



HAL
open science

La face supérieure et moyenne des hominidés fossiles depuis le Pléistocène Inférieur récent

Amélie Vialet

► **To cite this version:**

Amélie Vialet. La face supérieure et moyenne des hominidés fossiles depuis le Pléistocène Inférieur récent. Anthropologie biologique. Museum national d'histoire naturelle - MNHN PARIS, 2005. Français. NNT: . tel-00412331

HAL Id: tel-00412331

<https://theses.hal.science/tel-00412331>

Submitted on 1 Sep 2009

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
ÉCOLE DOCTORALE 227 : SCIENCES DE LA NATURE ET DE
L'HOMME
DÉPARTEMENT DE PRÉHISTOIRE

2005



Thèse pour obtenir le grade de
Docteur du Muséum national d'Histoire naturelle
Paléontologie Humaine
Présentée et soutenue publiquement par Amélie Vialet
Le 13 mai 2005

LA FACE SUPÉRIEURE ET MOYENNE DES HOMINIDÉS FOSSILES
DEPUIS LE PLÉISTOCÈNE INFÉRIEUR RÉCENT

Directrices de thèse :

Madame la Professeur Dominique Grimaud-Hervé et Madame Marie-Antoinette de Lumley

Rapporteur : José-Maria Bermudez de Castro, Professeur, Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid
Rapporteur : Bruno Maureille, Chargé de Recherche au CNRS, Bordeaux
Examineur : François Sémah, Professeur, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris
Examineur : Dominique Grimaud-Hervé, Professeur, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris
Examineur : Marie-Antoinette de Lumley, Directeur de Recherche au CNRS, Paris
Examineur : Valery Zeïtoun, Chargé de Recherche au CNRS, Paris

Remerciements

Ce travail est dédié à mes proches sans l'engagement desquels il n'aurait pas vu le jour. Leur investissement au quotidien, leur indulgence à mon égard et leur infaillible soutien ont été les meilleurs garants de son accomplissement.

Toute ma reconnaissance va à Monsieur le Professeur Henry de Lumley pour les opportunités scientifiques dont il m'a fait profiter et qui ont été déterminantes dans l'aboutissement de mon doctorat. Je remercie également Monsieur le Professeur François Sémah de m'avoir accueillie au sein du Département de Préhistoire (MNHN) qu'il dirige et des moyens qu'il a mis à ma disposition pour mener à bien ma recherche.

Madame le Professeur Dominique Grimaud-Hervé m'a transmis les rudiments de la paléontologie humaine en m'intégrant à de nombreux projets et manifestations qu'elle a mis en œuvre. Elle a dirigé ma thèse en me laissant jouir d'une liberté intellectuelle dont je lui sais gré se manifestant plus intensément aux moments clés de ce parcours. Qu'elle reçoive ici mes plus vifs remerciements pour la confiance dont elle m'a honorée, la qualité de son encadrement et pour l'amitié qui s'est établie entre nous, nourrie d'affinités humaines et scientifiques.

Madame Marie-Antoinette de Lumley m'a souvent encouragée dans mon entreprise, se rendant disponible pour des échanges toujours fécondés par son expérience et son ouverture d'esprit. Qu'elle soit ici remerciée pour ces moments privilégiés et pour les souvenirs mémorables de nos missions en Chine qui sont parmi les plus précieux que je possède.

Monsieur Bruno Maureille est un acteur essentiel dans l'aboutissement de ce travail. Je lui adresse toute ma reconnaissance pour les améliorations indiscutables qu'il y a apportées par ses critiques vives à l'occasion de ses relectures consciencieuses.

Ma gratitude va également à Messieurs José-Maria Bermudez de Castro, Eudald Carbonell et Juan-Luis Arsuaga qui m'ont amicalement intégrée depuis 2002 dans l'équipe de fouille du site de la Gran Dolina à Atapuerca. Chaque campagne s'y avère être l'occasion de découvertes paléontologiques exceptionnelles et de rencontres avec une communauté internationale stimulante scientifiquement.

Je dois beaucoup à Monsieur Arnaud Hurel qui, à travers une entreprise de valorisation des archives de la Fondation IPH-Albert I^{er} de Monaco, a su me faire partager son engouement pour l'histoire de la préhistoire. Notre collaboration, à l'image de nos nombreuses discussions, a été non seulement fructueuse mais également fondamentale pour conférer à ce présent travail la distance épistémologique nécessaire.

Enfin, pour leurs conseils prodigués à l'occasion de conversations informelles, je remercie Christophe Falguères et Jean-Jacques Bahain (UMR 5198 du CNRS), Anne-Marie Tillier (UMR 5199 du CNRS), François Marchal (UMR 6578 du CNRS), Anne-Marie Guihard-Costa, Fernando Ramirez-Rozzi et Gilles Bérillon (UPR 2147 du CNRS). Je suis particulièrement redevable envers Estelle Herrscher (UMR 6578 du CNRS) et Sandrine Prat (UPR 2147 du CNRS) ainsi que Caroline Simonis, Fabienne Rame, Jean-Jacques Millet, Guillaume Daver, Antoine Balzeau (UMR 5198 du CNRS) et Gaël Obein (CRCDG du MNHN) pour l'aide technique qu'ils m'ont apportée et les discussions que nous avons partagées. Monsieur Ludovic Debono (UMR 6569 du CNRS, Marseille) a mis au point les formules mathématiques nécessaires à cette recherche. Qu'il soit ici remercié de cette contribution essentielle. Enfin, j'adresse ma reconnaissance à Florent Détroit (UMR 5198 du CNRS) qui par ses judicieuses remarques m'a, à de nombreuses reprises, éclairée dans ce travail et à Russell Ciochon (*University of Iowa*) pour son aide à la traduction en anglais de diverses productions liées à cette recherche.

Pour l'accès aux collections ostéologiques utilisées dans le présent travail, nous remercions de leur autorisation, d'une part, et de leur disponibilité et de leur accueil, d'autre part :

En France :

Monsieur le Professeur Henry de Lumley

Madame Maryse Tavoiso et Monsieur Lucien Jourdan (UMR 6569 du CNRS, Marseille)

Marie-Thérèse Barbaud et Patrick Pollet (Institut de Paléontologie Humaine, Paris) pour leur dévouement au quotidien.

Monsieur Cuisin, Monsieur Renoux et Monsieur Mennequier (Muséum national d'Histoire naturelle, Paris)

Monsieur le Professeur Jean-Pierre Lassau, Monsieur le Professeur Roger Saban ainsi que Monsieur le Professeur Vincent Delmas (Institut d'Anatomie de Paris)

En Europe :

Monsieur Chris Stringer, Madame Louise Humphrey, Monsieur Robert Kruszynski (Natural History Museum, Londres)

Monsieur José-Maria Bermudez de Castro et Madame Susana Sarmiento (Museo nacional de Ciencias naturales, Madrid)

En Chine :

Monsieur Lu Zune, Madame Huang Yunping, Monsieur He Jianing (Université de Pékin)

Monsieur Wu Xinzhi, Monsieur Gao Xing et Monsieur Liu Wu (Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Académie des Sciences de Pékin)

Monsieur Li Tianyuan et Monsieur Li Wensen (Institute of Archaeology of Hubei, Wuhan)

Ces missions d'étude ont été financées par le Ministère français de la Recherche (Allocation de recherche et bourse doctorale Aires Culturelles) et la commission européenne (Biodlberia - Human Potential Programme).

J'adresse une reconnaissance affectueuse à Louise Humphrey et Christophe Soligo, Janet Padiak et Charles FitzGerald qui, à l'occasion de mes déplacements à Londres, m'ont réservé un accueil formidable, tout comme Madame Susana Sarmiento et Madame Maria Dolores Garralda, à Madrid.

Enfin, je rends hommage à Monsieur Patrice Corbex, de la Société Initial, tant pour ses qualités humaines que ses compétences techniques, révélées lors de la mise en forme du prototype du crâne de Yunxian reconstitué.

Table des matières

Introduction	11
Problématique	16
Partie 1 Matériel et méthodes	21
1. Le matériel d'étude	24
1.1. Les premiers fossiles eurasiatiques	24
1.2. Les hominidés du Pléistocène moyen	36
1.3. Les hominidés du Pléistocène supérieur	46
2. Le matériel de comparaison	52
2.1. Les grands singes (Gorilles, Chimpanzés)	52
2.2. Les hommes actuels (adultes, immatures)	52
3. Les méthodes	55
3.1. Protocole d'acquisition des données	55
3.2. Traitements des données 2D	58
3.3. Traitements des données 3D	68
Partie 2 Résultats Caractérisation de la face des hominidés fossiles : approche individuelle et perspectives évolutives	73
1. Caractérisation de la face des hominidés fossiles : approche individuelle	75
1.1. Les premiers fossiles eurasiatiques	76
1.2. Les hominidés du Pléistocène moyen	101
1.3. Les Néandertaliens	129

2. Caractérisation de la face des hominidés fossiles : perspectives évolutives.....	148
2.1. Les premiers fossiles eurasiatiques.....	148
2.2. Les hominidés du Pléistocène moyen	157
2.3. Les Néandertaliens	166
2.4. Traitement global : superposition Procuste et ACP.....	173
2.5. Synthèse et premières interprétations de la variabilité des hominidés fossiles.....	177
Partie 3 Discussion par entité osseuse Contribution des comparaisons avec un référentiel moderne	183
1. La cavité orbitaire.....	184
1.1. Le volume orbitaire.....	184
1.2. Les indices de contribution orbitaire	187
1.3. L'œil dans l'orbite	189
2. Le complexe zygomatoco-maxillaire	193
2.1. L'extension du complexe zygomatoco-maxillaire	193
2.2. La dépression sous orbitaire.....	194
2.3. L'os zygomatique	199
Conclusion.....	203
Bibliographie.....	213

Liste des Figures	237
Annexes.....	245
Liste des Tableaux.....	246
Annexes.....	249
Annexes.....	251
Annexe 1 : Rappels anatomiques.....	253
Annexe 2 : Anatomie de l'œil	263
Annexe 3 : Les données tomographiques	267
Annexe 4 : Reconstitution de Yunxian II	268
Annexe 5 : Inventaire des Grands Singes.....	270
Annexe 6 : Inventaire des Hommes actuels adultes.....	273
Annexe 7: Inventaire des Hommes actuels adultes (collection Cantacuzène)	275
Annexe 8: Inventaire des sujets immatures actuels.....	276
Annexe 9 : Test statistique de la méthode.....	278
Annexe 10 : Les formules mathématiques.....	279
Annexe 11: Variation de la forme des os de l'orbite	280
Annexe 12 : Les données de Schultz (1940)	282
Annexe 13 : Les points repères numérisés	284
Annexe 14 : Matrices des ACP.....	287

Introduction

La théorie des présapiens européens, essentiellement défendue par Henri Vallois (Boule et Vallois 1952) dans les années 1950, est tombée en désuétude faute de preuve paléontologique, vingt ans plus tard. Un nouvel examen du registre fossile mettait alors en évidence l'évolution graduelle de la lignée néandertalienne en Europe (Hublin 1982, 1983, Stringer *et al.* 1984, Condemi 1985, Tillier 1988, Vandermeersch 1985, de Bonis 1986) permettant à Jean-Jacques Hublin d'affirmer, au deuxième congrès international de paléontologie humaine, qui s'est tenu à Turin à l'automne 1987, que : « *la thèse du développement d'une population à l'origine des hommes modernes en Europe même, au côté de la lignée préneandertalienne, n'a plus aujourd'hui qu'un intérêt historique* » (Hublin 1989, p.424). C'était sans compter sur les découvertes paléontologiques réalisées depuis.

En effet, jusqu'à une époque assez récente, seuls les sites de Mauer, en Allemagne, et de l'Arago, en France, avaient livré les restes humains les plus anciens en Europe (de Lumley 1978, Tillier 1989). C'est ainsi que Roebroeks et Van Kolfschoten (1994) ont développé l'hypothèse d'une chronologie courte, considérant que le peuplement de ce continent n'était pas antérieur à 500 000 ans. A cette conception, s'opposaient déjà les assemblages lithiques et osseux mis au jour, entre autres, dans le centre et le sud-est de la France, en Espagne et en Italie (Guth 1974, Guth et Chavaillon 1985, de Lumley 1988, Peretto 1989, Bonifay 1991, Carbonell et Rodriguez 1994).

C'est avec les découvertes exceptionnelles réalisées à Dmanisi en Géorgie que la communauté scientifique s'ouvre à des modalités différentes de celles envisagées jusqu'alors concernant la sortie d'Afrique et le peuplement de l'Eurasie (Gabunia et Vekua 1995a, 1995b, Gabunia *et al.* 2000, 2001, 2002, Vekua *et al.* 2002, de Lumley *et al.* 2002, Garcia 2004). Mais c'est la mise au jour, en 1994, de plus de 80 restes humains dans le site de Atapuerca-Gran Dolina, dans le nord de l'Espagne, qui est venue mettre un terme à la théorie de Roebroeks et Van Kolfschoten (Carbonell *et al.* 1995, Carbonell, Esteban *et al.* 1999) tout en relançant le débat, qui semblait clos, sur l'identité et le rôle phylétique des premiers Européens. En effet, le matériel fossile découvert repousse un peu plus les limites chronologiques envisagées antérieurement : les restes d'au moins 6 individus, associés à

une industrie archaïque (du mode 1) provenant du niveau TD6 attribué à environ 850 000 ans, sur la base d'analyses paléomagnétiques (Pares et Perez-Gonzalez 1995) et de datations par ESR-UTh (Falguères *et al.* 1999, 2001).

Parmi les restes humains, le spécimen ATD6 69 présente la base, particulièrement complète, d'un massif facial. Les particularités morphologiques de ce fossile, dont un agencement de la face moyenne comparable à celui de l'homme actuel, associées à des traits dentaires primitifs, ont justifié la création de l'espèce *Homo antecessor* (Bermudez de Castro *et al.* 1997). *Homo antecessor* est envisagé comme le dernier ancêtre commun entre l'homme de Néandertal et l'homme moderne, considérant : 1/ qu'il partage avec l'homme actuel et les Néandertaliens une série de caractères (Bermudez de Castro et Arsuaga 2000-2001), 2/ que la morphologie dérivée de la face des Néandertaliens pourrait s'être développée à partir d'un schéma facial de type *Homo antecessor* (Arsuaga *et al.* 1999) tandis qu'il aurait été conservé sous cette forme, donc peu spécialisée, chez *Homo sapiens* (Bermudez de Castro *et al.* 2004). Par l'absence de caractère dérivé néandertalien, *Homo antecessor* se distingue des hominidés fossiles européens plus récents (Bermudez de Castro, Rosas, Carbonell *et al.* 1999), regroupés sous le terme de *Homo heidelbergensis* (Arsuaga *et al.* 1997, Rosas et Bermudez de Castro 1998).

Le rôle évolutif conféré à *Homo antecessor*, envisagé comme l'ancêtre de l'homme moderne, a eu pour conséquence de réintroduire la controverse concernant les modalités de l'émergence de ce dernier dans un contexte où cet événement s'envisage plutôt en Afrique (Rightmire 1996, 1998b, Bermudez de Castro *et al.* 2004, White *et al.* 2003). En effet, parmi les fossiles « transitionnels » d'un point de vue morphologique et chronologique, compris entre les *Homo erectus* au sens large et les hominidés du Pléistocène supérieur, *Homo antecessor* est, selon Bermudez de Castro et collaborateurs, le meilleur candidat à la place d'ancêtre de l'homme moderne grâce à la combinaison de ses caractères plésiomorphes (essentiellement dentaires) et dérivés (conformation faciale et capacité endocrânienne). C'est pourquoi Bermudez de Castro *et al.* (2004) l'envisagent comme une espèce dont les seuls représentants découverts à ce jour sont européens mais qui se serait d'abord développée en Afrique autour de 1 million d'années. Ainsi, illustrant un phénomène de spéciation, les fossiles de Gran Dolina tiennent la place envisagée par Rightmire (1996) pour le spécimen de Bodo quelques années auparavant.

En 1994, une calotte crânienne a été mise au jour à 100km au sud de Rome, près de la ville de Ceprano, au cours de travaux d'aménagement routier. Ce crâne décrit comme archaïque et robuste, a été attribué à un *Homo erectus*, cependant tardif, car manifestant

des caractères évolués telle que la faible constriction post-orbitaire (Ascenzi *et al.* 1996, 2000, Ascenzi et Segre, 1997, Clarke 2000). Des analyses multivariées, phénétique et cladistique (Manzi *et al.* 2001, Mallegni *et al.* 2003) suggèrent que, tout en étant morphologiquement intermédiaire entre les *Homo ergaster-Homo erectus* et les hominidés du Pléistocène moyen d'Europe et d'Afrique, le spécimen de Ceprano est particulièrement proche de ces derniers qui forment une lignée menant à *Homo sapiens*. En invoquant une cohérence géo-chronologique et une position phylogénétique identique entre les fossiles de Gran Dolina et de Ceprano, leur regroupement au sein de l'espèce *Homo antecessor* est envisageable (Manzi *et al.* 2001, Manzi 2004).

La question de l'origine de l'homme moderne, bien que vieille de plus de cinquante ans, est toujours en vigueur (Hublin et Tillier 1991). Alors que pendant longtemps, comme nous l'avons rappelé, l'Europe avait été écartée des débats, l'Afrique et l'Asie en ont sans cesse constitué les pièces maîtresses. Mais, la nature de la contribution des hominidés fossiles africains et asiatiques à l'émergence de l'homme moderne est elle aussi controversée (Smith et Spencer 1984, Mellars et Stringer 1989, Aitken *et al.* 1993, Nitecki et Nitecki 1994). Selon la théorie dite « multirégionale », il apparaîtrait simultanément sur ces deux continents par une évolution sur place de certaines formes fossiles (Etlar 1994, Wolpoff 1991, 2000). Ce phénomène, biologiquement difficile à conceptualiser (Vandermeersch 1989), n'est envisageable que par le maintien d'échanges génétiques entre ces populations durant le dernier million d'années (Wu 2004) ; ce implique une continuité de peuplement en Afrique et en Asie. C'est pourquoi, de nombreux travaux ont porté sur la mise en évidence, à partir du matériel osseux, essentiellement asiatique, de caractères régionaux et la persistance de leur manifestation sur l'homme actuel (Macintosh et Larnach 1972, Thorne et Wolpoff 1981, Pope 1992, Wu 1991, 1995). Or, la prise en compte des fréquences d'expression de ces caractères (Lahr 1994, 1996), des données moléculaires, et des récentes découvertes paléoanthropologiques, tendent à discréditer ce modèle pour conforter celui de l'origine africaine de l'homme moderne, qui serait apparu il y a environ 200 000 ans (Stringer et Andrews 1988, Cann *et al.* 1987, Braüer et Rimbach 1990, Vigilant *et al.* 1991, White *et al.* 2003, Brown *et al.* 2004).

Cependant, des données anthropologiques nouvelles sont disponibles en Chine. En effet, en 1989 et 1990, deux crânes particulièrement complets ont été mis au jour dans une terrasse alluviale aux bords de la rivière Han, à proximité de la ville de Yunxian (Li et Etlar 1992). Leur attribution chronologique reste controversée mais paraît antérieure à 780 000 ans (Chen *et al.* 1997, Li et feng 2001). Les caractères évolués de ces fossiles, notamment sur la face, ont été mis en avant par Li et Etlar (1992, Etlar et Li 1994) qui concluent, de ce fait, en faveur du modèle multirégional

En 1993, dans la grotte de la coloquinte, à côté de Nankin, les restes crâniens de trois individus rattachés au Pléistocène moyen ont été découverts (Lu 1996, Wu *et al.* 2002). Nankin 1, le fossile le plus complet, a été décrit comme un *Homo erectus* dans son acceptation la plus large (Wu *et al.* 2005, Wu et Yinyun 2004), c'est-à-dire comme une espèce dont les représentants sont très dispersés géographiquement (en Asie et en Afrique) et chronologiquement (Pléistocène inférieur et début du Pléistocène moyen). A cette conception, défendue par de nombreux chercheurs (Braüer et Mbuja 1992, Braüer, 1994, 2002, Rightmire 1986, 1990, 1998a, 2002), s'oppose celle considérant l'existence de deux taxons, *Homo ergaster* et *Homo erectus* s.s. (Wood 1992, Wood et Richmond 2000). Récemment, la découverte des crânes de Buia en Érythrée (Abbate *et al.* 1998) et de Bouri en Éthiopie (Asfaw *et al.* 2002), en comblant une lacune paléontologique autour de 1 million d'années, a relancé la controverse sur la présence d'*Homo erectus* en Afrique (Gilbert *et al.* 2003, Manzi *et al.* 2003). Ainsi la question reste d'actualité (Schwartz et Tattersall 2000, Zeitoun 2000, Grimaud-Hervé *et al.* 2002) tandis que la cohérence de l'espèce *Homo erectus*, même réduite aux spécimens asiatiques est remise en question (Anton 2002, 2003, Kidder et Durband 2004).

Les spécimens mis au jour à Atapuerca-Gran Dolina, Yunxian et Nankin constituent donc, en Europe et en Asie, de nouveaux jalons paléontologiques dont l'étude ne peut apporter qu'un éclairage neuf aux problématiques scientifiques en vigueur.

Etant donné l'exceptionnel accroissement du registre fossile ces quinze dernières années, d'une part, et les nouveaux outils d'analyse qui sont à la disposition du paléoanthropologue, d'autre part, une révision de l'ensemble de ces hominidés, datés du Pléistocène inférieur récent au Pléistocène supérieur, d'Europe, d'Asie et d'Afrique, nous a semblé nécessaire. La face, qui est une partie anatomique souvent mise à profit dans une perspective taxinomique, est particulièrement bien représentée parmi les fossiles considérés. Nous avons donc concentré notre étude sur la partie moyenne et supérieure de la face, comprenant la cavité orbitaire dans son intégralité et la région zygomatoco-maxillaire.

Afin de caractériser au mieux les changements de forme affectant ces parties osseuses au cours de l'évolution, nous avons utilisé un protocole analytique enregistrant les coordonnées tridimensionnelles de chaque point repère défini sur l'os. Jouissant d'une information quasi-complète, nous avons utilisé la complémentarité des données issues de la morphométrie traditionnelle et de la morphométrie géométrique. Enfin, préalablement à l'analyse proprement dite, nous avons mis à profit les informations de l'acquisition tomographique de certains spécimens particulièrement déformés, tels ceux de Yunxian. Elles nous renseignent sur leur histoire taphonomique, nous permettant de discuter des

altérations subies *post-mortem* et de distinguer les parties osseuses les moins endommagées. Dans le cas de Yunxian II, une reconstitution du fossile a été formulée et produite sous la forme d'un prototype. Nous avons donc mis au point un support d'étude plus rigoureux et plus exhaustif qui a nettement accru les possibilités de l'analyse paléoanthropologique.

Problématique

La question posée

L'objectif de notre recherche est double. D'une part, il s'agit, par un nouvel examen du registre fossile de discuter du bien-fondé des hypothèses dominantes, concernant notamment les premiers peuplements eurasiatiques. A ce niveau, la contribution de restes humains peu connus ou inédits, dans le cas de la reconstitution de Yunxian II, est fondamentale. D'autre part, nous souhaitons caractériser au mieux la face qui est une partie anatomique autant discriminante d'un point de vue taxinomique que complexe et variable d'un point de vue morphométrique (Howells 1973, Rak 1983, Maureille 1994, Vialet 2000).

Ainsi notre travail ambitionne de répondre à la question suivante : à partir de l'étude de la conformation faciale des hominidés fossiles documentant le dernier million d'années d'évolution humaine, quel pourrait être le scénario évolutif à envisager ?

La singularité de la présente recherche réside dans la nature du matériel analysé et la méthodologie mise en œuvre, utilisant de manière complémentaire la morphométrie classique et la morphométrie géométrique.

En effet, en plus de la considération de fossiles originaux et de spécimens récemment mis au jour, nous avons pu mettre en forme et étudier la reconstitution de l'un d'entre eux, compensant les déformations qui le rendaient jusqu'alors peu exploitable. La contribution de techniques détournées de leur usage premier, telle que la scanographie et l'imagerie médicale (Zollikofer 1995, Braun 1996, Balzeau 2002, 2005, Zollikofer *et al.* 2005) mais aussi le prototypage rapide, a permis de dépasser les limites inhérentes à la nature même des fossiles (White 2003).

Enfin, la combinaison, proposée dans ce travail, des approches bi et tridimensionnelles s'est avérée la plus adéquate à rendre compte de la morphologie complexe de la face. Nous avons ainsi pu caractériser et comparer objectivement des structures osseuses difficiles à appréhender du fait de leur forme (la dépression sous orbitaire) et/ou de leur disposition

dans l'espace (l'os zygomatique). Les variables linéaires restent des données isolées, soumises au facteur de la taille individuelle. Elles donnent des informations précises mais ponctuelles tandis que l'interprétation des résultats de la superposition Procuste (c'est-à-dire de la superposition de l'ensemble des spécimens ramenés à la même échelle) porte sur l'ensemble des points délimitant une entité osseuse plus large, ce qui permet de conserver les données interdépendantes de l'intégralité de ce système.

La partie anatomique étudiée

Nous avons adopté comme définition du massif facial celle de Rak (1983) qui comprend la partie du squelette crânien visible de face. Bien que Delattre et Fenart (1960, p. 17) la considère, au même titre que le reste du squelette, comme un attribut de la mâchoire, la face est généralement décrite comme « *un puzzle de régions osseuses qui ont toutes des capacités biomécaniques différentes* » (Maureille 1994, p.101). Ainsi, elle est appréhendée selon ses principales composantes : optique, respiratoire et masticatoire. Ne suivant qu'en partie ce découpage, nous avons choisi de concentrer notre investigation sur les régions supérieure et moyenne de la face : l'orbite et le complexe zygomatoco-maxillaire.

