	131	1 perpendiculaire au plan sagittal	1	6	3	0	2	3	2	0	2
	2	orientée vers l'avant	2	4	9	1	5	30	46	15	28
	3	orientée vers l'arrière	11	12	1	3	0	0	0	0	0
Conformation du tubercule articulaire	132	1 concavité médio-latérale marquée	10	10	12	2	0	3	8	1	1
	2	convexité antéro-postérieure	1	9	0	0	7	28	40	14	29
	3	concavité médio-latérale et verticale	3	4	1	2	0	0	0	0	0
<i>Tuberculum zygomaticum anterius</i>	133	1 absence ou faible développement	8	6	3	3	1	14	9	4	3
	2	marqué	5	7	7	0	6	16	39	11	27

Caractères <i>Temporal</i>	états de caractères	Pléistocène inférieur	Pléistocène moyen	Pléistocène supérieur			Holocène			
				Néandertaliens	Archaïques	AMH	Néolithique	Europe	Afrique	Asie
Saillie relative du <i>tuberculum zygomaticum anterius</i> par rapport au <i>processus entoglenoidalis</i>	1 plus saillante	3	2	2	0	1	1	4	2	2
	2 même taille	7	6	4	0	2	7	16	2	12
	3 moins saillante	3	5	4	3	3	22	28	11	16
Position relative du <i>processus entoglenoidalis</i> par rapport au <i>tuberculum zygomaticum anterius</i>	1 alignées	3	0	2	0	0	1	2	0	0
	2 postérieure	5	14	6	2	5	18	35	15	30
	3 très postérieure	6	2	2	1	1	12	11	0	0
<i>Tuberculum zygomaticum posterius</i>	136 absence ou faible développement	6	8	4	3	6	13	29	6	12
	2 marqué	7	15	8	0	1	18	19	9	18
Contribution du tympanal à la paroi postérieure de la cavité glénoïde	137 contribution faible	2	13	6	0	2	17	20	9	17
	2 contribution forte	12	9	6	4	5	14	28	6	13
Existence d'un tubercule pré-glénoïde	138 absence	8	7	4	2	4	20	21	10	21
	2 présence	6	11	5	1	3	12	27	5	9
Fermeture de la cavité glénoïde	139 cavité fermée par la <i>spina glenoidalis</i>	6	7	4	1	1	1	0	0	0
	2 cavité fermée par l'épine du sphénoïde	5	11	8	3	4	31	48	15	30

Etats de caractères morphologiques par groupe chronostratigraphique de spécimens. La colonne « Archaïques » présente les spécimens de Ngandong et Ngawi généralement considérés en tant qu'*Homo erectus* tardifs. Nombre total de calvaria étudiées : Pléistocène inférieur : 17 dont 3 *Homo habilis* s.l. ; Pléistocène moyen : 29 ; Pléistocène supérieur : 30 dont 17 Néandertaliens, 9 Hommes Modernes (HM) fossiles, 4 Archaïques ; Néolithiques : 35 dont 15 Sahariens, 20 Européens ; Historiques : 93 dont 48 Européens (30 spécimens de Spitalfields, 18 Roumains), 15 Africains (Nigériens), 30 Asiatiques (15 Chinois, 15 Javanais).

## I.5.2. DISCUSSION

La morphologie du temporal des fossiles du Pléistocène moyen marque une discrimination importante au sein de cet échantillon.

Les spécimens asiatiques les plus anciens (Hexian et Zhoukoudian) présentent ainsi une morphologie proche à la fois des individus du Pléistocène inférieur et des spécimens « archaïques » de Ngandong et Ngawi qui les distingue des autres fossiles du Pléistocène moyen.

Par exemple, l'écaïlle temporale est basse comme une majorité de fossiles du Pléistocène moyen, mais elle est surtout rectiligne au niveau de sa bordure supérieure. Cette morphologie que nous avons observée au Pléistocène inférieur et chez les fossiles « archaïques » est souvent discutée pour définir les *Homo erectus* s.l. (Andrews, 1984 ; Stringer, 1984 ; Hublin, 1986 ; Stringer, 1991). La *crista supramastoidea* est par ailleurs soulignée par un sillon sus-mastoïdien qui est fermé pour les fossiles de Zhoukoudian. Cette caractéristique rentre elle aussi dans la définition d'*Homo erectus* s.l. selon les auteurs (voir notamment, Stringer, 1984, 1991 ; Hublin, 1991). Le *processus mastoïdeus* qui est développé vers le bas par rapport à la base du crâne, contribue aussi à distinguer ces fossiles des individus européens et africains. Ce caractère, d'abord considéré comme néandertalien, semble en fait plutôt partagé entre ces derniers et les spécimens plus anciens (voir, Vallois, 1969 ; Macintosh et Larnach, 1972 ; Delson et al., 1977 ; Hublin, 1986 ; Condemi, 1988a). De même, le tubercule articulaire vertical et concave médio-latéralement rappelle la morphologie que nous avons pu noter chez Ngawi 1 et Ngandong 14 ainsi que chez certains individus du Pléistocène inférieur. Il est différent à la fois de la configuration majoritaire au Pléistocène moyen et chez les Néandertaliens, et de la configuration moderne (voir, Elyaqine, 1995, 2001). Enfin, la présence d'une *crista occipitomastoidea* renforce de façon très claire le lien entre ces fossiles et les *Homo erectus* s.l., puisque cette structure ne s'observe jamais chez les autres individus du Pléistocène moyen (à l'exception du fossile chinois Jinniushan), ni chez les Néandertaliens et les Hommes modernes (voir, Weidenreich, 1943 ; Hublin, 1986 ; Rightmire, 1990).

D'autres caractères pointent aussi clairement l'affinité entre le Pléistocène inférieur, les spécimens « archaïques » et les fossiles asiatiques anciens du Pléistocène moyen, mais ils sont également partagés par certains individus de notre échantillon du Pléistocène moyen.

C'est le cas de la *crista supramastoidea* fortement développée au niveau du porion et prolongée postérieurement par un *tuberculum supramastoideum anterius* bien marqué, que

nous retrouvons notamment chez Dali, SH5, Steinheim, Petralona, Ehringsdorf H, Bodo, Kabwe 1 et Jebel Irhoud 1. Cette morphologie est commune aux Néandertaliens et aux *Homo erectus* s.l. (Vallois, 1969 ; Andrews, 1984 ; Condemi, 1988a). De même, la *crista supramastoidea* se trouve dans le prolongement du *processus zygomaticus ossis temporalis* chez ces spécimens, à l'exception de Petralona qui montre une discontinuité nette entre ces deux structures, comme la plupart des individus africains. La continuité entre la *crista supramastoidea* et la racine du processus zygomatique du temporal est par contre très présente au sein des fossiles de Ngandong (Santa Luca, 1980). Cette continuité est potentiellement plus représentative de la morphologie des *Homo erectus* s.l.. Enfin, la crête pétro-tympanique est orientée vers l'arrière chez les individus européens et asiatiques, comme c'est le cas au Pléistocène inférieur.

Il est intéressant de remarquer que ces caractères communs à la plupart des fossiles du Pléistocène inférieur et moyen décrivent un schéma sous-jacent dans notre échantillon, que nous avons déjà relevé dans ce chapitre. En effet, les fossiles africains plus récents (i.e., Jebel Irhoud 1 et 2, Omo 2, LH 18, KNM-ER 3884, Singa) se distinguent presque toujours sur ces caractères en présentant la morphologie moderne (e.g., *crista supramastoidea* peu développée et non continue avec le *processus zygomaticum ossis temporalis*, absence de *tuberculum supramastoideum anterius*).

Cette tendance se confirme notamment sur la configuration du tubercule articulaire des fossiles africains du Pléistocène moyen tardif. Il montre une concavité antéropostérieure associée à une convexité médio-latérale, ce qui rappelle la conformation des Hommes modernes comme l'a définie Elyaqine (1995, 2001). Il est important de noter que Bodo et Ndotu ne présentent pas cette morphologie, contrairement à Kabwe 1.

Enfin, pour ce qui est des fossiles européens, ils semblent présenter quelques affinités avec les Néandertaliens, comme par exemple la position du méat auditif externe. En effet, le méat auditif des Néandertaliens se situe au dessus du plafond de la cavité glénoïde et donc dans le prolongement de l'apophyse zygomatique (Vallois, 1969 ; Condemi, 1988a ; Nara, 1994 ; Elyaqine, 1995), alors que celui des Hommes modernes est positionné sous l'apophyse zygomatique du temporal. Cette morphologie prévaut aussi au Pléistocène inférieur ainsi que chez les fossiles asiatiques et la plupart des africains du Pléistocène moyen. Les individus européens, comme les fossiles de Ndotu, Omo 2 et Dali, montrent une position intermédiaire, avec un méat auditif positionné à la fois plus bas que chez les Néandertaliens, mais aussi plus

haut que chez l'Homme moderne (voir, Nara, 1994). Ce caractère semble rapprocher notre échantillon européen de la configuration néandertalienne, il est toutefois important de noter que Steinheim présente la morphologie moderne.

Nous pouvons aussi évoquer la morphologie du tubercule articulaire des fossiles européens qui correspond à celle des Néandertaliens (i.e., concave médio-latéralement, voir Elyaqnine, 1995, 2001). Toutefois, elle s'observe aussi chez Bodo, Ndufu, Jinniushan et Narmada. De même, les fossiles européens présentent un *tuberculum supramastoideum anterius* qui prolonge la *crista supramastoidea*, mais ce caractère semble commun aux Néandertaliens et aux *Homo erectus* s.l. (voir *supra* et Vallois, 1969 ; Andrews, 1984 ; Condemi, 1988a).

Les fossiles du Pléistocène moyen européen ne présentent cependant pas les caractères les plus typiques de la morphologie néandertalienne (i.e., *processus mastoïdus* de petite taille dont le développement est moindre que celui de l'éminence juxta-mastoïdienne de Rouvière, présence d'un *tuberculum mastoïdus anterior* sur le bord du *processus mastoïdus*). Ils montrent d'ailleurs pour ces traits morphologiques la configuration moderne qu'ils partagent avec les fossiles africains du Pléistocène moyen.

Par conséquent, si la morphologie de l'écaille temporale au Pléistocène moyen est variable, elle permet, néanmoins, de mettre en évidence la particularité des fossiles asiatiques les plus anciens (Zhoukoudian et Hexian) qui présentent une morphologie comparable à de nombreux fossiles du Pléistocène inférieur et aux spécimens « archaïques » (e.g., écaille temporale rectiligne, présence d'une *crista occipitomastoidea*, morphologie du tubercule articulaire, Hublin, 1986 ; Rightmire, 1990 ; Elyaqnine, 1995, 2001).

Les différences géographiques et temporelles que nous avons mises en évidence sur les autres parties de la calvaria sont plus subtiles sur le temporal.

Les spécimens africains les plus récents montrent certaines affinités avec les Hommes modernes (e.g., absence de *tuberculum supramastoideum anterius*, *crista supramastoidea* peu développée et non continue avec le *processus zygomaticum ossis temporalis*, configuration du tubercule articulaire, Andrews, 1984 ; Elyaqnine, 1995, 2001), mais ils partagent de nombreux caractères avec le Pléistocène inférieur et avec les fossiles européens (e.g., écaille temporale relativement basse, *processus mastoïdus* peu développé vers le bas, Vallois, 1969 ; Macintosh et Larnach, 1972 ; Delson et al., 1977 ; Andrews, 1984 ; Stringer, 1984 ; Hublin, 1986 ; Condemi, 1988a). Le temporal de Jebel Irhoud 1 présente aussi quelques similitudes avec les

fossiles de Kabwe 1 et Bodo (e.g., présence d'un *tuberculum mastoideum anterior*, *crista supramastoidea*, fortement développée au niveau du porion et prolongée postérieurement par un *tuberculum supramastoideum anterius*). Ces caractères ne semblent cependant pas suffisant pour obscurcir totalement le schéma général qui tend à isoler ces spécimens (i.e., Jebel Irhoud 1 et 2, KNM-ER 3884, Omo 2, LH 18) des fossiles africains plus anciens (i.e., Kabwe 1 et Bodo).

Enfin, en ce qui concerne les fossiles européens, ils présentent des affinités importantes avec les fossiles africains les plus anciens, (e.g., écaille temporale haute, présence d'un *tuberculum supramastoideum anterius*). Ces caractères se retrouvent aussi chez les Néandertaliens, avec qui ils partagent quelques caractères communs (e.g., morphologie du tubercule articulaire, Elyaqine, 1995, 2001). La distinction temporelle entre les fossiles les plus anciens (e.g., Petralona, SH5) et les fossiles plus récents (e.g., Ehringsdorf H, Reilingen) que nous avons notée sur l'occipital n'apparaît pas vraiment sur le temporal. En effet, la plupart des caractères néandertaliens ne se retrouvent ni sur les fossiles anciens, ni sur les fossiles les plus récents du Pléistocène moyen.

## I.6. MORPHOLOGIE DE LA CALVARIA AU PLEISTOCENE MOYEN

L'étude morphologique de la calvaria, nous a permis de mettre en évidence quelques tendances parmi nos individus du Pléistocène moyen.

Tout d'abord, il nous semble possible d'identifier un groupe de fossiles intermédiaires qui regroupe des individus africains (Kabwe 1, Saldanha et Bodo), asiatiques (Dali et Jinniushan) et européens (Petralona, Arago XXI-XLVII et dans une moindre mesure SH5). Ce groupe présente un ensemble de caractères relativement homogène, mais qui montre surtout des affinités avec les spécimens de notre échantillon de comparaison. En effet, de nombreux caractères rappellent le Pléistocène inférieur (e.g., inion confondu avec opisthocranion, *torus occipitalis transversus* marqué dont la saillie maximale est médiale, *planum occipitale triangulaire*, *torus angularis parietalis*) (Andrews, 1984 ; Stringer, 1984 ; Hublin, 1986 ; Nara, 1994), d'autres sont plus proches des morphologies observées au Pléistocène supérieur (e.g., convexité du frontal marquée, mais aussi chignon occipital, morphologie du tubercule articulaire rappelant les Néandertaliens ; écaille temporale haute, *protuberantia occipitalis externa*, évoquant les Hommes modernes) (Vandermeersch, 1981 ; Stringer et al., 1984 ; Elyaqine, 1995, 2001). Finalement certains caractères nous apparaissent comme étant plus intermédiaires, plus « propres » à ce groupe de fossiles du Pléistocène moyen. Par exemple,

une zone supra-orbitaire fusionnée de façon incomplète, un méat auditif externe en position intermédiaire par rapport à la racine du processus zygomatique, ou encore, une bosse frontale individualisée et médiale.

Ensuite, les fossiles africains les plus récents (i.e., Jebel Irhoud 1 et 2, Omo 2, LH 18, KNM-ER 3884) semblent se rapprocher de la morphologie moderne (e.g., zone supra-orbitaire non fusionnée et peu saillante, bosses frontales individualisées, absence de *torus occipitalis transversus*, absence d'angulation de l'occipital, *planum occipitale* pentagonal) (Cunningham, 1908 ; Santa Luca, 1980 ; Vandermeersch, 1981 ; Bräuer, 1991 ; Nara, 1994 ; Bräuer, 2008).

Nous pouvons aussi noter le fait que certains des individus européens (i.e., Swanscombe, Reilingen, Ehringsdorf H et dans une moindre mesure Steinheim) présentent de fortes affinités avec les Néandertaliens (e.g., forme du crâne en « bombe » en *norma occipitalis*, *planum occipitale* arrondi, chignon occipital, fosse sus-orbitaire, *torus occipitalis transversus* aux saillies maximales bilatérales) (Boule, 1911-1913 ; Hublin, 1978b ; Wolpoff, 1980 ; Stringer et al., 1984 ; Hublin, 1988a ; Condemi, 1992, 1998 ; Rougier et Balzeau, 2008).

Enfin, il apparaît clairement que les fossiles asiatiques les plus anciens (i.e., Zhoukoudian et Hexian) montrent des affinités fortes à la fois avec les fossiles « archaïques » (i.e., Ngandong et Ngawi) et avec les fossiles du Pléistocène inférieur sur des caractères régulièrement utilisés dans le débat sur la définition du taxon *Homo erectus* s.l. (e.g., conformation de l'écaille du temporal, présence de superstructures osseuses sur le frontal et le pariétal, conformation de l'occipital et notamment du *torus occipitalis transversus*) (Weidenreich, 1943 ; Andrews, 1984 ; Stringer, 1984 ; Hublin, 1986 ; Rightmire, 1990 ; Stringer, 1991 ; Wood, 1994).

Par conséquent, cet assemblage de spécimens fossiles africains, asiatiques et européens pourrait éventuellement constituer un groupe homogène au Pléistocène moyen. Cela pourrait supporter l'hypothèse de l'existence du taxon *Homo heidelbergensis* si la mandibule de Mauer peut être rattachée à ces fossiles. De plus cette espèce se serait éventuellement répandue en Asie à la fin du Pléistocène moyen (voir, Rightmire, 2001). Cependant, il est important de remarquer que la variation morphologique est importante au sein de ce groupe. Cet assemblage se distingue plus par l'absence de certains caractères (e.g., Néandertaliens, modernes) que par une morphologie typique du Pléistocène moyen. Ainsi, nous pourrions être face à des spécimens « transitionnels » dont l'affinité morphologique s'expliquerait plus par



une convergence. L'une des solutions pour interpréter cette convergence serait éventuellement de la lier à la fois à leur origine commune, et à des contraintes extérieures, par exemple environnementales.

## II. ANALYSE PHENETIQUE

L'analyse de morphologie comparée nous a permis d'appréhender à la fois, la variation et la spécificité morphologique de certains groupes fossiles du Pléistocène et plus particulièrement des fossiles du Pléistocène moyen.

Nous nous proposons, dans cette seconde partie de nos analyses, de reconsidérer la formation de groupes de spécimens fossiles au Pléistocène moyen en nous basant sur les caractéristiques morphologiques décrites précédemment.

### II.1 RESULTATS

Les analyses phénétiques suivantes portent sur cent-quatorze individus modernes (i.e., Hassi el Abiod : six, Loisy-en-Brie : dix-huit, Nigeria : quinze, China : quinze, Java : quinze, Spitalfields : vingt-huit et Roumanie : dix-sept) ainsi que sur vingt-trois spécimens fossiles (i.e., Cro-Magnon I, Abri Pataud 1, Chancelade et Ohalo II pour les Hommes modernes ; La Ferrassie 1, La Chapelle-aux-Saints, Monte Circeo I et Spy 1 pour les Néandertaliens ; Ngandong 6 et 14 ; SH5, Steinheim, Petralona, Jebel Irhoud 1, LH 18, Singa, Kabwe 1, ZH III, Dali et Jinniushan pour le Pléistocène moyen ; KNM-ER 1813, 3733 et 3883 pour le Pléistocène inférieur).

Nous n'avons pas estimé les données manquantes, et quatre caractères morphologiques<sup>11</sup> trop souvent inobservables sur nos spécimens ont dû être supprimés. L'analyse générale (II.1.1, figure 33a, tableaux 55, 56 et 57) porte donc sur soixante-et-un caractères. La première analyse partielle (II.1.1, figure 33b, tableaux 55, 58 et 59) a pour objectif d'augmenter notre échantillon d'individus fossiles du Pléistocène inférieur et moyen. Enfin, la seconde analyse partielle (II.1.2, figure 34, tableaux 60 et 61) a été réalisée afin d'introduire dans l'analyse les spécimens fossiles Ceprano et OH 9.

#### II.1.1. ANALYSES GENERALE ET PARTIELLE – I

Le dendrogramme issu de l'analyse générale (figure 33a) met de nouveau en évidence, la différence morphologique très nette entre les individus modernes et les spécimens fossiles

---

<sup>11</sup>#112 : *tuberculum linearum*, #114 : alignement des parties postérieure et antérieure de la crête occipitale externe, #122 : forme du méat auditif externe, #124 : présence d'un *tuberculum mastoideum anterior*.

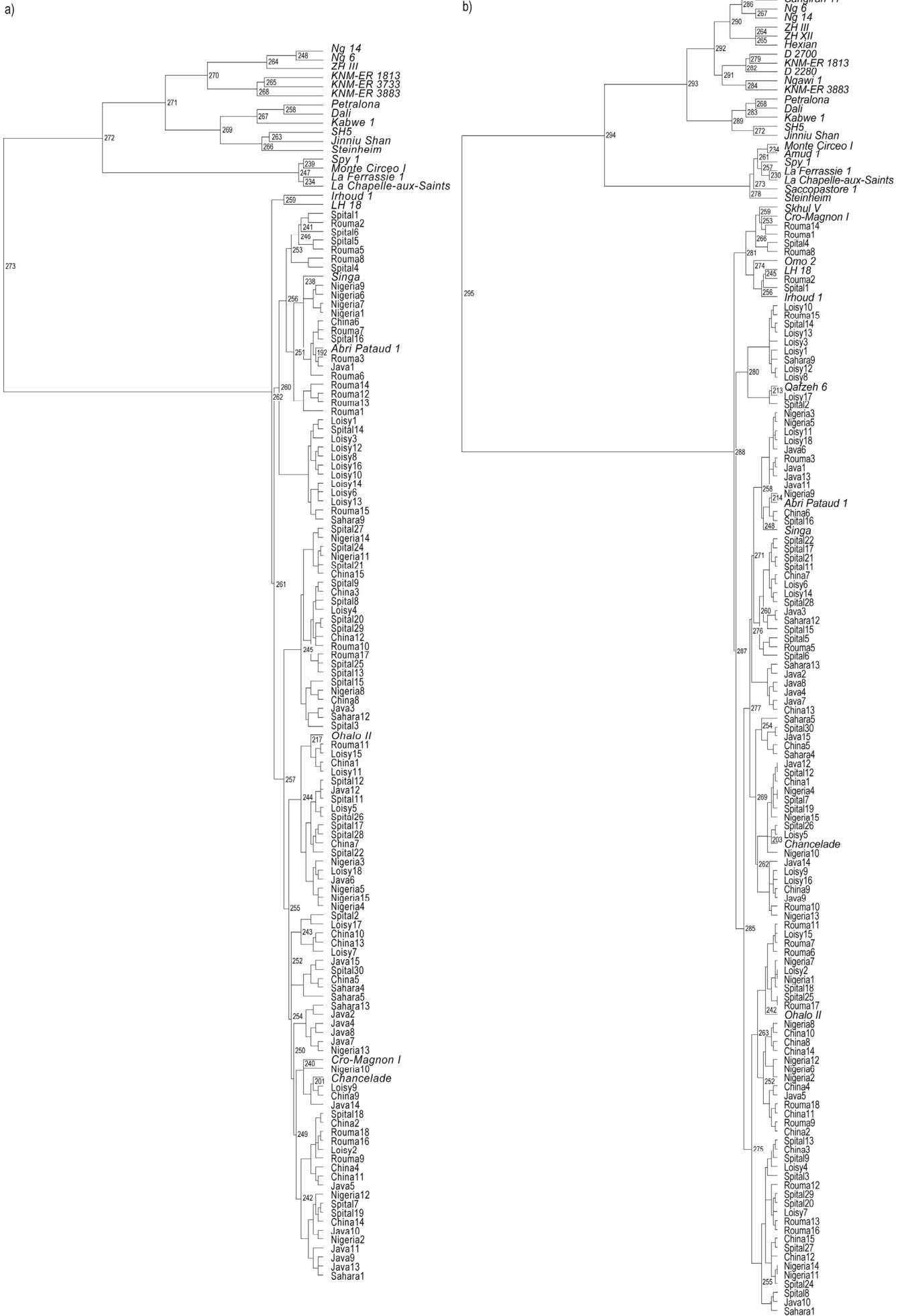
(nœud 273, distance morphologique : 0,302) (tableau 55). Cependant, comme nous l'avons déjà noté lors de l'analyse du massif facial supérieur (chapitre V), certains fossiles de la fin du Pléistocène moyen se classent parmi les Hommes modernes. Le spécimen de Singa s'intègre totalement au sein du cluster des Hommes modernes (nœud 238, distance morphologique : 0,008), et les individus Jebel Irhoud 1 et LH 18 forment un sous-groupe séparé du reste du cluster par une distance morphologique assez faible, 0,021 (nœud 262). Cette valeur correspond à la distance morphologique maximale trouvée au sein des Hommes modernes (tableau 55). Le reste de l'échantillon est séparé en trois groupes principaux. Les Néandertaliens forment tout d'abord un groupe très homogène séparé des individus du Pléistocène moyen et ancien ainsi que des spécimens de Ngandong par le nœud 271 (distance morphologique 0,069). La distance morphologique maximale au sein de ce groupe est faible (0,010, nœud 247) et marque la séparation de la Chapelle-aux-Saints et de La Ferrassie 1 d'un côté, et de Monte Circeo I et Spy 1 de l'autre. Les fossiles du Pléistocène inférieur sont associés aux spécimens de Ngandong et au crâne III de Zhoukoudian (nœud 270), mais la distance morphologique qui les sépare est assez importante (dm : 0,044). Les individus de Ngandong sont aussi séparés du crâne de Zhoukoudian (nœud 264, dm : 0,023) et forment un sous-groupe homogène dont la distance morphologique est faible (nœud 248, dm : 0,011). Cet ensemble est séparé des individus du Pléistocène moyen (nœud 271) par une distance morphologique élevée (dm : 0,069). Ce cluster présente la particularité de réunir des individus asiatiques (Dali et Jinniushan), européens (Steinheim, SH5 et Petralona) à un individu africain (Kabwe 1) (nœud 269, dm : 0,042). Il se compose de deux sous-groupes dont les distances morphologiques sont relativement faibles, 0,025 (nœud 266) pour le premier (Steinheim, Jinniushan et SH5) et 0,027 (nœud 267) pour le second (Kabwe 1, Dali et Petralona) (figure 33a, tableau 55).

Tableau 55 :

Description des principaux nœuds des dendrogrammes issus de l'analyse générale et de l'analyse partielle – I

Analyse générale			Analyse partielle		
Nœud	Inertie	Description	Nœud	Inertie	Description
273	0,302	Hommes modernes – Hommes fossiles	295	0,329	Hommes modernes – Hommes fossiles
272	0,110	Pléistocène moyen/inférieur/Ngandong – Néandertaliens	294	0,132	Pléistocène moyen/inférieur/«archaïques» – Néandertaliens
271	0,069	Pléistocène moyen – Pléistocène inférieur/Ngandong	293	0,050	Jinniushan/SH5/Kabwe1/Dali/Petralona – Pléistocène
270	0,048	ZH III/Ng 6/Ng 14 – Pléistocène inférieur	292	0,034	inférieur//«archaïques»/Zhoukoudian/Hexian Hexian/Zhoukoudian/Ngandong/Sangiran17/KNM-ER3733 – Pléistocène inférieur/Ngawi 1
269	0,042	Steinheim/Jinniushan/SH5 – Kabwe 1/Dali/Petralona	291	0,030	KNM-ER 3883/Ngawi 1 – D 2280/KNM-ER 1813/D 2700
268	0,027	KNM-ER 3883/KNM-ER 3733 – KNM-ER 1813	290	0,025	Hexian/Zhoukoudian – Ngandong/Sangiran17/KNM-ER 3733
267	0,027	Kabwe 1 – Dali/Petralona	289	0,025	Jinniushan/SH5 – Kabwe 1/Dali/Petralona
266	0,025	Steinheim – Jinniushan/SH5	288	0,024	Distance morphologique maximale Hommes modernes
262	0,021	Hommes modernes – LH 18/Jebel Irhoud 1	283	0,017	Kabwe 1 – Dali/Petralona
259	0,016	LH 18 – Jebel Irhoud 1	281	0,017	Jebel Irhoud 1/Spialt1/Rouma2/LH 18/Omo 2 – Rouma8/Spital4/Rouma1/Rouma14/Cro-Magnon I/Skhül V
247	0,010	La Chapelle/La Ferrassie1 – Monte Circeo I/Spy1	278	0,015	Steinheim – Néandertaliens
-	-	-	273	0,013	Saccopastore 1 – Néandertaliens

Les colonnes « Nœud » indiquent le numéro de chaque embranchement identifié sur les dendrogrammes (figure 33). Les colonnes « Description » présentent la composition des clusters déterminés par chaque nœud. L'inertie correspond à la distance morphologique entre les groupes de spécimens identifiés par un nœud. Nœuds 262 et 288 : distance morphologique maximale entre les Hommes modernes ; nœuds 269 et 289 : distance morphologique maximale entre les fossiles du Pléistocène moyen ; nœuds 247 et 273 distance morphologique maximale entre les Néandertaliens. L'ensemble des nœuds représentés sur la figure 33 est décrit en annexe 3. Il est intéressant de noter que pour l'analyse partielle, la distance morphologique maximale entre les Hommes modernes isole un groupe formé en majorité de spécimens fossiles (Jebel Irhoud 1, LH 18, Omo 2, Cro-Magnon I et Skhül V).



**Figure 33 :** (page précédente) Dendrogrammes des classifications hiérarchiques basées sur la calvaria : analyse générale (a), analyse partielle (b). Les Hommes modernes sont nettement séparés des spécimens fossiles dans ces dendrogrammes (nœuds 273 et 295). Les individus du Pléistocène moyen tardif africains s'associent cependant aux Hommes modernes (30a : nœud 262, LH18 et Jebel Irhoud 1, nœud 238, Singa ; 30b : nœud 281, Omo 2, Jebel Irhoud 1 et LH 18, nœud 248, Singa). Les Néandertaliens forment un cluster à part très homogène (30a : nœud 247 ; 30b : nœud 273), le spécimen du Pléistocène moyen Steinheim s'associe néanmoins avec les Néandertaliens dans l'analyse partielle (30b : nœud 278). Les spécimens asiatiques du Pléistocène moyen, Dali et Jinniushan, s'associent à un groupe de spécimens du Pléistocène moyen afro-européen (30a : nœud 269 ; 30b : nœud : 290). 30a) Jebel Irhoud 1 et LH 18 forment un sous-groupe séparé des Hommes modernes (nœud 259). Les autres fossiles du Pléistocène moyen forment un cluster séparé à la fois des Néandertaliens et des individus du Pléistocène inférieur, à l'exception du crâne III de Zhoukoudian qui s'associe aux individus du Pléistocène supérieur de Ngandong pour former un sous-groupe auprès des individus du Pléistocène inférieur (nœud 264). 30b) L'analyse partielle permet d'observer le comportement de onze autres fossiles (i.e., D 2280, D 2700, Sangiran 17, Hexian, ZH XII, Omo 2, Amud 1, Saccopastore 1, Ngawi 1, Skhül V et Qafzeh 6). Seize caractères (i.e., #77, #78, #79, #82, #83, #87, #116, #123, #125, #126, #128, #133, #134, #135, #138) non conservés sur ces spécimens ont été écartés de l'analyse. Le fossile de Steinheim s'associe aux Néandertaliens (nœud 278), de même que Saccopastore 1 (nœud 273). Il est intéressant de noter l'association des spécimens du Pléistocène moyen tardif africain Jebel Irhoud I (nœud 256), LH 18 (nœud 245) et Omo 2 (nœud 274) avec les fossiles d'Hommes modernes Cro-Magnon I (nœud 253) et Skhül V (nœud 259) et d'autres spécimens modernes (nœud 288). Le groupe des individus du Pléistocène moyen est plus proche des spécimens du Pléistocène inférieur (nœud 293). Les spécimens du Pléistocène inférieur afro-européens à l'exception de KNM-ER 3733 sont séparés des individus asiatiques de Zhoukoudian, Hexian, Ngandong et Sangiran qui forment un sous-groupe à part (nœud 290).

Les caractères morphologiques statistiquement significatifs ( $p < 0,05$ ) pour expliquer la formation des différents clusters sont présentés dans les tableaux 56 et 57.

En ce qui concerne les Hommes modernes, quarante-quatre traits morphologiques permettent de justifier la formation du groupe (tableau 57) :

- Caractères généraux du crâne : crâne pentagonal en *norma occipitalis*, corde sagittale du pariétal plus longue que celle du frontal
- Frontal : convexité antéro-postérieure du frontal forte, présence de bosses frontales individualisées, constriction post-orbitaire absente, région supra-orbitaire convexe en *norma verticalis*, non saillante, sans *sulcus postorbitalis*, dont les structures sont individualisées et forment un *sulcus supraorbitalis*, frontal sans superstructures osseuses
- Pariétal : présence de bosses pariétales individualisées et haute sur le pariétal, absence de superstructures osseuses sur le pariétal, absence de méplats de part et d'autre de la suture pariétale

- Occipital : occipital arrondi, *planum nucale* plus court que *planum occipitale*, absence de chignon occipital, *planum occipitale* pentagonal en *norma occipitalis*, opisthocranion et inion non confondus, absence de *sulcus supratoralis*, de fosse sus-iniaque, de *torus occipitalis transversus* et de *processus retromastoideus*, présence d'une *protuberantia occipitalis externa*
- Temporal : écaille temporale haute dont le bord supérieur est arrondi, *crista supramastoidea* non continue avec le *processus zygomaticus ossis temporalis* et absente au niveau du porion, méat auditif externe positionné sous l'apophyse zygomatique, sillon sus-mastoïdien ouvert, *processus mastoideus* se détachant de la base du crâne, éminence juxta-mastoïdienne moins développée que le *processus mastoideus*, cavité glénoïde profonde, fermée par l'épine du sphénoïde, tubercule articulaire convexe antéro-postérieurement, crête pétro-tympanique oblique vers l'avant

Chez les Néandertaliens, ce sont seulement vingt-deux traits qui peuvent être considérés comme significatifs dont une majorité se trouvent sur l'occipital et le temporal (tableau 56) :

- Caractères généraux du crâne : crâne circulaire en *norma occipitalis*
- Frontal : région supra-orbitaire saillante dont les structures sont fusionnées, *sulcus postorbitalis continu*, présence d'un tubercule supraglabellaire médio-sagittal
- Pariétal : bosses pariétales non individualisées, présence d'une carène sur la suture pariétale
- Occipital : occipital anguleux, présence d'un chignon occipital, *planum occipitale* arrondi en *norma lateralis*, présence d'une fosse sus-iniaque aux parois latérales parallèles, présence d'un *torus occipitalis transversus* rectiligne, présentant deux saillies maximales bilatérales, absence d'une *protuberantia occipitalis externa*
- Temporal : *crista supramastoidea* marquée au niveau du porion, prolongée postérieurement par un *tuberculum supramastoideum anterius*, méat auditif externe positionné dans le prolongement de l'apophyse zygomatique, éminence juxta-mastoïdienne plus développée que le *processus mastoideus* qui ne se détache pas de la base du crâne en *norma lateralis*, cavité glénoïde fermée par la *spina glenoidalis*, tubercule articulaire concave médio-latéralement.

Tableau 56 :

Analyse générale : Présentation des caractéristiques morphologiques statistiquement significatives pour décrire les classes des Hommes modernes (gauche) et des Néandertaliens (droite)

Caractères morphologiques	Etats	T	p	Caractères morphologiques	Etats	T	p
Hommes modernes				Néandertaliens			
<i>Torus occipitalis transversus</i> : forme	absent	9,38	0,000	Méat auditif externe : position / apophyse zygomatique	prolongement	5,26	0,000
<i>Torus occipitalis transversus</i> : saillie maximale	absent	9,38	0,000	Fosse sus-iniaque	délimitée	5,26	0,000
Structures région supra-orbitaire	individualisées	9,07	0,000	<i>Torus occipitalis transversus</i> : saillie	bilatérale	4,96	0,000
Occipital : angulation	absente	8,54	0,000	Structures région supra-orbitaire	fusion	4,74	0,000
Bosses pariétales	individualisées hautes	7,81	0,000	Fosse sus-iniaque : parois latérales	parallèles	4,74	0,000
<i>Sulcus postorbitalis</i>	absent	7,70	0,000	Crâne en <i>norma occipitalis</i>	circulaire	4,74	0,000
Crâne en <i>norma occipitalis</i>	pentagonal	6,74	0,000	Chignon occipital	présent	4,29	0,000
Bosse frontale	présence	6,62	0,000	<i>Processus mastoïdus</i> : détachement / base du crâne	non	3,97	0,000
Tubercule articulaire	convexe antéro-postérieurement	6,37	0,000	Bosses pariétales	non individualisées	3,97	0,000
<i>Tuberculum supramastoïdeum anterius</i>	absent	6,21	0,000	<i>Torus occipitalis transversus</i> : forme	rectiligne	3,97	0,000
<i>Sulcus supratoralis</i>	absent	6,21	0,000	<i>Planum occipitale</i> en <i>norma occipitalis</i>	arrondi	3,97	0,000
<i>Planum occipitale</i> en <i>norma occipitalis</i>	pentagonal	6,11	0,000	Eminence juxta-mastoïdienne / au <i>processus mastoïdus</i>	plus développées	3,96	0,000
Renfort coronal supérieur	absent	5,81	0,000	Occipital : angulation	présente	3,65	0,000
Crête pétro-tympanique	oblique vers l'avant	5,80	0,000	<i>Sulcus postorbitalis</i>	continu	3,58	0,000
Carène sagittale du frontal	absente	5,35	0,000	Région supra-orbitaire : saillie	ensemble	3,52	0,000
Chignon occipital	absent	5,35	0,000	Cavité glénoïde : fermeture	<i>spina glenoidalis</i>	3,28	0,001
Eminence juxta-mastoïdienne / au <i>processus mastoïdus</i>	moins développée	5,35	0,000	Tubercule articulaire	concave médio-latéralement	3,22	0,001
<i>Processus mastoïdus</i> : détachement / base du crâne	oui	5,29	0,000	<i>Crista supramastoïdea</i> au porion	marquée	2,88	0,002
Opisthocranium : position / inion	non confondus	5,25	0,000	Tubercule supra-glabellaire médio-sagittal	présent	2,80	0,003
<i>Torus angularis parietalis</i>	absent	5,25	0,000	<i>Tuberculum supramastoïdeum anterius</i>	présent	2,72	0,003
Méat auditif externe : position / apophyse zygomatique	dessous	5,25	0,000	<i>Protuberantia occipitalis externa</i>	absente	2,60	0,005
Carène sagittale sur la suture pariétale	absente	5,03	0,000	Carène sagittale sur la suture pariétale	présente	2,51	0,006
Région supra-orbitaire en <i>norma verticalis</i>	convexe	4,88	0,000	-	-	-	-
Cavité glénoïde : fermeture	épine sphénoïde	4,87	0,000	-	-	-	-
Fosse sus-iniaque	absente	4,76	0,000	-	-	-	-
Fosse sus-iniaque : parois latérales	absente	4,76	0,000	-	-	-	-
<i>Crista supramastoïdea</i> au porion	absente	4,72	0,000	-	-	-	-
Méplats encadrant la suture pariétale	absent	4,49	0,000	-	-	-	-
<i>Processus retromastoïdeus</i>	absent	4,33	0,000	-	-	-	-
<i>Crista supramastoïdea</i> : continuité / racine processus zygomatique	non	3,96	0,000	-	-	-	-
Région supra-orbitaire : saillie	non	3,91	0,000	-	-	-	-
Région supra-orbitaire : saillie	arcade supra-ciliaire	3,85	0,000	-	-	-	-
Ecaille temporale : bord supérieur	arrondi, sinueux	3,83	0,000	-	-	-	-
Eminence bregmatique	absente	3,65	0,000	-	-	-	-
<i>Crista occipitomastoïdea</i>	absente	3,65	0,000	-	-	-	-
Constriction post-orbitaire	absente	3,44	0,000	-	-	-	-
<i>Protuberantia occipitalis externa</i>	présente	2,94	0,002	-	-	-	-
Frontal : convexité antéro-postérieure	importante	2,71	0,003	-	-	-	-
Hauteur de l'écaille	haute	2,70	0,003	-	-	-	-
<i>Planum nucale</i> / <i>planum occipitale</i>	plus petit	2,70	0,003	-	-	-	-
Cavité glénoïde	profonde	2,68	0,004	-	-	-	-
Cordes sagittales	pariétal>frontal	2,53	0,006	-	-	-	-
Sillon sus-mastoïdien	ouvert	2,42	0,008	-	-	-	-
Tubercule supra-glabellaire médio-sagittal	absent	2,39	0,008	-	-	-	-

L'analyse statistique identifie les états de caractères qui contribuent le plus à la formation de chaque classe. Pour une probabilité p de 5% (i.e., p<0,05), la Valeur-Test (T) doit être ≥ 2.



