

Le massif facial supérieur d'*Homo heidelbergensis* Schoetensack, 1908 : l'apport de la morphométrie géométrique

The upper face of *Homo heidelbergensis* Schoetensack, 1908: contribution of geometric morphometrics

A. Mounier

Reçu le 10 mars 2010 ; accepté le 9 mai 2011
© Société d'anthropologie de Paris et Springer-Verlag France 2011

Résumé L'espèce *Homo heidelbergensis* a fait l'objet de récentes tentatives de redéfinition. Ces études basées principalement sur l'utilisation de caractères morphologiques valident l'existence de ce taxon au Pléistocène moyen. Il représenterait une espèce afro-européenne ancestrale aux *Homo sapiens* et aux *Homo neanderthalensis* ou une chrono-espèce des Néandertaliens. Dans la présente étude, la morphométrie géométrique est mise à contribution pour reconsidérer les fossiles du Pléistocène moyen éventuellement rattachés à *H. heidelbergensis*. L'analyse par morphométrie géométrique est basée sur huit points repères en trois dimensions qui décrivent la morphologie du massif facial supérieur de 29 fossiles du Pléistocène et de 14 hommes de l'Holocène. Au Pléistocène moyen, la conformation du massif facial des fossiles européens est similaire à celle des fossiles africains. Elle est différente des *H. sapiens* et des fossiles du Pléistocène inférieur mais montre des similitudes avec la conformation des Néandertaliens. Ces résultats associés aux conclusions des études portant sur la morphologie des fossiles du Pléistocène moyen permettent de supporter l'hypothèse d'un taxon afro-européen indépendant qui serait l'ancêtre des *H. neanderthalensis* et des *H. sapiens*. **Pour citer cette revue : Bull. Mém. Soc. Anthropol. Paris 24 (2012).**

Mots clés Pléistocène moyen · *Homo heidelbergensis* · Morphométrie géométrique · Massif facial supérieur

Abstract A number of recent studies have looked into a possible redefinition of the species *Homo heidelbergensis*. The results are mainly based on morphological features and support the existence of a valid *H. heidelbergensis* taxon during

the middle Pleistocene, which would represent an Afro-European species ancestral to *Homo sapiens* and *H. neanderthalensis* or a chronospecies of Neanderthals. In this study, we used geometric morphometrics to reconsider mid-Pleistocene fossils that could be attributed to the species *H. heidelbergensis*. The geometric morphometrics analysis is based on 8 landmarks in 3 dimensions, used to describe the morphology of the upper face of 29 mid-Pleistocene fossils and 14 humans from the Holocene. In the mid-Pleistocene fossils, the shape of the upper face of European specimens is similar to that of African fossils. It differs from *H. sapiens* and early Pleistocene fossils but shows similarities with the shape of Neanderthals. Considered together with the results from previous morphological studies on the upper face of putative *H. heidelbergensis* specimens from the mid-Pleistocene, our results support the hypothesis of an independent Afro-European Species, which would have been the last common ancestor to *H. neanderthalensis* and *H. sapiens*. **To cite this journal: Bull. Mém. Soc. Anthropol. Paris 24 (2012).**

Keywords Middle Pleistocene · *Homo heidelbergensis* · Geometric morphometrics · Upper face

Introduction

L'espèce *Homo heidelbergensis* a été inventée suite à la mise au jour de la mandibule de Mauer au début du xx^e siècle [1]. Étant donné son ancienneté (près de 600 ka [2,3]), ce fossile a longtemps représenté la plus ancienne preuve directe d'une présence humaine en Europe. Néanmoins, le manque de fossiles disponibles dans la première moitié du xx^e siècle a rendu son interprétation difficile. Le nomen *H. heidelbergensis* est tombé dans l'oubli jusqu'à ce qu'il soit réemployé dans la taxinomie au début des années 1980 [4,5].

Aujourd'hui, la plupart des fossiles du Pléistocène moyen sont rattachés au nomen *H. heidelbergensis* dans le cadre de trois hypothèses évolutives principales :

A. Mounier (✉)
UMR 6578, unité d'anthropologie bioculturelle,
CNRS/Université de la Méditerranée/EFS,
faculté de médecine/secteur Nord,
CS80011, boulevard Pierre-Dramard,
F-13344 Marseille cedex 15, France
e-mail : aurelien.mounier@gmail.com

- *H. heidelbergensis* est un taxon afro-européen ancestral aux *Homo neanderthalensis* et aux *Homo sapiens* [4–7]. À l'origine de cette hypothèse, c'est l'exclusion des fossiles asiatiques du Pléistocène moyen (c'est-à-dire rattachés à *Homo erectus* s.s.) de la lignée menant aux *H. sapiens* et aux *H. neanderthalensis* qui a entraîné le regroupement des fossiles africains et européens du Pléistocène moyen au sein d'un taxon unique. Leurs ancêtres africains (c'est-à-dire *H. erectus/ergaster*) auraient colonisé l'Ancien Monde avant de donner naissance à cette espèce afro-européenne — *H. heidelbergensis* — considérée comme le dernier ancêtre commun des *H. sapiens* et des *H. neanderthalensis*. L'apparition des deux nouvelles espèces se serait produite au cours de deux spéciations différentes [4,5,7–10] ;
- les fossiles africains et européens représentent deux lignées différentes menant à *H. sapiens* en Afrique et à

H. neanderthalensis en Europe. Cette hypothèse est basée sur l'accumulation progressive de caractères dérivés néandertaliens chez les spécimens fossiles du Pléistocène moyen européen [11–14] (voir, *Accretion Model* [15,16]). Les fossiles africains du Pléistocène moyen seraient alors désignés par le nomen *H. rhodesiensis* Woodward, 1921 [17] (Fig. 1a, 1b), tandis que les fossiles européens seraient réunis au sein d'une chrono-espèce des Néandertaliens, *H. heidelbergensis* [21–25], ou simplement intégrés au taxon *H. neanderthalensis* [14,15,18,26] (Fig. 1a). La découverte de fossiles du Pléistocène inférieur de la Gran Dolina [27,28] (Atapuerca, Espagne) semble renforcer cette hypothèse. La nouvelle espèce créée pour désigner ces fossiles, *H. antecessor*, est considérée par certains auteurs comme le dernier ancêtre commun aux *H. sapiens* et aux *H. neanderthalensis* [19]. Cette hypothèse est néanmoins controversée (e.g. [29–31])

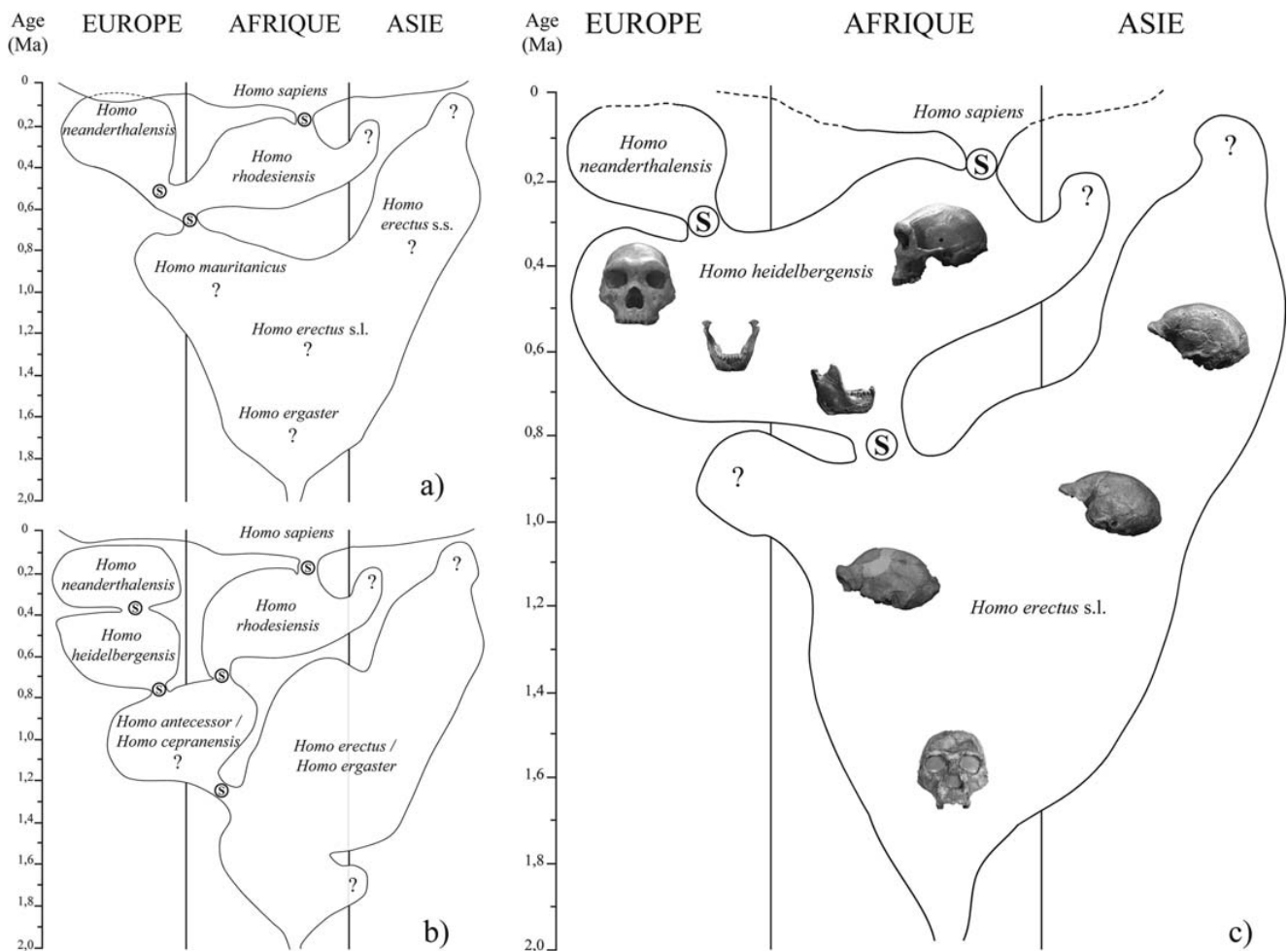


Fig. 1 Synthèse des scénarios évolutifs majeurs pour le Pléistocène moyen [7] ? Principaux désaccords entre différents scénarios proches. a : hypothèse européenne exclusive *Homo heidelbergensis* est intégré au taxon *Homo neanderthalensis* [18] ; b : hypothèse européenne exclusive [19,20] ; c : hypothèse afro-européenne [4,7,10] / *Synopsis of the main evolutionary scenarios for the mid-Pleistocene (after [7])? Main discrepancies between close scenarios. a: exclusively European hypothesis, Homo heidelbergensis is included in the taxon Homo neanderthalensis [18]; b: exclusively European hypothesis [19,20]; c: Afro-European hypothesis [4,7,10]*

et de nombreuses interprétations remettent en question la place de ces fossiles dans la classification [20,32,33] (Fig. 1b) ;

- finalement, l'extension éventuelle de l'hypodigme d'*H. heidelbergensis* aux spécimens asiatiques est de plus en plus évoquée [34–39]. Dans ce contexte, l'espèce aurait été présente dans l'ensemble de l'Ancien Monde.

Si un consensus peine à émerger en ce qui concerne la place de l'espèce *H. heidelbergensis* dans la taxinomie c'est d'abord dû au fait que la validité même de l'espèce n'est jamais considérée. Nos travaux précédents [34,40,41] se concentrent sur cet aspect de la problématique et montrent qu'une telle espèce peut être définie et validée dans le cadre du concept phnétique de l'espèce [42]. Ils supportent l'hypothèse d'un taxon afro-européen dernier ancêtre commun à *H. neanderthalensis* et à *H. sapiens*.

