

Définition du taxon *Homo heidelbergensis* Schoetensack, 1908 : analyse phénétique du massif facial supérieur des fossiles du genre *Homo* du Pléistocène moyen

Definition of the taxon *Homo heidelbergensis* Schoetensack, 1908: phenetic analysis of the upper face of Middle Pleistocene *Homo* specimens

A. Mounier

Reçu le 10 mars 2010 ; accepté le 4 avril 2011
© Société d'anthropologie de Paris et Springer-Verlag France 2011

Résumé La découverte de nouveaux fossiles au Pléistocène moyen a entraîné la reconsidération de l'espèce *Homo heidelbergensis*. La morphologie particulière de la mandibule de Mauer (holotype) et l'inclusion de nombreux fossiles ne présentant pas de mandibule dans le taxon ne permettent pas l'émergence d'un consensus. L'espèce est considérée comme un taxon afro-européen ancêtre des *Homo sapiens* et des *H. neanderthalensis* ou comme un taxon européen ancêtre des Néandertaliens. La validité de l'espèce est souvent contestée, et la diagnose de 1908 ne permet pas l'attribution de nouveaux spécimens au taxon. Nous testons la validité d'*H. heidelbergensis* grâce à une approche phénétique menée sur le massif facial supérieur de 27 fossiles et 94 Hommes de l'Holocène. Trente-trois caractères morphologiques codés sont analysés pour obtenir des groupes de spécimens et quantifier leur description par des caractères morphologiques statistiquement significatifs. Les résultats soutiennent l'existence d'une espèce valide, distincte des autres taxons du genre *Homo* et définie par une liste de caractères sur le massif facial supérieur. Ce taxon inclut des fossiles africains et européens du Pléistocène moyen et pourrait représenter l'espèce ancestrale d'*H. neanderthalensis* et d'*H. sapiens*. La mandibule de Mauer peut être intégrée à l'hypodigme de ce taxon, *H. heidelbergensis* est donc le nomen approprié pour le désigner. Nous proposons une liste de traits morphologiques diagnostiques sur le massif facial supérieur. **Pour citer cette revue : Bull. Mém. Soc. Anthropol. Paris 23 (2011).**

Mots clés Pléistocène moyen · *Homo heidelbergensis* · Phénétique · Morphologie · Massif facial supérieur

Abstract The recognition that greater diversity exists in the Middle Pleistocene fossil record than previously thought has led to a reconsideration of the species *Homo heidelbergensis*. Because of the particular morphology of the Mauer mandible (holotype) and the fact that so many fossils without mandibles have been placed in the taxon, it has not been possible to arrive at a consensus. The species is considered either as an Afro-European taxon which is ancestral to *H. sapiens* and *H. neanderthalensis*, or as a European species ancestral to Neanderthals. The validity of the taxon has often been questioned and the 1908 diagnosis of *H. heidelbergensis* cannot be used to add new fossils to the hypodigm. We offer a test of the validity of the taxon *H. heidelbergensis* using a phenetic approach applied to the upper face of 27 Pleistocene fossils and 94 extant Humans. Thirty-three coded morphological traits were analysed in order to group the specimens and describe the groups through statistically significant morphological traits. Our results support the existence of a valid taxon which is distinct from other *Homo* species and can be defined through a list of morphological traits. African and European fossils from the Middle Pleistocene can be allocated to the taxon, which may be seen as an Afro-European species ancestral to *H. neanderthalensis* and *H. sapiens*. The Mauer mandible is part of the hypodigm of the taxon. The name *H. heidelbergensis* is therefore suitable to designate the species. Finally, we propose a list of diagnostic morphological traits from the upper face. **To cite this journal: Bull. Mém. Soc. Anthropol. Paris 23 (2011).**

A. Mounier (✉)
UMR 6578 - Unité d'Anthropologie Bioculturelle,
CNRS / Université de la Méditerranée / EFS,
Faculté de Médecine / Secteur Nord,
CS80011, boulevard Pierre Dramard,
13344 Marseille cedex 15, France
e-mail : aurelien.mounier@gmail.com

Keywords Middle Pleistocene · *Homo heidelbergensis* · Phonetic · Morphology · Upper face

Introduction

Le Pléistocène moyen (c'est-à-dire de ~ 790 à ~ 130 ka) est une période clé de l'évolution humaine qui voit l'émergence d'*Homo sapiens* et d'*Homo neanderthalensis*. La spéciation de ces deux taxons reste encore mal comprise malgré l'accumulation des découvertes fossiles en Afrique, en Europe et en Asie dans la seconde moitié du xx^e siècle [1–8]. En entraînant une augmentation de la variabilité morphologique de l'enregistrement fossile, ces découvertes ont remis en question la classification des fossiles du genre *Homo* au Pléistocène moyen.

Dans les années 1950, l'ensemble des fossiles du Pléistocène moyen est rattaché à une espèce polytypique unique ancêtre d'*H. sapiens* : *Homo erectus* (c'est-à-dire *Pithecanthropus erectus* [9]) [10,11]. Dès la fin des années 1970, cette hypothèse est contestée. L'application de la cladistique à l'évolution humaine, les nouvelles découvertes de fossiles et le développement de la théorie des équilibres ponctués [12] entraînent la division de l'hypodigme *H. erectus* en plusieurs espèces. *Homo ergaster* [13] est inventé pour désigner les fossiles africains, et des noms d'espèces délaissés

sont réintroduits dans la classification des fossiles du Pléistocène moyen, comme le taxon *Homo heidelbergensis* [14] inventé suite à la découverte de la mandibule de Mauer. Ce spécimen daté de près de 600 ka [15,16] est longtemps resté la plus ancienne preuve directe d'une présence humaine en Europe, mais le manque de fossiles disponibles au début du xx^e siècle a rendu son interprétation difficile. Depuis, de nombreuses découvertes ont permis de réintégrer dans la classification humaine le nom *H. heidelbergensis* qui focalise désormais la plupart des débats sur la taxinomie au Pléistocène moyen.

Deux hypothèses évolutives principales s'opposent. La première considère l'existence d'un taxon afro-européen qui serait l'ancêtre commun d'*H. neanderthalensis* et d'*H. sapiens*. Si la mandibule de Mauer peut être intégrée à ce taxon, l'espèce prendrait le nom d'*H. heidelbergensis*. D'abord évoquée par Stringer [17,18], cette hypothèse a été largement reprise et développée par Rightmire [19–23] (Fig. 1a). Elle s'appuie notamment sur l'identification d'autapomorphies chez les *H. erectus* asiatiques [24–26] qui se retrouvent exclus de la lignée évolutive menant aux Hommes anatomiquement modernes et aux Néandertaliens.

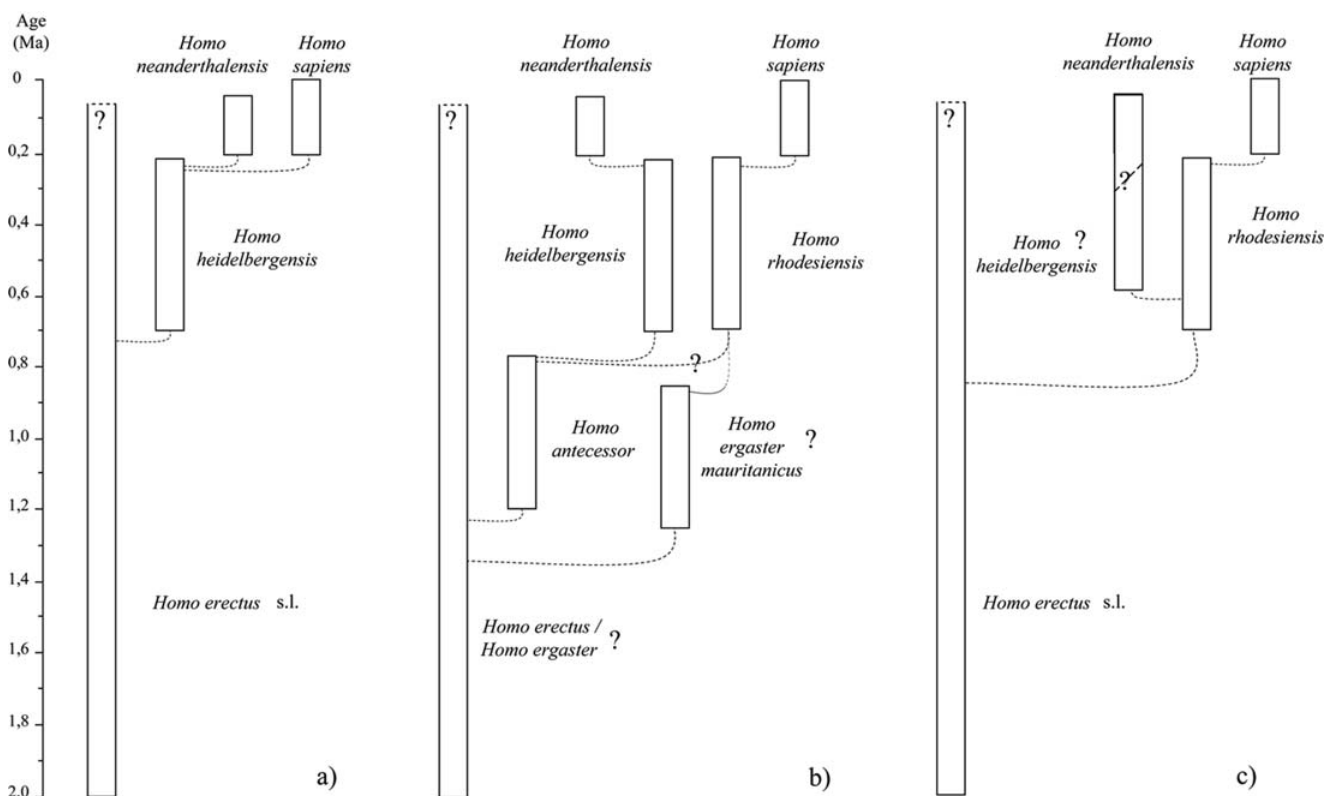


Fig. 1 Synthèse des scénarios évolutifs majeurs pour le Pléistocène moyen. "?" : Principaux désaccords entre différents scénarios proches. a) hypothèse afro-européenne [17,21,23] ; b) hypothèse européenne exclusive [45,52] ; c) hypothèse européenne exclusive *Homo heidelbergensis* est intégrée au taxon *Homo neanderthalensis* [40] / *Synopsis of the main evolutionary scenarios for Middle Pleistocene*. "?" : *Main disagreements between similar scenarios*. a) *Afro-European hypothesis* [17,21,23]; b) *exclusively European hypothesis* [45,52]; c) *exclusively European hypothesis, Homo heidelbergensis is included in the taxon Homo neanderthalensis* [40]

Dans ce contexte, la taxinomie des fossiles européens et africains du Pléistocène moyen est reconsidérée : les *H. erectus* africains (c'est-à-dire *H. ergaster*) auraient colonisé l'Ancien Monde avant de donner naissance à *H. heidelbergensis*. Cette espèce afro-européenne serait le dernier ancêtre commun à *H. sapiens* et à *H. neanderthalensis* [17,18,21,23,26,27].

La seconde hypothèse privilégie la séparation des fossiles africains et européens du Pléistocène moyen en deux lignées différentes. L'hypothèse d'une espèce européenne autochtone est soutenue dès les années 1980 par certains auteurs [28,29]. Les fossiles du Pléistocène moyen découverts à Atapuerca (Sima de los Huesos, Espagne) vont étayer cette hypothèse. Ils présentent de nombreuses affinités morphologiques avec les Néandertaliens [30,31], et l'estimation de leur âge (c'est-à-dire environ 350 ka [32], éventuellement jusqu'à 600 ka [33]) permettrait d'ancrer la lignée néandertalienne en Europe dès 600 ka. Les ressemblances morphologiques entre les spécimens de la Sima de los Huesos et les fossiles européens du Pléistocène moyen, dont la mandibule de Mauer, autorisent l'utilisation du nom *H. heidelbergensis* pour désigner cet assemblage fossile à l'exception des fossiles de la fin du Pléistocène moyen qui peuvent être attribués à *H. neanderthalensis* (e.g. Biache-Saint-Vaast, La Chaise Suard) [30,33–36] (Fig. 1b). Néanmoins, d'autres auteurs préconisent la réunion de ces fossiles au sein de l'espèce *H. neanderthalensis* [37–40] (Fig. 1c). Dans ce contexte, et quel que soit le statut taxinomique des fossiles européens, les spécimens africains seraient réunis sous le nomen *H. rhodesiensis* [41] inventé lors de la découverte du crâne de Kabwe 1 (Fig. 1b,c).

Quelle que soit l'hypothèse, l'existence de deux lignées différentes en Europe et en Afrique s'appuie sur un modèle décrivant l'accumulation progressive de caractères dérivés néandertaliens chez les spécimens fossiles du Pléistocène moyen [6,37,42,43] (c'est-à-dire *Accretion Model* [38,44]). Dans ce cadre théorique, *H. heidelbergensis* et *H. neanderthalensis* sont considérés soit comme une lignée européenne isolée qui mène aux populations de Néandertaliens « classiques », soit comme un taxon monophylétique *H. neanderthalensis*.

Plus récemment, l'espèce *Homo antecessor* [45] a été inventée suite aux découvertes de fossiles plus anciens dans les sites de Gran Dolina (~ 800 ka) [31] et de la Sima del Elefante (~ 1,2 Ma) [Atapuerca, Espagne] [46]. Ce taxon représenterait le dernier ancêtre commun à la lignée africaine menant à *H. sapiens* et à la lignée européenne menant à *H. neanderthalensis* [45]. Cette hypothèse, basée sur peu de fossiles immatures pour la plupart, reste fragile (e.g. [47–49]), et les inventeurs d'*H. antecessor* suggèrent désormais de séparer les fossiles africains et européens de cette période. Ils proposent l'utilisation du nom *H. ergaster mauritanicus* (cf. *Atlanthropus mauritanicus* [50] inventée suite à la mise au jour des fossiles de Tighenif en Algérie) pour désigner les

fossiles nord-africains du Pléistocène moyen les plus anciens [51,52] (Fig. 1b).

Enfin, les similarités morphologiques observées entre certains spécimens européens, africains et asiatiques du Pléistocène moyen [53–57] peuvent laisser supposer l'existence d'un unique taxon présent sur les trois continents. L'inclusion des fossiles chinois dans l'hypodigme d'*H. heidelbergensis* reste néanmoins à déterminer [58].

Comme nous venons de le voir, un consensus peine à émerger sur l'évolution humaine au Pléistocène moyen. La compréhension de cette période clé menant à l'apparition d'*H. sapiens* et d'*H. neanderthalensis* passe par une meilleure caractérisation des groupes fossiles du Pléistocène moyen et des espèces utilisées pour les désigner.

Dans cet article, nous nous proposons de tester la validité du taxon *H. heidelbergensis* sur le massif facial supérieur. Nous nous sommes restreints à l'étude de cette partie du crâne afin de prendre en compte un maximum de fossiles dans nos analyses. En effet, nous avons fait le choix méthodologique de ne pas estimer les données manquantes (voir infra). De plus, cette démarche nous permet de compléter la révision du taxon déjà publiée sur la mandibule [59]. Pour ce faire, nous verrons :

- s'il est possible de mettre en évidence l'existence d'un groupe de fossiles au Pléistocène moyen différent des espèces généralement acceptées en paléanthropologie (c'est-à-dire *H. sapiens*, *H. neanderthalensis* et *H. erectus* s.l.) à l'aide d'analyses phénétiques basées sur des caractères morphologiques ;
- si ce groupe peut être défini par une liste de caractères morphologiques issue de l'analyse phénétique ;
- et, si la mandibule de Mauer peut être intégrée à ce groupe en comparant sa composition avec les fossiles réunis dans l'hypodigme d'*H. heidelbergensis* tel qu'il est défini par Mounier et al. [59].

Si ces trois étapes sont possibles, le groupe peut être considéré comme un taxon licite dans le cadre du concept phénétique de l'espèce [60], et nous nous positionnerons par rapport aux différentes hypothèses présentées ci-dessus concernant l'évolution humaine au Pléistocène moyen (Fig. 1).

Matériel

Notre échantillon de référence est composé de trois groupes déterminés : *H. sapiens* ($n = 100$: six fossiles du Pléistocène supérieur et 94 individus de l'Holocène) et *H. neanderthalensis* ($n = 7$), deux taxons généralement acceptés par les paléanthropologues ainsi que cinq spécimens du Pléistocène inférieur. Ces derniers sont regroupés en fonction de leur origine chronostratigraphique étant

Tableau 1 Spécimens fossiles utilisés dans l'étude. Les **noms en gras** représentent les spécimens originaux auxquels nous avons eu accès. Les dates sont données en Ma (million d'années), puis en ka (millier d'années). La colonne « Analyses » indique dans quelle analyse chaque spécimen est utilisé / *Fossil specimens used in the study. Names in bold indicate original specimens. Dates are given in Ma (millions of years) and ka (thousands of years). The "Analyses" column indicates in which analysis each specimen is used*

Spécimens	Chronologie	Origine	Références	Lieu d'étude	Analyses
Pléistocène inférieur					
D 2700	~ 1,75 Ma	Dmanisi, Géorgie	[63]	NHM	G, P
KNM-ER 3733	~ 1,6 Ma	East Turkana, Kenya	[64,65]	UMR	G, P
KNM-WT 15000	~ 1,6 Ma	West Turkana, Kenya	[66,67]	FD	P
Sangiran 17	1–1,5 Ma	Java, Indonésie	[26,68]	UMR	G, P
ATD6-69/15	0,9–0,95 Ma	Gran Dolina, Atapuerca, Espagne	[69,70]	FD	P
Pléistocène moyen					
Bodo	600 ka	Bodo, Éthiopie	[5,20,71]	UMR	G, P
SH5	~ 530 ka	Sima de los Huesos, Atapuerca, Espagne	[33,72]	FD	G, P
Arago XXI	450 ka	Tautavel, France	[73–75]	UMR	G, P
Dali	260–300 ka	Dali, Chine	[7,76]	UMR	G, P
Steinheim	250 ka	Steinheim, Allemagne	[28,77]	SMN	G, P
Petralona	150–250 ka	Petralona, Grèce	[78,79]	UA	G, P
Jinni Shan	200 ka	Jinni Shan, Chine	[80,81]	FD	G, P
Jebel Irhoud 1	130–190 ka	Djebel Irhoud, Maroc	[82,83]	MNHN	G, P
Kabwe 1	> 125 ka	Kabwe, Zambie	[41,84]	NHM	G, P
Pléistocène supérieur					
<i>H. neanderthalensis</i>					
Saccopastore 1	130–120 ka	Saccopastore, Italie	[37,85]	USap	P
Saccopastore 2	130–120 ka	Saccopastore, Italie	[37,85]	USap	G, P
Shanidar 5	60–80 ka	Shanidar, Irak	[86]	NHM	G, P
Gibraltar 1	45–70 ka	Forbe's Quarry, Gibraltar	[87,88]	NHM	G, P
La Ferrassie 1	55 ± 2–61 ± 5 ka	La Ferrassie, France	[89,90]	MH	G, P
Monte Circeo I	52±12 ka	Monte Circeo, Italie	[82,91]	MP	G, P
La Chapelle-aux-Saints	~ 50 ka	La Chapelle-aux-Saints, France	[92]	MH	G, P
<i>H. sapiens</i>					
Qafzeh 9	100–130 ka	Qafzeh, Israël	[93,94]	UMR	P
Qafzeh 6	90–130 ka	Qafzeh, Israël	[93,94]	IPH	P
Cro-Magnon I	28 ka	Les Eyzies, France	[95,96]	MH	G, P
Abri Pataud 1	22 ka	Les Eyzies, France	[97,98]	MH	G, P
Ohalo II	19 ka	Ohalo, Israël	[99]	UMR	G, P
Chancelade	Magdalénien, 3 ou 4	Chancelade, France	[100,101]	UMR	P
Holocène					
Hassi-el-Abiod	6970 BP ± 130	Sahara, Mali	[102]	UMR	G, P
Loisy-en-Brie	3740 BP ± 120	Loisy-en-Brie, France	[103]	UMR	G, P
Spitalfields	xvii–xix ^e siècles	Londres, Royaume-Uni	[104]	NHM	G, P
Roumanie	xix ^e siècle	Roumanie	–	MH	G, P
China	xx ^e siècle	Chine–Tibet	–	NHM	G, P
Java	xx ^e siècle	Java–Maduras	–	NHM	G, P
Nigéria	xx ^e siècle	Nigéria	–	NHM	G, P

FD : Laboratoire départemental de Préhistoire du Lazaret, Fort de la Drette ; IPH : Institut de Paléontologie Humaine, Paris ; MH : Musée de l'Homme, Paris ; MNHN : Museum National d'Histoire Naturelle, Paris ; MP : Museo Pigorini, Roma ; NHM : British Museum, Natural History Museum, London ; SMN : Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart ; UA : Département de Géologie et de Géographie Physique, Université Aristote, Thessaloniki ; UMR : UMR 6578, Unité d'Anthropologie, Marseille ; USap : Università La Sapienza, Roma

Tableau 2 Détail des séries d'Hommes de l'Holocène utilisées dans l'étude. 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 / *Details of the Holocene Humans used in the study. Period, denomination, number of male and female individuals and total number of specimens*

Série	Période	Dénomination	Hommes	Femmes	Indéterminés	Total
Hassi-el-Abiod	3740 BP ± 120	Sahara	3	–	–	3
Loisy-en-Brie	6970 BP ± 130	Loisy	–	–	7	7
Spitalfields	xvii–xix ^e siècles siècle	Spital	14	15	–	29
Roumanie	xix ^e siècle	Rouma	9	3	–	12
Nigéria	xx ^e siècle	Nigeria	3	2	9	14
Chine	xx ^e siècle	China	13	2	–	15
Java	xx ^e siècle	Java	8	5	1	14
Total	–	–	51	27	17	94

donné que leurs attributions taxinomiques sont encore largement débattues [61,62] (Tableau 1).