Le cluster formé des individus du Pléistocène inférieur ainsi que des fossiles de Ngandong et de ZH III peut être caractérisé par trente-neuf traits morphologiques significatifs ( $p < 0,05$ ) (tableau 57) :

- Caractères généraux du crâne : crâne triangulaire en *norma occipitalis*, corde du frontal plus longue que corde du pariétal
- Frontal : région supra-orbitaire rectiligne en *norma verticalis*, constriction post-orbitaire importante, région supra-orbitaire rectiligne en *norma facialis*, convexité antéro-postérieure du frontal faible, région supra-orbitaire saillante dont les structures sont partiellement fusionnées, *sulcus postorbitalis* continu, carène sagittale sur le frontal, bosse frontale peu individualisée
- Pariétal : présence d'une éminence bregmatique, d'un renfort coronal supérieur et d'une carène sagittale sur la suture pariétale, bosses pariétales non individualisées, crêtes temporales en position haute sur le pariétal, *torus angularis parietalis*
- Occipital : *planum occipitale* circulaire en *norma occipitalis*, opisthocranion et inion confondus, *planum nucale* plus grand ou de même taille que *planum occipitale*, occipital anguleux, *sulcus supratotalis* développé, *torus occipitalis transversus* rectiligne et à saillie maximale médiane, *processus retromastoideus*
- Temporal : écaille temporale basse dont les bords antérieur et supérieur sont rectilignes, *tuberculum supramastoideum anterius* prolongé d'une *crista supramastoidea* marquée au niveau du porion et continue avec le *processus zygomaticus ossis temporalis*, sillon sus-mastoïdien fermé postérieurement, éminence juxta-mastoïdienne aussi développée que le *processus mastoideus* qui ne se détache pas de la base du crâne, *crista occipitomastoidea*, cavité glénoïde courte, tubercule articulaire concave médio-latéralement, crête pétro-tympanique oblique vers l'arrière

La proportion de ces caractères se situant sur le frontal et le pariétal est nettement plus importante que ce que nous avons obtenu pour les Hommes modernes et les Néandertaliens.

En ce qui concerne les spécimens du Pléistocène moyen, vingt-quatre caractères sont significatifs pour décrire le groupe (tableau 57).

- Frontal : région supra-orbitaire concave médialement en *norma verticalis*, saillante avec un *sulcus supraorbitalis* incomplet, *sulcus postorbitalis* continu, bosse frontale médiale peu individualisée, carène sagittale, présence de crêtes temporales dédoublées sur le frontal

- Pariétal : présence d'un renfort coronal supérieur, de méplats de part et d'autre de la suture pariétale, bosses pariétales individualisées positionnées médialement, présence d'un *torus angularis parietalis*
- Occipital : occipital anguleux présentant un chignon occipital, *torus occipitalis transversus* rectiligne ou convexe inférieurement, dont la saillie maximale est médiale, présence d'un *sulcus supratoralis* peu marqué, présence d'un *processus retromastoideus*
- Temporal : *crista supramastoidea* marquée au niveau du porion, continue avec le *processus zygomaticus ossis temporalis*, et terminée par un *tuberculum supramastoideum*, méat auditif externe dans une position intermédiaire par rapport à l'apophyse zygomatique, tubercule articulaire concave médio-latéralement, crête pétro-tympanique oblique vers l'arrière

Nous pouvons remarquer que la forme générale du crâne en *norma occipitalis* n'apparaît pas comme significative pour ce groupe, alors qu'elle permet la définition de chacun des autres regroupements. Il est aussi intéressant de noter que près de la moitié de ces caractères se situent sur le frontal ou le pariétal.

Tableau 57 :

Analyse générale : Présentation des caractéristiques morphologiques statistiquement significatives pour décrire les classes des spécimens du Pléistocène moyen (gauche) et des spécimens du Pléistocène inférieur (droite)

Caractères morphologiques	Etats	T	p	Caractères morphologiques	Etats	T	p
Pléistocène moyen				Pléistocène inférieur – Zhoukoudian – Ngandong			
Structures région supra-orbitaire	fusion partielle	5,31	0,000	<i>Torus occipitalis transversus</i> : saillie	médiane	5,31	0,000
<i>Sulcus postorbitalis</i>	continu	4,67	0,000	Crête pétro-tympanique	vers l'arrière	5,31	0,000
Région supra-orbitaire : saillie	ensemble	4,59	0,000	Ecaille temporale : bord supérieur	rectiligne	5,21	0,000
Bosse frontale	peu, médiale	4,47	0,000	Bosses pariétales	non individualisées	5,18	0,000
<i>Torus occipitalis transversus</i> : saillie	médiane	4,34	0,000	Crâne : forme en <i>norma occipitalis</i>	triangulaire	5,18	0,000
Méat auditif externe : position / apophyse zygomatique	intermédiaire	3,90	0,000	Opisthocranion / inion	confondus	4,97	0,000
Occipital: angulation	présente	3,83	0,000	Région supra-orbitaire en <i>norma verticalis</i>	rectiligne	4,97	0,000
Chignon occipital	présent	3,66	0,000	Occipital : angulation	présente	4,76	0,000
Frontal : carène sagittale	présente	3,66	0,000	Eminence bregmatique	présente	4,74	0,000
Frontal : crêtes temporales	doubles	3,56	0,000	<i>Sulcus postorbitalis</i>	continu	4,67	0,000
Crête pétro-tympanique	vers l'arrière	3,41	0,000	Région supra-orbitaire : saillie	ensemble	4,59	0,000
Région supra-orbitaire en <i>norma verticalis</i>	concave médialement	3,41	0,000	Bosse frontale	peu individualisée, médiale	4,47	0,000
<i>Torus occipitalis transversus</i> : forme	rectiligne	3,30	0,000	Renfort coronal supérieur	présent	4,47	0,000
Méplats encadrant la suture pariétale	présents	3,12	0,001	<i>Sulcus supratoralis</i>	développé	4,41	0,000
<i>Tuberculum supramastoideum anterius</i>	présent	3,11	0,001	<i>Torus angularis parietalis</i>	présent	3,97	0,000
<i>Torus angularis parietalis</i>	présent	2,96	0,002	<i>Linea temporalis</i>	crête	3,90	0,000
<i>Sulcus supratoralis</i>	surcreusement	2,69	0,004	Constriction post-orbitaire	importante	3,90	0,000
<i>Torus occipitalis transversus</i> : forme	convexe inférieur	2,59	0,005	Frontal : carène sagittale	présente	3,66	0,000
Renfort coronal supérieur	présent	2,57	0,005	<i>Crista occipitomastoidea</i>	présente	3,56	0,000
<i>Processus retromastoideus</i>	présent	2,57	0,005	<i>Processus retromastoideus</i>	présent	3,53	0,000
<i>Crista supramastoidea</i> : continuité / racine processus zygomatique	oui	2,49	0,006	Structures région supra-orbitaire	fusion partielle	3,41	0,000
Tubercule articulaire	concave médio-latéralement	2,44	0,007	<i>Crista supramastoidea</i> : continuité / racine processus zygomatique	oui	3,40	0,000
<i>Crista supramastoidea</i> au porion	marquée	2,37	0,009	Eminence juxta-mastoïdienne / au <i>processus mastoïdus</i>	aussi développée	3,31	0,000
Bosses pariétales	individualisées centrées	2,35	0,009	<i>Crista supramastoidea</i> au porion	marquée	3,30	0,000
-	-	-	-	<i>Torus occipitalis transversus</i> : forme	rectiligne	3,30	0,000
-	-	-	-	Cordes sagittales	frontal>pariétal	3,18	0,001
-	-	-	-	<i>Tuberculum supramastoideum anterius</i>	présent	3,11	0,001
-	-	-	-	Sillon sus-mastoïdien	fermé	2,85	0,002
-	-	-	-	Carène sagittale sur la suture pariétale	présente	2,85	0,002
-	-	-	-	Ecaille temporale : bord antérieur	rectiligne	2,73	0,003
-	-	-	-	Région supra-orbitaire en <i>norma facialis</i>	rectiligne	2,59	0,005
-	-	-	-	Ligne temporale supérieure : position	haute	2,59	0,005
-	-	-	-	Ecaille temporal : hauteur	basse	2,57	0,005
-	-	-	-	Cavité glénoïde : longueur sagittale	courte	2,46	0,007
-	-	-	-	<i>Planum nucale</i> / <i>planum occipitale</i>	plus grand ou de même taille	2,46	0,007
-	-	-	-	Tubercule articulaire	concave médio-latéralement	2,44	0,007
-	-	-	-	<i>Planum occipitale</i> en <i>norma occipitalis</i>	circulaire	2,37	0,009
-	-	-	-	<i>Processus mastoïdus</i> : détachement / base du crâne	non	2,37	0,009
-	-	-	-	Frontal : convexité antéro-postérieure	faible	2,35	0,009

L'analyse statistique identifie les états de caractères qui contribuent le plus à la formation de chaque classe. Pour une probabilité p de 5% (i.e., p<0,05), la Valeur-Test (T) doit être ≥ 2.

L'analyse partielle – I comprend quarante-cinq caractères. Seize caractères ont été supprimés<sup>12</sup>. Outre les spécimens inclus dans l'analyse générale, onze fossiles supplémentaires ont pu être ajoutés : D 2280, D 2700, Sangiran 17, Hexian, ZH XII, Omo 2, Amud 1, Saccopastore 1, Ngawi 1, Skhūl V et Qafzeh 6.

Le dendrogramme issu de l'analyse partielle – I (figure 33b, tableau 55) présente de nombreuses similitudes avec celui de l'analyse générale. Nous observons en effet la même organisation générale avec un groupe d'Hommes modernes bien différencié du reste de l'échantillon (nœud 295, distance morphologique : 0,329), et qui présente un sous-groupe composé de nombreux spécimens fossiles parmi lesquels les individus africains du Pléistocène moyen tardif (Omo 2, Jebel Irhoud 1 et LH 18), ainsi que les fossiles Cro-Magnon 1 et Skhūl V, (nœud 288, distance morphologique : 0,024). Les fossiles de Qafzeh 6, Singa, Ohalo II, Abri Pataud 1 et Chancelade n'y figurent pas. Qafzeh 6 se trouve cependant au sein d'un sous-groupe formé d'une majorité d'individus néolithiques (Loisy-en-Brie et Hasi et Abiod) et séparé du reste de l'échantillon d'Hommes modernes (nœud 287, dm : 0,023). Le cluster des Néandertaliens, toujours très homogène, comprend, outre les Néandertaliens classiques (La Chapelle-aux-Saints, La Ferrassie 1, Spy 1 et Monte Circeo I), le Néandertalien ancien Saccopastore 1 (nœud 273, dm : 0,013) ainsi que le Néandertalien proche-oriental Amud 1 (nœud 234, distance morphologique : 0,005). Il est intéressant de noter que le fossile du Pléistocène moyen Steinheim s'agrège désormais avec les Néandertaliens (nœud 278, distance morphologique : 0,015). En ce qui concerne le groupe formé d'individus du Pléistocène inférieur, des fossiles « archaïques » et des spécimens de Zhoukoudian, nous observons désormais une ségrégation entre le Pléistocène inférieur afro-européen (KNM-ER 1813, KNM-ER 3883 et Dmanisi) et les fossiles asiatiques (Ngandong, Zhoukoudian et Sangiran) (nœud 292, distance morphologique : 0,034). Cependant, deux individus ne respectent cependant pas cette ségrégation puisque Ngawi 1 est associé à KNM-ER 3883 avec les individus fossiles du Pléistocène inférieur afro-européen (nœud 284, dm : 0,017) alors que

<sup>12</sup> #77 : forme d'ensemble du bord antérieur de la région supra-orbitaire en *norma facialis*, #78 : fusion des arcs *arcus supraciliaris* au niveau glabellaire, #79 : individualisation des structures morphologiques de la région supra-orbitaire, #82 : profil de la région supra-orbitaire en *norma verticalis*, #83 : *sulcus postorbitalis*, #87 : existence d'un tubercule supra-glabellaire médio-sagittal, #116 : forme du bord antérieur de l'écaïlle du temporal, #123 : position du méat auditif externe par rapport à l'apophyse zygomatique, #125 : détachement du *processus mastoïdeus* de la base du crâne, #126 : hauteur de l'éminence juxta-mastoïdienne de Rouvière par rapport à l'apophyse mastoïde, #128 : *crista occipitomastoïde*, #133 : *tuberculum zygomaticum anterius*, #134 : saillie relative du *tuberculum zygomaticum anterius* et de la formation ento-glénoïde, #135 : position sagittale relative du *processus entoglenoidalis* par rapport au point le plus saillant du *tuberculum zygomaticum anterius*, #138 : existence d'un tubercule pré-glénoïde, #139 : fermeture de la cavité glénoïde.

KNM-ER 3733 se trouve dans le groupe des individus asiatiques associé à Sangiran 17 (nœud 270, dm : 0,012). Cette situation s'explique d'abord par la présence de superstructures osseuses plus développées chez KNM-ER 3733 (e.g., éminence bregmatique, carène sagittale du frontal). De plus, lors de l'analyse partielle, l'absence de certains caractères clés qui participent activement à la formation d'un groupe formé des individus de Koobi Fora lors de l'analyse générale (i.e., forme d'ensemble du bord antérieur de la région supra-orbitaire en *norma facialis* et en *norma verticalis* et présence d'un *sulcus postorbitalis*), ainsi que la présence de caractères moins significatifs statistiquement, mais partagés par ces deux individus (i.e., absence de tubercule supra-glabellaire medio-sagittal, forme du bord antérieur de l'écaille du temporal, position du méat auditif externe par rapport à l'apophyse zygomatique, absence de crête occipito-mastoïdienne et développement du tubercule zygomatique antérieur) renforce une séparation artificielle des spécimens de Koobi Fora. Enfin, à l'exception de Steinheim qui s'associe avec les Néandertaliens, le groupe du Pléistocène moyen (i.e., Jinniushan, SH5, Kabwe 1, Dali et Petralona) ne change presque pas. Seule la valeur de la distance morphologique maximale diminue (nœud 289, dm : 0,025).

La suppression de seize caractères et l'ajout de onze spécimens ne modifie pas fondamentalement la liste des traits morphologiques significatifs pour décrire le groupe formé par les individus du Pléistocène inférieur et les fossiles de Ngandong, Ngawi, Zhoukoudian et Hexian. Parmi les trente-huit caractères sélectionnés, neuf ne sont plus présents par rapport à l'analyse générale, notamment la plupart des caractères de la partie antérieure du frontal qui ne sont pas inclus dans l'analyse, et huit apparaissent (i.e., crâne triangulaire en *norma occipitalis*, convexité antéro-postérieure du frontal moyenne, méplats de part et d'autre de la suture pariétale, bande temporale large, *planum occipitale* triangulaire en *norma occipitalis*, *sulcus supratoralis* peu marqué, absence d'une *protuberantia occipitalis externa* et tubercule articulaire vertical et concave médio-latéralement) (tableau 58).

Le groupe du Pléistocène moyen n'est plus décrit que par quatorze caractères. En effet, seul un nouveau trait morphologique s'insère dans la caractérisation de ce groupe (i.e., corde sagittale du frontale plus longue que la corde sagittale du pariétal) (tableau 58), alors que de nombreux caractères significatifs dans l'analyse générale ont été exclus pour réaliser cette analyse. Bien que le groupe ait perdu un individu il reste néanmoins cohérent.

Tableau 58 :

Analyse partielle – I : Présentation des caractéristiques morphologiques significatives pour décrire le groupe du Pléistocène moyen (gauche) et le groupe Pléistocène inférieur – « archaïques » – Zhoukoudian – Hexian (droite)

Caractères morphologiques	Etats	T	p	Caractères morphologiques	Etats	T	p
<b>Pléistocène moyen</b>				<b>Pléistocène inférieur –« archaïques » – Zhoukoudian – Hexian</b>			
Bosse frontale	peu individualisée médiale	4,40	0,000	Eminence bregmatique	présente		
<i>Torus occipitalis transversus</i> : saillie	médiane	4,32	0,000	Opisthocranion / inion	confondus	7,95	0,000
Occipital : angulation	présente	3,96	0,000	Crâne : forme en <i>norma occipitalis</i>	triangulaire	7,39	0,000
Région supra-orbitaire : saillie	ensemble	3,62	0,000	Crête pétro-tympanique	vers l'arrière	7,18	0,000
Frontal : carène sagittale	présente	3,48	0,000	<i>Torus occipitalis transversus</i> : saillie	médiane	6,84	0,000
Frontal : crêtes temporales	doubles	3,38	0,000	Renfort coronal supérieur	présent	6,84	0,000
Chignon occipital	présent	2,86	0,002	Ecaille temporale : bord supérieur	rectiligne	6,69	0,000
Cordes sagittales	frontal>pariétal	2,67	0,004	<i>Torus angularis parietalis</i>	présent	6,55	0,000
<i>Processus retromastoideus</i>	présent	2,59	0,005	Bosses pariétales	non individualisées	6,27	0,000
<i>Torus occipitalis transversus</i> : forme	rectiligne	2,55	0,005	Frontal : carène sagittale	présente	5,84	0,000
<i>Crista supramastoidea</i> au porion	marquée	2,43	0,008	Région supra-orbitaire : saillie	ensemble	5,72	0,000
<i>Sulcus supratotalis</i>	surcreusement	2,43	0,008	Bosse frontale	peu individualisée médiale	5,60	0,000
<i>Torus angularis parietalis</i>	présent	2,43	0,008	Occipital : angulation	présente	5,56	0,000
Crête pétro-tympanique	vers l'arrière	2,36	0,009	Tubercule articulaire	concave médio-latéralement et vertical	5,49	0,000
-	-	-	-	<i>Sulcus supratotalis</i>	développé	5,26	0,000
-	-	-	-	Constriction post-orbitaire	importante	4,90	0,000
-	-	-	-	<i>Linea temporalis</i>	crête	4,68	0,000
-	-	-	-	Carène sagittale sur la suture pariétale	présente	4,68	0,000
-	-	-	-	<i>Torus occipitalis transversus</i> : forme	rectiligne	4,53	0,000
-	-	-	-	<i>Crista supramastoidea</i> : continuité avec le processus zygomatique	oui	4,49	0,000
-	-	-	-	Ligne temporale supérieure : position	haute	4,39	0,000
-	-	-	-	Ecaille temporale : hauteur	basse	4,31	0,000
-	-	-	-	<i>Planum occipitale</i> en <i>norma occipitalis</i>	triangulaire	4,27	0,000
-	-	-	-	<i>Crista supramastoidea</i> au porion	marquée	4,21	0,000
-	-	-	-	<i>Planum nucale</i> / <i>planum occipitale</i>	plus grand ou de même taille	4,18	0,000
-	-	-	-	Sillon sus-mastoïdien	fermé	4,18	0,000
-	-	-	-	<i>Tuberculum supramastoideum anterius</i>	présent	4,07	0,000
-	-	-	-	Frontal : convexité antéro-postérieure	moyenne	3,82	0,000
-	-	-	-	Cordes sagittales	frontal>pariétal	3,73	0,000
-	-	-	-	Méplats encadrant la suture pariétale	présents	3,38	0,000
-	-	-	-	<i>Protuberantia occipitalis externa</i>	absente	3,11	0,001
-	-	-	-	Cavité glénoïde : longueur sagittale	courte	3,10	0,001
-	-	-	-	<i>Processus retromastoideus</i>	présent	3,01	0,001
-	-	-	-	<i>Sulcus supratotalis</i>	surcreusement	3,01	0,001
-	-	-	-	Constriction post-orbitaire	faible	2,77	0,003
-	-	-	-	<i>Planum occipitale</i> en <i>norma occipitalis</i>	circulaire	2,77	0,003
-	-	-	-	Bande temporale	large	2,66	0,004
-	-	-	-	Tubercule articulaire	concave médio-latéralement	2,36	0,009

L'analyse statistique identifie les états de caractères qui contribuent le plus à la formation de chaque classe. Pour une probabilité p de 5% (i.e., p<0,05), la Valeur-Test (T) doit être ≥ 2.

Nous nous intéressons finalement aux différences qui justifient la séparation des individus du Pléistocène inférieur, des spécimens de Ngandong, Zhoukoudian et Hexian. Le tableau 56 présente les caractères significatifs pour chacun de ces groupes. Le cluster du Pléistocène inférieur se différencie par une constriction post-orbitaire plus importante, une ligne temporale supérieure située plus haut sur le pariétal et un *sulcus supratoralis* moins creusé. De son côté, le groupe formé par les fossiles de Ngandong, Zhoukoudian et Hexian se caractérise par une constriction post-orbitaire moins marquée, des méplats para-sagittaux encadrant la carène sagittale sur la suture pariétale, un *planum nucale* plus grand ou de même taille que le *planum occipitale*, un *sulcus supratoralis* développé souligné par un *torus occipitalis transversus* rectiligne, la présence d'un *processus retromastoideus*, la présence d'un *tuberculum supramastoideum anterius* qui se prolonge en une *crista supramastoidea* marquée au niveau du porion et un tubercule articulaire concave médio-latéralement et vertical (tableau 59).

Tableau 59 :

Analyse partielle – I : Présentation des caractéristiques morphologiques significatives pour décrire le groupe du Pléistocène inférieur – Ngawi 1 (gauche) et le groupe Pléistocène inférieur – Zhoukoudian – Hexian – Ngandong – KNM-ER 3733 (droite)

Caractères morphologiques	Etats	T	p	Caractères morphologiques	Etats	T	p
<b>Pléistocène inférieur – Ngawi 1</b>				<b>Zhoukoudian – Hexian Ngandong – KNM-ER 3733</b>			
Constriction post-orbitaire	importante	4,70	0,000	Eminence bregmatique	présente	5,96	0,000
Crâne : forme en <i>norma occipitalis</i>	triangulaire	4,10	0,000	Opisthocranion / inion	confondus	5,69	0,000
Eminence bregmatique	présente	3,77	0,000	<i>Torus angularis parietalis</i>	présent	5,46	0,000
Opisthocranion / inion	confondus	3,57	0,000	Crête pétro-tympanique	vers l'arrière	5,35	0,000
Ligne temporale supérieure : position	haute	3,38	0,000	<i>Torus occipitalis transversus</i> : saillie	médiane	5,35	0,000
<i>Torus occipitalis transversus</i> : saillie	médiane	3,32	0,000	Renfort coronal supérieur	présent	5,26	0,000
Crête pétro-tympanique	vers l'arrière	3,32	0,000	Ecaille temporale : bord supérieur	rectiligne	5,18	0,000
Renfort coronal supérieur	présent	3,25	0,001	Crâne : forme en <i>norma occipitalis</i>	triangulaire	5,08	0,000
Bosses pariétales	non individualisées	3,18	0,001	Occipital : angulation	présente	4,92	0,000
<i>Crista supramastoidea</i> : continuité / racine processus zygomatique	oui	2,88	0,002	<i>Sulcus supratoralis</i>	développé	4,80	0,000
Ecaille temporale : bord supérieur	rectiligne	2,86	0,002	Frontal : carène sagittale	présente	4,67	0,000
Carène sagittale sur la suture pariétale	présente	2,81	0,002	<i>Crista supramastoidea</i> au porion	marquée	4,56	0,000
Région supra-orbitaire : saillie	ensemble	2,65	0,004	<i>Planum nucale / planum occipitale</i>	plus grand ou de même taille	4,56	0,000
Cavité glénoïde : longueur sagittale	courte	2,59	0,005	Bosse frontale	peu individualisée médiale	4,56	0,000
Frontal : carène sagittale	présente	2,51	0,006	Région supra-orbitaire : saillie	ensemble	4,50	0,000
<i>Sulcus supratoralis</i>	surcreusement	2,43	0,008	<i>Linea temporalis</i>	crête	4,29	0,000
<i>Torus angularis parietalis</i>	présent	2,43	0,008	Bosses pariétales	non individualisées	4,28	0,000
Bosse frontale	peu individualisée médiale	2,43	0,008	<i>Torus occipitalis transversus</i> : forme	rectiligne	4,28	0,000
<i>Planum occipitale en norma occipitalis</i>	triangulaire	2,36	0,009	<i>Tuberculum supramastoideum anterius</i>	présent	4,28	0,000
-	-	-	-	Tubercule articulaire	concave médio-latéralement et vertical	4,04	0,000
-	-	-	-	<i>Processus retromastoideus</i>	présent	3,92	0,000
-	-	-	-	Constriction post-orbitaire	faible	3,72	0,000
-	-	-	-	Ecaille temporale : hauteur	basse	3,64	0,000
-	-	-	-	<i>Planum occipitale en norma occipitalis</i>	triangulaire	3,39	0,000
-	-	-	-	Méplats encadrant la suture pariétale	présents	3,24	0,001
-	-	-	-	Sillon sus-mastoidien	fermé	3,15	0,001
-	-	-	-	Carène sagittale sur la suture pariétale	présente	3,02	0,001
-	-	-	-	<i>Crista supramastoidea</i> : continuité avec le processus zygomatique	oui	2,76	0,003
-	-	-	-	Frontal : convexité antéro-postérieure	moyenne	2,76	0,003
-	-	-	-	Bande temporale	large	2,55	0,005
-	-	-	-	Cordes sagittales	frontal>pariétal	2,50	0,006

L'analyse statistique identifie les états de caractères qui contribuent le plus à la formation de chaque classe. Pour une probabilité p de 5% (i.e.,  $p < 0,05$ ), la Valeur-Test (T) doit être  $\geq 2$ .



## II.1.2. ANALYSE PARTIELLE – II

L'analyse partielle – II est basée sur quarante-neuf caractères du fait de la suppression de douze caractères<sup>13</sup> nécessaire à l'inclusion des spécimens Ceprano et OH 9. Outre ces deux fossiles nous avons utilisé les mêmes individus que lors de l'analyse générale.

Le dendrogramme (figure 34) présente une configuration proche de celle observée lors de l'analyse générale. Les Hommes modernes sont nettement séparés des individus fossiles (nœud 277, distance morphologique : 0,334) à l'exception des fossiles africains du Pléistocène moyen tardif qui sont mieux intégrés au sein du groupe moderne que lors de l'analyse générale (Jebel Irhoud 1 : nœud 256, dm : 0,014 ; LH 18 : nœud 255, dm : 0,013 ; Singa : nœud 237, dm : 0,007) (tableau 60). Les Néandertaliens forment toujours un groupe très compact supporté par une distance morphologique très faible (0,009, nœud 247). Les spécimens du Pléistocène moyen sont séparés du groupe du Pléistocène inférieur (nœud 275, dm : 0,070) qui inclut les individus de Ngandong (nœud 273, dm : 0,042), ZH III (nœud 264, dm : 0,021), ainsi que le fossile OH 9 qui s'associe tout particulièrement avec le spécimen KNM-ER 3883 (nœud 261, dm : 0,018). Enfin, le groupe du Pléistocène moyen conserve sa structure générale, mais intègre le crâne de Ceprano qui s'associe assez fortement à Petralona et Dali (nœud 263, dm : 0,021).

Cette dernière analyse, et l'intégration des spécimens Ceprano et OH 9 dans les clusters du Pléistocène moyen et du Pléistocène inférieur respectivement, n'apporte pas de bouleversement majeur par rapport à l'analyse générale en ce qui concerne les caractères morphologiques définissant ces deux groupes. Ainsi, neuf des onze caractères qui ne font plus partie de la description du groupe Ngandong – Pléistocène inférieur – Zhoukoudian ont été écartés préalablement à la réalisation de l'analyse. Un *processus mastoïdus* ne se détachant pas de la base du crâne ainsi qu'un tubercule articulaire présentant une concavité médio-latérale sont les seuls caractères exclus par l'analyse de la liste descriptive du cluster. Ils sont remplacés par la fusion totale des structures de la région supra-orbitaire et par un tubercule articulaire concave médio-latéralement et vertical. Cette situation prévaut aussi pour le groupe Pléistocène moyen – Ceprano, puisque deux des quatre caractères qui ne sont plus significatifs pour décrire le groupe ont aussi été supprimés avant le début de l'analyse. Par

---

<sup>13</sup> #76 : proportions des cordes sagittales du frontal et du pariétal, #85 : convexité antéro-postérieure de l'os frontal, #89 : existence d'une éminence bregmatique, #90 : existence d'un renfort coronal supérieur, #91 : carène sagittale sur la moitié postérieure de la partie antérieure de la suture pariétale, #92 : méplat de part et d'autre de la suture pariétale dans sa moitié antérieure, #93 : présence d'une dépression pré-lambdatique, #101 : développement relatif du *planum nucale* par rapport au *planum occipitale*, #105 : forme du *planum occipitale* en norma occipitalis, #113 : expression de la crête occipitale externe, #116 : forme du bord antérieur de l'écaïlle du temporal, #129 : longueur sagittale de la cavité glénoïde.

conséquent, la présence de bosses pariétales individualisées et centrées sur le pariétal ainsi que la présence d'une *crista supramastoidea* marquée au niveau du porion ont été remplacés dans cette analyse par la présence d'un *tuberculum zygomaticum posterius* développé et la confusion de l'opisthocranion et de l'inion sur l'occipital (tableau 61).

Tableau 60 :

Description des principaux nœuds du dendrogramme issus de l'analyse partielle – II

Analyse partielle 2 – Ceprano et OH 9		
Nœud	Inertie	Description
277	0,334	Hommes modernes – Hommes fossiles
276	0,128	Pléistocène moyen/inférieur/Ngandong – Néandertaliens
275	0,070	Pléistocène moyen/ Ceprano– Pléistocène inférieur/Ngandong/ZH III
274	0,042	Steinheim/Jinniushan/SH5 – Kabwe 1/Dali/Petralona/Ceprano
273	0,041	Ng 6/Ng 14 – Pléistocène inférieur/ZH III
272	0,035	KNM-ER 3883/OH 9– KNM-ER 3733/KNM-ER 1813/ ZH III
271	0,028	Kabwe 1 – Dali/Petralona/Ceprano
270	0,024	Hommes modernes – LH 18/Hommes modernes
269	0,024	KNM-ER 3733 – KNM-ER 1813/ ZH III
267	0,023	Jinniushan – Steinheim/SH5
263	0,021	Dali/Petralona - Ceprano
261	0,018	KNM-ER 3883 – OH 9
256	0,014	Jebel Irhoud 1 – Spital30/ Sahara4/China5/Java15/Sahara5
255	0,013	LH 18 – Spital22/ Loisy7/China13/Java14/China10/Spital2
247	0,009	La Chapelle-aux-Saints/La Ferrassie 1 – Monte Circeo I/Spy 1

La colonne « Nœud » indique le numéro de chaque embranchement identifié sur le dendrogramme (figure 34). La colonne « Description » présente la composition des clusters déterminés par chaque nœud. L'inertie correspond à la distance morphologique entre les groupes de spécimens identifiés par un nœud. Nœud 270 : distance morphologique maximale entre les Hommes modernes ; nœud 274 : distance morphologique maximale entre les fossiles du Pléistocène moyen ; nœud 247 : distance morphologique maximale entre les Néandertaliens. L'ensemble des nœuds représentés sur la figure 34 sont décrits en annexe 3.

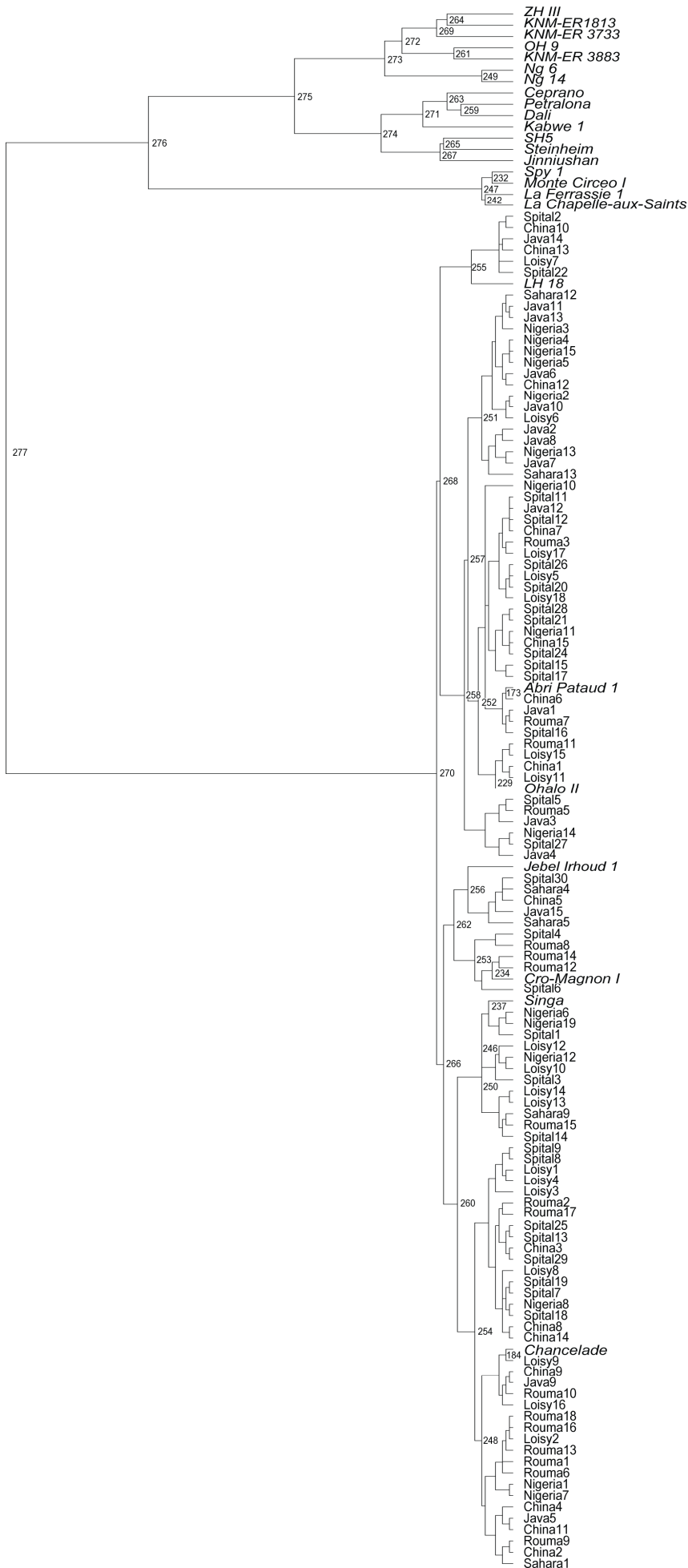


Figure 34 : Dendrogramme de la classification hiérarchique basée sur la calvaria : analyse partielle – II. Cette analyse partielle permet d'observer le comportement de deux autres fossiles du Pléistocène inférieur (i.e., OH 9 et Ceprano). 12 caractères (i.e., #76, #85, #89, #90, #91, #92, #93, #101, #105, #113, #116, #129, #139) non conservés sur ces spécimens ont été écartés de l'analyse. Les Hommes modernes sont nettement séparés des spécimens fossiles (nœud 277). Les individus du Pléistocène moyen tardif africains s'associent aux Hommes modernes (nœud 255, LH18 ; nœud 256, Jebel Irhoud 1 ; nœud 237, Singa). Les Néandertaliens forment un cluster à part très homogène (nœud 247). Les spécimens asiatiques du Pléistocène moyen, Dali et Jinniushan, ainsi que le crâne du Pléistocène inférieur Ceprano s'associent avec un groupe du Pléistocène moyen afro-européen (nœud 274). Ce cluster est séparé des individus du Pléistocène inférieur (dont OH 9, nœud 261) et des spécimens de Ngandong et du crâne de Zhoukoudian ZH III (nœud 275). Les individus de Ngandong sont séparés de ce cluster (nœud 273).

Tableau 61 :

Analyse partielle – II : Présentation des caractéristiques morphologiques significatives pour décrire le groupe du Pléistocène moyen comprenant Ceprano (gauche) et le groupe Ngandong – Pléistocène inférieur – Zhoukoudian comprenant OH 9 (droite)

Caractères morphologiques	Etats	T	p	Caractères morphologiques	Etats	T	p
Pléistocène moyen – Ceprano				Ngandong – Pléistocène inférieur (dont OH 9) – Zhoukoudian			
Structures région supra-orbitaire	fusion partielle	5,74	0,000	Ecaille temporale : bord supérieur	rectiligne	5,72	0,000
<i>Sulcus postorbitalis</i>	continu	4,99	0,000	Bosses pariétales	non individualisées	5,61	0,000
Région supra-orbitaire : saillie	ensemble	4,91	0,000	<i>Torus occipitalis transversus</i> : saillie	médiane	5,61	0,000
Bosse frontale	peu individualisée médiale	4,83	0,000	Crête pétro-tympanique	vers l'arrière	5,61	0,000
<i>Torus occipitalis transversus</i> : saillie	médiane	4,70	0,000	Crâne : forme en <i>norma occipitalis</i>	triangulaire	5,49	0,000
Méat auditif externe : position / apophyse zygomatique	intermédiaire	4,58	0,000	Opisthocranion / inion	confondus	5,28	0,000
Occipital : angulation	présente	4,20	0,000	Occipital : angulation	présente	5,08	0,000
Région supra-orbitaire en <i>norma verticalis</i>	concave médialement	3,84	0,000	<i>Sulcus postorbitalis</i>	continu	4,99	0,000
Crête pétro-tympanique	vers l'arrière	3,84	0,000	Région supra-orbitaire : saillie	ensemble	4,91	0,000
<i>Torus occipitalis transversus</i> : forme	rectiligne	3,74	0,000	Bosse frontale	peu individualisée médiale	4,83	0,000
<i>Tuberculum supramastoideum anterius</i>	présent	3,64	0,000	Région supra-orbitaire en <i>norma verticalis</i>	rectiligne	4,74	0,000
<i>Torus angularis parietalis</i>	présent	3,61	0,000	Constriction post-orbitaire	importante	4,58	0,000
Frontal : carène sagittale	présente	3,46	0,000	<i>Sulcus supratoralis</i>	développé	4,23	0,000
Chignon occipital	présent	3,46	0,000	<i>Linea temporalis</i>	crête	4,23	0,000
Frontal : crêtes temporales	doubles	3,42	0,000	<i>Crista occipitomastoidea</i>	présente	3,98	0,000
<i>Sulcus supratoralis</i>	surcreusement	3,20	0,001	Tubercule articulaire	concave médio-latéralement et vertical	3,78	0,000
<i>Processus retromastoideus</i>	présent	3,20	0,001	<i>Torus occipitalis transversus</i> : forme	rectiligne	3,74	0,000
Tubercule articulaire	concave médio-latéralement	2,92	0,002	<i>Crista supramastoidea</i> : continuité / racine processus zygomatique	oui	3,70	0,000
<i>Crista supramastoidea</i> : continuité / racine processus zygomatique	oui	2,83	0,002	<i>Torus angularis parietalis</i>	présent	3,61	0,000
Opisthocranion / inion	confondus	2,52	0,006	Frontal : carène sagittale	présente	3,46	0,000
<i>Torus occipitalis transversus</i> : forme	convexité inférieure	2,49	0,006	Sillon sus-mastoïdien	fermé	3,29	0,001
<i>Tuberculum zygomaticum posterius</i>	développé	2,42	0,008	<i>Processus retromastoideus</i>	présent	3,20	0,001
-	-	-	-	Eminence juxta-mastoïdienne / au processus mastoïdeus	aussi développée	3,17	0,001
-	-	-	-	<i>Crista supramastoidea</i> au porion	marquée	3,09	0,001
-	-	-	-	Structures région supra-orbitaire	fusion partielle	3,09	0,001
-	-	-	-	Ecaille temporale : hauteur	basse	2,99	0,001
-	-	-	-	Structures région supra-orbitaire	fusion totale	2,80	0,003
-	-	-	-	<i>Tuberculum supramastoideum anterius</i>	présent	2,79	0,003
-	-	-	-	Ligne temporale supérieure : position	haute	2,49	0,006
-	-	-	-	Région supra-orbitaire en <i>norma facialis</i>	rectiligne	2,49	0,006

L'analyse statistique identifie les états de caractères qui contribuent le plus à la formation de chaque classe. Pour une probabilité p de 5% (i.e., p<0,05), la Valeur-Test (T) doit être ≥ 2.

## II.2 DISCUSSION

Les différentes analyses menées sur la calvaria sont cohérentes les unes par rapport aux autres et présentent clairement une dichotomie entre les Hommes modernes et les individus fossiles.

Un groupe homogène au Pléistocène moyen

Nous nous intéressons tout d'abord à la formation d'un groupe de spécimens fossiles africains, européens et asiatiques du Pléistocène moyen. Nous retrouvons en effet dans les trois dendrogrammes de nos analyses phénétiques (figures 33 et 34), les fossiles Petralona, SH5, Steinheim, Dali, Jinniushan et Kabwe 1 au sein d'un cluster qui se différencie à la fois des Néandertaliens et des fossiles du Pléistocène inférieur. Ce groupe montre une stabilité remarquable et ne présente pas de changements majeurs au cours des différentes analyses. Seul Steinheim se rapproche des Néandertaliens lors de l'analyse partielle – II (figure 33b, voir discussion infra). La distance morphologique maximale entre ces individus est plus élevée que celle que nous observons entre les Hommes modernes et les Néandertaliens (i.e., pour l'analyse générale 0,027 pour le groupe Pléistocène moyen contre 0,025 pour les Hommes modernes et 0,010 pour les Néandertaliens ; pour l'analyse partielle – I : 0,025 contre 0,024 et 0,015 ; pour l'analyse partielle – II : 0,042 contre 0,024 et 0,09 ; tableaux 55 et 60). Cette valeur de distance élevée à l'intérieur du groupe du Pléistocène moyen montre que la variation morphologique est plus importante entre les fossiles du Pléistocène moyen que ce que nous observons entre les Néandertaliens d'une part, et entre les Hommes modernes d'autre part. Les fossiles qui composent le cluster du Pléistocène moyen couvrent près de 400 ka d'évolution humaine, quand le groupe des Néandertaliens ne s'étend que sur 100 ka. Une telle différence d'échelle peut en partie expliquer la variation morphologique importante observée entre nos fossiles du Pléistocène moyen. Nous pouvons aussi ramener cette situation à l'étude de Rosas et al. (2006) qui souligne la diminution de la variation morphologique intra-spécifique en Europe entre le Pléistocène moyen et le Pléistocène supérieur.