L'orbite, recevant la contribution de 7 os, est une des cavités sensorielles aménagées à l'interface entre le splanchnocrâne et le neurocrâne. A titre d'exemple de cette position charnière, l'os frontal a la particularité de constituer, par les deux faces du même prolongement osseux, le plancher de la fosse crânienne antérieure et le plafond de l'orbite. Elle contient l'organe de la vision qui conditionne une part importante de notre rapport au monde. Chez l'homme, le système visuel a prépondérance sur l'appareil vestibulaire, en tant que mécanisme primaire responsable de l'orientation spatiale (Ali et Klyne 1986). L'interdépendance avérée entre l'œil et sa capsule osseuse (Moss et Young 1960), nous permet de considérer cette dernière comme une entité fonctionnelle.

Or aucune étude n'avait jusqu'alors considéré l'intégralité de cette cavité sensorielle. En effet, les travaux de Jacobshagen (1982) comme ceux, plus récents, de Seiffert et Kappelman (2000) ont porté uniquement sur les variations morphologiques et métriques du contour orbitaire des Hominoïdes. Quant aux investigations de Schmittbuhl et collaborateurs (1996, 1998, 1999), elles se limitent à la position relative des ouvertures nasale et orbitaires dans le massif facial. Cette lacune est certainement à mettre sur le compte de la configuration conique de l'orbite, la rendant difficile d'accès. L'utilisation du *MicroScribe 3dx*, numériseur électronique muni d'un stylet très maniable, nous en a autorisé l'étude.

La région zygomatoco-maxillaire a très tôt retenu l'attention des chercheurs par les différences de forme flagrantes qu'elle présente entre les hommes fossiles et actuels. Ainsi, Boule de décrire la face en « museau » des Néandertaliens (Boule 1911, 1912, 1913) et Sergi de caractériser leur face en extension par une série d'incurvations infra-orbitaires et infra-malaire (Sergi 1948 dans Condemi 1992). L'utilisation récurrente de ces traits morphologiques dans la description des fossiles a conduit à la nécessité d'une mise au point terminologique menée à bien, récemment, par Maureille (1994).

A cette occasion, l'auteur clarifie ce que recouvrent respectivement les termes de fossette canine (proposé initialement par Vandermeersch 1981) et de dépression sous-orbitaire. Le premier correspond à tout surcreusement de la face antérieure de l'os maxillaire et/ou zygomatique dans un plan horizontal et para-sagittal tandis que la dépression sous-orbitaire traduit le changement global d'orientation de la face dans sa partie infra-orbitaire. Chez l'homme, son expression correspond généralement à la présence d'une incurvation au niveau de l'articulation zygomatoco-maxillaire et d'une seconde le long de la crête faciale. A l'inverse, en considérant les trois coordonnées dans l'espace d'une série de points repères, Maureille et Houët (1997) ont montré, sur les Néandertaliens, l'alignement dans un même plan oblique postéro-latéralement de la surface infra-orbitaire maxillo-zygomatique, plus proche du plan médian que chez l'homme actuel, confirmant la nature dérivée de ce caractère chez ces hominidés.

Selon une approche comparable, nous proposons : 1/ d'intégrer une région anatomique plus étendue (considérant l'ensemble des os maxillaire et zygomatique) et 2/ d'appliquer un traitement statistique différent (qui observe deux temps : celui de la superposition de la série de points repères de chaque spécimen de l'échantillon selon le principe des moindres carrés et celui de l'analyse en composantes principales des matrices de covariance des résidus Procuste issus de la première opération). Il permet un traitement global et la distinction, préalable à l'analyse, du paramètre de taille individuelle qui devient une variable supplémentaire.

Il est clair que l'approche métrique, réduisant à deux dimensions l'étude du matériel osseux, a ses limites (Krukoff 1978). L'os zygomatique qui, par son agencement même, doit être considéré dans un espace tridimensionnel, est, à cet égard, éloquent. La méthodologie particulière mise en place dans de nombreux travaux pour tenter de le caractériser prouve la difficulté de la tâche (Ducros 1967a, 1967b, Ducros et Ducros 1967, Bouzat 1982, Maureille 1996a, 1996b). Ducros (1967a, 1967b) qui s'est interrogé sur l'aspect saillant des pommettes a mis en évidence la complexité du phénomène, relevant de plusieurs causes, et a constaté l'absence de technique permettant d'évaluer avec précision son degré de variation. Pallier cette défaillance à l'aide d'un outil analytique adapté est un des objectifs de

ce travail. D'autant plus qu'il faut considérer l'enjeu de l'étude de cet os dans une perspective paléanthropologique. A titre d'exemple, les populations asiatiques montrent un agencement de l'os zygomatique particuliers (Woo 1937, Maureille 1994), qui a souvent servi à suggérer l'idée d'une continuité biologique entre les populations actuelles et fossiles (Weidenreich 1943, Pope 1991) dans cette région du monde. De même, les caractéristiques de l'os zygomatique du fossile découvert en 1925 à Zuttiyeh, en Israël, donnent lieu à des interprétations controversées quant à son attribution taxinomique (Mc Cown et Keith 1939, Thoma 1958, Piveteau 1982, Vandermeersch 1978, Trinkaus 1983). Ce spécimen est pourtant, par sa position géochronologique, considéré comme incontournable dans la problématique de l'apparition de l'homme anatomiquement moderne au Proche-Orient (Zeitoun 2001).

PARTIE 1

MATÉRIEL ET MÉTHODES

L'objectif de ce travail est de caractériser la partie supérieure et moyenne de la face des hominidés fossiles (voir Annexe 1 pour les rappels anatomiques). Nous avons considéré les spécimens les plus complets datés de la fin du Pléistocène inférieur au Pléistocène supérieur, mis au jour en Asie, en Afrique et en Europe.

Afin de mettre en évidence leurs particularités morphométriques, nous avons constitué un échantillon de comparaison comprenant une cinquantaine d'hommes actuels. Pour tester, dans un deuxième temps, la valeur de ces caractères et mieux interpréter les différences observées, nous avons également considéré des gorilles et des chimpanzés. De même, un référentiel riche d'une soixantaine de sujets immatures humains a été formé. Cette approche ontogénique a été mise à profit dans l'analyse de fossiles tel ATD6 69, mis au jour dans le site de Atapuerca-Gran Dolina et dont l'âge au décès a été estimé à 10-11,5 ans (Bermudez de Castro *et al.* 1997).

La volonté d'utiliser deux méthodes de manière complémentaire, la morphométrie traditionnelle et la morphométrie géométrique, résulte de l'observation de leurs insuffisances respectives. Chacune, en effet, permet d'appréhender l'objet d'étude à une échelle différente, locale pour la première et globale pour la seconde.

Nous avons utilisé, pour l'étape d'acquisition des données, un outil perfectionné, le *MicroScribe 3dx*. Ce numériseur électronique, enregistre les coordonnées tridimensionnelles de chaque point repère défini sur l'os. Celles-ci ont fait l'objet de superpositions Procuste et de traitements statistiques multivariés et ont permis le calcul d'une série de dimensions linéaires, souvent difficiles à mesurer directement sur le crâne. Des techniques sophistiquées telles que la scanographie et le prototypage rapide ont été mises à contribution ponctuellement pour dépasser le facteur limitant qu'est l'état de conservation de certains fossiles.

1. Le matériel d'étude

1.1. Les premiers fossiles eurasiatiques

Nous regroupons, dans cet ensemble, les plus anciens fossiles humains dont la face est conservée découverts en Europe et en Asie. Leur répartition géographique s'étend de l'Espagne, à l'ouest, à l'île de Java, à l'est. D'un point de vue chronologique, les spécimens sont compris entre le Pléistocène inférieur récent et le Pléistocène moyen ancien (TAB. 1), soit autour de la limite d'inversion paléomagnétique de Brunhes-Matuyama.

Sur le site de Lantian-Gongwangling, 7 restes crâniens ont été mis au jour en 1964. Nous avons pu étudier ces pièces originales datées de 1,15 Ma (Zhu *et al.* 2003) à l'Institut de Paléontologie des Vertébrés et de Paléoanthropologie de Beijing. Il s'agit d'un os frontal complet en connexion avec le quart antérieur des pariétaux et la moitié proximale des os nasaux. Des fragments de la voûte bipariétale, du temporal et de l'occipital lui sont associés. Une molaire isolée, une partie du processus frontal de l'os maxillaire gauche ainsi qu'une base de maxillaire documentent le massif facial. Ce dernier, étant donné son aspect fragmentaire, n'a pu être inclus dans notre analyse. Son état de conservation est cependant intéressant, manifestant des processus de fossilisation similaires à ceux observés sur les spécimens de Yunxian (forte minéralisation, éclatement de l'émail dentaire en touches de piano et craquelures de la surface osseuse). Sur l'écaille frontale, l'aspect tourmenté de l'os est particulier.

Le maxillaire, réduit à sa partie inférieure, paraît peu altéré. Les alvéoles des deux incisives droites, de la canine droite et de la première incisive gauche sont conservées. La première molaire droite est également en place sur l'arcade alvéolaire. La partie sous nasale du maxillaire est conservée jusqu'au niveau du bord inférieur érodé de l'ouverture nasale. La base de la cavité sinusale maxillaire se situe à la même hauteur. L'*incisura malaris* est basse et très peu marquée. Le relief des jugums canins est bien développé. La partie antérieure de l'arcade alvéolaire montre une tendance upsilloïde.

TAB. 1 — Liste des Fossiles du Pléistocène inférieur récent et du Pléistocène moyen ancien en Europe et en Asie (MNCN : *Museo Nacional de Ciencias Naturales* ; MNHN : Muséum national d'Histoire naturelle)

N° d'inventaire	Site de découverte	Spécimen	Lieu de conservation
ATD6 69	Atapuerca Gran Dolina- Espagne	Original	MNCN – Madrid, Espagne
ATD6 58	Atapuerca Gran Dolina- Espagne	Original	MNCN – Madrid, Espagne
ATD6 38	Atapuerca Gran Dolina- Espagne	Original	MNCN – Madrid, Espagne
Sangiran 4	Sangiran - Java	Moulage	UMR 6569, Marseille
Sangiran 10	Sangiran - Java	Moulage	UMR 6569, Marseille
Sangiran 17	Sangiran - Java	Moulage	UMR 6569, Marseille
EV 9001 (Yuxian I)	Quyankou - Chine	Original	Institut d'archéologie du Hubei, Wuhan, Chine
EV 9002 (Yunxian II)	Quyankou - Chine	Original	Institut d'archéologie du Hubei, Wuhan, Chine
Yunxian II r		Reconstitué	Dpt de Préhistoire, MNHN, Paris
Total = 9			

1.1.1. Les fossiles de Atapuerca Gran Dolina (Espagne)

1.1.1.1 Historique des découvertes

Les gisements de la *Trinchera del ferrocarril*, se trouvent dans le *Corridor de la Bureda* de la *Sierra de Atapuerca* à côté de Burgos, en Espagne. Ils sont constitués d'une série de grottes effondrées riches en vestiges archéologiques du Pléistocène inférieur et moyen mis au jour par l'aménagement d'une voie de chemin de fer qui fonctionna jusqu'au début du vingtième siècle (Carbonell, Bermudez de Castro, Arsuaga 1999).

Au cours d'une opération de sondage du site de Gran Dolina, 11 niveaux principaux ont été identifiés dans le remplissage, haut d'une vingtaine de mètres. Six mètres carrés de la couche TD6 ont ainsi été fouillés à partir de 1994 (Carbonell *et al.* 1995, Carbonell, Esteban *et al.* 1999) livrant un millier d'ossements de faune et des centaines d'artefacts lithiques et 86 restes humains dans la strate TD6. 2 dite « Aurora » (Arsuaga *et al.* 1999, Carbonell, Bermudez de Castro, Arsuaga 1999, Carbonell *et al.* 1999). Les analyses paléomagnétiques et biostratigraphiques qui ont daté ce niveau de plus de 780 000 ans (Pares et Perez-Gonzales 1995, Cuenca-Bescos *et al.* 1999, 2001), sont confirmées par les résultats obtenus par les méthodes RPE-U-Th (Falguères *et al.* 1999, 2001) proposant un âge maximum de 857 000 ans.

Sans compter les découvertes réalisées depuis la reprise des fouilles dans le niveau TD6, en 2003 (Bermudez de Castro *et al.* sous presse, Carbonell *et al.* 2005), le nombre minimum d'individus est estimé à 6, comprenant 2 adultes, 2 adolescents et 2 enfants (Bermudez de Castro *et al.*, 1997). Parmi ces fragments osseux, le spécimen ATD6 69, identifié comme l'hominidé n° 3, est le plus complet. Son âge est estimé à une dizaine d'années, sur la base du stade de développement dentaire et en considérant un rythme de croissance semblable à celui de notre espèce. La disposition des os maxillaires et zygomatique formant la partie moyenne de la face a été décrite comme comparable à celle des hommes actuels (Bermudez de Castro *et al.* 1997, Arsuaga *et al.* 2001). Cette morphologie, présentant une dépression du maxillaire dans le plan transversal ainsi qu'une crête faciale dont la concavité est accusée (sur ATD6 69 et ATD6 58), et son association avec de nombreux traits dentaires décrits comme primitifs (Bermudez de Castro, Rosas et Nicolas, 1999, Bermudez de Castro et Sarmiento 2001), a mené à la création d'un nouveau nom d'espèce : *Homo antecessor* (Bermudez de Castro *et al.* 1997). Les particularités morphométrique et chronologique du taxon implique sa position phylétique, à l'origine de la divergence des lignées humaine et néandertalienne (Bermudez de Castro *et al.* 1997, 2004, Rosas 2000, Bermudez de Castro et Arsuaga 2000-2001). Aux spécimens découverts à Gran Dolina, s'ajoute le crâne de Ceprano, mis au jour en 1994 à côté de Rome en Italie (Manzi *et al.* 2001). *Homo antecessor*, dont les représentants sont donc uniquement européens, dans l'état de nos connaissances actuelles, documenterait le processus de spéciation qui aurait, selon Rightmire (1996) eu lieu vers 1 million d'années en Afrique (Bermudez de Castro *et al.* 2004, Manzi 2004).

1.1.1.2 Description du matériel fossile

Les spécimens ATD6 69, ATD6 38 et ATD6 58 ont été décrits de manière exhaustive dans Arsuaga *et al.* (1999). ATD6 69 est constitué par les parties inférieures et moyennes du massif facial. A droite, seule la base du maxillaire est conservée, depuis l'arcade alvéolaire jusqu'au plancher du sinus. A gauche, les os maxillaire et zygomatique sont presque complets. De ce côté, les parties supérieures des processus frontaux des os zygomatique et maxillaire sont en effet manquantes. Les dents suivantes sont présentes sur l'arcade dentaire, à droite : I² à M¹ (C et P⁴ sont en cours d'éruption) et à gauche : P³, M¹.

Une fossette canine est nette. Elle est située sur le processus zygomatique de l'os maxillaire et s'étend sur l'os zygomatique en chevauchant la suture zygomatoco-maxillaire.

Un sinus maxillaire est développé dans le corps de cet os, sans prolongement dans le zygomatique.

Des traces de découpe, de raclage et de percussion ont été observées sur ATD6 69, localisées dans la région infra-orbitaire (Bermudez de Castro *et al.* 2004). Les caractéristiques de l'assemblage osseux du niveau TD6 suggèrent une pratique cannibale (Fernández-Jalvo *et al.* 1999).

ATD6 38 et 58 sont deux os zygomatique gauches. Le premier est le plus complet, une zone de légère concavité est perceptible sur le processus maxillaire. Le bord postérieur du processus frontal ainsi que le processus temporal manquent sur le second tandis que la partie inféro-latérale du processus zygomatique de l'os maxillaire est conservée. Sur cette dernière, une dépression est nettement perceptible. Les zones d'insertion musculaire sur le corps de l'os zygomatique forment des reliefs proéminents de même qu'un bourrelet osseux est développé le long de la suture zygomatoco-sphénoïde externe. Chez les deux fossiles, le sinus maxillaire ne s'étend pas après la suture zygomatoco-maxillaire.

1.1.2. Les fossiles de Sangiran (Rivière Solo – Java)

1.1.2.1 Historique des découvertes

Le dôme de Sangiran, dans la dépression de Solo, sur l'île de Java, permet d'observer une série stratigraphique continue depuis le Pliocène supérieur jusqu'au Pléistocène moyen (Sémah 1986, 1997, Sémah *et al.* 1993, 2000, 2001). Au dessus des marnes et argiles lagunaires formant le niveau dit de *Kalibeng*, s'étend l'unité argileuse de *Pucangan* qui a livré les plus anciens restes paléontologiques. La calotte crânienne et la base de maxillaire (Sangiran 4) en sont issues. Une couche conglomératique appelée *Grenzbank*, datée de l'inversion paléomagnétique Brunhes-Matuyama, scelle le niveau. Au dessus de cette dernière, se développent les séries volcano-sédimentaires de *Kabuh* auxquelles les fragments crâniens de Sangiran 10 et le crâne de Sangiran 17, exceptionnel par son état de conservation, sont rattachés. Cette formation s'est mise en place entre 0,97 et 0,73 million d'années (Sémah *et al.* 1981-1982, Hyodo *et al.* 1993).

1.1.2.2 Description du matériel fossile

Bien que l'attribution à un même individu de ces différents restes humains ait été discutée par Krantz (1994), Sangiran 4 est constitué d'une calotte crânienne très fragmentaire, d'éléments du massif facial et d'une dent isolée, découverts en 1938-1939 par

F. von Koenigswald. Le reste de la face est réduit à l'arcade alvéolaire, incomplète dans sa partie postérieure gauche. Le plancher des fosses nasales et le clivus naso-alvéolaire jusqu'au bord inférieur de l'ouverture nasale sont bien conservés. Sur l'arcade dentaire, C à M³ à droite et C à M¹ à gauche sont en place.

Sangiran 10 est un os zygomatique gauche mis au jour en 1963 par T. Jacob. Il semble érodé au niveau de l'extrémité des processus temporaux et frontaux et de la partie médiale du corps de l'os (Jacob 1972, 1975).

Le crâne de Sangiran 17 a été découvert en 1969 par S. Sartono (1971, 1972, 1975). Bien que relativement complet, il présente une face moyenne très lacunaire. Seuls l'arcade dentaire droite, avec C, P⁴ à M³, et l'os zygomatique du même côté sont bien conservés. Sur celui-ci, le processus temporal manque.

1.1.3. Les fossiles de Yunxian (Chine)

1.1.3.1 Historique des découvertes

Dans les années 70, la déclaration de découvertes paléontologiques fortuites auprès des autorités scientifiques amène à l'organisation de plusieurs campagnes de prospection, sondage et fouille jusqu'en 1999. En mai 1989, dans le gisement de Quyuanhekou à proximité de la ville de Yunxian, un crâne quasiment complet, Yunxian I ou EV 9001 est mis au jour tandis que l'année suivante, un second est découvert à proximité, Yunxian II ou EV 9002 (Li et Etlar 1992, Wang 1993, Li *et al.* 1994, Li et Feng 2001). Le gisement se situe à 100m au nord de la rivière Han, à 1km à l'ouest de la confluence de celle-ci et de la rivière Quyuan. Il s'étend sur la quatrième terrasse, à 50m de haut et 219m d'altitude absolue, au sommet d'un promontoire. La stratigraphie, haute d'une dizaine de mètres, est constituée d'une succession de sables, graviers et limons reposant sur un socle de schistes précambriens. C'est la couche 3 qui a livré les crânes associés à un matériel lithique et osseux abondant. Leur attribution chronologique est discutée, allant du Pléistocène inférieur au Pléistocène moyen. En effet, des rapprochements biostratigraphiques ont été effectués avec la faune du site de Lantian-Gongwangling, daté de 1,15 million d'années (Zhu *et al.* 2003). L'âge moyen suggéré par les datations ESR sur émail dentaire est de 581 000 ± 93 000 ans (Chen *et al.* 1997). Enfin, l'analyse magnétostratigraphique place le niveau en dessous de l'inversion paléomagnétique Brunhes-Matuyama (Li et Feng 2001).

Les deux spécimens étaient séparés verticalement de 40cm et horizontalement de 3,30m. Certains des restes de faune étaient encore en connexion anatomique. Cependant,

d'un point de vue taphonomique, certaines espèces ne sont représentées que par les individus d'une seule classe d'âge : très jeune ou très âgée (courbe de mortalité de type catastrophique) et rares sont les traces anthropiques sur les restes osseux (Echassoux *et al.* sous presse).

L'industrie lithique, riche de près de 500 pièces taillées essentiellement sur quartz, se compose de nombreux éclats et galets aménagés et de plus rares bifaces, pics et hachereaux (Cauche *et al.* 2004, Feng 2005). Les 22 remontages effectués, concernant 55 pièces, suggère qu'une partie du débitage a eu lieu sur place (Feng 2005).

L'assemblage faunique est constitué d'espèces du Pléistocène inférieur, typiques du nord et du sud de la Chine (Moullé *et al.* 2004a). La diversité du cortège fossile suggère que la région de Yunxian présentait une variété importante de niches écologiques (forêts, espaces découverts, milieux humides) et/ou subissait une instabilité climatique (Echassoux *et al.* sous presse).

1.1.3.2 Description du matériel fossile

Yunxian 1 (EV9001) est très fortement aplati, ce qui le rend difficile à étudier. Toute sa partie droite est érodée. Des craquelures sont manifestes sur toute la surface osseuse et le sédiment s'est infiltré entre les disjonctions ainsi ménagées. Une déformation plastique de grande ampleur a affecté le spécimen suivant une direction inféro-postéro-latérale gauche, en *norma superior*. De ce fait, l'os zygomatique gauche semble peu altéré par la déformation. Sa position externe relativement au reste du crâne a contribué à l'épargner de ce phénomène altérant. Il est complet bien que les sutures à l'intérieur de l'orbite, recouvertes de sédiment induré, soient impossibles à suivre. Aucune protubérance liée aux insertions musculaires n'est développée. Toutes les dents sont présentes sur l'arcade alvéolaire. La M³ droite a été abîmée à la fouille et manque aujourd'hui.

L'ensemble du crâne et de la face de Yunxian II (EV9002) est conservé sur ce spécimen. Il a été découvert le palais orienté vers le bas. Le spécimen, dégagé à la fouille par Monsieur Li, était séparé en deux morceaux, le massif facial et la calotte crânienne. Seuls les os zygomatiques et certaines dents manquent. Les incisives centrales supérieures et la canine gauche sont absentes tandis que la troisième molaire est, à gauche, vestigiale. La troisième molaire droite fait totalement défaut.

Le crâne de Yunxian II a été très endommagé au cours de sa fossilisation. Plusieurs types d'altération ayant affecté le spécimen dans sa forme et ses dimensions sont

discernables. Un phénomène de craquelures se manifeste à la fois sur les tissus osseux et dentaires. Le crâne a donc un aspect de surface en mosaïque tandis que les interstices ménagés dans la surface osseuse et l'émail des dents ont été comblés de sédiment. Des lacunes osseuses sont notables au niveau de la voûte palatine, de la région ptérygoïde, de la partie basilaire de l'os occipital, de la partie gauche du torus occipital transverse, de la région fronto-pariétale gauche et des parties latérales du torus supra-orbitaire. L'ensemble de la voûte crânienne a subi une déformation plastique ayant entraîné une forte dissymétrie en vue postérieure. La paroi crânienne droite est anormalement verticale, évoquant un phénomène d'« effet de paroi »¹. Inversement, la gauche est particulièrement oblique inféro-latéralement. Cet affaissement n'a pas atteint les écailles temporale et occipitale mais a provoqué leur détachement du reste du crâne, au niveau, respectivement, de la suture pariétale et lambdatique. Ces phénomènes sont les effets d'un même processus d'aplatissement du crâne. Là où la pression s'est exercée, à gauche, l'os est enfoncé alors que la partie droite de la boîte crânienne a constitué une zone de résistance sur laquelle cette force est venue s'échouer. Enfin, des décrochements osseux sont notables. La partie gauche de l'écaille frontale ainsi que le maxillaire gauche sont en position haute relativement à la partie droite de la face.

La reconstitution du crâne de Yunxian II

Les fossiles ont été fortement altérés au cours de leur fossilisation. Très aplatis, le crâne de Yunxian I est difficilement exploitable dans une perspective paléo-anthropologique. Celui de Yunxian II est moins déformé, c'est pourquoi nous avons concentré notre étude sur ce dernier. Il est particulièrement complet, seuls les os zygomatiques manquent.

Grâce au concours de technologies performantes récemment utilisées en paléoanthropologie, nous avons compensé ces altérations en suivant un protocole en trois étapes (Li *et al.* 2004, Vialet *et al.* 2004, 2005, sous presse). D'une part, en synthétisant les informations obtenues de sources différentes (examen macroscopique externe, données tomographiques internes), nous avons argumenté une hypothèse de reconstitution. Elle a été mise en forme virtuellement par l'imagerie tridimensionnelle. Puis, le spécimen reconstitué a été produit sous la forme d'un prototype.

1 Terme de l'anthropologie de terrain qui évoque une accumulation d'éléments à un endroit qui ne peut s'expliquer que par la présence d'un contenant, formant paroi, ayant disparu. Dans le cas du crâne de Yunxian II, la pression exercée sur le fossile engendre une modification des parois crâniennes qui se déforment en suivant les contraintes de l'environnement immédiat. A droite, la paroi crânienne est anormalement verticale du fait d'une zone de résistance particulière, contraignant la force de déformation.