La constitution d'un groupe d'*H. sapiens* de l'Holocène n'a pas pour objectif d'estimer la variabilité humaine. Il s'agit plutôt de prendre en compte les composantes de temps et d'espace responsables de variations morphologiques importantes à l'aide d'un échantillonnage approprié (spécimens africains, asiatiques et européens répartis sur une période de 7 ka ; Tableaux 1 et 2). Ce groupe est complété par six *H. sapiens* fossiles (~ 130 à ~ 12 ka). L'ensemble de l'échantillon est réparti sur une période temporelle similaire à celle couverte par les *H. neanderthalensis* européens et proche-orientaux inclus dans ce travail (~ 130 à ~ 35 ka, Tableau 1).

Enfin, notre échantillon d'étude est composé de fossiles du Pléistocène moyen. Leur appartenance à cette période est l'unique critère d'inclusion dans cet échantillon d'étude. Ils proviennent d'Europe, d'Afrique et d'Asie ($n = 9$) (Tableau 1).

Les spécimens juvéniles ne montrent pas tous les caractères propres aux adultes [105]. Nous avons néanmoins inclus dans l'étude les fossiles suivants : ATD6-69/15 de Gran Dolina, D2700 de Dmanisi et KNM-WT 15000 de Nariokotome, en raison de la rareté des restes fossiles provenant de leurs époques respectives. Nous serons particulièrement prudents dans l'interprétation des résultats liés à ces fossiles du fait de leur statut de juvénile.

Méthodes

La phénétique et la cladistique sont deux des principales méthodes utilisées pour étudier les liens évolutifs entre fossiles en paléanthropologie. Leurs principales différences reposent sur leur relation au concept de similitude. L'approche phénétique postule que la phylogénie peut être construite à partir de la similitude globale ; l'approche cladistique nécessite l'analyse des caractères à des fins de partition en plésiomorphie, en apomorphie et en homoplasie pour

reconstruire la phylogénie. L'utilisation de la phénétique engendre une perte d'information, puisque le dendrogramme ne donne pas d'information sur l'état des caractères aux nœuds ni sur le sens d'évolution des caractères et qu'il ne permet pas de préciser si un caractère est primitif ou dérivé [106]. Néanmoins, la polarisation des états de caractères présente une difficulté persistante liée à l'identification des plésiomorphies, des apomorphies et surtout des homoplasies [107,108].

Dans cette étude, nous avons opté pour la phénétique. Notre objectif est de tester la validité de l'espèce *H. heidelbergensis* en vérifiant l'existence d'un groupe de fossiles morphologiquement homogène et morphologiquement différent des autres espèces du genre *Homo* du Pléistocène (c'est-à-dire *H. sapiens*, *H. neanderthalensis* et *H. erectus* s.l.). L'analyse phénétique apparaît comme la méthode la plus adaptée à ce but quand la cladistique est plus focalisée sur la reconstruction de l'histoire évolutive de lignées d'individus [109]. Cependant, l'absence de polarisation des caractères peut rendre périlleuse l'interprétation de nos résultats dans le cadre des hypothèses évolutives concernant le Pléistocène moyen. Pour nous positionner par rapport à ces hypothèses, nous nous référons à la littérature abondante qui discute et définit des caractères spécifiques pour les taxons *H. sapiens*, *H. neanderthalensis* et *H. erectus* s.l. Enfin, l'utilisation d'une analyse phénétique novatrice nous amène à définir une nouvelle méthode de diagnose d'espèce : Cluster-Based Species Diagnosis System (système diagnostique d'espèce basé sur la formation de groupes, cf. infra et [57,59] pour une description exhaustive). Elle présente l'avantage de quantifier statistiquement la formation de groupes de spécimens fossiles, mais aussi la liste des caractères morphologiques qui définissent ces groupes. Ainsi, les caractéristiques morphologiques diagnostiques d'éventuels taxons identifiés au cours de l'analyse ne sont pas issues d'une analyse des données a posteriori, mais sont obtenues à la suite d'un processus statistique qui découle directement de la formation des groupes.

Par conséquent, le choix de la phénétique, et plus particulièrement l'utilisation de cette méthode de diagnose d'espèce originale, est parfaitement adapté à notre objectif principal qui est de tester la validité et de compléter la définition de l'espèce *H. heidelbergensis*.

La présence de Néandertaliens et d'Hommes anatomiquement modernes au sein de l'analyse doit permettre d'« étalonner » la méthode. Si nous pouvons mettre en évidence la distinction entre les spécimens de ces deux taxons, les autres groupes formés peuvent être considérés comme des taxons au même titre qu'*H. neanderthalensis* comparée à *H. sapiens*. Chaque groupe obtenu est décrit par des états de caractères morphologiques statistiquement significatifs (critère de pertinence, valeur-test > 2 , $p < 0,05$) qui expliquent sa formation.

Nous n'estimons pas les données manquantes ; pour cette raison, nous avons réalisé deux analyses. L'analyse générale est basée sur l'ensemble des caractères (c'est-à-dire 33) ; 12 caractères ont été exclus de l'analyse partielle afin d'inclure le spécimen ATD6-69/15.

Les caractères morphologiques ont été observés et codés sur chaque spécimen de cette étude (Tableaux 3 et 4, Fig. 2). Le détail concernant la bibliographie utilisée pour les colligés ainsi que le protocole d'observation sont disponibles en annexe (Annexe A). Nous avons effectué une première sélection à partir de la littérature [20,25,26,35,37,39,62,86,89,92,93,110–115].

Quatre critères principaux nous ont amenés à en choisir 33 :

- les caractères doivent rendre compte de la morphologie globale et particulière des zones morphologiques considérées ;
- ils doivent permettre la mise en évidence des différences taxinomiques entre les différentes populations considérées dans l'étude ;
- leur observation doit être répétable et reproductible (cf. tests de répétabilité, Annexe A) ;
- enfin, lorsqu'un trait morphologique est manquant chez la plupart des fossiles le caractère est mis à l'écart.

L'analyse phénétique se déroule en deux étapes :

- une analyse des correspondances multiples (ACM) génère une matrice de distances morphologiques (dm) entre les individus ;
- et à partir de ces distances, nous réalisons une classification hiérarchique pour obtenir un dendrogramme. Chaque classe du dendrogramme est décrite par les caractères permettant sa formation.

L'ACM est une technique descriptive/exploratoire conçue pour analyser des tableaux à entrées multiples présentant des valeurs qualitatives de correspondance entre les lignes (c'est-à-dire les spécimens) et les colonnes (c'est-à-dire 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 [116], et les caractères n'ont pas à répondre à un critère d'indépendance. Les résultats montrent le modèle de relation qui existe entre les caractères morphologiques décrivant les spécimens à l'aide de l'inertie (la variance) basée sur une valeur de χ^2 . L'ACM ne présume pas de la répartition des données au sein de groupes discrets, et peut par conséquent représenter de façon précise des variations continues. Son objectif est de trouver la meilleure « explication » de la base de données dans le moins de dimensions possibles [116–119].

La classification hiérarchique utilise l'ensemble de l'inertie des résultats de l'ACM pour former les groupes de spécimens. Les dimensions de l'ACM sont utilisées comme variables pour la classification hiérarchique. Le processus de formation des groupes (ou classes) est basé sur le critère de Ward [120] qui réorganise les individus de la base de données en augmentant la variance entre les groupes en cours de formation, tout en diminuant la variance à l'intérieur de ces mêmes groupes. En d'autres termes, l'algorithme 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 ne précisons pas le nombre de groupes désirés. Il n'y a donc pas de contraintes a priori. Finalement, l'algorithme consolide les résultats de la classification pour obtenir les meilleurs regroupements possibles qui « expliquent » le mieux la base de données (cf. Annexe B).

Nous avons utilisé le logiciel SPAD (version 5.5 ©DECISIA 1996–2002) pour ces analyses.

Résultats

Le dendrogramme de l'analyse générale (Fig. 3a) montre une séparation nette des Hommes anatomiquement modernes et des individus fossiles. Cette dichotomie est soutenue par une valeur d'inertie (c'est-à-dire dm) importante (dm : 0,254). Seuls les spécimens du Pléistocène moyen Jebel Irhoud 1, Dali et Jinniu Shan figurent au sein du groupe d'*H. sapiens*. Dali et Jinniu Shan (dm : 0,093) sont cependant séparés de la majorité des Hommes anatomiquement modernes dans un groupe où figure aussi Cro-Magnon I (dm : 0,040). La distance maximale au sein du groupe des Hommes anatomiquement modernes est de 0,047. Le reste de l'échantillon est séparé en deux groupes principaux (dm : 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 maximale de 0,049, comparable à ce que nous obtenons pour les *H. sapiens*. Ce nœud dissocie les Néandertaliens européens (c'est-à-dire Néandertaliens classiques : La Chapelle-aux-Saints, La Ferrassie 1 et Monte Circeo I) d'un spécimen du Proche-Orient (Shanidar 5) et d'un spécimen plus ancien

Tableau 3 Liste des caractères utilisés dans l'étude. Description des caractères et des états de caractères utilisés dans l'étude. Le protocole d'observation et la bibliographie des différents caractères sont disponibles en Annexe A / *Characters used in the study. Morphological traits and character states used in the study. Additional information is provided in Appendix A.*

Caractères	#	États de caractères	Caractères	#	États de caractères		
Forme du bord orbitaire supérieur	1	1	Horizontal	Foramen zygomaticofacial	17	1	Absence
		2	Légèrement incliné vers l'extérieur			2	Unique
		3	Fortement incliné vers l'extérieur			3	Multiple
Forme du bord orbitaire supérolatéral	2	1	Angle droit	Relief du corps de l'os zygomatique	18	4	Multiple disposés en arc
		2	En arc			1	Zone dépressionnaire
Forme du bord orbitaire inférieur	3	1	Horizontal	Tubérosité zygomaxillaire	19	2	Plane
		2	Légèrement incliné vers l'extérieur			3	Bombement
		3	Fortement incliné vers l'extérieur			1	Absence
Espace interorbitaire	4	1	Étroit (< 29 mm)	<i>Incurvatio horizontalis</i>	20	2	Apparente
		2	Large (≥ 29 mm)			3	Présence
Sutures nasofrontale et frontomaxillaire	5	1	Horizontal	<i>Incurvatio sagittalis</i>	21	1	Absence
		2	Oblique à courbe			2	Surcreusement
		3	Trapézoïforme			3	Présence
Relation entre les parois inférieure et latérale de la cavité nasale et la crête conchale	6	1	Fusion totale	<i>Incurvatio inframalaris frontalis</i>	22	1	Absence
		2	Fusion crête conchale/ paroi spinale			2	Surcreusement
		3	Fusion parois latérales/ spinale			3	Présence
		4	Fusion crête conchale/ paroi latérale			1	Absence
		5	Absence de fusion			2	Faible au niveau de la jonction avec le bord maxilloalvéolaire
Configuration du sol de la cavité nasale	7	1	Incliné	Fossette canine	23	3	Faible, affecte l'ensemble de la crête
		2	Plan			4	Forte, double incurvation
		3	Deux niveaux			1	Absence
Forme du bord inférieur de l'ouverture nasale	8	1	Net	Relation du bord infraorbitaire avec le maxillaire	24	2	Léger surcreusement mal délimité
		2	Fossette prénasale			3	Surcreusement délimité
		3	Sillon prénasal			4	Présence
Position du bord orbitaire supérieur par rapport au bord inférieur	9	1	Antérieur	Nombre de foramens infraorbitaires	25	1	Discontinuité faible
		2	Même plan			2	Discontinuité
		3	Postérieur			3	Discontinuité forte : maxillaire vertical
Profondeur relative du nasion par rapport à la glabelle	10	1	Profond	Position du foramen infraorbitaire	26	1	Simple
		2	Peu profond			2	Multiple
		3	Même plan			1	bas (≥ 11 mm)
Projection des os nasaux par rapport à la suture nasofrontale	11	1	Projection faible	Espace sous-alvéolaire	27	2	Haut (< 11 mm)
		2	Projection importante			1	Hauteur faible (≤ 17 mm)

(Suite page suivante)

Tableau 3 (suite)

Caractères	#	États de caractères	Caractères	#	États de caractères
Orientation des bords latéraux de l'ouverture nasale en <i>norma lateralis</i>	12	1 Inclinés vers l'avant 2 Verticaux à concaves		2	Hauteur importante (> 17 mm)
Projection du processus temporal de l'os zygomatique sur l'ouverture nasale	13	1 Basse 2 Médiane 3 Haute	Position de l'insertion de la crête faciale par rapport à l'arcade dentaire	28	1 P4 et P4-M1 2 M1 et M1-M2 3 M2 et postérieur
Orientation de l'os zygomatique par rapport au maxillaire	14	1 En façade 2 Incurvé vers l'arrière 3 Obliquement dans le prolongement	Torus alvéolaire sur la face vestibulaire du processus alvéolaire	29	1 Absence 2 Présence
Relief sur le <i>facies lateralis</i> du processus frontal	15	1 Concavité 2 Plane	Torus alvéolaire sur le bord lingual du processus alvéolaire	30	1 Absence 2 Présence
<i>Tuberculum marginale</i>	16	1 Absence 2 Peu développé 3 Fortement développé	<i>Torus palatinus</i>	31	1 Absence 2 Présence
			Position du foramen incisif	32	1 Postérieure 2 Antérieure
			Forme de l'arcade dentaire	33	1 Upsoïde : bords parallèles 2 Bords divergents 3 Bords convergents

(Gibraltar 1). Les fossiles du Pléistocène inférieur sont séparés de sept individus du Pléistocène moyen (dm : 0,061), et le spécimen asiatique Sangiran 17 est isolé des individus afro-européens D2700 et KNM-ER 3733 (dm : 0,048). Enfin, les fossiles afro-européens du Pléistocène moyen sont réunis dans deux sous-groupes : les spécimens européens Petralona et Steinheim ainsi que le Néandertalien ancien Saccopastore 2 (dm : 0,021) d'un côté et les fossiles européens SH5 et Arago XXI et africains Bodo et Kabwe 1 (dm : 0,017) de l'autre. Ces sous-groupes sont séparés par une dm relativement faible (dm : 0,029) (Fig. 3a).

Les Tableaux 6 et 7 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 groupe des Hommes anatomiquement modernes, et 14 traits peuvent être identifiés pour expliquer la formation du groupe des Néandertaliens (Tableau 5).

Cinq traits morphologiques sont significatifs pour décrire le regroupement des spécimens du Pléistocène inférieur (D2700, KNM-ER 3733 et Sangiran 17) (Tableau 6). Nous avons observé ces caractères chez de nombreux fossiles anciens [57]. Ils expliquent l'agrégation d'individus très différents du reste de notre échantillon qui forment plus un groupe par « défaut » du fait du manque de spécimens du Pléistocène inférieur.

La situation est différente pour le groupe suivant, composé des fossiles du Pléistocène moyen afro-européen ainsi que du Néandertalien ancien Saccopastore 2. Ce groupe plus homogène est décrit par 13 caractères (Tableau 6).

L'analyse partielle se déroule en l'absence de 12 caractères (#1, 2, 4, 5, 10, 11, 13, 15, 16, 17, 25 et 26) non conservés chez ATD6-69/15. D'autres spécimens dont les parties manquantes sont concordantes avec ce fossile ont aussi pu être utilisés (KNM-WT 15000, Saccopastore 1, Qafzeh 6 et 9, Chancelade et des spécimens de l'Holocène : Sahara 1, 2 et 3).

Le dendrogramme (Fig. 3b) met à nouveau en évidence la séparation entre les Hommes anatomiquement modernes et le reste de l'échantillon, soutenue par une dm plus importante que dans l'analyse générale (dm : 0,331). Certains *H. sapiens* fossiles (Abri Pataud 1, Cro-Magnon I, Qafzeh 6 et 9) s'associent avec Dali et Jinniu Shan ainsi qu'avec Sahara 2 (6970 BP), Loisy 1 et 2 (3740 BP) pour former un sous-groupe au sein de la classe des Hommes anatomiquement modernes (dm : 0,051). Jebel Irhoud 1 est toujours intégré dans le groupe principal des Hommes anatomiquement modernes avec l'individu immature ATD6-69/15. La configuration des Néandertaliens est la même que dans l'analyse générale, mais ils présentent une distance maximale légèrement plus élevée que précédemment (0,058). Les spécimens du Pléistocène inférieur forment une classe

Tableau 4 États des caractères morphologiques pour les spécimens fossiles. 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 / Character states for each fossil. Numbers in the first line indicate morphological traits, other line numbers indicate the character state for each trait in each specimen. (–) indicates missing data

Caractères morphologiques	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33				
KNM-ER 3733	2	2	3	1	3	4	1	3	1	3	1	1	2	2	1	2	3	1	3	2	2	3	2	3	2	3	1	1	2	1	1	1	1	1			
KNM-WT 15000	3	2	3	1	1	2	2	3	1	–	1	–	1	1	2	2	3	2	3	3	2	1	2	1	2	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1		
D 2700	2	2	2	1	2	2	3	3	2	3	1	1	2	1	1	3	3	2	3	2	3	2	3	2	3	2	1	1	2	1	2	1	2	1	2		
Sangiran 17	1	1	2	1	2	1	2	1	1	2	1	1	1	1	2	1	1	3	1	3	1	3	1	2	1	2	2	2	1	1	1	1	1	1	3		
ATD6-69/15	–	–	3	–	–	4	2	3	1	–	2	2	1	–	–	–	–	3	2	3	3	4	3	3	1	1	1	1	2	1	1	1	2	2			
SH5	2	2	2	2	3	4	2	3	1	3	2	2	1	2	1	3	4	3	2	2	2	3	3	2	2	2	1	2	2	1	1	2	2	3			
Arago XXI	2	1	2	2	3	3	2	1	1	2	2	2	2	1	3	3	3	2	3	2	2	3	2	2	1	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2		
Steinheim	1	2	3	1	2	4	1	2	1	1	2	2	2	1	1	4	3	2	3	2	3	2	3	3	1	1	2	2	2	1	1	2	1	2	1		
Petralona	2	1	3	2	3	5	3	2	1	1	2	2	2	2	1	3	2	2	2	2	2	2	2	2	2	1	1	2	2	2	2	2	2	2	2		
Jebel Irhoud 1	3	2	2	2	2	4	1	3	1	2	2	2	1	1	1	1	2	3	2	3	3	4	3	3	2	2	2	2	1	1	1	2	2	2	2		
Bodo	2	1	2	2	2	3	3	3	1	1	2	2	2	1	1	2	3	2	3	2	1	3	2	2	1	1	2	2	1	1	2	2	1	2	3		
Kabwe 1	2	1	3	2	3	2	3	3	1	1	2	2	2	1	1	4	3	3	3	2	2	3	2	2	2	1	1	2	2	2	2	2	2	2	1	3	
Dali	2	1	2	2	2	3	2	1	1	2	2	2	1	1	2	1	3	2	2	3	3	4	3	3	1	2	1	1	1	2	2	2	2	2	1	3	
Jinniu Shan	3	2	2	2	3	4	2	3	1	1	2	2	1	1	2	1	3	3	3	3	2	4	3	3	1	1	2	2	1	2	2	1	2	2	3		
Shanidar 5	1	1	3	2	2	1	3	2	1	3	2	2	3	1	1	3	3	2	2	1	1	2	1	2	1	2	1	2	3	2	1	1	2	2	2		
Saccopastore 1	1	1	2	2	2	4	3	3	1	–	2	2	–	2	2	2	1	3	2	2	2	2	2	2	2	1	1	2	2	2	2	2	1	2	1		
Saccopastore 2	2	1	2	2	2	1	1	2	1	3	2	2	2	1	3	3	1	3	3	1	2	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	1	2	
Gibraltar 1	1	1	3	1	3	3	3	2	2	2	2	2	2	2	1	2	4	2	2	2	2	1	2	2	1	2	2	1	3	2	1	1	1	3	2	1	
La Ferrassie 1	2	2	3	2	3	1	3	2	1	3	2	2	3	2	2	4	2	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	2	3	2	1	2	2	1	2	1	
Monte Circeo	2	2	3	1	2	1	3	2	1	2	2	2	3	2	2	4	3	2	1	1	1	1	1	1	2	1	1	2	2	1	1	2	2	1	2	2	1
La Chapelle-aux-Saints	2	2	3	2	2	3	3	2	1	2	2	2	3	2	2	4	1	2	1	1	1	1	1	1	1	2	1	2	3	2	1	2	1	2	1	1	
Qafzeh 6	3	2	3	1	2	3	2	1	1	1	2	2	2	1	2	2	3	3	3	3	3	3	3	3	3	–	–	2	2	1	2	1	2	3	3		
Qafzeh 9	2	1	3	1	–	3	2	3	3	3	–	–	1	1	1	1	3	2	2	3	3	3	3	3	3	–	–	1	2	2	1	1	1	2	3		
Ohalo II	3	1	2	1	3	1	2	1	3	3	1	2	1	1	3	3	3	3	3	3	3	4	4	3	1	2	1	2	1	1	1	1	2	2	3		
Cro-Magnon I	2	2	2	1	3	2	2	1	1	2	2	3	1	1	2	2	3	3	3	3	3	4	4	3	1	2	1	1	1	1	1	2	2	3	3		
Abri Pataud I	2	1	1	1	2	2	2	1	3	2	1	2	3	1	1	2	3	2	1	3	3	4	4	3	1	2	1	2	2	1	2	2	2	2	2		
Chancelade	2	1	2	1	3	3	1	1	3	3	–	2	3	1	1	2	3	1	3	3	3	4	4	3	1	1	1	1	2	1	1	2	2	2	2		