De plus, les caractères morphologiques qui président à la formation de ce groupe, peuvent être classés en trois catégories. Certains de ces traits s'observent généralement sur des fossiles rattachés au taxon *Homo erectus* s.l. (e.g., carène sagittale, crêtes temporales dédoublées sur le frontal, *torus angularis parietalis* sur le pariétal, *torus occipitalis transversus* à saillie maximale médiane, *processus retromastoideus* sur l'occipital, *crista supramastoidea* marquée au niveau du porion, continue avec le *processus zygomaticus ossis temporalis* sur le temporal, cf. Weidenreich, 1943 ; Santa Luca, 1980 ; Grimaud, 1982 ; Andrews, 1984 ; Stringer, 1984 ; Wood, 1984 ; Hublin, 1986 ; Rightmire, 1990 ; Stringer, 1991 ; Antón, 2003). D'autres montrent clairement une affinité pour les Néandertaliens (e.g., *sulcus postorbitalis* continu, bosses pariétales individualisées positionnées médialement, présence d'un chignon occipital, tubercule articulaire concave médio-latéralement, voir, Hublin, 1978a ; Condemi, 1992, 2001 ; Elyaqine, 1995, 2001). Enfin, les caractères restants

semblent plus spécifiques de ce groupe fossile (e.g., région supra-orbitaire concave médialement en *norma verticalis* avec un *sulcus supraorbitalis* incomplet, bosse frontale médiale peu individualisée et méat auditif externe dans une position intermédiaire par rapport à l'apophyse zygomatique).

Ce groupe assez homogène est supporté par un ensemble de caractères suffisamment cohérent pour nous permettre d'envisager l'hypothèse qu'il puisse constituer un taxon à part entière.

#### Divergences évolutives au Pléistocène moyen tardif

Au contraire, les fossiles africains du Pléistocène moyen tardif (Jebel Irhoud 1, LH 18, Singa et Omo 2) se classent parmi les Hommes modernes (figures 33 et 34). Nous pouvons remarquer que Jebel Irhoud 1, LH 18 et Omo 2 s'associent avec les fossiles d'*Homo sapiens* Cro-Magnon I et Skhül V, dans la première analyse partielle (figure 33b). Singa est toujours présent au sein du cluster des Hommes modernes et ne se différencie pas particulièrement des autres individus.

Lors de la seconde analyse partielle, Jebel Irhoud 1 ne se différencie plus des Hommes modernes. LH 18 est par contre toujours présent dans un cluster périphérique (figure 34). Cette configuration peut s'expliquer par la suppression de certains caractères qui différencient Jebel Irhoud 1 des Hommes modernes (i.e., méplats de part et d'autre de la suture pariétale, #92 ; dépression pré-lambdatique, #93 ; développement relatif du *planum occipitale* par rapport au *planum nucale* #101). La morphologie de la calvaria de Jebel Irhoud 1 est cependant très proche des Hommes modernes et particulièrement des individus de Skhül et Qafzeh comme l'a déjà souligné Hublin (1991 ; 2001). La présence de Jebel Irhoud 1 au sein du cluster des Hommes modernes semble donc justifiée. La distance morphologique maximale du cluster des Hommes modernes est de plus, concordante pour les trois analyses (respectivement : 0,021, 0,024 et 0,024).

Par conséquent, nos résultats confirment de nombreux travaux qui tendent à repousser l'origine de l'Homme moderne à la fin du Pléistocène moyen, et qui voient dans les fossiles africains du Pléistocène moyen tardif les premiers représentants de notre espèce (Day et Stringer, 1982 ; Day et Stringer, 1991 ; Spoor et al., 1998 ; Bräuer, 2008)

De même et comme nous l'avons noté au début de cette discussion, le fossile de Steinheim se classe au sein du groupe néandertalien lors de la première analyse partielle (figure 33b).

Avant de revenir sur sa position au sein de ce dendrogramme, il est important de noter que les Néandertaliens forment toujours un groupe à part qui se distingue fortement des autres fossiles du Pléistocène comme des Hommes modernes (figures 33 et 34). Cette discrimination est appuyée par une liste cohérente de caractères dont certains sont souvent considérés comme spécifiques des Néandertaliens (e.g., crâne circulaire en *norma occipitalis*, structures de la région supra-orbitaire fusionnées, chignon occipital, fosse sus-iniaque, *torus occipitalis transversus* aux saillies maximales bilatérales, méat auditif externe dans le prolongement de l'apophyse zygomatique, éminence juxta-mastoïdienne plus développée que le *processus mastoïdus*, tubercule articulaire concave médio-latéralement, voir notamment, (Vandermeersch, 1981 ; Condemi, 1988a ; Hublin, 1988a ; Condemi, 1992 ; Nara, 1994 ; Zeitoun, 2000 ; Elyaqnine, 1995, 2001). Dans la première analyse partielle, nous pouvons noter que le spécimen du Proche-Orient Amud 1, tout comme le fossile néandertalien ancien Saccopastore 1, font partie intégrante du groupe des Néandertaliens (figure 33b). La suppression de seize caractères nécessaire à la réalisation de ce dendrogramme, n'obscurcit pas le schéma d'ensemble de cette classification, et l'incorporation de Saccopastore 1 dans le groupe des Néandertaliens confirme de nombreuses études soulignant les caractéristiques néandertaliennes du spécimen (Condemi, 1992, 2001 ; Bruner et Manzi, 2006).

Par conséquent, la position de Steinheim dans l'analyse partielle – I est en partie le reflet des similarités que ce spécimen partage avec les Néandertaliens. Certaines de ses caractéristiques sont notamment considérées comme néandertaliennes (e.g., forme du crâne en « bombe » en *norma occipitalis*, chignon occipital, fosse sus-iniaque et *torus occipitalis transversus* rectiligne à saillies maximales bilatérale, cf. Dean et al., 1998 ; Condemi, 2001). Toutefois, nous pouvons considérer que « le poids » des caractères à affinité néandertalienne du crâne de Steinheim a été amplifié pour la réalisation du dendrogramme de l'analyse partielle – I. En effet, certains caractères de Steinheim, plus représentatifs de la morphologie des spécimens du Pléistocène inférieur, ont été exclus de cette analyse (e.g., absence de tubercule supra-glabellaire médio-sagittal, méat auditif externe positionné sous l'apophyse zygomatique, faible développement de l'éminence juxta-mastoïdienne de Rouvière par rapport au *processus mastoïdus*, cf. Vallois, 1969 ; Condemi, 1988a ; Nara, 1994 ; Zeitoun, 2000). Steinheim se classe, par ailleurs, au sein du groupe du Pléistocène moyen lors des deux autres analyses phénétiques de cette étude (figures 33a et 34).

Nos résultats soulignent dans un premier temps la proximité morphologique de Steinheim avec les autres fossiles du Pléistocène moyen (SH5, Petralona, Kabwe 1, Dali et Jinniushan). Néanmoins, cette proximité repose en partie sur la présence de caractères

ancestraux. Par contre, la similarité morphologique de Steinheim avec les Néandertaliens est basée sur certains caractères néandertaliens (e.g., forme du crâne en *norma occipitalis* en « bombe », *torus occipitalis transversus* à saillies bilatérales) que les autres fossiles du Pléistocène moyen ne présentent pas. Par conséquent, le fossile de Steinheim semble être à la limite morphologique du groupe du Pléistocène moyen que nous mettons en évidence dans ces analyses phénétiques.

#### *Homo erectus* s.l.

Notre étude phénétique semble aussi accréditer la possible existence d'un taxon *Homo erectus* s.l..

En effet, les individus « archaïques » de Ngandong, forment un sous-groupe à part dans les trois analyses. Ils restent néanmoins très proches des individus du Pléistocène inférieur et des fossiles asiatiques les plus anciens du Pléistocène moyen (Zhoukoudian et Hexian) (figures 33 et 34). Ces résultats vont dans le sens d'une probable appartenance de ces individus à l'espèce *Homo erectus* s.l. (voir, Howells, 1980 ; Rightmire, 1990 ; Antón, 2003) qui présenterait des variations géographiques que notre analyse met en évidence. Lors de l'analyse générale et de l'analyse partielle – I, les individus asiatiques sont séparés des individus africains et des spécimens de Dmanisi. Le sous-groupe formé par les individus indonésiens du Pléistocène supérieur s'associe avec les crânes de Zhoukoudian qui datent probablement du début du Pléistocène moyen (Shen et al., 2009) (figures 33a et 34). Cette association n'est pas surprenante, elle confirme les ressemblances dans la morphologie générale des spécimens chinois et indonésiens qui ont déjà été largement mises en évidence (Stringer, 1984 ; Rightmire, 1990 ; Antón, 2002).

Dans le dendrogramme issu de la première analyse partielle (figure 33b), la position de Sangiran 17 souligne d'abord la similarité entre les fossiles de Sangiran et les spécimens asiatiques du début du Pléistocène moyen (i.e., Zhoukoudian et Hexian) et du Pléistocène supérieur (i.e., Ngandong et Ngawi). En effet, les différences les plus importantes entre ces fossiles sont liées à l'augmentation du volume cérébral (e.g., diminution de la constriction post-orbitaire, frontal plus convexe pour les individus du Pléistocène supérieur) (Antón, 2002, 2003). Nous pouvons aussi noter que Sangiran 17 s'associe à l'individu africain KNM-ER 3733. Ce regroupement s'explique notamment par la présence chez KNM-ER 3733 de superstructures osseuses marquées (e.g., carène sagittale du frontal) qui s'observent plus généralement chez les individus asiatiques (Stringer, 1984, 1991). La séparation géographique que notre analyse générale met en évidence, n'apparaît pas dans cette analyse partielle. Cette



situation semble indiquer que les différences morphologiques entre les fossiles africains et les fossiles asiatiques ne seraient pas d'origine spécifique. Elles relèveraient plus de la variation morphologique attendue pour une espèce occupant des territoires variées sur une longue période de temps. La suppression de certains caractères nécessaires à la réalisation de l'analyse partielle – I peut éventuellement expliquer l'absence de séparation entre les fossiles africains et asiatiques dans ce dendrogramme. Toutefois, nous sommes enclins à privilégier la première hypothèse qui viendrait étayer l'existence de l'espèce *Homo erectus* s.l..

Enfin, lors de la première analyse partielle, le spécimen du Pléistocène supérieur Ngawi 1 se trouve dans le groupe formé des spécimens de Dmanisi et de Koobi Fora. Ce résultat peut paraître plus surprenant (figure 33b). En effet, cet individu présente de fortes similitudes avec les spécimens de Ngandong (voir, Widiyanto et Zeitoun, 2003) et est séparé des fossiles de Dmanisi et de Koobi Fora par plus d'un million d'années. Sa présence au sein du sous-groupe afro-européen peut indiquer, comme pour Sangiran 17, la persistance de l'espèce *Homo erectus* s.l.. La suppression de certains caractères a néanmoins pu amplifier ce phénomène.

Lors de la seconde analyse partielle, nous avons introduit les individus du Pléistocène inférieur OH 9 et Ceprano (figure 34). De façon assez logique, le spécimen africain se classe au sein du cluster formé par les individus du Pléistocène inférieur, tandis que le fossile européen se trouve associé aux individus du Pléistocène moyen. La position de Ceprano au sein du groupe Pléistocène moyen souligne la morphologie intermédiaire de ce spécimen qui a amené certains chercheurs à le classer parmi les *Homo antecessor* (Manzi et al., 2001), ou à inventer l'espèce *Homo cepranensis* (Mallegni et al., 2003). L'intégration de Ceprano au sein du groupe du Pléistocène moyen ne doit cependant pas être interprétée comme une preuve définitive du rapprochement au sein d'une même population de ces différents spécimens. En effet, cette dernière analyse souffre de la suppression de caractères importants, qui portent un signal taxinomique assurant la distinction des fossiles les plus anciens. Par conséquent, la morphologie « intermédiaire » de Ceprano peut être amplifiée par ces suppressions. Toutefois, la morphologie de Ceprano se traduit notamment par la présence de caractères que nous retrouvons au Pléistocène moyen (e.g., bosse frontale peu individualisée médiale, position intermédiaire du méat auditif externe, concavité médiale de la région supra-orbitaire en *norma verticalis*) voir chez les Néandertaliens (*torus occipitalis transversus* rectiligne, concavité médio-latérale du tubercule articulaire, Condemi, 1992 ; Elyaqine, 1995, 2001). A côté de ces caractères, Ceprano présente aussi une morphologie plus spécifique des spécimens anciens ou des *Homo erectus* s.l. (e.g., présence d'un *torus angularis parietalis*, crête pétro-tympanique

orientée vers l'arrière, présence d'un *processus retromastoideus*, opisthocranion et inion confondus, Stringer et al., 1984 ; Rightmire, 1990) (tableau 58). Il nous est donc difficile de conclure sur sa position au sein de la lignée humaine.

Pour conclure, notre étude phénétique de la calvaria nous permet de mettre en évidence certains regroupements au Pléistocène moyen. Ils soulignent des tendances morphologiques importantes au Pléistocène moyen qui semblent répondre à deux réalités : la chronologie d'abord et, dans une moindre mesure la géographie.

Tout d'abord, il est possible d'identifier un groupe homogène au Pléistocène moyen qui regrouperait des fossiles européens, africains et éventuellement certains fossiles asiatiques. Ce groupe est déterminé par des caractères morphologiques, dont certains semblent plus typiques du Pléistocène moyen (e.g., région supra-orbitaire concave médialement en *norma verticalis* avec un *sulcus supraorbitalis* incomplet, bosse frontale médiale peu individualisée et méat auditif externe dans une position intermédiaire par rapport à l'apophyse zygomatique). Ces caractères pourraient éventuellement servir de base à la définition d'un taxon au Pléistocène moyen.

L'histoire évolutive de ce groupe fossile semble s'ancrer en Afrique et en Europe plus qu'en Asie. En effet, seuls les fossiles asiatiques les plus récents (i.e., Dali et Jinniushan) montrent des affinités morphologiques avec les spécimens africains et européens du Pléistocène moyen. De plus, les fossiles asiatiques du Pléistocène moyen ancien s'identifient aux spécimens du Pléistocène inférieur. Par conséquent, il est possible d'envisager une éventuelle extension tardive de ce taxon du Pléistocène moyen en Asie. Nous reviendrons sur ce sujet dans la discussion générale de ce chapitre.

Le second point important concerne les divergences évolutives que nous identifions pour les périodes plus récentes du Pléistocène moyen. Les fossiles africains présentent de plus en plus d'affinité avec les Hommes modernes, quand les européens s'identifient de plus en plus aux Néandertaliens.

Par conséquent, le groupe de spécimens du Pléistocène moyen que nous venons de délimiter, pourrait constituer un taxon afro-européen et éventuellement asiatique. Ce taxon, aurait précédé l'apparition des Hommes modernes et des Néandertaliens et pourrait être le dernier ancêtre commun des ces deux espèces.

### III. MORPHOMETRIE GEOMETRIQUE

Dans les parties précédentes de ce chapitre, nous avons pu mettre en évidence certaines tendances au sein de notre échantillon fossile du Pléistocène moyen, plus particulièrement lors de l'analyse phénétique.

Nous nous proposons maintenant de traiter notre échantillon à l'aide d'une analyse par morphométrie géométrique.

Les données qui vont être analysées dans cette partie sont les coordonnées tridimensionnelles des points repères que nous avons utilisés pour décrire les spécimens de notre étude (cf. chapitre III).

#### III.1 RESULTATS

Nous n'avons pas estimé les données manquantes, et nous avons retenu quatorze points repères pour réaliser cette analyse (cf. chapitre III, figure 35, tableau 63).

L'analyse porte sur quinze Hommes modernes<sup>14</sup> de l'Holocène, cinq *Homo sapiens* fossiles, sept Néandertaliens, deux individus du groupe des « Archaïques » et huit fossiles du Pléistocène inférieur. Treize individus fossiles du Pléistocène moyen ont pu être inclus (tableaux 62 a et b).

Tableau 62a :

Spécimens de l'Holocène inclus dans l'analyse de la calvaria par morphométrie géométrique

Europe			Afrique			Asie		
spécimen	chronologie	sexe	spécimen	chronologie	sexe	spécimen	chronologie	sexe
Rouma12	19ème	H	Nigeria2	19ème	F	China4	19ème	H
Rouma15	19ème	F	Nigeria12	19ème	H	China5	19ème	F
Spital12	18-19ème	H	Sahara4	Néolithique	H	Java9	19ème	F
Spital28	18-19ème	F	Sahara9	Néolithique	H	Java14	19ème	H
Loisy10	Néolithique	-	Sahara13	Néolithique	H	-	-	-
Loisy12	Néolithique	-						

Nous n'avons pas pu inclure de spécimen féminin provenant du site Saharien de Hassi El Abiod, étant donné l'état de conservation de la série.

<sup>14</sup>Les statistiques lambda de Wilks (Wilks, 1962) (mesure la qualité de l'analyse discriminante) et M de Box (Colley et Lohnes, 1971) (test l'égalité des matrices de covariance des groupes) permettent de valider l'analyse. Elles nécessitent la réduction de notre échantillon d'Hommes modernes afin de rendre les trois groupes plus homogènes. Quinze spécimens modernes ont été tirés au sort en respectant un ratio Homme/femme proche de un. Chaque série étudiée est représentée.

Tableau 62b :

Spécimens du Pléistocène inclus dans l'analyse de la calvaria par morphométrie géométrique

Pléistocène inférieur		Pléistocène moyen		Pléistocène supérieur			
spécimen	origine	spécimen	origine	Néandertaliens		Hommes modernes	
				spécimen	origine	spécimen	origine
Ceprano	Europe	Ehringsdorf H	Europe	Amud 1	Proche-Orient	Ohalo II	Proche-Orient
KNM-ER 3883	Afrique	Petalona	Europe	Tabun I	Proche-Orient	Skhül V	Proche-Orient
KNM-ER 3733	Afrique	Steinheim	Europe	Spy 1	Europe	Qafzeh 6	Proche-Orient
KNM-ER1813	Afrique	SH5	Europe	La Chapelle-aux-Saints	Europe	Qafzeh 9	Proche-Orient
KNM-ER 1470	Afrique	Singa	Afrique	Monte Circeo I	Europe	Chancelade	Europe
D 2280	Afrique	LH 18	Afrique	La Ferrassie1	Europe	Abri Pataud 1	Europe
D 2700	Asie	Jebel Irhoud 1	Afrique	Saccopastore 1	Europe	-	-
Sangiran 17	Asie	Kabwe 1	Afrique	-	-	-	-
-	-	ZH III	Asie	<b>Homo erectus tardifs</b>			
-	-	ZH XI	Asie	-	-	-	-
-	-	Hexian	Asie	Ngawi 1	Asie	-	-
-	-	Dali	Asie	Ngandong 6	Asie	-	-
-	-	Jinniushan	Asie	Ngandong 14	Asie	-	-

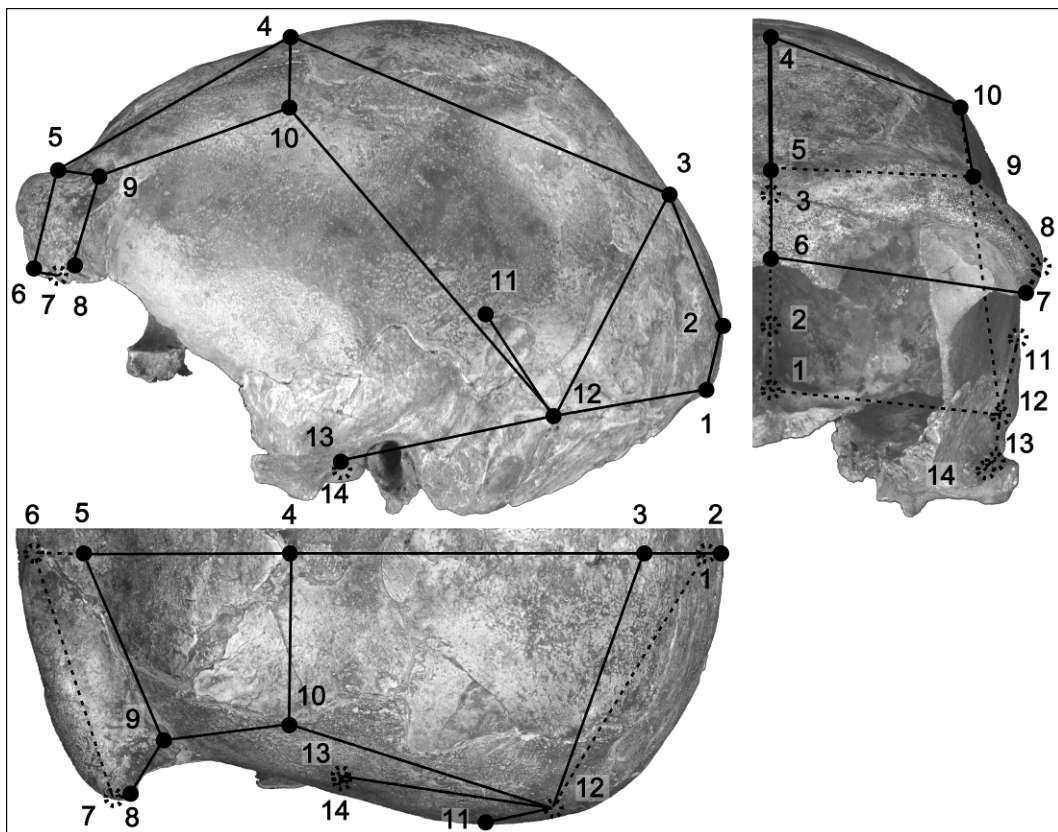


Figure 35 : Présentation des points repères utilisés dans l'analyse par morphométrie géométrique (crâne de Spy 1 © IRSNB, Bruxelles, Belgique). La description des points est explicitée dans le tableau 63 ainsi que dans la chapitre III.

Tableau 63 :

Points repères utilisés dans l'analyse de la calvaria par morphométrie géométrique

n°	nom	description des points repères	type
1	<b>inion</b>	point de rencontre des lignes nucales supérieures sur le plan sagittal	II
2	<b>opisthocranion</b>	point de longueur maximale du crâne sur l'occipital	III
3	<b>lambda</b>	en cas d'os surnuméraire, point intersection des droites issues des sutures pariétales et occipito-pariétales	I
4	<b>bregma</b>	point de rencontre de la suture pariéto-pariétal et du frontal	I
5	<b>supraglabellaire</b>	point d'inflexion maximale du sulcus post-orbitaire, sur le plan sagittal	III
6	<b>nasion</b>	intersection de la suture naso-frontale et du plan médian	I
7	<b>fronto-malaire temporal</b>	point le plus postéro-latéral de la suture fronto-zygomatique	II
8	<b>fronto-malaire orbitaire</b>	intersection du bord latéral de l'orbite et de la suture fronto-zygomatique	I
9	<b>fronto-temporal</b>	point le plus médian sur la ligne temporale (supérieure si elle est déjà divisée)	II
10	<b>stéphanion</b>	intersection de la suture coronale et de la ligne temporal (inférieure si elle est déjà divisée)	I
11	<b>euryon</b>	point le plus latéral de la paroi latérale du crâne	III
12	<b>asterion</b>	point triple à l'intersection des sutures pariéto-temporale et lambdoïdales	I
13	<b>auriculae</b>	point d'inflexion maximum du bord du processus zygomatique du temporal (généralement au niveau du méat auditif)	III
14	<b>porion</b>	point sur le bord supérieur et à l'aplomb du méat auditif	III

Numéro, nom, description et type de chacun des points repères utilisés dans l'analyse.

## III.1.1. ANALYSE EN COMPOSANTES PRINCIPALES

Les onze premières composantes principales expriment 90,94% de la variance totale. Les deux premières composantes regroupent près de 60 % de la variance (50,13% pour la première composante principale (CP1), 8,21 pour la CP2 ; cf. tableau 64). La figure 36 présente la projection des conformations des individus de notre échantillon sur ces deux axes.

Tableau 64 :

Composantes principales regroupant plus de 90% de la variance totale

PC	valeurs propres	% variance totale	% variance cumulée
1	0,00745	50,13	50,13
2	0,00122	8,21	58,34
3	0,00104	7,01	65,35
4	0,00098	6,59	71,94
5	0,00074	4,98	76,92
6	0,00054	3,64	80,56
7	0,00049	3,29	83,85
8	0,00033	2,23	86,08
9	0,00028	1,88	87,96
10	0,00023	1,56	89,52
11	0,00021	1,42	90,94

Chaque composante principale est présentée avec sa valeur propre, le pourcentage de variance expliqué par la composante ainsi que le pourcentage de variance cumulée avec les composantes précédentes.

Des regroupements et des tendances sont visibles sur le plan formé par les deux premières composantes. Tout d'abord, nous pouvons noter la formation assez nette de deux groupes au sein de notre échantillon, basé principalement sur le score de la première composante principale. Les Néandertaliens et les Hommes modernes se regroupent au niveau des valeurs positives de la CP1, alors que la plupart des individus plus anciens (Pléistocène moyen et inférieur) présentent des valeurs négatives pour cette composante. Nous observons, en fait, l'installation d'un gradient global qui semble refléter l'origine temporelle des individus. Les spécimens les plus anciens se positionnant au niveau des valeurs négatives de la CP1, et les individus plus récents au niveau des valeurs positives. Nous pouvons noter la situation des deux individus « archaïques » de Ngandong dont la position à gauche du plan est clairement en désaccord avec l'estimation de leur âge relativement récent (i.e., entre 70 et 40 ka, Yokoyama et al., 2008). Nous pouvons noter la position périphérique de deux asiatiques et d'un africain de sexe féminin connu qui présentent des valeurs de CP1 relativement élevées. Il est intéressant de remarquer que les *Homo sapiens* fossiles présentent des valeurs de CP1 plus faibles que la plupart des Hommes modernes historiques ou néolithiques. Skhül V est notamment positionné au niveau de la zone de recoupement entre les Néandertaliens et les Hommes modernes (figure 36).

Les deux groupes présentent une dispersion large sur la seconde composante principale. Les Hommes modernes sont répartis de façon assez homogène le long de la CP2. Des tendances peuvent cependant être notées. En effet, les Néandertaliens, peu différenciés des Hommes modernes au niveau de la CP1, présentent des valeurs de CP2 légèrement plus faibles que les Hommes modernes. Ce n'est pas le cas des individus du Proche-Orient Tabun I et Amud 1, qui se trouvent séparés des Néandertaliens européens (i.e., Monte Circeo I, Saccopastore 1, La Chapelle-aux-Saints et dans une moindre mesure Spy 1 et La Ferrassie 1) sur cette composante. De même, si les valeurs de CP1 de la plupart des individus du Pléistocène moyen sont proches de celles des individus plus anciens, leur position par rapport à la CP2 est différente, puisqu'ils occupent la partie inférieure du plan. Seuls les individus chinois Hexian et ZH III présentent des valeurs positives pour la CP2 au sein de ce groupe. Il est intéressant de noter que le crâne de Ceprano se positionne dans la variabilité des individus du Pléistocène inférieur au niveau de la CP1 mais présente des valeurs de CP2 négatives. Cette position sur la CP2 le rapproche de spécimens du Pléistocène moyen tels que Petralona ou Dali (figure 36).

Les spécimens du Pléistocène moyen présentent une dispersion importante sur l'ensemble du plan. Différentes tendances peuvent être distinguées. Tout d'abord, les fossiles

africains du Pléistocène moyen tardif LH 18, Singa et Jebel Irhoud 1 occupent la partie droite du plan. Ils sont associés aux Hommes modernes pour LH 18 et Singa, et aux Néandertaliens pour Jebel Irhoud 1. Deux individus européens présentent une configuration relativement similaire : Ehringsdorf H et Steinheim sont situés au niveau de la zone de recoupement entre les Néandertaliens et les Hommes modernes. Enfin, et de façon plus surprenante, Jinniushan se positionne au cœur de la variation néandertalienne. Sur les deux premières composantes, les spécimens asiatiques Hexian, ZH III et XI ainsi que les fossiles de Ngandong présentent des similitudes de conformation importantes avec les fossiles du Pléistocène inférieur. C'est aussi le cas pour Petralona et Dali. Finalement, Kabwe 1 et SH5 se positionnent de façon intermédiaire entre les deux principaux blocs. Le spécimen de la Sima de los Huesos semble présenter plus d'affinité pour les Néandertaliens que Kabwe 1, du fait de sa valeur de CP2.

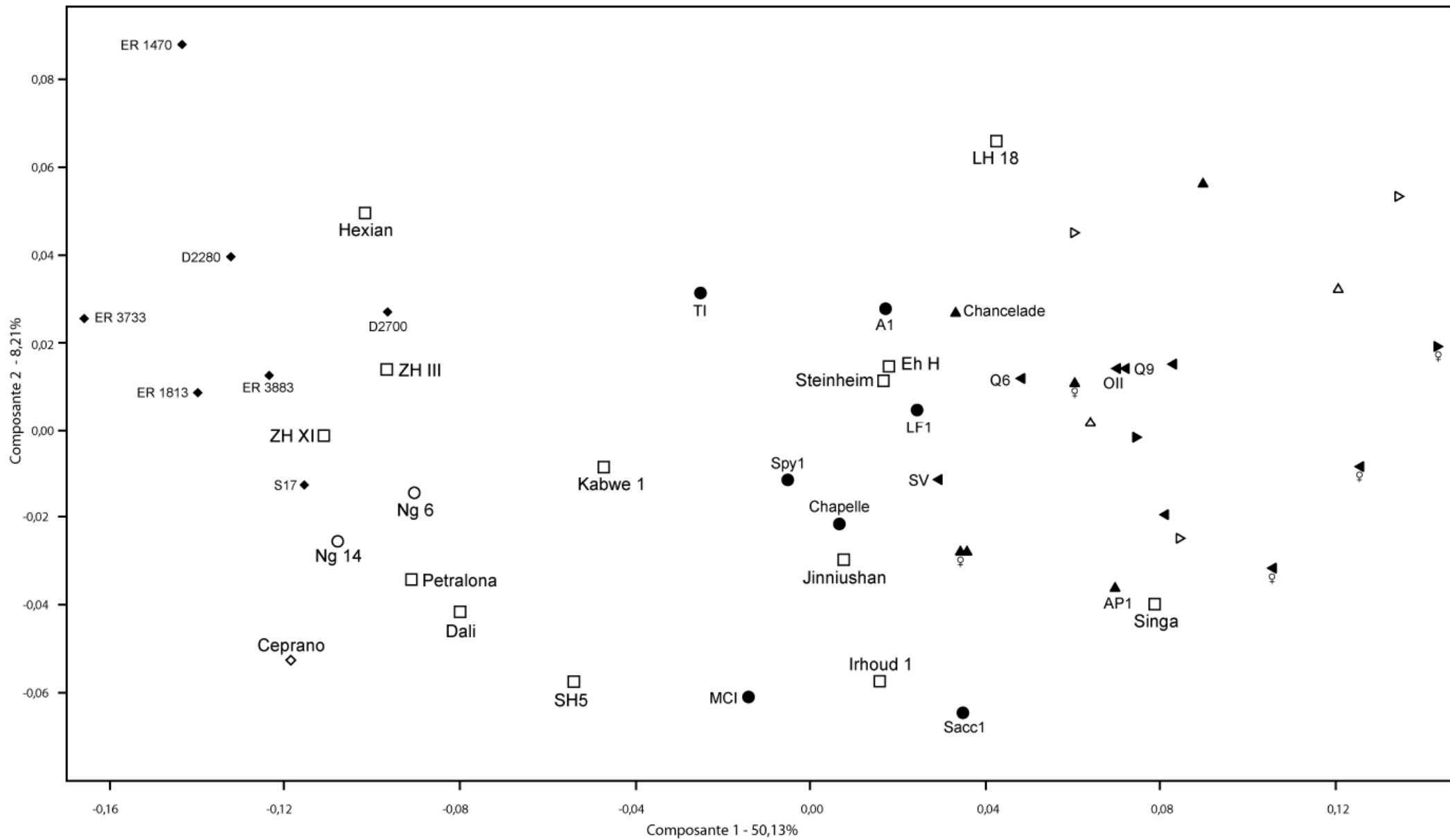
Au niveau des valeurs positives de la CP1, les différences de conformations associées à la dispersion des individus de notre échantillon concernent principalement une extension de la calvaria dans les trois dimensions (figure 37). La voûte crânienne s'étend en hauteur (bregma #4, inion #1, asterion #12), en largeur (fronto-malaire orbital et temporal #7 et 8, fronto-temporal #9, stéphanion #10, euryon #11) ainsi qu'en longueur (lambda #3, opisthocranion #4). La zone post-orbitaire est peu développée, par rapport à la partie postérieure du frontal qui s'allonge dans sa partie latérale. Le pariétal semble aussi se développer aux dépens du *planum occipitale* de l'occipital. Nous pouvons également noter le faible développement de la *crista supramastoidea* dont le point d'inflexion maximale (auriculæ #13) est proche du méat auditif externe (porion #14). L'ensemble est positionné plus médialement par rapport au pariétal. Du côté des valeurs négatives de la CP1, nous observons une réduction globale de la hauteur du crâne qui s'apparente principalement à un aplatissement de la voûte (bregma #4), associé à une extension antéro-postérieure du crâne. Cette extension s'observe à la fois au niveau du pariétal qui s'étend latéralement et vers l'arrière (astérion #12) et au niveau de la zone post-orbitaire qui est projetée antérieurement (nasion #6) et latéralement (fronto-malaire orbitaire et temporal #7 et 8). La partie postérieure du frontal est par contre moins étendue. Nous pouvons aussi noter la présence d'une constriction post-orbitaire marquée (fronto-temporal #9) associée à des *linea temporalis* positionnées nettement plus hautes sur le frontal et le pariétal (stéphanion #10). La plus grande largeur du crâne est largement décalée vers le bas (euryon #11) et la *crista supramastoidea* est fortement développée (auriculæ #13). Finalement, l'inion et l'opisthocranion (#1 et 2) sont confondus au niveau de la partie postérieure de l'occipital.

Les différences de conformations associées à la CP2 sont nettement moins accentuées, (8,21 % de la variance totale). Nous pouvons cependant en noter certaines. La largeur de la partie supérieure de la voûte est plus importante au niveau des valeurs négatives de la CP2. Ceci évoque une constriction post-orbitaire moins marquée et des *linea temporalis* positionnées plus bas sur le pariétal et le frontal (fronto-temporal #9, stéphanion #10). La largeur de la zone post-orbitaire est aussi plus développée en *norma verticalis* (fronto-malaire temporal #8 et fronto-temporal #9) et l'inion et l'opisthocranion (#1 et 2) sont légèrement décalés vers l'arrière. La conformation extrême au niveau des valeurs positives de la CP2 présente donc une calvaria légèrement moins large dans sa partie supérieure, moins allongée et une zone post-orbitaire légèrement moins développée associée à une constriction post-orbitaire plus marquée.

---

Figure 36 : (page suivante) Analyse en Composantes Principales sur la calvaria. Présentation des composantes 1 et 2 qui représentent 58,34% de la variance. Les triangles représentent les Hommes modernes (▲ européens historiques, △ européens néolithiques, ► africains historiques, ▷ africains néolithiques, ◀ asiatiques, ♀ individus de sexe féminin connus, les individus fossiles sont légendés) ● Néandertaliens, ○ « Archaïques », ◆ spécimens du Pléistocène inférieur dont ◇ Ceprano, □ spécimens du Pléistocène moyen. Abréviations : Hommes modernes : AP1 : Abri Pataud 1, OII : Ohalo II, SV : Skhūl V, Q6 : Qafzeh 6 et Q9 : Qafzeh 9 ; Néandertaliens : Sacc1 : Saccopastore 1, MCI : Monte Circeo I, LF1 : La Ferrassie 1, Chapelle : La Chapelle-aux-Saints, A1 : Amud 1 et TI : Tabun I ; « Archaïques » : NG 6 : Ngandong 6, Ng 14 : Ngandong 14 ; Pléistocène moyen : Eh H : Ehringsdorf H, ZH III : Zhoukoudian crâne III, ZH XI : Zhoukoudian crâne XI ; Pléistocène inférieur : ER 1470 : KNM-ER 1470, ER 1813 : KNM-ER 1813, ER 3883 : KNM-ER 3883, ER 3733 : KNM-ER 3733, et S17 : Sangiran 17. La première composante principale représente 50,13% de la variance totale et sépare les individus du Pléistocène inférieur des Néandertaliens et des Hommes modernes. Ces individus sont aussi séparés sur la CP1, mais présentent une zone de chevauchement. La CP2 ne représente que 8,21% de la variance totale ; elle sépare principalement les individus du Pléistocène inférieur d'une majorité de spécimens du Pléistocène moyen. Elle marque aussi la différence existant entre les Néandertaliens et les Hommes modernes. Les spécimens africains du Pléistocène moyen LH 18 et Singa se positionnent clairement au sein des Hommes modernes ; Ehringsdorf H, Steinheim, Jinniushan et Jebel Irhoud 1 sont plus proches des Néandertaliens, alors que les autres individus du Pléistocène moyen présentent des affinités avec les spécimens du Pléistocène inférieur. Enfin, seuls SH5 et Kabwe 1 présentent une conformation plus intermédiaire entre les Néandertaliens et les fossiles du Pléistocène inférieur.





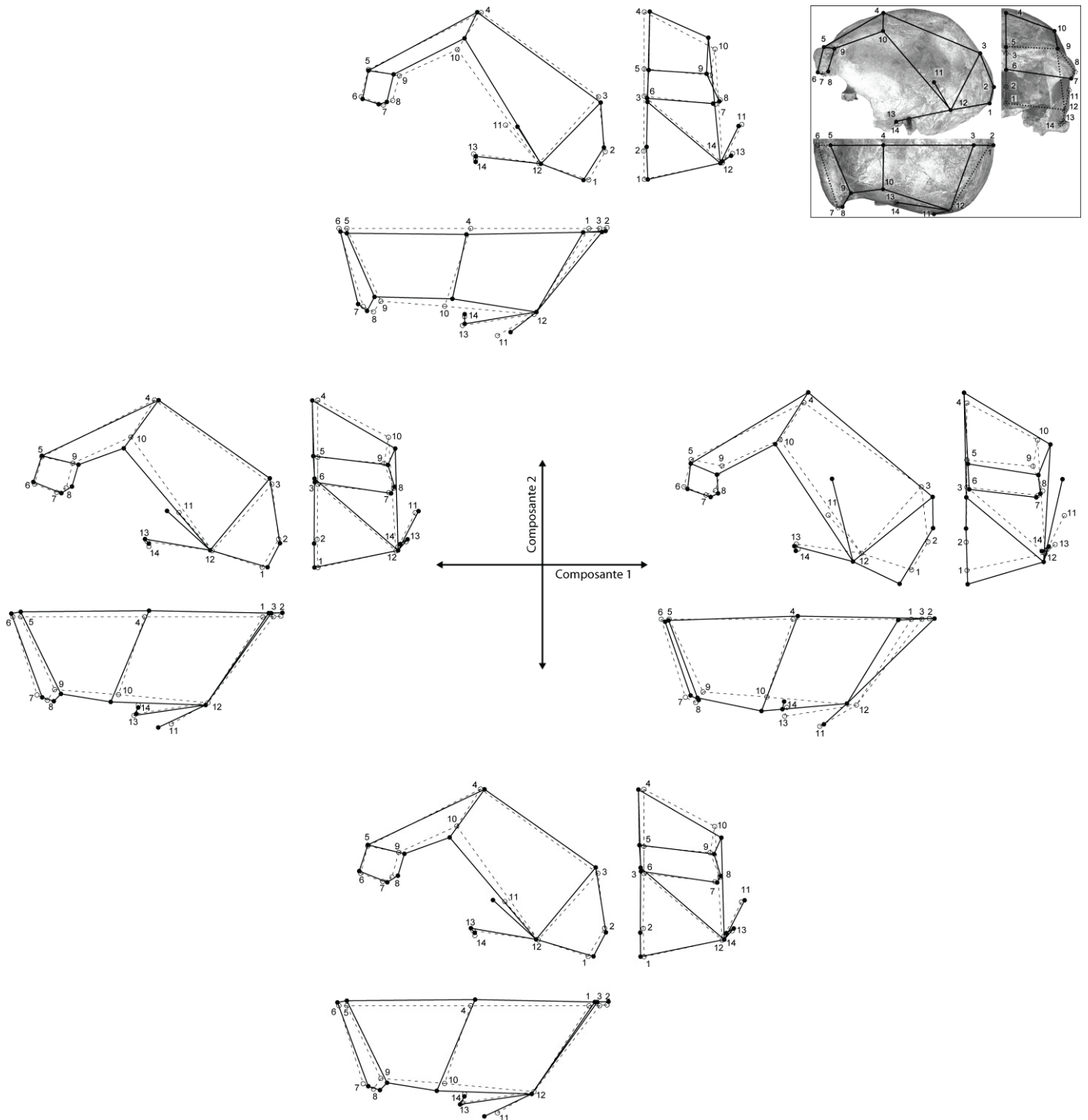


Figure 37 : Conformations extrêmes en *norma lateralis* (gauche), *norma facialis* (droite) et *norma verticalis* (bas) de la calvaria pour les composantes 1 et 2 de l'ACP. Les déformations extrêmes (trait plein) de l'individu consensus (trait pointillé) représentent les tendances des changements de morphologie générale de la calvaria lorsque l'on se déplace sur la première ou la deuxième composante.