Cet article se veut un complément du test de la validité du taxon *H. heidelbergensis* sur le massif facial supérieur déjà réalisé [40]. L'utilisation de la morphométrie géométrique permet de travailler sur une approximation de la morphologie globale des fossiles dépendante du choix des points repères décrivant les individus. Ce type d'approche permet de quantifier des caractères morphologiques difficilement mesurables par les techniques de morphométrie linéaires, et certains travaux ont d'ores et déjà montré le potentiel de la morphométrie géométrique dans le traitement de problématiques taxinomiques (e.g. [43–50]). Par conséquent, cette méthode constitue une alternative prometteuse aux méthodes métriques et morphologiques classiques d'étude des fossiles (voir infra et [51]).

Nous verrons ici si l'utilisation de données morphométriques en trois dimensions et d'analyses par morphométrie géométrique peuvent contribuer au débat portant sur la validité du taxon *H. heidelbergensis*.

À l'aide d'analyses Procrustes et d'une analyse discriminante linéaire, nous testons les questions suivantes :

- les conformations du massif facial supérieur des spécimens du Pléistocène moyen sont-elles compatibles avec l'hypothèse d'une espèce unique ?
- Si oui, quelle serait l'extension géographique et temporelle de cette espèce ?
- Et enfin, cette espèce peut-elle représenter un possible ancêtre commun aux *H. sapiens* et aux *H. neanderthalensis* ?

Matériel

Notre échantillon de référence est composé de trois groupes prédéfinis : deux taxons reconnus en paléanthropologie, *H. sapiens* ($n = 19$: cinq fossiles du Pléistocène supérieur et 14 individus de l'Holocène) et *H. neanderthalensis* ($n = 8$), ainsi que sept spécimens du Pléistocène inférieur.

Nous avons regroupé ces derniers fossiles selon leur position chronostratigraphique. En effet, leur attribution taxinomique est encore débattue [101,102], et l'utilisation de l'analyse discriminante n'autorise pas le fractionnement de ce groupe (voir infra).

Les Hommes de l'Holocène proviennent d'Afrique, d'Asie et d'Europe et couvrent une période temporelle de 7 ka. Leur nombre est réduit (c'est-à-dire 14) afin de ne pas biaiser l'analyse discriminante (voir infra). Cinq *H. sapiens* du Pléistocène supérieur (~130 à ~22 ka) complètent ce groupe (Tableau 1). Les Néandertaliens proviennent d'Europe ($n = 6$) et du Proche-Orient ($n = 2$) et couvrent une période allant de ~130 à ~35 ka (Tableau 1).

Neuf fossiles du Pléistocène moyen, africains (Jebel Irhoud 1, Kabwe 1 et Bodo), asiatiques (Dali et Jinniu Shan) et européens (SH5, Arago XXI, Petralona) composent l'échantillon d'étude qui a été formé sur la base de l'origine chronostratigraphique et du degré de conservation de ces spécimens (Tableau 1). Malgré les déformations des maxillaires de Dali [52] et les reconstructions importantes qui affectent Jinniu Shan [53], nous avons inclus ces spécimens dans nos analyses du fait de la rareté des fossiles du Pléistocène moyen asiatique dont le massif facial est préservé.

De même, bien que les spécimens immatures ne présentent pas l'ensemble des caractères adultes [103], le manque de fossiles du Pléistocène inférieur dont le massif facial supérieur est en bon état de conservation nous a amenés à inclure deux spécimens juvéniles dans notre échantillon (D2700 et KNM-WT 15 000). Lors de l'interprétation des résultats liés à ces fossiles, nous tiendrons compte de leur statut d'immature.

Les spécimens ont été numérisés préférentiellement du côté gauche. Afin de pouvoir inclure dans nos analyses le spécimen asiatique Dali, nous avons dû estimer la position du point repère canin (#4) de ce spécimen en nous basant sur l'anatomie des zones adjacentes. Enfin, afin de pallier la déformation bilatérale d'Arago XXI [54], nous avons réalisé une correction de sa conformation en superposant par ajustement selon les moindres carrés les points repères des côtés droits et gauches qui sont conservés chez ce fossile dans leur intégralité. Nous avons calculé les nouveaux points repères du spécimen en effectuant la moyenne arithmétique des coordonnées réduites de chaque point repère.

Méthodes

L'analyse par morphométrie géométrique est basée sur des points repères en trois dimensions qui définissent la forme de l'objet de l'étude (c'est-à-dire ici le massif facial supérieur). Ceux-ci sont des locus anatomiques discrets pouvant être identifiés chez tous les spécimens de l'étude [51]. L'analyse Procrustes généralisée (APG) permet d'étudier la forme

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 million d'années (Ma), puis en millier d'années (ka) / *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)*

Spécimens	Chronologie	Origine	Références	Lieu d'observation
Pléistocène inférieur				
KNM-ER1813	1,86 ± 0,08 Ma	Est Turkana, Kenya	[55,56]	UMR
KNM-ER 1470	~1,8 Ma	Est Turkana, Kenya	[57,58]	UMR
OH 24	~1,8 Ma	Gorges d'Olduvai, Tanzanie	[59,60]	UMR
D 2700	~1,75 Ma	Dmanisi, Géorgie	[61]	NHM
KNM-ER 3733	~1,6 Ma	Est Turkana, Kenya	[58,62]	UMR
KNM-WT 15000	~1,6 Ma	Ouest Turkana, Kenya	[63,64]	FD
Sangiran 17	1–1,5 Ma	Java, Indonésie	[8,16]	UMR
Pléistocène moyen				
Bodo	600 ka	Bodo, Éthiopie	[6,66,67]	UMR
SH5	~530 ka	Sima de los Huesos, Atapuerca, Espagne	[25,68]	FD
Arago XXI	450 ka	Tautavel, France	[54,69,70]	UMR
Dali	260–300 ka	Dali, Chine	[52,71]	UMR
Petralona	150–250 ka	Petralona, Grèce	[72,73]	UA
Steinheim	250 ka	Steinheim, Allemagne	[74,75]	SMN
Jinniu Shan	200 ka	Jinniu Shan, Chine	[53,76]	FD
Jebel Irhoud 1	130–190 ka	Djebel Irhoud, Maroc	[77,78]	MNHN
Kabwe 1	> 125 ka	Kabwe, Zambie	[17,79]	NHM
Pléistocène supérieur				
<i>Homo neanderthalensis</i>				
Saccopastore 2	130–120 ka	Saccopastore, Italie	[14,80]	Usap
Shanidar 5	60–80 ka	Shanidar, Irak	[81]	NHM
Gibraltar 1	45–70 ka	Forbe's Quarry, Gibraltar	[82,83]	NHM
Amud 1	50–60 ka	Amud, Israël	[84]	NHM
La Ferrassie 1	55 ± 2–61 ± 5 ka	La Ferrassie, France	[85,86]	MH
Monte Circeo I	52 ± 12 ka	Monte-Circeo, Italie	[77,87]	MP
La Chapelle-aux-Saints	~50 ka	La Chapelle-aux-Saints, France	[88]	MH
Saint-Césaire	36 ka	Charente-Maritime, France	[89,90]	FD
<i>Homo sapiens</i>				
Qafzeh 9	100 130 ka	Qafzeh, Israël	[91,92]	UMR
Qafzeh 6	90 130 ka	Qafzeh, Israël	[91,92]	IPH
Cromagnon I	28 ka	Les Eyzies, France	[93,94]	MH
Abri Pataud 1	22 ka	Les Eyzies, France	[95,96]	MH
Ohalo II	19 ka	Ohalo, Israël	[97]	UMR
<i>Holocène</i>				
Sahara 1 (H)	6 970 BP ± 130	Hassi-el-Abiod, Mali	[98]	UMR
Sahara 2 (H)				
Sahara 3 (H)				
Loisy 1 (–)	3 740 BP ± 120	Loisy-en-Brie, France	[99]	UMR
Loisy 5 (–)				
Loisy 11 (–)				
Spita 13 (F)	xvii ^e –xix ^e siècles	Spitalfields, Londres, Royaume-Uni	[100]	NHM
Rouma 2 (H)	xix ^e siècle	Roumanie	–	MH
China 1 (H)	xx ^e siècle	Chine–Tibet	–	NHM
China 5 (F)				

(Suite page suivante)

Tableau 1 (suite)				
Spécimens	Chronologie	Origine	Références	Lieu d'observation
Java 1 (H) Java 3 (F)	xx ^e siècle	Java–Maduras	–	NHM
Nigeria 2 (F) Nigeria 3 (H)	xx ^e siècle	Nigéria	–	NHM

FD : laboratoire départemental de Préhistoire du Lazaret, Fort de la Drette ; IPH : institut de paléontologie humaine, Paris ; MH : musée de l'Homme, Paris ; MNHN : Muséum 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.

définie par les points repères en préservant l'information géométrique tout au long de l'analyse menée dans un espace de conformation spécifique (l'espace de conformation de Kendall : *Kendall's space shape*). Cette forme peut être décomposée afin d'en extraire la conformation : l'ensemble de l'information géométrique, la « morphologie » de l'objet, lorsque la position, l'échelle et l'orientation sont éliminées [104]. Nous pouvons ainsi visualiser et analyser les variations de morphologie entre les groupes ou les spécimens considérés au cours de l'étude [51,105]. La morphométrie géométrique est une façon quantitative d'effectuer des comparaisons morphologiques [51], ce qui justifie son utilisation en complément d'analyses morphologiques classiques [40].

Huit points repères 3D (Figs. 2 et 3, Tableau 2) ont été sélectionnés pour décrire le plus globalement possible la morphologie du massif facial supérieur (c'est-à-dire ouverture nasale et orbites, os zygomatique et maxillaire) tout en tenant compte de l'état de conservation des fossiles et des prérequis nécessaires à la validation de la dernière étape statistique (c'est-à-dire analyse discriminante linéaire, cf. infra).

L'analyse se déroule en trois étapes. Les formes définies par les points repères sont soumises à une Analyses Procrustes Généralisées (c'est-à-dire APG, superposition Procrustes avec un ajustement selon les moindres carrés [106–109]) qui permet de s'affranchir des paramètres de nuisances (c'est-à-dire la taille, l'orientation, la position) pour se concentrer sur l'étude de la conformation des spécimens (c'est-à-dire la « morphologie » des configurations définies par les points repères).

Les résultats de l'APG (c'est-à-dire les résidus Procrustes représentant les différences de conformations des individus par rapport à la conformation moyenne de l'échantillon) sont traités au travers d'une Analyses en Composantes Principales (c'est-à-dire ACP) afin d'analyser les conformations. L'objectif principal de l'ACP est de réduire le nombre de variables et de détecter des structures dans les relations entre variables de

la base de données. Elle vise à expliquer le maximum de variation des données dans un minimum de dimensions.