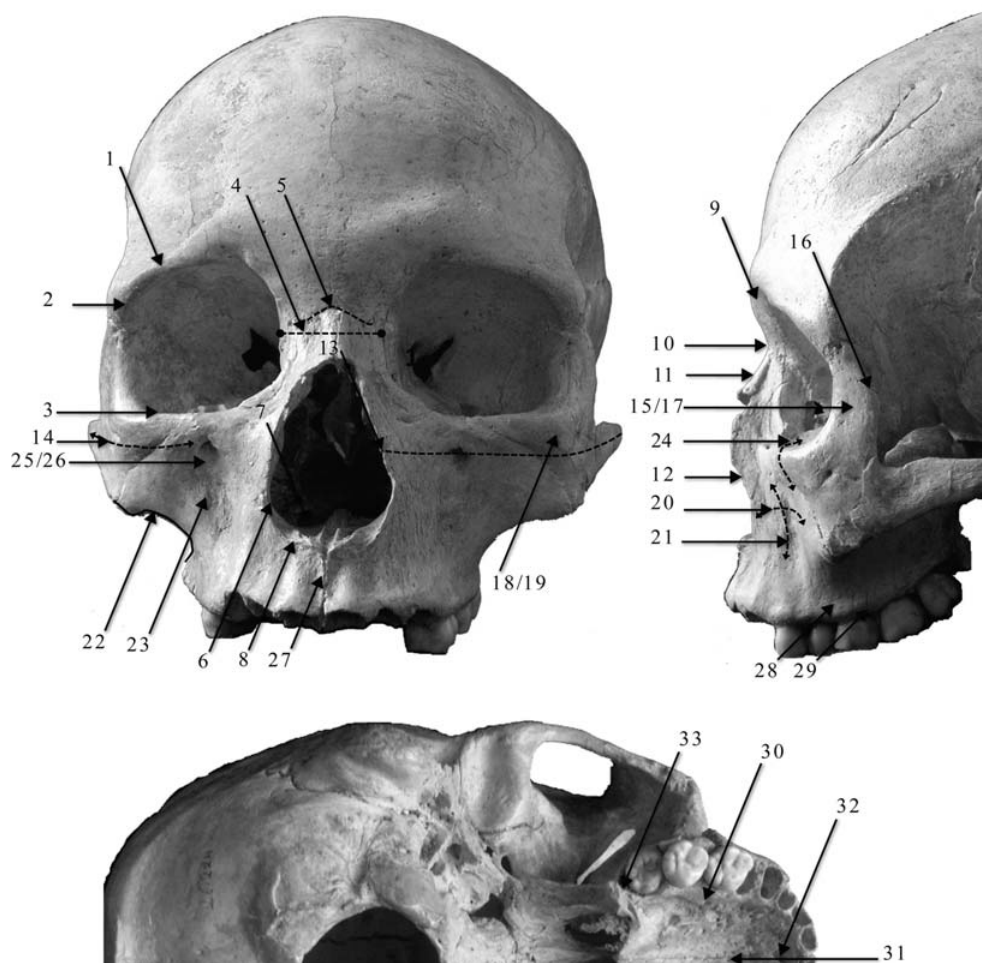


Fig. 2 Caractères morphologiques du massif facial supérieur. Les numéros font référence aux caractères (1 à 33) présentés dans le Tableau 3 / *Morphological traits of the upper face. Numbers indicate the characters (1 to 33) presented in Table 3*

séparée des individus du Pléistocène moyen (dm : 0,085). Ce groupe intègre le spécimen KNM-WT 15000 associé à Sangiran 17 (dm : 0,021). Enfin, les fossiles du Pléistocène moyen présentent la même organisation que lors de l'analyse générale, à l'exception de Saccopastore 1, absent de l'analyse précédente, qui s'associe fortement à Saccopastore 2 (dm : 0,013), ainsi qu'à Petralona et Steinheim (Fig. 3b).

Comme nous l'avons noté précédemment, peu de caractères sont statistiquement significatifs pour expliquer le groupe des spécimens du Pléistocène inférieur. Sur les six caractères, trois n'étaient pas significatifs dans l'analyse générale (c'est-à-dire absence de fossette canine, insertion de la crête faciale au niveau des P4, P4-M1, présence d'une *incurvatio inframalaris frontalis* faible) (Tableau 7). Pour le groupe afro-européen du Pléistocène moyen, nous retrouvons les mêmes caractères que pour l'analyse générale, à l'exception d'une faible *incurvatio inframalaris frontalis*. Cette morphologie coexiste désormais dans la liste des caractères significatifs avec une faible *incurvatio inframalaris frontalis* affectant l'ensemble de la crête faciale. Cette situation s'explique par

la présence dans ce groupe de Saccopastore 1 et 2 dont la crête faciale est quasiment rectiligne (Tableau 7).

Discussion

Tout d'abord, il est important de souligner que l'interprétation de nos résultats dépend de la nature des données utilisées dans nos analyses. Les caractères morphologiques codés s'avèrent généralement satisfaisants pour décrire les spécimens et pour obtenir des taxinomies cohérentes. Cette méthode peut néanmoins engendrer une perte de variabilité morphologique par rapport au caractère étudié. Par exemple, pour rendre la codification des incurvations *horizontalis* et *sagittalis* moins conflictuelle, nous n'avons utilisé que trois états de caractères. Cette codification ne permet pas de rendre compte de la différence qui existe entre les maxillaires de certains individus du Pléistocène moyen (e.g. Petralona et Saccopastore 2, cf. infra et [37]). Pour pallier ce problème, nous avons utilisé plusieurs caractères morphologiques pour décrire certaines

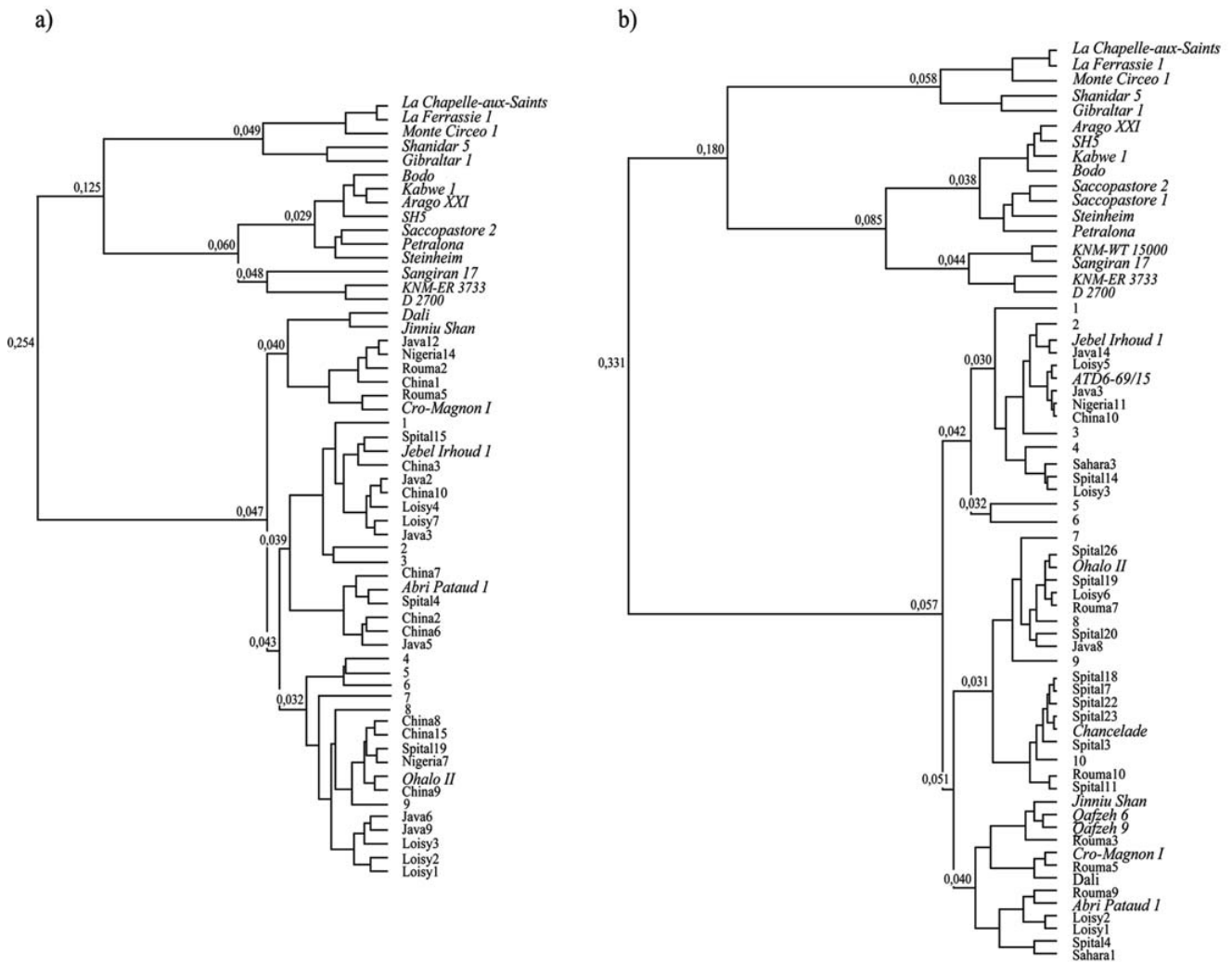


Fig. 3 Dendrogrammes des classifications hiérarchiques : analyse générale (a), analyse partielle (b). Les numéros (de 1 à 10) représentent des groupes d'Hommes de l'Holocène (voir la description complète, Annexe B : Fig. A.12). La distance morphologique est indiquée pour les groupes les plus importants (pour une description complète voir, Annexe B : Fig. A.12 et Tableau A.3) / *Dendrograms from the hierarchical classification: overall analysis (a), partial analysis (b). The numbers (1 to 10) stand for Holocene Human clusters (for a complete description, see Appendix B, Figure A.12). The morphological distance is given for the largest clusters only (for a complete description, see Appendix B: Fig. A.12 and Table A.3)*

structures anatomiques complexes ; dans ce cas, quatre caractères permettent de cerner plus précisément la flexion du maxillaire. Néanmoins, certaines différences morphologiques restent difficiles à mesurer (cf. discussion infra).

Malgré ces réserves, la classification cohérente des spécimens modernes, clairement séparés du reste de l'échantillon, des Néandertaliens et des fossiles du Pléistocène inférieur lors des deux analyses phénétiques, renforce de façon générale la validité de la méthodologie employée dans cette étude.

Comme nous l'avons vu, les classifications hiérarchiques soulignent l'existence de deux types de spécimens au Pléistocène moyen. D'un côté des fossiles européens (Arago XXI, SH5, Petralona et Steinheim) et africains (Bodo et Kabwe 1) relativement anciens, dont le massif

facial supérieur présente une mosaïque de caractères morphologiques. Certains traits s'observent chez la plupart des fossiles précédant l'apparition des *H. sapiens* (e.g. foramen infraorbitaire bas sur le maxillaire, espace sous-alvéolaire long, espace interorbitaire large et bord orbitaire supérieur positionné antérieurement/au bord orbitaire inférieur) quand la présence d'une fossette pré nasale est plus fréquente dans notre échantillon de Néandertaliens ; Maureille [113] ne considère cependant pas ce caractère comme spécifique des Néandertaliens (gouttière pré nasale selon Maureille [113]). Les autres caractères semblent plus spécifiques des fossiles du Pléistocène moyen (e.g. nasion profond/à la glabelle, torus alvéolaire sur la face vestibulaire du processus alvéolaire). Cependant, c'est la combinaison de caractères

Tableau 5 Analyse générale : présentation des caractéristiques morphologiques statistiquement significatives pour décrire les classes des *H. sapiens* (gauche) et des *H. neanderthalensis* (droite). L'analyse statistique identifie les états de caractères qui contribuent le plus à la formation de chaque classe. La valeur-test (*t*) doit être ≥ 2 , $p < 0,05$ / Overall analysis: description of the *H. sapiens* (left) and *H. neanderthalensis* (right) clusters according to statistically significant morphological traits. The statistical analysis identifies the character states that contribute the most to the formation of each class. The T-Value must be ≥ 2 , $P < 0.05$

Caractères morphologiques	#	États	<i>t</i>	<i>p</i>	Caractères morphologiques	#	États	<i>t</i>	<i>p</i>
Hommes anatomiquement modernes					Néandertaliens				
<i>Incurvatio sagittalis</i>	21	Présence	8,02	0,0001	<i>Incurvatio sagittalis</i>	21	Absence	4,93	0,0001
<i>Incurvatio horizontalis</i>	20	Présence	7,80	0,0001	Bord inférieur de l'ouverture nasale	8	Fossette prénasale	4,93	0,0001
Foramen infraorbitaire : position	26	Haut	7,46	0,0001	Os zygomatique : orientation par rapport au maxillaire	14	Oblique, prolongement	4,80	0,0001
Os zygomatique : orientation par rapport au maxillaire	14	En façade	7,35	0,0001	<i>Incurvatio inframalaris frontalis</i>	22	Absence	4,80	0,0001
<i>Incurvatio inframalaris frontalis</i>	22	Forte, double incurvation	7,34	0,0001	Relation du bord infraorbitaire avec le maxillaire	24	Discontinuité faible	4,80	0,0001
Relation du bord infraorbitaire avec le maxillaire	24	Discontinuité forte	7,00	0,0001	<i>Incurvatio horizontalis</i>	20	Absence	3,92	0,0001
Espace sous-alvéolaire	27	Court	6,10	0,0001	Cavité nasale : configuration du sol	7	Deux niveaux	3,75	0,0001
Fossette canine	23	Présence	5,53	0,0001	Torus alvéolaire : face vestibulaire du processus alvéolaire	29	Présence	3,37	0,0001
Torus alvéolaire : face vestibulaire du processus alvéolaire	29	Absence	5,10	0,0001	Fossette canine	23	Absence	3,33	0,0001
Bord orbitaire supérieur par rapport au bord inférieur	9	Postérieur	4,90	0,0001	Foramen infraorbitaire : position	26	Bas	3,18	0,001
Processus temporal de l'os zygomatique : projection sur l'ouverture nasale	13	Haute	3,98	0,0001	Crête faciale : position de l'insertion	28	M2 et postérieur	2,85	0,002
Espace interorbitaire	4	Étroit	3,77	0,0001	Espace sous-alvéolaire	27	Long	2,63	0,004
Bords latéraux de l'ouverture nasale : orientation	12	Verticaux à concaves	2,88	0,002	Bord orbitaire supérieur par rapport au bord inférieur	9	Antérieur	2,38	0,009
Bord orbitaire supérieur	1	Fortement incliné vers l'extérieur	2,63	0,004	Foramen zygomatofacial	17	Multiples en arc	2,10	0,018
Foramen incisif : position	32	Antérieur	2,55	0,005	–	–	–	–	–
Cavité nasale : configuration du sol	7	Incliné	2,41	0,008	–	–	–	–	–
Bord inférieur de l'ouverture nasale	8	Net	2,29	0,011	–	–	–	–	–
Corps de l'os zygomatique : relief	18	Bombement	2,17	0,015	–	–	–	–	–

Tableau 6 Analyse générale : caractéristiques morphologiques statistiquement significatives pour décrire les classes formées par les spécimens afro-européens du Pléistocène (gauche) et du Pléistocène inférieur (droite). L'analyse statistique identifie les états de caractères qui contribuent le plus à la formation de chaque classe. La valeur-test (t) doit être ≥ 2 , $p < 0,05$ / Overall analysis: description of the Afro-European Middle Pleistocene (left) and Early Pleistocene (right) specimen clusters according to statistically significant morphological traits. The statistical analysis identifies the character states that contribute the most to the formation of each class. The T-Value must be ≥ 2 , $P < 0.05$

Caractères morphologiques	#	États	t	p
Pléistocène moyen afro-européen				
Os zygomatique : orientation par rapport au maxillaire	14	Incurvé	6,24	0,0001
Foramen infraorbitaire : position	26	Bas	5,21	0,0001
Relation du bord infraorbitaire avec le maxillaire	24	Discontinuité	5,03	0,0001
<i>Incurvatio horizontalis</i>	20	Surcreusement	4,86	0,0001
Espace sous-alvéolaire	27	Long	4,51	0,0001
Bord orbitaire supérieur par rapport au bord inférieur	9	Antérieur	4,20	0,0001
<i>Incurvatio sagittalis</i>	21	Surcreusement	3,97	0,0001
Fossette canine	23	Léger surcreusement	3,82	0,0001
Espace interorbitaire	4	Large	3,72	0,0001
Torus alvéolaire : face vestibulaire du processus alvéolaire	29	Présence	3,69	0,0001
Profondeur nasion par rapport à la glabelle	10	Profond	3,57	0,0001
<i>Incurvatio inframalaris frontalis</i>	22	Faible, affecte l'ensemble de la crête	3,57	0,0001
Bord inférieur de l'ouverture nasale	8	Fossette pré nasale	2,43	0,007
Pléistocène inférieur				
Bords latéraux de l'ouverture nasale : orientation	12	Inclinés	4,45	0,0001
Foramen incisif : position	32	Postérieur	2,58	0,005
Os nasaux : projection par rapport à la suture nasofrontale	11	Faible	2,04	0,021
<i>Incurvatio sagittalis</i>	21	Surcreusement	2,04	0,021
<i>Incurvatio horizontalis</i>	20	Surcreusement	2,04	0,021

intermédiaires entre la morphologie des *H. sapiens* et celle des *H. neanderthalensis* sur l'os zygomatique et le maxillaire qui joue un rôle important dans la définition du groupe. L'os zygomatique des fossiles africains (Bodo et Kabwe 1) et européens (Arago XXI, SH5, Petralona et Steinheim) est incurvé vers l'arrière, et leur maxillaire présente de façon atténuée les trois incurvations spécifiques des *H. sapiens*.

Ces caractères semblent aussi responsables des similitudes importantes que nous observons entre les Néandertaliens anciens de Saccopastore et de Steinheim et Petralona (Fig. 3). L'incurvation de l'os zygomatique et la présence d'incurvations sur le maxillaire sont plus marquées chez Steinheim, Arago XXI et Petralona que chez les fossiles de Saccopastore [37,57], mais comme nous l'avons souligné au début de cette discussion, le système de codification utilisé ne permet pas de mettre en évidence ces différences. Nos analyses tendent à amplifier la ressemblance morphologique des fossiles de Saccopastore avec les spécimens du Pléistocène moyen. Malgré la présence sur leur massif facial supérieur de « caractères néandertaliens partiellement développés » ([37] : 141), Condemi [37] souligne l'appartenance des fossiles de Saccopastore au taxon *H. neanderthalensis*.

L'analyse par morphométrie géométrique du massif facial de ces spécimens [121] ainsi que l'analyse de leur calvaria (c'est-à-dire morphologie et morphométrie géométrique) confirment cette attribution [57]. Cette affinité morphologique entre les fossiles européens du Pléistocène moyen et les Néandertaliens anciens de Saccopastore peut aussi s'interpréter dans le cadre de la théorie de l'accrétion qui décrit l'apparition des caractères néandertaliens chez les fossiles européens du Pléistocène moyen [37–39,56]. Ce sont d'ailleurs les fossiles européens du Pléistocène moyen les plus récents, Steinheim et Petralona, qui partagent le plus d'affinités avec les spécimens de Saccopastore (Fig. 3).