## III.1.2. ANALYSE DISCRIMINANTE LINEAIRE

Les fossiles du Pléistocène moyen n'ont pas été utilisés pour le calcul des fonctions discriminantes, ils ont été intégrés *a posteriori* dans l'analyse (voir, chapitre III). Nous avons procédé de la même façon pour les individus « archaïques » et pour le crâne de Ceprano en raison de leur attribution taxinomique problématique (voir pour les spécimens « archaïques », Santa Luca, 1980 ; Stringer, 1984 ; Wolpoff, 1991 ; Zeitoun, 2000 ; Antón, 2003 ; Widiyanto et Zeitoun, 2003 ; Kaifu et al., 2008 et pour Ceprano, Ascenzi et al., 1996 ; Ascenzi et al., 2000 ; Clarke, 2000 ; Manzi et al., 2001 ; Gilbert et al., 2003 ; Mallegni et al., 2003). Les six premières composantes principales<sup>15</sup>, qui représentent 80,56 % de la variance totale, sont utilisées comme variables de cette analyse (tableau 64). Le test M de Box rejette l'hypothèse  $H_0$  de non-égalité des matrices de covariance des trois groupes prédéfinis avec  $M=68,660$  pour  $p=0,572$  (tableau 65).

Tableau 65 :

Résultats du test M de Box Résultats du test M de Box sur les matrices de covariance des trois groupes déterminés pour l'analyse discriminante de la calvaria

<b>M de Box</b>	<b>68,660</b>
F	0,945
ddl 1	42
ddl 2	860,990
p	0,572

Les matrices de covariance des trois groupes prédéfinis sont considérées comme égales.

La première fonction de l'analyse discriminante représente 80,9 % de la variance totale, son calcul est principalement affecté par la CP1. Elle sépare les trois groupes prédéfinis avec les individus du Pléistocène inférieur se regroupant au niveau des valeurs négatives et les Hommes modernes au niveau des valeurs positives. Les Néandertaliens occupent une position centrale (figure 38). Elle est validée par un lambda de Wilks proche de 0 (lambda de Wilks 0,030 pour  $p<0,0001$ ). La seconde fonction représente seulement 19,1 % de la variance totale et ce sont les CP4 et 2 qui contribuent majoritairement à son calcul. Elle isole plus nettement les Néandertaliens du reste de l'échantillon (figure 38). Le lambda de Wilks obtenu pour cette

<sup>15</sup>Le nombre d'individus de notre plus petit groupe à discriminer (dans notre cas  $n=7$ ) doit-être supérieur au nombre de variables utilisées dans l'analyse afin de pouvoir tester l'égalité des matrices de covariance des groupes à discriminer (M de Box).

fonction est plus élevée, mais suffisante pour valider la discrimination (lambda de Wilks 0,309 pour  $p < 0,0001$ ) (tableaux 66 et 67).

**Tableau 66 :**

Qualité de la discrimination et valeurs propres des fonctions de l'analyse discriminante linéaire

Fonctions	Lambda de Wilks	Chi-deux	ddl	p	Valeurs propres	% de variance	% de variance cumulées	Corrélation canonique
1	0,030	103,894	12	0,000	9,452	80,9	80,9	0,951
2	0,309	34,663	5	0,000	2,238	19,1	100,0	0,831

Les valeurs de lambda de Wilks valident la discrimination de chaque fonction pour  $p < 0,0001$ . La première fonction représente 80,9% de la variance totale, la seconde 19,1%.

**Tableau 67 :**

Contributions des composantes principales aux fonctions discriminantes et coefficient par fonction

Composantes Principales	Contributions aux fonctions discriminantes		Coefficients des fonctions discriminantes	
	Fonctions		Fonctions	
	1	2	1	2
1	0,926	-0,129	1,045	-0,099
4	0,076	0,703	0,172	1,035
2	-0,072	0,251	-0,097	0,467
6	0,001	0,180	0,155	0,251
3	0,097	0,164	0,218	0,357
5	-0,039	-0,122	0,213	-0,316

La CP1 contribue de façon très majoritaire à la première fonction discriminante, alors que c'est la CP4 qui contribue le plus à la seconde fonction discriminante. La CP2 contribue ensuite le plus à la seconde fonction discriminante.

La première fonction discriminante sépare nettement les individus modernes des fossiles du Pléistocène inférieur. Elle discrimine aussi les Néandertaliens des individus du Pléistocène inférieur ainsi que des Hommes modernes (i.e., lambda de Wilks : 0,030 ; Chi-deux : 103,894, ddl=12 ;  $p < 0,0001$ ). La discrimination entre les Hommes modernes et les Néandertaliens est cependant nettement moins marquée. Les Néandertaliens partagent une zone de recouvrement au niveau des valeurs nulles de la fonction avec les Hommes modernes. La dispersion des nuages de points des Néandertaliens et des individus du Pléistocène inférieur est peu importante sur la première fonction. Le nuage de point des Hommes modernes est par contre largement dispersé sur cette fonction (figure 38).

En ce qui concerne les Hommes modernes, nous pouvons remarquer que les individus fossiles ont tendance à se regrouper dans la partie inférieure gauche du nuage de points.

Qafzeh 6, Skhūl V et Chancelade sont proches de la conformation Néandertalienne sur la fonction 1. Les autres individus fossiles (Qafzeh 9, Ohalo II et Abri Pataud 1) sont mieux intégrés dans la variabilité du groupe. L'autre extrémité du nuage de points des Hommes modernes est occupée par des individus historiques de sexe connu féminin sur la première fonction et par des spécimens néolithiques sur la seconde fonction (figure 38).

Dans les valeurs négatives de la première fonction discriminante, le groupe des individus du Pléistocène inférieur est relativement homogène. Les fossiles africains et les individus de Dmanisi présentent des conformations proches. Sangiran 17 montre par contre une différence assez importante au niveau de la seconde fonction discriminante. Il est le seul individu du Pléistocène inférieur à présenter une valeur négative sur cette fonction (figure 38).

Les conformations extrêmes de la première fonction discriminante sont similaires à ce que nous avons décrit pour la CP1. Ceci n'est pas une surprise étant donné la contribution majeure de cette composante à la première fonction discriminante (tableau 67). Pour les valeurs positives, nous observons une extension de la boîte crânienne dans les trois dimensions : la voûte est plus haute, plus large et légèrement plus longue. La zone post-orbitaire semble aussi être peu projetée et les *linea temporalis* s'insèrent relativement bas sur le frontal et le pariétal. Dans les valeurs négatives, la calvaria est plus basse, la zone post-orbitaire est fortement développée latéralement et antérieurement, notamment au niveau du nasion (#6) et du fronto-malaire orbitaire (#7), et une forte constriction post-orbitaire est présente. Les *linea temporalis* s'insèrent en position haute sur le frontal et le pariétal. Le pariétal est peu développé notamment à cause de la position antérieure et haute du lambda (#3). Enfin, le *planum occipitale* est bien développé mais l'inion (#1) et l'opisthocranion (#2) sont presque confondus (figure 39).

La seconde fonction discriminante permet une discrimination plus nette des Néandertaliens. Elle est aussi responsable de la plus grande partie de la dispersion des différents nuages de points. Chez les Néandertaliens, deux individus (Tabun I et Monte Circeo I) présentent des valeurs proches de zéro et sont séparés du reste de l'échantillon. Nous pouvons aussi noter la position du Néandertalien ancien Saccopastore 1 qui présente des valeurs extrêmes par rapport au groupe des Néandertaliens pour les deux fonctions discriminantes (figure 38).

Les conformations extrêmes de la seconde fonction discriminante sont plus subtiles. Elles rappellent celles que nous avons observées sur la CP2 lors de l'analyse en composante principale mais ne sont pas identiques. C'est en effet, la CP4 qui contribue le plus à la discrimination sur cette fonction (tableau 67). Du côté des Néandertaliens au niveau des

valeurs négatives de la fonction, la voûte crânienne est légèrement plus basse (bregma #4) et allongée (opisthocranion #2). La zone post-orbitaire est projetée au niveau de sa partie médiale (nasion #6) et en retrait dans sa partie latérale (fronto-malaire orbital #7). Cette configuration lui donne un aspect plus concave par rapport à la zone post-orbitaire presque rectiligne que nous pouvons voir pour les valeurs positives de la fonction. Il n’y a quasiment pas de constriction post-orbitaire alors que celle-ci est clairement observable pour les valeurs positives. L’insertion des *linea temporalis* est plus basse sur le frontal et le pariétal (fronto-temporal #9 et stéphanion #10). Enfin, l’occipital et le pariétal s’étendent antérieurement (astérion #12) et l’euryon est positionné sur le pariétal dans une position presque médiale par rapport à la hauteur générale de la voûte. Ce dernier point semble pouvoir être ramené à la forme en « bombe » caractéristique du crâne néandertalien en *norma occipitalis*.

Nous nous intéressons maintenant, aux individus dont la position sur les fonctions discriminantes a été calculée *a posteriori*, c'est-à-dire aux individus du Pléistocène moyen, aux deux spécimens de Ngandong et au crâne de Ceprano.

Tout d’abord, nous pouvons remarquer que les spécimens « archaïques » (Ngandong 6 et 14) présentent de fortes similitudes avec les individus du Pléistocène inférieur. La position du crâne de Ceprano est assez particulière. En effet, sa valeur sur la première fonction le classe au sein des individus du Pléistocène inférieur alors qu’il se positionne relativement bas sur la seconde fonction discriminante. Cette position le rapproche de la conformation enregistrée chez Sangiran 17.

Pour ce qui est des individus du Pléistocène moyen, nous pouvons distinguer plusieurs tendances. Tout d’abord, certains spécimens montrent une affinité de conformation très forte avec l’un des groupes prédéfinis de notre analyse. Ainsi, les fossiles asiatiques de Zhoukoudian ainsi que le crâne d’Hexian se positionnent au sein du nuage de points des fossiles du Pléistocène inférieur. Leur conformation s’identifie presque totalement à ce que nous avons décrit pour les individus du Pléistocène inférieur.

Les fossiles africains du Pléistocène moyen tardif LH 18, Jebel Irhoud 1 et Singa, intègrent quant à eux le nuage de points des individus modernes. Nous pouvons cependant noter que Jebel Irhoud 1 et Singa se positionnent un peu plus à la périphérie du groupe. Enfin, le spécimen européen du Pléistocène moyen tardif Ehringsdorf H montre une analogie de conformation avec les Néandertaliens. De façon plus surprenante, le fossile européen de Steinheim se situe à la périphérie du nuage de points des Hommes modernes et Jinniushan montre de fortes affinités avec les Néandertaliens. Il faut cependant garder à l’esprit que ces

individus présentent des déformations et des reconstructions importantes qui peuvent être en partie responsable de ce positionnement (voir, Pope, 1992 ; Braun et al., 1998).

Finalement, les autres individus du Pléistocène moyen présentent des conformations plus intermédiaires. En premier lieu, Petralona et Dali montrent des conformations très proches l'une de l'autre et se positionnent presque dans la variabilité des individus du Pléistocène inférieur. Cette similarité s'explique par la position de la plus grande largeur de ces crânes qui est basse sur le temporal (euryon, #11), ainsi que par les *linea temporalis* qui se trouvent relativement hautes sur le pariétal au niveau du stéphanion (# 10). Le pariétal semble être relativement moins développé antéro-postérieurement (#3) que chez les Hommes modernes ou chez les Néandertaliens. La zone post-orbitaire paraît assez fortement développée (#5 et 9). Ces différences de conformations s'appliquent aussi au crâne de Kabwe 1 qui présente cependant une conformation plus transitionnelle entre les trois groupes prédéfinis. Il se situe plus particulièrement entre les individus du Pléistocène inférieur et les Hommes modernes, et semble présenter des affinités importantes avec Dali et surtout SH5. Ce dernier est le fossile du Pléistocène moyen qui ressemble le plus aux Néandertaliens. Il ne s'accorde cependant pas tout à fait à la conformation néandertalienne, mais présente une hauteur de calvaria plus importante que les autres spécimens que nous venons d'évoquer. Le pariétal semble aussi plus développé antéro-postérieurement et le développement de la zone post-orbitaire est moins marqué.

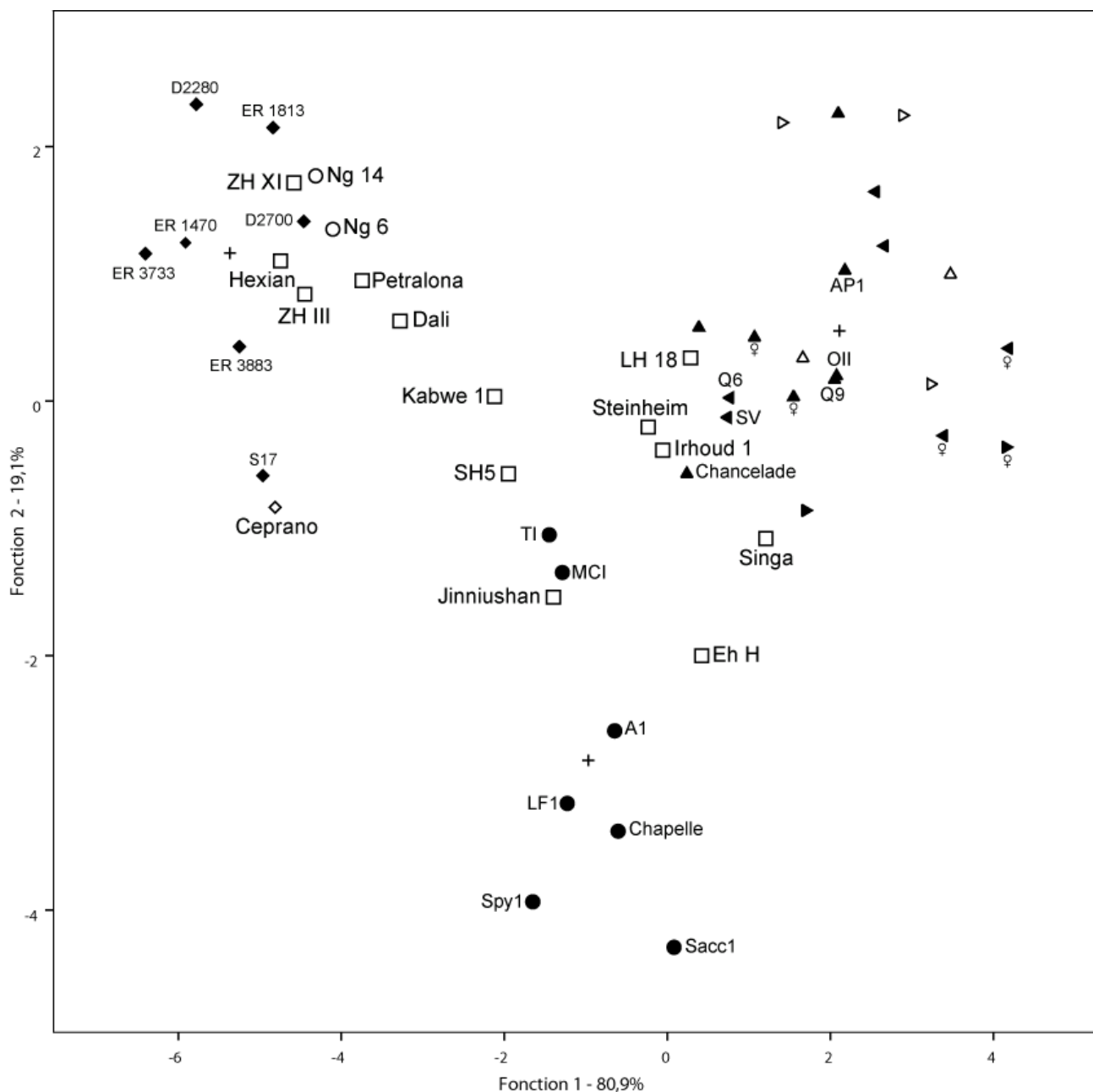


Figure 38 : Résultats de l'analyse discriminante linéaire sur la calvaria. + centroïde de chaque groupe discriminé. Les triangles figurent les Hommes modernes (▲ européens historiques, △ européens néolithiques, ► africains historiques, ▷ africains néolithiques, ◀ asiatiques, ♀ individus de sexe féminin connus, les individus fossiles sont légendés) ● Néandertaliens, ○ « Archaïques », ◆ spécimens du Pléistocène inférieur dont ◇ Ceprano, □ spécimens du Pléistocène moyen. Abréviations : Hommes modernes : AP1 : Abri Pataud 1, OII : Ohalo II, SV : Skhūl V, Q6 : Qafzeh 6 et Q9 : Qafzeh 9 ; Néandertaliens : Sacc1 : Saccopastore 1, MCI : Monte Circeo I, LF1 : La Ferrassie 1, Chapelle : La Chapelle-aux-Saints, A1 : Amud 1 et TI : Tabun I ; « Archaïques » : Ng 6 : Ngandong 6, Ng 14 : Ngandong 14 ; Pléistocène moyen : Eh H : Ehringsdorf H, ZH III : Zhoukoudian crâne III, ZH XI : Zhoukoudian crâne XI ; Pléistocène inférieur : ER 1470 : KNM-ER 1470, ER 1813 : KNM-ER 1813, ER 3883 : KNM-ER 3883, ER 3733 : KNM-ER 3733, et S17 : Sangiran 17. Les individus « archaïques » et Ceprano n'ont pas été utilisés pour calculer les fonctions discriminantes. Les Hommes modernes, les Néandertaliens et les individus du Pléistocène inférieur sont séparés. Les conformations de Ng 6 et 14 sont similaires à celles des individus du Pléistocène inférieur, c'est aussi le cas dans une moindre mesure pour Ceprano. Les spécimens du Pléistocène moyen sont largement dispersés. Les individus africains les plus récents, LH 18, Singa et Irhoud 1, présentent des conformations proches des Hommes modernes, tout comme Steinheim dans une moindre mesure. Eh H, SH5, Kabwe 1 et Jinniushan sont plus proches des Néandertaliens, alors que Dali et Petralona présentent une affinité claire avec les représentants du Pléistocène inférieur.



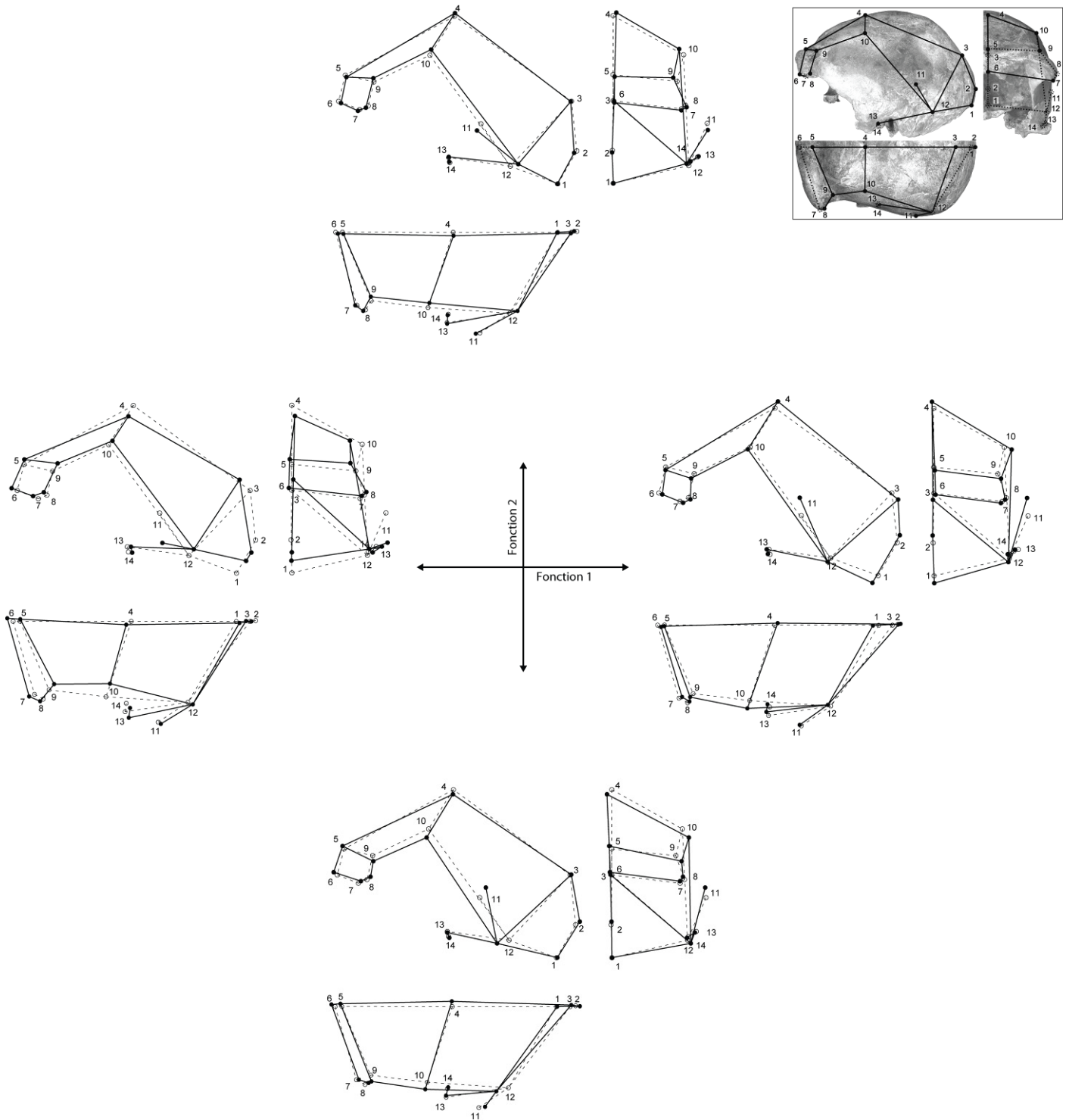


Figure 39 : Conformations extrêmes en *norma lateralis* (gauche), *norma facialis* (droite) et *norma verticalis* (bas) de la calvaria pour chaque fonction discriminante qui permettent la séparation des trois groupes prédéfinis (Hommes modernes, Néandertaliens et spécimens du Pléistocène inférieur). Les lignes pointillées représentent la conformation consensus de l'échantillon, les lignes pleines représentent les conformations extrêmes.

### III.2 DISCUSSION

Notre analyse discriminante sépare nettement nos trois échantillons de comparaison. La dispersion des nuages de points est relativement homogène. La réunion, pour des raisons méthodologiques (manque de spécimens), dans le groupe des fossiles du Pléistocène inférieur de spécimens souvent attribués à des taxons différents (i.e., *Homo habilis/rudolfensis*, *Homo ergaster/erectus*, *Homo georgicus*, voir notamment, Wood, 1993 ; Strait et al., 1997 ; Wood, 1999 ; Conroy, 2002 ; Gabounia et al., 2002 ; Antón, 2003 ; Prat, 2004) n'empêche ni la reconnaissance d'une conformation homogène au Pléistocène inférieur, ni une discrimination efficace de ces fossiles. Seul Sangiran 17 se positionne loin des autres spécimens du groupe sur la seconde fonction discriminante.

Les conformations associées à ces groupes correspondent aux descriptions que nous avons faites des spécimens dans la morphologie comparée. La première fonction discriminante montre une forme de gradient des valeurs négatives vers les valeurs positives. Les fossiles les plus anciens se positionnent au niveau des valeurs négatives et les plus récents au niveau des valeurs positives.

#### Une morphologie transitionnelle au Pléistocène moyen

En ce qui concerne les fossiles du Pléistocène moyen, nous pouvons noter que les spécimens les plus anciens (i.e., Petralona, Dali, Kabwe 1 et SH5) montrent des conformations transitionnelles. Ils se positionnent entre les fossiles du Pléistocène inférieur et les Néandertaliens. Leur place sur la figure 38 forme un gradient : des fossiles (Petralona et Dali) qui présentent le plus d'affinité avec les spécimens du Pléistocène inférieur, vers SH5 qui se rapproche le plus des Néandertaliens. Le fossile zambien, Kabwe 1, se trouve lui dans une position intermédiaire entre nos spécimens du Pléistocène moyen. La position des crânes de Dali et Petralona s'explique principalement par la plus grande largeur du crâne qui se trouve au niveau de la crête sus-mastoïdienne, ainsi que par la disposition très rapprochée de l'opisthocranion et de l'inion. Ce genre de configuration se retrouve uniquement chez les fossiles du Pléistocène inférieur, chez les spécimens asiatiques du Pléistocène moyen et chez les fossiles « archaïques » de Ngandong. Chez les Néandertaliens et les Hommes modernes, la largeur maximale du crâne est située sur le pariétal ou dans la partie supérieure du temporal. Ainsi, sur la première fonction discriminante, la différence qui s'exprime sur la figure entre SH5, Kabwe 1, d'un côté et Petralona, Dali de l'autre, est principalement liée à la position de

l'euryon, ainsi que de façon plus subtile, à la position du stéphanion. De fait, ces individus présentent réellement une configuration intermédiaire entre les fossiles du Pléistocène inférieur et les Néandertaliens. La séparation claire entre ces fossiles s'opère sur la seconde fonction discriminante, alors que celle-ci représente moins de 20 % de la variation totale des données.

Finalement, si ces individus s'avèrent assez proches du point de vue de leurs conformations, nous pouvons noter la différence entre SH5, qui présente clairement des affinités importantes avec les Néandertaliens, et Dali et Petralona qui se positionnent nettement vers le Pléistocène inférieur. Kabwe 1 est plus intermédiaire et il se positionne un peu comme une forme transitionnelle entre ces individus.

#### Divergences évolutives au Pléistocène moyen tardif

Pour les fossiles africains du Pléistocène moyen tardif, nous observons une analogie de conformation forte avec les Hommes modernes. Cette analogie repose beaucoup sur l'expansion de la calvaria vers le haut et latéralement au niveau des pariétaux. Les trois fossiles ne se comportent cependant pas tout à fait de la même manière. En effet, LH 18 et Jebel Irhoud 1 se positionnent à la marge du nuage de points et tendent à montrer des affinités avec la conformation néandertalienne. Ces fossiles, bien que présentant de nombreuses similitudes avec les *Homo sapiens*, ont conservé certains caractères rappelant les formes humaine plus ancienne du Pléistocène moyen. Ils présentent notamment des zones post-orbitaires particulièrement développées en comparaison de ce que nous observons généralement chez les Hommes modernes actuels, ainsi qu'un frontal relativement peu élevé, surtout pour LH 18 (voir, Bräuer, 1991 ; Hublin, 1991 ; Hublin, 2001 ; Bräuer, 2008). Malgré la présence de ce genre de conformations inhabituelles chez les Hommes actuelles, LH 18 et Jebel Irhoud 1 semblent intégrer une certaine variabilité humaine et nous observons d'ailleurs que ces fossiles présentent une affinité forte avec les spécimens Qafzeh 6 et Skhül V. Ces fossiles Proche-Orientaux dont le statut taxinomique a pu être débattu (voir, Garrod et Bate, 1937 ; Thoma, 1957-1958, 1965) sont désormais considérés comme des *Homo sapiens* à part entière (Vandermeersch, 1981). Il nous semble que Jebel Irhoud 1 et LH 18 pourraient aussi se trouver dans cette catégorie (Bräuer, 2008).

La situation de Singa est un peu différente. Il se place en effet tout à fait dans la variabilité humaine sur la première fonction discriminante qui représente 80 % de la variance totale de nos données. Son statut d'Homme moderne, ou au moins d'Homme moderne archaïque, régulièrement contesté, nous semble pourtant tout à fait cohérent notamment en

raison de la révision de l'estimation de son âge (i.e.,  $133 \pm 2$  ka, McDermott et al., 1996). Selon Brothwell, (1974) le crâne de Singa présente des similitudes avec les Néandertaliens. Son comportement dans ces analyses, ne corrobore pas cette hypothèse. Même s'il semble présenter des affinités avec les Néandertaliens de notre étude, celles-ci se limitent à la seconde fonction discriminante (20 % de la variance totale de nos données). Par conséquent, et comme Spoor et al. (1998) le montrent, Singa peut être intégré dans la variabilité humaine moderne.

Enfin, le crâne d'Ehringsdorf H, daté d'environ 200 ka (Blackwell et Schwarcz, 1986), est considéré par de nombreux auteurs comme un pré-néandertalien (Condemi, 1992 ; Dean et al., 1998 ; Condemi, 2001). L'analyse de sa conformation confirme cette interprétation puisqu'il s'intègre de façon assez nette dans la variabilité de notre échantillon néandertalien. Il est intéressant de noter que sa position sur la première fonction discriminante correspond tout à fait à celle du Néandertalien ancien Saccopastore 1. Ainsi, pour 80 % de la variance totale de nos données, Ehringsdorf H se trouve être plus proche de la morphologie globale de Saccopastore 1 que de tout autre spécimen de notre échantillon. Cette observation nous paraît concordante avec les différentes interprétations qui ont été faites du fossile d'Ehringsdorf et du spécimen de Saccopastore 1 (Condemi, 1992 ; Bruner et Manzi, 2006).

#### Steinheim et Jinniushan

Nous nous intéressons maintenant au cas de deux individus dont l'état de conservation pose potentiellement problème quant à leur utilisation dans ce type d'analyse. Il s'agit de Steinheim et de Jinniushan. Comme nous l'avons noté dans la présentation de nos résultats, ces individus présentent des déformations post-mortem importantes, pour Steinheim (Czarnetzki, 1982 ; Braun et al., 1998 ; Prossinger et al., 2003), et un état de conservation fragmentaire qui a nécessité d'importants travaux de reconstruction pour Jinniushan (Wu, 1988 ; Pope, 1992). Il est donc difficile d'interpréter sereinement les positions et les conformations de ces deux spécimens.

Nous pouvons cependant noter que la conformation de Steinheim présente une extension latérale du pariétal au niveau du stéphanion et de l'euryon. Ces deux points entraînent le rapprochement de ce spécimen avec les *Homo sapiens*. Cette hypothèse a déjà été proposée par Adam (1985). La morphologie originale du spécimen semble cependant plus correspondre à un schéma néandertalien (Braun et al., 1998), comme nous l'avons d'ailleurs noté dans la morphologie comparée de ce chapitre. De plus, nous nous devons de souligner le fait que Steinheim se situe dans la zone de recouvrement entre les Néandertaliens et les Hommes modernes au niveau de la première fonction discriminante (80 % de la variance

totale). Ainsi et malgré les importantes déformations, le spécimen se comporte comme un individu à la conformation anatomique intermédiaire entre les Néandertaliens et les Hommes modernes.

Pour ce qui est de Jinniushan, Pope (1992) note que la première reconstruction présentait un certain nombre de problèmes, et que la seconde met encore en valeur un chignon occipital marqué. La présence de ce chignon, la position de la plus grande largeur du crâne positionnée médialement par rapport à la hauteur du crâne ainsi que la forme quasiment en « bombe » du crâne en *norma occipitalis*, provoquent la classification de ce spécimen au sein du nuage de points néandertalien. Ces caractéristiques, absentes du fossile de Dali dont l'âge géologique est proche de celui de Jinniushan, peuvent éventuellement avoir été au moins amplifiées par la reconstruction importante du spécimen. De plus, la conformation de ce spécimen est marquée par une longueur antéro-postérieure relativement importante, un astérion positionné plus latéralement et une zone post-orbitaire assez gracile. Ces caractéristiques se retrouvent dans les problèmes liés à la reconstruction que Pope met en évidence (1992: 273) : « *Most of the parasagittal portions of the parietals are not preserved, and the original contour of this area cannot be reconstructed with any accuracy. The sagittal portion of the frontal is also poorly preserved.* »<sup>16</sup>.

Il reste donc difficile de tirer des conclusions de la position des fossiles de Steinheim et Jinniushan dans cette analyse.

#### *Homo erectus* s.l.

En ce qui concerne les autres spécimens du Pléistocène moyen, les fossiles asiatiques (i.e., Hexian, ZH III et XI) montrent des affinités très marquées avec les fossiles du Pléistocène inférieur.

Des différences entre les fossiles africains et asiatiques qui peuvent être rapprochés du taxon *Homo erectus* s.l. ont souvent été mises en évidence, que ce soit au niveau des caractéristiques morphologiques (Andrew, 1984 ; Stringer, 1984 ; Zeitoun, 2000) ou au niveau des conformations de la voûte crânienne (Bruner et Manzi, 2007 ; Baab, 2008). Ces différences sont peu apparentes dans notre étude, bien que nous puissions noter le positionnement des fossiles asiatiques à la limite du nuage de points vers les valeurs les plus positives. Notre étude rejoint donc les conclusions de Baab et al. (2008) qui considèrent que la

---

<sup>16</sup> La plus grande partie des régions para-sagittales des pariétaux ne sont pas conservés et le contour original de cette zone ne peut être reconstruit avec aucune précision. La partie sagittale du frontal est aussi mal conservée.

distinction observée entre les fossiles africains et asiatiques n'est pas due à une séparation spécifique.

Du point de vue des conformations, ce positionnement révèle notamment un élargissement du frontal et du pariétal au niveau du stéphanion, comme le mettent en évidence Bruner et Manzi (2007) dans leur étude sur le crâne de Ceprano. Enfin, concernant les fossiles de Zhoukoudian, leur similarité de conformation avec les fossiles du Pléistocène inférieur pourrait aussi être supportée par la nouvelle estimation chronologique obtenue récemment pour la localité 1 du site. En effet, Shen et al. (2009) proposent un âge de près de 700 ka, ce qui le rapproche des formes plus anciennes qui constituent notre échantillon de référence.

Les individus « archaïques » (i.e., Ngandong 6 et Ngandong 14) du Pléistocène supérieur présentent aussi une similarité de conformation forte avec les fossiles du Pléistocène inférieur, mais surtout avec les fossiles chinois du Pléistocène moyen.

Nos résultats de l'analyse par morphométrie géométrique montrent clairement l'existence d'une structure commune entre les individus du Pléistocène inférieur et les fossiles asiatiques les plus anciens du Pléistocène moyen (i.e., Hexian, ZH III et XI), ainsi qu'avec les fossiles « archaïques » du Pléistocène supérieur d'Asie du Sud-est. Ces résultats sont concordants avec d'autres études portant sur l'analyse en morphométrie géométrique de la calvaria des *Homo erectus* s.l. (Détroit, 2002 ; Baab, 2008).

### Ceprano

Pour finir, nous revenons sur la position du fossile de Ceprano. En effet, nous n'avons pas inclus ce fossile dans le groupe des fossiles du Pléistocène inférieur, du fait de son statut taxinomique débattu et de son importance concernant l'enregistrement fossile européen.

Ceprano est la seule calvaria européenne représentant cette période de transition entre le Pléistocène inférieur et moyen. Sa position au sein de la lignée humaine a été modifiée à de nombreuses reprises en fonction des différentes reconstructions et interprétations taxinomiques du spécimen (Ascenzi et al., 1996 ; Ascenzi et al., 2000 ; Manzi et al., 2001 ; Gilbert et al., 2003 ; Mallegni et al., 2003). Certains auteurs considèrent Ceprano comme le représentant d'une population transitionnelle, ancêtre commun aux Hommes modernes et aux Néandertaliens (Manzi, 2004a ; Bruner et Manzi, 2007 ; Manzi, 2009). D'autres insistent sur les similarités de Ceprano avec des fossiles africains de la fin du Pléistocène inférieur (e.g., Daka) et interprète sa présence en Europe comme une « incursion » n'ayant pas mené à une installation définitive (Gilbert et al., 2003 ; Tattersall et Schwartz, 2006 ; Tattersall, 2009). Nos résultats de l'analyse par morphométrie géométrique montrent que le spécimen entre

dans la variabilité de notre échantillon du Pléistocène inférieur au niveau de la première fonction discriminante qui compte pour plus de 80 % de la variance totale de nos données. Sur la seconde fonction discriminante Ceprano se différencie de la plupart des fossiles du Pléistocène inférieur, mais se rapproche de la conformation de Sangiran 17, dont il est relativement proche en termes d'âge géologique (Ascenzi et al., 1996 ; Larick et al., 2001). Cette proximité de morphologie globale peut cependant être pondérée par le fait que le spécimen Sangiran 17, du fait de son âge et de son état de conservation, pose un certain nombre de difficultés en ce qui concerne l'enregistrement de sa conformation géométrique (i.e., sutures peu visibles).

Par conséquent, la conformation de la calvaria du fossile de Ceprano semble très proche des fossiles du Pléistocène inférieur et des spécimens généralement rattachés à *Homo erectus* s.l.. Nos résultats supportent donc plutôt l'hypothèse soutenue par Tattersall (2006, 2009). Cependant, il n'est pas impossible que la différence de conformation entre Ceprano et les fossiles du Pléistocène inférieur sur la seconde fonction discriminante ne soit un indice de la morphologie intermédiaire du fossile.

Pour conclure sur la morphométrie géométrique, nous pouvons tout d'abord souligner que certains fossiles du Pléistocène moyen présentent une morphologie transitionnelle entre les fossiles du Pléistocène inférieur, les Néandertaliens et les Hommes modernes. Ces individus sont africains (e.g., Kabwe 1), européens (e.g., Petralona et SH5) et asiatiques (e.g., Dali). Ces spécimens semblent montrer des affinités morphologiques fortes et ils pourraient éventuellement constituer la base d'un taxon transitionnel au Pléistocène moyen.

Ensuite, les spécimens européens et africains de la fin du Pléistocène moyen présentent des affinités claires avec les espèces qui leurs succèdent dans leur zone géographiques respectives (i.e., *Homo neanderthalensis* en Europe et *Homo sapiens* en Afrique). Il est d'ailleurs difficile de les différencier sur la base de nos analyses.

Enfin, les fossiles asiatiques les plus anciens du Pléistocène moyen montrent une morphologie globale équivalente à celle des fossiles du Pléistocène inférieur, et semblent confirmer leur position au sein d'un taxon élargi *Homo erectus* s.l., qui inclurait aussi les fossiles « archaïques » de Ngandong.

#### IV. CONCLUSIONS SUR LA CALVARIA

Notre approche de l'évolution humaine au Pléistocène moyen nous permet de voir se dessiner un consensus quant à l'interprétation de nos résultats. Un schéma semble émerger de ces analyses.

Tout d'abord nous avons mis en évidence deux types de dichotomies au sein de notre échantillon du Pléistocène moyen. La première est géographique et la seconde est chronologique. Ces deux tendances se superposent et se complètent. Nous allons réexaminer celles-ci en utilisant comme fil rouge la composante géographique.

##### Asie

Les résultats de la morphologie comparée, des analyses phénétiques et de la morphométrie géométrique pointent vers une séparation géographique des fossiles asiatiques du Pléistocène moyen. Les spécimens de Zhoukoudian et Hexian ont montré tout au long de cette étude, leur affinité avec les fossiles du Pléistocène inférieur et les spécimens « archaïques » de Ngandong et Ngawi. Sans réelle surprise, l'interprétation de nos résultats ne plaide pas en faveur de l'intégration de ces individus dans un quelconque taxon du Pléistocène moyen. Comme cela a été abondamment discuté, ces fossiles font partie de l'espèce *Homo erectus* s.l. ou d'une espèce plus restrictive *Homo erectus* s.s. qui se limiterait alors aux fossiles asiatiques. Nos analyses ont plutôt tendance à favoriser la première hypothèse. Les différences qui existent entre les fossiles africains et asiatiques ne sont pas assez importantes à nos yeux pour constituer le reflet d'une barrière spécifique. Cette variation morphologique ressemble plus à une variabilité intra-spécifique attendue dans le contexte d'une espèce présente sur trois continents tout au long du Pléistocène (Rightmire, 1990 ; Antón, 2003 ; Baab, 2008).

Nous remarquons que nous n'avons pas inclus les fossiles asiatiques les plus récents, à savoir Dali et Jinniushan, dans ce scénario. Leur place dans l'évolution humaine semble en effet dépendre de la composante temporelle et non géographique. Nous avons vu que leur affinité tend vers les fossiles européens et africains du Pléistocène moyen. Ce constat déjà



formulé par différents auteurs (Rightmire, 2001b, 2004 ; Athreya, 2007) laisse entrevoir la possibilité d'un taxon au Pléistocène moyen qui aurait été présent sur les trois continents.

### Afrique

En ce qui concerne les fossiles africains, nous avons noté la tendance des spécimens les plus récents (i.e., Jebel Irhoud 1 et 2, LH 18, KNM-ER 3884, Singa) à se différencier nettement des fossiles plus anciens. Ces fossiles présentent de nombreux caractères modernes et s'accordent avec la conformation des *Homo sapiens*. Leur morphologie n'est cependant pas entièrement moderne. Elle est largement le résultat d'un assemblage de caractères qui comprend aussi des traits morphologiques qui les rapproche du Pléistocène inférieur et du Pléistocène moyen. Néanmoins, nos résultats confirment dans leur globalité les modèles d'évolution plaçant l'origine de l'Homme moderne à la fin du Pléistocène moyen en Afrique (Hublin, 1991 ; Bräuer, 2001 ; Hublin, 2001 ; Stringer, 2006 ; Bräuer, 2008).