1- Argumentation d'une hypothèse de reconstitution

Nous avons, dans un premier temps, mis en évidence les processus ayant affecté le spécimen au cours de son histoire *post*-dépositionnelle (TAB. 2). Dans ce contexte, les données tomographiques (Annexe 3), donnant accès aux structures internes du fossile, ont été d'un apport incontestable (Violet *et al.* 2002). Elles ont permis d'identifier une séquence précoce de remplissage sédimentaire de toutes les cavités et anfractuosités intra-crâniennes (FIG. 1).

TAB. 2 — Les processus *post*-dépositionnels subis par Yunxian II

Processus altérants	Indicateurs	Chronologie des événements
Lacunes osseuses	Contexte fluviatile (transport ?) Conservation différentielle	?
Remplissage	Contexte fluviatile	Tôt au cours de la fossilisation
Craquelures	Dessiccation Pression des sédiments Choc thermique	Air libre Espace colmaté
Déformation cassante	Pression des sédiments (seuil de plasticité atteint, zones de résistance osseuse différentielle)	Espace colmaté
Déformation plastique	Pression des sédiments	Prolongée au delà du décrochement de la partie gauche de l'écaille frontale

De même, la cassure ayant détaché le bloc facial du reste du crâne a pu être intégralement délimitée. Au niveau du décrochement vers le haut de l'écaille frontale, nous avons observé un glissement vers le bas de la voûte crânienne dans l'espace ainsi libéré (FIG. 2). La conjonction de ces deux phénomènes explique la forte convexité dans cette région de l'os frontal et prouve sa nature artificielle.

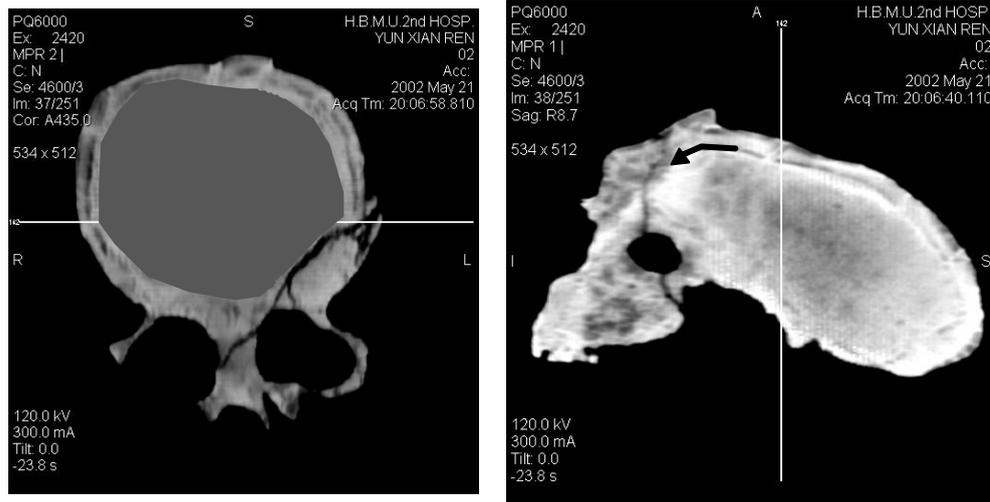


FIG. 1 — image CT longitudinale en deux dimensions de Yunxian II (en blanc : remplissage sédimentaire du crâne)

FIG. 2 — image CT sagittale en deux dimensions de Yunxian II (flèche noire : glissement de la voûte crânienne sous la partie décrochée de l'os frontal)

Afin d'identifier les parties du crâne les moins altérées, nous avons cherché à comparer la conformation crânienne de Yunxian II avec une série de fossiles qui a été choisie pour illustrer une certaine variabilité et a été limitée aux spécimens d'Asie pour conserver une cohérence géographique.

Le profil sagittal de Yunxian II a été comparé à ceux d'un échantillon de fossiles asiatiques comprenant les crânes découverts à Sangiran (17), Ngandong (6,7,12), Zhoukoudian (III,X,XI,XII) et Hexian. Ils ont fait l'objet d'une superposition Procuste, permettant de quantifier et de dissocier le paramètre de la taille individuelle des spécimens de l'échantillon. Pour cela, les logiciels *TpsDig version 1.31* (James Rohlf) et *TpsRlw version 1.24* (James Rohlf) ont été utilisés. Le second, via la technique des plaques minces permet, grâce à des grilles de transformation, de visualiser les différences de conformations crâniennes entre les spécimens (c'est-à-dire de forme, une fois la taille enlevée).

Ainsi, Yunxian II se distingue du reste de l'échantillon dès l'axe 1 de la première analyse en composantes principales qui exprime les particularités dues à sa déformation (FIG. 3). Elles sont nettement observables sur la figure (FIG. 4) représentant la dispersion, sous forme de vecteurs superposés, des fossiles par rapport à l'individu consensus qui a été calculé. Pour les parties antérieures des os frontal et pariétal ainsi que pour l'inclinaison de la partie nuchale de l'os occipital, Yunxian II montre des vecteurs plus longs, développés dans le sens opposé de ceux des autres spécimens.

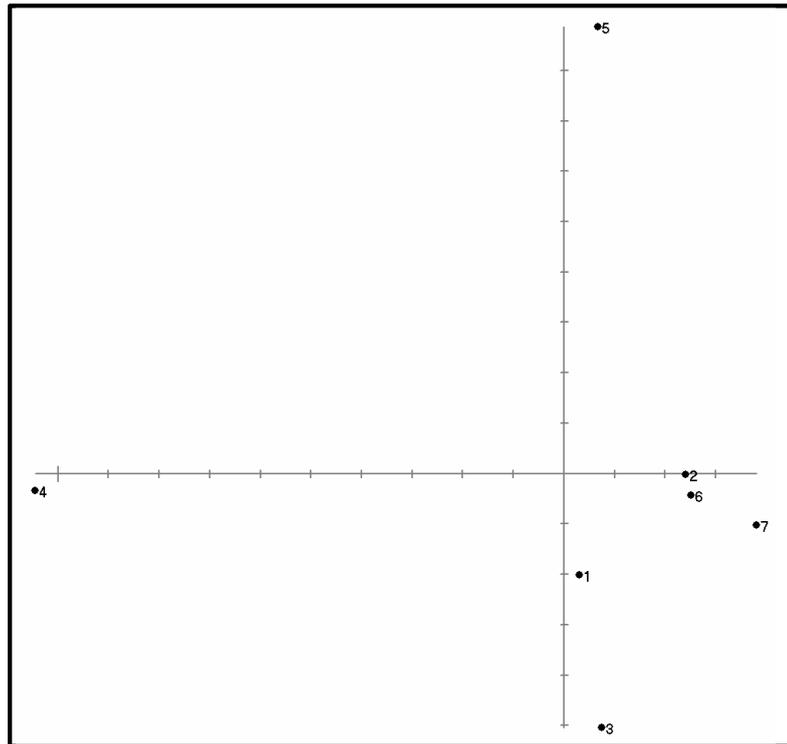


FIG. 3 — Analyse en composantes principales (axe 1 : 44,1%, axe 2 : 35,2%), 1 : Hexian, 2 : Ngandong 12, 3 : Sangiran 17, 4 : Yunxian II, 5 : Sinanthrope XI, 6 : Ngandong 7, 7 : Sinanthropus)

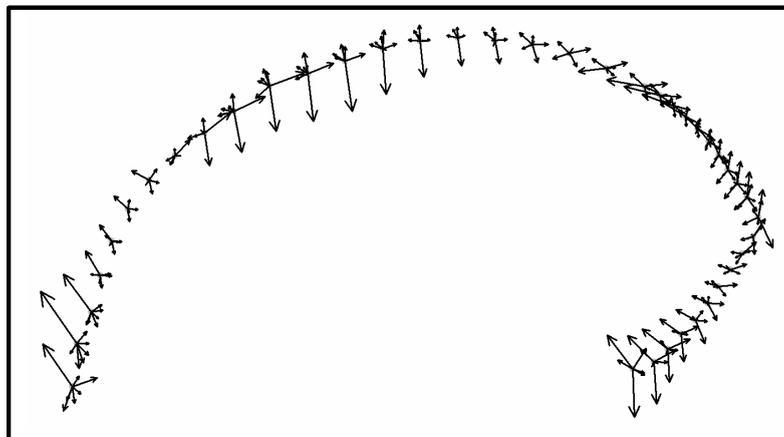


FIG. 4 — Contour crânien sagittal : dispersion de l'échantillon (flèches : individus fossiles, point : individu consensus)

Ces parties du crâne, les plus singulières par comparaison avec la variation fossile, sont celles dont la forme originelle a été modifiée par les processus de fossilisation. A l'inverse, les zones du profil sagittal de Yunxian II qui ne s'individualisent pas, en terme de conformation, du reste de l'échantillon sont celles qui sont les moins altérées par la déformation. Ces dernières nous ont guidé pour la reconstitution du fossile. Il s'agit de la

moitié postérieure de la courbure sagittale des os frontal et pariétal et de l'écaïlle occipitale. D'autre part, étant donné les décrochements observés du maxillaire droit et de la partie gauche de l'os frontal, ce sont leurs homologues respectivement gauche et droit, mieux conservés, qui ont servi de repère pour compenser les altérations.

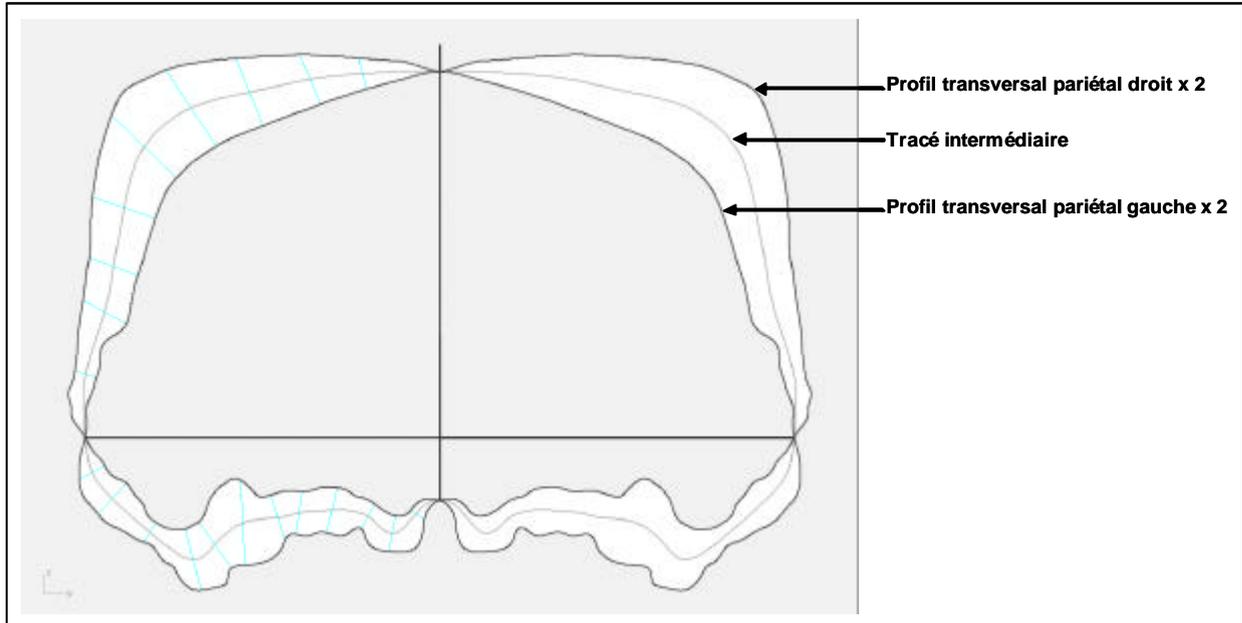


FIG. 5 — Détermination du tracé coronal intermédiaire passant par le milieu de la longueur des pariétaux de Yunxian II

Comme nous l'avons décrit, une pression de direction antéro-latérale droite s'est exercée sur la voûte bipariétale rendant fortement verticale la paroi crânienne droite et oblique la gauche. Nous avons dupliqué, par image-miroir, chacun de ces demi-profiles bipariétal droit et gauche, passant par le milieu de la longueur des pariétaux, afin de tracer deux profils coronaux complets. Nous les avons superposés et en avons délimité le contour intermédiaire (FIG. 5). Ce dernier, représentant une moyenne des deux déformations extrêmes de la voûte crânienne, nous paraît utilisable pour reconstituer le spécimen dans le sens transversal.

2- Compensation virtuelle des altérations

La reconstitution 3D du fossile original par triangulation surfacique, générée avec *Mimics V 7.1. (Materialise)* a été virtuellement manipulée à l'aide des logiciels *Surfacer V9.08 (Imageware)* et *RapidForm 2004 (Inus Technology)* pour compenser les déformations identifiées. Ce processus s'est déroulé selon les quatre étapes suivantes (Annexe 4) :

1. Une technique de déformation globale interactive (*free form deformation*) a permis de modifier la morphologie de l'ensemble de la voûte crânienne pour la faire coïncider avec les contours guides (sections sagittale et coronale reconstituées) préalablement importés et positionnés.
2. La face a été restaurée par le repositionnement du maxillaire gauche puis complétée par l'image miroir de la partie gauche du torus supra-orbitaire, transférée à droite. L'os zygomatique prélevé sur Yunxian I et dupliqué par symétrie a été mis en place sur Yunxian II.
3. La partie gauche de l'écaille frontale, décrochée, a été délimitée, découpée puis rabattue.
4. Le bloc facial et le bloc occipital ont été ramenés vers le bas et l'intérieur du crâne aux dépens de la partie basilaire, raccourcie de 0,7 cm.

Il faut noter que cette dernière action a rétabli l'angle occipital, compris entre le lambda l'opisthocrânion et l'opisthion, qui paraissait artificiellement fermé, de même qu'elle a réduit la longueur de la base du crâne qui semblait fortement allongée (voir valeurs dans le TAB. 3). Cette intervention est restée de faible ampleur et n'a donc eu que des conséquences moindres.

Spécimen fossile	Angle occipital	Indice de la base du crâne
Ngandong 7	98	83
Ngandong 12	98	67
Sinanthrope X	102	--
Sinanthrope XI	97	--
Hexian	101	--
Sangiran 17	96	62,5
Yunxian II	88	100

TAB. 3 — Valeurs de l'angle occipital et de l'indice de la base du crâne des fossiles asiatiques (angle occipital : mesuré entre les points lambda, opisthocrânion et opisthion ; indice de la base du crâne : rapport entre la longueur du foramen magnum et la longueur de la partie basilaire de l'os occipital)

Précisons, de plus, que la forte parenté morphométrique entre les deux crânes de Yunxian et leur proximité stratigraphique nous ont autorisé à compléter le second avec l'os zygomatique du premier.

Cette reconstitution du fossile de Yunxian II, scientifiquement argumentée, est un nouveau support d'étude. C'est ce dernier que nous avons utilisé dans le présent travail dans lequel il apparaît systématiquement sous le terme de Yunxian IIr.

1.2. Les hominidés du Pléistocène moyen

Les hominidés attribués au Pléistocène moyen, découverts en Asie (essentiellement en Chine), en Afrique et en Europe, ont été considérés dans ce groupe (TAB. 4)

Le matériel de Zhoukoudian L-C

Les restes humains découverts dans le site de Zhoukoudian n'ont pas été intégrés à notre étude. En effet, malgré leur importance, en nombre mais aussi dans l'histoire de la paléoanthropologie, ils sont trop fragmentaires, concernant le squelette facial. Seuls six restes (I à VI) appartenant à ce dernier ont été mis au jour tandis que deux crânes (II et XII) conservent une partie des os nasaux et/ou du processus frontal de l'os zygomatique.

La reconstitution de Sawyer et Tattersall (1996), à partir des fragments faciaux I, II et V et du crâne XII, paraît plus exploitable. Cette dernière semble plus satisfaisante que celle formulée par Franz Weidenreich en 1937 (Violet 2004). Cependant, la position de l'os zygomatique, dont les limites suturales ne sont pas conservées, reste approximative. Ce caractère a pourtant été utilisé comme argument déterminant dans les discussions concernant les particularités morphométriques et la position phylétique des fossiles de Zhoukoudian (Weidenreich 1943, Pope 1991, Wu 1995, Wang et Tobias 2000). D'autres observations, concernant la région incisive, se sont avérées discordantes. En effet, celle-ci n'est pas documentée parmi les restes humains découverts à Zhoukoudian, ce qui va à l'encontre de l'évocation du matériel osseux par Pierre Teilhard de Chardin, alors qu'il est co-responsable du gisement, dans une lettre d'octobre 1937 qu'il adresse à Marcellin Boule (Violet et Hurel 2004).

Le fossile de Jinniushan

La grotte de Jinniushan dans le nord-est de la Chine, entièrement colmatée par un remplissage limono-argileux et brêchique haut d'une douzaine de mètres, a fait l'objet de fouilles archéologiques dans les années 70 (Bahain et Abdessadok 2004c). L'équipe du Professeur Lu Zune qui a repris l'investigation de 1984 à 1988 a découvert, concentrés sur une surface de 2m², les restes d'un squelette humain particulièrement complet (Lu 1990). Dans la même couche, datée entre 200 et 400 000 ans (Chen *et al.* 1994), des cendres, des restes de faune et des éclats de quartz ont été mis au jour.

Le crâne a été reconstitué (Wu 1988) à partir de fragments osseux qui pourtant sont nombreux et dont la majorité n'est pas en connexion anatomique. De plus, les parties infra-orbitaires qui nous intéressent sont lacunaires. C'est pourquoi, nous n'avons pas considéré ce fossile dans notre étude malgré l'enjeu qu'il représente dans les débats paléanthropologiques par l'association de sa position géochronologique et de sa morphologie « moderne » (Lu 1989, Stringer 1990, Wolpoff *et al.* 2001).

TAB. 4 — Liste des Fossiles du Pléistocène moyen en Europe, en Afrique et en Asie (CERP : Centre Européen de Recherches Préhistoriques; MNHN : Muséum national d'Histoire naturelle ; NHM : Natural History Museum)

N° d'inventaire	Site de découverte	Spécimen	Lieu de conservation
Europe			
Arago 21	Caune de l'Arago, Tautavel - France	Original	CERP, Tautavel
Arago 45	Caune de l'Arago, Tautavel - France	Original	CERP, Tautavel
AT 700	Atapuerca, Sima de los huesos - Espagne	Moulage	UMR 6569, Marseille
Pétralona	Pétralona - Grèce	Moulage	Dpt. de Préhistoire, MNHN, Paris
Afrique			
Bodo	Bodo, Middle Awash - Ethiopie	Moulage	UMR 6569, Marseille
Kabwe 1	Kabwe – Afrique du Sud	Original	NHM, Londres
Asie			
Dali	Dali- Chine	Moulage	Dpt. de Préhistoire, MNHN, Paris
Nankin 1	Tangshan - Chine	Original	Musée municipal, Nanjing
Total = 8			

1.2.1. Les fossiles de l'Arago, Tautavel (France)

1.2.1.1 Historique des découvertes

La Caune de l'Arago, sur la commune de Tautavel, se situe au nord-ouest de Perpignan. Signalée dès 1938 par Marcel de Serres, elle fait l'objet de fouilles archéologiques depuis 1964. Au cours du remplissage, haut d'une vingtaine de mètres et constitué d'une alternance de sables et d'argiles, de nombreux sols d'habitat sont superposés (de Lumley 1979). Parmi ceux ci, le sol G est celui qui a livré le plus grand nombre de restes humains (de Lumley *et al.* 1984). Il fait partie de l'ensemble III auquel des datations récentes (par les méthodes des séries de l'uranium) attribuent une ancienneté d'au moins 350 000 ans (Falguères *et al.* 2004). Riche de 104 fragments (de Lumley 2000), ce matériel comprend en majorité des dents isolées (déciduales et permanentes), des restes du squelette post-crânien, des fragments mandibulaires et crâniens et deux faces, Arago 21 et Arago 45.

Le premier spécimen, particulièrement bien conservé, a été mis au jour, le 22 juillet 1971, dans le niveau G et la couche C7c. Plusieurs éléments crâniens ont été attribués à cet individu : deux fragments de pariétal droit (Arago 47), deux fragments de pariétal gauche

(Arago 3 et Arago 4) et les condyles occipitaux droit et gauche (Arago 78 et Arago 79). Arago 45, une héli-face gauche, a été découvert le 4 juillet 1979, dans le niveau G et la couche D17. Ces restes humains ont fait l'objet de nombreuses études (de Lumley 1976, Spiteri 1982, de Lumley et Spiteri 1982, Bouzat 1982, Grimaud 1982, Roth 1982) et les déformations d'Arago 21 ont été compensées dans une reconstitution (Ascenzi *et al* 1986).

1.2.1.2 Description du matériel fossile

La face d'Arago 21 est particulièrement complète. Seuls manquent : la moitié gauche du sphénoïde, la tubérosité maxillaire et le processus ptérygoïde gauches ainsi que la partie droite du processus maxillaire de l'os palatin. Les M¹, M² droites et gauches ainsi que la M¹ droite sont en place sur l'arcade alvéolaire. Les deux P³ ont été découvertes à proximité du crâne.

Le spécimen reposait sur son os frontal, le palais dirigé vers le haut. Il a été altéré lors de sa fossilisation. Le squelette facial est en effet déformé selon un axe oblique supéro-inférieurement vers le côté droit du fossile. Ainsi la *crista galli* de l'ethmoïde, de même que l'os vomer sont déviés dans cette direction. Le long de cet axe, des décrochements osseux sont notables. La partie gauche de l'os frontal chevauche la partie glabellaire du torus supra-orbitaire tandis que la suture zygomatoco-maxillaire droite est disjointe. Toute la zone moyenne du maxillaire droit est enfoncée de sorte que la surface des processus frontal et maxillaire est oblique vers le foramen infra-orbitaire. Cet affaissement est également notable sur la partie inféro-latérale droite des os nasaux. Par contre, la base du maxillaire droit, en dessous d'une ligne horizontale de fracture qui suit la tangente au bord inférieur de l'os zygomatique, est bien conservée. Un effet de « mosaïque » est observable sur l'ensemble du massif facial. Les craquelures séparant les fragments osseux se sont remplies de sédiment. L'ensemble a fossilisé en un seul bloc. Simultanément, une déformation plastique a eu lieu affectant légèrement la convexité du maxillaire gauche.

De ce fait, les régions osseuses les moins altérées sont la cavité orbitaire droite qui est intégralement conservée, l'os zygomatique et le maxillaire gauches qui sont en connexion anatomique, l'arcade alvéolaire et le palais.

Sur la partie supérieure de la face postérieure des deux os zygomatiques de Arago 21, un bourrelet osseux est nettement observable, développé entre la suture zygomatoco-temporale et le tubercule marginal. Ce dernier, réduit à une petite protubérance de forme circulaire, est en position postérieure sur le processus frontal. Deux crêtes, servant à l'insertion du muscle masséter, bordent le bord inférieur de l'os zygomatique en délimitant

une dépression dans la partie centrale. Cette structure se prolonge vers l'avant, sur le bord inférieur du processus zygomatique de l'os maxillaire.

A l'intérieur de l'orbite droite, la fossette trochléaire, de forme allongée, est nettement perceptible et le tubercule infra-optique individualisé. Le sillon infra-orbitaire et la fissure orbitaire inférieure paraissent en position postérieure relativement à la disposition observée chez l'homme actuel. La fissure orbitaire supérieure est courte et verticale. Le bord orbitaire inféro-latéral est d'aspect mousse et arrondi. Une légère dépression creuse le processus zygomatique de l'os maxillaire, sans s'étendre au-delà de la suture. Enfin, deux perforations osseuses sont observables au niveau des racines des incisives centrales

Arago 45 est une héli-face gauche constituée par les os maxillaire et zygomatique, auquel le processus temporal fait défaut. Du premier, seule la surface externe est conservée. Par son aspect craquelé, elle témoigne de processus de fossilisation similaires à ceux subis par Arago 21. L'arcade alvéolaire conservée de C à M² ne porte que M². Une faible partie latéro-antérieure du processus palatin est conservée, de même que la moitié gauche du canal incisif. La surface orbitaire de l'os zygomatique est intégralement conservée.

Les particularités décrites sur les os zygomatiques d'Arago 21, sont également observables sur Arago 45. Ainsi, les protubérances osseuses sur la face postérieure et les bords latéral et inférieur de cet os sont développées, de même que le bord orbitaire inféro-latéral est arrondi. Une légère dépression est également observable, de part et d'autre de la suture zygomatoco-maxillaire.

1.2.2. Les fossiles de Atapuerca Sima de los Huesos (Espagne)

1.2.2.1 Historique des découvertes

Au fond d'un puits appelé *Sima de los Huesos*, appartenant au système karstique de la *Cueva Mayor* (*Sierra de Atapuerca*, Burgos, Espagne), un pariétal humain a été mis au jour, en 1976 (Aguirre *et al.* 1976, Aguirre et de Lumley 1977). A partir de 1984, les découvertes de restes crâniens fragmentaires se sont accumulées (Aguirre *et al.* 1989). En 1992, trois crânes plus complets ont été mis au jour (Arsuaga *et al.* 1993).

Des datations directes par ESR suggèrent un âge minimum de 200 000 ans et probable de plus de 300 000 ans (Bischoff *et al.* 1997), ce qui est confirmé par l'approche

combinée ESR-UTh (Falguères *et al.* 2001). Ces résultats concordent avec ceux de l'étude de la faune (Garcia *et al.* 1997) et de la microfaune (Cuenca-Bescos *et al.* 1997, 2001).