Le second groupe de fossiles du Pléistocène moyen est composé de spécimens plus tardifs provenant d'Afrique (Jebel Irhoud 1) et d'Asie (Jinniu Shan et Dali). La morphologie de leur massif facial supérieur montre des affinités fortes avec l'espèce *H. sapiens* (Fig. 3) et présente les caractéristiques principales des Hommes anatomiquement modernes (c'est-à-dire os zygomatique en « façade », présence de trois incurvations sur le maxillaire [37,93,113,122] et d'un surcreusement de la surface antérieure du maxillaire — fossette canine de Maureille [113]). La position de Jebel Irhoud 1 dans les

Tableau 7 Analyse partielle : caractéristiques morphologiques statistiquement significatives pour décrire les classes formées par les spécimens afro-européens du Pléistocène moyen (gauche) et les spécimens du Pléistocène inférieur (droite). L'analyse statistique identifie les états de caractères qui contribuent le plus à la formation de chaque classe. La valeur-test (t) doit être ≥ 2 , $p < 0,05$ / *Partial analysis: description of the Afro-European Middle Pleistocene (left) and Early Pleistocene (right) specimen clusters according to statistically significant morphological traits. The statistical analysis identifies the character states that contribute the most to the formation of each class. The T-Value must be ≥ 2 , $P < 0.05$*

Caractère morphologique	#	États	t	p
Pléistocène moyen afro-européen				
Os zygomatique : orientation par rapport au maxillaire	14	Incurvé vers l'arrière	6,71	0,0001
Relation du bord infraorbitaire avec le maxillaire	24	Discontinuité	5,36	0,0001
<i>Incurvatio horizontalis</i>	20	Surcreusement	5,21	0,0001
Espace sous-alvéolaire	27	Long	4,72	0,0001
<i>Incurvatio sagittalis</i>	21	Surcreusement	4,52	0,0001
Bord orbitaire supérieur par rapport au bord inférieur	9	Antérieur	4,43	0,0001
Fossette canine	23	Léger surcreusement	4,24	0,0001
Torus alvéolaire : face vestibulaire du processus alvéolaire	29	Présence	4,24	0,0001
<i>Incurvatio inframalaris frontalis</i>	22	Faible, affecte l'ensemble de la crête	3,20	0,001
<i>Incurvatio inframalaris frontalis</i>	22	Faible	2,51	0,006
Bord inférieur de l'ouverture nasale	8	Fossette pré nasale	2,36	0,009
Pléistocène inférieur				
Bords latéraux de l'ouverture nasale : orientation	12	Inclinés vers l'avant	5,17	0,0001
Foramen incisif : position	32	Postérieur	3,13	0,001
<i>Incurvatio horizontalis</i>	20	Surcreusement	2,76	0,003
Crête faciale : position de l'insertion	28	P4, P4-M1	2,41	0,008
Fossette canine	23	Absente	2,26	0,012
<i>Incurvatio inframalaris frontalis</i>	22	Faible	2,13	0,016

dendrogrammes soutient l'hypothèse de son attribution à *H. sapiens* [123–125]. Les spécimens asiatiques forment néanmoins un groupe légèrement à part des Hommes anatomiquement modernes (Fig. 3a) qui pourrait être interprété comme une transition morphologique vers l'*H. sapiens* [7,81,126,127]. Toutefois, et comme cela a déjà été noté [128], nos résultats ne nous permettent pas de soutenir un éventuel modèle d'évolution graduelle en Asie dans le cadre de l'hypothèse multirégionale (c'est-à-dire *Multiregional Evolution Model*, [129,130]).

En ce qui concerne les fossiles du Pléistocène inférieur, le spécimen immature ATD6-69/15 se classe avec les *H. sapiens* bien qu'il soit daté entre 800 et 960 ka [70,131] (Fig. 3b). Cette position semble en accord avec la morphologie du maxillaire en inflexion d'ATD6-69 tel qu'il a été décrit par les découvreurs du fossile [69] et serait éventuellement soutenue par les résultats d'une étude récente indiquant que le modèle de développement dentaire des fossiles du niveau TD6 de Gran Dolina entrerait dans la variabilité humaine d'*H. sapiens* [132]. Ce résultat est néanmoins en désaccord avec l'étude morphométrique du massif facial d'ATD6-69 de Vialet [47], qui souligne la morphologie néandertalienne de son maxillaire. Cependant, il convient d'inter-

prêter nos résultats avec précautions. ATD6-69 est un spécimen immature [69], et si les caractères adultes du massif facial supérieur semblent se mettre en place après l'éruption de la première molaire définitive [105], nous ne pouvons pas inférer la morphologie adulte de ce spécimen. Par conséquent, nos résultats ne nous permettent pas de nous prononcer quant à l'appartenance taxinomique du fossile ATD6-69. En ce qui concerne les autres fossiles du Pléistocène inférieur, l'isolement relatif du spécimen asiatique Sangiran 17 dans l'analyse générale (Fig. 3a) pourrait correspondre à une éventuelle différenciation régionale entre fossiles asiatiques et africains [24,26,114,133]. Cependant, le spécimen africain KNM-WT 15000 s'associe à Sangiran 17 dans l'analyse partielle, et la distance morphologique maximale entre spécimens des deux continents est assez faible. Par conséquent, à partir des caractères étudiés dans ce travail, il semble difficile de justifier une séparation spécifique (Fig. 3b).

Implications taxinomiques et évolutives

Nous avons vu qu'il était possible d'identifier un groupe de fossiles africains (Bodo et Kabwe 1) et européens (SH5,

Petralona, Arago XXI et Steinheim) au Pléistocène moyen qui se distingue des taxons généralement acceptés en paléo-anthropologie (c'est-à-dire *H. sapiens*, *H. neanderthalensis* et *H. erectus* s.l.). Ce groupe est différent des *H. sapiens* par la présence des caractères suivants : os zygomatique incurvé vers l'arrière et présentant une angulation verticale faible avec le processus temporal, absence d'incurvation marquée et de fossette canine définie sur le maxillaire et position basse du foramen infraorbitaire. Il se différencie des *H. neanderthalensis* par les traits suivants : foramens zygomatofaciaux non disposés en arc de cercle, os 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. Enfin, il peut être distingué des fossiles du Pléistocène inférieur (c'est-à-dire D 2700, KNM-ER 3733, KNM-WT 15000 et Sangiran 17) par les caractères suivants : projection forte des os nasaux par rapport à la suture nasofrontale, bords latéraux de l'ouverture nasale verticaux ou concaves et os zygomatique incurvé vers l'arrière. Le Tableau 8 résume ces caractéristiques. Elles ne constituent pas la diagnose des taxons renseignés, et une variation morphologique existe, tous les spécimens de ces groupes ne présentant pas forcément chacun des états de caractères indiqués (Tableau 8).

Par conséquent, dans le cadre du concept phnétique de l'espèce [60], ce groupe doit pouvoir être considéré comme un taxon à part entière. La présence de fossiles provenant des sites de la Caune de l'Arago et de la Sima de los Huesos (c'est-à-dire Arago XXI et SH5) nous autorise à nous référer à la définition de l'espèce *H. heidelbergensis* revue par Mounier et al. [59]. Des spécimens mandibulaires de la Caune de l'Arago et de la Sima de los Huesos (c'est-à-dire Arago II et XIII, AT-888 et AT-950) font en effet partie de l'hypodigme d'*H. heidelbergensis* défini dans cette étude précédente [36]. Suivant le Code de nomenclature zoologique internationale (Titre 6 : Validité des noms et des actes nomenclaturaux, article 23, Principe de priorité) [134], ces fossiles africains (Bodo et Kabwe 1) et européens (SH5, Petralona, Arago XXI et Steinheim) du Pléistocène moyen doivent être désignés par le nom d'espèce *H. heidelbergensis* [14].

La composition de cet hypodigme rejoint les propositions émises par Stringer [16,17] et Rightmire [21,23]. Elle contredit de nombreux autres auteurs pour qui les spécimens africains et européens doivent être séparés à un niveau spécifique [30,33,34,36]. D'autres auteurs voient une séparation spécifique au sein des fossiles européens qui constituent une partie du groupe identifié dans cet article. Ainsi, les fossiles de la Sima de los Huesos [35], Steinheim [56], voire l'ensemble des fossiles européens du Pléistocène moyen sont rejetés hors de l'espèce *H. heidelbergensis* et rattachés au taxon *H. neanderthalensis* [37–40]. Enfin, Vialet [47] propose

l'identification de deux lignées au sein des fossiles du Pléistocène moyen européens : les spécimens de Gran Dolina, Mauer et Arago constituant l'espèce *H. heidelbergensis*, quand les fossiles de la Sima de los Huesos et Petralona seraient regroupés avec Bodo et Kabwe 1 dans une éventuelle espèce *H. rhodesiensis* (Tableau 9).

Comme indiqué dans l'introduction, nous sommes désormais en mesure de discuter des hypothèses évolutives concernant l'évolution humaine au Pléistocène moyen (Fig. 1). La première hypothèse défend l'existence d'un taxon afro-européen au Pléistocène moyen qui serait le dernier ancêtre commun des *H. sapiens* et des *H. neanderthalensis* et qui pourrait être désigné par le nomen *H. heidelbergensis* [17,18,21,23,26,27]. D'autres hypothèses séparent les fossiles africains des fossiles européens du Pléistocène moyen en deux lignées distinctes qui mèneraient aux *H. sapiens* pour les Africains et aux *H. neanderthalensis* pour les Européens [30,33,35–40,52,135,136].

Tout d'abord, il est important de souligner que l'interprétation phylogénétique que nous proposons sur la base de nos résultats phnétiques est une proposition circonspecte dont la confirmation nécessite des études supplémentaires. Les résultats de cette étude ne nous permettent pas de séparer les fossiles africains et européens du début du Pléistocène moyen. La distinction morphologique que nous observons entre les spécimens des deux continents apparaît plus tardivement. Ce groupe de fossiles afro-européens du début du Pléistocène moyen est clairement différenciable des Néandertaliens d'un point de vue phnétique. Enfin, malgré la présence dans notre échantillon du spécimen ATD6-69/15, nous ne sommes pas en mesure de confirmer l'existence et le rôle éventuel de l'espèce *H. antecessor*. Nous ne sommes pas non plus en mesure de confirmer la présence éventuelle de représentants de l'espèce *H. heidelbergensis* en Asie au début du Pléistocène moyen [56,58], notamment en raison du manque de fossiles asiatiques.

Par conséquent, nous favorisons l'hypothèse d'un taxon afro-européen au Pléistocène moyen [21,23,59] qui doit être désigné par le nom *H. heidelbergensis* [14]. La spéciation marquant son avènement concorderait avec le début du Pléistocène moyen (c'est-à-dire 790 ka), puisque des caractères importants pour la définition d'*H. heidelbergensis* (c'est-à-dire os nasaux fortement projetés, bords latéraux de l'ouverture nasale verticaux ou concaves, os zygomatique incurvé vers l'arrière, crête faciale insérée au niveau des M1, M1–M2) ne s'observent pas chez les fossiles du Pléistocène inférieur (Tableau 8). Sa disparition aurait eu lieu aux alentours de 300 ka, ce qui correspond à la différenciation morphologique des fossiles du Pléistocène moyen vers *H. sapiens* (Dali, Jinni Shan et Jebel Irhoud 1 [123,127]) et vers *H. neanderthalensis* (Steinheim, Saccopastore 1 et 2 [37,137]) que nous avons observée dans nos résultats. La première espèce sœur, *H. neanderthalensis*, se serait

Tableau 8 Récapitulation des caractères du massif facial supérieur et de leurs états pour les différents taxons considérés dans l'étude / *Summary of morphological characters and their states for the different fossil groups included in the study*

Caractères	#	<i>Homo heidelbergensis</i>	<i>Homo erectus</i> s.l.	<i>Homo neanderthalensis</i>	<i>Homo sapiens</i>
Projection des os nasaux	11	Importante	Faible	Importante	Importante
Orientation des bords latéraux de l'ouverture nasale	12	Verticale à concave	Inclinée	Verticale à concave	Verticale à concave
Orientation de l'os zygomatique par rapport au maxillaire	14	Incurvé vers l'arrière	En façade	Oblique dans le prolongement	En façade
Foramen zygomatofaciaux	17	Multiples	Multiples	Multiples en arc	Multiples
<i>Incurvatio horizontalis</i>	20	Surcreusement	Absente/surcreusement	Absence	Présence
<i>Incurvatio sagittalis</i>	21	Surcreusement	Surcreusement/présente	Absence	Présence
<i>Incurvation inframalaris frontalis</i>	22	Faible, affecte l'ensemble de la crête	Faible/faible affecte l'ensemble de la crête	Absence	Marquée
Fossette canine	23	Surcreusement mal délimité	Absente/surcreusement mal délimité	Absence	Présence
Position du foramen infraorbitaire	26	Basse	Basse	Basse	Haute
Position de l'insertion de la crête faciale	28	M1, M1–M2	P4–M1, M1–M2	M1–M2, M2	M1, M1–M2

Tableau 9 Composition des hypodigmes proposés pour *H. heidelbergensis* selon différents auteurs / *Composition of H. heidelbergensis hypodigms according to different authors*

Hypothèses évolutives	Fossiles présents dans l'hypodigme			Références
	<i>H. heidelbergensis</i>	<i>H. rhodesiensis</i>	<i>H. neanderthalensis</i>	
Espèce afro-européenne	Bodo, Kabwe, Sima de los Huesos ^a , Arago, Petralona, Steinheim, Mauer	–	–	[17,18,21–23]
Espèce européenne	Sima de los Huesos, Mauer, Arago, Petralona, Steinheim	Bodo, Kabwe	–	[30,33,34,36]
	Mauer, Arago, Petralona	Bodo, Kabwe ^b	Sima de los Huesos, Steinheim	[35]
	Gran Dolina, Mauer, Arago	Petralona, Sima de los Huesos, Bodo, Kabwe	–	[47]
	–	–	Mauer, Arago, Sima de los Huesos, Petralona, Steinheim	[37–40]
Espèce afro-euro-asiatique	Bodo, Kabwe, Sima de los Huesos, Mauer, Arago, Petralona, Steinheim, Dali, Jinniu Shan	–	–	[58] ^c
	Bodo, Kabwe, Mauer, Arago, Petralona, Dali, Jinniu Shan	–	Sima de los Huesos, Steinheim	[56]

^a Les fossiles de la Sima de los Huesos ont été mis au jour au début des années 1990, les articles de Stringer [17,18] ne font par conséquent pas référence à ces spécimens / *The Sima de los Huesos specimens were discovered in the early 1990s; Stringer's papers [17,18] therefore do not refer to these fossils.*

^b Caparros n'utilise pas le nomen *H. rhodesiensis*, mais préfère désigner les fossiles africains du Pléistocène moyen par le nom *H. sapiens* « archaïques » / *Caparros [35] excludes the use of the name H. rhodesiensis but argues in favour of using "archaic" H. sapiens to designate Mid-Pleistocene African fossils.*

^c Pour Athreya [58], cet ensemble de fossile ne doit pas être désigné sous le nom d'*H. heidelbergensis*. Elle propose l'utilisation du terme *Middle pleistocene Homo* (p. 163) / *Athreya [58] proposes the term "Middle Pleistocene Homo" (p. 163) instead of H. heidelbergensis.*

développée en Europe, et l'autre, *H. sapiens*, en Afrique (Fig. 4).

Ce scénario s'accorde assez bien avec l'estimation du moment de divergence entre les populations ancestrales des *H. sapiens* et des *H. neanderthalensis* réalisées à partir de données génétiques. En effet, ce moment est estimé entre 500 et 300 ka à partir de l'analyse de séquences d'ADN mitochondrial [138–140] et entre 270 et 440 ka à partir d'ADN nucléaire [141]. Enfin, une étude récente évalue quatre modèles d'évolution pour expliquer la spéciation d'*H. sapiens* et d'*H. neanderthalensis*, à partir de données paléogénétiques (c'est-à-dire ADN mitochondrial de Néandertaliens et d'Hommes actuels). Selon les auteurs, l'hypothèse la plus cohérente pour expliquer l'évolution humaine à la fin du Pléistocène moyen est celle d'un taxon

H. heidelbergensis unique, dernier ancêtre commun d'*H. sapiens* et d'*H. neanderthalensis* [140].

Diagnose d'*H. heidelbergensis* sur le massif facial supérieur

Un travail précédent reconsidère l'espèce *H. heidelbergensis* à partir de mandibules fossiles du Pléistocène moyen [59]. Nous avons vu que nous pouvions étendre ce taxon au groupe fossile identifié ici sur l'analyse du massif facial supérieur. Par conséquent, nous nous proposons de compléter la diagnose de l'espèce *H. heidelbergensis* définie par Schoetensack en 1908 [14] et revue par Mounier et al. en 2009 [59].

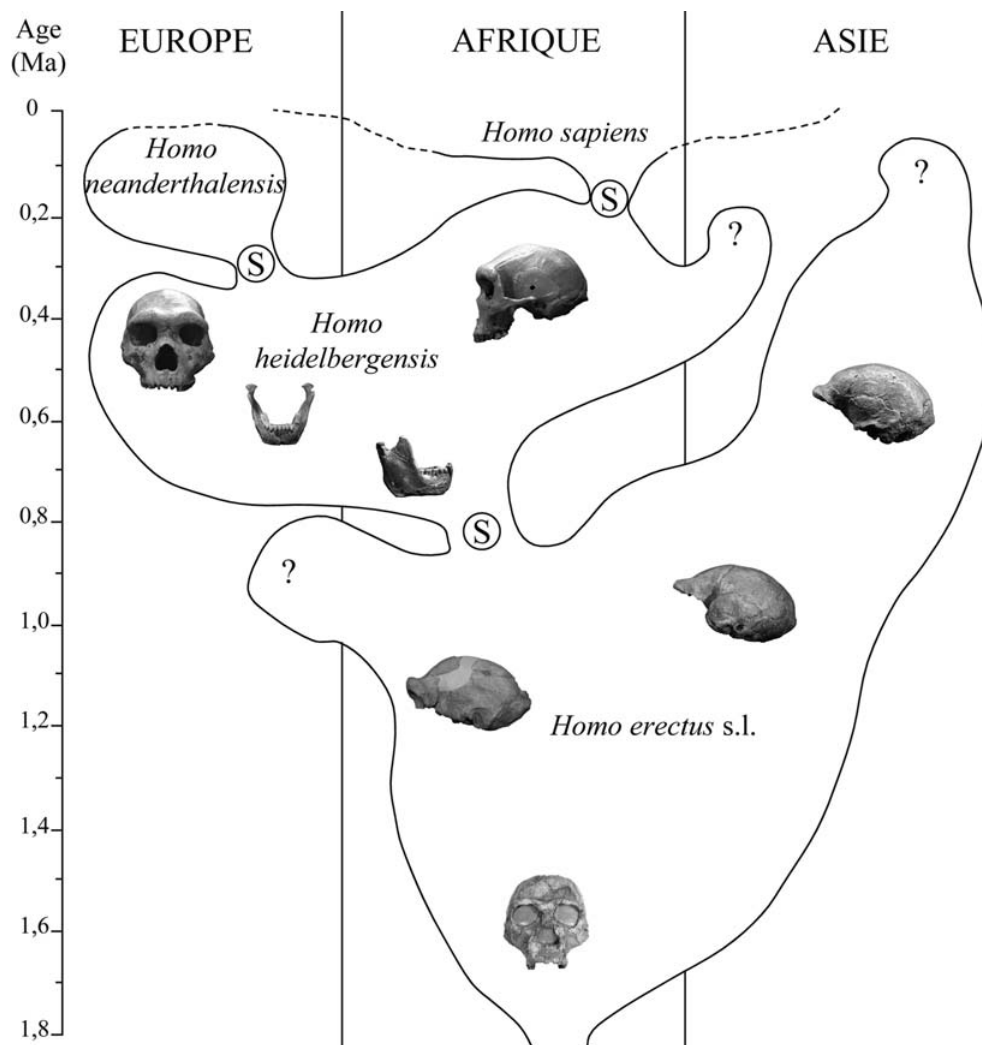


Fig. 4 Scénario évolutif soutenu par les résultats de l'étude. *Homo heidelbergensis* est une espèce afro-européenne dernier ancêtre commun des *H. sapiens* et des *H. neanderthalensis* (modifié d'après [21]) / Evolutionary scenario supported by the results of the study. *Homo heidelbergensis* is an Afro-European species and the last common ancestor of *H. sapiens* and *H. neanderthalensis* (modified according to [21])

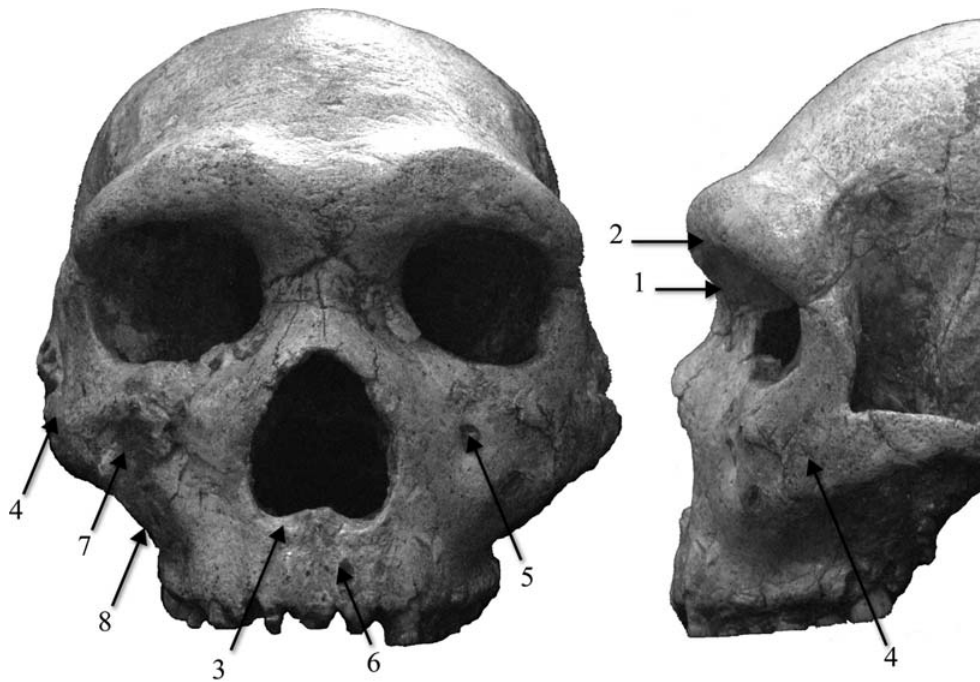


Fig. 5 Caractères morphologiques diagnostiques d'*Homo heidelbergensis* sur le massif facial supérieur (cf. détails dans le texte) / *Diagnostic morphological traits of Homo heidelbergensis on the upper face (see text for details)*

H. heidelbergensis est une espèce du genre *Homo*. Elle est différente des espèces *H. sapiens*, *H. neanderthalensis* ainsi que des espèces plus anciennes comme *H. erectus* s.l. Les caractères spécifiques d'*H. heidelbergensis* sont (Fig. 5) :

- le nasion est profond par rapport à la glabelle, l'espace interorbitaire 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) ;
- l'os zygomatique est incurvé vers l'arrière, il présente une angulation faible et ne se trouve pas dans le prolongement du maxillaire (4) ;
- le foramen infraorbitaire est bas sur le maxillaire (5), l'espace sous-alvéolaire est développé en hauteur (6), la face antérieure du maxillaire présente des *incurvationis horizontalis* et *sagittalis* atténuées (7), et la crête faciale est affectée par une *incurvatio inframalaris frontalis* peu marquée (8).