Le schéma morphologique du début du Pléistocène moyen africain est très différent. Des spécimens comme Bodo, Kabwe 1, Saldanha ou encore Ndutu, montrent une unité morphologique et structurelle. Ils se distinguent des fossiles plus récents en ne présentant pas d'affinité claire avec les Hommes modernes. Ils montrent par contre des similitudes marquées avec certains fossiles européens du Pléistocène moyen, ainsi qu'avec Dali et Jinniushan.

### Europe

Enfin, en ce qui concerne l'Europe, nous observons comme pour les fossiles africains une séparation chronologique. Les individus les plus récents (e.i., Ehringsdorf H, Reilingen) sont difficilement dissociables des Néandertaliens anciens comme Saccopastore. Ils montrent clairement des affinités fortes avec les Néandertaliens, comme cela a déjà été souligné, notamment dans le cadre de la théorie de l'accrétion (Condemi, 1989, 1996 ; Dean et al., 1998 ; Hublin, 1998).

Les fossiles plus anciens comme Petralona, Arago XXI/XLVII et SH5 se conforment au schéma que nous venons d'évoquer pour l'Asie et l'Afrique. Ils montrent des affinités avec les fossiles du Pléistocène inférieur, mais présentent surtout une morphologie générale proche des spécimens africains du Pléistocène moyen ancien (Bodo, Kabwe, Saldanha et Ndutu) ainsi que des fossiles asiatiques Dali et Jinniushan.

Nous n'avons pas encore évoqué le cas de Steinheim. La place de ce fossile dans l'évolution humaine est plus difficile à interpréter du fait des fortes déformations qui l'affectent. L'analyse phénétique a montré qu'il pouvait éventuellement être intégré dans

notre groupe de fossiles afro-européens du Pléistocène moyen. Cependant, et comme nous l'avons déjà noté, il présente de caractères typiquement néandertaliens que nous ne retrouvons pas chez les autres fossiles de notre ensemble (e.g., forme du crâne en « bombe » en *norma occipitalis*, chignon occipital, fosse sus-iniaque et *torus occipitalis transversus* rectiligne à saillies maximales bilatérale). Par conséquent, il nous semble que ce fossile peut se trouver à la limite morphologique entre les Néandertaliens et le groupe de fossiles afro-européens du Pléistocène moyen que nous venons de délimiter.

### *Homo heidelbergensis* ?

Nous avons vu dans ce chapitre qu'il est possible de délimiter un groupe de fossiles homogène au Pléistocène moyen. La distinction de ce groupe apparaît clairement lors de l'analyse phénétique et de l'analyse par morphométrie géométrique. Il est cependant plus ardu de le distinguer d'un point de vue morphologique. Certains caractères semblent néanmoins être plus représentatifs du Pléistocène moyen et surtout de ce groupe de spécimens (e.g., région supra-orbitaire concave dans sa partie médiale, fusion incomplète des structures de la zone supra-orbitaire, méat auditif externe en position intermédiaire par rapport à la racine du processus zygomatique, bosse frontale individualisée et médiale). Les fossiles qui composent ce groupe sont les spécimens africains les plus anciens du Pléistocène moyen (Bodo, Kabwe 1, Saldanha et Ndutu), les spécimens européens les plus anciens du Pléistocène moyen (Petralona, Arago XXI/XLVII, SH5 et éventuellement Steinheim) et potentiellement les fossiles asiatiques du Pléistocène moyen tardif Dali et Jinniushan.

Par conséquent il nous semble possible d'envisager l'existence d'un taxon transitionnel au Pléistocène moyen. Originnaire d'Afrique et d'Europe, il aurait éventuellement colonisé une partie de l'Asie à la fin du Pléistocène moyen, pendant que les populations africaines et européennes commençaient leur différenciation vers les *Homo sapiens* pour l'Afrique et vers les Néandertaliens pour l'Europe. Si la mandibule de Mauer peut être incluse dans ce groupe, ce taxon devrait prendre le nom d'*Homo heidelbergensis* Schoetensack, 1908.

*« La voilà terminée cette lutte si difficile.  
Maintenant, c'est un tout autre but que je vais  
viser : nul ne l'a encore frappé et je veux voir  
si je l'atteindrais, si Apollon m'accorde cette  
gloire. »*

HOMERE, L'ODYSEE Chant XXII – 3.



## **CHAPITRE VII**

### **DISCUSSIONS GENERALES ET CONCLUSIONS**

---



Cette étude détaillée des fossiles du Pléistocène au travers de trois méthodologies différentes, nous a permis de tester la validité du taxon *Homo heidelbergensis*, largement réutilisé depuis de nombreuses années pour désigner certains fossiles du Pléistocène moyen.

Pour ce faire, nous nous sommes posé la question de l'identification d'un groupe de fossiles bien individualisé des autres espèces humaines du Pléistocène et qui contiendrait la mandibule de Mauer. Si un tel groupe existe, nous nous proposons d'examiner les critères qui pourraient le définir. Finalement, les réponses apportées aux points précédents nous permettront de nous positionner par rapport aux différentes hypothèses taxinomiques et évolutives concernant le Pléistocène moyen en général et l'espèce *Homo heidelbergensis* en particulier.

Nous allons d'abord revenir brièvement sur les principales conclusions de cette étude.

## **I. UN GROUPE HOMOGENE AU PLEISTOCENE MOYEN**

Le principal apport de notre travail est d'avoir montré qu'il est effectivement possible de mettre en évidence l'existence d'un groupe de fossiles du Pléistocène moyen, incluant la mandibule de Mauer, et se distinguant nettement d'autres groupes fossiles du Pléistocène inférieur et du Pléistocène supérieur.

### **I.1. EVIDENCES MORPHOLOGIQUES : MORPHOLOGIE COMPAREE ET PHENETIQUE**

Cette distinction est tout d'abord envisageable d'un point de vue morphologique. Des caractères spécifiques ont été reconnus et l'analyse phénétique parvient à différencier nettement un groupe d'individus du Pléistocène moyen des autres spécimens inclus dans notre étude, que ce soit sur la mandibule, le massif facial supérieur et dans une moindre mesure sur la calvaria.

Dans un premier temps, nous avons souligné à nouveau la morphologie particulière de la mandibule de Mauer et nous avons discerné chez les fossiles du Pléistocène moyen une suite de caractères autorisant sur la mandibule, la distinction d'un groupe de fossiles de notre échantillon de comparaison. Ce groupe est constitué de fossiles européens (Sima de los

Huesos, Arago, Montmaurin et Mauer) et africains (Tighenif) du Pléistocène moyen. Les caractères partagés par la plupart de ces spécimens sont les suivants : l'élévation égale du condyle et de l'apophyse coronoïde, l'orientation parallèle des bords alvéolaire et basal du corps mandibulaire, la position postérieure des structures présentes sur le corps mandibulaire (i.e., *foramen mentale* et *prominentia lateralis*), la présence d'une surface rétromolaire large et horizontale et d'une *fossa masseterica* profonde. L'analyse phénétique a ensuite confirmé ces premiers résultats, et nous assistons au regroupement des fossiles de la Sima de los Huesos, de la Caune de l'Arago, de Montmaurin, de Tighenif et de Baringo Lake (Kaphurin formation) autour de la mandibule de Mauer. Le spécimen asiatique du Pléistocène moyen SH1 (Sinanthrope H1.12) est plus proche des fossiles du Pléistocène inférieur (voir aussi, Mounier et al., 2009).

Dans un deuxième temps, la morphologie du massif facial supérieur des fossiles du Pléistocène moyen a révélé la présence de certains caractères, particulièrement au niveau de la conformation du zygomatique et du maxillaire (i.e., zygomatique incurvé vers l'arrière et présentant une angulation verticale faible avec le processus temporal, face antérieure du maxillaire présentant des *incurvatio horizontale* et *sagittale* atténuées, crête faciale affectée par une *incurvatio inframalaris frontalis* peu marquée), permettant de discerner un groupe formé une fois encore de fossiles provenant des sites de la Sima de los Huesos et de la Caune de l'Arago, ainsi que des fossiles de Petralona, Steinheim, Bodo et Kabwe 1. L'analyse phénétique a confirmé l'existence de ce groupe. Les fossiles asiatiques du Pléistocène moyen tardif (i.e., Dali et Jinniushan) en sont exclus. Le manque de fossiles asiatiques du Pléistocène moyen ancien (e.g., Zhoukoudian) dont le massif facial supérieur est bien conservé dans notre échantillon rend cependant difficile de conclure définitivement quant à la position de ces fossiles relativement à nos groupes. Enfin, nous avons confirmé les ressemblances morphologiques qui existent entre les Hommes modernes d'un côté, et les fossiles asiatiques (i.e., Dali et Jinniushan) et africains (i.e., Jebel Irhoud 1, LH 18, Florisbad) de la fin du Pléistocène moyen de l'autre (Pope, 1992 ; Hublin, 2001 ; Bräuer, 2008).

Dans une troisième partie, l'analyse de calvaria confirme partiellement ces résultats. Tout d'abord, quelques traits morphologiques au niveau du frontal et du temporal se distinguent pour caractériser le Pléistocène moyen : la région supra-orbitaire est concave dans sa partie médiale, les structures de la zone supra-orbitaire ne sont pas fusionnées complètement, une bosse frontale peu individualisée et médiale est présente et le méat auditif externe est en position intermédiaire par rapport à la racine du processus zygomatique. L'analyse de morphologie comparée peine néanmoins à distinguer une morphologie plus



« typique » des spécimens du Pléistocène moyen. Les fossiles européens et africains du Pléistocène moyen ancien tendent à montrer de fortes similitudes avec la morphologie dominante au Pléistocène inférieur (i.e., inion confondu avec opisthocranion, *torus occipitalis transversus* marqué dont la saillie maximale est médiale, *planum occipitale* triangulaire, *torus angularis parietalis*). L'analyse phénetique met par contre en évidence une association des fossiles européens (i.e., Petralona, SH5 et dans une moindre mesure Steinheim) et africain (i.e., Kabwe 1) du Pléistocène moyen ancien. Les fossiles asiatiques de la fin du Pléistocène moyen (Dali et Jinniushan) se joignent à ce groupe, tandis que les fossiles africains les plus récents s'associent une fois de plus aux Hommes modernes.

## I.2. EVIDENCES MORPHOMETRIQUES

La morphométrie géométrique confirme globalement ces résultats, mais apporte quelques idées complémentaires.

Tout d'abord, les mandibules européennes et africaines du Pléistocène moyen montrent une homogénéité dans leur structure anatomique. Cependant, la cohésion structurelle entre ces spécimens se traduit aussi par une forte ressemblance à la conformation néandertalienne. Le fossile asiatique SH1 est plus proche des fossiles du Pléistocène inférieur.

Les résultats issus de l'analyse du massif facial supérieur sont concordants avec ceux obtenus pour la mandibule. Les fossiles du Pléistocène moyen ancien africains et européens montrent une similarité forte au niveau de leur structure anatomique. Comme pour la mandibule, la structure anatomique dominante au Pléistocène moyen est proche de la conformation néandertalienne. Enfin, l'analyse met une nouvelle fois en évidence les similarités étroites entre les fossiles africains et asiatiques du Pléistocène moyen tardif et les Hommes modernes.

Finalement, les résultats issus de l'analyse par morphométrie géométrique de la calvaria montrent des similitudes dans l'architecture anatomique des fossiles africains et européens du Pléistocène moyen. Le fossile asiatique de Dali se conforme aussi à ce schéma. La conformation des fossiles du Pléistocène moyen ne présente cependant pas les fortes similitudes avec les Néandertaliens que nous avons notées sur le massif facial. Les fossiles du Pléistocène moyen reflètent plutôt une forme transitionnelle entre d'une part la conformation observée sur les fossiles du Pléistocène inférieur, les fossiles asiatiques du début du Pléistocène moyen et les spécimens « archaïques » de Ngandong et Ngawi, et d'autre part la

conformation observée chez *Homo neanderthalensis*. L'analyse par morphométrie géométrique de la calvaria confirme, par ailleurs, les similitudes existant entre les fossiles du Pléistocène inférieur d'un côté, et de l'autre, les spécimens du début du Pléistocène moyen asiatique (i.e., Zhoukoudian et Hexian) tout comme les fossiles « archaïques » de Ngandong et Ngawi (Détroit, 2002 ; Baab, 2008). Enfin, nous retrouvons la tendance des fossiles africains du Pléistocène moyen récent à se conformer à la structure moderne.

### I.3. SYNTHÈSE

Nous sommes donc face à des résultats discordants entre le massif facial (mandibule et face) et la calvaria. Ce type de divergence a déjà été décrit en paléontologie humaine. Si Harvati et Weaver (2006) notent que le massif facial serait plus influencé par le climat et l'histoire des populations que le reste du crâne, d'autres études ont montré que la morphologie du massif facial semble être plus dérivée en ce qui concerne l'apparition de nouveaux caractères par rapport à la morphologie de la calvaria qui serait plus conservatrice. Ainsi, au sein de la lignée néandertalienne, les caractères néandertaliens s'accumulent d'abord sur la face avant de s'observer sur la calvaria (Condemi, 1989, 1992 ; Dean et al., 1998 ; Hublin, 1998).

Nous pouvons rapprocher cette remarque de la similarité que nous avons observée entre l'architecture du massif facial (mandibule et face) des fossiles africains et européens du Pléistocène moyen ancien et des Néandertaliens (chapitre IV, figure 20 et chapitre V, figure 28).

Ces résultats nous semblent en accord avec l'hypothèse évoquée par Trinkaus en 2003. L'auteur se base sur la longueur de la partie inférieure de la face pour souligner l'aspect peu dérivé du massif facial des Néandertaliens par rapport à celui des Hommes modernes. Par conséquent, il nous paraît possible d'envisager le fait que l'architecture du massif facial néandertalien, sans être particulièrement spécialisée, puisse être vue comme le « paroxysme » d'une architecture anatomique apparue avec les premiers représentants du genre *Homo* ou au moins de l'espèce *Homo erectus* s.l. Les fossiles les plus anciens du Pléistocène moyen africain et européen présenteraient une conformation en phase avec le contexte évolutif de leur époque. Bien que de nombreux auteurs ne partagent pas ce point de vue (e.g., Maureille, 1994 ; Condemi, 1992), notre interprétation rejoint les conclusions de l'étude de Bruner et al. (2003). A partir de l'étude par morphométrie géométrique de l'endocrâne au sein de la lignée humaine, les auteurs notent la persistance d'un modèle endocrânien « archaïque » dans la

lignée néandertalienne. Une partie importante de la variabilité au sein de la lignée et donc des caractéristiques néandertaliennes, serait basée sur une unique tendance allométrique. Ce n'est pas le cas chez l'Homme moderne. Selon Bruner et al. (2003), la particularité de l'architecture crânienne des *Homo sapiens*, serait due au dépassement des contraintes structurelles inhérentes au modèle « archaïque », partagé par l'ensemble des fossiles du genre *Homo* non modernes.

Par conséquent, l'augmentation du volume cérébral aurait en partie engendré, par un phénomène d'allométrie, la morphologie « extrême » des Néandertaliens (Lieberman et al., 2000 ; Bruner et al., 2003 ; Rosas et al., 2006). La capacité cérébrale moyenne de trente individus rattachés à *Homo erectus* s.l. est de 973 cm<sup>3</sup>, tandis qu'elle s'élève à 1206 cm<sup>3</sup> pour dix individus du Pléistocène moyen (i.e., Dali, Jinniushan, Petralona, Nduetu, SH4 et 5, Arago, Kabwe 1 et Bodo) (Rightmire, 2004). Ceci peut éventuellement soutenir l'hypothèse que nous venons d'exposer : si la structure de base du massif facial est constante tout au long du Pléistocène, l'augmentation du volume cérébral au Pléistocène moyen peut avoir joué un rôle dans la réorganisation de la base du crâne et, corrélativement, du massif facial supérieur et inférieur (Rosas, 1992 ; Lieberman et al., 2000 ; Rosas et al., 2006). Ainsi, la morphologie et la structure anatomique des Néandertaliens sont des « extrêmes » de la morphologie et de la structure anatomique des fossiles du Pléistocène inférieurs. Les fossiles du Pléistocène moyen présentent un massif facial dont la structure anatomique se rapproche de l'extrême néandertalien, mais la calvaria reste encore relativement stable. Le volume cérébral très important des Néandertaliens justifie la modification en profondeur de la morphologie de leur calvaria. Cette hypothèse peut aussi s'appliquer à la structure anatomique et à la morphologie des Hommes modernes, dans une autre direction, ou comme le soulignent Bruner et al., 2003 dans une lignée évolutive différente. Au Pléistocène moyen, l'augmentation est encore trop modeste pour engager les changements observés chez les Néandertaliens ou les Hommes moderne.

Finalement, certains auteurs émettent des doutes quant à la validité d'une étude phénétique ou phylogénétique portant sur la mandibule (Fabbri, 2007). L'étude de la validité de l'espèce *Homo heidelbergensis* nécessite néanmoins de s'intéresser à la mandibule et au spécimen de Mauer qui est l'holotype du taxon. Notre étude montre pourtant qu'il est possible d'identifier et de valider l'espèce *Homo heidelbergensis* sur la base des caractères portés par la mandibule. L'analyse de la face et dans une moindre mesure de la calvaria apporte des indices supplémentaires pour soutenir cette hypothèse.

Malgré les réserves que nous avons émises, nos résultats nous permettent d'envisager de façon claire l'existence d'un groupe fossile homogène au Pléistocène moyen, tant d'un point de vue morphologique que du point de vue de l'architecture crânienne. Ce groupe serait composé de fossiles européens et africains du début du Pléistocène moyen (jusqu'à environ 300 ka). Les fossiles du Pléistocène moyen tardif montrent une divergence morphologique importante qui rapproche les Européens des Néandertaliens et les Africains des Hommes modernes.

Les fossiles asiatiques du début du Pléistocène moyen présentent quant à eux, des affinités fortes avec la morphologie dominante au Pléistocène inférieur, tandis que les spécimens plus récents montrent des similitudes avec les Hommes modernes sur le massif facial supérieur et avec notre groupe afro-européen sur la calvaria. Enfin, la morphologie des spécimens du Pléistocène supérieur de Ngandong et Ngawi reste très proche de celle des fossiles du Pléistocène inférieur.

A partir des éléments présentés ci-dessus, sommes-nous en mesure de répondre aux questions centrales de ce travail. Pouvons-nous considérer ce groupe de fossiles en tant que taxon ? Peut-il être différencié des autres espèces reconnues en paléanthropologie ? Enfin, ces individus représentent-ils l'espèce *Homo heidelbergensis* Schoetensack, 1908 et comment se positionnent-ils par rapport aux différents scénarios envisagés par différents auteurs sur le rôle de l'espèce dans l'évolution humaine (Arsuaga et al., 1997 ; Rightmire, 1998 ; Rosas et Bermúdez de Castro, 1998 ; Rosas et al., 2006 ; Tattersall et Schwartz, 2006 ; Rightmire, 2008 ; Manzi, 2009).

## II. TAXINOMIE ET HYPOTHESES EVOLUTIVES

### II.1 UN TAXON LICITE

Le groupe de spécimens fossiles que nous avons mis en évidence se distingue des taxons du Pléistocène classiquement reconnus en paléoanthropologie.

Les caractères suivants le différencient des *Homo sapiens* :

- sur la mandibule : présence d'un *planum alveolare* étendu ; d'une *incisura submentalis* et absence de menton sur une symphyse fuyante
- sur le massif facial supérieur : zygomatique incurvé vers l'arrière et présentant une angulation verticale faible avec le processus temporal, absence d'incurvations marquées et de fossette canine définies sur le maxillaire et position basse du foramen infra-orbitaire
- sur la calvaria : présence d'un *sulcus supraorbitalis* incomplet, d'une bosse frontale médiale peu individualisée associée à une carène sagittale au niveau du frontal ; présence d'un *torus angularis parietalis* à l'angle des sutures lamboïdes et pariéto-mastoïde sur le pariétal ; présence d'une *crista supramastoïdea* marquée au niveau du porion, continue avec le *processus zygomaticus ossis temporalis*, présence d'un *tuberculum supramastoïdeum*, position intermédiaire du méat auditif externe par rapport au *processus zygomaticus ossis temporalis*, présence d'un tubercule articulaire concave médio-latéralement et d'une crête pétro-tympanique oblique vers l'arrière sur le temporal

Par rapport à *Homo neanderthalensis*, notre groupe fossile possède quelques caractères qui le rapprochent de ce taxon. Par exemple, nous pouvons noter sur la mandibule un gonion tronqué, un espace rétromolaire horizontal ou encore des structures sur le corps mandibulaire positionnées postérieurement ; et sur la calvaria, un chignon occipital et un tubercule articulaire concave médio-latéralement. Ces caractères montrent cependant une certaine variabilité au sein de notre groupe. D'autres caractères distinguent, par contre, nos individus d'*Homo neanderthalensis* :

- sur la mandibule : présence d'une symphyse fuyante ; présence d'une ligne mylohyoïdienne parallèle et en position basse sous la troisième molaire ; présence d'un *planum alveolare* étendu ; et présence d'une *fossa masseterica* profonde
- sur le massif facial supérieur : foramens zygomatoco-faciaux non disposés en arc de cercle, zygomatique incurvé vers l'arrière mais ne se situant pas dans le prolongement du maxillaire ; présence d'incurvations atténuées sur la surface antérieure du maxillaire, présence d'une *incurvatio inframalaris frontalis* peu marquée
- sur la calvaria : présence d'un *torus angularis parietalis* ; présence d'une *crista supramastoidea* continue avec le *processus zygomaticus ossis temporalis*, d'un méat auditif externe dans une position intermédiaire par rapport à l'apophyse zygomatique, et présence d'une crête pétro-tympanique orientée vers l'arrière.

Enfin, notre groupe se démarque aussi des fossiles du Pléistocène inférieur et plus particulièrement de l'espèce *Homo erectus* s.l. :

- sur la mandibule : structures sur le corps mandibulaire positionnées postérieurement ; présence d'une zone rétromolaire horizontale ; présence d'un gonion tronqué
- sur le massif facial supérieur : projection forte des os nasaux par rapport à la suture naso-frontale, bords latéraux de l'ouverture nasale verticaux ou concave ; zygomatique incurvé vers l'arrière
- sur la calvaria : en *norma verticalis* une région supra-orbitaire concave médialement ; présence de bosses pariétales individualisées et centrées ; présence d'un *sulcus supratoralis* à peine marqué, d'un chignon occipital, bord supérieur de l'écaille temporale sinueux ; méat auditif externe en position intermédiaire par rapport à *processus zygomaticus ossis temporalis*.

Les caractères morphologiques marquants la distinction de notre groupe du Pléistocène moyen avec ces trois taxons sont représentés dans les tableaux 68. Ceux-ci donnent une vue d'ensemble de la situation morphologique. Il faut néanmoins garder à l'esprit qu'une variation morphologique existe et que tous les individus inclus dans ces groupes ne présentent pas forcément tous les états de caractères recensés. De même, ces caractères ne constituent pas la diagnose de notre groupe de fossiles du Pléistocène moyen, ni d'aucuns des trois autres taxons renseignés.

Tableau 68a :

Récapitulation des caractères de la mandibule et de leurs états pour les différents groupes fossiles considérés dans l'étude

Caractères – Mandibule	<i>Homo heidelbergensis</i>	<i>Homo erectus</i> s.l.	<i>Homo neanderthalensis</i>	<i>Homo sapiens</i>
<b>Symphyse</b>				
profil de la symphyse	fuyant	fuyant	vertical	concave
<i>tuber symphyseo</i>	absent	absent	occasionnel	présent
crête centrale	absente	absente	absente	présente
tubercules latéraux	absents	absents	absents	présents
<i>incisura submentalis</i>	présente	occasionnel	absente	présente
<b>Corps mandibulaire</b>				
position du <i>foramen mentale</i>	P4-M1/M1	P3-P4/P4	M1	P3/P3-P4
position de la <i>prominentia lateralis</i>	M2-M3, M3	M1-M2, M2	M3	M1-M2, M2
espace rétromolaire	absent	absent	présent	absent
surface rétromolaire	horizontale	oblique	horizontale	oblique
<b>Branche montante</b>				
gonion	tronqué	régulier	tronqué	régulier
branche montante	large	large	étroite	étroite
<b>Face interne</b>				
<i>planum alveolare</i>	présent	présent	absent	absent
ligne mylohyoïdienne	parallèle, basse sous la M3	parallèle/inclinée, basse sous la M3	diagonale, haute sous la M3	inclinée, basse/haute sous la M3
<i>fossa masseterica</i>	profonde	peu profonde/profonde	plane	plane/peu profonde

Tableau 68b :

Récapitulation des caractères du massif facial supérieur et de leurs états pour les différents groupes fossiles considérés dans l'étude

Caractères – Massif facial supérieur	<i>Homo heidelbergensis</i>	<i>Homo erectus</i> s.l.	<i>Homo neanderthalensis</i>	<i>Homo sapiens</i>
<b>Ouverture nasale</b>				
projection des os nasaux	importante	faible	importante	importante
orientation des bords latéraux de l'ouverture nasale	verticale à concave	inclinée	verticale à concave	verticale à concave
<b>Zygomatique</b>				
foramen zygomatiko-faciaux	multiples	multiples	multiples en arc	multiples
orientation du zygomatique par rapport au maxillaire	incurvé vers l'arrière	en façade	oblique dans le prolongement	en façade
<b>Maxillaire</b>				
position du foramen infra-orbitaire	basse	basse	basse	haute
<i>incurvation inframalaris frontalis</i>	faible affecte l'ensemble de la crête	faible/faible affecte l'ensemble de la crête	absente	marquée
<i>incurvatio horizontalis</i>	surcreusement	absente/surcreusement	absente	présente
<i>incurvatio sagittalis</i>	surcreusement	surcreusement/présente	absente	présente
fossette canine	surcreusement mal délimité	absente/surcreusement mal délimité	absente	présente
position de l'insertion de la crête faciale	M1, M1-M2	P4-M1, M1-M2	M1-M2, M2	M1, M1-M2

Tableau 68c :

Récapitulation des caractères de la calvaria et de leurs états pour les différents groupes fossiles considérés dans l'étude

Caractères – Calvaria	<i>Homo heidelbergensis</i>	<i>Homo erectus</i> s.l.	<i>Homo neanderthalensis</i>	<i>Homo sapiens</i>
<b>Frontal</b>				
profil de la zone supra-orbitaire en <i>norma verticalis</i>	<b>concave médialement</b>	convexe/rectiligne	convexe	convexe
<i>sulcus supraorbitalis</i>	<b>incomplet</b>	absent/incomplet	absent	complet
tubercule médio-sagittale	<b>absent/présent</b>	absent	présent	absent
carène sagittale	<b>présente</b>	absente/présente	absente	absente
bosse frontale	<b>peu individualisée</b>	absente/peu individualisée	présente	présente
éminence bregmatique	<b>médiale</b>	médiale	présente	présente
	<b>absente</b>	présente	absente	absente
<b>Pariétal</b>				
<i>torus angularis</i>	<b>présent</b>	présent	absent	absent
<b>Occipital</b>				
chignon occipital	<b>présent</b>	absent	présent	absent
fosse sus-iniaque	<b>absente/surcreusement</b>	absente	présente	absente
<i>torus transversus occipitalis</i>	<b>médiale</b>	médiale	bilobée	absent
saillie maximale	<b>surcreusement</b>	présent	absent	absent
<i>sulcus supratoralis</i>				
<b>Temporal</b>				
<i>crista supramastoidea / processus zygomaticus ossis temporalis tuberculum supramastoideum</i>	<b>marquée et continue</b>	marquée et continue	marquée et discontinue	peu marquée et discontinue
position du méat auditif externe	<b>présent</b>	présent	présent	absent
	<b>intermédiaire</b>	en dessous	aligné	en dessous
tubercule articulaire	<b>concave médio-latéralement</b>	concave médio-latéralement/concave médio-latéralement et vertical	concave médio-latéralement	convexe antéro-postérieurement et concave médio-latéralement
orientation de la crête pétro-tympanique	<b>vers l'arrière</b>	vers l'arrière	perpendiculaire/vers l'avant	vers l'avant

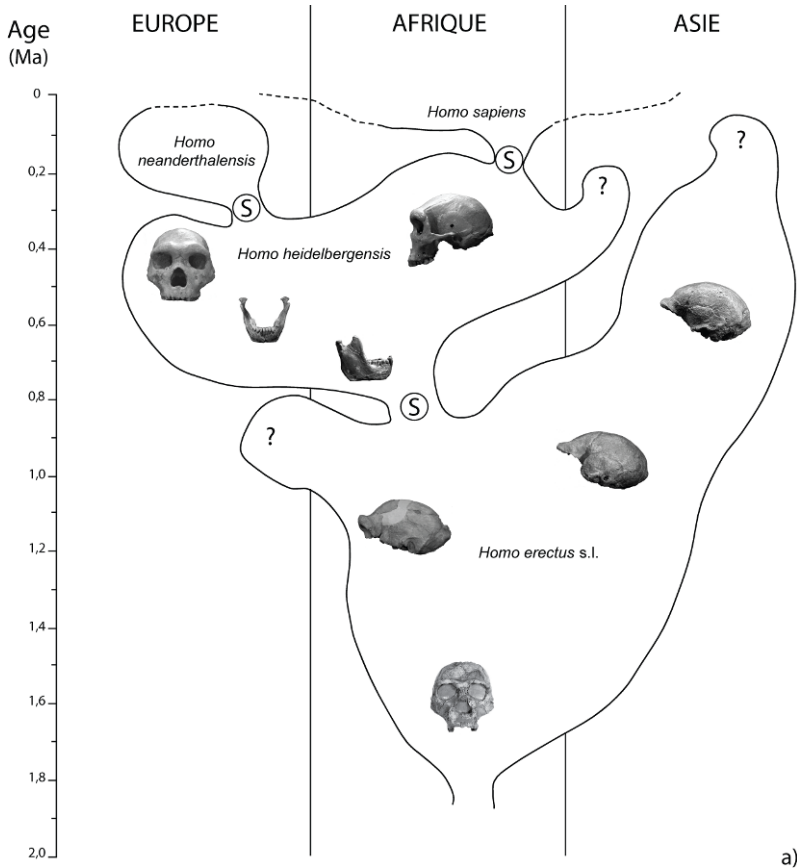
Pour conclure, nous avons vu que l'identification d'un groupe de spécimens fossiles au Pléistocène moyen était possible, et que ce groupe pouvait se distinguer sur une base morphologique des trois principaux taxons reconnus au Pléistocène. La présence au sein de ce groupe de la mandibule de Mauer ainsi que les règles d'antériorité du Code de Nomenclature Zoologique International, nous amènent à valider l'utilisation du nom d'espèce *Homo heidelbergensis* Schoetensack, 1908 pour désigner les fossiles de ce groupe.

Nous nous intéressons désormais à la place qu'occupe notre espèce *Homo heidelbergensis* au sein de la lignée humaine.

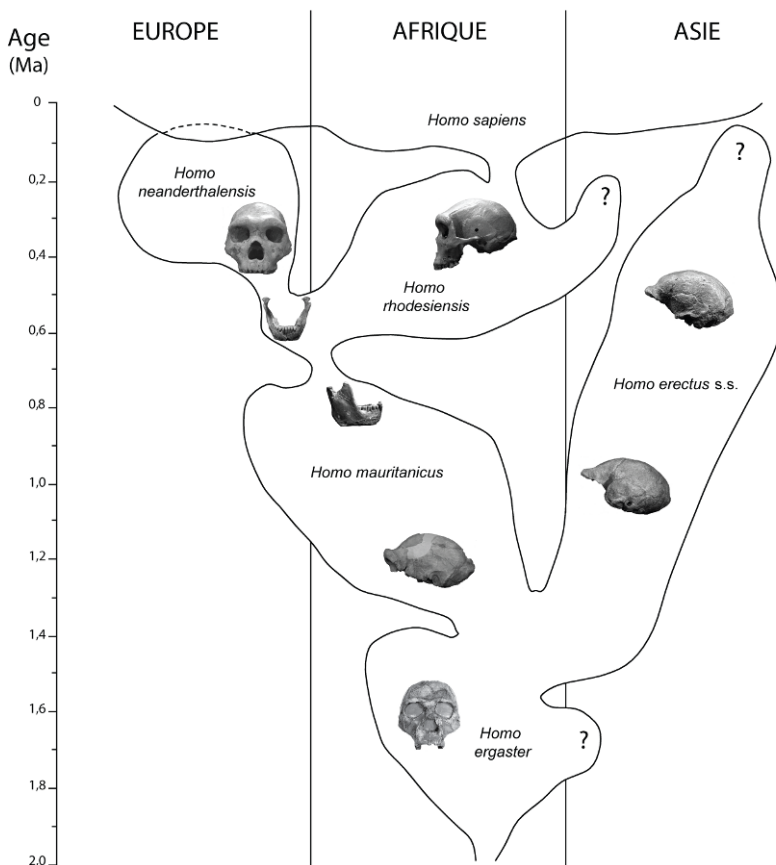
## II.2 HYPOTHESES EVOLUTIVES AU PLEISTOCENE MOYEN

Comme nous l'avons vu dans le chapitre I de nombreuses hypothèses ont été posées quant à l'évolution de la lignée humaine au Pléistocène moyen. Différents noms de taxons sont utilisés et l'interprétation qui est faite de l'espèce *Homo heidelbergensis* est variable.





a)



b)

Figure 40 : Hypothèses évolutives au Pléistocène moyen selon Rightmire (1998) 39a et selon Hublin (2001) 39b. Figures d'après Rightmire 1998 (a) et Hublin 2001 (b). Commentaires dans le texte.

Tout d'abord, depuis la réintroduction du nom d'espèce *Homo heidelbergensis* dans le débat en paléanthropologie (Stringer, 1983), de nombreux auteurs ont émis l'hypothèse de l'existence au Pléistocène moyen d'un taxon afro-européen ancestral aux Hommes modernes et aux Néandertaliens. Cette espèce est principalement basée sur les ressemblances morphologiques et métriques entre Petralona et Kabwe 1, et dans l'éventualité de l'inclusion de la mandibule de Mauer en son sein, elle serait appelée *Homo heidelbergensis* (Stringer, 1983 ; Rightmire, 1996, 1998, 2008) (figure 40a).

Un scénario alternatif présenté par Hublin (2001), considère que la présence de caractères néandertaliens sur la mandibule de Mauer justifie son inclusion dans la lignée néandertalienne et donc l'abandon du nom *Homo heidelbergensis*. Il propose à la place l'utilisation du nom *Homo mauritanicus* (ex-*Atlantropus mauritanicus* Arambourg, 1954) inventé suite aux découvertes faites à Tighenif (ex. Ternifine), pour désigner un taxon qui serait le dernier ancêtre commun aux Néandertaliens et aux Hommes modernes. Ce taxon réunirait les spécimens du début du Pléistocène moyen afro-européen (Tighenif, Ceprano et Gran Dolina). Les fossiles africains plus récents (Bodo, Kabwe, Ndufu, Hopefield et Salé) et certains fossiles européens qui ne

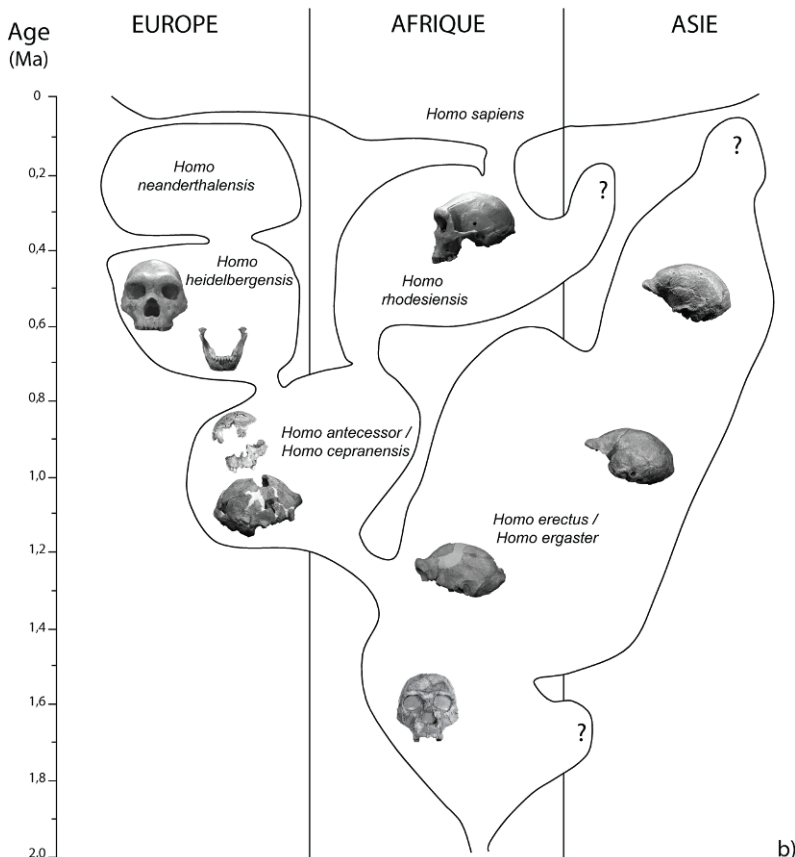
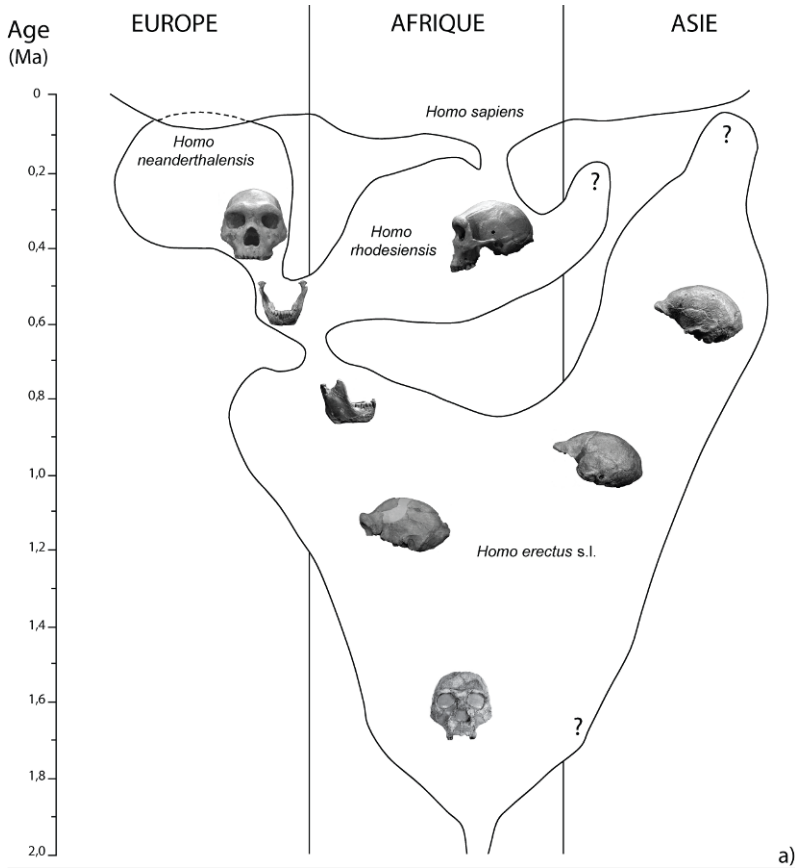


Figure 41 : Hypothèses évolutives au Pléistocène moyen selon la théorie de l'accrétion 40a et selon Bermudez de Castro et al., (1997) ou Mallegni et al. (2003) 40b. Voir les commentaires dans le texte

pourraient pas encore être rattachés à l'espèce *Homo neanderthalensis* seraient réunis sous le nom *Homo rhodesiensis* Woodward, 1921 (créé après la découverte des restes humains de Kabwe). Ce taxon serait l'ancêtre des *Homo sapiens* et éventuellement des *Homo neanderthalensis* (figure 40b).

D'autres auteurs séparent clairement les fossiles européens des fossiles africains. Ainsi, *Homo heidelbergensis* est parfois considéré comme un taxon exclusivement européen ancêtre des Néandertaliens. L'espèce serait donc une chrono-espèce faisant partie intégrante de la lignée néandertalienne et les individus africains du Pléistocène moyen seraient réunis sous le nom *Homo rhodesiensis* Woodward, 1921. Le dernier ancêtre commun aux Néandertaliens et aux Hommes modernes serait représenté par les fossiles de Gran Dolina TD6 désignés sous le nom *Homo antecessor* Bermúdez de Castro et al., 1997 (Arsuaga et al., 1997 ; Condemi et Koenigswald, 1997 ; Hublin, 1998 ; Rosas et Bermúdez de Castro, 1998 ; Bermúdez de Castro et al., 2004) (figure 41b).

Plusieurs auteurs ont depuis revu le rôle et la signification de l'espèce *Homo antecessor* sur la base de comparaisons avec les fossiles de Tighenif notamment. Ils considèrent désormais *Homo antecessor* comme une espèce faisant partie d'une lignée eurasiennne exclusive

(Carbonell et al., 2005). Les fossiles de Tighenif et d'autres spécimens africains du Pléistocène moyen feraient partie d'une sous-espèce : *Homo ergaster mauritanicus* (Bermúdez de Castro et al., 2007).