Enfin, nous utilisons les six premières composantes principales de l'ACP pour réaliser une analyse discriminante linéaire basée sur trois groupes de spécimens prédéfinis (c'est-à-dire *H. sapiens*, *H. neanderthalensis* et fossiles du Pléistocène inférieur). Nous avons réduit le nombre de variables introduites dans l'analyse afin de respecter le prérequis inhérent à la réalisation d'une analyse discriminante linéaire : le nombre de variables doit être inférieur au nombre d'individus du plus petit groupe de l'analyse (c'est-à-dire sept fossiles du Pléistocène inférieur). La discrimination de ces trois groupes est utilisée comme « modèle » pour étudier les individus du Pléistocène moyen. Ceux-ci sont introduits a posteriori dans l'analyse. Nous pouvons ainsi visualiser le positionnement de chaque individu dont l'attribution taxinomique est débattue, en fonction de sa conformation et par rapport aux conformations moyennes et extrêmes des spécimens d'*H. sapiens*, d'*H. neanderthalensis* et d'individus du Pléistocène inférieur. La qualité de la discrimination des groupes est évaluée à l'aide du lambda de Wilks [110]. Plus la valeur du lambda est proche de zéro, plus la discrimination est bonne. L'application de ce test nécessite l'égalité des matrices de covariance des groupes à discriminer. Cette hypothèse peut être testée grâce au M de Box [111] qui compare les matrices de covariance de chaque groupe. Il s'agit d'accepter ou de rejeter l'hypothèse H_0 selon laquelle les matrices sont égales. Pour réaliser ce test, nous avons dû utiliser un échantillon d'*H. sapiens* réduit afin de rendre homogènes les effectifs des groupes. Quatorze spécimens issus d'une base de données utilisée lors d'études précédentes sur le massif facial supérieur des fossiles du Pléistocène moyen [34,40] ont été tirés au sort en respectant un ratio homme/femme proche de 1.

Pour finir, l'effet de la taille sur les modifications de conformation (allométrie) entre les différents groupes de

cette étude a été testé en calculant la régression qui explique la configuration des nuages de points lorsque les composantes principales basées sur les résidus Procrustes sont comparées à la taille centroïde [43,112]. Nous avons effectué cette opération pour les six premières composantes principales. Le coefficient R^2 ainsi que le test de Fischer permettent d'évaluer la qualité et la significativité de la régression.

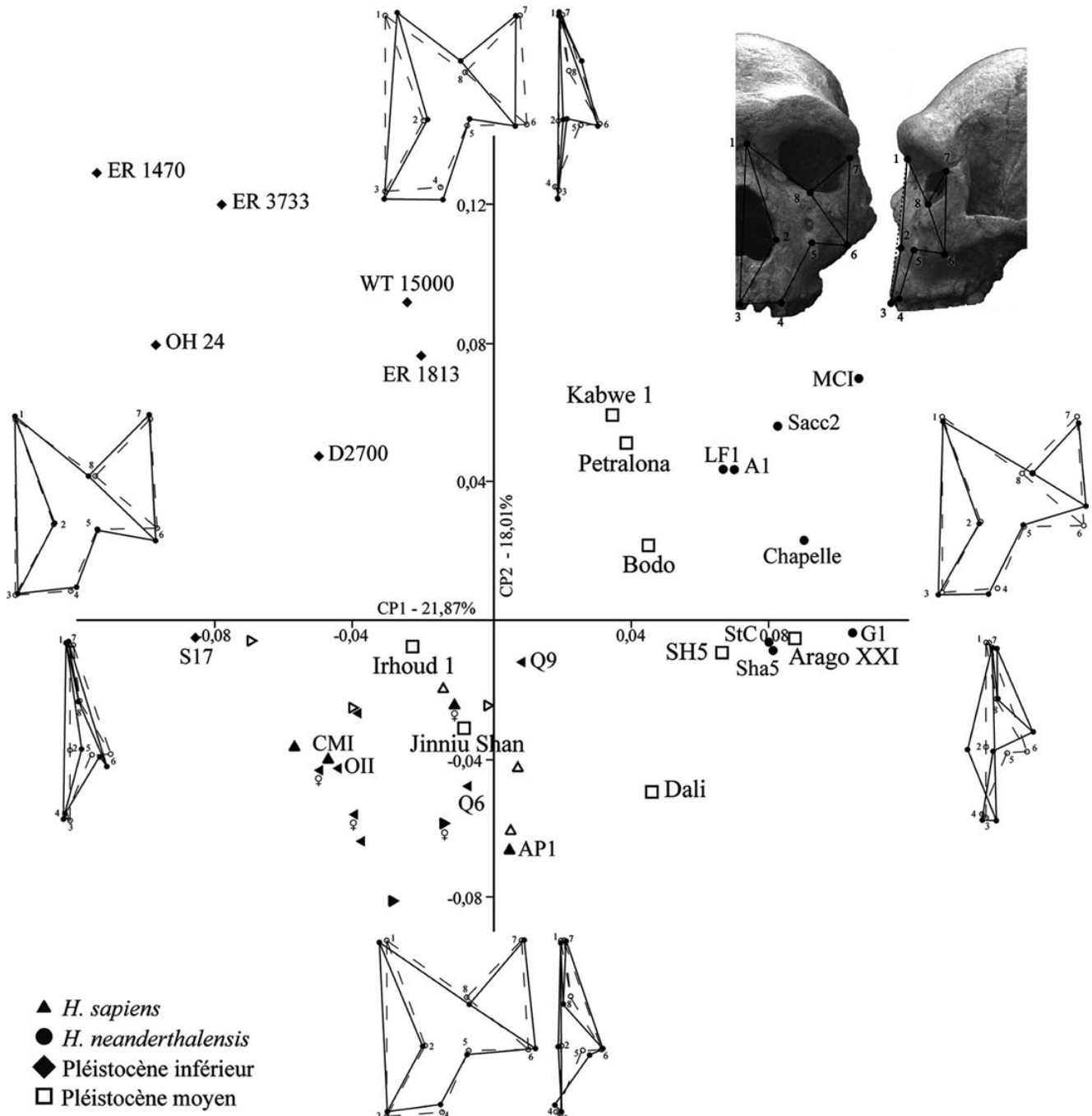
L'APG, l'ACP et le calcul des régressions ont été réalisés avec le logiciel Morphologika 2v2.5 [113]. Le logiciel SPSS

(version 11.5 ©SPSS Inc. 1989–2002) a été utilisé pour l'analyse discriminante.

Résultats

ACP

Les dix premières composantes de l'ACP représentent plus de 90,5 % de la variance totale dont 21,87 % pour la



première composante (CP1) (Tableau 3). Nous nous concentrons sur la description des deux premières composantes de l'ACP (40 % de la variance cumulée) (Fig. 2). Les composantes suivantes ne semblent pas apporter d'informations significatives supplémentaires.

Tout d'abord, les individus modernes, les Néandertaliens et les fossiles du Pléistocène inférieur sont séparés sur cette projection (Fig. 2).

La CP1 isole les Néandertaliens (valeurs positives) des Hommes anatomiquement modernes et des fossiles du Pléistocène inférieur (valeurs négatives). Le nuage de points des individus néandertaliens est homogène sur cette composante, et les différences régionales ou temporelles n'apparaissent pas : les Néandertaliens anciens (Saccopastore 2 et Gibraltar 1) et du Proche-Orient (Amud 1 et Shanidar 5) ne se distinguent pas des autres (Fig. 2). La dispersion du nuage de points des fossiles du Pléistocène inférieur est importante sur la CP1. Les fossiles africains et eurasiatiques ne sont pas distribués de façon préférentielle (Fig. 2). Les spécimens modernes montrent des valeurs proches des fossiles du Pléistocène inférieur sur la CP1 (Fig. 2).

Au niveau des valeurs positives de la CP1, la surface de l'os zygomatique est fortement réduite : la suture zygomaxillaire est plus courte (c'est-à-dire déplacement latéral vers l'extérieur du point repère zygo-orbitaire #8 et déplacement vers l'arrière et le haut du zygo-maxillaire antérieur #6), ce qui occasionne une augmentation de la surface de l'orbite et du maxillaire. Pour ce dernier, cette augmentation de surface se traduit par une projection vers l'avant de l'ensemble de l'os (nasal latéral #2, infraorbitaire #5 et canin #4) qui semble lié à la projection du milieu de la face caractéristique des Néandertaliens [32,82,105,114]. Ensuite, l'angle entre les segments canin-infra-malaire et infra-malaire-zygomaxillaire antérieur

est nettement moins accentué que du côté des valeurs négatives de la CP1. Le maxillaire apparaît en effet plus fléchi sur la conformation extrême du côté des valeurs négatives de cette composante (déplacement vers l'arrière du nasal latéral #2 et de l'infraorbitaire #5). Cet aspect est accentué par l'augmentation de la surface de l'os zygomatique, notamment dans sa partie inférieure (déplacement vers le bas du zygomaxillaire antérieur #6).

La seconde composante (CP2) (18,01 %) présente un gradient général qui sépare particulièrement les individus du Pléistocène inférieur (valeurs positives) des Hommes anatomiquement modernes (valeurs négatives). La dispersion des individus du Pléistocène inférieur est une nouvelle fois importante. Sangiran 17 présente en effet une valeur de CP2 négative comme c'est le cas pour les spécimens modernes (Fig. 2). Finalement, le nuage de points des Néandertaliens présente aussi une dispersion importante sur la CP2.

La conformation extrême au niveau des valeurs positives de cette composante montre un allongement vers le bas de la partie inférieure de la face (prosthion #3 et canin #4) accompagné d'une réduction de la partie supérieure de la face particulièrement visible au niveau de la taille des orbites (c'est-à-dire zygo-orbitaire #8 positionné plus haut et vers l'arrière). La partie centrale du maxillaire est projetée vers l'avant (c'est-à-dire infraorbitaire #5 nettement déplacé vers l'avant). À la différence de ce que nous avons décrit pour les Néandertaliens, cette projection ne s'observe pas au niveau du nasal latéral (#2) (Fig. 2). La conformation extrême au niveau des valeurs négatives de la CP2 montre une réduction de la partie inférieure de la face par rapport à la partie supérieure (c'est-à-dire canin #4 décalé vers le haut et l'avant et zygo-orbitaire #8 décalé vers le bas et l'avant). Nous pouvons aussi noter la position en retrait du point