L'assemblage osseux de la Sima de los Huesos, riche aujourd'hui de plus de 4000 restes, se caractérise par son aspect fragmenté, la représentation exhaustive de l'ensemble des os du squelette et les traces de l'action de carnivores sur plus de 50% du matériel (Andrews et Fernandez Jalvo 1997, Fernandez-Jalvo et Andrews 2001).

Un nombre minimum de 32 individus a été calculé dont la majorité sont des adolescents et des adultes jeunes (Bermudez de Castro et Nicolas 1997). La courbe de mortalité de cette population n'est donc pas de type catastrophique ni attritionnelle (du fait de la sous représentation des enfants et des vieillards). Enfin, le seul élément associé est un biface en quartzite, de grande dimension, qui ne semble pas avoir été utilisé. L'ensemble de ces données va dans le sens d'une origine anthropique de l'assemblage dans un but sépulcral (Carbonell *et al.* 2004).

1.2.2.2 Description du matériel fossile

Le spécimen AT 700 est le plus complet (Arsuaga *et al.* 1997). Par ses caractères évolués (forte capacité endocrânienne, faible angulation occipitale, convexité du bord pariétal de l'écaille temporale) associés à des traits néandertaliens (morphologie du torus supraorbitaire et occipital transverse, et de la face moyenne), il a été décrit comme présentant un stade précoce de la lignée néandertalienne (Arsuaga *et al.* 1993, 1997, 2001).

Cet individu est particulièrement bien conservé. Le bord alvéolaire, la partie postérieure des maxillaires et l'os ethmoïde sont cependant altérés. L'arcade zygomatique et la partie supérieure du processus frontal droits manquent.

1.2.3. Le fossile de Pétralona (Grèce)

1.2.3.1 Historique des découvertes

Le crâne de Pétralona qui est particulièrement complet a été découvert fortuitement en 1960 dans une grotte du nord de la Grèce (Kokoros et Kanellis 1960). Du fait de la nature de la découverte, le contexte stratigraphique n'est pas connu précisément, l'association de cet hominidé aux restes de faune et d'industrie lithique ainsi que son attribution chronologique sont sujets à caution (Day 1986). Les résultats des analyses géochronologiques sont

discordants (Hennig *et al.* 1982, Poulianos 1984) tandis que la dernière tentative de Grün (1996) permet d'avancer un âge de 150-250 000 ans.

1.2.3.2 Description du fossile

Le crâne de Pétralona est intégralement conservé sauf dans sa région mastoïde. L'arcade zygomatique droite manque et les parois orbitaires médiales sont lacunaires (Maureille 1994). Les dents C-M³ sont en place sur l'arcade alvéolaire à gauche ainsi que P⁴-M³ à droite. Le spécimen a fait l'objet de nombreuses études l'attribuant tantôt à un *Homo erectus* (Hemmer 1972), tantôt à un représentant de la lignée néandertalienne (Stringer 1974, Murill 1975, 1981, Hublin 1985) ou des *Homo heidelbergensis* (Manzi 2004).

1.2.4. Le fossile de Bodo (Éthiopie)

1.2.4.1 Historique des découvertes

En 1976, une face et quelques restes crâniens appartenant à un même individu, ont été découverts dans la vallée moyenne de l'Awash (Éthiopie), en Afrique. Les membres de la Rift Valley Research Expedition in Ethiopia (RVRME) ont également mis au jour, quelques années plus tard, un pariétal et un fragment de diaphyse humérale (Schwartz et Tattersall 2003).

Les fossiles appartiennent à l'unité supérieure d'une séquence stratigraphique haute de 20m qui semble corrélée avec un niveau volcanique daté de 640 000 ans par la méthode Ar/Ar, ce qui est en accord avec les données biostratigraphiques (Clark *et al.* 1994). Ils sont associés à une industrie acheuléenne (mode 2).

1.2.4.2 Description du fossile

De la boîte crânienne, seuls les pariétaux sont conservés, représentés par une douzaine de fragments. Le frontal, fragmentaire dans sa partie supérieure, est presque complet. Les os nasaux, l'ouverture nasale et la cavité orbitaire gauche sont bien conservés. Il en est de même pour les os maxillaire et zygomatique gauches. Cependant, le processus temporal de ce dernier manque et l'arcade alvéolaire est érodée.

Des traces de découpe ont été mise en évidence sur ce spécimen (Asfaw 1984, White, 1986).

Au moment de sa découverte, il a été décrit comme un *Homo erectus* et/ou un *Homo sapiens* archaïque avant d'être intégré (Conroy *et al.* 1978), plus récemment, au cœur des débats autour du taxon *Homo heidelbergensis* (Rightmire, 1996, 1998b). En effet, pour cet auteur, le fossile, étant donné ses caractères dérivés, documenterait l'origine africaine d'une lignée menant à l'homme moderne, à laquelle d'autres hominidés du Pléistocène moyen d'Europe contribueraient également (*Homo heidelbergensis*).

1.2.5. Les fossiles de Kabwe (Afrique du Sud)

1.2.5.1 Historique des découvertes

La grotte de Kabwe se situe au nord-ouest de la Zambie, région exploitée pour le minerai de zinc et de plomb. En 1921, un crâne (E686) parfaitement conservé a été découvert fortuitement au fond d'une mine, profonde de 18m (Pycraft 1928). Parmi les nombreux vestiges osseux et lithiques mis au jour au cours des fouilles qui ont suivi, il faut noter la base d'un maxillaire droit (E687), un pariétal incomplet (E897) et de nombreux restes du squelette post-cranien. L'association de ce matériel avec le crâne E686 n'est pas évidente (Clark *et al.* 1947). De même, l'attribution chronologique, variant du début à la fin du Pléistocène moyen, reste discutée (Mc Brearty et Brooks 2000).

Woodward (1921), considérant l'aspect moderne du crâne et du squelette associé à une face comparable à celle des Néandertaliens, crée l'espèce *Homo rhodesiensis*. Ce terme a été peu employé jusqu'à maintenant bien qu'il tende à réapparaître (Manzi 2004). D'une manière générale, Kabwe 1 (E686) est considéré comme un *Homo sapiens* archaïque (Rightmire 1976, Bräuer 1984).

1.2.5.2 Description du fossile

Kabwe 1 est un crâne particulièrement complet. Du côté droit, l'os temporal et le processus temporal de l'os zygomatique manquent ainsi que la moitié droite de la partie nuchale et le condyle droit de l'os occipital. La face est intégralement préservée, seules les parties orbitaires de l'os ethmoïde et de l'os maxillaire et la partie postérieure de la face orbitaire de l'os lacrymal font défaut. L'arcade alvéolaire est intacte sauf au niveau de l'

droite. Cette dernière dent manque tandis que la P⁴ et la M¹ gauches et les C, P³, P⁴, M¹, M³ droites sont altérées. Ces lésions odonto-stomatologiques ont été décrites comme résultant d'un empoisonnement chronique par le plomb (Bartsiakos et Day 1993). La face occlusale des dents, quand elle est conservée, montre un degré d'usure (effet de polissage) important. Les racines des molaires ont perforé la paroi osseuse externe du maxillaire. Deux perforations sont également notables sur l'os temporal gauche : sur l'écaïlle, au dessus de la racine du processus temporal et latéralement au méat auditif externe, au dessus du processus mastoïde (de Lumley *et al.* 1982). Les causes de ces lésions sont discutées tandis que la seconde semble être survenue *post-mortem* (Mercier 2000). Les sutures se distinguent sur l'ensemble du crâne, elles sont nettes à l'intérieur de l'orbite.

Toutes les insertions musculaires sont fortement développées. Les reliefs pour l'insertion des muscles petit et grand zygomatique forment une protubérance au centre du corps de l'os tandis qu'un bourrelet osseux s'étend sur sa face temporale sans chevaucher la suture zygomatiko-frontale. La rugosité pour l'insertion du muscle masséter, notable sur le bord postéro-inférieur de l'os zygomatique, ne se développe pas au delà de la suture zygomatiko-maxillaire.

Dans la partie interne et médiale de l'orbite, la fossette trochléaire, de forme allongée, est creusée. Une épine trochléaire la surplombe. Au fond de l'orbite, le tubercule infra-optique net à droite, est constitué de deux petites épines à gauche.

Des nodules osseux, situés au niveau des M², forment un torus maxillaire servant à l'insertion du muscle buccinateur. Le torus palatinus est fortement développé sur la voûte palatine. A l'inverse, sur l'os zygomatique, les tubercules marginal et malaire sont réduits.

1.2.6. Le fossile de Dali (Chine)

1.2.6.1 Historique des découvertes

A 30km, au nord de la ville de Dali en Chine centrale, un crâne a été découvert fortuitement en 1978, dans la plus élevée des trois terrasses fossiles de la rivière Luohe. Situé dans sa partie fluviale, surmonté d'une séquence loessique, il était associé à de nombreux restes de grands mammifères et des artefacts lithiques. L'attribution chronologique estimée entre 250 et 350 000 ans semble confirmée par différentes méthodes de datation et l'association faunique (Yin *et al.* 2001, Bahain et Abdessadok 2004b). Le spécimen a été décrit par Wu comme un *Homo sapiens* archaïque (Wu 1981, Wu et Poirier 1995).

1.2.6.2 Description du fossile

Le crâne de Dali est bien conservé, sa partie postérieure mise à part (tiers postérieur du pariétal et occipital). Au niveau du squelette facial, seuls manquent le processus temporal de l'os zygomatique droit, l'os zygomatique et la partie latérale du maxillaire gauches et les processus ptérygoïdes. La partie inférieure des maxillaires, de l'arcade alvéolaire au niveau du bord inférieur de l'ouverture nasale, a été très altérée par des processus *post-dépositionnels*. Ces éléments ont été détachés et déplacés vers le haut et l'intérieur de la face. Il y a une fossette canine qui prend la forme d'une large dépression, peu profonde et bien délimitée sur la face antérieure du processus zygomatique de l'os maxillaire droit.

1.2.7. Les fossiles de Nanjing (Chine)

1.2.7.1 Historique des découvertes

Dans les années 90, deux crânes humains (Nankin 1 et 2) ainsi qu'une molaire (Nankin 3), ont été extraits de la grotte de la Coloquinte à Tangshan, près de Nanjing. Suite à ces découvertes, l'équipe archéologique de Tangshan, du Musée municipal de Nanjing et celle du Professeur Lu Zune de l'Université de Beijing ont mené à bien des fouilles en 1993 et 1994 de façon à préciser la provenance de ces restes humains. Les fossiles seraient issus d'une petite salle communiquant avec l'espace principal, assez vaste, de la grotte. Ils proviendraient de la couche n°3 de ce remplissage qui a été découpé en quatre niveaux (Lu 1996) comprenant des unités limono-argileuses et des formations brêchiques (Bahain et Abdessadok 2004a). Des informations différentes sont données par Wu *et al.* (2002) concernant les conditions de la découverte et la position stratigraphique des restes humains. Selon ces auteurs, les crânes de Nankin 1 et 2 auraient été découverts fortuitement par des fermiers locaux mais le premier aurait été laissé *in situ* jusqu'à l'arrivée des autorités compétentes de Nanjing et de Beijing. Nankin 1 proviendrait de la couche n°2 du remplissage de la petite salle et Nankin 2 de la couche n°5 du corridor artificiel, situé à proximité, en permettant l'accès.

L'assemblage osseux, caractérisé par l'absence de taxons typiques de la Chine du Sud, semble indiquer une période de refroidissement climatique. Il est comparable à celui des couches 6 et 7 de la grotte de Zhoukoudian. Le traitement des os observé grâce à la tracéologie associé à une représentation importante de la hyène et une absence totale

d'industrie humaine suggère que la grotte a fonctionné comme repère de carnivores (Moullé *et al.* 2004a).

1.2.7.2 Description du matériel fossile

Le spécimen de Nankin 2 est réduit à la partie supérieure d'une calotte crânienne. Nankin 1 est le plus complet. Il comprend l'intégralité de l'os frontal en connexion avec la partie gauche de la face et des fragments d'os pariétal et occipital. La partie gauche du frontal manque, depuis l'extrémité latérale du torus supra-orbitaire jusqu'aux lignes temporales. Un osselet surnuméraire est observable à la jonction des sutures coronale et sagittale. Le tiers antérieur du pariétal gauche, délimité inférieurement par la suture temporale, est conservé tandis que moins d'un quart antérieur du pariétal droit est présent.

Un fragment, comprenant une partie de l'os occipital et de l'os temporal gauche, semble raccorder avec le reste du crâne. Des reconstitutions repositionnant l'ensemble de ces os ont été proposées, l'une par une équipe de l'Université de Pékin (Lu 1996) et l'autre par des chercheurs de l'IVPP (Wu *et al.* 2002).

Concernant la face, le plafond orbitaire formé par l'os frontal est incomplet des deux côtés, la partie postérieure faisant défaut. Les os nasaux sont totalement conservés. Ils montrent une angulation très forte à mi-hauteur et une position inférieure, sans être tout à fait distale, de la largeur maximale. A gauche, l'os zygomatique est complet, toutes ses limites suturales sont nettes ; la grande aile du sphénoïde est conservée ; la structure infra-orbitaire est préservée sur toute son étendue. Ne reste du maxillaire gauche que la surface osseuse externe formant le processus frontal, la partie sous-orbitaire et le processus zygomatique.

La fossette trochléaire, à l'intérieur de l'orbite, est nette des deux côtés. Sur l'os zygomatique, le tubercule marginal est bien développé tandis que les autres reliefs dus à l'insertion musculaire sont ténus.

Rapproché des hominidés de Zhoukoudian, Nankin 1 est attribué à un *Homo erectus* dans son acceptation la plus large, servant le modèle multirégional de l'émergence de l'homme moderne (Lu, 1996, Etlér 1996, Wang et Tobias 2000, Wu *et al.* 2002, Wu et Yinyun 2004, Wu *et al.* 2005).

1.3. Les hominidés du Pléistocène supérieur

Cet ensemble de fossiles correspond aux Néandertaliens du Pléistocène supérieur, période géologique dont la limite inférieure est conventionnellement le stade isotopique 5^e. Nous avons cependant intégré le spécimen Gibraltar 1 dans ce groupe (TAB. 5).

TAB. 5 — Liste des Fossiles adultes du Pléistocène supérieur en Europe (Dpt HNS : Département Hommes, Natures et Sociétés ; MNHN : Muséum national d'Histoire naturelle ; NHM : Natural History Museum)

N° d'inventaire	Site de découverte	Spécimen	Lieu de conservation
France			
La Chapelle-aux-Saints	Bouffia Bonneval	Original	Dpt HNS, MNHN, Paris
La Ferrassie 1	Grand abri de la Ferrassie	Original	Dpt HNS, MNHN, Paris
La Quina H5	Station amont de la Quina	Original	Dpt HNS, MNHN, Paris
Espagne			
Gibraltar 1	Forbes' Quarry	Original	NHM, Londres
Croatie			
Krapina 3 C	Grotte Krapina	Moulage	Dpt HNS, MNHN, Paris
Italie			
Guattari 1	Guattari	Moulage	Dpt HNS, MNHN, Paris
Total = 6			

1.3.1. Les fossiles de La Ferrassie (France)

1.3.1.1 Historique des découvertes

Lors des fouilles menées au début du vingtième siècle par D. Peyrony et L. Capitan, de nombreux restes humains ont été mis au jour dans le grand abri de La Ferrassie, en Dordogne (Peyrony 1934). Des sept individus découverts dans le niveau C-D, 6 ont probablement fait l'objet d'une sépulture (Defleur 1993). Il s'agit de 2 adultes, 3 enfants, 1 nouveau-né et 1 fœtus dont l'étude exhaustive a été menée par Heim (Heim 1976, 1982a, 1982b). Ils étaient associés à de nombreux restes de la faune de la dernière glaciation ainsi qu'à une industrie lithique moustérienne de type Ferrassie.

1.3.1.2 Description du matériel fossile

Le crâne de l'adulte la Ferrassie 1 est le plus complet. Il est cependant lacunaire au niveau de la face. La paroi externe du maxillaire gauche est conservée sauf dans la partie située sous le foramen infra-orbitaire. Celle du maxillaire droit est réduite au processus

frontal prolongé par la partie supérieure du bord nasal latéral. L'arcade alvéolaire est érodée, laissant apparaître les racines des dents, qui sont par contre, de I¹ à M³, intégralement conservées. Les os zygomatiques sont bien conservés. Les arcades zygomatiques sont cependant reconstituées au niveau de la suture avec le temporal. De l'os sphénoïde, seule la face orbitaire est conservée.

A droite, la fossette trochléaire est nette tandis que, des deux côtés, le tubercule infra-optique est très développé. Le *torus palatinus* est présent et le torus maxillaire marqué sur la face externe de l'os maxillaire gauche.

1.3.2. Les fossiles de La Chapelle-aux-Saints (France)

1.3.2.1 Historique des découvertes

En 1908, au cours des fouilles de la Bouffia Bonneval en Corrèze, les abbés Amédée et Jean Bouyssonie et l'abbé Louis Bardon mirent au jour une sépulture, fosse creusée dans le sol marneux, contenant le squelette d'un Néandertalien. La faune associée montre une nette dominance du cheval, du renne et du bison. L'industrie lithique, riche de 2300 pièces, est qualifiée de Moustérien type Quina. Ces nombreux vestiges semblent indiquer que le gisement a servi de lieu d'habitation et exceptionnellement de site sépulcral (Defleur 1993). Le squelette humain presque complet a été décrit par Marcellin Boule (Boule 1908, 1909, 1911, 1912, 1913) et le crâne restauré plus récemment (Heim 1989a, 1989b). Les datations obtenues par la méthode ESR proposent un âge moyen de 50 000 ans (Grün et Stringer 1991).

1.3.2.2 Description du matériel fossile

Le crâne et la face de La Chapelle-aux-Saints sont bien conservés. L'os sphénoïde, ethmoïde et les os nasaux font par contre totalement défaut, ainsi que l'arcade zygomatique droite. L'arcade alvéolaire est mal préservée du fait d'agents pathogènes et taphonomiques.

Des deux côtés, la fossette trochléaire est nette et un léger bourrelet osseux borde la suture zygomatoco-maxillaire sur l'os zygomatique. Une faible dépression est notable au dessous, sur l'os maxillaire.

1.3.3. Les fossiles de La Quina (France)

1.3.3.1 Historique des découvertes

Des restes humains fossiles ont été mis au jour de 1908 à 1965 (Schwartz et Tattersall 2002) dans le site de la Quina en Charente. De l'étude de l'ensemble de ce matériel en cours (Verna 2004), il ressort que le nombre minimum d'individus est de 7, comprenant 5 adultes et 2 enfants. Le squelette partiel d'un adulte (H5), découvert en 1911 provient de la station amont, associé à une faune comparable à celle de La Chapelle-aux-Saints et une industrie moustérienne de type Quina (Henri-Martin 1911).

1.3.3.2 Description du matériel fossile

La Quina H5 est constitué d'une calotte crânienne à laquelle la base manque. Les os zygomatiques sont bien conservés et en connexion anatomique. A l'inverse, des fragments isolés de maxillaire sont associés à cet individu sans qu'il y ait de contact osseux avéré. Ils sont réduits à leur partie inférieure, c'est-à-dire à l'arcade alvéolo-dentaire qui est complète. Les processus temporaux des os zygomatiques ne sont pas complets. La région circumglabellaire droite est altérée. Légèrement asymétrique, le crâne paraît avoir été déformé. Un prolongement du sinus maxillaire dans le corps de l'os zygomatique gauche est notable. Une dépression située dans la partie inférieure de la suture zygomatoco-maxillaire est perceptible sur les os zygomatiques.

1.3.4. Les fossiles de Gibraltar (Espagne)

1.3.4.1 Historique des découvertes

Les conditions exactes de la découverte en 1848 du crâne de Gibraltar 1- Forbes' Quarry ne sont pas connues. Il provient certainement d'une brèche calcaire ossifère ouverte à l'extrémité nord du rocher. Sa description a donné lieu à la création de plusieurs noms d'espèces (rappelées dans Schwartz et Tattersall 2002).

1.3.4.2 Description du matériel fossile

Le spécimen de Gibraltar 1 est constitué d'une calotte crânienne droite fragmentaire ainsi que d'un massif facial presque complet. L'os maxillaire droit est lacunaire au niveau du plancher orbitaire et de la tubérosité maxillaire tandis que seul l'os lacrymal manque à l'orbite gauche. Les processus temporaux des os zygomatiques ne sont pas conservés. Lorsque nous avons étudié le spécimen, l'orbite droite était inexploitable du fait de la présence d'un système de renfort qui en masquait toute la moitié latérale. De plus, la lame orbitaire de l'os ethmoïde manque de ce côté. La crête incisive sur le plancher des fosses nasales ainsi que les cornets moyens sont bien conservés. Une crête osseuse les relie. Comme elle est placée en position postérieure et qu'elle suit la courbure de l'ouverture nasale dans sa moitié inférieure, elle délimite avec le bord de cette dernière une fossette. Le corps de l'os zygomatique droit montre une fracture de direction presque verticale dans sa partie basse. L'arcade alvéolaire est érodée de telle sorte que les racines des dents sont apparentes. Les alvéoles des incisives centrales et des molaires sont incomplètes, celles des M² et M³ droites sont détruites. Les I¹, C, P³ et P⁴ sont en place des deux côtés. Sur toutes, l'émail a été abrasé laissant apparaître le ciment. Leur face occlusale, d'aspect poli, est oblique vers l'intérieur. Du frontal ne manque que sa partie postéro-latérale gauche. Le pariétal droit est réduit à sa moitié inférieure. L'écaille occipitale est érodée à gauche tandis que, de la partie nuchale, seule la région médiale subsiste. Sa grande aile gauche mise à part, l'os sphénoïde est complet. D'une manière générale, les sutures sont difficiles à observer du fait d'un fort degré de synostose et/ou du processus de fossilisation. Le tracé de la suture lambdoïde est net cependant, de même que ceux de l'os zygomatique.

Quelques zones, d'extension réduite, ont été restaurées anciennement. Ainsi, une pâte orangée est visible sur le côté gauche du spécimen (partie maxillaire du plancher de l'orbite, sous le foramen infra-orbitaire, sur la partie basse de la tubérosité maxillaire). Elle permet également de maintenir solidaire les parties antérieure et postérieure de la calotte (raccord au niveau de l'angle mastoïdien et du bord squameux de l'os pariétal).

Gibraltar 1 est un spécimen gracile. En effet, les zones d'insertions musculaires sont à peine perceptibles tandis que le torus supra-orbitaire est peu proéminent. Il est érodé dans sa partie latérale gauche. Les fossettes trochléaires sont peu marquées.

1.3.5. Les fossiles de Krapina (Croatie)

1.3.5.1 Historique des découvertes

L'abri sous roche de Krapina, situé à 40km au nord-ouest de Zagreb, a livré environ 400 dents isolées, restes crâniens et post-crâniens (NMI=30) au cours des fouilles qui ont eu lieu de 1899 à 1905. Ils proviennent des niveaux 3-4 et 5-7 du remplissage haut d'une dizaine de mètres, riche également en industrie moustérienne de type charentien. Des datations par la méthode ESR (Rink *et al.* 1995) ont conclu à une phase de dépôt rapide durant le dernier interglaciaire (stade isotopique 5e).

Un catalogue exhaustif décrit les restes humains (Radovicic *et al.* 1988).

1.3.5.2 Description du matériel fossile

Nous n'avons considéré que le spécimen Krapina 3 sur lequel la région antérieure des cavités orbitaires est conservée. Les os zygomatiques sont présents ainsi que, à gauche, une partie réduite de la région sous orbitaire. Les processus temporaux des os zygomatiques manquent, de même que le bord inférieur à droite.

1.3.6. Les fossiles de Guattari (Italie)

1.3.6.1 Historique des découvertes

En 1939, un crâne (Guattari 1) et une mandibule ont été trouvés dans une petite grotte située au bord de la mer, entre Rome et Naples. Les niveaux archéologiques sous jacents ont livré, dans les années 1950, une deuxième mandibule, des restes de faune et une industrie moustérienne. Un âge moyen autour de 50 000 ans est avancé sur la base de datation ESR et séries de l'Uranium (Grün et Stringer 1991).

1.3.6.2 Description du matériel fossile

Le crâne de Guattari 1 est presque complet. La face est mieux conservée à gauche bien que recouverte dans sa partie sous orbitaire par un voile de calcite. L'os zygomatique est, de ce côté, complet. L'arcade alvéolaire est érodée et la partie postérieure de la voûte palatine détruite.

1.3.7. Les fossiles immatures

Les fossiles immatures n'ont été utilisés dans cette étude que ponctuellement (TAB. 6). C'est pourquoi, ils ne feront pas l'objet d'une étude détaillée visant à les caractériser.

TAB. 6 — Liste des Fossiles immatures (Dpt HNS : Département Hommes, Natures et Sociétés ; MNHN : Muséum national d'Histoire naturelle ; MAN : Musée des Antiquités Nationales, NHM : Natural History Museum)

N° d'inventaire	Site de découverte	Spécimen	Lieu de conservation
France			
La Quina H18	Station amont de la Quina	Original	MAN, Saint Germain en Laye
Pech de l'Azé 1	Grotte du Pech de l'Azé	Original	Dpt HNS, MNHN, Paris
Espagne			
Gibraltar 2	Devil's Tower	Original	HNM, Londres
Ouzbékistan			
Teshik-Tash	Grotte de Teshik-Tash	Moulage	Dpt HNS, MNHN, Paris
Afrique			
WT 15000	Nariokotome, Kenya	Moulage	UMR 6569, Marseille
Total			5

Selon les données synthétisées dans Tillier 1986, Maureille 1999 et Millet 2003, les âges individuels des enfants néandertaliens sont compris dans les classes suivantes :

- Pech de l'Azé : 2-4 ans
- Gibraltar 2 : 3,5-6 ans
- La Quina H18 : 6-8 ans
- Teshik Tash : 8-10 ans

L'âge du spécimen de Nariokotome, en Afrique, daté de 1,6 Ma, a été estimé à 11-12 ans sur des critères de maturation dentaire et osseuse (Walker et Leakey 1993).