Cette question du statut d'*Homo heidelbergensis* se trouve compliquée lorsque l'on observe le positionnement de la mandibule de Mauer par rapport aux fossiles plus tardifs c'est-à-dire les Néandertaliens. En effet, sur la base de la théorie de l'accrétion (Dean et al., 1998 ; Hublin, 1998) qui explique l'apparition et l'accumulation des caractères néandertaliens au cours du Pléistocène moyen européen (Piveteau, 1970 ; Vandermeersch, 1978 ; Condemi, 1989, 1992), le nomen *Homo heidelbergensis* pourrait simplement être abandonné au profit de l'utilisation du terme *Homo neanderthalensis* (Hublin, 2001 ; Bermúdez de Castro et al., 2004 ; Fabbri, 2007) (figure 41a).

Enfin, le modèle « organique » (Organismic ou Modularity model) développé par Rosas et al. (2006) est basé sur l'hypothèse selon laquelle les caractères sont organisés en modules. Par exemple, « *The skull is comprehended as a “craniofacial system” characterized by its components or modules that are structurally and functionally interwoven with each other and with the properties of the complete organism via morphological integration* »<sup>17</sup> (Rosas et al., 2006: 50). Ils considèrent qu'un événement de spéciation a eu lieu à partir d'*Homo heidelbergensis*. Cette spéciation donne naissance à *Homo neanderthalensis* et *Homo heidelbergensis* est alors considérée comme une espèce à part entière. L'espèce reste exclusivement européenne et fait toujours partie de la lignée néandertalienne, mais son statut de chrono-espèce des Néandertaliens disparaît (Rosas et al., 2006 ; Tattersall et Schwartz, 2006 ; Tattersall, 2009).

Nos résultats favorisent plutôt l'hypothèse afro-européenne initiée par Stringer (1983) et développée par Rightmire (1996, 1998, 2004, 2008), pour les raisons suivantes :

Nous ne disposons d'aucun élément nous permettant de séparer les fossiles africains et européens du début du Pléistocène moyen. La distinction morphologique que nous pouvons observer entre les spécimens des deux continents apparaît de façon plus tardive.

De plus, la présence de quelques caractères néandertaliens sur la mandibule de Mauer ne justifie pas, à nos yeux, son inclusion dans le taxon *Homo neanderthalensis*, sauf à

---

<sup>17</sup> Le crâne est considéré en tant que « système crânio-facial » caractérisé par ces composants ou modules qui sont structurellement et fonctionnellement entrelacés ensemble et avec les propriétés de l'organisme entier au travers de l'intégration morphologique.

considérer que nous devrions aussi y inclure les spécimens africains présentant ces mêmes caractères. En effet, le groupe se différencie nettement des Néandertaliens d'un point de vue phénétique.

Le scénario développé par Hublin (2001) et la réintroduction du nom d'espèce *Homo mauritanicus* ne sont pas non plus appuyés par l'interprétation que nous faisons de nos résultats. Dans cette hypothèse, les spécimens provenant des sites de Tighenif, Mauer et Kabwe se trouvent attribués à trois taxons différents (i.e., respectivement, *Homo mauritanicus*, *Homo neanderthalensis*, *Homo rhodesiensis*), alors que nous venons de présenter des évidences fortes laissant envisager leur réunion au sein d'une unique espèce *Homo heidelbergensis*.

Concernant *Homo antecessor*, et les fossiles de la Gran Dolina, nos résultats tendent à montrer qu'ils ne devraient pas être inclus dans notre taxon. Lors de l'analyse phénétique, le spécimen mandibulaire ATD6-96 s'est trouvé associé avec les fossiles du Pléistocène inférieur (chapitre IV, figure 15). Néanmoins, seuls deux spécimens ont pu être inclus dans l'analyse et la mandibule ATD6-96 n'a pas pu être testée en morphométrie géométrique. Il est donc difficile de tirer des conclusions définitives pour ces spécimens d'autant plus que les fossiles utilisables sont des individus juvéniles (ATD6-69/15) ou pas encore complètement matures (ATD6-96). Si nous ne pouvons pas confirmer les résultats de Bermúdez de Castro et al. (2007), nous manquons d'éléments pour les infirmer. Ceci est notamment lié au fait que nos analyses ne prennent pas en compte les données dentaires, contrairement à l'étude de Bermúdez de Castro et al. (2007).

Le crâne de Ceprano a été décrit comme étant un « pont morphologique » entre des spécimens plus archaïques et des fossiles plus dérivés (Manzi et al., 2001 ; Mallegni et al., 2003 ; Manzi, 2009). Cette idée est précisée par Manzi (2009 : 57) : « *possiamo concludere che l'attesa di una forma umana che possa rappresentare un « ponte » morfologico e filogenetico tra H. ergaster/erectus, da un lato, e H. heidelbergensis/rhodesiensis, dall'altro (...) appare compatibile con la morfologia del cranio di Ceprano.* »<sup>18</sup> En d'autres termes, Ceprano représenterait une population intermédiaire entre les *Homo erectus* s.l. et les *Homo heidelbergensis* tels que nous les avons définis. Nos résultats sont relativement concordants avec cette hypothèse, étant donné que nous avons vu que le fossile de Ceprano présente une affinité morphologique et phénétique importante avec nos fossiles d'*Homo heidelbergensis*

<sup>18</sup> Nous pouvons conclure que l'attente d'une forme humaine qui pourrait représenter un « pont » morphologique et phylogénétique entre *H. ergaster/erectus*, d'un côté, et *H. heidelbergensis/rhodesiensis*, de l'autre (...) semble compatible avec la morphologie du crâne de Ceprano.

(chapitre VI, figure 34), tout en conservant une structure anatomique plus proche des fossiles du Pléistocène inférieur (voir, chapitre VI, figure 38 et Bruner et Manzi, 2007). Par contre l'hypothèse selon laquelle Ceprano, et potentiellement l'espèce *Homo cepranensis* Mallegni et al., 2003, serait le dernier ancêtre commun aux Hommes modernes et aux Néandertaliens n'est pas soutenue par notre étude (figure 41b). Nous avons en effet montré qu'il était difficile de séparer les fossiles africains et européens du Pléistocène moyen ancien, et *Homo heidelbergensis* semble pouvoir jouer ce rôle de dernier ancêtre commun. L'étude d'un hypothétique fossile européen ou africain provenant d'un niveau stratigraphique comparable à celui de Ceprano, et qui présenterait un massif facial en bon état de conservation, permettrait éventuellement la clarification de la position de Ceprano dans l'évolution humaine.

Finalement, notre interprétation des résultats de cette étude ne nous permet pas de répondre de manière définitive à la question de la présence d'*Homo heidelbergensis* en Asie. En effet, les fossiles Dali et Jinniushan présentent certaines affinités au niveau de la calvaria avec les fossiles que nous définissons comme *Homo heidelbergensis*, que ce soit du point de vue morphologique ou du point de vue de la structure anatomique (chapitre VI, figures 33 et 38). Toutefois, l'analyse de leur massif facial montre clairement des caractères à affinité moderne. Par conséquent, il nous semble que ce regroupement est lié, en grande partie, à la présence sur la calvaria de caractères archaïques partagés. De tels caractères ne sont pas utilisables dans un contexte taxinomique. Nous pouvons étendre ces observations au crâne de Narmada, dont la morphologie rappelle aussi les caractères présents sur nos spécimens d'*Homo heidelbergensis*. Athreya (2007) propose d'ailleurs de classer le spécimen de Narmada, ainsi que les autres fossiles du Pléistocène moyen dans une catégorie temporelle : *Homo* du Pléistocène moyen (i.e., Middle Pleistocene *Homo*).

Une fois encore nous avons vu qu'il était possible de distinguer à un niveau taxinomique, que nous pensons être un niveau spécifique, les fossiles africains et européens du Pléistocène moyen. Cependant, l'interprétation que nous faisons des résultats de ce travail ne nous permet pas de répondre plus avant à la question de l'évolution humaine à la fin du Pléistocène moyen asiatique. Cette situation est parfaitement illustrée par les propos de Pope (1992) au sujet du crâne de Jinniushan : « *Perhaps the most perplexing aspect of the Jinniushan hominid is its complex mixture of characters which recall both fossil hominids and modern humans. (...) In sum the total morphological pattern seen in the Jinniushan specimen*

*fits neither the Replacement nor Regional Continuity Model in their simplest forms.* »<sup>19</sup> (Pope, 1992: 274).

Pour conclure, nous pouvons revenir sur le model « organique » de Rosas et al. (2006). Nos résultats ne sont pas fondamentalement en désaccord avec ce modèle. Nous considérons en effet, que la différence que nous observons entre la calvaria et le massif facial peut parfaitement s'interpréter dans l'optique de ce modèle et de l'existence de modules morphologique interagissant entre eux et se transformant de concert. Nous ne pouvons toutefois envisager de séparer les spécimens africains des spécimens européens, comme le proposent Rosas et al. (2006).

Au vu de nos résultats et de ces hypothèses, nous favorisons l'existence d'un taxon afro-européen au Pléistocène moyen (Rightmire, 1998, 2008). Cette espèce prendrait le nom d'*Homo heidelbergensis* Schoetensack, 1908. Elle comprend des spécimens fossiles européens et africains du Pléistocène moyen. L'événement de spéciation marquant son avènement concorderait avec le début du Pléistocène moyen (i.e., 790 ka) et sa disparition au profit des deux espèces sœurs aurait lieu aux alentours de 300 à 250 ka. La première de ces espèces, *Homo neanderthalensis*, se serait développée en Europe, et l'autre, *Homo sapiens*, en Afrique. L'existence d'une espèce ancestrale à *Homo heidelbergensis* représentée par les fossiles des sites de Ceprano et Gran Dolina TD6, peut éventuellement être envisagée (Manzi, 2009).

---

<sup>19</sup>L'aspect le plus embarrassant chez l'hominidé de Jinniushan est peut-être son mélange compliqué de caractères qui rappelle à la fois les hominidés fossiles et les Hommes modernes. (...) En résumé, la structure morphologique totale vue chez le spécimen de Jinniushan ne cadre ni avec le Modèle du Remplacement (i.e., hypothèse de l'origine africaine unique de l'Homme moderne) ni avec le Modèle de la Continuité Régionale (i.e., Modèle multirégionale, hypothèse de l'origine polycentrique de l'Homme moderne) dans leurs formes les plus simples.

### II.3 *HOMO HEIDELBERGENSIS* SCHOETENSACK, 1908 : PROPOSITION DE DIAGNOSE

Cette étude met en lumière l'affinité qui existe entre les spécimens africains et européens du Pléistocène moyen ancien du point de vue de la morphologie et de l'architecture anatomique.

Cette affinité est clairement visible au niveau du massif facial. L'analyse détaillée de la mandibule et du massif facial supérieur soutient fortement l'hypothèse d'un taxon afro-européen.

Par conséquent, nous proposons de nommer le groupe que nous avons identifié en utilisant le nom d'espèce inventé pour la découverte de l'un des fossiles de ce groupe. Etant donné les règles d'antériorité du Code de Nomenclature Zoologique International, il ne peut s'agir que du nom *Homo heidelbergensis* Schoetensack, 1908, inventé après la mise au jour de la mandibule de Mauer.

*Homo heidelbergensis* est une espèce du genre *Homo*. Elle est différente des espèces *Homo sapiens*, *Homo neanderthalensis*, ainsi que des espèces plus anciennes comme *Homo erectus* s.l.. Elle ne présente pas de caractères morphologiques spécifiques la liant aux Hommes modernes. De plus, elle présente certaines caractéristiques morphologiques considérées comme des traits spécifiques des Néandertaliens, qui ne sont cependant pas suffisantes pour la confondre avec *Homo neanderthalensis*. Les caractères spécifiques d'*Homo heidelbergensis* sont :

Sur la mandibule (figure 42) :

- une symphyse fuyante sans menton qui présente une *incisura submentalis* (1), et un *planum alveolare* étendu (2)
- la face latérale du corps mandibulaire possède des *foramina mentale* (3) et une *prominentia lateralis* (4) positionnés postérieurement, une surface rétromolaire horizontale (5) et un *sulcus extramolaris* large (6)
- la face interne du corps mandibulaire présente une ligne mylohyoïdienne parallèle et basse sous la troisième molaire (7)
- la branche montante est large antéro-postérieurement, elle a une *fossa subcondylae* (8) et un *planum triangulare* très développés, son incisure mandibulaire rejoint le condyle en position médiale, et sa partie inférieure présente une *fossa masseterica* (9) profonde et un gonion tronqué (10).

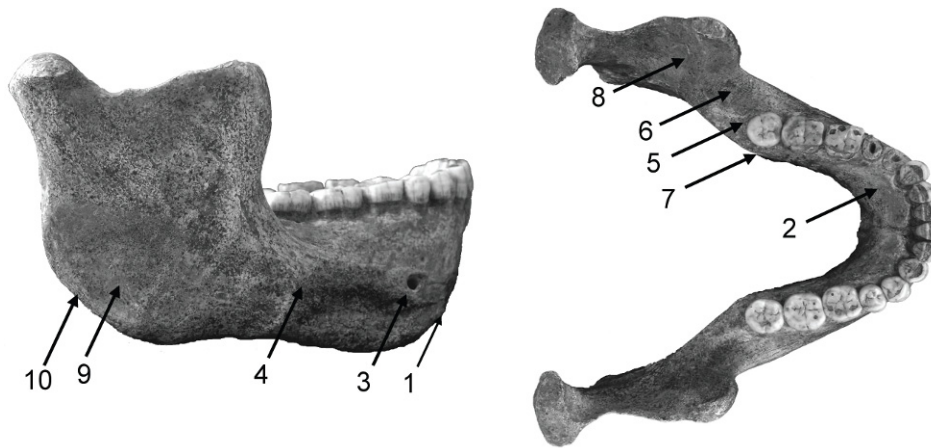


Figure 42 : Principaux caractères diagnostiques d'*Homo heidelbergensis* sur la mandibule. Détails et commentaires dans le texte. Mandibule de Mauer en *norma lateralis* (gauche) et *norma verticalis* (droite).

Sur le massif facial supérieur (figure 43) :

- le nasion est profond par rapport à la glabelle, l'espace inter-orbitaire est large (1) et le bord orbitaire supérieur est positionné antérieurement par rapport au bord orbitaire inférieur (2). Une fossette pré nasale est présente (3)
- le zygomatic est incurvé vers l'arrière, il présente une angulation faible et ne se trouve pas dans le prolongement du maxillaire (4)
- le foramen infra-orbitaire est bas sur le maxillaire (5), l'espace sous-alvéolaire est développé en hauteur (6), la face antérieure du maxillaire présente des *incurvatio horizontale* et *sagittale* atténuées (7) et la crête faciale est affectée par une *incurvatio inframalaris frontalis* peu marquée (8)

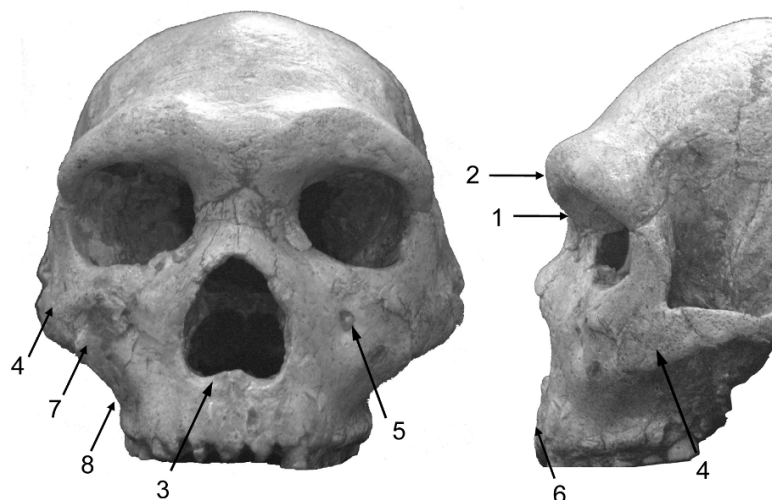


Figure 43 : Principaux caractères diagnostiques d'*Homo heidelbergensis* sur le massif facial supérieur. Détails et commentaires dans le texte. Crâne de Petralona en *norma facialis* (gauche) et *norma lateralis* (droite).



Sur la calvaria (figure 44) :

- la région supra-orbitaire est concave dans sa partie médiale (1), la zone supra-orbitaire présente un *sulcus supratoralis* incomplet (2), une carène sagittale ainsi qu'une bosse frontale peu individualisée et médiane sont présentes sur le frontal (3)
- un *torus angularis parietalis* se trouve sur le pariétal (4) et les bosses pariétales sont individualisées et positionnées médialement (5)
- un chignon occipital est présent (6), il est souligné par un *torus occipitalis transversus* à saillie maximale médiane (7) et un *processus retromastoideus* est présent (8)
- la *crista supramastoidea* est marquée au niveau du porion, elle est continue avec le *processus zygomaticus ossis temporalis* (9), le méat auditif externe en position intermédiaire par rapport à la racine du processus zygomatique (10) et le tubercule articulaire est concave médio-latéralement

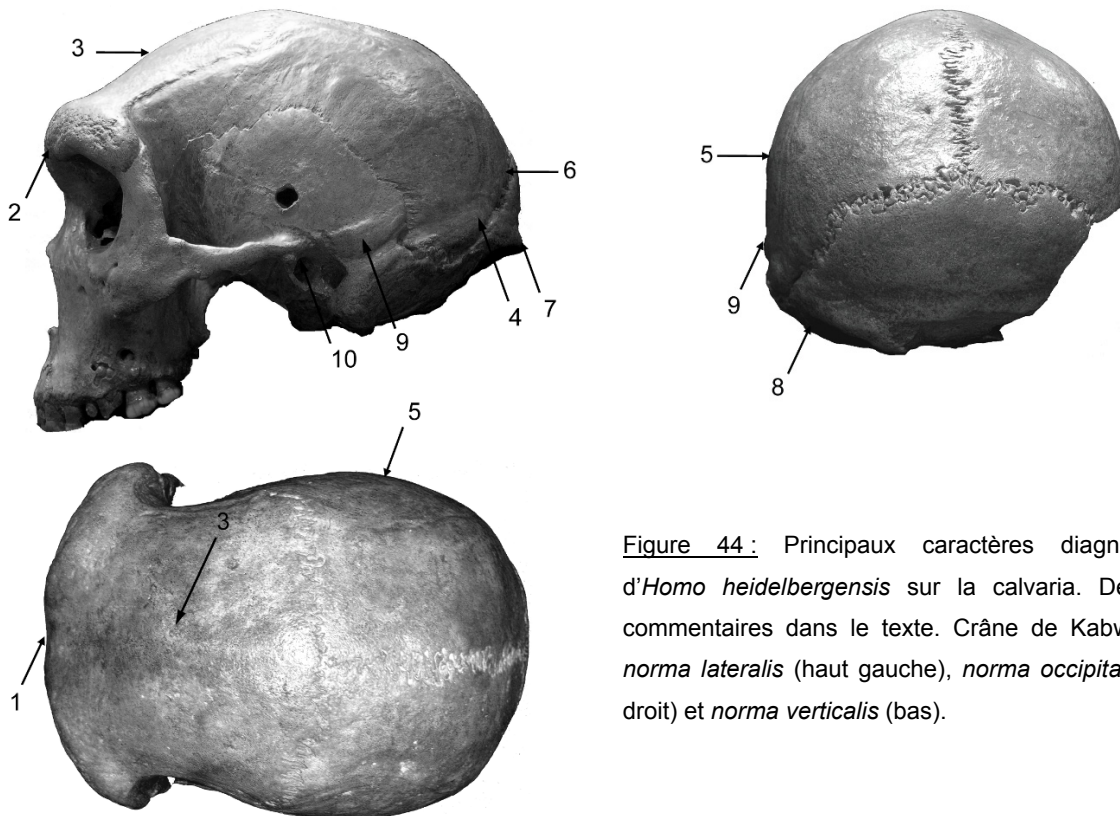


Figure 44 : Principaux caractères diagnostiques d'*Homo heidelbergensis* sur la calvaria. Détails et commentaires dans le texte. Crâne de Kabwe 1 en *norma lateralis* (haut gauche), *norma occipitalis* (haut droit) et *norma verticalis* (bas).

L'holotype de l'espèce *Homo heidelbergensis* est la mandibule de Mauer.

L'hypodigme est composé des fossiles Européens provenant des sites de Mauer, la Caune de l'Arago, la Sima de los Huesos, Petralona et Montmaurin, ainsi que des sites africains Tighenif, Baringo Lake (Kaphurin Formation), Bodo, Kabwe, Saldanha et Ndufu.

Le crâne 5 de la Sima de los Huesos et la mandibule AT-888 qui lui est associée peuvent être utilisés en tant que paratypes, ainsi que le massif facial supérieur Arago XXI le pariétal Arago XXVII, et les mandibules Arago II et XIII.

## **BIBLIOGRAPHIE**

---



- Abdi, H., Valentin, D., 2007. Multiple correspondence analysis. In: N.J. Salkind (ed) Encyclopedia of Measurement and Statistics. Sage, Thousand Oaks (CA), pp 651-657.
- Adam, K.D., 1985. The chronological and systematic position of the Steinheim skull. In: E. Delson (ed) Ancestors : The Hard Evidence. Alan R. Liss, Inc., New York, pp 272-276.
- Aguirre, E., de Lumley, M.-A., 1977. Fossil men from Atapuerca, Spain: Their bearing on human evolution in the middle Pleistocene. *Journal of Human Evolution* 6, 681-688.
- An, Z., Ho, C., 1989. New magnetostratigraphic dates of Lantian *Homo erectus*. *Quaternary Research* 32, 213-21.
- Andrews, P.J., 1984. An alternative interpretation of the characters used to define *Homo erectus*. *Courier Forschungs-Institut Senckenberg* 69, 167-175.
- Antón, S.C., 2002. Evolutionary significance of cranial variation in asian *Homo erectus*. *American Journal of Physical Anthropology* 118, 301-323.
- Antón, S.C., 2003. Natural history of *Homo erectus*. *Yearbook of Physical Anthropology* 46, 126-170.
- Arambourg, C., 1954. L'Hominien fossile de Ternifine (Algérie). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris* 239, 893-895.
- Arambourg, C., 1963. Le gisement de Ternifine II. L' *Atlanthropus mauritanicus*. *Archives de l'Institut de Paléontologie Humaine mémoire* 32, 37-190.
- Arensburg, B., Kaffé, I., Littner, M.M., 1989. The anterior buccal mandibular depressions: ontogeny and phylogeny. *American Journal of Physical Anthropology* 78, 431-7.
- Arensburg, B., Kaffé, I., Littner, M.M., 1990. Reply to Bromage. *American Journal of Physical Anthropology* 83, 264-265.
- Armand, D., 1998. Sur la présence d'*Equus caballus gallicus* dans les niveaux supérieurs de la station Amont de La Quina. *Quaternaire* 9, 345-353.
- Arsuaga, J.-L., Martínez, I., Lorenzo, C., Gracia, A., Munoz, A., Alonso, O., Gallego, J., 1999. The human cranial remains from Gran Dolina Lower Pleistocene site (Sierra de Atapuerca, Spain). *Journal of Human Evolution* 37, 431-57.
- Arsuaga, J.L., Martínez, I., Gracia, A., Carretero, J.M., 1992. Cranial and postcranial remains at the Sima de los Huesos (Sierra de Atapuerca) and human evolution during the Middle Pleistocene. *Human evolution in Europe and the Atapuerca Evidence. Jornadas Científicas/Workshop. Junta de Castilla y Leon Consejería de Cultura y Turismo, Castillo de la Mota. Medina del Campo. Valladolid*, pp 283-303.

- Arsuaga, J.L., Martínez, I., Gracia, A., Carretero, J.M., Carbonell, E., 1993. Three new human skulls from the Sima de los Huesos Middle Pleistocene site in Sierra de Atapuerca, Spain. *Nature* 362, 534-537.
- Arsuaga, J.L., Martínez, I., Gracia, A., Lorenzo, C., 1997. The Sima de los Huesos crania (Sierra de Atapuerca, Spain). A comparative study. *Journal of Human Evolution* 33, 219-281.
- Ascenzi, A., 1991. A short account of the discovery of the Monte Circeo Neandertal cranium. In: M. Piperno, G. Scichilone (eds) *Il cranio neandertaliano Ciceo 1: Studi e documenti*. Istituto Poligrafico e Zecca dello Stato, Roma, pp 11-22.
- Ascenzi, A., Biddittu, I., Cassoli, P.F., Segre, A.G., Segre-Naldini, E., 1996. A calvarium of late *Homo erectus* from Ceprano, Italy. *Journal of Human Evolution* 31, 429-423.
- Ascenzi, A., F., M., Manzi, G., Segre, A.G., Segre Naldini, E., 2000. A re-appraisal of Ceprano calvaria affinities with *Homo erectus*, after the new reconstruction. *Journal of Human Evolution* 39, 443-450.
- Athreya, S., 2007. Was *Homo heidelbergensis* in South Asia? A test using the Narmada fossil from central India. In: M.D. Petraglia, B. Allchin (eds) *The Evolution and History of Human Populations in South Asia*. Springer, pp 137-170.
- Baab, K.L., 2008. The taxonomic implications of cranial shape variation in *Homo erectus*. *Journal of Human Evolution* 54, 827-847.
- Bar-Yosef, O., 1995. The lower and middle Palaeolithic in the Mediterranean Levant: Chronology, and cultural entities. In: H. Ullrich (ed) *Man and Environment in the Palaeolithic*. ERAUL, Liège, pp 247-63.
- Bar-Yosef, O., 1998. Chronology of the Middle Paleolithic of the Levant. In: T. Akazawa, K. Aoki, O. Bar-Yosef (eds) *Neandertals and modern humans in Western Asia*. Plenum, New York, pp 39-56.
- Barroso Ruiz, C., 2001. Le site moustérien de la grotte du Boquete de Zafarraya, province de Malaga en Andalousie, Espagne. *Museum National d'Histoire Naturelle, Paris*, p 395.
- Barroso Ruiz, C. (ed) 2003 *El Pleistoceno superior de la Cueva del Boquete de Zafarraya, Granada*, p 520.
- Barroso Ruiz, C., Hublin, J.-J., 1994. The late Neanderthal site of Zafarraya (Andalucia, Spain). In: J. Rodriguez Vidal, F. Diaz del Olmo, C. Finlayson, F. Giles Pacheco (eds) *Gibraltar during the Quaternary*. AEQUA, Sevilla, pp 61-70.
- Belluomini, G., Branca, M., Cartoni, G., 1991. Amino acid racemization dating of the paleosurface of Guattari cave and its underlying marine deposit. In: M. Piperno, G. Scichilone (eds) *Il cranio neandertaliano Ciceo 1: Studi e documenti*. Istituto Poligrafico e Zecca dello Stato, Roma, pp 495-99.

- Benzécri, J.P., 1973. L'Analyse des Correspondances. Vol. 2, L'Analyse des Données. Dunod, Paris, p 619.
- Benzécri, J.P., 1977. Sur l'analyse des tableaux binaires associés à une correspondance multiple Les Cahiers de l'Analyse des Données 2, 55-71.
- Berger, G.W., Pérez-González, A., Carbonell, E., Arsuaga, J.L., Bermúdez de Castro, J.M., Ku, T.L., 2008. Luminescence chronology of cave sediments at the Atapuerca paleoanthropological site, Spain. *Journal of Human Evolution* 55, 300-311.
- Bermúdez de Castro, J.M., Arsuaga, J.L., Carbonell, E., Rosas, A., Martínez, I., Mosquera, M., 1997. A hominid from the Lower Pleistocene of Atapuerca, Spain: possible ancestor to Neandertals and modern humans. *Science* 276, 1392-1395.
- Bermúdez de Castro, J.M., Martínón-Torres, M., Carbonell, E., Sarmiento, S., Rosas, A., van der Made, J., Lozano, M., 2004. The Atapuerca sites and their contribution to the knowledge of human evolution in Europe. *Evolutionary Anthropology* 13, 25-41.
- Bermúdez de Castro, J.M., Martínón-Torres, M., Gómez-Robles, A., Prado, L., Sarmiento, S., 2007. Comparative analysis of the Gran Dolina-TD6 (Spain) and Tighenif (Algeria) Hominin mandibles. *Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris* 19, 149-167.
- Billy, G., 1992. La morphologie de l'homme de Chancelade. Un siècle de controverse. Le peuplement magdalénien: paléogéographie et humaine. CNRS, Chancelade, pp 71-77.
- Billy, G., Vallois, H.V., 1977. La mandibule pré-rissienne de Montmaurin. *Anthropologie* 81, 273-312, 411-458.
- Bischoff, J.L., Williams, R.W., Rosenbauer, R.J., Aramburu, A., Arsuaga, J.L., Garcia, N., Cuenca-Bescos, G., 2007. High-resolution U-series dates from the Sima de los Huesos hominids yields  $600 \pm 66$  kyrs: implications for the evolution of the early Neanderthal lineage. *Journal of Archaeological Science* 34, 763-770.
- Blackwell, B., Montoya, A.C., Bisson, M.S., Blisckstein, J.I.B., Skinner, A.R., Beelitz, P., 2007. ESR dating bovid teeth from the Neanderthal layer at La Ferrassie, France. *Geological Society of America* 39, 548.
- Blackwell, B., Porat, N., Schwarcz, H.P., Debénath, A., 1992. ESR dating of tooth enamel: comparison with  $^{230}\text{Th}/^{234}\text{U}$  dates at La Chaise-de-Vouthon (Charente), France. *Quaternary Science Reviews* 11, 231-234.
- Blackwell, B., Schwarcz, H.P., 1986. U-series analyses of the lower travertine at Ehringsdorf, DDR. *Quaternary Research* 25, 215-222.
- Bonde, N., 1977. Cladistic classification as applied to vertebrates. In: M. Hecht, P. Goody, B. Hecht (eds) *Major patterns of Vertebrate evolution*. Plenum Publishing Corporation, New York, pp 741-804.

- Bonifay, E., 1964. La grotte de Régourdou (Montignac, Dordogne). Stratigraphie et industrie lithique moustérienne. *L'Anthropologie* 68, 49-64.
- Bookstein, F.L., 1991. *Morphometric Tools for Landmark Data: Geometry and Biology*. Cambridge University Press, Cambridge, p 456.
- Boule, M., 1908. L'Homme fossile de La Chapelle-aux-Saints. *Comptes-Rendus de l'Académie des Sciences de Paris* 147, 1349-1352.
- Boule, M., 1911-1913. L'Homme fossile de La Chapelle-aux-Saints. *Annales de Paléontologie*, 6, 109-172 ; 7, 105-192 ; 8, 1-62.
- Boule, M., 1923. *Les Hommes Fossiles, éléments de paléontologie humaine*. Masson et Cie, Paris, p 505.
- Brain, C., 1993. Introduction to Swartkrans: A Cave's Chronicle of Early Man. *Transvaal Museum Monograph* 8, 1-5.
- Braüer, G., 1984. A craniological approach to the origin of anatomically modern *Homo sapiens* in Africa and implications for the appearance of modern Europeans. In: F.H. Smith, F. Spencer (eds) *The origins of modern humans: a world survey of the fossil evidence*. Alan R. Liss, New York, pp 327-410.
- Braüer, G., 1991. L'hypothèse africaine de l'origine des hommes modernes. In: J.-J. Hublin, A.-M. Tillier (eds) *Aux origines d'Homo sapiens*. PUF, Paris, pp 181-215.
- Braüer, G., 2001. The KNM-ER 3884 Hominid and the Emergence of Modern Anatomy in Africa. In: P.V. Tobias, M.A. Raath, J. Moggi-Cecchi, G.A. Doyle (eds) *Humanity from African Naissance to Coming Millennia*. Firenze University Press, Witwatersrand University Press, Firenze, Johannesburg, pp 191-197.
- Braüer, G., 2008. The origin of modern anatomy: By speciation or intraspecific evolution? *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews* 17, 22-37.
- Braüer, G., Leakey, R.E.F., Mbua, E., 1992. A first report on the ER-3884 cranial remains from Ileret/East Turkana, Kenya. In: G. Braüer, F.H. Smith (eds) *Continuity or Replacement*. Balkema, Rotterdam, pp 111-119.
- Braüer, G., Schultz, M., 1996. The morphological affinities of the Plio-Pleistocene mandible from Dmanisi, Georgia. *Journal of Human Evolution* 30, 445-481.
- Braüer, G., Yokoyama, Y., Falguères, C., Mbua, E., 1997. Modern human origins backdated. *Nature* 386, 337-38.
- Braun, M., Hublin, J.J., Bouchet, P., 1998. New reconstruction of the Middle Pleistocene skull of Steinheim (Baden-Württemberg, Germany). *American Journal of Physical Anthropology* suppl 26, 113.
- Bricker, H., Mellars, P., 1987. Datations 14C de l'Abri Pataud (Les Eyzies, Dordogne) par le procédé "accélérateur-spectromètre de masse". *L'anthropologie* 91, 227-234.



- Broca, M., 1869. Remarques sur les ossements des cavernes de Gibraltar. *Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris* 4, 146–158.
- Broca, P., 1868. Sur les crânes et les ossements de Eyzies. *Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris* 3, 335-49.
- Bromage, T.G., 1989. Ontogeny of the early hominid face. *Journal of Human Evolution* 18, 751-73.
- Bromage, T.G., 1990. On ontogenetic and phylogenetic origins of the human chin. *American Journal of Physical Anthropology* 83, 263-4.
- Broom, R., Robinson, J.T., 1949. A new type of fossil man. *Nature* 164, 322-323.
- Brothwell, D.R., 1974. The Upper Pleistocene Singa skull: A problem in palaeontological interpretation. In: W. Bernhard, A. Kandler (eds) *Bevoelkerungsbiologie*. Carl Fischer, Stuttgart, pp 534–545.
- Brown, F.H., Harris, J.W.K., Leakey, R.E.F., Walker, A.C., 1985. Early *Homo erectus* skeleton from west Lake Turkana, Kenya. *Nature* 316, 788-792.
- Brown, F.H., McDougall, I., 1993. Geologic setting and age. In: A.C. Walker, R.E.F. Leakey (eds) *The Nariokotome Homo erectus skeleton*. Springer-Verlag, Berlin, pp 9-20.
- Brown, P., 2001. Chinese Middle Pleistocene hominids and modern human origins in East Asia. In: L. Barham, R. Brown (eds) *Human Roots - Africa and Asia in the Middle Pleistocene*. Western Academic & Specialist Publishers, Bristol, pp 135-45.
- Bruner, E., Manzi, G., Arsuaga, J.L., 2003. Encephalization and allometric trajectories in the genus *Homo*: Evidence from the Neandertal and modern lineages. *Proceedings of the National Academy of Science of the USA* 100, 15335-15340.
- Bruner, E., Manzi, G., 2006. Saccopastore 1: the earliest Neanderthal? A new look at an old cranium. In: K. Harvati, T. Harrison (eds) *Neanderthals Revisited*. Springer, Leipzig, Germany, pp 23-36.
- Bruner, E., Manzi, G., 2007. Landmark-Based Shape Analysis of the Archaic *Homo* Calvarium from Ceprano (Italy). *American Journal of Physical Anthropology* 132, 355-366.
- Busk, G., 1865. On a very ancient cranium from Gibraltar. Report of the 34th meeting of the British Association for the Advancement of Science, Bath, 1864, pp 91-92.
- Cameron, D., Patnaik, R., Sahni, A., 2004. The Phylogenetic Significance of the Middle Pleistocene Narmada Hominin Cranium from Central India. *International Journal of Osteoarchaeology* 14, 419-47.
- Campbell, B.G., 1964. Quantitative taxonomy and human evolution. In: S.L. Washburn (ed) *Classification and Human Evolution*. Methuen and Co Ltd., London, pp 50-74.

- Caparros, M., 1997. *Homo sapiens* archaïques: un ou plusieurs taxons (espèces)? Analyse cladistique et analyse morphométrique. Paléontologie Humaine. Thèse du Museum National d'Histoire Naturelle, Paris, p 300.
- Capitan, L., Peyrony, D., 1909. Deux squelettes humains au milieu de foyers de l'époque moustérienne. Revue de l'Ecole d'Anthropologie 19, 402-409.
- Carbonell, E., Bermúdez de Castro, J.M., Arsuaga, J.L., Allue, E., Bastir, M., Benito, A., Cáceres, I., Canals, T., Díez, J.C., van der Made, J., Mosquera, M., Ollé, A., Pérez-González, A., Rodríguez, J., Rodríguez, X.P., Rosas, A., Rosell, J., Sala, R., Vallverdú, J., Vergés, J.M., 2005. An Early Pleistocene hominin mandible from Atapuerca-TD6, Spain. Proceedings of the National Academy of Science of the USA 102, 5674–5678.
- Carbonell, E., Bermúdez de Castro, J.M., Arsuaga, J.L., Rosas, A., Cuenca-Bescos, G., Sala, R., Mosquera, M., Rodríguez, X.P., 1995. Lower Pleistocene hominids and artifacts from Atapuerca-TD6 (Spain). Science 269, 826-30.
- Carbonell, E., Bermúdez de Castro, J.M., Parés, J.M., Pérez-González, A., Cuenca-Bescós, G., Ollé, A., Mosquera, M., Huguet, R., van der Made, J., Rosas, A., Sala, R., Vallverdú, J., García, N., Granger, D.E., Martínón-Torres, M., Rodríguez, X.P., Stock, G.M., Vergès, J.M., Allué, E., Burjachs, F., Cáceres, I., Canals, A., Benito, A., Díez, C., Lozano, M., Mateos, A., Navazo, M., Rodríguez, J., Rosell, J., Arsuaga, J.L., 2008. The first hominin of Europe. Nature 452, 465-469.
- Carmi, I., Segal, D., 1992. Rehovot radiocarbon measurements IV. Radiocarbon 34, 115-132.
- Chen, T., Yang, Q., Wu, E., 1994. Antiquity of *Homo sapiens* in China. Nature 368, 55-60.
- Clark, J.D., de Heinzelin, J., Schick, K.D., Hart, W.K., White, T.D., WoldeGabriel, G., Walter, R.C., Suwa, G., Asfaw, B., Vrba, E.S., Haile-Selassie, Y., 1994. African *Homo erectus* : old radiometric ages and young oldowan assemblages in the Middle Awash Valley, Ethiopia. Science 264, 1907-1910.
- Clarke, R.J., 1976. New cranium of *Homo erectus* from Lake Ndutu, Tanzania. Nature 262, 485-487.
- Clarke, R.J., 1985. A new reconstruction of the Florisbad cranium, with notes on the site. In: E. Delson (ed) Ancestors : The Hard Evidence. Alan R. Liss, New York, pp 301-305.
- Clarke, R.J., 1990. The Ndutu cranium and the origin of *Homo sapiens*. Journal of Human Evolution 19, 699-736.
- Clarke, R.J., 2000. A corrected reconstruction and interpretation of the *Homo erectus* calvaria from Ceprano, Italy. Journal of Human Evolution 39, 433-442.
- Colley, W.W., Lohnes, P.R., 1971. Multivariate data analysis. John Wiley & Sons, p 364.