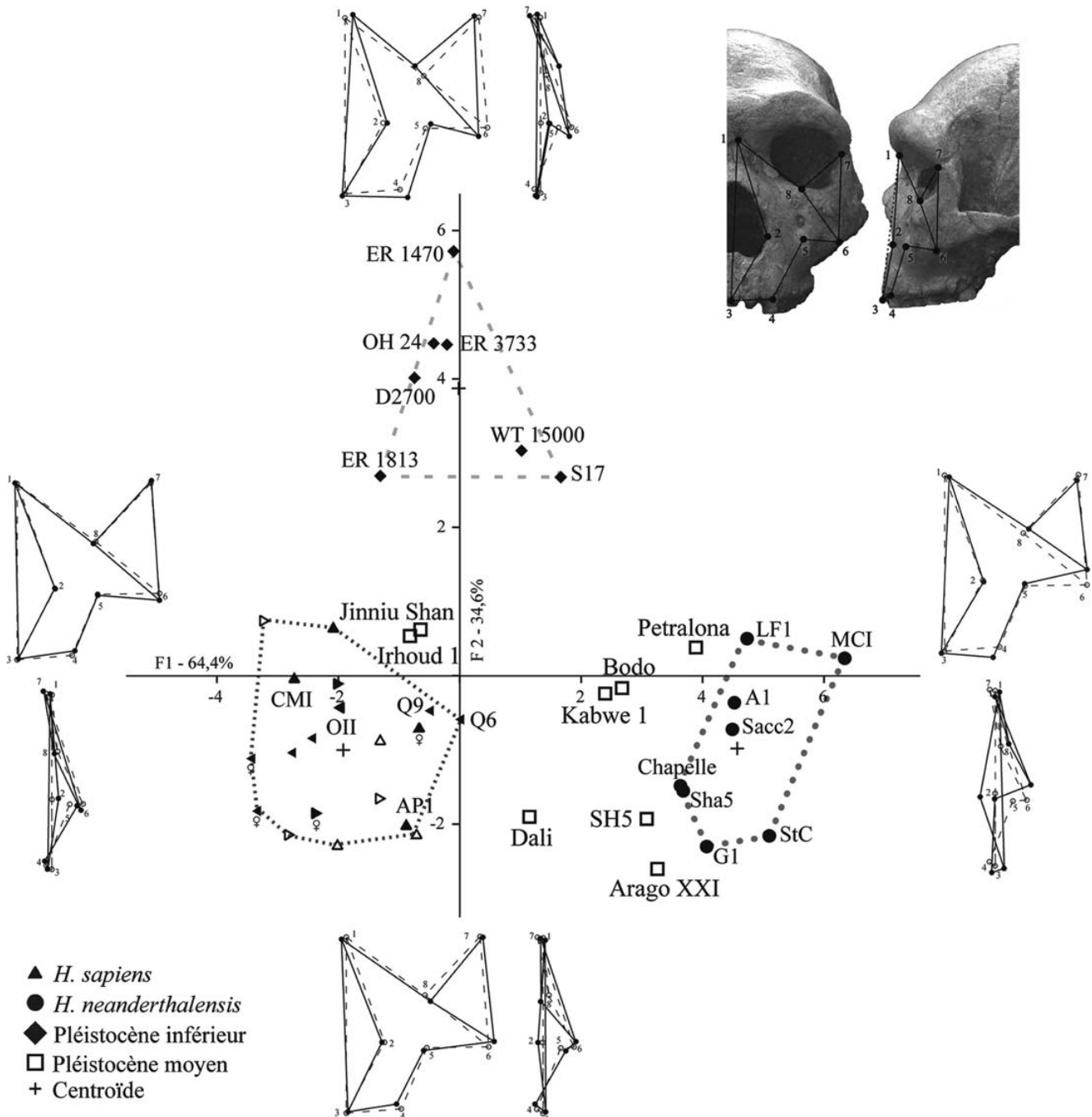
Fig. 2 Analyse en composantes principales : projection des spécimens sur le plan CP1-CP2. *Homo sapiens* : Europe ▲ xvii^e-xix^e siècles, △ Loisy (3740 BP), Afrique ► xx^e siècle, ▷ Sahara (6970 BP), Asie ◀ (xx^e siècle), ♀ sexe féminin connu ; fossiles : CMI : Cromagnon I ; API : Abri Pataud 1 ; OII : Ohalo II ; Q6 : Qafzeh 6 et Q9 : Qafzeh 9. *Homo neanderthalensis* : Sacc2 : Saccopastore 2 ; G1 : Gibraltar 1 ; LF1 : La Ferrassie 1 ; Chapelle : La Chapelle-aux-Saints ; MCI : Monte Circeo I ; StC : Saint-Césaire ; Sha5 : Shanidar 5 et A1 : Amud 1. Spécimens du Pléistocène inférieur : ER 1470 : KNM-ER 1470 ; ER 1813 : KNM-ER 1813 ; ER 3733 : KNM-ER 3733 ; WT-15000 : KNM-WT 15000 et S17 : Sangiran 17. À l'extrémité de chaque axe : conformations extrêmes en *norma facialis* (gauche) et en *norma lateralis* (droite, pour une meilleure lisibilité un facteur 1,5 a été appliqué à l'axe y) ; trait plein : déformations extrêmes, trait pointillé : conformation de l'individu consensus. L'échantillon est séparé en trois groupes : 1) *H. sapiens* (avec Jebel Irhoud 1 et Jinniu Shan), 2) *H. neanderthalensis* (avec Petralona, SH5, Arago XXI, Kabwe 1 et Bodo) et 3) fossiles du Pléistocène inférieur / *Principal Component Analysis (PCA): projection of specimens along the PC1-PC2 plane. Homo sapiens: Europe ▲ 17th-19th, △ Loisy (3740 BP), Africa ► 20th, ▷ Sahara (6970 BP), Asia ◀ 20th, ♀ known female sex, fossils: CMI: Cro-Magnon I; API: Abri Pataud 1; OII: Ohalo II; Q6: Qafzeh 6 and Q9: Qafzeh 9. Homo neanderthalensis: Sacc2: Saccopastore 2; G1: Gibraltar 1; LF1: La Ferrassie 1; Chapelle: La Chapelle-aux-Saints; MCI: Monte Circeo I; StC: Saint-Césaire; Sha5: Shanidar 5 and A1: Amud 1. Early Pleistocene specimens: ER 1470: KNM-ER 1470; ER 1813: KNM-ER 1813; ER 3733: KNM-ER 3733; WT-15000: KNM-WT 15000 and S17: Sangiran 17. At the end of each axis: extreme shapes in *norma facialis* (left) and *norma lateralis* (right, for better readability a 1.5 factor has been applied to the y axis); solid line: extreme deformations; dashed line: shape of the consensus individual. The specimens are separated into three main groups: 1) *H. sapiens* (with Jebel Irhoud 1 and Jinniu Shan), 2) *H. neanderthalensis* (together with Petralona, SH5, Arago XXI, Kabwe 1 and Bodo), 3) early Pleistocene specimens*

repère infraorbitaire (#5). Cette configuration anatomique du maxillaire est la morphologie des Hommes anatomiquement modernes (c'est-à-dire maxillaire fléchi, [85,114]).

En ce qui concerne le Pléistocène moyen, les fossiles africains et asiatiques les plus récents se positionnent à la périphérie du nuage de points des Hommes anatomiquement modernes. En effet, les maxillaires de Jebel Irhoud 1 et de Jinniu Shan apparaissent assez fortement en flexion. Le fossile de Dali se positionne entre les *H. sapiens* et les

H. neanderthalensis, du fait notamment d'un maxillaire fléchi associé à une ouverture nasale fortement projetée vers l'avant.

Les autres spécimens du Pléistocène moyen sont similaires aux Néandertaliens, notamment les fossiles européens (SH5 et Arago XXI) qui rentrent dans la variabilité de ce groupe. Les spécimens africains Kabwe 1 et Bodo présentent aussi une conformation proche des Néandertaliens. Ils montrent néanmoins des affinités de conformation avec les individus du Pléistocène inférieur, plus particulièrement Kabwe 1.



La Figure 2 souligne aussi l'affinité de conformation de Petralona et Kabwe 1. Leur maxillaire est légèrement fléchi et la projection de la partie médiale de la face apparaît moins développée que chez les Néandertaliens.

Finalement, à l'exception de Jebel Irhoud 1 et de Jinniu Shan, les valeurs de CP1 des individus du Pléistocène moyen sont très proches les unes des autres, ce qui semble indiquer l'existence d'un schéma morphologique commun à la plupart des fossiles du Pléistocène moyen.

Analyse discriminante linéaire

L'analyse discriminante linéaire est basée sur les six premières composantes de l'ACP (75,46 % de la variance totale) (Tableau 3). Le test M de Box valide l'hypothèse d'égalité des matrices de covariance des trois groupes prédéfinis ($M = 77,878$; $F = 1,124$; $ddl1 = 42$; $ddl2 = 1\ 021,122$; $p = 0,273$) ce qui autorise la réalisation de l'analyse discriminante linéaire.

La première fonction (F1) représente 64,4 % de la variance totale et sépare nettement Hommes anatomiquement modernes et Néandertaliens. La seconde fonction (F2, 35,6 %) isole les spécimens du Pléistocène inférieur du reste de l'échantillon (Fig. 3). La discrimination est validée par le lambda de Wilks pour chaque fonction (Tableau 4). Les CP1 et 2 contribuent de façon majoritaire au calcul des deux fonctions discriminantes, l'impact des suivantes est nettement plus marginal (Tableau 5).

Sur le plan F1–F2, la dispersion des individus modernes de l'Holocène suit une logique géographique : les Asiatiques et les Africains se regroupent dans la partie gauche du nuage de points, quand les Européens se positionnent dans la partie droite. Les spécimens plus anciens se trouvent à la périphérie du groupe (c'est-à-dire Loisy, 3740 BP, Sahara, 6970 BP et

Qafzeh 6 et 9, Fig. 3). Les conformations extrêmes par rapport à l'individu consensus pour les valeurs négatives de F1 et de F2, associées au groupe des Hommes anatomiquement modernes, montrent clairement un maxillaire en inflexion avec un décalage vers l'avant de la zone maxillo-alvéolaire et du bord infraorbitaire (canin #4 et zygo-orbitaire #8), ainsi qu'un décalage vers l'arrière de la partie centrale du maxillaire (nasal latéral #2 et infraorbitaire #5). Enfin, l'os zygomatique est plus développé vers le bas (zygomaxillaire antérieur #6) (Fig. 3).

La majorité de la dispersion du groupe néandertalien se fait sur F2. Le Néandertalien ancien Saccopastore 2 est très proche du centroïde du groupe. Les conformations extrêmes associées à ce groupe (c'est-à-dire pour les valeurs positives de F1 et négatives de F2) montrent clairement l'inflation caractéristique du maxillaire néandertalien. Le bord infraorbitaire est en retrait par rapport à la conformation moyenne de l'échantillon total (zygo-orbitaire #8), et la zone médiale du maxillaire est projetée vers l'avant (nasal latéral #2, infraorbitaire #5). Nous pouvons aussi noter le développement important de la partie inférieure de la face par rapport à la partie supérieure : la zone maxillo-alvéolaire est fortement développée vers le bas et l'avant ; l'os zygomatique est peu étendu en surface et présente une suture zygo-maxillaire courte (zygo-orbitaire #8, zygo-maxillaire antérieur #6). Cette configuration de l'os zygomatique semble accentuer la continuité entre l'orientation de l'os zygomatique et du maxillaire (Fig. 3).

Le nuage de points des individus du Pléistocène inférieur présente des valeurs proches de celles des *H. sapiens* sur F1 mais est isolé sur F2 (Fig. 3). Les conformations extrêmes que nous observons pour les spécimens du Pléistocène inférieur (c'est-à-dire valeurs positives de F2) montrent une face allongée vers le bas et l'extérieur dans sa partie inférieure