2. Le matériel de comparaison

2.1. Les grands singes (Gorilles, Chimpanzés)

Nous avons pris soin de choisir les collections les mieux documentées au niveau de la provenance géographique, du contexte de vie et des données biologiques des individus. Les grands singes considérés sont en majorité ceux du Musée Royal d'Afrique centrale de Tervuren, complétés par quelques spécimens du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris (TAB. 7). Ils ont vécu, en Afrique centrale, à l'état sauvage. Bien qu'il s'agisse de plusieurs espèces et sous-espèces, nous les avons délibérément, étant donné l'objectif de notre étude, considérés selon leur genre (Annexe 5). Nous avons étudié préférentiellement les individus possédant leur M³. Cependant sur ces derniers, les sutures sont souvent complètement synostosées au niveau de la face. Or beaucoup de nos points repères se situent à la jonction de plusieurs sutures. C'est pourquoi, des spécimens, chez qui seule la M² est sortie, ont également été inclus dans l'analyse.

TAB. 7 — Inventaire des individus du référentiel moderne

Genres	Musée royal d'Afrique centrale	Muséum national d'Histoire naturelle	Total
	Tervuren	Paris	
<i>Gorilla</i>	20	30 (Dpt Systématique et Evolution)	50
<i>Pan</i>	35	15 (Dpt Systématique et Evolution)	50
<i>Homo sapiens</i>	---	50 (Dpt Préhistoire)	50
		20 (Dpt HNS)	20
Total			170

2.2. Les hommes actuels (adultes, immatures)

Les *Homo sapiens sapiens* étudiés sont issus intégralement des collections de l'Institut de Paléontologie Humaine à Paris (TAB. 7). Provenant d'Europe, d'Asie, et d'Afrique, ils ont été choisis sans volonté d'équité entre ces trois continents mais de manière à illustrer une certaine variabilité intra-spécifique (Annexe 6).

Pour répondre à une problématique spécifique concernant la capacité orbitaire et son rapport avec le volume cérébral, nous avons utilisé 20 individus provenant de la collection Cantacuzène conservée au Musée de l'Homme (Département Hommes, Natures et Sociétés du MNHN) (Annexe 7). Sur chacun de ces crânes, en effet, la capacité endocrânienne est

notée. Ces données, contrôlées récemment par Sandrine Prat (comm. pers.), s'avèrent fiables. Par cubage, à l'aide de grains de semoule de diamètre moyen, nous avons mesuré le volume de l'orbite. Nous avons considéré comme limite antérieure, un plan tangent aux bords infra et supra-orbitaires qui selon Rouvière et Delmas (1985) est également tangent à la cornée de l'œil. Les résultats ont été comparés à ceux de trois formules de calcul du volume orbitaire afin de choisir celle, ne montrant pas de différence significative avec la mesure directe, la plus à même de s'y substituer (voir chapitre traitements des données 2D). Ainsi la capacité de l'orbite de 44 grands singes de la collection de Tervuren a été calculée *a posteriori* et son rapport avec le volume endocrânien a pu, grâce aux données de David M. Alba, être appréhendé.

Sachant que les individus atteignent un âge biologique donné à différents âges chronologiques (Scheuer et Black 2000), nous avons voulu réduire le biais induit dans l'analyse par une estimation de l'âge individuel au décès basée sur le degré de maturation dentaire et osseuse (Bruzek *et al.* 2005), en choisissant des collections pour lesquelles ce dernier était connu par des sources historiques et/ou archéologiques. C'est le cas de la série ostéologique de Augier (Musée Delmas-Orfila-Rouvière à Paris) et de celle de Spitalfields (Muséum d'Histoire naturelle à Londres) (TAB. 8). Ces dernières sont également parmi les rares connues en Europe à présenter de très jeunes individus auxquels nous avons limité notre étude (Annexe 8).

La faiblesse de l'échantillon et le déséquilibre observés parmi les classes d'âges reflètent l'état des collections (FIG. 6). Ces dernières montrent une conservation différentielle des ossements, résultant de l'histoire de leur constitution. La collection de Spitalfields réunit des individus nés pour la majorité dans la seconde moitié du 18^{ème} siècle, inhumés sur deux niveaux de crypte (Molleson et Cox 1993). Le filtre d'une part culturel (conditions de vie sanitaires et sociales et recrutement funéraire non aléatoire) et d'autre part taphonomique (processus altérants *post*-dépositionnels dont l'incidence est variable) ont conditionné cette série ostéologique. A l'inverse, la collection Augier est relativement exhaustive dans sa représentation osseuse (exclusivement crânienne) étant donné qu'elle a été constituée par l'anatomiste du même nom, qui a lui-même réuni et préparé les cadavres de jeunes enfants pour lesquels il a relevé l'âge au décès lorsqu'il était connu (Saban et Hugues 1999, Saban *et al.* 2001). Son but était d'appréhender les phénomènes de croissance en vue de sa contribution à la rédaction du premier tome du traité d'anatomie humaine de Poirier et Charpy (Augier 1931) concernant le squelette céphalique. Notons que le retard de croissance mis en évidence par plusieurs auteurs sur les enfants de Spitalfields (Molleson et Cox 1993, Coqueugniot 1998) n'a pas eu d'influence dans notre étude car les traitements

par classe d'âge n'ont pas été préférés. En effet, notre but est d'appréhender, d'une manière générale, la conformation de la face humaine dans les premières phases de la croissance.

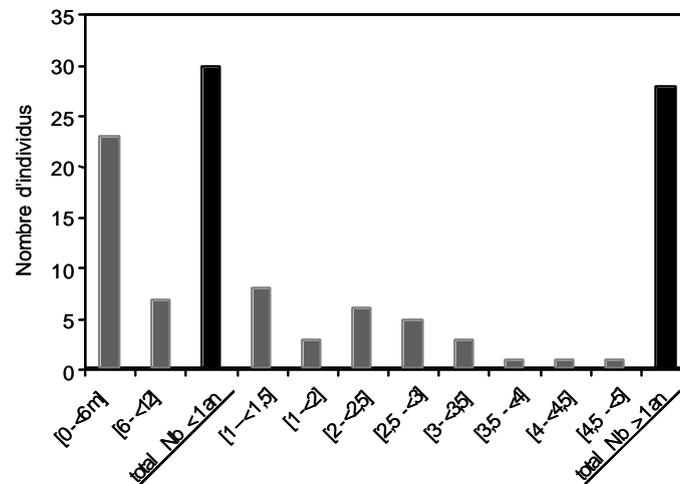


FIG. 6— Répartition par classes d'âge des individus immatures du référentiel actuel (Collections Spitalfields et Augier)

TAB. 8 — Inventaire par classes d'âge des individus immatures du référentiel actuel issus des collections Spitalfields et Augier

Classe d'âges	Collection Spitalfields	Collection Augier	Total
0 (= 1an)	15	15	30
1 (= 2 ans)	4	7	11
2 (= 3 ans)	7	4	11
3 et + (= 5 ans)	6	0	6
Total	32	26	58

Ce référentiel d'individus immatures a également servi pour répondre à des interrogations ponctuelles concernant notamment le fossile ATD6 69 (Atapuerca Gran Dolina) attribué à un enfant. Cependant il y a un décalage évident entre l'âge du spécimen, estimé à 9,5-11 ans, et l'échantillon de comparaison (couvrant les stades 0-5 ans). Considérer des individus plus âgés était plus cohérent. De plus, selon Ramirez-Rozzi et Bermudez de Castro (2004) les individus fossiles de Gran Dolina présentent, relativement à l'homme actuel, un développement dentaire plus rapide. C'est pourquoi, nous avons sélectionné une vingtaine d'individus supplémentaires. L'âge de ces sujets, provenant des collections de l'Institut de Paléontologie Humaine et du Muséum national d'Histoire naturelle, a été estimé entre 7 et 18 ans à partir des tables d'Ubelaker (1989) basées sur la maturation dentaire. Pour la majorité d'entre eux, il est également connu par des sources historiques. Selon ces dernières, les âges documentés par l'échantillon constitué sont compris entre 7 et 14 ans (Annexe 8).

3. Les méthodes

3.1. Protocole d'acquisition des données

L'acquisition des données s'est faite à l'aide du *MicroScribe 3dx* dont la précision, garantie par les constructeurs, est de 0,23 mm. Nous avons mesuré avec un pied à coulisse traditionnel la longueur de l'os zygomatique gauche sur un échantillon de 10 hommes adultes, 10 immatures, 10 chimpanzés et 10 gorilles. A partir des données numérisées sur les mêmes spécimens, nous avons calculé la valeur de cette variable. Le test de Student pratiqué sur ces deux distributions n'a pas montré de différence statistiquement significative (Annexe 9).

Le *MicroScribe 3dx* constitue un outil d'acquisition rapide et précis qui, de plus, nous libère de l'usage d'un plan de référence préalablement défini contraignant les spécimens dans une orientation précise lors de cette étape. Ce qui rend possible l'analyse d'un plus grand nombre de points repères et permet un traitement plus objectif des données. Rappelons en effet que « la géométrie nous enseigne formellement que toute ligne, surface ou volume dont on veut étudier la forme et analyser les variations doit être indépendant des axes et des plans dits de référence » (Delattre et Fenart 1960, p. 28). Cependant, afin que les points repères choisis soient comparables et reproductibles, parmi notre échantillon comprenant des spécimens de genre et d'âge individuel variés, nous avons préalablement déterminé certains d'entre eux, en orientant le crâne dans un plan particulier, défini par trois points de type 1 (homologie biologique) selon Bookstein (1991) ou dans le plan de Francfort.

Près d'une cinquantaine de points repères a été défini sur le massif facial comprenant les os frontal, maxillaire, zygomatique, ethmoïde, lacrymal, palatin et sphénoïde. La majorité permet d'enregistrer les limites exactes de ces os, leur développement et leur contribution respective à la formation des cavités sensorielles (TAB. 9 et TAB. 10). D'autres correspondent à des structures qui témoignent directement du fonctionnement de l'œil (orifices de vascularisation, insertions musculaires).

Partie 1 : Matériel et Méthodes

TAB. 9 – Liste et définitions des points repères numérisés sur le crâne

Abréviation	Auteurs	Type	Définition
Na	1	I	Point médian de la suture naso-frontale
Mnf	1	P	Point d'intersection des sutures naso-maxillaire, naso-frontale et fronto-maxillaire
Tr	0	In	Point le plus profond de la fossette trochléaire
Fmo ant	6	P	Point le plus antérieur de la suture fronto-zygomatique
Plo	0	P	Point le plus profond du plafond orbitaire ²
Orpost	0	P	Point sur l'os frontal le plus postéro-médial du plafond orbitaire
Fel	0	P	Point de rencontre le plus supérieur des os frontal, ethmoïde et lacrymal ³
Fem	0	P	Point de rencontre des os frontal, ethmoïde et maxillaire ⁴
FIm	0	P	Point de rencontre des os frontal, lacrymal et maxillaire ³
Maxethm	0	P	Point de rencontre de la suture ethmoïdo-maxillaire avec la fissure orbitaire inférieure
1/3 F	0	I	Point médian situé au premier tiers de l'arc Nasion-Bregma
2/3 F	0	I	Point médian situé au deux tiers de l'arc Nasion-Bregma
Br	1	I	Point de rencontre des sutures coronale et sagittale
Max bol	0	P	Point de courbure maximale sur le bord orbitaire entre fmo et zo ⁵
Zo	2	P	Point le plus supéro-médial de la suture zygomatoco-maxillaire ⁴
Zm	6	P	Point le plus inférieur et antérieur de la suture zygomatoco-maxillaire ⁴
Zt	3	P	Point le plus inféro-latéral de la suture zygomatoco-temporale ⁴
Zts		P	Point le plus supérieur de la suture zygomatoco-temporale ⁴
Jui	0	P	Point de courbure maximale de l'incisure zygomatoco-temporale ⁴
Tub marg	0	In	Point le plus saillant du tubercule marginal ⁴
Z proem		P	Point le plus saillant du corps de l'os zygomatoco ⁶
Z centre		P	Point de croisement virtuel sur l'os zygomatoco des droites fmo-zm et zo-zti
nasolaterale	5	P	Point le plus latéral du bord latéral de l'ouverture nasale ⁴
acanthion	5	I	Point d'intersection du plan médian et de l'extrémité antérieure de l'épine nasale antérieure
Pr	5	I	Point médian le plus antérieur entre les incisives centrales
forampal	0	P	Point médian sur le bord antérieur du foramen grand palatin
Stau	5	I	Point d'intersection des sutures palatine transverse et intermaxillaire
zygomaxmed	4	P	Projection du point situé au milieu de la corde zo-zm sur la suture zygomatoco-maxillaire
Incis max	0	P	Point de courbure maximale de l'incisure maxillaire entre le Zm et le Sszygo inf
Sszygo inf	4	P	Point d'enracinement de la crête sous zygomatoco sur le bord antéro-latéral du processus alvéolaire
Ba post	0	P	Point le plus postérieur du bord alvéolaire ⁴
Fi inf	0	I	Point le plus postérieur du foramen incisif

I : impair, **P** : pair, **In** : inconstant ; **0** : point défini dans le cadre de cette recherche, **1** : Martin et Saller (1957), **2** : Woo (1937), **3** : Ducros et Ducros (1967), **4** : Maureille (1994), **5** : Martin (1914), **6** : Howells (1973)

² Une bille de plomb est déposée sur le plafond orbitaire une fois le crâne (plafond orbitaire regardant vers le haut) orienté dans le plan défini par les points suivants : Na-Fmo droit-Fmo gauche. Son emplacement exact est alors matérialisé au crayon à papier.

³ Pour les types de suture 1 et 2

⁴ Pour les types de suture 3

⁵ Point déterminé une fois le crâne orienté dans le plan de Francfort

⁶ Point déterminé une fois l'os orienté dans le plan défini par les points suivants : fmo-zm-zt

TAB. 10 – Liste et définitions des points repères numérisés sur le crâne (suite)

Abréviation	Auteurs	Type	Définition
C vd	0	P	Sur le bord alvéolaire, point de rencontre des bords distal et vestibulaire de la canine
Canal IO	0	P	Point le plus postérieur du canal infra-orbitaire sur le plancher orbitaire
Sillon IO	0	P	Point le plus postérieur du sillon infra-orbitaire sur le plancher orbitaire
Lacr	0	P	Point de rencontre sur le bord infra-orbitaire de ce dernier avec le bord externe du canal lacrymal
FIO	0	P	Point le plus inférieur du foramen infra-orbitaire
FtC	0	P	Point le plus profond de la face antérieure du maxillaire ⁷
k	1	P	Point le plus supérieur de la suture sphénoïdo-temporale ⁴
Sph-O	0	P	Point de rencontre de la suture sphénoïdo-frontale avec la fissure orbitaire supérieure
Sph-Z-F	0	P	Point de rencontre interne des os frontal, zygomatique et sphénoïde
Sph-Z	0	P	Point de rencontre de la suture sphénoïdo-zygomatique avec la fissure orbitaire inférieure
Fisorinf	0	P	Point le plus antérieur de la fissure orbitaire inférieure
Fisupinf	0	P	Point le plus inférieur de la fissure orbitaire supérieure
CO ant	0	P	Point au centre de l'orifice antérieur du canal optique
CO post	0	P	Point au centre de l'orifice postérieur du canal optique

I : impair, **P** : pair, **In** : inconstant ; **0** : point défini dans le cadre de cette recherche, **1** : Martin et Saller (1957), **2** : Woo (1937), **3** : Ducros et Ducros (1967), **4** : Maureille (1994), **5** : Martin (1914), **6** : Howells (1973)

Nous sommes conscients du fait que le dacryon, point repère situé à l'intersection des sutures lacrymo-maxillaire, fronto-maxillaire et fronto-lacrymale, est le plus approprié pour appréhender le développement de l'orbite et de l'espace inter-orbitaire. Mais, comme il est rarement conservé ou difficilement repérable sur les fossiles, nous lui avons substitué le point maxillo-naso-frontal. A partir de ce dernier, la largeur orbitaire a été calculée. Il faut donc avoir à l'esprit que cette variable est majorée puisqu'elle inclut également la largeur du processus frontal de l'os maxillaire. De même, à défaut de la largeur inter-orbitaire, seule la largeur minimale des os nasaux a pu être calculée.

TAB. 11 – Distribution des types de tracé suturaux chez *Homo*, *Pan* et *Gorilla*

	<i>Homo</i>	<i>Pan</i>	<i>Gorilla</i>
Type 1	2	24	25
Type 2	84	69	20
Type 3	0	5	34
Nombre d'observations	86	98	79

⁷ point déterminé une fois l'os orienté dans le plan défini par les points suivants : na-pr-zm

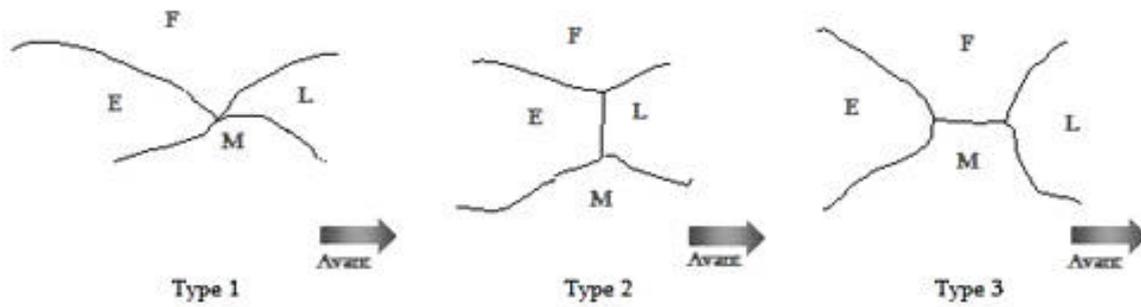


FIG. 7 – Types de tracé sutural entre les os frontal, lacrymal, ethmoïde et maxillaire formant la paroi médiale de l'orbite (d'après A. Vialet)

La paroi médiale de l'orbite des grands singes peut présenter un tracé sutural différent de celui de l'homme actuel (

FIG. 7). En effet, presque systématiquement chez l'homme et assez fréquemment chez les grands singes (TAB. 11), le contact entre l'os lacrymal et l'os ethmoïde s'étend en hauteur formant une suture lacrymo-ethmoïdale (type 2). Chez les seconds, ce contact peut également être très limité (type 1) ou, au contraire, ne pas avoir lieu, par intrusion des os frontal et maxillaire (type 3). Bien que nous ne l'ayons pas recensé au sein de notre échantillon, un osselet surnuméraire peut également se placer entre ces 4 os (Braga 1995).

3.2. Traitements des données 2D

3.2.1. Traitement préalable

Une trentaine de mesures a été calculée à partir des coordonnées tridimensionnelles de la série de points repères de chaque individu. Les formules ont été élaborées par Ludovic Debono (Annexe 10). Certaines de ces variables sont classiques, publiées dans Martin (1914) et Howells (1973). D'autres ont été mises au point pour répondre spécialement à notre problématique. Il en est ainsi de la majorité des mesures relatives à l'os zygomatique et de toutes celles concernant la cavité orbitaire. Les rapports angulaires entre les trois processus osseux du zygomatique ont pu être quantifiés de même que le degré de projection du corps de cet os et de concavité du bord orbitaire latéral. La contribution respective de chacun des os formant l'orbite a été estimée ainsi que l'étendue des structures liées à sa vascularisation. Il a été nécessaire dans un premier temps de connaître, pour

chaque genre, la conformation moyenne de la partie orbitaire de chaque os afin de la synthétiser sous une forme simple pour laquelle la formule de calcul de la superficie est connue.

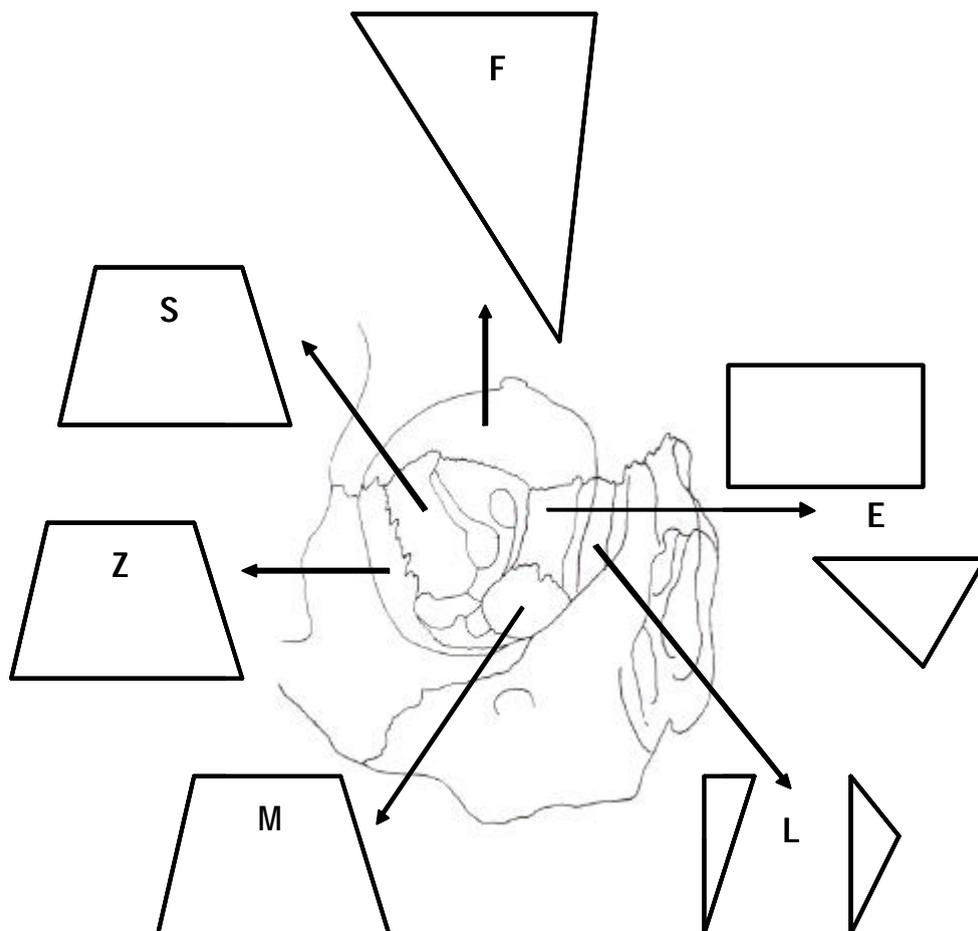


FIG. 8 – Représentations des formes schématiques de chacun des os formant l'orbite. (F : frontal, E : ethmoïde, L : lacrymal, M : maxillaire, Z : zygomatique, S : sphénoïde)

Nous avons utilisé les analyses Procuste (voir traitement des données 3D) pour analyser la variation intra et inter-génériques des conformations de chacun des os (Annexe 11). Seul l'os palatin, difficile d'accès car placé au fond de l'orbite et de contribution minimale à la formation de celle-ci, n'a pas été considéré. Il s'avère que les parties orbitaires des os maxillaire et zygomatique sont trapézoïdales dans les trois genres. De même, la lame orbitaire de l'os sphénoïde s'inscrit dans un trapèze qui tend cependant au rectangle chez

les humains. L'éthmoïde est nettement triangulaire chez les grands singes et rectangulaire chez les hommes tandis que l'os lacrymal se définit comme un triangle rectangle chez ces derniers et un triangle quelconque chez les premiers. Les formules de calcul utilisées pour estimer les superficies osseuses sont donc celles du trapèze, du rectangle et des triangles rectangle et quelconque que nous rappelons dans le tableau suivant (TAB. 12, FIG. 8).

TAB. 12 – Formes schématiques de chacun des os formant l'orbite et formules de calcul de leur superficie

Os	Grands singes		Humains	
	Forme	Formule	Forme	Formule
Frontal	Triangle rectangle	$(L * l) / 2$	Idem	Idem
Maxillaire	Trapèze	$[(B + b) / 2] * h$	Idem	Idem
Sphénoïde	Trapèze	$[(B + b) / 2] * h$	Idem	Idem
Zygomatique	Trapèze	$[(B + b) / 2] * h$	Idem	idem
Ethmoïde	Triangle quelconque	$(L * h) / 2$	Rectangle	$L * l$
Lacrymal	Triangle quelconque	$(L * h) / 2$	Triangle rectangle	$(L * l) / 2$

L : longueur, l : largeur, h : hauteur, B : grande base du trapèze, b : petite base du trapèze

3.2.2. Les variables métriques

L'ensemble des variables considérées est énuméré ci-après, regroupées par grandes unités osseuses. Il s'agit des principales dimensions de la face (TAB. 13 et FIG. 9), de l'étage orbitaire et nasal, de la cavité orbitaire (TAB. 15) et nasale et de l'os zygomatique (TAB. 14 et FIG. 10).