L'holotype de l'espèce *H. heidelbergensis* est la mandibule de Mauer.

L'hypodigme publié précédemment après l'étude de mandibules du Pléistocène [57,59] est composé des fossiles humains provenant des sites européens de Mauer, La Caune de l'Arago (l'ensemble des restes humains provenant du sol G), La Sima de los Huesos (l'ensemble des restes humains), Montmaurin et des sites africains de Tighenif (l'ensemble des restes humains) et de Baringo Lake Kapthu-

rin Formation (KNM-BK 67, mais aussi KNM-BK 66 et 8518 qui appartiennent à la même population [142,143]). Cette étude nous permet de compléter cet hypodigme avec les fossiles humains provenant des sites européens de Petralona, de Steinheim ainsi que des sites africains de Bodo et de Kabwe (seul Kabwe 1 est concerné, les autres restes humains de ce site ont été attribués à *H. sapiens* [144,145]).

Conclusion

Cette étude du massif facial supérieur des fossiles du Pléistocène moyen replace dans une perspective taxinomique la morphologie complexe de ces spécimens et met en évidence deux points particulièrement importants.

Nous avons dans un premier temps confirmé, sur la base d'une analyse phénétique, l'existence de deux phases distinctes de l'évolution du genre *Homo* au Pléistocène moyen.

- Les fossiles africains et asiatiques du Pléistocène moyen tardif (Jebel Irhoud 1, Dali et Jinniu Shan) montrent une morphologie proche des Hommes anatomiquement modernes. Le spécimen africain Jebel Irhoud 1 doit pouvoir être considéré comme un *H. sapiens* [123,124]. La situation est moins claire pour les fossiles asiatiques Dali et Jinniu Shan, et l'analyse de leur calvaria ne confirme pas une attribution éventuelle à *H. sapiens* [57] ;
- les fossiles européens et africains du début du Pléistocène moyen (SH5, Arago XXI, Petralona, Steinheim, Bodo et

Kabwe 1) présentent des similitudes morphologiques fortes qui justifient leur réunion au sein d'un unique taxon, bien que les spécimens européens les plus récents (Steinheim et dans une moindre mesure Petralona) commencent à montrer des affinités morphologiques avec les Néandertaliens.

Ensuite, cette réunion des fossiles africains et européens du début du Pléistocène moyen nous paraît suffisante pour justifier dans un contexte phnétique [60] l'existence d'un taxon distinct des autres espèces fossiles identifiées au Pléistocène moyen (c'est-à-dire *H. sapiens*, *H. neanderthalensis* et *H. erectus* s.l.). La présence dans ce taxon de fossiles de la Sima de los Huesos et de la Caune de l'Arago, dont les spécimens mandibulaires appartiennent au même groupe fossile que la mandibule de Mauer [36,59,135,146], autorise l'utilisation du nom *H. heidelbergensis* [14] pour désigner l'ensemble des spécimens de ce groupe.

Nous sommes donc en présence d'un taxon afro-européen au début du Pléistocène moyen dont les descendants montrent des affinités morphologiques de plus en plus fortes au cours du temps avec les *H. neanderthalensis* en Europe et avec les *H. sapiens* en Afrique. Cela nous amène à soutenir l'hypothèse selon laquelle *H. heidelbergensis* serait le dernier ancêtre commun à *H. sapiens* et à *H. neanderthalensis* [17,20,21,59].

Finalement, nous avons précisé la diagnose d'*H. heidelbergensis* en proposant une liste de caractères sur le massif facial supérieur ainsi que les spécimens fossiles constituant l'hypodigme de l'espèce.

D'autres recherches restent néanmoins nécessaires afin de répondre plus avant aux questions sur l'évolution du genre *Homo* au Pléistocène moyen. Une analyse par morphométrie

géométrique du massif facial supérieur des fossiles du Pléistocène moyen viendra d'ailleurs compléter la caractérisation de l'espèce *H. heidelbergensis* [121]. Enfin, nous avons déjà entrepris une étude de la calvaria des fossiles du Pléistocène moyen afin de tester nos hypothèses sur cette partie du crâne et de compléter éventuellement la définition du taxon *H. heidelbergensis*.

Remerciements : Pour nous avoir autorisé à étudier et à photographier les spécimens de cette étude, nous tenons à remercier M. P. Menecier, Mme V. Laborde et Mlle A. Fort au laboratoire d'écoanthropologie et ethnobiologie du musée de l'Homme (Paris) ; Mme D. Grimaud-Hervé, MM. P. Pollet et G. Daver, à l'institut de paléontologie humaine (Paris) ; M. H. de Lumley et Mme A. Echassoux au laboratoire du Lazaret (Nice) ; M. P. Tassy au Muséum national d'histoires naturelles (Paris) ; M. O. Dutour au laboratoire d'anthropologie biologique (Marseille) ; M. R. Ziegler, au Staatliches Museum für Naturkund (Stuttgart) ; M. C. Stringer, Mme L. Humphrey et M. R. Kruszynski au Natural History Museum (London) ; M. G. Manzi à la Sapienza Università di Roma ; M. L. Bondioli au Museo Pigorini (Roma) ; M. G. Koufos à l'université Aristote (Thessaloniki). Nous remercions M. H. Petersen (University of South Denmark, Odense) et Mme B. Saliba-Serre pour nous avoir conseillé sur les méthodes statistiques et Mme S. Condemi et M. F. Marchal pour avoir relu ce travail avant sa soumission. Finalement, nous remercions Mme E. Herrscher et les trois lecteurs anonymes dont les remarques et les conseils ont permis d'améliorer de façon très significative la qualité de ce manuscrit.

Annexe A

Caractères du massif facial supérieur

1. Description

Forme générale des orbites (#1, 2, 3) (Fig. A.1)

Les Néandertaliens ont souvent été décrits comme présentant des orbites de forme ronde [1–3] alors que celles des Hommes modernes sont généralement décrites comme étant rectangulaires. Weidenreich [4] dans son étude du Sinanthrope met l'accent sur la forme des orbites qu'il décrit comme étant losangique. Patte [5] puis Maureille [6] modèrent ces affirmations, ils notent que tous les Néandertaliens ne présentent pas forcément des orbites arrondies et qu'une variabilité importante existe. La forme ronde des orbites n'apparaît plus dans la diagnose des Néandertaliens [7]. Nous avons fait le choix d'utiliser trois critères morphologiques différents pour décrire la forme des orbites [8,9] (Fig. A.1).

#1 : forme du bord orbitaire supérieur

Trois états

- 1 : le bord orbitaire supérieur est horizontal ;
- 2 : l'extrémité médiale du bord orbitaire supérieur est légèrement plus élevée que l'extrémité latérale ;
- 3 : l'extrémité médiale du bord orbitaire supérieur est plus élevée que l'extrémité latérale.

#2 : forme du bord orbitaire supérolatéral

Deux états

- 1 : le bord orbitaire supérolatéral forme un angle droit ou droit arrondi ;
- 2 : le bord orbitaire supérolatéral forme un arc de cercle.

#3 : forme du bord orbitaire inférieur

Trois états

- 1 : le bord orbitaire inférieur est horizontal ;
- 2 : l'extrémité médiale du bord orbitaire inférieur est légèrement plus élevée que l'extrémité latérale ;

3 : l'extrémité médiale du bord orbitaire inférieur est plus élevée que l'extrémité latérale.

#4 : espace interorbitaire

L'espace interorbitaire est généralement considéré comme étant plus large chez les populations fossiles (à l'exception des *Homo habilis s.l.*) et plus particulièrement chez les Néandertaliens [2,4,10]. Maureille [6] revient sur ce caractère et note que si la largeur de l'espace interorbitaire est plus large chez les fossiles étudiés, le rapport de la largeur interorbitaire sur la largeur de l'espace orbitaire ne présente pas de différence entre les populations fossiles (*Homo neanderthalensis*, *Homo erectus*, *Homo sapiens* archaïques) et les populations actuelles. Ce caractère (largeur interorbitaire entre les crêtes lacrymales) a été observé sur notre échantillon et codé à partir des mesures faites sur les spécimens fossiles et sur les *Homo sapiens* actuels étudiés. Nous avons défini la limite entre un espace interorbitaire étroit et large à 29 mm. En effet, l'espace interorbitaire est inférieur à 29,22 mm pour 95 % de la variabilité de notre échantillon d'*Homo sapiens*, fossiles inclus.

Deux états

- 1 : l'espace interorbitaire est étroit (< 29 mm) ;
- 2 : l'espace interorbitaire est large (≥ 29 mm).

#5 : relation entre les sutures frontonasale et frontomaxillaire (Fig. A.2)

Weidenreich [4] décrit la suture frontonasale comme étant sur le même plan que la suture frontomaxillaire chez les Sinanthropes. Maureille [6] montre dans son étude que la variation de ce caractère dans l'espèce humaine est très importante. Nous avons choisi de nous inspirer de la cotation utilisée par Liu et al. [9] pour décrire cette caractéristique.

Quatre états

- 1 : les sutures nasofrontale et frontomaxillaire sont horizontales ;
- 2 : les sutures nasofrontale et frontomaxillaire présentent une conformation oblique à courbe ;

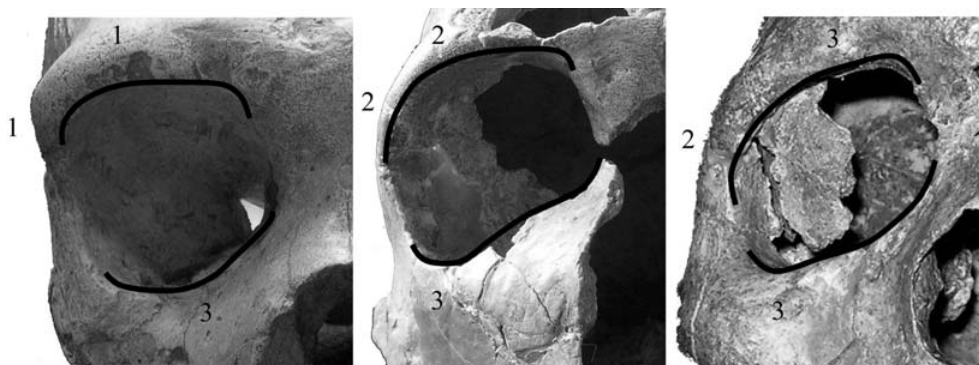


Fig. A.1 Description des orbites (caractères 1, 2 et 3) de Gibraltar 1, La Ferrassie 1 et Qafzeh 6 (de gauche à droite). Gibraltar 1 : #1 : état 1, #2 : état 1, #3 : état 3 ; La Ferrassie 1 : #1 : état 2, #2 : état 2, #3 : état 3 ; Qafzeh 6 : #1 : état 3, #2 : état 2, #3 : état 3



Fig. A.2 Forme des sutures nasofrontales et frontomaxillaire. De gauche à droite : Monte Circeo I, sutures courbes (#2, état 2) ; La Chapelle-aux-Saints sutures obliques (#2, état 2) ; Cro-Magnon I sutures trapézoïdiques (#2, état 3)

3 : les sutures nasofrontale et frontomaxillaire présentent une conformation trapézoïdique.

Franciscus [11] s'intéresse à la conformation interne de la cavité nasale. Dans un premier temps, il étudie la relation entre les parois latérales et spinales de la cavité nasale et la crête conchale. Il distingue différents degrés de fusion entre ces trois entités. La variabilité morphologique importante de la configuration des parois de l'ouverture nasale ne permet pas de distinguer des conformations différentes en fonction des taxons d'hominidés connus. Dans un second temps, il note que le plancher nasal peut être défini selon trois modalités. Le plancher peut présenter une inclinaison marquée (*sloped*), être horizontal et plat (*level*) ou être formé de deux niveaux (*bi-level*). Une majorité des Néandertaliens présentent un plancher sur deux niveaux (voir aussi [12,13]). Vandermeersch [13] note que ce caractère est présent chez certains spécimens d'*Homo erectus* d'Afrique du Nord et qu'il s'agit probablement d'un caractère archaïque.

#6 : conformation interne de la cavité nasale : relation entre les parois latérales et inférieures de l'ouverture nasale et la crête conchale (Fig. A.3)

Cinq états

1 : absence de fusion ;

2 : fusion de la crête conchale avec la paroi spinale ;

3 : fusion des parois latérales et spinales ;

4 : fusion de la crête conchale avec la paroi latérale ;

5 : fusion totale des parois latérales et spinales avec la crête conchale.

#7 : configuration du plancher nasal

Trois états

1 : le plancher nasal est incliné ;

2 : le plancher nasal est plan ;

3 : le plancher nasal présente deux niveaux.

#8 : forme du bord inférieur de l'ouverture nasale

Le bord inférieur de l'ouverture nasale présente différentes configurations (Fig. A.4). Nous avons retenu trois états pour ce caractère tels que définis par Olivier [14]. Pour Maureille [6], la présence d'une fossette pré nasale (gouttière pré nasale selon Maureille) est très variable, et ne semble pas être un caractère apomorphe d'aucune espèce d'Hommes fossiles. Il est présent chez certains Néandertaliens ainsi que chez certains Hommes actuels.

Trois états

1 : le bord inférieur de l'ouverture nasale est net et tranchant, il n'y a ni sillon pré nasal ni fossette pré nasale ;



Fig. A.3 Configuration des bords et du plancher de l'ouverture nasale. De gauche à droite : La Chapelle-aux-Saints et Gibraltar 1, fusion des parois latérales et spinales (#6, état 3), plancher de l'ouverture nasale présentant deux niveaux (#7, état 3) ; Petralona, fusion totale



Fig. A.4 Forme du bord inférieur de l'ouverture nasale. De gauche à droite, Qafzeh 6, bord inférieur net (état 1) ; Gibraltar 1, bord inférieur présentant une fossette pré nasale (état 2) ; Kabwe 1, bord inférieur présentant un sillon pré nasal (état 3)

2 : le bord inférieur de l'ouverture nasale se subdivise en deux lèvres avec une petite fossette interposée : il présente une fossette pré nasale ;

3 : le bord inférieur de l'ouverture nasale s'estompe vers le bas, toute démarcation nette disparaît : il présente un sillon pré nasal.

#9 : position du bord supérieur de l'orbite par rapport au bord inférieur en *norma lateralis* dans le plan de Francfort

Boule, dans son étude du spécimen de La Chapelle-aux-Saints [2], insiste sur la position relative antérieure du plafond orbitaire par rapport au plancher orbitaire, il le décrit alors comme « une sorte de visière » qui serait distinctive des Néandertaliens. Ce caractère est sur la plupart des fossiles du genre *Homo* précédant l'apparition de l'Homme moderne.

Trois états

1 : le bord supérieur est positionné antérieurement par rapport au bord inférieur ;

2 : le bord supérieur et le bord inférieur sont au même niveau ;

3 : le bord supérieur est positionné postérieurement par rapport au bord inférieur.

#10 : profondeur relative du nasion par rapport à la glabelle

Un nasion profond relativement à la position de la glabelle a longtemps été considéré comme un caractère distinctif des représentants anciens du genre *Homo* et plus particulièrement des Néandertaliens. Boule [2] inclus ce caractère dans sa définition « faciale » de la population néandertalienne connue alors. Cette assertion a été largement mesurée par Patte [5] qui note que le nasion des Néandertaliens ne se situe pas au fond d'une dépression mais se situe plutôt en position haute sur le torus sus-orbitaire.

Trois états

1 : le nasion est profond par rapport à la glabelle ;

2 : le nasion est peu profond par rapport à la glabelle ;

3 : le nasion et la glabelle sont au même niveau.

#11 : projection des os nasaux par rapport à la suture nasofrontale

Selon Weidenreich [4], les os nasaux du Sinanthrope présentent une concavité très atténuée. Les Néandertaliens et les Hommes modernes montrent un profil nasal avec une concavité généralement plus marquée bien que la variabilité chez les Hommes actuels soit très importante [6]. Cette concavité est difficile à appréhender, nous avons observé la projection des os nasaux par rapport à la suture nasofrontale afin de caractériser ce trait.

Deux états

1 : les os nasaux présentent une projection faible ;

2 : les os nasaux présentent une projection importante.

#12 : orientation des bords latéraux de l'ouverture nasale en *norma lateralis*

Deux états

1 : les bords latéraux de l'ouverture nasale sont inclinés vers l'avant ;

2 : les bords latéraux de l'ouverture nasale sont verticaux ou concaves à fortement concaves.

#13 : position de la projection de la partie inférieure du processus temporal de l'os zygomatique (point craniométrique zygotemporal inférieur) par rapport à l'ouverture nasale [15] (Fig. A.5)

Trois états

1 : basse, tel que le zygotemporal inférieur, se projette au niveau du bord inférieur de l'ouverture nasale ;

2 : médiane, tel que le zygotemporal inférieur, se projette dans la partie inférieure de l'ouverture nasale ;

3 : haute, tel que le zygotemporal inférieur, se projette dans la partie supérieure de l'ouverture nasale.

#14 : orientation de l'os zygomatique par rapport au maxillaire (Fig. A.6)

Maureille [6] a quantifié ce caractère et Caparros [16] l'a repris en le considérant comme un caractère discret à deux états (malaire en façade ou malaire incurvé vers l'arrière). Cette dichotomie ne nous satisfait pas. Elle

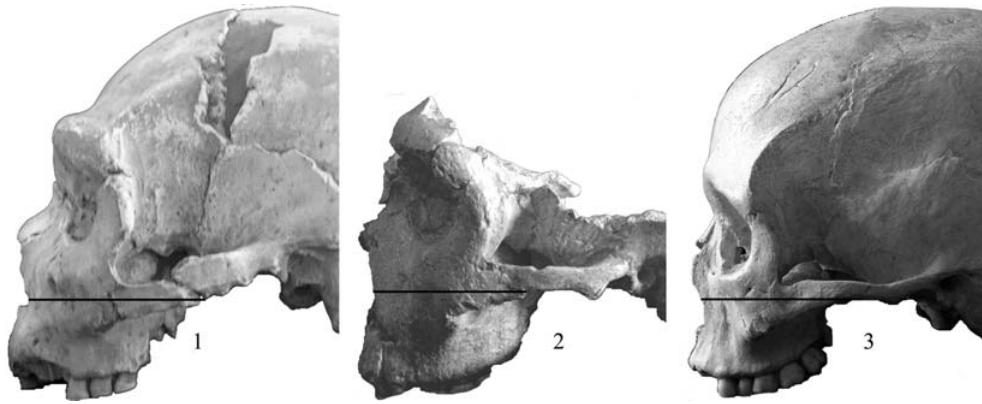


Fig. A.5 Projection de la partie inférieure du processus temporal de l'os zygomatique sur l'ouverture nasale. De gauche à droite : SH5, zygotemporal inférieur projeté au niveau du sol de l'ouverture nasale (état 1) ; Saccopastore 2, zygotemporal inférieur projeté au niveau de la partie inférieure de l'ouverture nasale (état 2) ; Abri Pataud 1, zygotemporal inférieur projeté au niveau de la partie supérieure de l'ouverture nasale (état 3)

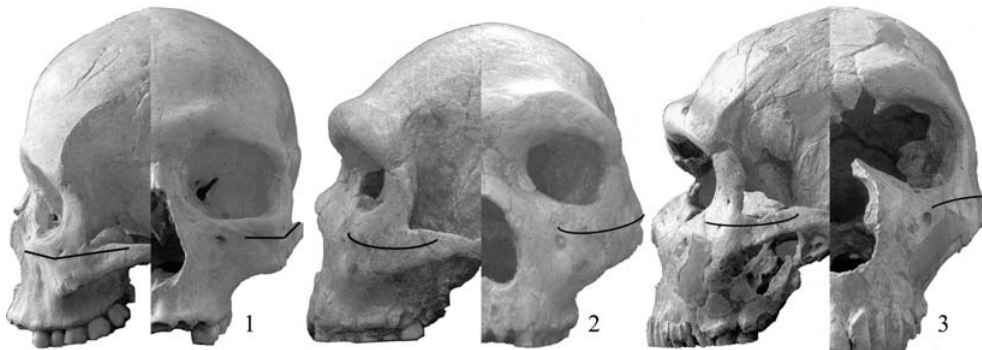


Fig. A.6 Orientation relative de l'os zygomatique par rapport au maxillaire. De gauche à droite : Abri Pataud 1, os zygomatique en façade (état 1) ; Petralona, os zygomatique incurvé vers l'arrière (état 2) ; La Ferrassie 1, os zygomatique oblique (état 3)

ne permet pas de caractériser la conformation particulière des Néandertaliens classiques telle que décrite dans la littérature [2,3,17]. Ainsi, Sergi [17] définit la face en extension des Néandertaliens en précisant que les faces externes des os zygomatiques et maxillaires sont dans le prolongement l'une de l'autre. L'absence de concavité sur le maxillaire et l'absence d'angulation maxillozygomatique déterminent le type en extension typique des Néandertaliens classiques. Nous avons donc considéré une troisième modalité pour ce caractère qui considère l'orientation oblique vers l'extérieur et l'arrière, vers le bas et l'avant du maxillaire néandertalien qui se trouve aligné avec un os zygomatique lui aussi oblique [3]. Vandermeersch [13] fait de l'orientation et de la forme du malaire un des points clés de la diagnose de l'*Homo sapiens*. Il le décrit comme fortement coudé (angulation importante entre le corps de l'os zygomatique et le processus temporal de l'os) permettant la distinction d'une face latérale et d'une face frontale. C'est le

type de l'os zygomatique en façade. Lors de l'étude des Hommes de Saccopastore, Condemi [3] note que leur os zygomatique présente une disposition intermédiaire entre les Néandertaliens et les Hommes modernes. Le corps de l'os zygomatique présente une courbure dans le plan horizontal comme dans le plan coronal. Il est intéressant de noter que nous avons observé un malaire en façade chez certains représentants anciens du genre *Homo* (e.g. Dmanisi, KNM-ER 3733, Sangiran 17). Il faut cependant noter que Patte [5] souligne la nature subjective de l'observation d'un tel caractère et que l'angulation de l'os zygomatique est notamment dépendante de la position de la suture zygomatocmaxillaire sur le maxillaire. Nous avons choisi d'observer ce caractère en l'adossant à l'angulation de l'os zygomatique.