Fig. 3 Analyse discriminante linéaire : projection des spécimens sur le plan F1–F2+ : centroïde de chaque groupe. *Homo sapiens* : Europe ▲ xvii^e–xix^e siècles, △ Loisy (3740 BP), Afrique ► xx^e siècle, ▷ Sahara (6970 BP), Asie ◀ (xx^e siècle), ♀ sexe féminin connus ; fossiles : CMI : Cromagnon I ; AP1 : Abri Pataud I ; OII : Ohalo II ; Q6 : Qafzeh 6 et Q9 : Qafzeh 9. *Homo neanderthalensis* : Sacc2 : Saccopastore 2 ; G1 : Gibraltar 1 ; LF1 : La Ferrassie 1 ; Chapelle : La Chapelle-aux-Saints ; MCI : Monte Circeo I ; StC : Saint-Césaire ; Sha5 : Shanidar 5 et A1 : Amud 1. Spécimens du Pléistocène inférieur : ER 1470 : KNM-ER 1470 ; ER 1813 : KNM-ER 1813 ; ER 3733 : KNM-ER 3733 ; WT-15000 : KNM-WT 15000 et S17 : Sangiran 17. À l'extrémité de chaque axe : conformations extrêmes en *norma facialis* (gauche) et en *norma lateralis* (droite, pour une meilleure lisibilité, un facteur 1,5 a été appliqué à l'axe y) ; trait plein : déformations extrêmes, trait pointillé : conformation de l'individu consensus. Les spécimens européens du Pléistocène moyen ainsi que Bodo et Kabwe 1 ont des conformations proches des *Homo neanderthalensis*. Les fossiles plus tardifs (Jebel Irhoud 1 et Jinniu Shan) montrent des affinités avec *Homo sapiens* / *Discriminant analysis: projection of specimens along the F1-F2 plan. +: centroid of each group. Homo sapiens: Europe ▲ 17th–19th, △ Loisy (3740 bp), Africa ► 20th, ▷ Sahara (6970bp), Asia ◀ 20th, ♀ known female sex; fossils: CMI: Cro-Magnon I; AP1: Abri Pataud I; OII: Ohalo II; Q6: Qafzeh 6 and Q9: Qafzeh 9. Homo neanderthalensis: Sacc2: Saccopastore 2; G1: Gibraltar 1; LF1: La Ferrassie 1; Chapelle: La Chapelle-aux-Saints; MCI: Monte Circeo I; StC: Saint Césaire; Sha5: Shanidar 5 and A1: Amud 1. Early Pleistocene specimens: ER 1470: KNM-ER 1470; ER 1813: KNM-ER 1813; ER 3733: KNM-ER 3733; WT-15000: KNM-WT 15000 et S17: Sangiran 17. At the end of each axis: extreme shapes in *norma facialis* (left) and *norma lateralis* (right, for better readability a 1.5 factor has been applied to the y axis); solid line: extreme deformations; dashed line: shape of the consensus individual. The shape of mid-Pleistocene specimens from Europe and Africa (Bodo and Kabwe 1) shows similarities with *H. neanderthalensis*. Late mid-Pleistocene fossils (Jebel Irhoud 1 and Jinniu Shan) show affinities with *H. sapiens**

Tableau 2 Points repères utilisés dans l'analyse. Les types de chaque point repère sont définis d'après O'Higgins et Bookstein [105,108] / *Landmarks used in the analysis. Each landmark type is defined according to O'Higgins and Bookstein [105,108]*

Numéro	Nom	Description des points repères	Type
1	Nasion	Intersection de la suture nasofrontale et du plan médian	I
2	Nasal latéral	Point le plus latéral du bord latéral de l'ouverture nasale	III
3	Prosthion	Point le plus antérieur dans le plan médian entre les incisives centrales	I
4	Canin	Point le plus antérolatéral du bord alvéolaire antéroexterne de l'alvéole de la canine	III
5	Infraorbitaire	Point de la face antérieure du maxillaire qui correspond à la projection orthogonale du milieu de la distance du nasal latéral au zygomaticomaxillaire antérieur	III
6	Zygomaticomaxillaire antérieur	Point le plus antéro-inférieur de la suture zygomaticomaxillaire	II
7	Frontomalaire orbitaire	Intersection du bord latéral de l'orbite et de la suture frontozygomatique	I
8	Zygo-orbitaire	Point le plus supéromédial de la suture zygomaticomaxillaire	II

Tableau 3 Composantes principales expliquant plus de 90 % de la variance totale. Description des composantes principales / *Principal Components accounting for more than 90% of the total variance. Description of the Principal Components*

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

(canin #4). La surface de l'orbite semble réduite (zygo-orbitaire #8 décalé vers le haut et l'arrière), notamment à cause du développement important de l'os zygomatique (zygo-maxillaire antérieur #6). La partie centrale du maxillaire est peu fléchie. L'infraorbitaire (#5) est décalé vers l'avant par rapport à la conformation consensus, et le bord latéral de l'ouverture nasale se déplace vers l'arrière (nasal latéral #2). Enfin, l'avancée du frontomalaire orbitaire (#7) semble indiquer le développement de la zone supraorbitaire (Fig. 3).

En ce qui concerne les fossiles du Pléistocène moyen, nous pouvons tout d'abord noter l'affinité de conformation entre les fossiles africains et asiatiques les plus récents et les *H. sapiens*. Jebel Irhoud 1 et Jinni Shan forment l'extrémité du nuage de points des individus modernes et présentent un maxillaire en inflexion. Du fait de la projection vers l'avant de son maxillaire (nasal latéral #2), Dali est positionné de façon intermédiaire entre les *H. sapiens* et les *H. neanderthalensis* (Fig. 3).

Ensuite, le second groupe se trouve dans la périphérie du nuage de points des *H. neanderthalensis*. Il concerne les spécimens européens (Arago XXI, SH5 et Petralona) souvent considérés comme faisant partie de la lignée néandertalienne et qui présentent en effet des caractères à affinité néandertalienne [4,13,15]. Cependant, ce positionnement souligne aussi les différences déjà relevées avec les Néandertaliens, notamment au niveau du maxillaire (présence d'incurvations) et de l'os zygomatique (angulation avec le maxillaire et développement plus important). La conformation de Petralona est cependant très proche de celle des Néandertaliens. Par ailleurs, les fossiles africains Bodo et Kabwe 1 présentent des conformations du massif facial supérieur très proches l'une de l'autre. Ils partagent des similarités de conformation avec Petralona et les Néandertaliens, mais aussi avec les autres spécimens européens du Pléistocène moyen. Cependant, leur position indique aussi qu'ils présentent des affinités de conformations avec les Hommes anatomiquement modernes.

Les fossiles du Pléistocène moyen ne présentent pas d'affinité particulière avec les spécimens du Pléistocène inférieur. Au contraire, ils montrent soit une conformation à caractère « moderne » (c'est-à-dire Jebel Irhoud I, Jinni Shan et Dali), soit une conformation de type « néandertalienne » (c'est-à-dire Bodo, Kabwe 1, Petralona, Arago XXI et SH 5). Ces derniers spécimens présentent néanmoins une conformation du massif facial supérieur assez homogène et différente de celle des Néandertaliens, notamment au niveau de la F1. De plus, leur dispersion sur F2 est comparable à ce que nous observons pour les *H. sapiens* et les *H. neanderthalensis* (Fig. 3).

Régression linéaire

Les résultats des régressions linéaires indiquent que la taille centroïde conditionne en partie la conformation des

Tableau 4 Qualité de la discrimination et valeurs propres des fonctions de l'analyse discriminante linéaire. Les valeurs de lambda de Wilks valident la discrimination de chaque fonction à p inférieur à 0,0001 malgré un lambda de Wilks plus élevé pour F2. F1 représente 64,4 % de la variance totale et F2 35,6 % / *Quality of the discrimination and eigenvalues of the discriminant analysis functions. Wilks' lambda values validate the discrimination of each function at p inferior to 0.0001 despite higher Wilks' lambda values for F2. F1 represents 64.4% of the total variance, F2 35.6%*

Fonctions	Lambda de Wilks	Chi ²	ddl	p	Valeurs propres	Pourcentage de variance	Corrélation canonique
1	0,022	108,691	12	0,0001	7,656	64,4	0,940
2	0,191	47,182	5	0,0001	4,236	35,6	0,899

Tableau 5 Contribution des composantes principales aux fonctions discriminantes et coefficient par fonction. La CP1 contribue de façon très majoritaire à la première fonction discriminante, alors que c'est la CP2 qui contribue le plus à la seconde fonction discriminante / *Contribution of the principal components to each discriminant function and coefficient for each function. PC1 contributes by far the most to the first discriminant function, while PC2 contributes the most to the second discriminant function*

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

Tableau 6 Résultats des régressions linéaires pour chaque composante principale comparée à la taille centroïde. Pour les CP1 et 2, la taille centroïde conditionne en partie la conformation des spécimens. Ce n'est pas le cas pour les autres composantes / *Linear regression results for each principal component when compared to centroid size. For PC1 and 2, the centroid size seems to partly determine the shape of specimens. This is not the case for the other components*

	R ²	F	$p <$
CP1	0,33	20,14	0,01
CP2	0,18	8,58	0,01
CP3	0,02	0,84	0,37
CP4	0,02	0,95	0,34
CP5	0,08	3,42	0,07
CP6	0,00	0,12	0,73

spécimens telle qu'elle est représentée par la CP1 ($R^2 = 0,33$, $F = 20,14$; $p < 0,0001$) et dans une moindre mesure par la CP2 ($R^2 = 0,18$, $F = 8,58$; $p < 0,01$). Ce n'est pas le cas pour les autres composantes principales (CP3 à 6, Tableau 6, Fig. 4).

Pour les CP1 et 2, nous avons testé l'allométrie pour chacun des groupes prédéfinis (Tableau 7, Fig. 4). Nous n'observons pas de phénomène d'allométrie intragroupe significatif pour aucune de ces composantes. Néanmoins, les régressions calculées pour les Néandertaliens et les spécimens du Pléistocène inférieur, lorsque la taille centroïde est comparée à la conformation représentée par la CP1, présentent une valeur de R^2 relativement élevée (Tableau 7). Les pentes de ces droites sont différentes de celles des Hommes anatomiquement modernes : elles sont sécantes. Par conséquent, les conformations des Hommes anatomiquement modernes ne semblent pas représenter des variantes de taille des conformations des Néandertaliens et des fossiles du Pléistocène inférieur (Fig. 4).

L'absence de significativité de ces tests peut s'expliquer par la taille réduite des échantillons de Néandertaliens et de fossiles du Pléistocène inférieur ; il semble néanmoins que l'effet de la taille sur les spécificités de conformations des trois groupes prédéterminés de ces analyses ne soit pas prépondérant.

Discussion

Lors de l'analyse discriminante linéaire, le positionnement des fossiles du Pléistocène moyen par rapport à la discrimination des *H. sapiens*, des *H. neanderthalensis* et des fossiles du Pléistocène inférieur révèle deux tendances principales :

- tout d'abord, les fossiles afro-européens plus anciens du Pléistocène moyen présentent des affinités de conformation fortes avec les Néandertaliens. C'est le cas des fossiles européens Arago XXI et SH5. La conformation de leur massif facial supérieur est néanmoins intermédiaire entre celles des Hommes anatomiquement modernes et des Néandertaliens (Fig. 3). En effet, le maxillaire n'est pas

Tableau 7 Test de l'allométrie pour chaque groupe prédéterminé pour les CP1 et 2. Nous n'observons pas de phénomène d'allométrie intragroupe significatif pour aucune des ces composantes, néanmoins, les conformations des Néandertaliens et des fossiles du Pléistocène inférieur ne semblent pas représenter des variantes de taille des conformations des *Homo sapiens* / For PC1 and 2, allometry test for each predefined group. There is no significant intragroup allometric trend for PC1 and 2. However, the shapes of the Neanderthals and the early Pleistocene fossils do not seem to be allometric variants of the *Homo sapiens* shape

	<i>Homo sapiens</i>			<i>Homo neanderthalensis</i>			Spécimens du Pléistocène inférieur		
	R^2	F	p	R^2	F	p	R^2	F	p
CP1	0,023	0,401	0,535	0,276	2,289	0,181	0,405	3,406	0,124
CP2	0,097	1,819	0,195	0,091	0,6	0,468	0,01	0,049	0,834

totalemment en extension chez ces spécimens, et comme cela a déjà été noté, sa surface antérieure présente des incurvations [22,34,40,54,115,116]. La conformation d'Arago XXI et SH5 est d'ailleurs proche de celle de Gibraltar 1 et de Shanidar 5 dont les maxillaires montrent des incurvations peu marquées [14,81,91,116]. En ce qui concerne Petralona, c'est le spécimen du Pléistocène moyen dont la conformation présente le plus de similarités avec celle des Néandertaliens. La présence d'incurvations *horizontalis*, *sagittalis* et *inframalaris* sur son maxillaire [34,40,14,72, 116,117] ne suffit pas à le distinguer nettement des Néandertaliens dans cette analyse. Il conserve néanmoins de fortes ressemblances avec les autres fossiles européens (Arago XXI et SH5) et africains (Bodo et Kabwe 1) du Pléistocène moyen.