- Condemi, S., 1988a. Caractères plésiomorphes et apomorphes de l'os temporal des Néandertaliens européens würmiens. In: E. Trinkaus (ed) *L'Anatomie*, ERAUL edn. Université de Liège, Liège, pp 49-52.
- Condemi, S., 1988b. Réexamen des hommes fossiles Riss-Würm de Saccopastore (Italie): caractères archaïques et néanderthaliens. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris* 306, Série II, 499-504.
- Condemi, S., 1989. Décalage dans l'apparition des traits néanderthaliens sur le crâne cérébral chez les fossiles du Riss-Würm. In: G. Giacobini (ed) *Hominidae*. Jaca Book, Milano, pp 357-362.
- Condemi, S., 1991. Some considerations concerning Neandertal features and the presence of Neandertals in the Near East. *Rivista di Antropologia (Roma)* LXIX, 27-38.
- Condemi, S., 1992. Les Hommes Fossiles de Saccopastore et leurs Relations Phylogénétiques. CNRS Editions, Paris, p 169.
- Condemi, S., 1996. Does the human fossil specimen from Reilingen (Germany) belong to *Homo erectus* or to the Neanderthal lineage? *Anthropologie* 34, 69-77.
- Condemi, S., 2001. Les Néanderthaliens de La Chaise. Comité des Travaux Historiques et Scientifiques (CTHS), Paris, p 175.
- Condemi, S., Koenigswald, W.v., 1997. Der Unterkiefer von Mauer. In: G.A. Wagner, K.W. Beinbauer (eds) *Homo heidelbergensis* von Mauer. Das Auftreten des Menschen in Europa. HVA, pp 200-214.
- Conroy, G.C., 2002. Speciosity in the early *Homo* lineage : too many, too few, or just about right ? *Journal of Human Evolution* 43, 759-766.
- Conroy, G.C., Jolly, C.J., Cramer, D., Kalb, J.E., 1978. Newly discovered fossil hominid skull from the Afar depression, Ethiopia. *Nature* 276, 67-70.
- Coon, C.S., 1962. The origin of races. Knopf, New York, p 724.
- Cowgill, L.W., Trinkaus, E., Zeder, M.A., 2007. Shanidar 10: A Middle Paleolithic immature distal lower limb from Shanidar Cave, Iraqi Kurdistan. *Journal of Human Evolution* 53, 213-223.
- Creed-Miles, M., Rosas, A., Kruszynski, R., 1996. Issues in the identification of Neandertal derivative traits at early post-natal stages. *Journal of Human Evolution* 30, 147-153.
- Cunningham, D.J., 1908. The evolution of the eyebrow region of the forehead with special reference to the excessive supraorbital development in the Neanderthal race. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh* 46, 283-311.
- Czarnetzki, A., 1982. Steinheim skull: a morphological comparison with Tautavel Man. In: H. de Lumley, M.A. de Lumley (eds) *L' Homo erectus* et la place de l'homme de Tautavel

- parmi les hominidés fossiles. Congrès international de Paléontologie humaine. CNRS, Nice, pp 875-893.
- Day, M., 1969. Omo human skeletal remains. *Nature* 222, 1135-8.
- Day, M.H., Leakey, R.E.F., Walker, A.C., Wood, B.A., 1976. New hominids from East Turkana, Kenya. *American Journal of Physical Anthropology* 45, 369-436.
- Day, M., Leakey, M.D., Magori, C., 1980. A new hominid fossil skull (L.H. 18) from the Ngaloba Beds, Laetoli, northern Tanzania. *Nature* 284, 55-56.
- Day, M., Stringer, C., 1982. A reconsideration of the Omo Kibish remains and the erectus-sapiens transition. In: H. de Lumley, M.A. de Lumley (eds) *L'Homo erectus et la Place de l'Homme de Tautavel parmi les Hominidés Fossiles*. Premier Congrès International de Paléontologie Humaine. CNRS, Nice, pp 814-846.
- Day, M., Stringer, C.B., 1991. Les restes crâniens d'Omo-Kibish et leur classification à l'intérieur du genre *Homo*. *L'anthropologie* 95, 573-94.
- Day, M.H., Leakey, R.E.F., Walker, A.C., Wood, B.A., 1976. New hominids from East Turkana, Kenya. *American Journal of Physical Anthropology* 45, 369-436.
- de Bonis, L., Melentis, J., 1982. L'Homme de Petralona: comparaisons avec l'Homme de Tautavel. In: H. de Lumley, M.A. de Lumley (eds) *L'Homo erectus et la Place de l'Homme de Tautavel parmi les Hominidés Fossiles*. Premier Congrès International de Paléontologie Humaine. CNRS, Nice, pp 847-874.
- de Lumley, H. de Lumley, M.A., (ed) 1982 *L'Homo erectus et la place de l'Homme de Tautavel parmi les hominidés fossiles*. Premier Congrès International de Paléontologie Humaine, Nice, p 1055.
- de Lumley, H., de Lumley, M.A., 1971. Découverte de restes humains anténéanderthaliens datés du début du Riss à la Caune de l'Arago (Tautavel, Pyrénées Orientales). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris* 272, Série D, 1739-1743.
- de Lumley, H., de Lumley, M.A., Fournier, A., 1982. La mandibule de l'Homme de Tautavel. In: H. de Lumley, M.A. de Lumley (eds) *L'Homo erectus et la Place de l'Homme de Tautavel parmi les Hominidés Fossiles*. Premier Congrès International de Paléontologie Humaine. CNRS, Nice, pp 178-221.
- de Lumley, H., Fournier, A., Park, Y.C., Yokoyama, Y., Demouy, A., 1984. Stratigraphie du remplissage pléistocène moyen de la Caune de l'Arago à Tautavel. Etude de huit carottages effectués de 1981 à 1983. *L'Anthropologie* 88, 5-18.
- de Lumley, H., Lordkipanidze, D., Féraud, G., Garcia, T., Perrenoud, C., Falguères, C., Gagnepain, J., Saos, T., Voinchet, P., 2002. Datation par la méthode  $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$  de la couche de cendres volcaniques (couche VI) de Dmanissi (Géorgie) qui a livré des restes d'hominidés fossiles de 1,81 Ma. *C. R. Palevol* 1, 181-189.

- de Lumley, M.A., 1984. Les Anténéanderthaliens. Les origines humaines et les époques de l'intelligence. Masson, pp 159-182.
- de Lumley, M.A., 2000. L'Homme de Tautavel. Les premiers habitants de l'Europe, Tautavel, pp 81-82.
- de Lumley, M.A., Gabounia, L., Vekua, A., Lordkipanidze, D., 2006. Les restes humains du Pliocène final et du début du Pléistocène inférieur de Dmanissi, Géorgie (1991–2000). I – Les crânes, D 2280, D 2282, D 2700. L'Anthropologie 110, 1-110.
- de Lumley, M.A., Sonakia, A., 1985. Première découverte d'un *Homo erectus* sur le continent indien à Hathnora, dans la moyenne vallée de la Narmada. L'Anthropologie 89, 13-61.
- de Lumley, M.A., Spitey, J., 1982. Le maxillaire de l'Homme de Tautavel. In: H. de Lumley, M.A. de Lumley (eds) *L'Homo erectus et la Place de l'Homme de Tautavel parmi les Hominidés Fossiles*. Premier Congrès International de Paléontologie Humaine. CNRS, Nice, pp 154-177.
- Dean, D., Hublin, J.-J., Holloway, R., Ziegler, R., 1998. On the phylogenetic position of the pre-Neandertal specimen from Reilingen, Germany. *Journal of Human Evolution* 34, 485–508.
- Deino, A.L., McBrearty, S., 2002.  $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$  dating of the Kapthurin Formation, Baringo, Kenya. *Journal of Human Evolution* 42, 185-210.
- Delson, E., Eldredge, N., Tattersall, I., 1977. Reconstruction of hominid phylogeny: a testable framework based on cladistic analysis. *Journal of Human Evolution* 6, 263-78.
- Détroit, F., 2002. Origine et évolution des *Homo sapiens* en Asie du Sud-Est : descriptions et analyses morphométriques de nouveaux fossiles. Thèse du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, p 444.
- Drennan, M.R., 1953. The Saldanha skull and its association. *Nature* 172, 791-3.
- Drennan, M.R., Singer, R., 1955. A Mandibular Fragment Probably of the Saldanha Skull. *Nature* 175, 364-5.
- Dreyer, T., 1935. A human skull from Florisbad, Orange Free States, with a note on the endocranial cast, by C.U. Ariëns Kappens. *Proceedings of the Section of Sciences of the Koninklijke Akademie van Wetenschappen* 38, 119-28.
- Dubois, E., 1893. Palaeontologische onderzoekingen op Java. *Verslag Mijnwezen Batavia* 10, 10-14.
- Dutour, O., 1989. Hommes Fossiles du Sahara. Peuplements holocènes du Mali septentrional. Editions du CNRS, Paris, p 342.
- Dutour, O., 1994. L'hypogée de Loisy en brie (Marne); lieu dit la Goutte d'Or. *Préhistoire et Protohistoire en Champagne Ardennes* 18, 63-64.

- Eldredge, N., Gould, S.J., 1972. Punctuated equilibria: An alternative to phyletic gradualism. In: T.J.M. Schopf (ed) *Models in Paleobiology*. Freeman, Cooper, San Francisco, pp 82-115.
- Eldredge, N., Tattersall, I., 1975. Evolutionary models, phylogenetic reconstruction and another look at hominid phylogeny. In: F.S. Szalay (ed) *Contributions to Primatology 5: Approaches to Primate Paleobiology*. Karger, Basel, pp 218-242.
- Elyaqtine, M., 1995. Variabilité et évolution de l'os temporal chez *Homo sapiens*. Comparaison avec *Homo erectus*. *Anthropologie* Thèse de l'Université Bordeaux 1, p 208.
- Elyaqtine, M., 2001. Morphological and functional aspects of the temporal bone articular tubercle in *Homo erectus* and *Homo sapiens*. *Human Evolution* 16, 159-168.
- Enlow, D.H., 1982. *Handbook of Facial Growth*. Saunders, W.B., Philadelphia, p 423.
- Ennouchi, E., 1962. Un crâne d'homme ancien au Jebel Irhoud (Maroc). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris* 254, 4330-4332.
- Ennouchi, E., 1963. Les Néanderthaliens du Jebel Irhoud (Maroc). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris* 256, 2459-2460.
- Ennouchi, E., 1975. New discovery of an Archanthropian in Morocco. *Journal of Human Evolution* 4, 441-443.
- Fabbri, P.F., 2007. Mandible and Taxonomy of the Earliest European *Homo*. *Human Evolution* 21, 298-300.
- Falguères, C., Yokoyama, Y., Shen, G., Bischoff, J.L., Ku, T.L., de Lumley, H., 2004. New U-series dates at the Caune de l'Arago, France. *Journal of Archaeological Science* 31, 941-952.
- Feibel, C.S., Lepre, C.J., Quinn, R.L., 2009. Stratigraphy, correlation, and age estimates for fossils from Area 123, Koobi Fora. *Journal of Human Evolution* 57, 112-122.
- Fornaciari, G., Mallegni, F., Pitti, C., Radmilli, A.M., 1982. Seconda campagna di scavo nella stazione del paleolitico inferiore a Castel di Guido presso Roma. *Atti della Società Toscana di Scienze Naturali. Serie A LXXXVIII*, 287-301.
- Fraipont, J., Lohest, M., 1887. La race humaine de Néanderthal ou de Cannstadt, en Belgique. *Recherches ethnographiques sur les ossements humains, découverts dans des dépôts quaternaires d'une grotte à Spy et détermination de leur âge géologique*. *Arch. Biol.* 7, 587-757.
- Franciscus, R.G., 2003. Internal nasal floor configuration in *Homo* with special reference to the evolution of Neandertal facial form. *Journal of Human Evolution* 44, 701-729.
- Franciscus, R.G., Trinkaus, E., 1988. Nasal morphology and the emergence of *Homo erectus*. *American Journal of Physical Anthropology* 75, 517-527.

- Franciscus, R.G., Trinkaus, E., 1995. Determinants of retromolar space presence in Pleistocene *Homo* mandibles. *Journal of Human Evolution* 28, 577-595.
- Gabounia, L., de Lumley, M.-A., Vekua, A., Lordkipanidze, D., de Lumley, H., 2002. Découverte d'un nouvel hominidé à Dmanissi (Transcaucasie, Géorgie). *C. R. Palevol* 1, 243-253.
- Gabunia, L., 1992. Der menschliche Unterkiefer von Dmanisi (Georgian, Kaukasus). *Jahrb. Romisch-Germanischen Zentral Museums* 39, 185-208.
- Gabunia, L., Vekua, A., Lordkipanidze, D., Swisher III, C.C., Ferring, R., Justus, A., Nioradze, M., Tvalchrelidze, M., Antón, S.C., Bosinski, G., Jöris, O., de Lumley, M.-A., Majsuradze, G., Mouskhelishvili, A., 2000. Earliest Pleistocene hominid cranial remains from Dmanisi, Republic of Georgia : Taxonomy, Geological setting, and age. *Science* 288, 1019-1025.
- Garrod, D.A., Bate, D.M.A., 1937. *The Stone Age of Mount Carmel. Excavations at the Wadi-el-Mughara. Vol I, 1.* Clarendon, Oxford, p 240.
- Gathogo, P.N., Brown, F.H., 2006. Revised stratigraphy of Area 123, Koobi Fora, Kenya, and new age estimates of its fossil mammals, including hominins. *Journal of Human Evolution* 51, 471-9.
- Geraads, D., Beriro, P., Roche, H., 1980. La faune et l'industrie lithique des sites à *Homo erectus* des carrières Thomas (Maroc). Précisions sur l'âge de ces Hominidés. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences* 291, 195-198.
- Geraads, D., Hublin, J.J., Jaeger, J.J., Tong, H., Sen, S., Toubeau, P., 1986. The Pleistocene hominid site of Ternifine, Algeria: New results on the environment, age, and human industries. *Quaternary Research* 25, 380-86.
- Gilbert, W.H., White, T.D., Asfaw, B., 2003. *Homo erectus*, *Homo ergaster*, *Homo "cepranensis"*, and the Daka cranium. *Journal of Human Evolution* 45, 255-259.
- Goodall, C.R., 1991. Procrustes methods and the statistical analysis of shape (with discussion). *Journal of the Royal Statistical Society. B* 53, 285-340.
- Gorjanovic-Kramberger, D., 1906. *Der diluviale Mensch von Krapina in Kroatien.* Kreidel's Verlag, p 277.
- Gower, J.C., 1975. Generalised Procrustes analysis. *Psychometrika* 40, 33-50.
- Greenacre, M.J., 1984. *Theory and applications of correspondence analysis.* Academic Press., London, p 365.
- Grimaud, D., 1982. Evolution du pariétal de l'homme fossile. Position de l'Homme de Tautavel parmi les hominidés. Thèse en Géologie des formations sédimentaires, option Préhistoire, Université de Provence, Aix-Marseille, p 705.

- Groves, C.P., Mazak, V., 1975. An approach to the taxonomy of the Hominidae : gracile Villafranchian hominids of Africa. *Casopsis pro mineralogii a geologii* 20, 225-246.
- Grün, R., 1996. A re-analysis of electron spin resonance dating results associated with the Petralona hominid. *Journal of Human Evolution* 30, 227-241.
- Grün, R., Brink, J.S., Spooner, N.A., Taylor, L., Stringer, C.B., Franciscus, R.G., Murray, A.S., 1996. Direct dating of Florisbad hominid. *Nature* 382, 500–501.
- Grün, R., Huang, P.-H., Huang, W., McDermott, F., Thorne, A.G., Stringer, C.B., Yan, G., 1998. ESR and U-series analyses of teeth from the palaeoanthropological site of Hexian, Anhui Province, China. *Journal of Human Evolution* 34, 555-564.
- Grün, R., Huang, P.-H., Wu, X., Stringer, C.B., Thorne, A.G., McCulloch, M., 1997. ESR analysis of teeth from the palaeoanthropological site of Zhoukoudian, China. *Journal of Human Evolution* 32, 83-91.
- Grün, R., Maroto, J., Eggins, S., Stringer, C., Robertson, S., Taylor, L., Mortimer, G., McCulloch, M., 2006. ESR and U-series analyses of enamel and dentine fragments of the Banyoles mandible. *Journal of Human Evolution* 50, 347-358.
- Grün, R., Stringer, C., McDermott, F., Nathan, R., Porat, N., Robertson, S., Taylor, L., Mortimer, G., Eggins, S., McCulloch, M., 2005. U-series and ESR analyses of bones and teeth relating to the human burials from Skhul. *Journal of Human Evolution* 49, 316-34.
- Grün, R., Stringer, C.B., 1991. ESR dating and the evolution of modern humans. *Archaeometry* 33, 153-99.
- Grün, R., Stringer, C.B., 2000. Tabun revisited: Revised ER chronology and new ESR and U-series analyses of dental material from Tabun C1. *Journal of Human Evolution* 39, 601-12.
- Grün, R., Thorne, A.G., 1997. Dating the Ngandong humans. *Science* 276, 1575.
- Hambach, U., 1996. Paläo-und gesteinsmagnetische Untersuchungen im Quartär der Grube Grafenrain: Fundplatz des Homo erectus heidelbergensis. *Mannheimer Geschichtsblätter* 1, 41–46.
- Hardy, M., 1890. Découverte d'une sépulture de l'époque quaternaire à Chancelade (Dordogne). *Int. Cong. Anthropol. Préhist. Archeol.*, Paris, pp 398-404.
- Harvati, K., Gunz, P., Nicholson, E., 2006. A 3-D look at the Tabun C2 jaw. 150 years of Neanderthal discoveries: early Europeans - continuity & discontinuity, Bonn, Germany.
- Harvati, K., Weaver, D., 2006. Reliability of cranial morphology in reconstructing Neanderthal phylogeny. In: K. Harvati, T. Harrison (eds) *Neanderthals Revisited*. Springer, Leipzig, Germany, p 336.



- Hauser, G., De Stephano, G.F., 1989. Epigenetic Variants of the Human Skull. Schweizerbart, Stuttgart, p 301.
- Heim, J.L., 1974. Les Hommes fossiles de La Ferrassie (Dordogne) et le problème de la définition des Néandertaliens classiques. *L'Anthropologie* 78, 81-112, 321-379.
- Heim, J.L., 1976. Les hommes fossiles de la Ferrassie. Tome 1. Le gisement, les squelettes adultes (crânes et squelettes du tronc). *Archives de l'Institut de Paléontologie Humaine Mémoire* 35, p 331.
- Heim, J.L., 1989. Une nouvelle reconstitution du crâne néanderthalien de La Chapelle-aux-Saints. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris* 308, 1187-92.
- Henry-Gambier, D., 2002. Les fossiles de Cro-Magnon (Les Eyzies-de-Tayac, Dordogne) : nouvelles données sur leur position chronologique et leur attribution culturelle. *Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris* 14, 89-112.
- Hershokvitz, L., Speirs, M.S., Frayer, D., Nadel, D., Wish-Betraz, S., Arensburg, B., 1995. Ohalo II H2: A 19,000-year-old skeleton from a water-logged site at the sea of Galilée, Israël. *American Journal of Physical Anthropology* 96, 215-234.
- Howell, F.C., 1960. European and northwest African Middle Pleistocene hominids. *Current Anthropology* 1, 195-232.
- Howells, W.W., 1973. Cranial variation in man: a study by multivariate analysis of patterns of difference among recent human populations. *Papers of the Peabody Museum of Archaeology and Ethnology, Harvard University* Vol. 67, p 259.
- Howells, W.W., 1978. Position phylétique de l'homme moderne. In: F. Singer-Polignac (ed) *Les origines et les époques de l'intelligence*. Masson, Paris, pp 217-232.
- Howells, W.W., 1980. *Homo erectus* - who, when and where : a survey. *Yearbook of Physical Anthropology* 23, 1-23.
- Howells, W.W., 1989. Skull Shapes and the map. *Craniometric analyses in the dispersion of modern Homo*, Vol. 79. Harvard University Press, Cambridge, p 189.
- Hrdlička, A., 1927. The Neanderthal phase of man. *Journal of the Royal Anthropological Institute* 57, 249-274.
- Huang, W., Fang, D., Ye, Y., 1982. Preliminary study of the fossil hominid skull and fauna from Hexian, Anhui. *Vertebrata Palasiatica* 20, 248-256.
- Hublin, J.-J., 1978a. Le torus occipital transverse et les structures associées. Evolution dans le genre *Homo*. Thèse de l'Université de Pierre et Marie Curie, Paris VI, p 176.
- Hublin, J.-J., 1978b. Quelques caractères apomorphes du crâne néandertalien et leur implication phylogénétique. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris - Série D* 287, 923-926.

- Hublin, J.-J., 1986. Some comments on the diagnostic features of *Homo erectus*. In: V.V. Novotny, A. Mizerova (eds) Fossil man. New facts - new ideas. Anthropos Institute - Moravian Museum, Brno, pp 175-187.
- Hublin, J.-J., 1988a. Caractères dérivés de la région occipito-mastoïdienne chez les néandertaliens. In: E. Trinkaus (ed) L'homme de Néandertal. Volume 3, l'anatomie, ERAUL edn. Université de Liège, Liège, pp 67-73.
- Hublin, J.-J., 1988b. Les plus anciens représentants de la lignée prénéandertalienne. In: E. Trinkaus (ed) L'Homme de Néandertal. Volume 3, l'anatomie, ERAUL edn. Université de Liège, Liège, pp 81-94.
- Hublin, J.-J., 1992. Recent human evolution in northwestern Africa. Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B 337, 185-191.
- Hublin, J.-J., 1998. Climatic changes, paleogeography, and the evolution of the neandertals. In: T. Akazawa, K. Aoki, O. Bar-Yosef (eds) Neandertals and modern humans in Western Asia. Plenum Press, New York and London, pp 295-310.
- Hublin, J.-J., 2001. Northwestern Africa and Middle Pleistocene hominids and their bearing on the emergence of *Homo sapiens*. In: L. Barham, K. Robson-Brown (eds) Human Roots: Africa and Asia in the Middle Pleistocene, CHERUB edn. Western Academic & Specialist Press Ltd, Bristol, pp 99-121.
- Hublin, J.J., 2009. The origin of Neandertals. Proceedings of the National Academy of Science of the USA 106, 16022-16027.
- Hublin, J.-J., Barroso, C., Medina, P., Fontugne, M., Reyss, J.L., 1995. The Mousterian site of Zafarraya (Andalucia, Spain): dating and implications on the Paleolithic peopling processes of Western Europe. C. r. Acad. Sci. 321, 931-937.
- Hublin, J.-J., Trinkaus, E., Stefan, V.H., 1998. The Mousterian human remains from Zafarraya (Andalucia, Spain) (Abst.). American Journal of Physical Anthropology Suppl. 26, 122-123.
- Hublin, J.J., 1988c. Les présapiens européens. In: E. Trinkaus (ed) L'Homme de Néandertal. Volume 3, l'anatomie, ERAUL edn. Université de Liège, Liège, pp 75-80.
- Hublin, J.J., 1991. L'émergence des *Homo sapiens* archaïques: Afrique du Nord-ouest et Europe occidentale. Thèse d'Etat de l'Université de Bordeaux 1, Bordeaux, p 708.
- Jabbour, R.S., Richards, G.D., Anderson, J.Y., 2002. Mandibular condyle traits in Neanderthals and other *Homo*: a comparative, correlative, and ontogenetic study. American Journal of Physical Anthropology 119, 144-155.
- Jacob, T., 1975. Morphology and palaeocology of early man in Java. In: R. Tuttle (ed) *Paleoanthropology, Morphology and Paleocology*. Mouton, The Hague, pp 311-326

- Jaeger, J.-J., 1973. Découverte d'un crâne d'hominidé dans le Pléistocène moyen du Maroc. Problèmes actuels de paléontologie. Evolution des vertébrés. CNRS, Paris, pp 897-902.
- Kaifu, Y., Aziz, F., Baba, H., 2005. Hominid mandibular remains from Sangiran: 1952–1986 collection. American Journal of Physical Anthropology 128, 497–519.
- Kaifu, Y., Aziz, F., Indriati, E., Jacob, T., Kurniawan, I., Baba, H., 2008. Cranial morphology of Javanese *Homo erectus*: New evidence for continuous evolution, specialization, and terminal extinction. Journal of Human Evolution 55, 551-580.
- Karavanić, I., Smith, F.H., 1998. The Middle/Upper Paleolithic interface and the relationship of Neanderthals and early modern humans in the Hrvatsko Zagorje, Croatia. Journal of Human Evolution 34, 223–248.
- Keith, A., 1925. The Antiquity of Man, 2. Williams and Northgate, London.
- Keith, A., 1927. A report on the Galilee skull. In: F. Turville-Petre (ed) Researches in Prehistoric Galilee. British School of Archaeology in Jerusalem, London, pp 53-106.
- Kendall, D., 1977. The diffusion of shape. Advances in Applied Probability 9, 428-30.
- Kendall, D., Kendall, W.S., 1980. Alignments in two-dimensional random sets of points. Advances in Applied Probability 12, 380-424.
- Kennedy, G.E., 1999. Is "*Homo rudolfensis*" a valid species? Journal of Human Evolution 36, 119-121.
- Kennedy, K.A.R., 2001. Middle and Late Pleistocene Hominids of South Asia. In: P.V. Tobias, M.A. Raath, J. Moggi-Cecchi, G.A. Doyle (eds) Humanity from African Naissance to Coming Millennia. Firenze University Press, Witwatersrand University Press, Firenze, Johannesburg, pp 167-74.
- King, W., 1864. The reputed fossil man of the Neanderthal. Quaterly Journal of Science 1, 88-97.
- Klein, R.G., 1994. Southern Africa before the Iron Age. In: R.S. Corrucini, R.L. Ciochon (eds) Integrative Paths to the Past: Paleoanthropological Advances in Honor of F. Clark Howell. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, NJ, pp 471-519.
- Klein, R.G., Avery, G., Cruz-Uribe, K., Steele, T.E., 2007. The mammalian fauna associated with an archaic hominin skullcap and later Acheulean artifacts at Elandsfontein, Western Cape Province, South Africa. Journal of Human Evolution 52, 164-186.
- Klingenberg, C.P., 2008. MorphoJ. Faculty of Life Sciences. University of Manchester, UK, [http://www.flywings.org.uk/MorphoJ\\_page.htm](http://www.flywings.org.uk/MorphoJ_page.htm)
- Koufos, G., 2007. The Petralona Man. Petralona Cave. Aristotle University Thessaloniki, Thessaloniki, pp 87-128.

- Kraatz, R., 1985. A review of recent research on Heidelberg man, *Homo erectus heidelbergensis*. In: E. Delson (ed) *Ancestors : The Hard Evidence*. Alan R. Liss, Inc., New York, pp 268-271.
- Kraatz, R., 1992. La mandibule de Mauer, *Homo erectus heidelbergensis*. In: M. Toussaint (ed) *Cinq Millions d'Années, l'Aventure Humaine*. ERAUL, Liège, pp 95-109.
- Kraatz, R., Querner, H., 1967. Die Entdeckung des Homo heidelbergensis durch Otto Schoetensack vor 60 Jahren. *Ruperto Carola* 42, 178-183.
- Krukoff, S., 1967. Séparation de l'euryon et de la bosse pariétale et agrandissement transversal du crâne à partir d'un os pariétal isolé. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris* 265, 1492-1495.
- Lahr, M., 1996. *The evolution of modern human diversity a study of cranial variation*. Cambridge Press, Cambridge, p 416.
- Larick, R., Ciochon, R.L., Zaim, Y., Suminto, Sudijono, Rizal, Y., Aziz, F., Reagan, M., Heizler, M., 2001. Early Pleistocene  $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$  ages for Bapang Formation hominins, Central Java, Indonesia. *Proceedings of the National Academy of Science of the USA* 98, 4866-4871.
- Le Gros Clark, W.E., 1978. *The fossil evidence for human evolution*. University of Chicago Press, Chicago, p 151.
- Leakey, L.B.S., Tobias, P.V., Martyn, J.E., Leakey, R.E.F., 1969. An Acheulean industry with prepared core technique and the discovery of a contemporary hominid mandible at Lake Baringo, Kenya. *Proceedings of the Prehistoric Society* 215, 48-76.
- Leakey, M., Hay, R., 1982. The chronological position of the fossil hominids of Tanzania. In: H. de Lumley, M.A. de Lumley (eds) *L'Homo erectus et la Place de l'Homme de Tautavel parmi les Hominidés Fossiles*. Premier Congrès International de Paléontologie Humaine. CNRS, Nice, pp 753-765.
- Leakey, M.D., Clarke, R.J., Leakey, L.S.B., 1971. New Hominid Skull from Bed I, Olduvai Gorge, Tanzania. *Nature* 232, 308-12.
- Leakey, R.E.F., 1973. Evidence for an Advanced Plio-Pleistocene Hominid from East Rudolf, Kenya. *Nature* 242, 447-50.
- Leakey, R.E.F., Walker, A.C., 1985. Further hominids from the Plio-Pleistocene of Koobi Fora, Kenya. *American Journal of Physical Anthropology* 67, 135-163.
- Leakey, R.E.F., Wood, B.A., 1973. New evidence of the genus *Homo* from East Rudolf, Kenya (II). *American Journal of Physical Anthropology* 39, 355-368.
- Leguebe, A., Toussaint, M., 1988. La mandibule et le cubitus de la Naulette. Morphologie et morphométrie. CNRS, Paris, p 125.

- Lévêque, F., Vandermeersch, B., 1980. Découverte des restes humains dans un niveau castelperronien à Saint-Césaire (Charente Maritime). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris* 291, Série D, 187–189.
- Lieberman, D.E., Pearson, O.M., Mowbray, K.M., 2000. Basicranial influence on overall cranial shape. *Journal of Human Evolution* 38, 291-315.
- Liu, W., Zhang, Y., Wu, X., 2005. Middle Pleistocene human cranium from Tangshan (Nanjing), southeast China: A new reconstruction and comparisons with *Homo erectus* from Eurasia and Africa. *American Journal of Physical Anthropology* 127, 253-62.
- Lordkipanidze, D., 1999. Early humans at the gate of Europe. *Evolutionary Anthropology* 8, 4.
- Lorr, M., 1983. *Cluster Analysis for Social Scientists*. Jossey-Bass, San Francisco, p 233.
- Lü, Z., 1990. La découverte de l'homme fossile de Jing-Niu-Shan. Première étude. *L'anthropologie* 94, 899-902.
- Macintosh, N.W.G., Larnach, S.L., 1972. The persistence of *Homo erectus* traits in Australian aboriginal crania. *Archaeology and Physical Anthropology in Oceania* 7, 1-7.
- Mallegni, F., Carnieri, E., Bisconti, M., Tartarelli, G., Ricci, S., Biddittu, I., Segre, A., 2003. *Homo cepranensis* sp. nov. and the evolution of African-European Middle Pleistocene hominids. *C. R. Palevol* 2, 153-9.
- Mallegni, F., Mariani-Costantini, R., Fornaciari, G., Longo, E.T., Giacobini, G., Radmilli, A.M., 1983. New European fossil hominid material from an Acheulean site near Rome (Castel di Guido). *American Journal of Physical Anthropology* 62, 263-274.
- Mallegni, F., Radmilli, A.M., 1988. Human temporal bone from the Lower Paleolithic site of Castel di Guido, near Rome, Italy. *American Journal of Physical Anthropology* 76, 175-182.
- Manega, P.C., 1995. New geochronological results from the Ndutu, Naisiusiu and Ngaloba Beds at Olduvai and Laetoli in northern Tanzania: their significance for evolution of modern humans. Bellagio Conference, Italy
- Manzi, G., 2004a. Human evolution at the Matuyama-Brunhes boundary. *Evolutionary Anthropology* 13, 11-24.
- Manzi, G., 2004b. Italian prehistoric promenades: the human fossil sample. From the "earliest European" to the latest Neandertals. *Miscelanea en homenaje a Emiliano Aguirre*, pp 221-30.
- Manzi, G., 2009. Il cranio di Ceprano. All'origine della divergenza tra Neandertal e *Homo sapiens*. In: F. Facchini, M.G. Belcastro (eds) *La lunga storia di Neandertal. Biologia e comportamento*. Jaca Book, Bologna, pp 47-60.

- Manzi, G., Mallegni, F., Ascenzi, A., 2001. A cranium for the earliest Europeans: Phylogenetic position of the hominid from Ceprano, Italy. *Proceedings of the National Academy of Science of the USA* 98, 10011-10016.
- Maroto, J. (ed) 1993 *Mandíbula de Banyoles en el Context dels Fòssils Humans del Pleistocè*. Centre d'Investigacions Arqueològiques, Girona, p 194.
- Marston, A.T., 1937. The Swanscombe skull. *Journal of the Royal Anthropological Institute of Great Britain and Ireland* 67, 339-406.
- Martin, H., 1923. *L'homme Fossile de La Quina*, 15 (Anatomie). Octave Doin, Paris, p 258.
- Maureille, B., 1994. *La face chez Homo erectus et Homo sapiens: recherche sur la variabilité morphologique et métrique*. Anthropologie. Thèse de l'Université Bordeaux 1, Bordeaux, p 634.
- Maureille, B., Houët, F., 1997. Nouvelles données sur des caractéristiques dérivées du massif facial supérieur des néandertaliens. *Anthropologie et Préhistoire* 108, 89-98.
- Mayr, E., 1950. Taxonomic categories in fossil hominids. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 15, 109-118.
- McBrearty, S., Brown, B., Deino, A., Kingston, J., Ward, S., 1999. Anatomy, context, age and affinities of hominids from the Kapthurin Formation, Baringo, Kenya. *The Paleoanthropology Society Meetings*. Academic Press, Columbus, Ohio, U.S.A., A12.
- McCown, T.D., Keith, A., 1939. *The Stone Age of Mount Carmel, Vol. II: The Fossil Human Remains from the Levallois-Mousterian*, 2. Oxford University Press, London, p 390.
- McDermott, F., Grün, R., Stringer, C.B., Hawkesworth, C.J., 1993. Mass-spectrometric U-series dates for Israeli Neanderthal/early modern hominid sites. *Nature* 363, 252-254.
- McDermott, F., Stringer, C.B., Grün, R., Williams, C.T., Din, V.K., 1996. New Late-Pleistocene uranium-thorium and ESR dates for the Singa hominid (Sudan). *Journal of Human Evolution* 31, 507-16.
- McDougall, I., Brown, F.H., 2006. Precise  $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$  geochronology for the upper Koobi Fora Formation, Turkana Basin, northern Kenya. *Journal of the Geological Society London* 163, 205-20.
- McDougall, I., Brown, F.H., Fleagle, J.G., 2008. Sapropels and the age of hominins Omo I and II, Kibish, Ethiopia. *Journal of Human Evolution* 55, 409-420.
- Mellars, P., 1996. *The Neanderthal Legacy*. NJ: Princeton University Press, Princeton, p 480.
- Mercier, N., 1992. *Apport des méthodes de datation radionucléaires à l'étude du peuplement préhistorique de l'Europe et du Proche-Orient au cours du Pléistocène supérieur*. Thèse de l'Université de Bordeaux 1, Bordeaux, p 139.

- Mercier, N., Valladas, H., Bar-Yosef, O., Vandermeersch, B., Stringer, C.B., 1993. Thermoluminescence Date for the Mousterian Burial Site of Es-Skhul, Mt.Carmel. *Journal of Archaeological Science* 20, 169-174.
- Millet, J.-J., 2003. Morphométrie comparée de l'ontogenèse crânienne des Hominoïdes actuels et fossiles. Thèse du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, p 508.
- Molleson, T., Cox, M., 1993. The Spitalfields Project volume 2-the anthropology. CBA research report 86. York: Council for British Archaeology.
- Mounier, A., Marchal, F., Condemi, S., 2009. Is *Homo heidelbergensis* a distinct species? New insight on the Mauer mandible. *Journal of Human Evolution* 56, 219-246.
- Movius, H., Vallois, H.V., 1959. Crâne Proto-Magdalénien et Vénus du Périgordien final trouvés dans l'Abri Pataud. *L'Anthropologie* 63, 213-232.
- Mturi, A.A., 1976. New hominid from Lake Ndutu. *Nature* 262, 484-485.
- Murrill, R.I., 1981. Petralona Man. A descriptive and comparative study, with new important information on Rhodesian man. Charles, C. Thomas publisher, Springfield, Illinois, p 1284.
- Nara, T., 1994. Etude de la variabilité de certains caractères métriques et morphologiques des Néandertaliens. *Anthropologie*. Thèse de l'Université de Bordeaux 1, Bordeaux, p 221.
- Nicholson, E., Harvati, K., 2006. Quantitative Analysis of Human Mandibular Shape Using Three-Dimensional Geometric Morphometrics. *American Journal of Physical Anthropology* 131, 368-83.
- O'Higgins, P., 2000. The study of morphological variation in the hominid fossil record: biology, landmark and geometry. *Journal of Anatomy* 197, 103-120.
- O'Higgins, P., Jones, N., 2006. Tools for statistical shape analysis, <http://www.york.ac.uk/res/fme/resources/software.htm>. Hull York Medical School, York.
- Oakley, K.P., 1964. The problem of man's antiquity. An historical survey *Bulletin of the British Museum of Natural History. Geology* 9, 171-172.
- Olivier, G., 1960. *Pratique anthropologique*. Vigot Frères, p 300.
- Parés, J.M., Pérez-Gonzalez, A., 1999. Magnetochronology and stratigraphy at Gran Dolina section, Atapuerca (Burgos, Spain). *Journal of Human Evolution* 37, 325-42.
- Partridge, T., 1982. The chronological positions of the fossil hominids of southern Africa. In: H. de Lumley, M.A. de Lumley (eds) *L'Homo erectus et la Place de l'Homme de Tautavel parmi les Hominidés Fossiles*. Premier Congrès International de Paléontologie Humaine. CNRS, Nice, pp 617-75.

- Patte, E., 1955. Les Néandertaliens, anatomie, physiologie, comparaisons. Masson et Cie, Paris, p 559.
- Petit-Maire, N., Dutour, O., 1987. Holocene populations of the Western and Southern Sahara : Mechtoids and paleoclimates. In: A. Close (ed) Prehistory of arid North Africa. Southern Methodist University Press, Dallas (US), pp 259-286.
- Piveteau, J., 1964. La grotte de Regourdou (Dordogne), Paléontologie Humaine. Annales de Paléontologie (Vertébrés) 50, 155-194.
- Piveteau, J., 1970. Les grottes de La Chaise (Charente). Paléontologie Humaine I. L'homme de l'abri Suard. Annales de Paléontologie (Vertébrés) 56, 175-225.
- Pope, G., 1992. Craniofacial evidence for the origin of modern humans in China. Yearbook of Physical Anthropology 35, 243-98.
- Poulianos, A.N., 1981. Pre-*sapiens* Man in Greece. Current Anthropology 22, 287-288.
- Prat, S., 2004. Les premiers représentants du genre *Homo*, en quête d'une identité. Apports de l'étude morphologique et de l'analyse cladistique. Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris 16, 17-35.
- Prossinger, H., Seidler, H., Wicke, L., Weaver, D., Recheis, W., Stringer, C.B., Müller, G.B., 2003. Electronic removal of encrustations inside the Steinheim cranium reveals paranasal sinus features and deformations, and provides a revised endocranial volume estimate. Anatomical Record (New Anat.) 273 B, 132-142.
- Rak, Y., 1986. The Neanderthal: a new look at an old face. Journal of Human Evolution 15, 151-64.
- Rak, Y., Ginzburg, A., Geffen, E., 2002. Does *Homo neanderthalensis* play a role in modern human ancestry? The mandibular evidence. American Journal of Physical Anthropology 119, 199-204.
- Raynal, J.P., Sbihi Alaoui, F.Z., Geraads, D., Magoga, L., Mohi, A., 2001. The earliest occupation of North-Africa: the Moroccan perspective. Quaternary International 75, 65-75.
- Rightmire, G.P., 1979. Cranial Remains of *Homo erectus* from Beds II and IV, Olduvai Gorge, Tanzania. American Journal of Physical Anthropology 51, 91-116.
- Rightmire, G.P., 1983. The Lake Ndutu cranium and early *Homo sapiens* in Africa. American Journal of Physical Anthropology 61, 245-254.
- Rightmire, G.P., 1985. The tempo of change in the evolution of mid-pleistocene *Homo*. In: E. Delson (ed) Ancestors : The Hard Evidence. Alan R. Liss, Inc., New York, pp 255-264.
- Rightmire, G.P., 1988. *Homo erectus* and later Middle Pleistocene humans. Annual Review of Anthropology 17, 239-59.



- Rightmire, G.P., 1990. The Evolution of *Homo erectus*. Comparative Anatomical Studies of an Extinct Human Species. Cambridge University Press, Cambridge, p 260.
- Rightmire, G.P., 1996. The human cranium from Bodo, Ethiopia: Evidence for speciation in the Middle Pleistocene? *Journal of Human Evolution* 31, 21-39.
- Rightmire, G.P., 1998. Human evolution in the Middle Pleistocene: The role of *Homo heidelbergensis*. *Evolutionary Anthropology* 6, 218-227.
- Rightmire, G.P., 2001a. Patterns of hominid evolution and dispersal in the Middle Pleistocene. *Quaternary International* 75, 77-84.
- Rightmire, G.P., 2001b. Comparison of Middle Pleistocene hominids from Africa and Asia. In: L. Barham, K. Robson-Brown (eds) *Human Roots. Africa and Asia in the Middle Pleistocene*. Western Academic & Specialist Publishers, Bristol, pp 123-134.
- Rightmire, G.P., 2004. Brain size and encephalization in early to Mid-Pleistocene *Homo*. *American Journal of Physical Anthropology* 124, 109-23.
- Rightmire, G.P., 2008. *Homo* in the middle Pleistocene: Hypodigms, variation, and species recognition. *Evolutionary Anthropology* 17, 8-21.
- Rightmire, G.P., Lordkipanidze, D., Vekua, A., 2006. Anatomical descriptions, comparative studies and evolutionary significance of the hominin skulls from Dmanisi, Republic of Georgia. *Journal of Human Evolution* 50, 115-41.
- Rink, W.H., Schwarcz, H., Smith, F., Radovčić, J., 1995. ESR ages for Krapina hominids. *Nature* 378, 24.
- Rohlf, F.J., Slice, D.E., 1990. Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. *Systematic Zoology* 39, 40-59.
- Rougier, H., 2003. Etude descriptive et comparative de Biache-Saint-Vaast (Biache-Saint-Vaast, Pas-de-Calais, France). *Anthropologie Biologique*. Université de Bordeaux 1, Bordeaux, p 418.
- Rosas, A., 1992. Ontogenia y Filogenia de la Mandíbula en la Evolución de los Homínidos. Aplicación de un Modelo de Morfogénesis a las Mandíbulas Fósiles de Atapuerca. PhD Thesis, Complutense University, Madrid,
- Rosas, A., 1995. Seventeen new mandibular specimens from the Atapuerca/Ibeas middle Pleistocene hominids sample (1985-1992). *Journal of Human Evolution* 28, 533-559.
- Rosas, A., 1997. A gradient of size and shape for the Atapuerca sample and Middle Pleistocene hominid variability. *Journal of Human Evolution* 33, 319-331.
- Rosas, A., 2001. Occurrence of Neanderthal features in mandibles from the Atapuerca-SH site. *American Journal of Physical Anthropology* 114, 74-91.