Trois états

1 : corps de l'os zygomatique en façade présentant une angulation forte avec le processus temporal de l'os zygomatique,

ce qui permet la définition d'une face latérale et d'une face frontale ;

2 : os zygomatique incurvé vers l'arrière et présentant une angulation verticale faible avec le processus temporal de l'os zygomatique ;

3 : os zygomatique et maxillaire orientés obliquement et dans le prolongement l'un de l'autre.

#15 : relief sur la surface du *facies lateralis* du processus frontal de l'os zygomatique

D'après Condemi [3], le *facies lateralis* du processus frontal de l'os zygomatique des Néandertaliens classiques européens est généralement plat alors que les Néandertaliens du Proche-Orient présentent fréquemment une concavité sur la face externe. Les fossiles européens du Pléistocène moyen présentent eux aussi une concavité sur la face externe de leur processus frontal comme le Sinanthrope.

Deux états

1 : surface présentant une concavité faible à bien exprimée ;

2 : surface plane.

#16 : développement d'un *tuberculum marginale* sur le bord temporal de l'os zygomatique (Fig. A.7)

Le bord temporal de l'os zygomatique est la zone postérieure qui délimite le processus temporal de l'os zygomatique. Cette zone peut présenter, entre la moitié et le tiers supérieur de sa hauteur, un relief très variable : le *tuberculum marginale* (tubercule marginal) [6]. En fonction du développement du tubercule, le bord temporal est rectiligne (tubercule absent), convexe vers l'arrière (tubercule peu développé) ou présente une véritable excroissance (tubercule fortement développé). La présence d'un tubercule marginale apparaît dans la diagnose de l'espèce *Homo erectus* de Weidenreich [4].

Trois états

1 : absence de relief sur le bord temporal de l'os zygomatique ;

2 : présence d'un *tuberculum marginale* peu développé ;

3 : présence d'un *tuberculum marginale* fortement développé vers l'arrière.

#17 : nombre et disposition du foramen zygomaticofacial (Fig. A.8)

Le *facies lateralis* de l'os zygomatique présente généralement un ou plusieurs foramens qui peuvent être agencés de façon particulière. Selon Maureille [6], les modalités d'expression du foramen sont significativement différentes entre les Hommes actuels et les Néandertaliens. Ceux-ci 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). Ce caractère est présent lorsqu'au moins trois foramens sont disposés de la sorte sur la face externe de l'os zygomatique.

Quatre états

1 : absence de foramen zygomaticofacial ;

2 : présence d'un foramen zygomaticofacial unique ;

3 : présence de foramens zygomaticofaciaux multiples ;

4 : présence de foramens zygomaticofaciaux multiples disposés en arc de cercle.

#18 : relief sur le corps de l'os zygomatique

Trois états

1 : présence d'une zone dépressionnaire qui occupe la majorité du corps de l'os zygomatique ;

2 : la partie inférieure de la face latérale de l'os zygomatique est plane ;

3 : présence d'un bombement qui occupe la majorité du corps de l'os zygomatique.

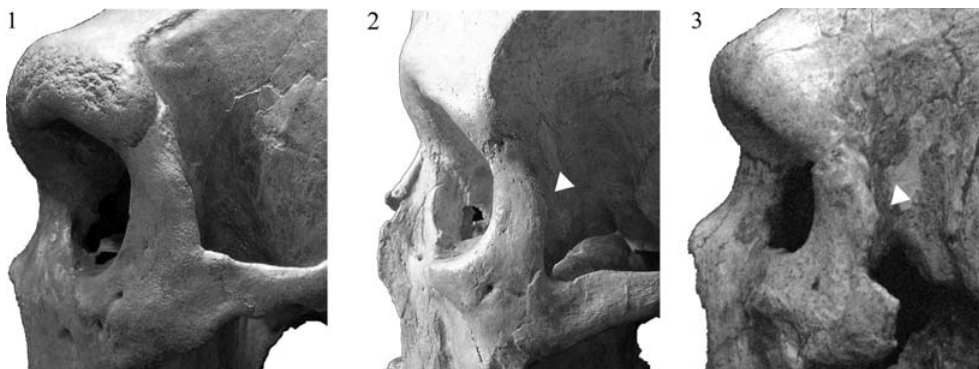


Fig. A.7 *Tuberculum marginale* sur le bord temporal de l'os zygomatique. De gauche à droite : Kabwe 1, absence de *tuberculum marginale* (état 1) ; Abri Pataud 1, présence d'un *tuberculum marginale* faiblement développé (état 2) ; Petralona (photo inversée, Petralona ne présente pas de tubercule marginal sur son os zygomatique gauche), présence d'un *tuberculum marginale* fortement développé (état 3)



Fig. A.8 Foramens zygomaticofaciaux disposés en arc de cercle sur l'os zygomatique de La Chapelle-aux-Saints (état 4)

#19 : tubérosité zygomaxillaire

La tubérosité zygomaxillaire est une protubérance située sur la face externe de l'os zygomatique [9]. Selon Weidenreich [4], c'est une proéminence placée sur la partie supérieure du corps de l'os adjacente au bord infraorbitaire. Elle peut cependant être observée sur la partie inférieure de l'os.

Trois états

- 1 : absence de la tubérosité zygomaxillaire ;
- 2 : présence d'une zone légèrement bombée dans la partie supérieure du corps de l'os zygomatique ;
- 3 : présence d'une tubérosité zygomaxillaire.

Dépression sous-orbitaire et fossette canine (#20, 21, 22, 23)

Selon Maureille [6] et Caparros [16], cette dépression se manifeste dans un plan sagittal par l'inflexion ou la forte incurvation vers le bas du corps du maxillaire partant du bord inférieur de l'orbite, et dans sa partie supérieure, par une crête bien individualisée, orientée horizontalement le long de la région sous-orbitaire.

Sergi [17], repris par Condemi [3] et Maureille [6], définit la morphologie du maxillaire moderne comme présentant trois concavités : *incurvatio inframalaris frontalis*, *incurvatio horizontalis* et *incurvatio sagittalis*. Ces incurvations présentent une certaine variabilité dans leur expression et peuvent s'exprimer de façon différente selon les spécimens étudiés. Elles servent à caractériser la dépression sous-orbitaire ou la fosse canine spécifique des Hommes modernes. Une certaine

confusion existe cependant quant à la définition de ces termes en ce qui concerne l'évolution humaine. Maureille [6], en affinant et en redéfinissant les termes associés à la morphologie moderne du maxillaire, associe la dépression sous-orbitaire à la présence des *incurvatio inframalaris frontalis* et *horizontalis*. L'*incurvatio sagittalis* caractérise en partie ce qu'il nomme la fossette canine qu'il définit comme un surcreusement du maxillaire sous le foramen orbitaire. Cette structure peut être due à divers mécanismes ontogéniques. Nous avons décidé de caractériser la dépression sous-orbitaire par la présence des trois incurvations sur le maxillaire et d'utiliser un autre caractère pour la fossette canine.

#20 : *incurvatio horizontalis* (incurvation horizontale)

Trois états

- 1 : la face antérieure du maxillaire est plane, il n'y a pas d'incurvation dans le plan horizontal ;
- 2 : la face antérieure du maxillaire présente un léger surcreusement horizontal ;
- 3 : la face antérieure du maxillaire présente une *incurvatio horizontalis*.

#21 : *incurvatio sagittalis* (incurvation verticale)

Trois états

- 1 : la face antérieure du maxillaire est plane, il n'y a pas d'incurvation dans le plan sagittal ;
- 2 : la face antérieure du maxillaire présente un léger surcreusement vertical ;
- 3 : la face antérieure du maxillaire présente une *incurvatio sagittalis*.

#22 : *incurvatio inframalaris frontalis* (incurvation inframalaire) (Fig. A.9)

Quatre états

- 1 : il n'y a pas d'incurvation de la crête faciale ;
- 2 : faible incurvation de la crête faciale : la crête faciale s'incurve exclusivement à l'endroit de sa rencontre avec le bord maxilloalvéolaire. L'incurvation n'affecte pas l'ensemble de la crête mais seulement sa racine. La crête faciale ne présente pas de double courbure ;
- 3 : incurvation de la crête faciale peu marquée mais qui affecte l'intégralité de la crête faciale de la suture avec l'os zygomatique jusqu'à sa racine sur le bord maxilloalvéolaire. La crête faciale peut présenter une double courbure : la première, au niveau de l'insertion sur la zone maxilloalvéolaire, la seconde, très atténuée ou absente, près du processus zygomatique ;
- 4 : incurvation forte qui affecte l'ensemble de la crête faciale. Cette incurvation présente deux courbures bien définies.

#23 : fossette canine, surcreusement du maxillaire sous le bord infraorbitaire (Fig. A.10)

La fossette canine est décrite par Maureille [6] comme étant un surcreusement bien individualisé de la face infraorbitaire

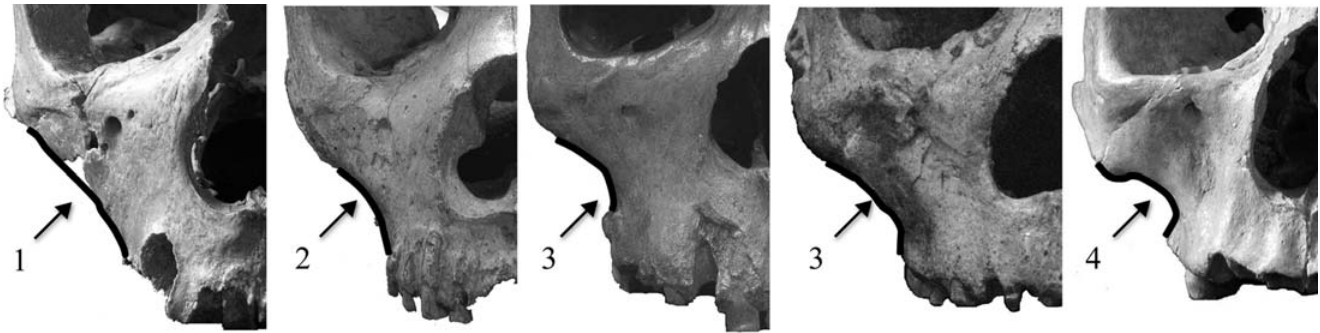


Fig. A.9 *Incurvatio inframalaris frontalis* : 1. il n'y a pas d'incurvation, La Chapelle-aux-Saints ; 2. l'incurvation n'affecte pas l'ensemble de la crête, Gibraltar 1 ; 3. l'incurvation affecte l'ensemble de la crête, Kabwe 1 et Petralona ; 4. l'incurvation affecte l'ensemble de la crête double courbure forte, Abri Pataud 1



Fig. A.10 Fossette canine : 1. absence de surcreusement du maxillaire, La Chapelle-aux-Saints ; 2. présence d'un léger surcreusement mal délimité, Gibraltar 1 ; 3. surcreusement peu marqué mais délimité, Steinheim et 4. surcreusement très marqué, Cro-Magnon I

du maxillaire au-dessus de la région des prémolaires et de la première molaire plus particulièrement localisée juste au-dessous du foramen infraorbitaire.

Trois états

- 1 : absence de surcreusement sur le maxillaire ;
- 2 : faible, présence d'un léger surcreusement dont les limites sont difficilement appréciables ;
- 3 : présence d'un surcreusement peu marqué mais dont les limites sont clairement identifiables ;
- 4 : forte, le surcreusement est très marqué, ses limites sont clairement définies.

#24 : relation du bord infraorbitaire avec le maxillaire

Afin d'affiner la caractérisation de la face des représentants du genre *Homo*, nous avons évalué l'orientation de la partie médiale de la face par rapport au bord orbitaire. La relation du bord infraorbitaire et de la partie médiale de la face a déjà été décrite chez les Néandertaliens et les Prénéandertaliens [3] comme étant régulièrement convexe et moins séparée du maxillaire que chez l'Homme moderne.

Trois états

- 1 : discontinuité faible, convexité régulière entre le bord infraorbitaire et le maxillaire, le bord orbitaire ne sépare

pas bien la face orbitaire du maxillaire et la face antérieure du maxillaire ;

- 2 : discontinuité, bord infraorbitaire et maxillaire oblique ;
- 3 : discontinuité forte, maxillaire vertical par rapport au bord infraorbitaire, voire maxillaire concave. Le bord infraorbitaire sépare nettement la face orbitaire et la face antérieure du maxillaire.

#25 : nombre de foramen infraorbitaire

Le foramen infraorbitaire est généralement unique chez les Hommes actuels, mais des foramens infraorbitaires multiples s'observent aussi. La proportion de foramens infraorbitaires multiples est de 15,8 % de la population actuelle selon Berry et Berry [18] et varie de 18,8 à 46,9 % en fonction de la population considérée selon Maureille [6].

Deux états

- 1 : foramen infraorbitaire simple ;
- 2 : foramens infraorbitaires multiples : il existe au moins un foramen infraorbitaire surnuméraire sur l'un des maxillaires.

#26 : position du foramen infraorbitaire sur le maxillaire

Le foramen infraorbitaire est en position haute sur les Hommes actuels et en position basse sur la majorité des Néandertaliens [3]. Selon Patte [5], la position du foramen

infraorbitaire chez les Hommes actuels se situe entre 4 et 10 mm du bord inférieur de l'orbite. Nous avons défini la limite entre la position haute et la position basse à 11 mm. En effet, le foramen infraorbitaire se situe au-dessus de 10,78 mm pour 95 % de la variabilité de notre échantillon d'*Homo sapiens*, fossiles inclus. Lorsque les deux foramens ne sont pas situés au même niveau sur le maxillaire, nous avons décidé d'utiliser la moyenne des distances de chaque foramen au bord de l'orbite.

Deux états

- 1 : bas (≥ 11 mm) ;
- 2 : haut (< 11 mm).

#27 : hauteur de l'espace sous-alvéolaire (Fig. A.11)

La hauteur de l'espace sous-alvéolaire est mesurée à partir de la tangente aux points les plus bas du bord inférieur de l'ouverture nasale (narial) jusqu'au bord alvéolaire du maxillaire (prosthion). Nous avons défini la limite entre une hauteur faible et importante à 17 mm, puisque la hauteur de l'espace sous-alvéolaire est inférieure ou égale à 17 mm pour 90 % de la variabilité de notre échantillon d'*Homo sapiens*, fossiles inclus.

Deux états

- 1 : la hauteur de l'espace sous-alvéolaire est faible (≤ 17 mm) ;
- 2 : la hauteur de l'espace sous-alvéolaire est importante (> 17 mm).

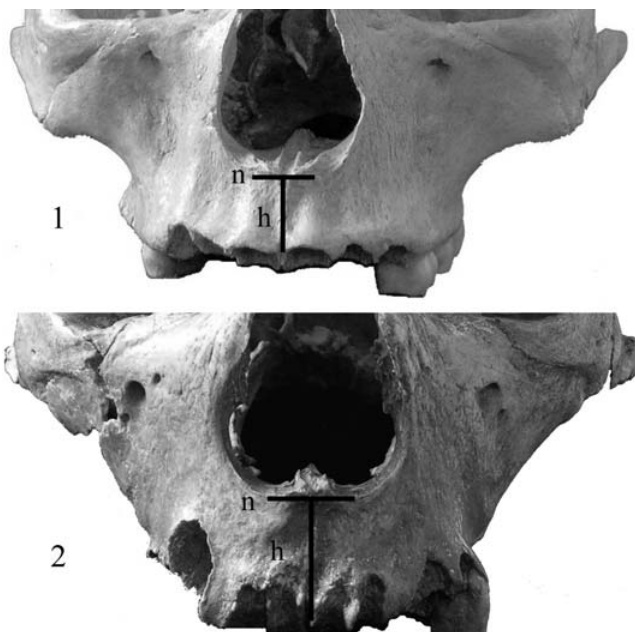


Fig. A.11 Représentation de la hauteur (h) de l'espace alvéolaire estimé à partir de la droite passant par le narial (n) droite et gauche, jusqu'au au prosthion (p). De gauche à droite : Abri Pataud 1, espace sous-alvéolaire court (état 1) ; La Chapelle-aux-Saints, espace alvéolaire long (état 2)

#28 : position de l'insertion de la crête faciale par rapport à l'arcade dentaire

La position de l'insertion de la crête faciale par rapport à l'arcade dentaire permet d'aborder la caractérisation de l'avancée de la partie inférieure de la face. Howells [19] décrit cette avancée de la partie inférieure du massif facial chez les Néandertaliens comme étant liée à la projection antérieure de l'arcade dentaire (caractère plésiomorphe selon Maureille [6]) et à l'absence de courbure de la région zygomaticomaxillaire (caractère apomorphe selon Maureille [6]). Les Néandertaliens que nous avons observés présentent une variabilité assez importante quant à la position de l'insertion de la crête faciale par rapport à l'arcade dentaire tout en possédant les caractéristiques de la face en « inflexion ». Selon Maureille, les Hommes actuels présentent l'insertion de leur crête faciale au niveau du septum M1–M2 (66,5 % des cas) ou de la M1 (23,5 % des cas). Les Néandertaliens présentent une position plus reculée.

Trois états

- 1 : P4 et P4–M1 ;
- 2 : M1 et M1–M2 ;
- 3 : M2 et postérieur.

La variabilité de la région maxilloalvéolaire est grande dans toutes les populations fossiles et actuelles [6]. Cependant, la présence de renfort osseux sur les bords alvéolaires linguaux et vestibulaires est particulièrement prépondérante chez les Néandertaliens, de même que chez les fossiles européens du Pléistocène moyen et chez le spécimen de Kabwe 1.

#29 : présence d'un torus alvéolaire sur la face externe du processus alvéolaire

La présence d'un torus alvéolaire s'observe généralement en Europe parmi les fossiles du Pléistocène moyen et les Néandertaliens. Weidenreich [4] signale aussi sa présence sur les restes du Sinanthrope. Chez l'Homme actuel, il est généralement absent.

Deux états

- 1 : absence de torus sur la face externe du processus alvéolaire ;
- 2 : présence d'un torus sur la face externe du processus alvéolaire.

#30 : présence d'un torus alvéolaire sur le bord alvéolaire lingual

Deux états

- 1 : absence de torus sur le bord alvéolaire lingual ;
- 2 : présence d'un torus sur le bord alvéolaire lingual.

#31 : présence d'un *torus palatinus* (torus palatin) sur la suture intermaxillaire

Broca [20] l'observe sur le crâne de Cro-Magnon I et le considère comme une variation individuelle. Vallois [21] signale sa présence lors de l'étude Vallois du spécimen de Chancelade. Ce torus se rencontre à peu près dans toutes les populations humaines avec une fréquence particulièrement importante chez les Esquimaux et les Lapons [22].

Deux états

1 : absence ;

2 : présence.

#32 : position du foramen incisif sur le palais

Ce caractère est régulièrement utilisé dans la description des spécimens fossiles. Weidenreich [4] utilise notamment comme caractère diagnostique d'*Homo erectus* un foramen incisif positionné postérieurement sur le palais. Une position postérieure a souvent été décrite chez les Néandertaliens [2,3,13]. D'après Maureille [6], les Prénéandertaliens récents présentent le bord postérieur du foramen incisif le plus reculé par rapport au point oral et ce sont les Hommes de Qafzeh et de Skhūl qui présentent le foramen incisif le plus proche du point oral. Cependant, ce caractère reste très variable chez l'*Homo sapiens*. Nous avons évalué la position du foramen incisif par rapport à la position du septum C-P3 sur l'arcade dentaire.