Dans la Figure 3, la position de Bodo et Kabwe 1 indique à la fois des similitudes avec les *H. sapiens*, mais aussi, et surtout, une affinité de conformation forte avec les fossiles du Pléistocène moyen européen et plus particulièrement avec Petralona. Ce résultat est particulièrement intéressant : il montre clairement l'affinité de conformation qui lie Bodo et dans une moindre mesure Kabwe 1 aux Néandertaliens comme cela a été récemment évoqué [34,50]. Cette situation s'explique, comme chez les fossiles européens, par l'orientation intermédiaire de l'os zygomatique entre les configurations moderne et néandertalienne, et par la présence d'incurvations sur le maxillaire peu marquées chez Kabwe 1 et très atténuées chez Bodo. Selon Maureille [116], la morphologie de la face de Bodo est très différente de celle de Kabwe 1. Rightmire [6,118] souligne néanmoins les similitudes morphologiques fortes entre ces spécimens. Il s'appuie sur la présence de certains caractères qu'il lie à la morphologie moderne (e.g. capacité crânienne, torus supraorbitaire non continu, bords latéraux de l'ouverture nasale verticaux, position antérieure du foramen incisif) mais qui ne concernent ni l'orientation du maxillaire et de l'os zygomatique ni la présence d'incurvations sur le maxillaire. Par conséquent, en soulignant les similitudes dans les conformations du maxillaire et de l'os zygomatique de Bodo et Kabwe 1, nos

résultats apportent une vision différente et inédite de ces spécimens ;

– les fossiles du Pléistocène moyen tardif d'Afrique et d'Asie montrent de fortes affinités avec les *H. sapiens*. Ainsi, Jebel Irhoud 1 et Jinniu Shan entrent dans les limites de la variabilité morphologique de notre échantillon moderne (Fig. 3). La conformation associée à cette position décrit un maxillaire en inflexion [91] dont la flexion est cependant moins affirmée que pour la majorité des Hommes anatomiquement modernes. Jebel Irhoud 1 et Jinniu Shan sont souvent désignés comme de potentiels représentants des premiers *H. sapiens* [76,119–122]. Comme cela a déjà été souligné [36,116,121,122], Dali montre également des affinités avec les Hommes anatomiquement modernes, mais la conformation de son massif facial supérieur est intermédiaire entre les *H. sapiens* et les *H. neanderthalensis* (c'est-à-dire dépression dans la partie médiale du maxillaire mais projection importante des bords latéraux de l'ouverture nasale). Enfin, il ne présente aucune affinité avec les spécimens d'*H. erectus* s.l. (c'est-à-dire D 2700, KNM-ER 3733, KNM-WT 15000 et Sangiran 17 ; *contra* [23,29]) bien qu'il soit parfois considéré comme représentant une transition morphologique entre les *H. erectus* asiatiques et les Asiatiques actuels [52,121], notamment dans le cadre du modèle multirégional d'évolution de l'Homme [123,124].

Par conséquent, l'étude de la conformation du massif facial des fossiles du Pléistocène moyen met en évidence deux groupes de spécimens dont les différences peuvent suggérer une différenciation spécifique au sein d'une même lignée. La conformation des fossiles du Pléistocène moyen tardif qu'ils soient africains (Jebel Irhoud 1) ou asiatiques (Jinniu Shan et dans une moindre mesure Dali) est similaire à celle des *H. sapiens*. Nos analyses viennent donc confirmer certaines études précédentes [114,121,122,125]. Le second groupe est composé de fossiles européens (SH5, Arago XXI et Petralona) et africains (Kabwe 1 et Bodo) plus anciens, dont la morphologie globale du massif facial supérieur semble distincte des autres groupes fossiles considérés

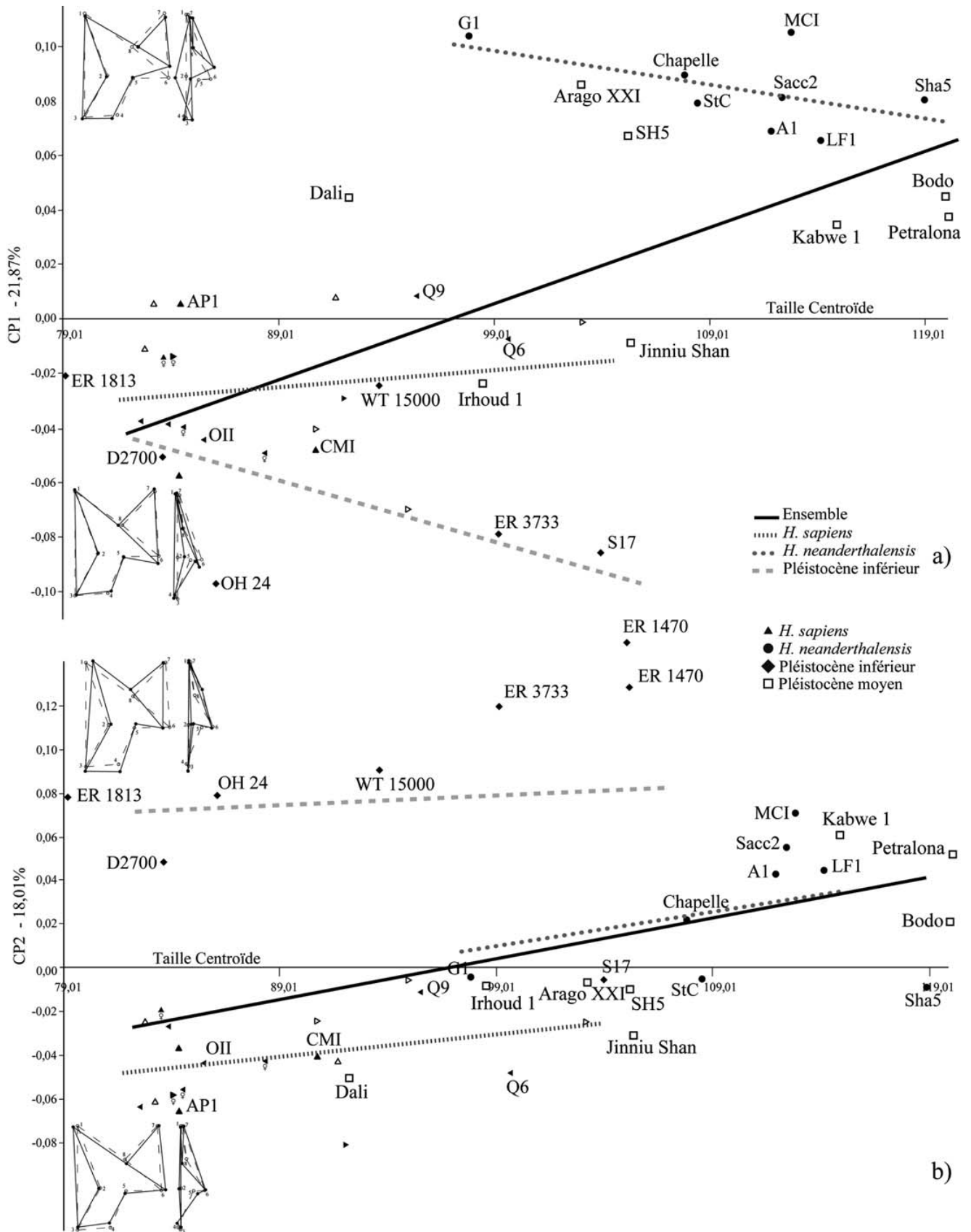


Fig. 4 Représentation des droites de régressions pour l'ensemble de l'échantillon et pour chaque groupe prédéterminé pour les CP1 (a) et CP2 (b), lorsque les composantes sont comparées à la taille centroïde / *Regression lines for the whole sample and for each predefined group for PC1 (a) and PC2 (b), when the components are compared to the centroid size*

dans cette étude [118]. Notamment, si la conformation de ces fossiles présente des affinités avec celle des Néandertaliens, elle reste intermédiaire entre les morphologies des *H. sapiens* et des *H. neanderthalensis*, bien qu'elle présente plus d'affinité avec ces derniers. Surtout, notre étude souligne que cette anatomie intermédiaire est commune aux spécimens européens et africains, ce qui n'a été que peu considéré [34,50]. Vialet [29] note bien une similitude des conformations du massif facial des fossiles africains Bodo et Kabwe 1 avec celles des spécimens européens Petralona et SH5, néanmoins elle interprète leur morphologie en soulignant leur « parenté morphométrique » avec l'homme actuel. Nous ne sommes pas en mesure de confirmer ce résultat.

De façon intéressante, les spécimens du Pléistocène moyen et ceux du Pléistocène inférieur ne semblent pas partager d'affinité de conformation forte. Ce résultat est en désaccord avec l'étude phénétique portant sur la redéfinition du taxon *H. heidelbergensis* [40] qui souligne la proximité morphologique entre les fossiles afro-européens du Pléistocène moyen et les fossiles du Pléistocène inférieur.

Cette discordance peut éventuellement être expliquée par le fait que les conformations utilisées dans les analyses constituent des approximations de la morphologie globale des fossiles. Les limitations inhérentes à l'analyse d'un échantillon de fossiles (e.g. nombre d'individus, état de conservation) influent sur le choix des points repères qui doivent réunir un maximum de fossiles et approximer de façon cohérente le massif facial supérieur. Néanmoins, les points repères sélectionnés permettent de déceler les principales tendances et différences au sein de notre échantillon de comparaison, tant d'un point de vue taxinomique que d'un point de vue morphologique. Les *H. sapiens*, les *H. neanderthalensis* et les fossiles du Pléistocène inférieur sont correctement séparés et les conformations associées à ces groupes sont concordantes avec les descriptions morphologiques réalisées par de nombreux auteurs (e.g. [8,14,91]). La discordance entre les résultats de cette étude et ceux obtenus à partir de l'analyse des caractères morphologiques du massif facial supérieur [40] ne semble pas due à l'utilisation des conformations et nous pouvons envisager une autre explication. Certains auteurs considèrent que la morphologie néandertalienne est moins spécialisée que la morphologie moderne. La morphologie des Néandertaliens serait une continuation d'un modèle « primitif » dont une partie importante de la variabilité et de la particularité résulterait d'un effet allométrique qui serait provoqué, en partie, par la taille importante du cerveau des *H. neanderthalensis* [126–129]. Au contraire, les *H. sapiens* semblent présenter une architecture crânienne différente à la fois des Néandertaliens et des fossiles d'*H. erectus* s.l. [126,128,130]. Nous reprenons cette hypothèse pour interpréter les résultats de cette étude :

- l'augmentation du volume cérébral serait en partie responsable de l'architecture du massif facial supérieur néandertalien ;
- néanmoins, cette architecture néandertalienne serait principalement une « variation » allométrique d'une architecture anatomique apparue avec les premiers représentants de l'espèce *H. erectus* s.l. (c'est-à-dire dans cette étude : KNM-ER 3733, D2700) ;
- la capacité cérébrale moyenne de 30 individus rattachés à *H. erectus* s.l. est de 973 cm³, tandis qu'elle s'élève à 1 206 cm³ pour dix individus du Pléistocène moyen (Dali, Jinniu Shan, Petralona, Ndutu, SH4 et 5, Arago, Kabwe 1 et Bodo) [37].