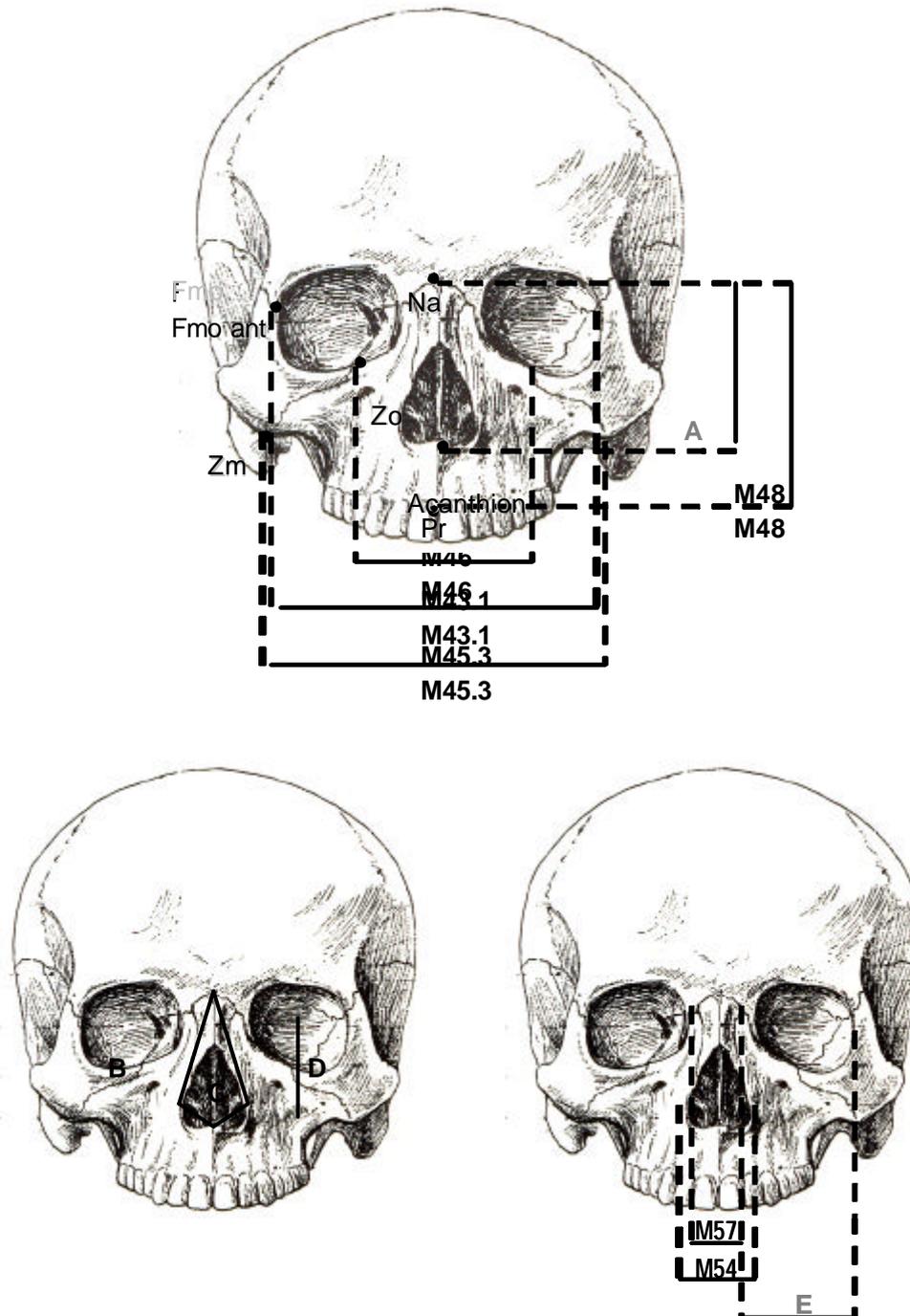


FIG. 9 – Définitions des mesures de la face (A : hauteur de la face moyenne, B : surface du trapèze facial, C : surface de l'ouverture nasale, D : hauteur du trapèze facial, E : largeur orbitaire)

Partie 1 : Matériel et Méthodes

TAB. 13 – Liste et définitions des mesures de la face et des cavités orbitaires et nasale

N°	Variable	Définition
Principales dimensions faciales		
M43.1	Largeur faciale orbitaire interne	Distance Fmo ant droit -Fmo ant gauche
M45.3	Largeur bi-zygomatique minimale	Distance Zo droit -Zo gauche
	Indice bi-zygo-orbitaire	(Rapport M45.3 / M43.1) * 100
M46	Largeur faciale moyenne	Distance Zm droit -Zm gauche
	Indice bi-zygo-maxillaire	(Rapport M46 / M43.1) * 100
M48	Hauteur faciale supérieure	Distance Na-Pr
	Hauteur de la face moyenne	Distance Na-acanthion
	Hauteur du trapèze facial	Distance point au milieu M46 à sa projection sur M43.1
	Surface du trapèze facial	[(M43.1 + M46)/2] * hauteur du trapèze facial
Ouverture nasale		
M57	Largeur minimale des os nasaux	Distance Mnf droit -Mnf gauche
	Indice largeur des os nasaux	(Rapport M57 / M43.1) * 100
M54	Largeur du nez	Distance nasolaterale droit -nasolaterale gauche
	Surface ouverture nasale	(M54*hauteur de la face moyenne) / 2
	Surface relative de l'ouverture nasale	(Rapport surface ouverture nasale / surface du trapèze facial) * 100
Ouverture orbitaire		
	Largeur orbitaire	Distance Mnf-Fmo ant
	Indice largeur orbitaire	(Rapport largeur orbitaire / M43.1) * 100
	Profondeur orbitaire	Distance Mnf-Orpost
	Indice orbitaire	(Rapport largeur orbitaire / profondeur orbitaire) * 100
	Largeur inter-orbitaire postérieure	Distance Orpost droit -Orpost gauche
	Indice largeur inter-orbitaire postérieure	(Rapport largeur inter-orbitaire postérieure / profondeur orbitaire) * 100
Vascularisation		
	Longueur de la fissure orbitaire inférieure	Distance Fisorinf-Fisupinf
	Indice fissure orbitaire inférieure	(Rapport longueur FOI / profondeur orbitaire) * 100
	Longueur de la fissure orbitaire supérieure	Distance Fisorsup-Sph-O
	Indice fissure orbitaire supérieure	(Rapport longueur FOS / longueur FOI) * 100
	Largeur bi- optique	Distance CO ant droit -CO ant gauche
	Indice bi-canal optique	(Rapport largeur bi-optique / M43.1) * 100
	Longueur du canal IO	Distance FIO-canal IO
	Indice / L totale IO	(Rapport longueur du canal IO / longueur totale IO) * 100
	Longueur totale IO	Distance FIO-sillon IO
	Indice / profondeur orbitaire	(Rapport longueur totale IO / profondeur orbitaire) * 100

FOS : fissure orbitaire supérieure, FIO : fissure infra-orbitaire, IO : infra-orbitaire, BOL : bord orbitaire latéral

TAB. 14 — Liste des mesures de l'os zygomatique

Os zygomatique	
Hauteur os zygomatique	Distance Fmo ant-Zm
Longueur os zygomatique	Distance Zo-Zt
Indice os zygomatique	(Rapport hauteur os / longueur os) * 100
Indice facial de l'os zygomatique	(Rapport hauteur os zygomatique / hauteur face) * 100
Longueur processus maxillaire	Distance Zo-Z centre
Indice longueur processus maxillaire	(Rapport longueur processus maxillaire / longueur os) * 100
Longueur processus temporal	Distance Z centre-Zt
Indice longueur processus temporal	(Rapport longueur processus temporal / longueur os) * 100
Hauteur du processus frontal	Distance Fmo ant-Z centre
Indice du processus frontal	(Rapport hauteur processus frontal / hauteur os) * 100
Hauteur du bord orbitaire latéral	Distance Fmo ant-Zo
Angle au bord orbitaire latéral	Angle Fmo ant – Maxbol – Zo
Flèche au bord orbitaire latéral	Distance Maxbol à sa projection sur Fmo ant-Zo
Indice du bord orbitaire latéral	(Rapport flèche au bol / hauteur du bol) * 100
Angle antérieur	Angle Fmo ant – Z centre – ½ Zo-Zm
Angle postérieur	Angle Fmo ant – Z centre – Zt
Angle transversal	½ Zo-Zm – Z centre – Zt
Flèche au point Zc	Distance Z centre à sa projection sur Zo-Zt
Indice flèche au point Zc	(Rapport flèche au Z centre / longueur os) * 100

Légende : bol : bord orbitaire latéral, os : sous-entendu os zygomatique

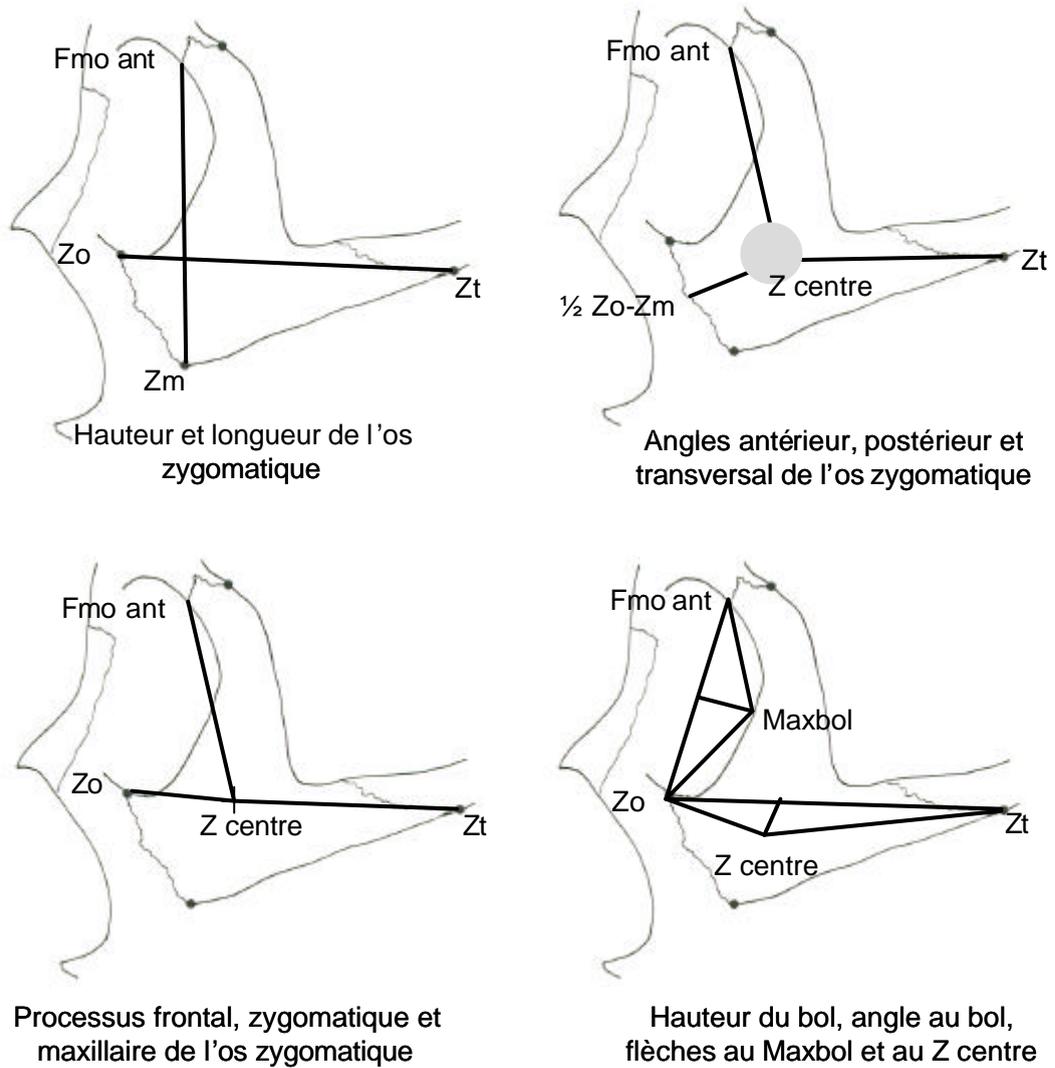


FIG. 10 – Représentation schématique des mesures calculées sur l'os zygomatique (bol : bord orbitaire latéral, maxbol : point de courbure maximale sur le bord orbitaire latéral, Z centre : point de croisement virtuel sur l'os zygomatique des droites Fmo ant-Zm et Zo-Zt)

TAB. 15 – Liste et définitions des calculs des superficies osseuses et d'indices de contribution des os formant la cavité orbitaire

N°	Variable	Définition
Superficies de chaque os		
	Surface orbitaire de l'os frontal	(largeur orbitaire*profondeur orbitaire) / 2
	Surface orbitaire de l'os maxillaire	[distance Zo-Lacr+distance Maxethm-Sph-Z) / 2] * distance ½ Zo-Lacr à sa projection sur Maxethm-Sph-Z
	Surface orbitaire de l'os ethmoïde	Longueur de l'ethmoïde * hauteur de l'ethmoïde (Longueur de l'ethmoïde * distance Maxethm à sa projection sur longueur de l'ethmoïde) / 2
	Surface orbitaire de l'os sphénoïde	Distance Sph-O – Sph-Z-F * distance Sph-Z-F – Sph-Z [(Distance Sph-O – Sph-Z-F + distance Sph-Z-F – Sph-Z) / 2] * distance ½ Sph-O – Sph-Z-F à sa projection sur Sph-Z-F – Sph-Z
	Surface orbitaire du zygomatique	[(hauteur BOL + distance Sph-Z-F – Sph-Z)/2] * distance ½ Sph-Z-F – Sph-Z à sa projection sur hauteur BOL
	Surface orbitaire du lacrymal	(distance Mnf-Lacr * distance Mnf-Flm ou Fel) / 2 (Mnf-Lacr * distance Flm ou Fel à sa projection sur Mnf-Lacr) / 2
	Capacité orbitaire calculée	Moyenne de (1+2)/2 où : [3,14 * ((largeur orbitaire/2)²) * distance CO – ½ largeur orbitaire] / 3 [3,14 * ((Mnf-Maxbol)/2)²) * distance CO – ½ Mnf-Maxbol] / 3
Indices de contribution de chaque os		
	Indice os frontal	(Rapport superficie orbitaire os frontal / superficie orbitaire cumulée) * 100
	Indice os maxillaire	(Rapport superficie orbitaire os maxillaire / superficie orbitaire cumulée) * 100
	Indice os ethmoïde	(Rapport superficie orbitaire os ethmoïde / superficie orbitaire cumulée) * 100
	Indice os sphénoïde	(Rapport superficie orbitaire os sphénoïde / superficie orbitaire cumulée) * 100
	Indice os zygomatique	(Rapport superficie orbitaire os zygomatique / superficie orbitaire cumulée) * 100
	Indice os lacrymal	(Rapport superficie orbitaire os lacrymal / superficie orbitaire cumulée) * 100

Nous avons estimé le volume orbitaire de trois façons (FIG. 11). Afin de choisir la formule la plus appropriée des trois, nous avons comparé les résultats à la mesure directe, deux à deux. Il s'avère que seules les valeurs obtenues en effectuant la moyenne des deux types de calcul B et C sont comparables avec celles issues de la mesure directe par cubage de l'orbite. La formule de type C, contrairement aux deux autres, prend en considération la concavité du bord orbitaire inféro-latéral qui est la plus accusée de toute l'ouverture orbitaire. Le volume du cône orbitaire est dans ce cas surestimé. C'est pourquoi la moyenne de ce dernier avec celui de la formule de type B, plus faible, permet d'approcher la réalité. En effet, le test de Student appliqué à ces deux distributions n'a pas montré de différence statistiquement significative (TAB. 16).

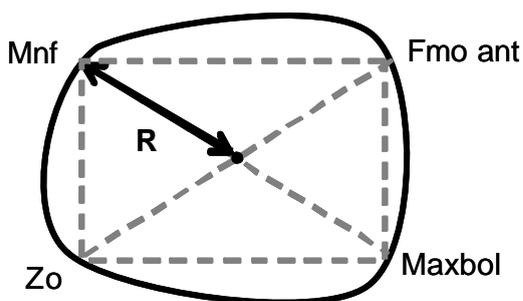
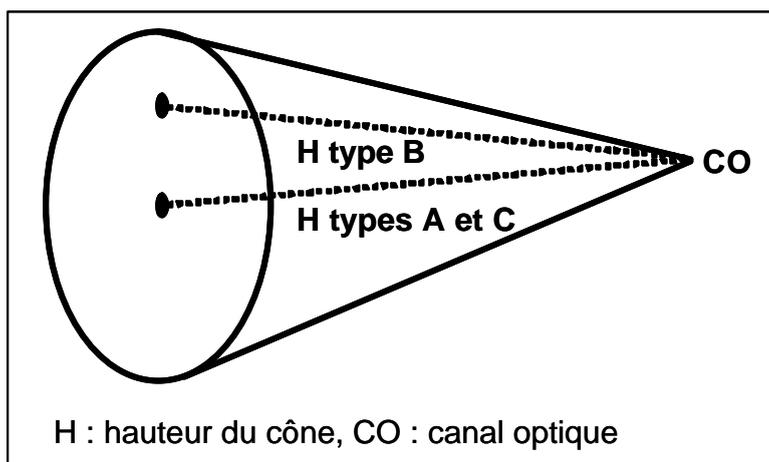
TAB. 16 — Résultats du Test de Student entre les distributions des valeurs du volume orbitaire obtenues par calcul (moyenne types B et C) et par mesure directe (cubage)

Moyenne Type B et C	Moyenne Mesure directe	Valeur t	dl	p	N Actifs calculé	N Actifs mesuré	Ec-Type calculé	Ec-Type mesuré	Ratio-F variance	p variance
26,16	25,75	0,5930	78	0,55	40	40	2,73	3,41	1,5635	0,1673

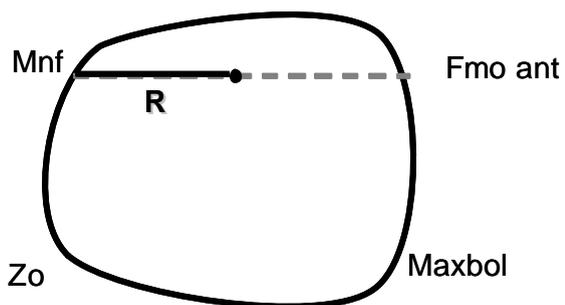
3.2.3. Traitement statistique

Dans un premier temps, nous avons observé la structuration de ce corpus de données bidimensionnelles au moyen d'analyses statistiques univariées. Ainsi, nous avons vérifié la condition primordiale de normalité des distributions.

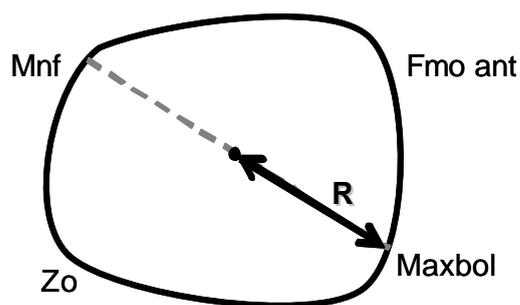
L'analyse de la variance de ces variables a été appréhendée par le test paramétrique de Student et leurs interactions testées par les corrélations de Pearson. Les logiciels *R1.7.0* (2003) et *Statistica 5.1* (1998) ont été utilisés dans ce but.



Calcul volume orbitaire type A



Calcul volume orbitaire type B



Calcul volume orbitaire type C

FIG. 11 – Trois types de calcul du volume orbitaire

3.3. Traitements des données 3D

3.3.1. Superposition Procuste et analyses en composantes principales

Le logiciel *Aps* version 2.3 (Xavier Penin 2000) a été utilisé pour l'intégralité du traitement des données en morphométrie géométrique. Il est en accès libre⁸, en système d'exploitation *Windows* et présente l'avantage d'être facile d'utilisation. Cependant, il ne permet pas de pallier aux points manquants, ce qui implique de constituer de nombreuses matrices en fonction de l'état de conservation du matériel osseux. Le programme est limité à 200 individus et 33 points en 3D. Le traitement comprend deux étapes : la superposition Procuste des spécimens de l'échantillon selon le principe des moindres carrés et le calcul d'analyses en composantes principales sur la base de la matrice de covariance des résidus Procuste.

Les individus, représentés par les coordonnées tridimensionnelles d'une série de points repères homologues, sont dans un premier temps ramenés à la même échelle. Lors de ce processus de normalisation des données, la distance entre chaque point est inchangée, c'est le principe d'isométrie. Le paramètre de la taille individuelle est extrait à ce moment là de l'analyse. Il correspond à la taille centroïde définie par Gower (1975) calculée comme la racine carrée de la somme des carrés des distances de chaque point par rapport au centre de gravité de tous les points.

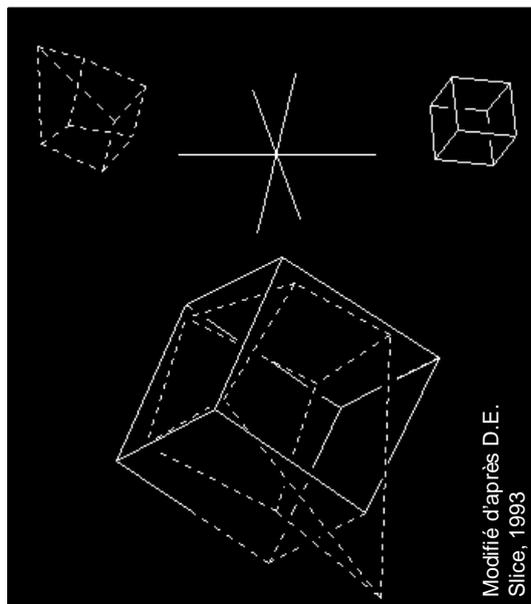


FIG. 12 — Alignement généralisé (generalized least-squares) de deux objets superposés

⁸ www.cpod.com/monoweb/aps

Par un processus de translation et de rotation, la superposition est ajustée afin de réduire au maximum la somme des écarts entre les points (FIG. 12). Ces distances, appelées résidus Procuste, constituent les variables de conformations qui font l'objet d'analyses en composantes principales. D'une manière générale, ces dernières permettent 1/ de synthétiser l'information contenue dans un grand nombre de variables et 2/ de représenter graphiquement les relations entre les variables (Coqueugniot *et al.* 2005).

Dés la première phase du traitement Procuste, la composante de taille individuelle est quantifiée et dissociée, les analyses générées ultérieurement ne portant que sur la conformation des individus de l'échantillon, c'est-à-dire la forme sans la taille. Cet outil s'avère donc particulièrement adapté à notre recherche portant sur les changements de forme au cours de la croissance et de l'évolution humaines étant donné qu'elles mettent en jeu des spécimens de taille très différente. Dans une perspective ontogénétique, ce paramètre peut être réintroduit dans l'analyse, ce qui permet le calcul de l'allométrie, entre la taille comme variable explicative et les résidus Procuste comme variables dépendantes (Penin et Berge 2001).

La possibilité offerte par la morphométrie géométrique de visualiser les changements de conformations le long des axes des analyses en composantes principales s'avère particulièrement utile pour comprendre la dispersion de l'échantillon et décrire les modifications morphométriques en cause (FIG. 13). Rappelons que ces conformations extrêmes sont des reconstitutions théoriques et que les mouvements apparents sont des déplacements relatifs par rapport à l'ensemble des points analysés (Déroit 2002).

Du fait de tous ces atouts, l'utilisation de la morphométrie géométrique s'est généralisée ces dernières années en primatologie et paléo-anthropologie (Bacon 1999, Bruner *et al.* 2003, Friess 1999, Déroit 2000, Maitre Robert 2002, Millet 2003, O'Higgins 2000, Penin *et al.* 2002, Rosas et Bastir 2002). Elle est l'un des aboutissements du travail fondamental et précurseur de D'Arcy Thomson (1917), usant des superpositions pour étudier les mécanismes de la croissance, auquel un cadre statistique a été apporté dans les années 1980-90 (Baylac 1996, Bookstein 1991, 1996, Goodall 1991, Rohlf et Marcus 1993, Marcus *et al.* 1993).