Deux états

1 : postérieure : partie la plus postérieure du canal incisif positionné postérieurement au septum C-P3 ;

2 : antérieure : partie la plus postérieure du canal incisif positionné au niveau ou antérieurement au septum C-P3

#33 : forme de l'arcade dentaire en vue inférieure

L'arcade maxilloalvéolaire est généralement de forme upsoïdale chez les *Homo habilis* (s.l.) et chez les *Homo erectus* (s.l.). Les populations actuelles ont tendance à présenter une arcade dont les bords divergent vers l'arrière bien qu'une variabilité importante existe. Les Néandertaliens ainsi que les populations du Pléistocène moyen présentent une variabilité forte pour ce caractère, mais les Néandertaliens classiques montrent généralement des bords parallèles [3].

Trois états

1 : forme upsoïdale, bords parallèles ;

2 : bords divergents ;

3 : bords convergents.

2. Répétabilité

Tableau A.1.

Tableau A.2.

Tableau A.1 Données issues de trois répétitions sur 25 spécimens

Caractères	Répétitions			États de caractères					Caractères	Répétitions			États de caractères					
	I	II	III	1	2	3	4	5		N	I	II	III	1	2	3	4	5
1	I	5	16	4	-	-	-	-	0	18	I	5	15	4	-	-	-	1
	II	5	15	5	-	-	-	-	0		II	8	12	4	-	-	-	1
	III	5	16	4	-	-	-	-	0		III	8	13	3	-	-	-	1
2	I	14	11	-	-	-	-	-	0	19	I	8	13	4	-	-	-	0
	II	14	11	-	-	-	-	-	0		II	9	11	5	-	-	-	0
	III	14	11	-	-	-	-	-	0		III	8	13	4	-	-	-	0
3	I	0	8	16	-	-	-	-	1	20	I	2	2	20	-	-	-	1
	II	0	8	16	-	-	-	-	1		II	2	2	20	-	-	-	1
	III	0	8	16	-	-	-	-	1		III	2	2	20	-	-	-	1
4	I	21	4	-	-	-	-	-	0	21	I	3	4	17	-	-	-	1
	II	21	4	-	-	-	-	-	0		II	3	4	17	-	-	-	1
	III	21	4	-	-	-	-	-	0		III	3	4	17	-	-	-	1
5	I	0	10	13	-	-	-	-	2	22	I	2	2	9	12	-	-	0
	II	0	11	12	-	-	-	-	2		II	2	2	9	12	-	-	0
	III	0	11	12	-	-	-	-	2		III	2	2	9	12	-	-	0
6	I	3	3	4	11	4	11	3	1	23	I	3	3	7	11	-	-	1
	II	2	3	4	12	4	12	3	1		II	3	3	5	13	-	-	1
	III	2	3	4	12	4	12	3	1		III	3	3	5	13	-	-	1
7	I	13	7	4	1	4	1	-	1	24	I	2	3	19	-	-	-	1
	II	13	7	4	1	4	1	-	1		II	2	3	19	-	-	-	1
	III	13	7	4	1	4	1	-	1		III	2	3	19	-	-	-	1
8	I	11	4	9	-	-	-	-	1	25	I	20	3	-	-	-	-	0
	II	13	7	4	-	-	-	-	1		II	20	3	-	-	-	-	0
	III	13	7	4	-	-	-	-	1		III	20	3	-	-	-	-	0
9	I	8	11	6	-	-	-	-	0	26	I	8	16	-	-	-	-	1
	II	8	11	6	-	-	-	-	0		II	8	16	-	-	-	-	1
	III	8	11	6	-	-	-	-	0		III	8	16	-	-	-	-	1
10	I	5	6	14	-	-	-	-	0	27	I	11	12	-	-	-	-	2
	II	5	6	14	-	-	-	-	0		II	11	12	-	-	-	-	2
	III	5	6	14	-	-	-	-	0		III	11	12	-	-	-	-	2
11	I	2	20	-	-	-	-	-	3	28	I	3	16	2	-	-	-	4
	II	2	20	-	-	-	-	-	3		II	3	16	2	-	-	-	4
	III	2	20	-	-	-	-	-	3		III	3	16	2	-	-	-	4

(Suite page suivante)

Tableau A.1 (suite)

Caractères	Répétitions	États de caractères					Caractères	Répétitions	États de caractères						
		1	2	3	4	5			N	1	2	3	4	5	N
12	I	3	21	-	-	-	1	29	I	1	20	4	-	-	1
	II	3	21	-	-	-	1		II	1	20	4	-	-	1
	III	3	21	-	-	-	1		III	1	20	4	-	-	1
13	I	2	6	15	-	-	2	30	I	1	21	3	-	-	1
	II	2	6	15	-	-	2		II	1	21	3	-	-	1
	III	2	6	15	-	-	2		III	1	21	3	-	-	1
14	I	21	2	2	-	-	0	31	I	1	13	10	-	-	0
	II	21	2	2	-	-	0		II	1	13	10	-	-	0
	III	21	2	2	-	-	0		III	1	13	10	-	-	0
15	I	13	12	-	-	-	0	32	I	1	6	17	-	-	2
	II	14	11	-	-	-	0		II	1	6	17	-	-	2
	III	14	11	-	-	-	0		III	1	6	17	7-	-	2
16	I	8	12	5	-	-	0	33	I	1	5	12	7	-	1
	II	8	12	5	-	-	0		II	1	5	12	7	-	1
	III	8	12	5	-	-	0		III	1	5	12	7	-	1
17	I	2	5	15	3	-	0	-			5	12	7	-	1
	II	2	5	15	3	-	0				5	12	7	-	1
	III	2	5	15	3	-	0				5	12	7	-	1

Tableau A.2 Tests du χ^2 . Comparaisons entre les répétitions. Ces huit caractères morphologiques ont montré des différences durant les tests de répétabilité. Les résultats des tests du χ^2 (avec correction de Yates pour les petits échantillons quand nécessaire) montrent que ces différences d'observations ne sont pas significatives à $\alpha = 0,05$

Caractères morphologiques	χ^2	p	ddl
Forme du bord orbitaire supérieur	0,196	0,995	4
Sutures nasofrontale et frontomaxillaires	0,117	0,9436	2
Relation entre les parois inférieures et latérales de la cavité nasale et la crête conchale	0,343	1,000	8
Forme du bord inférieur de l'ouverture nasale	4,157	0,385	4
Relief sur le <i>facies lateralis</i> du processus frontal	0,108	0,948	2
Relief du corps de l'os zygomatique	1,389	0,846	4
Tubérosité zygomaxillaire	0,450	0,978	4
Fossette canine	0,687	0,995	6

Références de l'annexe A

1. Busk G (1865) On a very ancient cranium from Gibraltar. Report of the 34th meeting of the British Association for the Advancement of Science, pp 91–2
2. Boule M (1911–1913) L'Homme fossile de La Chapelle-aux-Saints. Ann Paleontol 6,7,8:109–72, 105–92, 1–62
3. Condemi S (1992) Les Hommes fossiles de Saccopastore et leurs relations phylogénétiques. CNRS Éditions, Paris, 169 p
4. Weidenreich F (1943) The skull of *Sinanthropus pekinensis*: a comparative study on a primitive hominid skull. Palaeontol Sin 10:1–485
5. Patte E (1955) Les Néandertaliens, anatomie, physiologie, comparaisons. Masson et Cie, Paris, 559 p
6. Maureille B (1994) La face chez *Homo erectus* et *Homo sapiens* : recherche sur la variabilité morphologique et métrique. Thèse de l'université de Bordeaux 1, Bordeaux, 634 p
7. Condemi S (2001) Les Néandertaliens de la chaise. Comité des travaux historiques et scientifiques (CTHS), Paris, 178 p
8. Lahr M (1996) The evolution of modern human diversity a study of cranial variation. Cambridge Press, Cambridge, 416 p
9. Liu W, Vialet A, Wu X, et al (2006) Comparaison de l'expression de certains caractères crâniens sur les hominidés chinois du Pléistocène récent et de l'Holocène (grotte supérieure de Zhoukoudian, sites de Longxian et de Yanqing). L'Anthropologie 110:258–76
10. Broca P (1869) Remarques sur les ossements des cavernes de Gibraltar. Bull Mem Soc Anthropol Paris 4:146–58
11. Franciscus RG (2003) Internal nasal floor configuration in *Homo* with special reference to the evolution of Neandertal facial form. J Hum Evol 44:701–29
12. Suzuki H, Takai F (1970) The Amud Man and His Cave Site. Academic Press of Japan, Tokyo, 439 p
13. Vandermeersch B (1981) Les Hommes de Qafzeh (Israël). CNRS, Paris 319 p
14. Olivier G (1960) Pratique anthropologique. Vigot Frères, Paris, 300 p
15. Keith A (1911) The early history of the Gibraltar cranium. Nature 87:313–4
16. Caparros M (1997) *Homo sapiens* archaïques : un ou plusieurs taxons (espèces) ? Analyse cladistique et analyse morphométrique. Thèse du Museum national d'histoire naturelle, Paris, 300 p
17. Sergi S (1948) Sulla morfologia della *facies anterior corporis maxillae* nei paleantropi di Saccopastore e del Monte Circeo. Riv Antropol 35:401–8
18. Berry AC, Berry RJ (1967) Epigenetic variation in the human cranium. J Anat 101:361–79
19. Howells WW (1978) Position phylétique de l'homme moderne. In: Boné E, Coppens Y, Genet-Varcin E et al (eds) Les origines humaines et les époques de l'intelligence. Masson, Paris, pp 217–32
20. Broca P (1868) Sur les crânes et les ossements d'Eyzies. Bull Mem Soc Anthropol Paris 3:335–49
21. Vallois HV (1941-1946) Nouvelles recherches sur l'Homme de Chancelade. Anthropologie 50:165–202
22. Vallois HV, Billy G (1965) Nouvelles recherches sur les hommes fossiles de l'abri de Cro-Magnon. L'Anthropologie 69:47–74

Annexe B

Analyses phénétiques

1. Dendrogrammes complets

Figure A.12.

2. Nœuds des dendrogrammes

Tableau A.3.

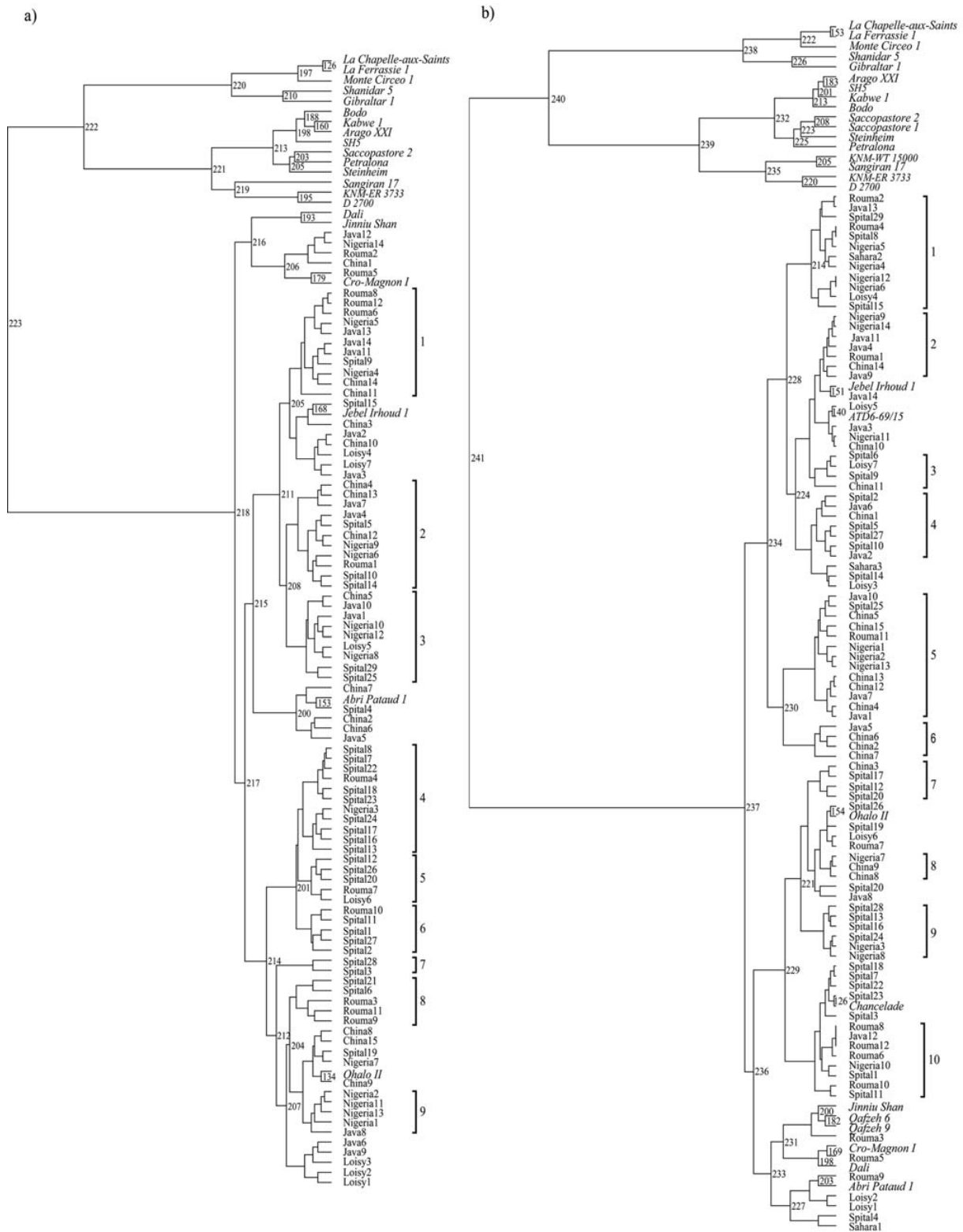


Fig. A.12 Dendrogrammes complets issus de l'analyse générale (a) et partielle (b) des caractères codés du massif facial supérieur. Les nœuds correspondent à la distance morphologique entre chaque groupe (Tableau A.3). Les parenthèses numérotées regroupent les groupes de spécimens d'Hommes de l'Holocène représentés par un numéro dans la Figure 3

Tableau A.3 Valeurs d'inertie associées aux nœuds des dendrogrammes issus des différentes analyses sur le massif facial supérieur. Les colonnes Nœud indiquent le numéro de chaque embranchement identifié sur les dendrogrammes. L'inertie correspond à la distance morphologique entre les groupes de spécimens identifiés par un nœud. Pour la description des nœuds, se référer à la Figure A.12

Nœud	Inertie	Nœud	Inertie
Analyse générale		Analyse partielle	
223	0,254	241	0,331
222	0,125	240	0,180
221	0,060	239	0,085
220	0,049	238	0,058
219	0,048	237	0,057
218	0,048	236	0,051
217	0,043	235	0,044
216	0,040	234	0,042
215	0,039	233	0,040
214	0,032	232	0,038
213	0,029	231	0,033
212	0,027	230	0,032
211	0,026	229	0,031
210	0,024	228	0,030
209	0,023	227	0,028
208	0,022	226	0,027
207	0,022	225	0,026
206	0,021	224	0,025
205	0,021	223	0,022
204	0,021	222	0,021
203	0,018	221	0,021
201	0,017	220	0,020
200	0,017	214	0,015
198	0,017	213	0,014
197	0,016	208	0,013
195	0,016	205	0,012
193	0,015	203	0,011
188	0,013	201	0,011
179	0,010	200	0,011
168	0,009	198	0,010
160	0,008	183	0,007
153	0,007	182	0,006
134	0,005	169	0,005
126	0,004	154	0,003
–	–	153	0,003
–	–	151	0,003
–	–	140	0,002
–	–	126	0,001
–	–	–	–
–	–	–	–

3. Consolidation des dendrogrammes

Tableau A.4.

Tableau A.4 Consolidations du dendrogramme de l'analyse générale. Consolidation du dendrogramme pour quatre groupes, réalisée par dix itérations à centre mobiles. Le processus prend fin lorsque l'inertie intergroupe ne peut être améliorée. Pour quatre groupes, l'amélioration est quasi inexistante et s'arrête après deux itérations

Itérations	Inertie totale	Inertie interclasse	Quotient
4 groupes			
0	1,72 727	0,43 855	0,25 390
1	1,72 727	0,43 855	0,25 390
2	1,72 727	0,43 855	0,25 390

Tableau A.5.

Tableau A.5 Consolidations du dendrogramme de l'analyse partielle. Consolidation du dendrogramme pour quatre groupes, réalisée par dix itérations à centre mobiles. Le processus prend fin lorsque l'inertie intergroupe ne peut être améliorée. Pour quatre groupes, l'amélioration est quasi inexistante et s'arrête après deux itérations

Itérations	Inertie totale	Inertie interclasse	Quotient
4 groupes			
0	1,85 714	0,59 561	0,32 071
1	1,85 714	0,59 561	0,32 071
2	1,85 714	0,59 561	0,32 071

Références

- de Lumley H, de Lumley MA (1971) Découverte de restes humains anténéanderthaliens datés du début du Riss à la Caune de l'Arago (Tautavel, Pyrénées Orientales). CR Acad Sci, Paris 272, Série D:1739–43
- Clarke RJ (1976) New cranium of *Homo erectus* from Lake Ndutu, Tanzania. Nature 262:485–7
- Mturi AA (1976) New hominid from Lake Ndutu. Nature 262:484–5
- Aguirre E, de Lumley MA (1977) Fossil men from Atapuerca, Spain: their bearing on human evolution in the middle Pleistocene. J Hum Evol 6:681–8
- Conroy GC, Jolly CJ, Cramer D, Kalb JE (1978) Newly discovered fossil hominid skull from the Afar depression, Ethiopia. Nature 276:67–70
- Vandermeersch B (1978) Le crâne préwürmien de Biache-St-Vaast (Pas de Calais). In: Boné E, Coppens Y, Genet-Varcin E et al (eds) Les origines humaines et les époques de l'intelligence. Masson, Paris, pp 153–7
- Wu X (1981) A well-preserved cranium of an archaic type of early *Homo sapiens* from Dali, China. Scientia Sinica 24:530–41
- Lü Z (1990) La découverte de l'homme fossile de Jing-Niu-Shan. Première étude. L'Anthropologie 94:899–902
- Dubois E (1893) Palaeontologische onderzoekingen op Java. Verslag Mijnwezen Batavia 10:10–4
- Mayr E (1950) Taxonomic categories in fossil hominids. Cold Spring Harb Symp Quant Biol 15:109–18
- Drennan MR (1953) The Saldanha skull and its association. Nature 172:791–3
- Eldredge N, Gould SJ (1972) Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism. In: Schopf TJM (ed) Models in Paleobiology. Freeman, Cooper, San Francisco, pp 82–115
- Groves CP, Mazak V (1975) An approach to the taxonomy of the *Hominidae*: gracile Villafranchian hominids of Africa. Casopsis Pro Min Geol 20:225–46
- Schoetensack O (1908) Der Unterkiefer des *Homo heidelbergensis* aus den Sanden von Mauer bei Heidelberg. Leipzig. 67 p
- Hambach U (1996) Paläo- und gesteinsmagnetische Untersuchungen im Quartär der Grube Grafenrain: Fundplatz des *Homo erectus heidelbergensis*. Mannheimer Geschichtsblätter 1:41–6
- Wagner GA, Krbetschek M, Degering D, et al (2010) Radiometric dating of the type-site for *Homo heidelbergensis* at Mauer, Germany. Proc Natl Acad Sci USA 107:19726–30
- Stringer CB (1983) Some further notes on the morphology and dating of the Petralona hominid. J Hum Evol 12:731–42
- Stringer CB (1985) Middle Pleistocene hominid variability and the origin of Late Pleistocene humans. In: Delson E (ed) Ancestors: The Hard Evidence. Alan R Liss, Inc, New York, pp 289–95
- Rightmire GP (1988) *Homo erectus* and later Middle Pleistocene humans. Ann Rev Anthropol 17:239–59
- Rightmire GP (1996) The human cranium from Bodo, Ethiopia: evidence for speciation in the Middle Pleistocene? J Hum Evol 31:21–39
- Rightmire GP (1998) Human evolution in the Middle Pleistocene: the role of *Homo heidelbergensis*. Evol Anthropol 6:218–27
- Rightmire GP (2001) Patterns of hominid evolution and dispersal in the Middle Pleistocene. Quatern Int 75:7–84
- Rightmire GP (2008) *Homo* in the middle pleistocene: Hypodigms, variation, and species recognition. Evol Anthropol 17:8–21
- Andrews PJ (1984) An alternative interpretation of the characters used to define *Homo erectus*. Courier Forschungs-Institut Senckenberg 69:167–75
- Stringer CB (1984) The definition of *Homo erectus* and the existence of the species in Africa and Europe. Courier Forschungs-Institut Senckenberg 69:131–43
- Rightmire GP (1990) The evolution of *Homo erectus*. Comparative anatomical studies of an extinct human species. Cambridge University Press, Cambridge, 260 p
- Tattersall I (2000) Paleoanthropology: the last half-century. Evol Anthropol 9:2–16
- Adam KD (1985) The chronological and systematic position of the Steinheim skull. In: Delson E (ed) Ancestors: The Hard Evidence. Alan R Liss, Inc, New York, pp 272–6
- Vandermeersch B (1985) The origin of Neandertals. In: Delson E (ed) Ancestors: The Hard Evidence. Alan R Liss, New York, pp 306–9
- Arsuaga JL, Martínez I, Gracia A, Carretero JM (1992) Cranial and postcranial remains at the Sima de los Huesos (Sierra de Atapuerca) and human evolution during the Middle Pleistocene. In: Bermúdez de Castro JM (ed) 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
- Carbonell E, Bermúdez de Castro JM, Arsuaga JL, et al (1995) Lower Pleistocene hominids and artifacts from Atapuerca-TD6 (Spain). Science 269:826–30
- Bischoff JL, Fitzpatrick JA, Léon L, et al (1997) Geology and preliminary dating of the hominid-bearing sedimentary fill of the Sima de los Huesos Chamber, Cueva Mayor of the Sierra de Atapuerca, Burgos, Spain. J Hum Evol 33:129–54
- Bischoff JL, Williams RW, Rosenbauer RJ, et al (2007) High-resolution U-series dates from the Sima de los Huesos hominids yields 600 ± 66 kys: implications for the evolution of the early Neanderthal lineage. J Archaeol Sci 34:763–70
- Arsuaga JL, Martínez I, Gracia A, et al (1997) Sima de los Huesos (Sierra de Atapuerca, Spain). The site. J Hum Evol 33:109–27
- Caparros M (1997) *Homo sapiens* archaïques : un ou plusieurs taxons (espèces)? Analyse cladistique et analyse morphométrique. Thèse du Muséum national d'histoire naturelle, Paris, 300 p
- Rosas A, Bermúdez de Castro JM (1998) The Mauer mandible and the evolutionary significance of *Homo heidelbergensis*. Geobios 31:687–97
- Condemi S (1992) Les hommes fossiles de Saccopastore et leurs relations phylogénétiques. CNRS Éditions, Paris, 169 p
- Dean D, Hublin JJ, Holloway R, Ziegler R (1998) On the phylogenetic position of the pre-Neanderthal specimen from Reilingen, Germany. J Hum Evol 34:485–508
- Condemi S (2001) Les Néanderthaliens de La Chaise. Comité des travaux historiques et scientifiques, Paris, 178 p
- Hublin JJ (2009) The origin of Neandertals. Proc Natl Acad Sci U S A 106:16022–7
- Woodward AS (1921) A new cave man from Rhodesia, South Africa. Nature 108: 371–2
- Piveteau J (1970) Les grottes de La Chaise (Charente). Paléontologie humaine I. L'homme de l'Abri Suard. Ann Paleontol (Vertébrés) 56:175–225
- Condemi S (1989) Décalage dans l'apparition des traits néanderthaliens sur le crâne cérébral chez les fossiles du Riss-Würm. In: Giacobini G (ed) Hominidae. Jaca Book, Milano, pp 357–62
- Hublin JJ (1998) Climatic changes, paleogeography, and the evolution of the Neandertals. In: Akazawa T, Aoki K, Bar-Yosef O (eds) Neandertals and modern humans in Western Asia. Plenum Press, New York and London, pp 295–310
- Bermúdez de Castro JM, Arsuaga JL, Carbonell E, et al (1997) A hominid from the Lower Pleistocene of Atapuerca, Spain: possible ancestor to Neandertals and modern humans. Science 276:1392–5