Par conséquent, il est possible d'envisager que l'augmentation du volume cérébral chez les fossiles du Pléistocène moyen explique, en partie, l'affinité de conformation observée entre ces fossiles et les Néandertaliens. Ces similitudes apparaissent de façon plus atténuée lors de l'analyse de caractères morphologiques [40] du fait que nous ne considérons pas la morphologie globale des spécimens. Néanmoins, cette hypothèse n'est pas étayée par les régressions linéaires menées sur les échantillons de comparaison. En effet, elles indiquent que les différences de conformation observées entre les *H. sapiens* et le reste de l'échantillon sont constitutives (c'est-à-dire ces différences semblent caractéristiques de chaque groupe) et ne proviennent pas d'un effet d'allométrie, mais elles montrent aussi que les fossiles du Pléistocène inférieur et les *H. neanderthalensis* présentent des différences de conformation constitutives (Fig. 4a, et *contra* [126]). Ces résultats restent difficiles à interpréter du fait du nombre réduit d'individus utilisé pour le calcul des régressions. Un approfondissement de cette question est nécessaire afin de mieux appréhender les différences d'architecture entre *H. neanderthalensis*, *H. sapiens* et fossiles du Pléistocène moyen.

Implications pour le taxon *H. heidelbergensis*

Les résultats issus des analyses par morphométrie géométrique des conformations des fossiles du Pléistocène moyen sont globalement concordants avec la révision d'*H. heidelbergensis* proposée sur le massif facial supérieur [40], et nous pouvons répondre aux questions soulevées en début d'article :

- tout d'abord, la conformation du massif facial supérieur des spécimens africains (Bodo et Kabwe 1) et européens (SH5, Arago XXI et Petralona) du début du Pléistocène moyen est compatible avec leur regroupement au sein d'un unique taxon comme cela a été proposé sur la base de ressemblances morphologiques [40]. Ce taxon peut être désigné par le nomen *H. heidelbergensis* [1] du fait des affinités morphologiques mises en évidence entre la

- mandibule de Mauer (holotype de l'espèce) et le spécimen mandibulaire AT-888 de la Sima de los Huesos [24,41] associé au massif facial du spécimen SH5 ;
- cette espèce serait composée de fossiles africains et européens du Pléistocène moyen, ce qui n'étaye pas l'hypothèse de l'existence de deux lignées distinctes dès le début du Pléistocène moyen : la première menant aux *H. sapiens* pour les Africains et la seconde aux *H. neanderthalensis* pour les Européens [14,15,18,20–26,131]. La conformation des fossiles africains Bodo et Kabwe 1 et des fossiles européens SH5, Arago XXI et Petralona est intermédiaire entre la conformation des Hommes anatomiquement modernes et des Néandertaliens. Par conséquent, nous sommes tentés de soutenir l'hypothèse d'une espèce *H. heidelbergensis* afro-européenne, ancestrale aux *H. sapiens* et aux *H. neanderthalensis* [4,5,7–10,40] ;
 - enfin, nous ne pouvons pas confirmer une éventuelle extension de l'espèce *H. heidelbergensis* à l'Asie [38,39] du fait des différences importantes de conformation entre les spécimens asiatiques de notre étude (Dali et Jinni Shan) et les fossiles africains et européens.

Conclusion

Les résultats de l'analyse par morphométrie géométrique du massif facial supérieur des fossiles du Pléistocène moyen confirment de façon globale le test de la validité du taxon *H. heidelbergensis* sur les caractères morphologiques du massif facial supérieur présenté dans ce volume [40].

Premièrement, nous pouvons identifier chez les fossiles du Pléistocène moyen deux types de conformations différentes. Il est tentant de les interpréter comme deux phases distinctes de l'évolution du genre *Homo* au Pléistocène moyen [40] : la conformation des fossiles du Pléistocène moyen tardif, qu'ils soient africains (Jebel Irhoud 1) ou asiatiques (Dali et Jinni Shan), est proche de celles des *H. sapiens* alors que la conformation des fossiles du début du Pléistocène moyen (SH5, Arago XXI, Petralona, Bodo et Kabwe 1) montre des similitudes fortes avec celles des *H. neanderthalensis*. Néanmoins, la conformation de ces fossiles afro-européens du Pléistocène moyen présente des caractéristiques propres [49,50] qui la distinguent des conformations des autres groupes considérés dans l'étude. Ce résultat est cependant en désaccord avec l'étude de Vialet [29] qui met en évidence deux lignées dès le début du Pléistocène moyen : les spécimens européens ATD6 69 et Arago 21 menant aux *H. neanderthalensis*, quand les fossiles européens SH5 et Petralona, africains Bodo et Kabwe 1 et le spécimen asiatique Yunxian mèneraient aux *H. sapiens*.

Deuxièmement, les similitudes de conformations entre les spécimens africains et européens du début du Pléistocène moyen supportent l'hypothèse d'un taxon afro-européen au

Pléistocène moyen distinct des autres espèces fossiles identifiées au Pléistocène. Ce taxon peut être désigné par le nomen *H. heidelbergensis* puisqu'il regroupe des fossiles de la Sima de los Huesos et de la Caune de l'Arago, dont certains spécimens mandibulaires (respectivement AT-888 et AR II et XIII) ont déjà été associés à la mandibule de Mauer sur la base de similitudes morphologiques [22,24,41,132].

Enfin, le regroupement de fossiles africains et européens, dont les conformations du massif facial supérieur sont intermédiaires entre celles des Hommes anatomiquement modernes et des Néandertaliens, semble renforcer l'hypothèse d'une espèce *H. heidelbergensis* ancestrale aux *H. sapiens* et aux *H. neanderthalensis* [4,6,7,40,41]. Cette hypothèse est notamment soutenue par l'étude d'Harvati et al. [50] qui proposent une séparation des populations africaines et européennes du Pléistocène moyen après 450 ka (*contra* [29]).

Si les questions soulevées dans cet article ne sont pas complètement résolues, la morphométrie géométrique appliquée à des problématiques taxinomiques [43,44,47,50] a montré son utilité et sa complémentarité avec des méthodes plus classiques (e.g. analyse phénetique de caractères morphologiques codés). Nous avons confirmé la spécificité des fossiles afro-européens du Pléistocène moyen, mais aussi, nous avons montré leur proximité morphologique avec les Néandertaliens qu'il s'agisse des spécimens européens ou africains. Des études complémentaires sont nécessaires afin de poursuivre la caractérisation des fossiles du Pléistocène moyen et de contribuer au débat sur *H. heidelbergensis*. Notamment, l'application de nos méthodes à la calvaria des fossiles du Pléistocène moyen nous permettra de confronter nos résultats avec les nombreuses publications [44,49] réalisées sur la partie du crâne la plus représentée dans l'enregistrement fossile.

Remerciements Pour nous avoir autorisés à étudier et photographier les spécimens de cette étude, nous tenons à remercier M. P. Mennecier, Mme V. Laborde et Mlle A. Fort au laboratoire d'écoanthropologie et d'éthnobiologie du musée de l'Homme (Paris) ; Mme D. Grimaud-Hervé, M. P. Pollet et M. G. Daver, à l'institut de paléontologie humaine (Paris) ; M. 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 Naturkunde (Stuttgart) ; M. C. Stringer, Mme L. Humphrey et M. R. Kruszynski au Natural History Museum (London) ; M. G. Manzi à l'Università di Roma « La Sapienza » ; M. L. Bondioli au Museo Pigorini (Roma) ; M. G. Koufos à l'université Aristote (Thessaloniki). Nous sommes reconnaissants à M. H. Petersen (University of South Denmark, Odense) pour nous avoir conseillés sur les méthodes statistiques et à 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.

Références

- Schoetensack O (1908) Der Unterkiefer des *Homo heidelbergensis* aus den Sanden von Mauer bei Heidelberg. Engelmann, Leipzig, 67 p
- Hambach U (1996) Paläo-und gesteinsmagnetische Untersuchungen im Quartär der Grube Grafenrain: Fundplatz des *Homo erectus heidelbergensis*. In: Beinhauer KW, Kraatz R, Wagner GA (eds) *Homo erectus heidelbergensis* von Mauer. Kolloquium I. Mannheimer Geschichtsblätter. Thorbecke, Sigmaringen, pp 41–6
- Wagner GA, Krbetschek M, Degering D, Bahain JJ, 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 (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 (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
- Rightmire GP (2008) Homo in the middle Pleistocene: hypodigms, variation, and species recognition. *Evol Anthropol* 17:8–21
- Piveteau J (1970) Les grottes de La Chaise (Charente). Paléontologie humaine I. L'homme de l'abri Suard. *Ann Paleontol (Vertébrés)* 56:175–225
- Vandermeersch B (1978) Le crâne pré-würmien de Biache-Saint-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
- Condemni 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
- Condemni S (1992) Les hommes fossiles de Saccopastore et leurs relations phylogénétiques. CNRS Editions, Paris, 169 p
- Dean D, Hublin JJ, Holloway R, Ziegler R (1998) On the phylogenetic position of the pre-Neandertal specimen from Reilingen, Germany. *J Hum Evol* 34:485–508
- 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
- Woodward AS (1921) A new cave man from Rhodesia, South Africa. *Nature* 108:371–2
- Hublin JJ (2009) The origin of Neandertals. *Proc Natl Acad Sci USA* 106:16022–7
- 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
- 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* 19:149–67
- 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 León, Consejería de Cultura y Turismo, Castillo de la Mota. Medina del Campo. Valladolid, pp 283–303
- 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
- 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
- Bischoff JL, Williams RW, Rosenbauer RJ, et al (2007) High-resolution U-series dates from the Sima de los Huesos hominids yields 600 ± 66 kyrs: implications for the evolution of the early Neandertal lineage. *J Archaeol Sci* 34:763–70
- Condemni S (2001) Les Néanderthaliens de La Chaise. Comité des travaux historiques et scientifiques, Paris, 178 p
- Carbonell E, Bermúdez de Castro JM, Arsuaga JL, et al (1995) Lower Pleistocene hominids and artifacts from Atapuerca-TD6 (Spain). *Science* 269:826–30
- Carbonell E, Bermúdez de Castro JM, Parés JM, et al (2008) The first hominin of Europe. *Nature* 452:465–9
- 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
- Chang ML (2006) Taxonomic characters in Middle Pleistocene systematics. *Period Biolo* 108:403–415
- Fabrizi PF (2007) Mandible and taxonomy of the Earliest European *Homo*. *Hum Evol* 21:298–300
- 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
- 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
- Mounier A (2009) Validité du taxon *Homo heidelbergensis* Schoetensack, 1908. Thèse de l'université de la Méditerranée, Marseille, 514 p
- Wu X, Brauer G (1993) Morphological comparison of archaic *Homo sapiens* crania from China and Africa. *Z Morphol Anthropol* 79:241–59
- 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
- Rightmire GP (2004) Brain size and encephalization in early to Mid-Pleistocene Homo. *Am J Phys Anthropol* 124:109–23
- 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
- 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*. Springer, Netherlands, Dordrecht pp 137–70
- Mounier A (2011) Définition du taxon *Homo heidelbergensis* Schoetensack, 1908 : analyse phénétique du massif facial