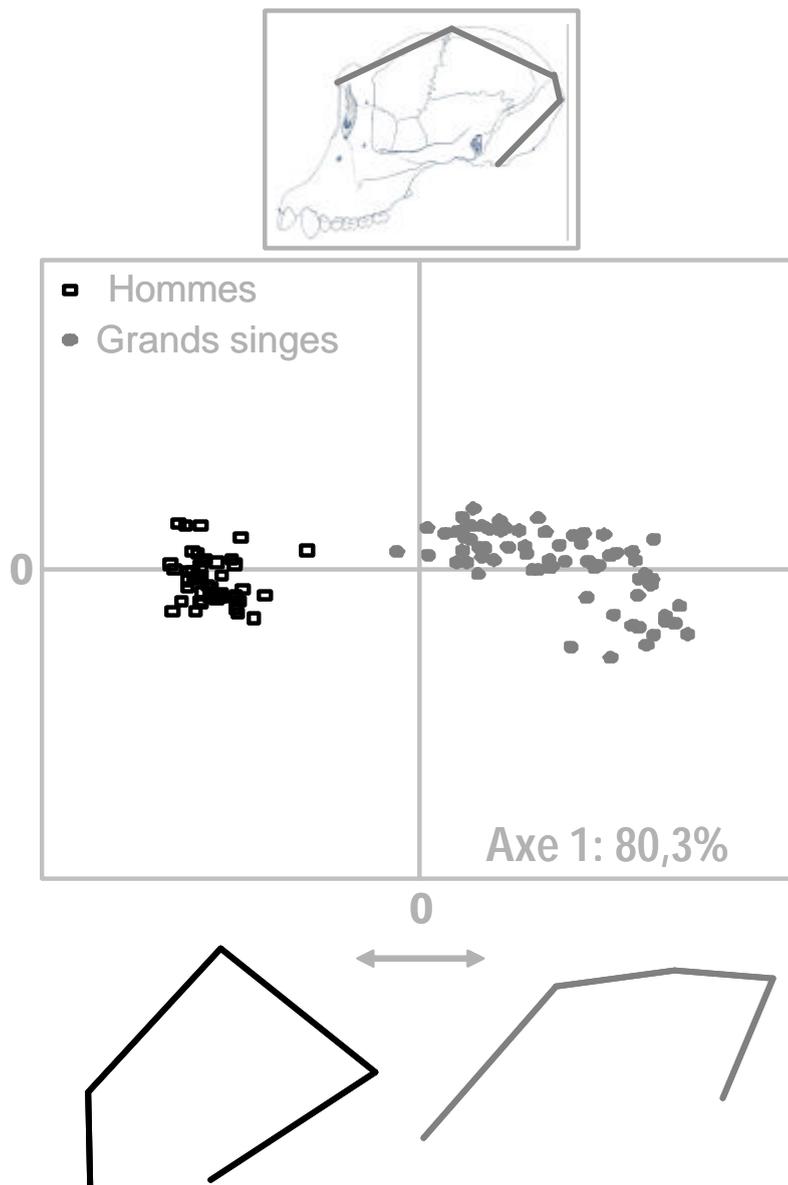


FIG. 13 — Analyse en composantes principales du profil sagittal crânien de l'homme et des grands singes : modification de la conformation crânienne sur l'axe 1

(à gauche : reconstitution théorique de la conformation crânienne chez l'homme et à droite : reconstitution théorique de la conformation crânienne chez les grands singes)

Une remarque concernant le poids des axes de ces analyses s'impose. Il est clair en effet que, dans une analyse classique, le premier axe représente fréquemment le paramètre de taille, différence évidente parmi un échantillon. Dans le cas d'une superposition Procuste, ce facteur n'est plus en jeu. Ce sont donc principalement les différences inter-génériques (FIG. 13) et ontogénétiques qui sont exprimées (FIG. 14).

Or, la plupart des analyses présentées dans ce travail considèrent les individus adultes (fossiles ou sub-actuels) d'un même genre (le genre humain), aussi il semble cohérent que le poids des axes soit, d'une manière générale, faible.

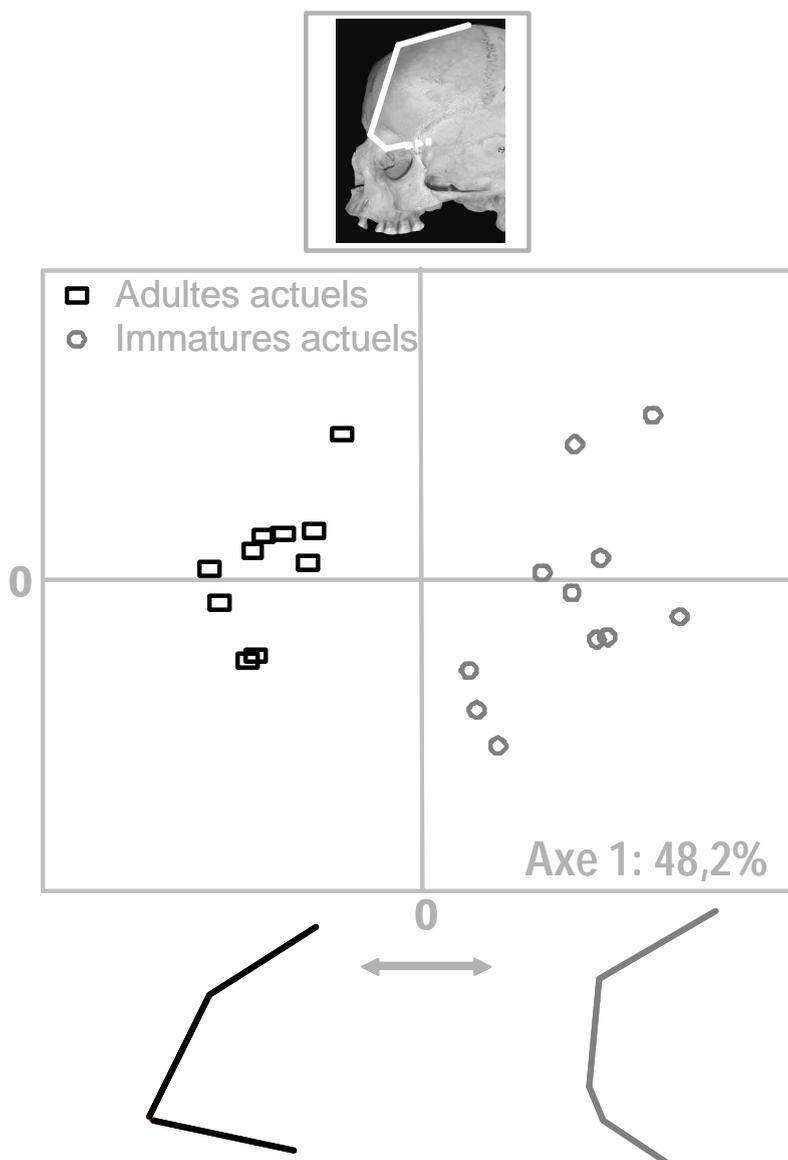


FIG. 14 — Analyse en composantes principales du profil sagittal de l'os frontal chez l'homme et modification de sa conformation sur l'axe 1

(à gauche : reconstitution théorique de la conformation du profil sagittal de l'os frontal chez l'adulte et à droite : chez le sujet immature)

PARTIE 2

RÉSULTATS

CARACTÉRISATION DE LA FACE

DES HOMINIDÉS FOSSILES :

APPROCHE INDIVIDUELLE ET

PERSPECTIVES ÉVOLUTIVES

1. Caractérisation de la face des hominidés fossiles : approche individuelle

Dans un but synthétique, nous avons regroupé les fossiles selon une logique chronologique. Ce découpage est avant tout d'ordre pratique et ne doit pas être confondu avec une approche stratophénéticienne. En effet, loin de primer dans notre raisonnement anthropologique, les données géochronologiques des hominidés fossiles ont été utilisées, dans un second temps, pour contribuer à la réflexion sur leurs relations phylétiques et les modalités des peuplements préhistoriques.

Trois groupes ont été distingués :

- les premiers fossiles eurasiatiques datés autour de la limite d'inversion paléomagnétique de Bruhnes-Matuyama (0,78 Ma environ)
- les hominidés du Pléistocène moyen
- les hominidés du Pléistocène supérieur, c'est-à-dire, dans le cas de notre étude, les Néandertaliens qui se sont développés à partir du stade isotopique 5.

Nous avons considéré les spécimens chinois les plus anciens (Yunxian et Nankin) avec les premiers fossiles eurasiatiques. Cependant leur datation, controversée dans l'état des investigations actuelles (voir chapitre « Matériel d'étude »), permettrait tout autant de les traiter parmi le second groupe des hominidés du Pléistocène moyen. Rappelons également qu'une datation de 1,15 Ma a été proposée pour les spécimens de Yunxian par rapprochement bio-stratigraphique avec le site de Lantian-Gongwangling (Zhu *et al.* 2003).

Chaque fossile a fait l'objet d'une analyse individuelle. Elle consiste en une comparaison morphométrique avec un référentiel d'hommes actuels considérant les variables métriques, d'une part, et les analyses en composantes principales générées à partir des matrices de covariance des résidus de la superposition Procruste⁹, d'autre part.

Dans un second temps, une comparaison de l'ensemble du registre fossile a permis d'observer l'étendue de sa variation et de discuter des parentés entre les hominidés.

A l'issue de cette double analyse, individuelle et globale, des suggestions concernant leurs regroupements taxinomiques et leurs liens phylétiques sont proposées.

⁹ La série de points repères considérée est conditionnée par l'état de conservation des fossiles. C'est pourquoi, pour chacun des spécimens et pour chacune des analyses, la liste des points repères a été précisée en annexe (voir Annexe 13 et Annexe 14). En effet, c'est à partir des coordonnées tridimensionnelles de ces points repères que la superposition Procruste a été générée, la matrice de covariance des résidus procrustes extraite et les composantes principales calculées.

1.1. Les premiers fossiles eurasiatiques

1.1.1. Yunxian II r (ou reconstitué)

1.1.1.1 Variables métriques

TAB. 17 — Valeurs des variables métriques pour Yunxian II r (en millimètres), les moyennes pour la variabilité actuelle sont exprimées avec plus ou moins un écart-type

Variables	Variabilité actuelle	Yunxian II r d	Yunxian II r g
Hauteur os zygomatique	43,7 ± 3	58,5	55,4
Longueur os zygomatique	53,4 ±3,7	57,8	60
Indice os zygomatique	82 ±6,4	101,2	92,4
Hauteur faciale supérieure	67,3 ±5	86	
Indice facial os zygomatique	65,8 ±12,5	68	64,4
Longueur processus maxillaire	26 ±3,2	29,3	30
Indice longueur processus maxillaire	48,5 ±4,2	50,7	50
Longueur processus temporal	33 ±3	38	40
Indice longueur processus temporal	61,8 ±4,4	65,8	66,7
Hauteur du processus frontal	29,8 ±2,9	37,3	36,3
Indice du processus frontal	68,1 ±5	63,7	65,6
Hauteur bord orbitaire latéral	31,5 ±1,9	36,6	34,7
Angle au bord orbitaire latéral	109,7 ±6,9	116,3	121,8
Flèche au bord orbitaire latéral	7,6 ±1,7	6,6	5,6
Indice du bord orbitaire latéral	24 ±5	18	16
Largeur orbitaire	43,5 ±2,6	51,4	51,8
Indice largeur orbitaire	45,6 ±1,6	45,5	45,8
Angle antérieur	97,6 ±12,3	119,5	104
Angle postérieur	83,8 ±6,4	92,9	86,9
Angle transversal	130,1 ±5,8	117,6	117,3
Flèche au point Zc	11,2 ±2	14,4	17,5
Indice flèche au point Zc	20,9 ±3,4	25	29,1
Largeur faciale orbitaire interne	95,5 ±5,1	113,1	
Largeur bizygomatique minimale	55 ±5,2	72,2	
Indice bi-zygo-orbitaire	57,5 ±5,3	63,8	
Largeur faciale moyenne	94,7 ±5,4	116,7	
Indice bi-zygo-maxillaire	99,3 ±6	103,1	
Largeur minimale des os nasaux	12,8 ±2,5	15,9	
Indice largeur des os nasaux	13,4 ±2,6	14	
Hauteur de la face moyenne	49,2 ±3,5	55,7	
Hauteur du trapèze facial	30 ±4,9	37,9	
Largeur du nez	24,5 ±2	34,9	
Surface face moyenne et supérieure (mm ²)	2859,4 ±488,8	4357,9	
Surface ouverture nasale (mm ²)	603,3 ±73	973,2	
Indice	21,5 ±3,5	22,3	

D'une manière générale, Yunxian Ilr a une face haute et large (TAB. 17). Toutes les largeurs et hauteurs faciales considérées sont fortes relativement aux moyennes de notre référentiel d'hommes actuels. Cependant, étant donné les valeurs proches des indices, les proportions de la face de Yunxian Ilr et de l'homme actuel sont assez semblables. Il en est de même pour les ouvertures nasale et orbitaire.

Les superficies faciale et nasale de Yunxian Ilr sont fortes. Cependant l'indice mettant en rapport les deux valeurs s'intègre au sein de la variabilité du référentiel. C'est à dire que les proportions de l'ouverture nasale de Yunxian Ilr, relativement aux dimensions de sa face, sont comparables à celles enregistrées chez l'homme actuel.

L'os zygomatique de Yunxian Ilr est, en proportion, presque aussi haut que long. L'indice comparant la hauteur de l'os zygomatique à la hauteur faciale est compris dans la variation actuelle. Les dimensions relatives des trois processus de l'os zygomatique ne sont pas différentes des proportions observées dans la variation actuelle. Il en est de même pour les valeurs des angles antérieur et postérieur de cet os. Par contre, l'angle transversal, formé par les processus maxillaire et temporal et passant par le point central de l'os, est plus fermé chez Yunxian Ilr. De plus, ce point est très projeté relativement à la longueur de l'os zygomatique. La configuration du bord orbitaire latéral est particulière chez ce dernier : il est plus haut, observant un angle plus ouvert que chez l'homme actuel tandis que sa concavité est tout aussi faible.

1.1.1.2 Superposition Procuste et ACP

Dans cette première analyse, la face de Yunxian Ilr a été comparée à celle de 20 hommes actuels. 21 points ont été sélectionnés, délimitant le profil médian de la face, l'os zygomatique, l'*incisura malaris*, la paroi nasale latérale, ainsi que la position du foramen infra-orbitaire et du point (Ftc) le plus profond de l'os maxillaire.

Yunxian Ilr appartient à la variation humaine actuelle selon l'axe 1 de l'analyse en composantes principales qui représente 19,3% de la variance totale de l'échantillon (FIG. 15). L'axe 2 (13,6%) qui isole le fossile des autres individus, permet d'identifier ses particularités. Il s'agit du fort développement de l'os zygomatique relativement à celui du maxillaire, de la position en retrait de l'épine nasale antérieure par rapport au bord nasal latéral et aux autres points médians et de la position antérieure de la canine conférant à l'arcade dentaire une forme légèrement upsilloïde (FIG. 16). Le bord orbitaire inférieur est en position haute du fait de la conformation de l'os zygomatique. Enfin, le bord inférieur du processus zygomatique du maxillaire est bas et peu concave. Une disposition en tous points contraire s'observe chez l'homme actuel. Par rapport à celui-ci, le foramen infra-orbitaire est

légèrement projeté vers l'avant et le bord latéral de l'ouverture nasale latéralement sur Yunxian Ilr, délimitant une dépression dans le plan transversal.

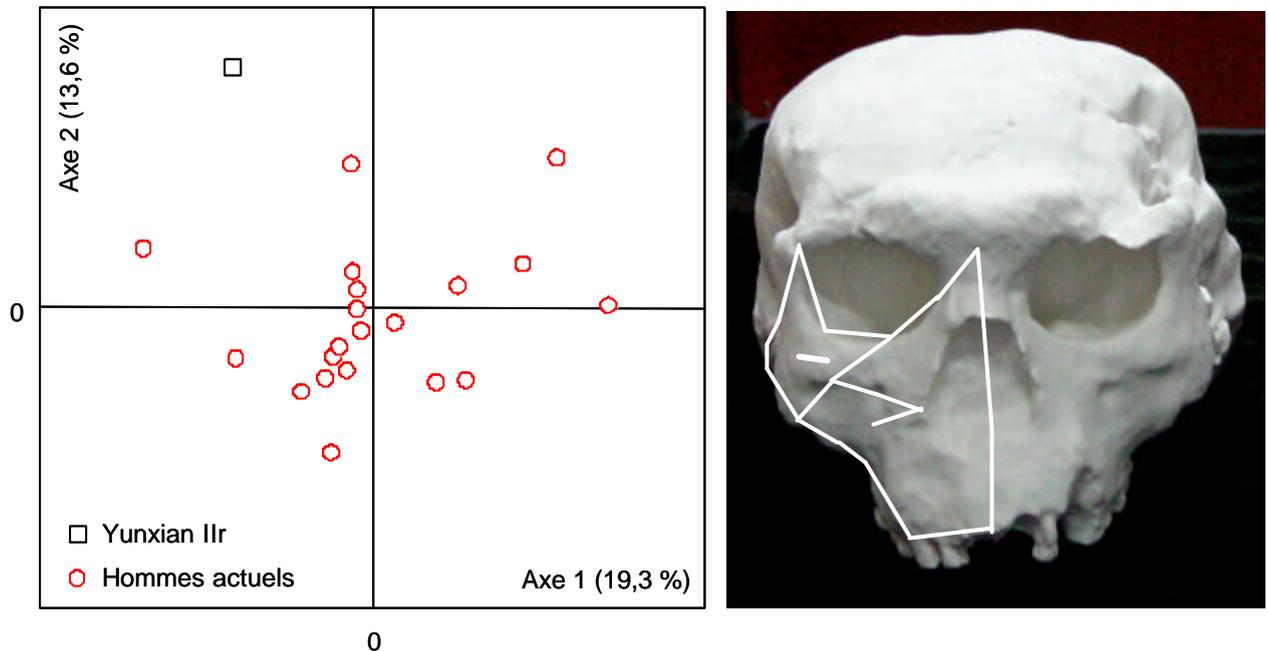


FIG. 15 — Yunxian Ilr : analyse en composantes principales (axes 1 et 2 : 32,9%), photographie¹⁰ de face (tracé blanc : zone numérisée)

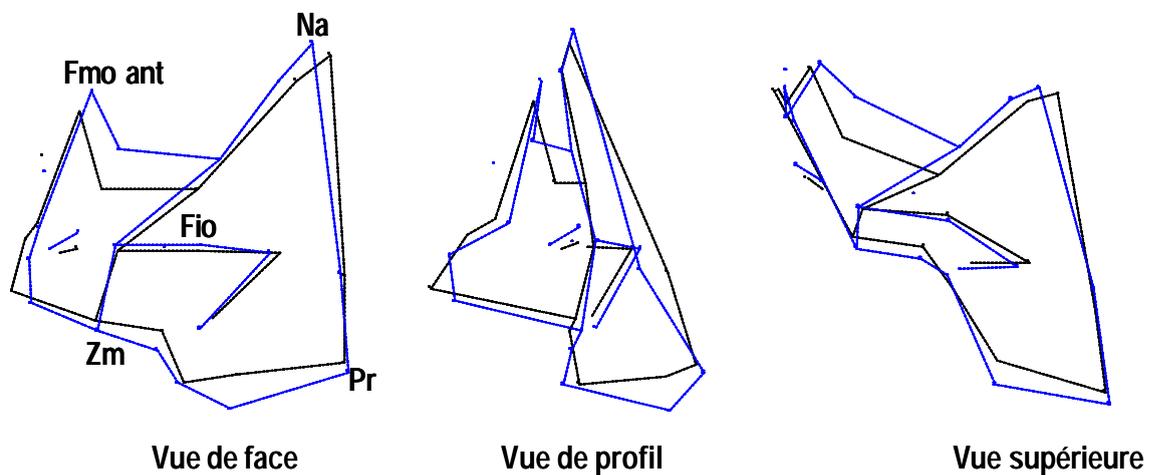


FIG. 16 — Superposition de la conformation de l'individu consensus (en tirets) et de la reconstitution théorique de Yunxian Ilr (en trait plein) : axe 2 (13,6%), la face (21 points), Yunxian Ilr et l'homme actuel (n=20)

¹⁰ Les photographies présentées dans cette partie du manuscrit ont été réalisées par l'auteur sauf mention spéciale.

En résumé, en ce qui concerne le développement de ses cavités nasale et orbitaires ainsi que l'agencement et les proportions de son os zygomatique Yunxian IIr est comparable avec l'homme actuel. L'angle transversal de l'os zygomatique doit être mis à part, étant nettement plus ouvert chez le fossile. De plus, le profil médian de sa face est caractérisé par la position en retrait de l'épine nasale antérieure. Par rapport à cette dernière, la paroi nasale latérale paraît d'autant plus projetée. En outre, le développement de l'os zygomatique relativement à celui de l'os maxillaire est particulièrement fort, ce qui se manifeste surtout dans sa moitié supérieure. Enfin, la partie sous orbitaire du maxillaire et l'arcade alvéolaire, large dans sa partie antérieure, diffèrent également de la conformation humaine actuelle.

1.1.2. Nankin 1

1.1.2.1 Variables métriques

TAB. 18 — Valeurs des variables métriques pour Nankin 1 (en millimètres), les moyennes pour la variabilité actuelle sont exprimées avec plus ou moins un écart-type

Variables	Variabilité actuelle	Nankin 1 q
Hauteur os zygomatique	43,7 ± 3	48,9
Longueur os zygomatique	53,4 $\pm 3,7$	46,7
Indice os zygomatique	82 $\pm 6,4$	104,8
Longueur processus maxillaire	26 $\pm 3,2$	17,9
Indice longueur processus maxillaire	48,5 $\pm 4,2$	38,2
Longueur processus temporal	33 ± 3	33
Indice longueur processus temporal	61,8 $\pm 4,4$	70,8
Hauteur du processus frontal	29,8 $\pm 2,9$	28,9
Indice du processus frontal	68,1 ± 5	59
Hauteur bord orbitaire latéral	31,5 $\pm 1,9$	30,7
Angle au bord orbitaire latéral	109,7 $\pm 6,9$	134,3
Flèche au bord orbitaire latéral	7,6 $\pm 1,7$	5,3
Indice du bord orbitaire latéral	24 ± 5	17,2
Largeur orbitaire	43,5 $\pm 2,6$	46,4
Angle antérieur	97,6 $\pm 12,3$	145,4
Angle postérieur	83,8 $\pm 6,4$	82,9
Angle transversal	130,1 $\pm 5,8$	130,6
Flèche au point Zc	11,2 ± 2	7,9
Indice flèche au point Zc	20,9 $\pm 3,4$	16,8
Largeur minimale des os nasaux	12,8 $\pm 2,5$	10,3
Surface orbitaire du zygomatique	202,4 $\pm 64,8$	364,9
Longueur du canal IO	16,7 $\pm 4,5$	12
Longueur totale	26,6 $\pm 2,7$	25,9
Indice longueur canal IO / L totale	61,7 $\pm 14,3$	46,1

Les largeurs orbitaires et nasale supérieure de Nankin 1 s'intègrent dans la variation des hommes actuels (TAB. 18). Son os zygomatique est cependant plus haut et plus court, de même que les proportions de ces processus osseux sont différentes. Le processus temporal est long aux dépens du processus maxillaire qui, comme le processus frontal, est plus court. Comparé à l'homme actuel, l'angle antérieur de l'os zygomatique est nettement plus ouvert sur Nankin 1 et le point central de l'os légèrement moins projeté. Par contre, les valeurs des angles transversal et postérieur sont confondues avec celles du référentiel moderne. Enfin, le bord orbitaire latéral est aussi haut mais moins concave et plus ouvert que chez l'homme actuel. La surface orbitaire de l'os zygomatique est également plus développée sur le fossile tandis que le sillon infra-orbitaire est plus court relativement à la longueur totale de la structure infra-orbitaire.

1.1.2.2 Superposition Procuste et ACP

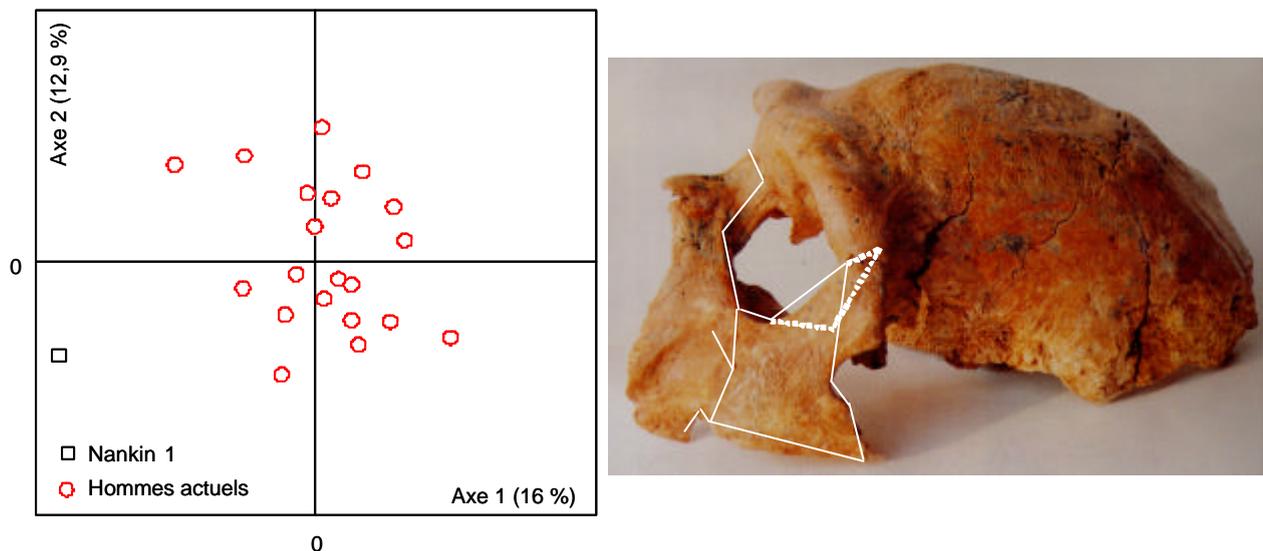


FIG. 17 — Nankin 1 : analyse en composantes principales (axes 1 et 2 28,9%), photographie de profil (tracé blanc : zone numérisée), copyright Wu Rukang *et al.* 2002

Un échantillon considérant 18 points repères de la moitié supérieure et latérale de la face numérisés sur Nankin 1 et 20 hommes actuels a été constitué. L'analyse en composantes principales basées sur les résidus Procuste de la superposition permet d'isoler le fossile de la variation humaine (FIG. 17). L'axe 1 en effet, qui représente 16% de la variance totale, le place à l'écart du reste de l'échantillon. C'est la position respective des os maxillaire et zygomatique qui est particulière chez Nankin 1 (FIG. 18). La moitié supérieure du zygomatique est en retrait tandis que, dans son prolongement, la partie médiale du bord infra-orbitaire est projetée vers l'avant. De plus, la moitié inférieure de l'os zygomatique est également saillante antérieurement de telle sorte qu'elle surplombe l'*incisura malaris*. Cette

dernière est nettement concave mais particulièrement courte. Le point d'enracinement sur le maxillaire se situe, en effet, en position haute, ce qui peut être induit par l'état de conservation de la pièce osseuse, érodée à cet endroit.