- Rosas, A., Bastir, M., Martínez-Maza, C., García-Tabernero, A., Lalueza-Fox, C., 2006. Inquiries into Neanderthal craniofacial development and evolution: “accretion” versus “organismic” models. In: K. Harvati, T. Harrison (eds) *Neanderthals Revisited*. Springer, Leipzig, Germany, pp 37-70.
- Rosas, A., Bermúdez de Castro, J.M., 1998. The Mauer mandible and the evolutionary significance of *Homo heidelbergensis*. *Geobios* 31, 687-697.
- Rosas, A., Bermúdez de Castro, J.M., Aguirre, E., 1991. Mandibules et dents d'Ibeas (Espagne) dans le contexte de l'évolution humaine en Europe. *L'Anthropologie* 4, 89-112.
- Rougier, H., Balzeau, A., 2007. La fosse sus-iniaque est-elle une autapomorphie des Néandertaliens? Analyse comparative de ses caractéristiques morphologiques externes et internes. *Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris* 19, 287.
- Saban, R., 1975. Les restes humains de Rabat (Kébibat). *Annales de Paléontologie (Vertébrés)* 61, 153-207.
- Santa Luca, A.P., 1980. The Ngandong Fossil Hominids: a comparative study of a eastern *Homo erectus* group, 78. *Yale University Publications in Anthropology*, New Haven, p 223.
- Sausse, F., 1975. Mandibule de la carrière Thomas I (Casablanca). *L'Anthropologie* 79, 81-112.
- Schmitz, R.W., 2006. A romantic valley and a discovery that has changed the world. In: R.W. Schmitz (ed) *Neanderthal 1856-2006*. Verlag Philip von Zabern, Main am Rhein, pp 35-44.
- Schmitz, R.W., Serre, D., Bonani, G., Feine, S., Hillgruber, F., Krainitzki, H., Pääbo, S., Smith, F.H., 2002. The Neanderthal type site revisited: interdisciplinary investigations of skeletal remains from the Neander Valley, Germany. *Proceedings of the National Academy of Science of the USA* 99, 13342-13347.
- Schoetensack, O., 1908. *Der Unterkiefer des Homo Heidelbergensis aus den Sanden von Mauer bei Heidelberg*, Leipzig, p 67.
- Schwarcz, H.P., Debénath, A., 1979. Datation absolue des restes humains de la Chaise-deVouthon (Charente) au moyen du déséquilibre des séries d'Uranium. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences* 288, 1155-1157.
- Schwartz, G.T., Tattersall, I., 2000. The human chin revisited: what is it and who has it? *Journal of Human Evolution* 38, 367-409.
- Semal, P., Rougier, H., Crevecoeur, I., Jungels, C., Flas, D., Hauzeur, A., Maureille, B., Germonpré, M., Bocherens, H., Pirson, S., Cammaert, L., De Clerck, N., Hambucken, A., Higham, T., Toussaint, M., van der Plicht, J., 2009. New data on the late

- Neandertals: Direct dating of the Belgian Spy fossils. *American Journal of Physical Anthropology* 138, 421-428.
- Sergi, S., 1944. Craniometria e craniografia del primo maleoantropo di Saccopastore. *Ricerche di Morphologia* 20-21, 733-791.
- Sergi, S., 1948a. Il cranio del secondo paleantropo di Saccopastore. *Palaeontografia Italica* 42, 25-164.
- Sergi, S., 1948b. Sulla morfologia della *facies anterior corporis maxillae* nei paleantropi di Saccopastore e del Monte Circeo. *Rivista di Anthropologia* 35, 401-408.
- Sergi, S., 1991. The Neandertal cranium of Monte Circe (Circeo I). In: M. Piperno, G. Scichilone (eds) *Il cranio neandertaliano Circeo 1: Studi e documenti*. Istituto Poligrafico e Zecca dello Stato. Libreria dello Stato, Roma, pp 23-175.
- Shen, G., Lu, T.L., Cheng, H., Edwards, R.L., Yuan, Z., Wang, Q., 2001. High-precision U-series dating of Locality 1 at Zhoukoudian, China. *Journal of Human Evolution* 41, 679-688.
- Shen, G., Xing, G., Gao, B., Granger, D.E., 2009. Age of Zhoukoudian *Homo erectus* determined with  $^{26}\text{Al}/^{10}\text{Be}$  burial dating. *Nature* 458, 198-200.
- Shao, Q., 2008. Chronological Study of the Earliest Human Settlement of Northern Europe: ESR/U-series Dating of the Mauer Site, Germany. *Museum National d'Histoire Naturelle, Paris*, p 66.
- Skinner, M.M., Gordon, A.D., Collard, N.J., 2006. Mandibular size and shape variation in the hominins at Dmanisi, Republic of Georgia. *Journal of Human Evolution* 51, 36-49.
- Smith, F.H., 1976. *The Neandertal Remains from Krapina: A Descriptive and Comparative Analysis*. Department of Anthropology. University of Tennessee, Knoxville, Tennessee, p 359.
- Smith, T.M., Tafforeau, P., Reid, D.J., Grün, R., Eggers, S., Boutakiout, M., Hublin, J.-J., 2007. Earliest evidence of modern human life history in North African early *Homo sapiens*. *Proceedings of the National Academy of Science of the USA* 104, 6128-6133.
- Sneath, P.H.A., 1995. Thirty years of numerical taxonomy. *Systematic Biology* 44, 281-98.
- Sonakia, A., 1985. Early Homo from Narmada Valley, India. In: E. Delson (ed) *Ancestors: The Hard Evidence*. Alan, R. Liss, New York, pp 334-338.
- Sonneville-Bordes, D., 1959. Position stratigraphique et chronologique relative des restes humains du Paléolithique Supérieur entre Loire et Pyrénées. *Annales de Paléontologie (Vertébrés)* 45, 19-51.
- Spitery, E., 1982a. L'occipital de l'Homme de Tautavel. Essai de reconstruction In: H. de Lumley, M.A. de Lumley (eds) *L'Homo erectus et la Place de l'Homme de Tautavel*

- parmi les Hominidés Fossiles. Premier Congrès International de Paléontologie Humaine. CNRS, Nice, pp 89-109.
- Spitery, J., 1982b. La face de l'Homme de Tautavel In: H. de Lumley, M.A. de Lumley (eds) *L'Homo erectus* et la Place de l'Homme de Tautavel parmi les Hominidés Fossiles. Premier Congrès International de Paléontologie Humaine. CNRS, Nice, pp 110-136.
- Spitery, J., 1982c. Le frontal de l'Homme de Tautavel In: H. de Lumley, M.A. de Lumley (eds) *L'Homo erectus* et la Place de l'Homme de Tautavel parmi les Hominidés Fossiles. Premier Congrès International de Paléontologie Humaine. CNRS, Nice, pp 21-61.
- Spoor, F., Stringer, C.B., Zonneveld, F., 1998. Rare temporal bone pathology of the Singa calvaria from Sudan. *American Journal of Physical Anthropology* 107, 41-50.
- Stefan, V.H., Trinkaus, E., 1998. Discrete trait and dental morphometric affinities of the Tabun 2 mandible. *Journal of Human Evolution* 34, 443-68.
- Stewart, T., 1977. The Neanderthal skeletal remains from Shanidar Cave, Iraq: A summary of findings to date. *Proceedings of the American Philosophical Society* 121, 121-165.
- Strait, D.S., Grine, F.E., Moniz, M.A., 1997. A reappraisal of early hominid phylogeny. *Journal of Human Evolution* 32, 17-82.
- Street, M., Terberger, T., Orschiedt, J., 2006. A critical review of the German Paleolithic hominin record. *Journal of Human Evolution* 51, 551-79.
- Stringer, C.B., 1979. A re-evaluation of the fossil human calvaria from Singa, Sudan. *Bulletin of the British Museum (Natural History) Geology* 32, 77-83.
- Stringer, C.B., 1983. Some further notes on the morphology and dating of the Petralona hominid. *Journal of Human Evolution* 12, 731-742.
- Stringer, C.B., 1984. The definition of *Homo erectus* and the existence of the species in Africa and Europe. *Courier Forschungs-Institut Senckenberg* 69, 131-143.
- Stringer, C.B., 1985. Middle Pleistocene hominid variability and the origin of Late Pleistocene humans. In: E. Delson (ed) *Ancestors : The Hard Evidence*. Alan R. Liss, Inc., New York, pp 289-295.
- Stringer, C.B., 1991. *Homo erectus* et «*Homo sapiens* archaïque». Peut-on définir *Homo erectus* ? In: J.-J. Hublin, A.-M. Tillier (eds) *Aux origines d'Homo sapiens*. PUF, Paris, pp 49-74.
- Stringer, C.B., 2006. The origin and dispersal of *Homo sapiens*: our current state of knowledge. In: P. Mellars, C. Stringer, O. Bar Yosef, K. Boyle (eds) *Rethinking the Human Revolution*. McDonald Institute for Archaeological Research Monograph series, Cambridge, pp 15-20.

- Stringer, C., 2000 Gibraltar and the Neanderthals 1848-1998. In C. Stringer, R.N.E., Barton, J.C., Finlayson (eds) *Neanderthals on the Edge*. David Brown Book Company, pp 133-138.
- Stringer, C.B., Cornish, L., Stuart-Macadam, P., 1985. Preparation and further study of the Singa skull from Sudan. *Bulletin of the British Museum, Natural History. Geology* 38, 347-58.
- Stringer, C.B., Hublin, J.-J., 1999. New age estimates for the Swanscombe hominid, and their significance for human evolution. *Journal of Human Evolution* 37, 873-877.
- Stringer, C.B., Hublin, J.J., Vandermeersch, B., 1984. The origin of anatomically modern humans in Western Europe. In: F.H. Smith, F. Spender (eds) *The Origins Of Modern Humans: A World Survey of the Fossil Evidence*. Alan R. Liss, New York, pp 51-135.
- Suzuki, H., Takai, F., 1970. *The Amud Man and His Cave Site*. Academic Press of Japan, Tokyo, p 439.
- Swisher, C.C., Rink, W.J., Antón, S.C., Schwarcz, H.P., Curtis, G.H., Suprijo, A., Widiasmoro, 1996. Latest *Homo erectus* of Java: Potential Contemporaneity with *Homo sapiens* in Southeast Asia. *Science* 274, 1870-74.
- Tamrat, E., Tohveny, N., Taieb, M., Opdyke, N., 1995. Revised magnetostratigraphy of the Plio-Pleistocene sedimentary sequence of the Olduvai Formation (Tanzania). *Palaeogeography, Palaeoclimatology Palaeoecology* 114, 273-83.
- Tattersall, I., 2000. Paleoanthropology: the last half-century. *Evolutionary Anthropology* 9, 2-16.
- Tattersall, I., 2009. La sistematica dei Neandertaliani e le loro strategie di sussistenza. In: F. Facchini, M.G. Belcastro (eds) *La lunga storia di Neandertal. Biologia e comportamento*. Jaca Book, Bologna, pp 31-46.
- Tattersall, I., Schwartz, J.H., 2006. The distinctiveness and systematic context of *Homo neanderthalensis*. In: K. Harvati, T. Harrison (eds) *Neanderthals Revisited*. Springer, Leipzig, Germany, pp 9-22.
- Thoma, A., 1957-1958. Métissage ou transformation? Essai sur les Hommes fossiles de Palestine. *L'Anthropologie* 61-62,
- Thoma, A., 1965. La définition des Néandertaliens et la position des hommes fossiles de Palestine. *L'Anthropologie* 69, 519-534.
- Tillier, A.M., 1986. Quelques aspects de l'ontogénèse du squelette crânien des Néandertaliens. *Fossil Man, new facts, new ideas. Anthropos, Brno*, pp 207-216
- Toussaint, M., Pirson, S., 2006. Neandertal Studies in Belgium: 2000-2005. *Periodicum Biologorum* 108, 373-87.

- Toussaint, M., Pirson, S., Lacroix, P.H., Lambermont, S., 2000. Houyet/Hulsonniaux : premières recherches modernes à la caverne de La Naulette. *Chronique de l'Archéologie wallonne* 8, 193-5.
- Trinkaus, E., 1983. *The Shanidar Neanderthals*. Academic Press, New York, p 528.
- Trinkaus, E., 1987. The Neandertal face: evolutionary and functional perspectives on a recent hominid face. *Journal of Human Evolution* 16, 429–443.
- Trinkaus, E., 1988. The evolutionary origins of the Neandertals or, why were there Neandertals? In: E. Trinkaus (ed) *L'Homme de Neandertal*. Volume 3, l'Anatomie, ERAUL edn. Université de Liège, Liège, pp 11-29.
- Trinkaus, E., 2003. Neandertal faces were not long; modern human faces are short. *Proceedings of the National Academy of Science of the USA* 100, 8142-45.
- Trinkaus, E., 2006. Modern Human versus Neandertal Evolutionary Distinctiveness. *Current Anthropology* 47, 597-620.
- Trinkaus, E., 2007. European early modern humans and the fate of the Neandertals. *Proceedings of the National Academy of Science of the USA* 104, 7367-7372.
- Trinkaus, E., Lemay, M., 1982. Occipital bun among later pleistocene hominids. *American Journal of Physical Anthropology* 57, 27-35.
- Twisselmann, F., 1991. La mandibule et le fragment de maxillaire supérieur de Loyangalani (rive est du lac Turkana, Kenya). *Anthropologie et Préhistoire* 102, 77-95.
- Uytterschaut, H.T., 1992. More about the hominid mandible KNM-BK 8518. In: M. Toussaint (ed) *Cinq Millions d'Années, l'Aventure Humaine*. ERAUL, Liège, pp 73-76.
- Valladas, H., Reys, J.L., Joron, J.L., Valladas, G., Bar-Yosef, O., Vandermeersch, B., 1988. Thermoluminescence dating of Mousterian 'Proto-Cro-Magnon' remains from Israel and the origin of modern man *Nature* 331, 614-616.
- Vallois, H.V. 1941-1946. Nouvelles recherches sur l'Homme de Chancelade. *L'Anthropologie* 50, 165-202.
- Vallois, H.V., 1955. La mandibule pré-moustérienne de Montmaurin. *Comptes Rendus Hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences* 240, 1577-1579.
- Vallois, H.V., 1969. Le temporal néanderthalien H27, de La Quina. *Etude anthropologique*. *L'Anthropologie* 73, 365-400, 525-544.
- Vallois, H.V., Billy, G., 1965. Nouvelles recherches sur les hommes fossiles de l'abri de Cro-Magnon. *L'Anthropologie* 69, 47-74, 247-272.
- Vallois, H.V., Vandermeersch, B., 1972. Le crâne moustérien de Qafzeh (Homo VI). *Etude anthropologique*. *L'Anthropologie* 76, 71-96.

- Vandermeersch, B., 1978. Le crâne pré-würmien de Biache-St-Vaast. Les origines humaines et les époques de l'intelligence, Fondation Singer-Polignac edn. Masson, Paris, pp 153-157.
- Vandermeersch, B., 1981. Les Hommes de Qafzeh (Israël). CNRS, Paris, p 319.
- Vandermeersch, B., 1981. Les premiers Homo sapiens au Proche-Orient. In: D. Ferembach (ed) Les processus de l'hominisation. CNRS, Paris, pp 97-100.
- Vandermeersch, B., 1985. The origin of Neandertals. In: E. Delson (ed) Ancestors: The Hard Evidence. Alan R. Liss, New York, pp 306–309.
- Vandermeersch, B., 1989. L'origine de l'Homme moderne : le point de vue du Paléanthropologue. In: G. Giacobini (ed) *Hominidae*. Actes du 2ème congrès international de Paléontologie humaine. Jaca Book, Turin, pp 415-421.
- Vekua, A., Lordkipanidze, D., Rightmire, G.P., Agusti, J., Ferring, R., Maisuradze, G., Mouskhelishvili, A., Nioradze, M., Ponce De León, M.S., Tappen, M., Tvalchrelidze, M., Zollikofer, C.P.E., 2002. A new skull of early *Homo* from Dmanisi, Georgia. *Science* 297, 85-89.
- Verna, C., 2006. Les restes humains moustériens de la station amont de La Quina - (Charente, France). Thèse de l'Université de Bordeaux 1, Bordeaux, p 629.
- Vleck, E., 1993. Fossile Menschenfunde von Weimar-Ehringsdorf. Konrad Theiss Verlag, Stuttgart, p 222.
- Wagner, G.A., 2001. Frühe Menschen in Mitteleuropa: Chronologie, Kultur, Umwelt. Kolloquium Heidelberg vom 9. bis 11. März 2000. Aachen, p 168.
- Walker, A.C., Leakey, R.E.F. (eds) 1993 The Nariokotome *Homo erectus* skeleton. Springer-Verlag, Berlin, p 457.
- Ward, J.H., 1963. Hierarchical Grouping to optimize an objective function. *Journal of American Statistical Association* 58, 236-44.
- Weidenreich, F., 1928. Die Morphologie des Schadels. In: F. Weidenreich (ed) Der Schadelfund von Weimar-Ehringsdorf. Gustav Fischer Verlag, Jena, pp. 41-138.
- Weidenreich, F., 1936. The mandible of *Sinanthropus pekinensis*: a comparative study. *Palaeontologia Sinica Series D*, 7, 1-162.
- Weidenreich, F., 1943. The skull of *Sinanthropus pekinensis*: A comparative study on a primitive hominid skull. *Palaeontologia Sinica* 10, 1-485.
- Weidenreich, F., 1951. Morphology of Solo Man. *Anthropological Papers of the American Museum of Natural History* 43, 205-290.

- Weinert, H., 1936. Der Urmenschenschädel von Steinheim. *Zeitschrift für Morphologie und Anthropologie* 35, 463-518.
- White, T.D., Folkens, P.A., 2000. *Human Osteology* second edition. Academic Press, San Diego, San Francisco, New York, Boston, London, Sydney, Tokyo, p 563.
- Widianto, H., Zeitoun, V., 2003. Morphological description, biometry phylogenetic position of the skull of Ngawi 1 (East Java, Indonesia). *International Journal of Osteoarchaeology* 13, 339-351.
- Wilks, S.S., 1962. *Mathematical Statistics*. John Wiley and Sons, New York, p 644.
- Wolpoff, M.H., 1980. *Paleoanthropology*. Knopf, Alfred A., New York, p 814.
- Wolpoff, M.H., 1991. «*Homo erectus*» et les origines de la diversité humaine. In: J.-J. Hublin, A.-M. Tillier (eds) *Aux origines d'Homo sapiens*. PUF, Paris, pp 97-155.
- Wolpoff, M.H., Frayer, D.W., 2005. Unique Ramus Anatomy for Neandertals? *American Journal of Physical Anthropology* 128, 245-51.
- Wolpoff, M.H., Wu, X., Thorn, A.G., 1984. Modern *Homo sapiens* origins: a general theory of human evolution involving the fossil evidence from East Asia. In: F.H. Smith, F. Spencer (eds) *The origins of modern humans: a world survey of the fossil evidence*. Alan R. Liss, New York, pp 441-83.
- Woo, J., 1965. Preliminary report on a skull of *Sinanthropus lantianensis* of Lantian, Shensi. *Scientia Sinica* 14, 1032-36.
- Wood, B., 1994. Taxonomy and Evolutionary Relationships of *Homo erectus*. *Courier Forschungs-Institut Senckenberg* 171, 159-165.
- Wood, B., 1999. '*Homo rudolfensis*' Alexeev, 1986-fact or phantom? *Journal of Human Evolution* 36, 115-118.
- Wood, B.A., 1979. The 'Neanderthals' of the College of Surgeons. *Annals of the Royal College of Surgeons of England* 61, 385-9.
- Wood, B.A., 1984. The origin of *Homo erectus*. *Courier Forschungs-Institut Senckenberg* 69, 99-111.
- Wood, B.A., 1993. Early *Homo*. How many species? In: W.H. Kimbel, L.B. Martin (eds) *Species, Species Concepts, and Primate Evolution*. Plenum Press, New York and London, pp 485-522.
- Wood, B.A., Noten, V., 1986. Preliminary observations on the BK 8518 mandible from Baringo, Kenya. *American Journal of Physical Anthropology* 69, 117-127.
- Woodward, A.S., 1921. A new cave man from Rhodesia, South Africa. *Nature* 108, 371-372.



- Woodward, A.S., 1938. A fossil skull of an ancestral Bushman from the Anglo-Egyptian Sudan. *Antiquity* 12, 193-5.
- Wu, R., 1988. The reconstruction of the fossil human skull from Jinniushan, Yinkoun Liaoning Province and its main features. *Acta Anthropologica Sinica* 7, 101-7.
- Wu, X., 1981. A well-preserved cranium of an archaic type of early *Homo sapiens* from Dali, China. *Scientia Sinica* 24, 530-41.
- Wymer, J., 1964. Excavations at Barnfield Pit, 1955-1960. In: C. Ovey (ed) *The Swanscombe skull*. Royal Anthropological Institute, London, pp 19-61.
- Yin, G., Zhao, H., Yin, J., Lu, Y., 2001. Chronology of the stratum containing the skull of the Dali Man. *Chinese Science Bulletin* 47, 1302-1307.
- Yokoyama, Y., Falguères, C., Sémah, F., Jacob, T., Grün, R., 2008. Gamma-ray spectrometric dating of late *Homo erectus* skulls from Ngandong and Sambungmacan, Central Java, Indonesia. *Journal of Human Evolution* 55, 274-277.
- Yokoyama, Y., Nguyen, H.V., 1981. Datation directe de l'Homme de Tautavel par la spectrométrie gamma, non destructive, du crâne humain fossile Arago XXI. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris Série III*, 292, 741-744.
- Zeitoun, V., 2000. Révision de l'espèce *Homo erectus* (Dubois, 1893). Utilisation des données morphologiques et métriques en cladistique, reconsidération du cas *Homo erectus*. *Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris* 12, 1-200.
- Zeitoun, V., 2001. The taxinomial position of the skull of Zuttiyeh. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences - Series IIA - Earth and Planetary Science* 332, 521-525.
- Zelditch, M.L., Swiderski, D.L., Sheets, S.D., Fink, W.L., 2004. *Geometric Morphometrics for Biologists*. Elsevier, p 443.
- Ziegler, R., Dean, D., 1998. Mammalian fauna and biostratigraphy of the pre-Neandertal site of Reilingen, Germany. *Journal of Human Evolution* 34, 469-84.



## INDEXE

---



## INDEXE DES FIGURES

---

fig. 1 : Vues de la mandibule de Mauer.....	6
fig. 2 : Synthèse des scénarios évolutifs majeurs pour le Pléistocène moyen.....	11
fig. 3 : Localisation des sites fossiles du Pléistocène moyen.....	42
fig. 4 : Caractères morphologiques de la mandibule.....	55
fig. 5 : Caractères morphologiques du massif facial supérieur.....	56
fig. 6 : Caractères morphologiques de la calvaria.....	58
fig. 7 : Etapes de l'Analyse Procrustes Généralisée.....	67
fig. 8 : Représentation de l'espace de conformation de Kendall pour des triangles.....	69
fig. 9 : Position des points repères sur la mandibule.....	71
fig. 10 : Position des points repères sur le massif facial supérieur.....	72
fig. 11 : Position des points repères sur la calvaria.....	73
fig. 12 : Face antérieure de la symphyse des spécimens Tighenif 3, Mauer, La Ferrassie 1, Abri Pataud 1 et Sahara 1.....	80
fig. 13 : Les mandibules Tighenif 3, Mauer, La Ferrassie 1, Abri Pataud 1 et Sahara 7 en <i>norma lateralis</i> .....	86
fig. 14 : Vue interne des mandibules Tighenif 3, Mauer, La Ferrassie 1, Abri Pataud 1 et Sahara 9.....	102
fig. 15 : Dendrogrammes de la classification hiérarchique : analyse générale (a), analyse partielle, Pléistocène inférieur (b).....	109
fig. 16 : Dendrogrammes de la classification hiérarchique issus de l'analyse partielle portant sur les individus du Pléistocène moyen.....	117
fig. 17 : Présentation des points repères utilisés dans l'analyse par morphométrie géométrique (mandibule de Mauer).....	125
fig. 18 : Analyse en Composantes Principales sur la mandibule. Présentation des composantes 1 et 2 qui représentent 39,32% de la variance.....	130
fig. 19 : Conformations extrêmes en <i>norma lateralis</i> , <i>norma facialis</i> et <i>norma verticalis</i> de la mandibule pour les composantes 1 et 2 de l'ACP.....	131
fig. 20 : Résultats de l'analyse discriminante linéaire sur la mandibule.....	137
fig. 21 : Conformations extrêmes en <i>norma lateralis</i> , <i>norma facialis</i> et <i>norma verticalis</i> de la mandibule pour chaque fonction discriminante.....	138

fig. 22 : Massif facial supérieur en <i>norma facialis</i> . De haut en bas : Petralona, Kabwe 1, Steinheim, La Chapelle-aux-Saints et Abri Pataud 1.....	156
fig. 23 : Massif facial supérieur en <i>norma lateralis</i> . De haut en bas : Petralona, Kabwe 1, Steinheim, La Ferrassie 1 et Abri Pataud 1.....	173
fig. 24 : Dendrogrammes de la classification hiérarchique basés sur le massif facial supérieur : analyse générale (a), analyse partielle Pléistocène inférieur (b).....	182
fig. 25 : Présentation des points repères utilisés dans l'analyse par morphométrie géométrique (crâne de Petralona).....	194
fig. 26 : Analyse en Composantes Principales sur le massif facial supérieur. Présentation des composantes 1 et 2 qui représentent 39,88% de la variance.....	199
fig. 27 : Conformations extrêmes en <i>norma facialis</i> et <i>norma lateralis</i> du massif facial supérieur pour les composantes 1 et 2 de l'ACP.....	200
fig. 28 : Résultats de l'analyse discriminante linéaire sur le massif facial supérieur.....	206
fig. 29 : Conformations extrêmes en <i>norma facialis</i> et <i>norma lateralis</i> du massif facial supérieur pour chaque fonction discriminante.....	207
fig. 30 : Calvariae en <i>norma frontalis</i> . De haut en bas : Zhoukoudian crâne III (ZH III), Petralona, Kabwe 1, La Chapelle-aux-Saints et Abri Pataud 1.....	226
fig. 31 : Calvariae en <i>norma occipitalis</i> . De haut en bas : Sangiran 4, Petralona, Kabwe 1, La Ferrassie 1 et Cro-Magnon I.....	242
fig. 32 : Calvariae en <i>norma lateralis</i> . De haut en bas (Gauche) : Sangiran 2, Ceprano, Petralona, Kabwe 1 ; (Droite) : Steinheim, La Ferrassie 1, Cro-Magnon I.....	254
fig. 33 : Dendrogrammes des classifications hiérarchiques basées sur la calvaria : analyse générale (a), analyse partielle (b).....	271
fig. 34 : Dendrogramme de la classification hiérarchique basée sur la calvaria : analyse partielle – II.....	285
fig. 35 : Présentation des points repères utilisés dans l'analyse par morphométrie géométrique (crâne de Spy 1 © IRSNB, Bruxelles, Belgique).....	294
fig. 36 : Analyse en Composantes Principales sur la calvaria. Présentation des composantes 1 et 2 qui représentent 58,34% de la variance.....	299
fig. 37 : Conformations extrêmes en <i>norma lateralis</i> , <i>norma facialis</i> et <i>norma verticalis</i> de la calvaria pour les composantes 1 et 2 de l'ACP.....	300
fig. 38 : Résultats de l'analyse discriminante linéaire sur la calvaria.....	306
fig. 39 : Conformations extrêmes en <i>norma lateralis</i> , <i>norma facialis</i> et <i>norma verticalis</i> de la calvaria pour chaque fonction discriminante.....	307

fig. 40 : Hypothèses évolutives au Pléistocène moyen selon Rightmire (1998) 39a et selon Hublin (2001) 39b.....331

fig. 41 : Hypothèses évolutives au Pléistocène moyen selon la théorie de l'accrétion 40a et selon Bermudez de Castro et al. (1997) ou Mallegni et al. (2003) 40b.....332

fig. 42 : Principaux caractères diagnostiques d'*Homo heidelbergensis* sur la mandibule.....338

fig. 43 : Principaux caractères diagnostiques d'*Homo heidelbergensis* sur le massif facial supérieur.....338

fig. 44 : Principaux caractères diagnostiques d'*Homo heidelbergensis* sur la calvaria.....339

## INDEXE DES TABLEAUX

---

tab. 1 : Détail des séries d'Hommes modernes historiques et contemporains utilisés dans l'analyse.....	22
tab. 2 : Résumé des spécimens de l'étude.....	43
tab. 3 : Caractères morphologiques de la mandibule.....	55
tab. 4 : Caractères morphologiques du massif facial supérieur.....	57
tab. 5 : Caractères morphologiques de la calvaria.....	59
tab. 6 : Description des points repères sur la mandibule.....	71
tab. 7 : Description des points repères sur le massif facial supérieur.....	72
tab. 8 : Description des points repères de la calvaria.....	73
tab. 9 : Etats des caractères morphologiques de la symphyse pour chaque spécimen fossile de l'étude.....	82
tab. 10 : Caractères et occurrences des états de caractères de la symphyse au sein de l'échantillon.....	83
tab. 11 : Etats des caractères morphologiques de la face latérale du corps mandibulaire pour chaque spécimen fossile de l'étude.....	89
tab. 12 : Caractères et occurrences des états de caractères de la face latérale du corps mandibulaire au sein de l'échantillon.....	90
tab. 13 : Etats des caractères morphologiques de la face latérale de la branche montante pour chaque spécimen fossile de l'étude.....	94
tab. 14 : Caractères et occurrences des états de caractères de la face latérale de la branche montante au sein de l'échantillon.....	95
tab. 15 : Etats des caractères morphologiques de la face interne de la branche montante pour chaque spécimen fossile de l'étude.....	99
tab. 16 : Caractères et occurrences des états de caractères de la face interne de la branche montante au sein de l'échantillon.....	100
tab. 17 : Etats des caractères morphologiques de la face interne du corps mandibulaire pour chaque spécimen fossile de l'étude.....	103
tab. 18 : Caractères et occurrences des états de caractères de la partie interne du corps mandibulaire au sein de l'échantillon.....	104



tab. 19 : Classification hiérarchique. Description des principaux nœuds des dendrogrammes issus de l'analyse générale et de l'analyse partielle.....	110
tab. 20 : Description des clusters des Hommes modernes et des Néandertaliens par les états de caractères morphologiques les plus significatifs pour l'analyse générale.....	111
tab. 21 : Description des clusters du Pléistocène moyen et inférieur et du Pléistocène moyen afro-européen par les états de caractères morphologiques les plus significatifs pour l'analyse générale.....	113
tab. 22 : Description des clusters du Pléistocène moyen et inférieur et du Pléistocène moyen afro-européen par les états de caractères les plus significatifs pour l'analyse partielle.....	115
tab. 23 : Classification hiérarchique. Description des principaux nœuds des dendrogrammes issus des analyses partielles – Pléistocène moyen, avec SH1 et KNM-WT 15000 et sans SH1 et KNM-WT 15000.....	118
tab. 24 : Description des clusters du Pléistocène moyen et inférieur et du Pléistocène moyen afro-européen par les états de caractères les plus significatifs pour l'analyse partielle 2.....	119
tab. 25a : Spécimens de l'Holocène inclus dans l'analyse par morphométrie géométrique de la mandibule.....	124
tab. 25b : Spécimens du Pléistocène inclus dans l'analyse par morphométrie géométrique de la mandibule.....	125
tab. 26 : Points repères utilisés dans l'analyse de la mandibule par morphométrie géométrique.....	126
tab. 27 : Composantes principales regroupant plus de 90% de la variance totale.....	127
tab. 28 : Résultats du test de Box sur les matrices de covariance des trois groupes déterminés pour l'analyse discriminante sur la mandibule.....	132
tab. 29 : Qualité de la discrimination et valeurs propres des fonctions de l'analyse discriminante linéaire.....	133
tab. 30 : Contributions des composantes principales aux fonctions discriminantes et coefficients par fonction.....	133
tab. 31 : Etats des caractères de la région orbitaire et de l'ouverture nasale pour chaque spécimen fossile de l'étude.....	157
tab. 32 : Caractères et occurrences des états de caractères de la région orbitaire et de l'ouverture nasale au sein de l'échantillon.....	158

tab. 33 : Etats des caractères morphologiques du zygomatique pour chaque spécimen fossile de l'étude.....	165
tab. 34 : Caractères et occurrences des états de caractères du zygomatique au sein de l'échantillon.....	166
tab. 35 : Etats des caractères de l'os maxillaire pour chaque spécimen fossile de l'étude.....	174
tab. 36 : Caractères et occurrences des états de caractères du maxillaire au sein de l'échantillon.....	175
tab. 37 : Description des principaux nœuds des dendrogrammes issus de l'analyse générale et de l'analyse partielle.....	183
tab. 38 : Analyse générale : Présentation des caractéristiques morphologiques statistiquement significative pour décrire les classes des Hommes modernes et des Néandertaliens.....	185
tab. 39 : Analyse générale : Présentation des caractéristiques morphologiques statistiquement significatives pour décrire les classes formées par les spécimens du Pléistocène moyen et du Pléistocène inférieur .....	186
tab. 40 : Analyse partielle : Présentation des caractéristiques morphologiques statistiquement significatives pour décrire les classes formées par les spécimens du Pléistocène moyen et les spécimens du Pléistocène inférieur .....	188
tab. 41a : Spécimens de l'Holocène inclus dans l'analyse par morphométrie géométrique du massif facial supérieur.....	193
tab. 41b : Spécimens du Pléistocène inclus dans l'analyse par morphométrie géométrique du massif facial supérieur.....	194
tab. 42 : Points repères utilisés dans l'analyse du massif facial supérieur par morphométrie géométrique.....	194
tab. 43 : Composantes principales regroupant plus de 90% de la variance totale.....	195
tab. 44 : Résultats du test M de Box sur les matrices de covariance des trois groupes déterminés pour l'analyse discriminante du massif facial supérieur.....	201
tab. 45 : Qualité de la discrimination et valeurs propres des fonctions de l'analyse discriminante linéaire.....	202
tab. 46 : Contributions des composantes principales aux fonctions discriminantes et coefficient par fonction.....	202
tab. 47 : Etats des caractères morphologiques généraux de la calvaria et du frontal pour chaque spécimen fossile de l'étude.....	228

tab. 48 : Caractères et occurrences des états de caractères généraux de la calvaria et du frontal au sein de l'échantillon.....	230
tab. 49 : Etats des caractères morphologiques du pariétal pour chaque spécimen fossile de l'étude.....	236
tab. 50 : Caractères et occurrences des états de caractères du pariétal au sein de l'échantillon.....	238
tab. 51 : Etats des caractères morphologiques de l'occipital pour chaque spécimen fossile de l'étude.....	246
tab. 52 : Caractère et occurrences des états de caractères de l'occipital au sein de l'échantillon.....	248
tab. 53 : Etats des caractères morphologiques du temporal pour chaque spécimen fossile de l'étude.....	258
tab. 54 : Caractères et occurrences des états de caractères du temporal au sein de l'échantillon.....	260
tab. 55 : Description des principaux nœuds des dendrogrammes issus de l'analyse générale et de l'analyse partielle – I.....	270
tab. 56 : Analyse générale : Présentation des caractéristiques morphologiques statistiquement significatives pour décrire les classes des Hommes modernes et des Néandertaliens.....	274
tab. 57 : Analyse générale : Présentation des caractéristiques morphologiques statistiquement significatives pour décrire les classes des spécimens du Pléistocène moyen et des spécimens du Pléistocène inférieur.....	277
tab. 58 : Analyse partielle – I : Présentation des caractéristiques morphologiques significatives pour décrire le groupe du Pléistocène moyen et le groupe Pléistocène inférieur – « archaïques » – Zhoukoudian – Hexian.....	280
tab. 59 : Analyse partielle – I : Présentation des caractéristiques morphologiques significatives pour décrire le groupe du Pléistocène inférieur – Ngawi 1 et le groupe Pléistocène inférieur – Zhoukoudian – Hexian – Ngandong – KNM-ER 3733.....	282
tab. 60 : Description des principaux nœuds du dendrogramme issus de l'analyse partielle – II.....	284
tab. 61 : Analyse partielle – II : Présentation des caractéristiques morphologiques significatives pour décrire le groupe du Pléistocène moyen comprenant Ceprano et le groupe Ngandong – Pléistocène inférieur – Zhoukoudian comprenant OH 9.....	286

tab. 62a : Spécimens de l'Holocène inclus dans l'analyse de la calvaria par morphométrie géométrique.....	293
tab. 62b : Spécimens du Pléistocène inclus dans l'analyse de la calvaria par morphométrie géométrique.....	294
tab. 63 : Points repères utilisés dans l'analyse de la calvaria par morphométrie géométrique.....	295
tab. 64 : Composantes principales regroupant plus de 90% de la variance totale.....	295
tab. 65 : Résultats du test M de Box sur les matrices de covariance des trois groupes déterminés pour l'analyse discriminante de la calvaria.....	301
tab. 66 : Qualité de la discrimination et valeurs propres des fonctions de l'analyse discriminante linéaire.....	302
tab. 67 : Contributions des composantes principales aux fonctions discriminantes et coefficient par fonction.....	302
tab. 68a : Récapitulation des caractères de la mandibule et de leurs états pour les différents groupes fossiles considérés dans l'étude.....	329
tab. 68b : Récapitulation des caractères du massif facial supérieur et de leurs états pour les différents groupes fossiles considérés dans l'étude.....	329
tab. 68c : Récapitulation des caractères de la calvaria et de leurs états pour les différents groupes fossiles considérés dans l'étude.....	330

## Résumé :

La découverte de nouveaux fossiles au Pléistocène moyen a entraîné la révision de l'espèce *Homo heidelbergensis*. La morphologie particulière de la mandibule de Mauer (holotype de l'espèce) et l'intégration de nombreux fossiles ne présentant pas de mandibule dans le taxon ne permettent pas l'émergence d'un consensus: une espèce afro-européenne ancêtre des *Homo sapiens* et des Néandertaliens, ou un taxon européen ancêtre des Néandertaliens.

Je teste la validité de l'espèce à l'aide de deux approches: une analyse morphologique (méthode usuelle d'identification d'espèces) et une analyse par morphométrie géométrique sur la mandibule, la face et la calvaria de 134 fossiles du Pléistocène et de 128 Hommes actuels.

139 caractères (mandibule: 39, face: 35, calvaria: 65) ont été analysés grâce à une analyse de morphologie comparée et à une analyse phénétique pour obtenir des groupes basés sur les similarités entre spécimens.

Une seconde analyse par morphométrie géométrique basée sur 30 points repères (mandibule: 8, face: 8, calvaria: 14) me permet d'étudier la structure géométrique des spécimens.

Les résultats des analyses morphologiques soutiennent *Homo heidelbergensis* en tant que taxon valide. Il peut être différencié des autres *Homo* sp. du Pléistocène et défini par une liste de traits morphologiques. Leur présence chez des fossiles Africains et Européens supporte l'hypothèse d'un taxon afro-européen ancêtre des Néandertaliens et des *Homo sapiens*.

L'analyse par morphométrie géométrique montre que la structure géométrique des spécimens du taxon est proche de celle de la plupart des autres *Homo* sp. du Pléistocène.

Je propose une révision de la diagnose d'*Homo heidelbergensis* Schoetensack, 1908.

## Abstract :

The recognition of a greater diversity in the mid-Pleistocene fossil record led to a reconsideration of the species *Homo heidelbergensis*. Due to the peculiar morphology of the Mauer mandible (species' holotype), and the placement of numerous fossils without mandible in the taxon there is no consensus concerning *Homo Heidelbergensis*: an Afro-European taxon ancestral to *Homo sapiens* and Neandertals, or a European species ancestral to Neandertals.

I test the validity of *Homo heidelbergensis* using two methods: the basis of species recognition: anatomical description, and geometric morphometrics on mandibles, faces and calvariae of 134 Pleistocene fossils and 128 extant humans.

I provide a comparative morphological analysis using 139 traits (mandible: 39, face: 35, calvaria: 65) that were analysed through a phenetic analysis to obtain clusters based on morphological similarities between specimens.

I also provide a morphometric geometrics analysis based on 30 landmarks (mandible: 8, face: 8, calvaria: 14) in order to understand the specimens' geometric structure.

Results from phenetic and comparative morphology analyses point toward the validity of *Homo heidelbergensis* as a taxon. It can be differentiated from other Pleistocene *Homo* sp., and characterized thanks to a set of morphological traits. Their presence in African and European specimens supports the hypothesis of an Afro-European taxon as the common ancestor to Neandertals and *Homo sapiens*.

Morphometric geometrics analysis results are less clear-cut; the geometric structure of the specimen of the taxon is similar to most other Pleistocene *Homo* sp.

I nonetheless propose a revised diagnose of *Homo heidelbergensis* Schoetensack, 1908.