46. Carbonell E, Bermúdez de Castro JM, Parés JM, et al (2008) The first hominin of Europe. *Nature* 452:465–9
47. Vialet A (2005) La face supérieure et moyenne des hominidés fossiles depuis le Pléistocène inférieur récent. Thèse du Muséum national d'histoire naturelle, Paris, 289 p
48. Chang ML (2006) Taxonomic characters in Middle Pleistocene systematics. *Period Biolo* 108:403–15
49. Fabbri PF (2007) Mandible and taxonomy of the Earliest European Homo. *Hum Evol* 21:298–300
50. Arambourg C (1954) L'Hominien fossile de Ternifine (Algérie). *CR Acad Sci Paris* 239:893–95
51. Carbonell E, Bermúdez de Castro JM, Arsuaga JL, et al (2005) An early Pleistocene hominin mandible from Atapuerca-TD6, Spain. *Proc Natl Acad Sci USA* 102:5674–8
52. Bermúdez de Castro JM, Martínón-Torres M, Gómez-Robles A, et al (2007) Comparative analysis of the Gran Dolina-TD6 (Spain) and Tighenif (Algeria) Hominin mandibles. *Bull Mem Soc Anthropol Paris* 19:149–79
53. Wu X, Braüer G (1993) Morphological comparison of archaic *Homo sapiens* crania from China and Africa. *Z Morphol Anthropol* 79:241–59
54. Rightmire GP (2001) Comparison of Middle Pleistocene hominids from Africa and Asia. In: Barham L, Robson-Brown K (eds) *Human Roots. Africa and Asia in the Middle Pleistocene*. Western Academic & Specialist Publishers, Bristol, pp 123–34
55. Rightmire GP (2004) Brain size and encephalization in early to Mid-Pleistocene *Homo*. *Am J Phys Anthropol* 124:109–23
56. Tattersall I, Schwartz JH (2006) The distinctiveness and systematic context of *Homo neanderthalensis*. In: Harvati K, Harrison T (eds) *Neanderthals Revisited*. Springer, New York, pp 9–22
57. Mounier A (2009) Validité du taxon *Homo heidelbergensis* Schoetensack, 1908. Thèse de l'université de la Méditerranée, Marseille, 514 p
58. Athreya S (2007) Was *Homo heidelbergensis* in South Asia? A test using the Narmada fossil from central India. In: Petraglia MD, Allchin B (eds) *The Evolution and History of Human Populations in South Asia*. Netherlands, Dordrecht Springer, pp 137–70
59. Mounier A, Marchal F, Condemi S (2009) Is *Homo heidelbergensis* a distinct species? New insight on the Mauer mandible. *J Hum Evol* 56:219–46
60. Sokal RR, Crovello TJ (1970) The biological species concept: a critical evaluation. *Am Nat* 104:127–53
61. Conroy GC (2002) Speciosity in the early *Homo* lineage: too many, too few, or just about right? *J Hum Evol* 43:759–66
62. Prat S (2004) Les premiers représentants du genre *Homo*, en quête d'une identité. Apports de l'étude morphologique et de l'analyse cladistique. *Bull Mem Soc Anthropol Paris* 16:17–35
63. Vekua A, Lordkipanidze D, Rightmire GP, et al (2002) A new skull of early *Homo* from Dmanisi, Georgia. *Science* 297:85–9
64. Leakey REF, Walker AC (1985) Further hominids from the Plio-Pleistocene of Koobi Fora, Kenya. *Am J Phys Anthropol* 67:135–63
65. Gathogo PN, Brown FH (2006) Revised stratigraphy of Area 123, Koobi Fora, Kenya, and new age estimates of its fossil mammals, including hominins. *J Hum Evol* 51:471–9
66. Brown FH, McDougall I (1993) Geologic setting and age. In: Walker AC, Leakey REF (eds) *The Nariokotome *Homo erectus* skeleton*. Springer-Verlag, Berlin, pp 9–20
67. Walker AC, Leakey REF (1993) The skull. In: Walker AC, Leakey REF (eds) *The Nariokotome *Homo erectus* skeleton*. Springer-Verlag, Berlin, pp 63–96
68. Larick R, Ciochon RL, Zaim Y, et al (2001) Early Pleistocene ⁴⁰Ar/³⁹Ar ages for Bapang Formation hominins, Central Java, Indonesia. *Proc Natl Acad Sci USA* 98:4866–71
69. Arsuaga JL, Martínez I, Lorenzo C, et al (1999) The human cranial remains from Gran Dolina Lower Pleistocene site (Sierra de Atapuerca, Spain). *J Hum Evol* 37:431–57
70. Berger GW, Pérez-González A, Carbonell E, et al (2008) Luminescence chronology of cave sediments at the Atapuerca paleoanthropological site, Spain. *J Hum Evol* 55:300–11
71. Clark JD, de Heinzelin J, Schick KD, et al (1994) African *Homo erectus*: old radiometric ages and young oldowan assemblages in the Middle Awash Valley, Ethiopia. *Science* 264:1907–10
72. Arsuaga JL, Martínez I, Gracia A, et al (1993) Three new human skulls from the Sima de los Huesos Middle Pleistocene site in Sierra de Atapuerca, Spain. *Nature* 362:534–7
73. Yokoyama Y, Nguyen HV (1981) Datation directe de l'Homme de Tautavel par la spectrométrie gamma, non destructive, du crâne humain fossile Arago XXI. *CR Acad Sci Paris Série III* 292:741–4
74. Spitory J (1982) Le frontal de l'Homme de Tautavel. In: de Lumley H, de Lumley MA (eds) *L'Homme erectus et la place de l'Homme de Tautavel parmi les hominidés fossiles*. Nice, pp 21–61
75. Spitory J (1982) La face de l'Homme de Tautavel. In: de Lumley H, de Lumley MA (eds) *L'Homme erectus et la place de l'Homme de Tautavel parmi les hominidés fossiles*. Nice, pp 110–36
76. Yin G, Zhao H, Yin J, Lu Y (2001) Chronology of the stratum containing the skull of the Dali Man. *Chinese Sci Bull* 47:1302–7
77. Weinert H (1936) Der Urmenschenschädel von Steinheim. *Z Morphol Anthropol* 35:463–518
78. Murrill RI (1981) Petralona Man. A descriptive and comparative study, with new important information on Rhodesian man. Charles C Thomas publisher, Springfield, Illinois, 1284 p
79. Grün R (1996) A re-analysis of electron spin resonance dating results associated with the Petralona hominid. *J Hum Evol* 30:227–41
80. Wu R (1988) The reconstruction of the fossil human skull from Jinniusan, Yinkoun Liaoning Province and its main features. *Acta Anthropol Sin* 7:101–7
81. Chen T, Yang Q, Wu E (1994) Antiquity of *Homo sapiens* in China. *Nature* 368:55–60
82. Grün R, Stringer CB (1991) ESR dating and the evolution of modern humans. *Archaeometry* 33:153–99
83. Hublin JJ (1991) L'émergence des *Homo sapiens* archaïques : Afrique du Nord-Ouest et Europe occidentale. Thèse de l'université de Bordeaux I, Bordeaux, 708 p
84. Klein RG (1994) Southern Africa before the Iron Age. In: Corrucini RS, Ciochon RL (eds) *Integrative Paths to the Past: Paleoanthropological Advances in Honor of F. Clark Howell*. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, NJ, pp 471–519
85. Bruner E, Manzi G (2006) Saccopastore 1: the earliest Neanderthal? A new look at an old cranium. In: Harvati K, Harrison T (eds) *Neanderthals Revisited*. Springer, New York, pp 23–36
86. Trinkaus E (1983) *The Shanidar Neanderthals*. Academic Press, New York, 528 p
87. Oakley KP (1964) The problem of man's antiquity. An historical survey. *Bulletin of the British Museum of Natural History. Geology* 9:171–2
88. Stringer CB (2000) Gibraltar and the Neanderthals 1848–1998. In: Stringer C, Barton RNE, Finlayson JC (eds) *Neanderthals on the Edge*. Oxbow Books, Oxford, pp 133–8
89. Heim JL (1976) Les hommes fossiles de la Ferrassie. Tome 1. Le gisement, les squelettes adultes (crânes et squelettes du tronc). *Arch de l'Institut de Paléontologie Humaine Mémoire* 35:331
90. Blackwell B, Montoya AC, Bisson MS, et al (2007) ESR dating bovid teeth from the Neanderthal layer at La Ferrassie, France. *Geol Soc Am Bull* 39:548
91. Sergi S (1991) The Neanderthal cranium of Monte Circe (Circeo I). In: Piperno M, Scichilone G (eds) *The Circeo 1 Neanderthal skull:*

- studies and documentation. Instituto Poligrafico e Zecca dello Stato. Libreria dello Stato, Roma, pp 23–175
92. Boule M (1911–1913) L'homme fossile de La Chapelle-aux-Saints. *Ann Paleontol* 6,7,8:109–72,105–92,1–62
 93. Vandermeersch B (1981) Les Hommes de Qafzeh (Israël). CNRS, Paris, 319 p
 94. Bar-Yosef O (1998) Chronology of the Middle Paleolithic of the Levant. In: Akazawa T, Aoki K, Bar-Yosef O (eds) Neandertals and modern humans in Western Asia. Plenum, New York, pp 39–56
 95. Vallois HV, Billy G (1965) Nouvelles recherches sur les hommes fossiles de l'abri de Cro-Magnon. *L'Anthropologie* 69:47–74
 96. Henry-Gambier D (2002) Les fossiles de Cro-Magnon (Les Eyzies-de-Tayac, Dordogne) : nouvelles données sur leur position chronologique et leur attribution culturelle. *Bull Mem Soc Anthropol Paris* 14:89–112
 97. Movius H, Vallois HV (1959) Crâne proto-magdalénien et vénéus du périgordien final trouvés dans l'Abri Pataud. *L'Anthropologie* 63:213–32
 98. Bricker H, Mellars P (1987) Datations 14C de l'Abri Pataud (Les Eyzies, Dordogne) par le procédé « accélérateur–spectromètre de masse ». *Anthropologie* 91:227–34
 99. Hershkovitz L, Speirs MS, Frayer D, et al (1995) Ohalo II H2: A 19,000-year-old skeleton from a water-logged site at the sea of Galilée, Israël. *Am J Phys Anthropol* 96:215–34
 100. Vallois HV (1941–1946) Nouvelles recherches sur l'Homme de Chancelade. *L'Anthropologie* 50:165–202
 101. Sonnevile-Bordes D (1959) Position stratigraphique et chronologique relative des restes humains du Paléolithique supérieur entre Loire et Pyrénées. *Ann Paleontol (Vertébrés)* 45:19–51
 102. Dutour O (1989) Hommes fossiles du Sahara. Peuplements holocènes du Mali septentrional. Éditions du CNRS, Paris, 342 p
 103. Dutour O (1994) L'hypogée de Loisy en brie (Marne) ; lieu dit la Goutte d'Or. *Préhistoire et Protohistoire en Champagne Ardennes* 18:63–4
 104. Molleson T, Cox M (1993) The Spitalfields Project. Volume 2 - The Anthropology. Council for British Archaeology, York, 232 p
 105. Tillier AM (1986) Quelques aspects de l'ontogenèse du squelette crânien des Néandertaliens. In: Novotny VV, Mizerova A (eds) Fossil Man, new facts, new ideas. *Anthropos*, Brno, pp 207–16
 106. Darlu P, Tassy P (1993) La reconstruction phylogénétique. Concepts et Méthodes, Masson, Paris, 245 p
 107. Trinkaus E (1990) Cladistics and the hominid fossil record. *Am J Phys Anthropol* 83:1–11
 108. Begun DR (2007) How to identify (as opposed to define) a homoplasy: examples from fossil and living great apes. *J Hum Evol* 52:559–72
 109. Sneath PHA (1995) Thirty years of numerical taxonomy. *Syst Biol* 44:281–98
 110. Vallois HV, Vandermeersch B (1972) Le crâne moustérien de Qafzeh (Homo VI). Étude anthropologique. *L'Anthropologie* 76:71–96
 111. Franciscus RG, Trinkaus E (1988) Nasal morphology and the emergence of *Homo erectus*. *Am J Phys Anthropol* 75:517–27
 112. Stringer CB (1991) *Homo erectus* et « *Homo sapiens* archaïque ». Peut-on définir *Homo erectus*? In: Hublin JJ, Tillier AM (eds) Aux origines d'*Homo sapiens*. PUF, Paris, pp 49–74
 113. Maureille B (1994) La face chez *Homo erectus* et *Homo sapiens* : recherche sur la variabilité morphologique et métrique. Thèse de l'université de Bordeaux I, Bordeaux, 634 p
 114. Antón SC (2003) Natural history of *Homo erectus*. *Yearb Phys Anthropol* 46:126–70
 115. Franciscus RG (2003) Internal nasal floor configuration in *Homo* with special reference to the evolution of Neandertal facial form. *J Hum Evol* 44:701–29
 116. Greenacre MJ (1984) Theory and applications of correspondence analysis. Academic Press, London, 365 p
 117. Benzécri JP (1973) L'analyse des correspondances. Dunod, Paris, 619 p
 118. Benzécri JP (1977) Sur l'analyse des tableaux binaires associés à une correspondance multiple. *CAD* 2: 55–71
 119. Abdi H, Valentin D (2007) Multiple correspondence analysis. In: Salkind NJ (ed) *Encyclopedia of Measurement and Statistics*. Sage, Thousand Oaks (CA), pp 651–7
 120. Ward JH (1963) Hierarchical Grouping to optimize an objective function. *J Am Stat Assoc* 58:236–44
 121. Mounier A (2012) Le massif facial supérieur d'*Homo heidelbergensis* Schoetensack, 1908 : l'apport de la morphométrie géométrique. *Bull Mem Soc Anthropol Paris* (in press)
 122. Sergi S (1948) Sulla morfologia della *facies anterior corporis maxillae* nei paleantropi di Saccopastore e del Monte Circeo. *Riv Antropol* 35:401–8
 123. Hublin JJ (2001) Northwestern Africa and Middle Pleistocene hominids and their bearing on the emergence of *Homo sapiens*. In: Barham L, Robson-Brown K (eds) *Human Roots: Africa and Asia in the Middle Pleistocene*. Western Academic & Specialist Press Ltd, Bristol, pp 99–121
 124. Smith TM, Tafforeau P, Reid DJ, et al (2007) Earliest evidence of modern human life history in North African early *Homo sapiens*. *Proc Natl Acad Sci U S A* 104:6128–33
 125. Bräuer G (2008) The origin of modern anatomy: by speciation or intraspecific evolution? *Evol Anthropol* 17:22–37
 126. Wolpoff MH, Wu X, Thom AG (1984) Modern *Homo sapiens* origins: a general theory of human evolution involving the fossil evidence from east Asia. In: Smith FH, Spencer F (eds) *The origins of modern humans: a world survey of the fossil evidence*. Alan R Liss, New York, pp 441–83
 127. Pope G (1992) Craniofacial evidence for the origin of modern humans in China. *Yearb Phys Anthropol* 35:243–98
 128. Koesbardiati T (2000) On the relevance of the regional continuity features of the face in East Asia. *Universität Hamburg, Hamburg*, 147 p
 129. Wolpoff MH (1989) The place of the Neandertals in the Human evolution. In: Trinkaus E (ed) *The Emergence of Modern Humans: Biocultural Adaptations in the Later Pleistocene*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 97–141
 130. Hawks JD, Wolpoff MH (2001) The four faces of Eve: hypothesis compatibility and human origins. *Quatern Int* 75:41–50
 131. Falguères C, Bahain JJ, Yokoyama Y, et al (1999) Earliest humans in Europe: the age of TD6 Gran Dolina, Atapuerca, Spain. *J Hum Evol* 37:343–52
 132. Bermúdez de Castro JM, Martínón-Torres M, Prado L, et al (2010) New immature hominin fossil from European Lower Pleistocene shows the earliest evidence of a modern human dental development pattern. *Proc Natl Acad Sci USA* 107:11739–44
 133. Wood B (1994) Taxonomy and evolutionary relationships of *Homo erectus*. *Courier Forschungs-Institut Senckenberg* 171:159–65
 134. International Commission on Zoological Nomenclature (1999) International code of zoological nomenclature. Fourth Edition, The International Trust for Zoological Nomenclature, <http://www.nhm.ac.uk/hosted-sites/iczn/code/>
 135. Arsuaga JL, Martínez I, Gracia A, Lorenzo C (1997) The Sima de los Huesos crania (Sierra de Atapuerca, Spain). A comparative study. *J Hum Evol* 33:219–81
 136. Martínez I, Quam R, Arsuaga JL (2006) Evolutionary trends in the temporal bone in the Neandertal Lineage: a comparative study between the Sima de los Huesos (Sierra de Atapuerca) and Krapina Samples. *Period Biol* 108:309–17
 137. Hublin JJ (1988) Les plus anciens représentants de la lignée pré-neandertalienne. In: Trinkaus E (ed) *L'Homme de Néandertal*.

- Volume 3, l'anatomie. Université de Liège, ERAUL 30, Liège, pp 81–94
138. Green RE, Krause J, Ptak SE, et al (2006) Analysis of one million base pairs of Neanderthal DNA. *Nature* 444:330–6
 139. Noonan JP, Coop G, Kudaravalli S, et al (2006) Sequencing and analysis of Neanderthal genomic DNA. *Science* 314:1113–8
 140. Endicott P, Ho SYW, Stringer C (2010) Using genetic evidence to evaluate four palaeoanthropological hypotheses for the timing of Neanderthal and modern human origins. *J Hum Evol* 59:87–95
 141. Green RE, Krause J, Briggs AW, et al (2010) A draft sequence of the Neandertal Genome. *Science* 328:710–22
 142. Wood BA, Noten V (1986) Preliminary observations on the BK 8518 mandible from Baringo, Kenya. *Am J Phys Anthropol* 69:117–27
 143. Solan M, Day MH (1992) The Baringo (Kaphthurin) ulna. *J Hum Evol* 22:307–13
 144. Le Gros Clark WE (1928) Rhodesian Man. *J R Anthropol Inst G* 28:206–7
 145. Clark JD, Oakley KP, Wells LH, McClelland JAC (1947) New studies on Rhodesian Man. *J R Anthropol Inst G* 77:7–32
 146. Rosas A (2001) Occurrence of Neanderthal features in mandibles from the Atapuerca-SH site. *Am J Phys Anthropol* 114:74–91