- supérieur des fossiles du genre *Homo* du Pléistocène moyen. Bull Mem Soc Anthropol Paris DOI 10.1007/s13219-011-0038-y
41. 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
 42. Sokal RR, Crovello TJ (1970) The biological species concept: a critical evaluation. *Am Nat* 104: 127–53
 43. Friess M (1998) Taille et conformation crânienne chez les hominidés de la fin du Pléistocène. Contributions de la morphométrie géométrique au débat sur l'origine de l'Homme moderne. Thèse de l'université de Bordeaux-I, Bordeaux, 425 p
 44. Détroit F (2002) Origine et évolution des *Homo sapiens* en Asie du Sud-Est : descriptions et analyses morphométriques de nouveaux fossiles. Thèse du Muséum national d'histoire naturelle, Paris, 444 p
 45. Bookstein FL, Gunz P, Mitteroecker P, et al (2003) Cranial integration in *Homo*: singular warps analysis of the midsagittal plane in ontogeny and evolution. *J Hum Evol* 44:167–87
 46. Harvati K, Frost SR, McNulty KP (2004) Neanderthal taxonomy reconsidered: implications of 3D primate models of intra- and interspecific differences. *Proc Natl Acad Sci USA* 101:1147–52
 47. Bruner E, Manzi G (2007) Landmark-based shape analysis of the archaic *Homo calvarium* from Ceprano (Italy). *Am J Phys Anthropol* 132:355–66
 48. Gunz P, Harvati K (2007) The Neanderthal “chignon”: variation, integration, and homology. *J Hum Evol* 52:262–74
 49. Friess M (2010) Calvarial shape variation among Middle Pleistocene hominins: an application of surface scanning in palaeoanthropology. *C R Palevol* 9:435–43
 50. Harvati K, Hublin JJ, Gunz P (2010) Evolution of middle-late Pleistocene human cranio-facial form: a 3D approach. *J Hum Evol* 59:445–64
 51. Zelditch ML, Swiderski DL, Sheets SD, Fink WL (2004) Geometric morphometrics for biologists: a primer. Elsevier Academic Press, New York and London, 443 p
 52. Wu X (1981) A well-preserved cranium of an archaic type of early *Homo sapiens* from Dali, China. *Sci Sinica* 24:530–41
 53. Wu R (1988) The reconstruction of the fossil human skull from Jinniushan, Yinkoun Liaoning Province and its main features. *Acta Anthropol Sin* 7:101–7
 54. Spitz J (1982) La face de l'Homme de Tautavel. In: de Lumley H, de Lumley MA (eds) *L'Homo erectus et la place de l'Homme de Tautavel parmi les hominidés fossiles*. Nice, pp 110–36
 55. Day MH, Leakey REF, Walker AC, Wood BA (1976) New hominids from East Turkana, Kenya. *Am J Phys Anthropol* 45:369–436
 56. Feibel CS, Lepre CJ, Quinn RL (2009) Stratigraphy, correlation, and age estimates for fossils from Area 123, Koobi Fora. *J Hum Evol* 57:112–22
 57. Leakey REF, Wood BA (1973) New evidence of the genus *Homo* from East Rudolf, Kenya (II). *Am J Phys Anthropol* 39:355–68
 58. 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
 59. Leakey MD, Clarke RJ, Leakey LSB (1971) New hominid skull from bed I, Olduvai Gorge, Tanzania. *Nature* 232:308–12
 60. Tamrat E, Tohveny N, Taieb M, Opdyke N (1995) Revised magnetostratigraphy of the Plio-Pleistocene sedimentary sequence of the Olduvai Formation (Tanzania). *Palaeogeogr Palaeoclimatol* 114:273–83
 61. Vekua A, Lordkipanidze D, Rightmire GP, et al (2002) A new skull of early *Homo* from Dmanisi, Georgia. *Science* 297:85–9
 62. Leakey REF, Walker AC (1985) Further hominids from the Plio-Pleistocene of Koobi Fora, Kenya. *Am J Phys Anthropol* 67:135–63
 63. 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
 64. Walker AC, Leakey REF (1993) The skull. In: Walker AC, Leakey REF (eds) *The Nariokotome Homo erectus skeleton*. Springer-Verlag, Berlin, pp 63–96
 65. 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
 66. Conroy GC, Jolly CJ, Cramer D, Kalb JE (1978) Newly discovered fossil hominid skull from the Afar depression, Ethiopia. *Nature* 276:67–70
 67. 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
 68. 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
 69. Yokoyama Y, Nguyen HV (1981) Datation directe de l'Homme de Tautavel par la spectrométrie gamma, non destructive, du crâne humain fossile Arago XXI. *C R Acad Sci Paris Série III* 292:741–4
 70. Spitz J (1982) Le frontal de l'Homme de Tautavel. In: de Lumley H, de Lumley MA (eds) *L'Homo erectus et la place de l'Homme de Tautavel parmi les hominidés fossiles*. Nice, pp 21–61
 71. 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
 72. 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
 73. Grün R (1996) A re-analysis of electron spin resonance dating results associated with the Petralona hominid. *J Hum Evol* 30:227–41
 74. Weinert H (1936) Der Urmenschenschädel von Steinheim. *Z Morphol Anthropol* 35:463–518
 75. 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
 76. Chen T, Yang Q, Wu E (1994) Antiquity of *Homo sapiens* in China. *Nature* 368:55–60
 77. Grün R, Stringer CB (1991) ESR dating and the evolution of modern humans. *Archaeometry* 33:153–99
 78. 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
 79. 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
 80. 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
 81. Trinkaus E (1983) *The Shanidar Neanderthals*. Academic Press, New York, 528 p
 82. Oakley KP (1964) The problem of man's antiquity. An historical survey. *Bulletin of the British Museum of Natural History, Geology* 9:171–2
 83. 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
 84. Suzuki H, Takai F (1970) *The Amud Man and His Cave Site*. Academic Press of Japan, Tokyo, 439 p
 85. Heim JL (1976) *Les hommes fossiles de la Ferrassie. Tome 1. Le gisement, les squelettes adultes (crânes et squelettes du tronc)*. Archives de l'institut de paléontologie humaine mémoire 35:331
 86. 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
 87. 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. Istituto Poligrafico e Zecca dello Stato. Libreria dello Stato, Roma, pp 23–175
88. Boule M (1911–1913) L'Homme fossile de La Chapelle-aux-Saints. *Ann Paleontol* 6,7,8:109–72, 105–192, 1–62
 89. Lévêque F, Vandermeersch B (1980) Découverte des restes humains dans un niveau castelperronien à Saint-Césaire (Charente Maritime). *C R Acad Sci Paris Série D* 291:187–9
 90. Mercier N, Valladas H, Joron JL, et al (1991) Thermoluminescence dating of the Late Neanderthal remains from Saint-Césaire. *Nature* 351:737–9
 91. Vandermeersch B (1981) *Les Hommes de Qafzeh* (Israël). CNRS, Paris, 319 p
 92. 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
 93. Vallois HV, Billy G (1965) Nouvelles recherches sur les hommes fossiles de l'abri de Cro-Magnon. *L'Anthropologie* 69:47–74
 94. 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
 95. Movius H, Vallois HV (1959) Crâne proto-magdalénien et Vénus du périgordien final trouvés dans l'Abri Pataud. *L'Anthropologie* 63:213–32
 96. Bricker H, Mellars P (1987) Datations ¹⁴C de l'Abri Pataud (Les Eyzies, Dordogne) par le procédé "accélérateur-spectromètre de masse". *L'Anthropologie* 91:227–34
 97. 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
 98. Dutour O (1989) *Hommes fossiles du Sahara. Peuplements holocènes du Mali septentrional*. Éditions du CNRS, Paris, 342 p
 99. 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
 100. Molleson T, Cox M (1993) *The Spitalfields Project. Volume 2 - The Anthropology*. Council for British Archaeology, York, 232 p
 101. Conroy GC (2002) Speciosity in the early Homo lineage: too many, too few, or just about right? *J Hum Evol* 43:759–66
 102. 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
 103. 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
 104. Kendall D (1977) The diffusion of shape. *Advances in Applied Probability* 9:428–30
 105. O'Higgins P (2000) The study of morphological variation in the hominid fossil record: biology, landmark and geometry. *J Anat* 197:103–20
 106. Gower JC (1975) Generalised procrustes analysis. *Psychometrika* 40:33–50
 107. Rohlf FJ, Slice DE (1990) Extensions of the procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. *Syst Zool* 39:40–59
 108. Bookstein FL (1991) *Morphometric tools for landmark data: geometry and biology*. Cambridge University Press, Cambridge, 456 p
 109. Goodall CR (1991) Procrustes methods and the statistical analysis of shape (with discussion). *J R Stat Soc B* 53:285–340
 110. Wilks SS (1962) *Mathematical Statistics*. John Wiley and Sons, New York, 644 p
 111. Colley WW, Lohnes PR (1971) *Multivariate data analysis*. John Wiley and Sons, New York, 364 p
 112. Marchal F (2003) Le dimorphisme sexuel de conformation de l'os coxal humain. Bases biologiques et nouvelles applications possibles. *Bull Mem Soc Anthropol Paris* 15:7–24
 113. O'Higgins P, Jones N (2006) *Tools for statistical shape analysis*. Hull York Medical School, <http://sites.google.com/site/hymsfme/resources>
 114. 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
 115. de Lumley MA, Spiteri J (1982) Le maxillaire de l'Homme de Tautavel. In: de Lumley H, de Lumley MA (eds) *L'Homo erectus et la place de l'Homme de Tautavel parmi les Hominidés fossiles*. Nice, pp 154–77
 116. 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
 117. de Bonis L, Melentis J (1982) L'Homme de Petralona : comparaisons avec l'Homme de Tautavel. In: de Lumley H, de Lumley MA (eds) *L'Homo erectus et la place de l'Homme de Tautavel parmi les Hominidés fossiles*. Nice, pp 847–74
 118. Rightmire GP (2001) Patterns of hominid evolution and dispersal in the Middle Pleistocene. *Quatern Int* 75:77–84
 119. Lü Z (1990) La découverte de l'homme fossile de Jing-Niu-Shan. Première étude. *L'Anthropologie* 94:899–902
 120. Hublin JJ (1992) Recent human evolution in Northwestern Africa. *Philos T R Soc Lond B* 337:185–91
 121. Pope G (1992) Craniofacial evidence for the origin of modern humans in China. *Yearb Phys Anthropol* 35:243–98
 122. Brown P (2001) Chinese Middle Pleistocene hominids and modern human origins in East Asia. In: Barham L, Brown R (eds) *Human Roots — Africa and Asia in the Middle Pleistocene*. Western Academic & Specialist Publishers, Bristol, pp 135–45
 123. Wolpoff MH (1980) *Paleoanthropology*, Alfred A Knopf, New York, 814 p
 124. Wolpoff MH (1991) *Homo erectus et les origines de la diversité humaine*. In: Hublin JJ, Tillier AM (eds) *Aux origines d'Homo sapiens*. PUF, Paris, pp 97–155
 125. Bräuer G (2008) The origin of modern anatomy: by speciation or intraspecific evolution? *Evol Anthropol* 17:22–37
 126. Bruner E, Manzi G, Arsuaga JL (2003) Encephalization and allometric trajectories in the genus *Homo*: evidence from the Neandertal and modern lineages. *Proc Natl Acad Sci USA* 100:15335–40
 127. Trinkaus E (2003) Neandertal faces were not long; modern human faces are short. *Proc Natl Acad Sci USA* 100:8142–5
 128. Rosas A, Bastir M, Martínez-Maza C, et al (2006) Inquiries into Neandertal craniofacial development and evolution: "accretion" versus "organismic" models. In: Harvati K, Harrison T (eds) *Neanderthals Revisited*. Springer, New York, pp 37–70
 129. Trinkaus E (2006) Modern human versus Neandertal evolutionary distinctiveness. *Curr Anthropol* 47:597–620
 130. Lieberman DE, Pearson OM, Mowbray KM (2000) Basicranial influence on overall cranial shape. *J Hum Evol* 38:291–315
 131. 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 Biolo* 108:309–17
 132. Rosas A (2001) Occurrence of Neandertal features in mandibles from the Atapuerca-SH site. *Am J Phys Anthropol* 114:74–91