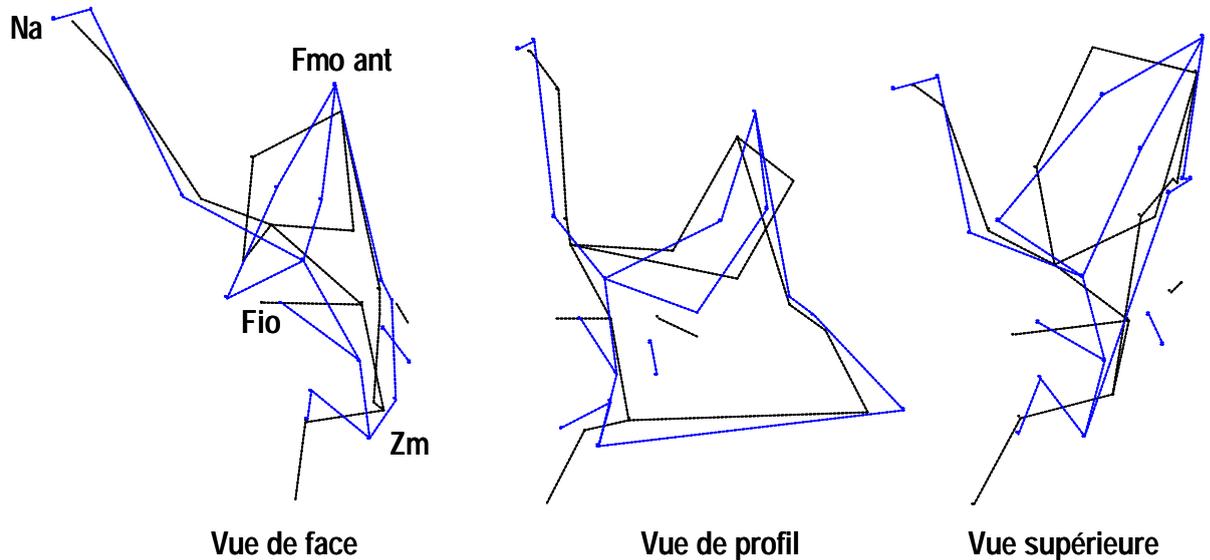


FIG. 18 — Superposition de la conformation de l'individu consensus (en tirets) et de la reconstitution théorique de Nankin 1 (en trait plein) : axe 1 (16%), la face (18 points), Nankin 1 et les hommes actuels (n=20)

Cette disposition zygomatico-maxillaire associée à la position reculée du foramen infra-orbitaire détermine une inflexion transversale du maxillaire à ce niveau. La face orbitaire de l'os zygomatique est fortement oblique inféro-médialement et le point central de l'os, tout autant projeté latéralement, est en position plus basse.

En résumé, la position dans la face de l'os zygomatique de Nankin 1 le distingue de l'homme actuel. Relativement à la conformation de ce dernier, la moitié supérieure de l'os est en retrait tandis que sa moitié inférieure, de même que la partie médiale du bord infra-orbitaire, sont plus projetées vers l'avant. Au niveau du foramen infra-orbitaire, une concavité est notable transversalement bien qu'elle résulte d'une disposition des os maxillaire et zygomatique distincte de celle observée chez l'homme actuel. De même, les caractéristiques métriques de l'os zygomatique de Nankin 1 sont particulières. La face orbitaire et le processus temporal sont très développés. L'angle antérieur et celui du bord orbitaire latéral sont nettement plus ouverts que chez l'homme actuel.

1.1.3. Sangiran 4

1.1.3.1 Superposition Procuste et ACP

Aucune des variables linéaires considérées n'a pu être calculée pour le spécimen de Sangiran 4. Via la méthode des superpositions Procuste, ce fossile, réduit à la partie basse des maxillaires, a pu être comparée à un échantillon d'hommes actuels (n=20).

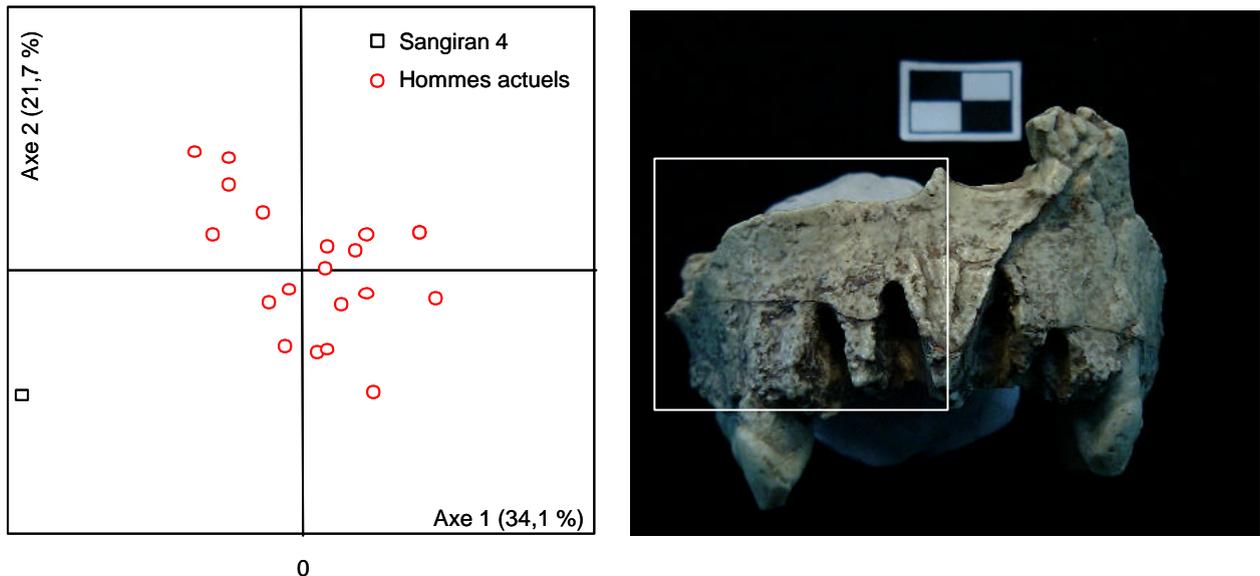


FIG. 19 — Sangiran 4 : analyse en composantes principales (axes 1 et 2 : 55,8%), photographie de face (en encadré : zone numérisée)

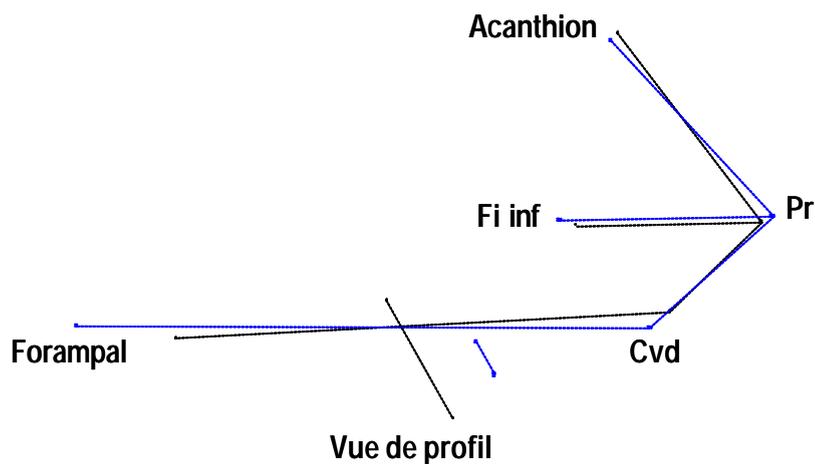


FIG. 20 — Superposition des conformations de l'individu consensus (en tirets) et de la reconstitution théorique de Sangiran 4 (en trait plein) : axe 1 (34,1%), base de maxillaire droit (7 points), Sangiran 4 et les hommes actuels (n=20)

Le premier axe de l'analyse en composantes principales représentant 34,1% de la variance totale distingue le fossile (FIG. 19). L'arcade alvéolaire de Sangiran 4 est fortement développée vers l'arrière (FIG. 20) tandis que la base de son *incisura malaris*, courte et basse, est en position antérieure. Par rapport à la conformation de l'homme actuel, les positions de l'épine nasale antérieure, du prosthion et de la canine sont distinctes. La première est en retrait tandis que le second est projeté vers l'avant. De même la canine se place plus postéro-latéralement sur l'arcade dentaire. La position du foramen incisif est également plus postérieure.

1.1.4. Sangiran 10

1.1.4.1 Variables métriques

La hauteur de l'os zygomatique de Sangiran 10 est proche de la moyenne du référentiel d'hommes actuels alors que sa longueur paraît particulièrement courte (TAB. 19). De ce fait, l'indice mettant en rapport les deux variables est très élevé. L'état de conservation de la pièce peut ici être en cause, étant donné que nous n'avons pas pu déterminer, avec certitude, sur le spécimen si la suture zygomatoco-temporale était conservée. Nous considérerons donc avec prudence ces observations. Les processus maxillaire et temporal sont courts en valeurs absolues mais plus conformes aux valeurs actuelles sous forme d'indices. La hauteur du processus frontal considérée proportionnellement à la hauteur de l'os zygomatique, s'inscrit dans la variation moderne.

La disposition du bord orbitaire latéral et l'agencement angulaire de l'os zygomatique sont particuliers chez Sangiran 10. L'angle antérieur montre une valeur faible qui reste cependant dans la variabilité du référentiel moderne. La forte valeur de l'angle postérieur dépasse légèrement la limite supérieure de cette dernière. À l'inverse de l'angle postérieur qui est plus ouvert, l'angle transversal de l'os zygomatique est beaucoup plus fermé que chez l'homme actuel. La hauteur de la flèche au point central est comparable à la moyenne du référentiel. L'indice la rapportant à la longueur de l'os est élevé. L'aspect artificiellement court de l'os est ici, à nouveau, en cause. Le bord orbitaire latéral est bas, son angle est très ouvert et la flèche au point de courbure maximale très courte.

Enfin la superficie estimée de la partie orbitaire de l'os zygomatique est bien supérieure à la moyenne du référentiel humain.

TAB. 19 — Valeurs des variables métriques pour Sangiran 10 (en millimètres), les moyennes pour la variabilité actuelle sont exprimées avec plus ou moins un écart-type

Variabiles	Variabilité actuelle	Sangiran 10
Hauteur os zygomatique	43,7 ± 3	49,9
Longueur os zygomatique	53,4 ±3,7	35
Indice os zygomatique	82 ±6,4	142,4
Longueur processus maxillaire	26 ±3,2	19,6
Indice longueur processus maxillaire	48,5 ±4,2	55,8
Longueur processus temporal	33 ±3	21,8
Indice longueur processus temporal	61,8 ±4,4	62,1
Hauteur du processus frontal	29,8 ±2,9	34,8
Indice du processus frontal	68,1 ±5	69,8
Hauteur bord orbitaire latéral	31,5 ±1,9	23,5
Angle au bord orbitaire latéral	109,7 ±6,9	145,6
Flèche au bord orbitaire latéral	7,6 ±1,7	3
Indice du bord orbitaire latéral	24 ±5	13
Angle antérieur	97,6 ±12,3	89,7
Angle postérieur	83,8 ±6,4	92,7
Angle transversal	130,1 ±5,8	115,8
Flèche au point Zc	11,2 ±2	10,2
Indice flèche au point Zc	20,9 ±3,4	29,1
Surface orbitaire du zygomatique	202,4 ±64,8	415,2

1.1.4.2 Superposition Procuste et ACP

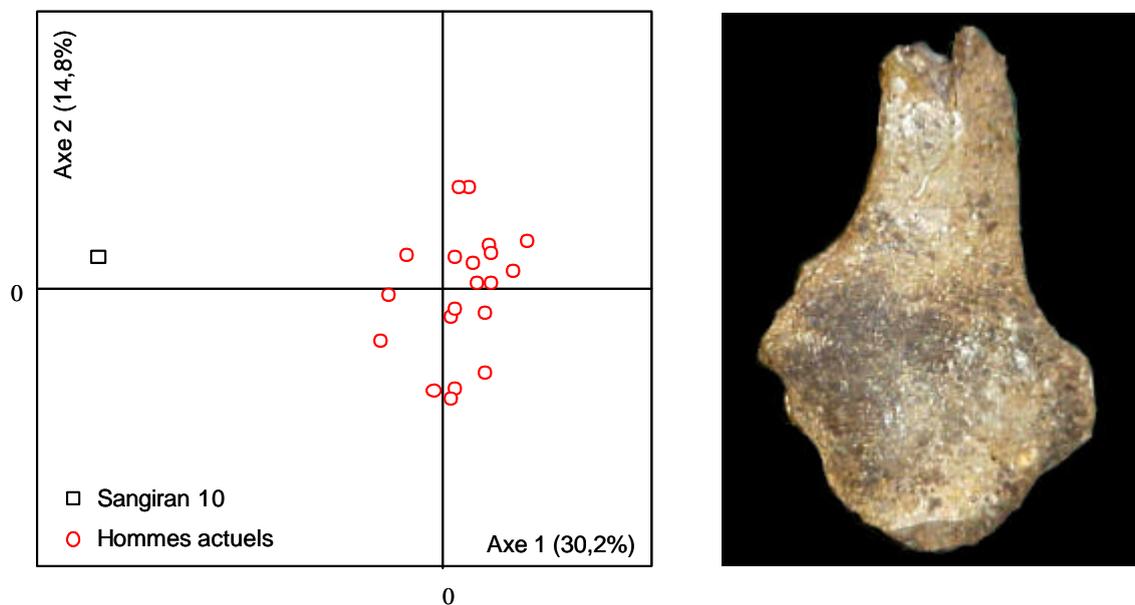


FIG. 21 — Sangiran 10 : analyse en composantes principales (axes 1 et 2 : 45%), photographie de Sangiran 10

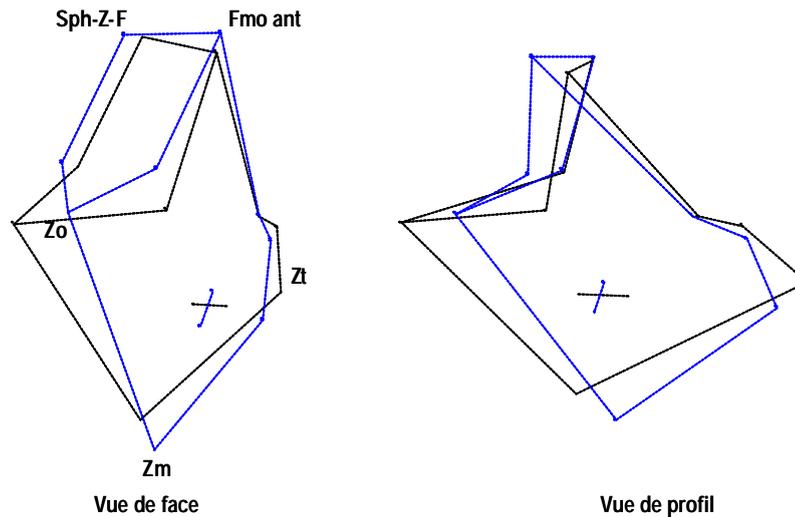


FIG. 22 — Superposition des conformations de l'individu consensus (en tirets) et de la restitution théorique de Sangiran 10 (en trait plein) : axe 1 (30,2%), os zygomatique (11 points), Sangiran 10 et les hommes actuels (n=20)

L'analyse en composantes principales du fossile et de 20 hommes actuels nous permet de synthétiser visuellement leurs différences morphométriques (FIG. 21). En effet, le premier axe comptant pour 30,2% de la variation de l'échantillon distingue Sangiran 10. Il désigne le sens de développement de l'os zygomatique, horizontal chez l'homme actuel tandis qu'il paraît vertical chez le fossile (FIG. 22). De ce fait, la face orbitaire est en position haute chez ce dernier et la conformation du bord orbitaire confirme les particularités métriques mises en évidence précédemment.

1.1.5. Sangiran 17

1.1.5.1 Variables métriques

Comparé à notre référentiel moderne, l'os zygomatique de Sangiran 17 est haut et court (TAB. 20). Là encore, le processus temporal de l'os zygomatique ne semble pas entièrement conservé. Ses processus maxillaire et temporal sont respectivement court et long. Le processus frontal dont la valeur absolue est forte, est court relativement à la hauteur de l'os, dont le développement du corps vers le bas est important. Sangiran 17 partage avec l'homme actuel les valeurs de l'angle transversal ainsi que le degré de proéminence du point central de l'os zygomatique. Par contre, les angles antérieur et postérieur sont plus ouverts, de même que l'angle du bord orbitaire latéral. Ce dernier est également très peu concave. La face orbitaire de l'os zygomatique est plus développée en surface que chez l'homme actuel.

TAB. 20 — Valeurs des variables métriques pour Sangiran 17 (en millimètres), les moyennes pour la variabilité actuelle sont exprimées avec plus ou moins un écart-type

Variabes	Variabilité actuelle	Sangiran 17
Hauteur os zygomatique	43,7 ± 3	60
Longueur os zygomatique	53,4 ±3,7	43,8
Indice os zygomatique	82 ±6,4	136,9
Longueur processus maxillaire	26 ±3,2	14,9
Indice longueur processus maxillaire	48,5 ±4,2	34
Longueur processus temporal	33 ±3	32
Indice longueur processus temporal	61,8 ±4,4	75,7
Hauteur du processus frontal	29,8 ±2,9	31,6
Indice du processus frontal	68,1 ±5	52,6
Hauteur bord orbitaire latéral	31,5 ±1,9	28,7
Angle au bord orbitaire latéral	109,7 ±6,9	151,6
Flèche au bord orbitaire latéral	7,6 ±1,7	4
Indice du bord orbitaire latéral	24 ±5	14
Angle antérieur	97,6 ±12,3	130,9
Angle postérieur	83,8 ±6,4	93,9
Angle transversal	130,1 ±5,8	127,1
Flèche au point Zc	11,2 ±2	5
Indice flèche au point Zc	20,9 ±3,4	11,4
Surface orbitaire du zygomatique	202,4 ±64,8	526

1.1.5.2 Superposition Procuste et ACP

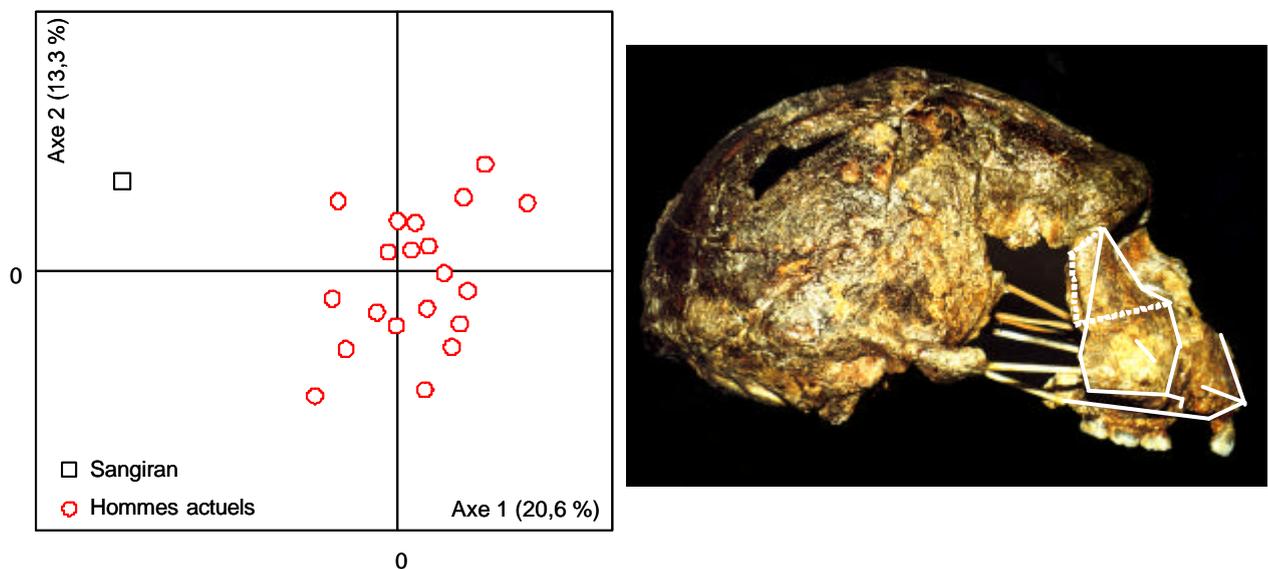


FIG. 23 — Sangiran 17 : analyse en composantes principales (axe 1 et 2 : 33,9%), photographie de Sangiran 17 (tracé blanc : zone numérisée), copyright : David Brill¹¹

¹¹ Les photographies de David Brill ont été téléchargées à partir du site : www.modernhumanorigins.com

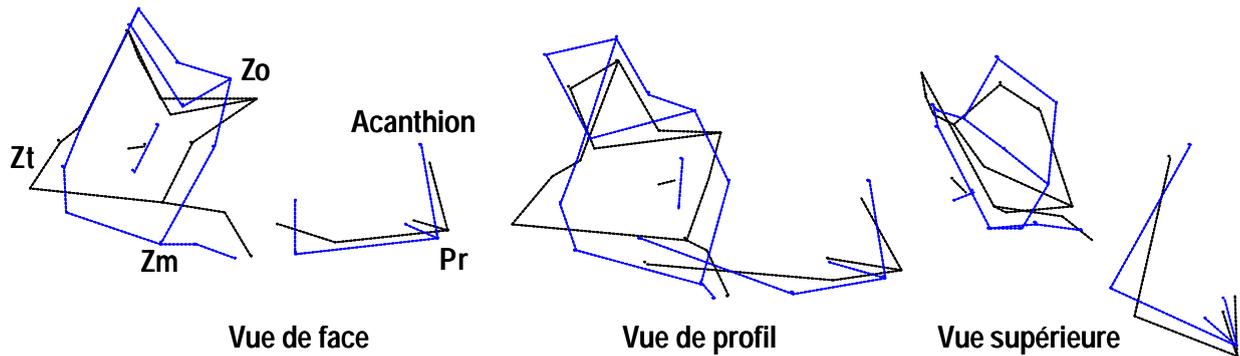


FIG. 24 — Superposition des conformations de l'individu consensus (en tirets) et de la reconstitution théorique de Sangiran 17 (en trait plein) : axe 1 (20,6%), la face (19 points), Sangiran 17 et les hommes actuels (n=20)

Le premier axe (20,6%) de l'analyse en composantes principales (FIG. 23) discrimine le fossile relativement à l'échantillon d'hommes actuels (n=20). Les différences se situent au niveau des proportions de l'os zygomatique et de sa position dans le massif facial (FIG. 24). Ce dernier est très volumineux relativement au reste de la face chez Sangiran 17. Il est en position nettement antérieure et son enracinement est bas sur le maxillaire. A ce niveau, l'*incisura malaris* est faiblement marquée. Le bord orbitaire observe les particularités décrites plus haut : il est en position haute, court et peu concave. La face orbitaire de l'os zygomatique paraît peu étendue par rapport au corps de l'os.

L'épine nasale antérieure dont seule la base est conservée et le prosthion sont presque à l'aplomb l'un de l'autre conférant à la partie sous nasale, qui est haute, un profil orthognathe. La position du foramen incisif est plus antéro-supérieure et celle de la canine plus latéro-postérieure que chez l'homme actuel.

1.1.6. Synthèse sur les hominidés de Sangiran

Les spécimens 4, 10 et 17 du site de Sangiran ont en commun une série de caractères qui les distinguent des hommes actuels. L'os zygomatique est haut et court. Sa face orbitaire est allongée dans le sens antéro-postérieur. De plus, le processus zygomatique de l'os maxillaire est en position basse et antérieure dans le massif facial. Enfin, la configuration du bord orbitaire inféro-latéral est particulière chez les fossiles de Sangiran : il est bas, très ouvert et peu concave.

Une variabilité est notable concernant les valeurs angulaires de l'os zygomatique, les dimensions de ses processus osseux et la projection du point central de l'os. De même, la conformation de la partie sous nasale du maxillaire, conservée chez Sangiran 4 et 17, est plus variable. Ils ont cependant en commun la position latérale de la canine sur l'arcade alvéolaire.

Chez Sangiran 17, spécimen le plus complet des trois, l'*incisura malaris* est très faiblement marquée. L'os zygomatique, très développé, est en position antérieure dans la face. Sa face orbitaire est réduite relativement au corps de l'os, particulièrement volumineux, comme c'est le cas chez Sangiran 10.

1.1.7. Gran Dolina – ATD6 69

1.1.7.1 Variables métriques

Étant donné l'état de conservation du spécimen, seules les variables visant à caractériser l'os zygomatique ont pu être calculées. La disposition de la partie moyenne et inférieure de la face sera appréhendée grâce aux analyses Procuste.

TAB. 21 — Valeurs des variables métriques pour ATD6 69 (en millimètres), les moyennes pour la variabilité actuelle sont exprimées avec plus ou moins un écart -type

Variabiles	Variabilité actuelle	ATD6 69
Longueur os zygomatique	53,4 $\pm 3,7$	44,2
Longueur processus maxillaire	26 $\pm 3,2$	18,8
Indice longueur processus maxillaire	48,5 $\pm 4,2$	42,6
Longueur processus temporal	33 ± 3	27,3
Indice longueur processus temporal	61,8 $\pm 4,4$	61,9
Angle transversal	130,1 $\pm 5,8$	146
Flèche au point Zc	11,2 ± 2	2,8
Indice flèche au point Zc	20,9 $\pm 3,4$	6,4

Les valeurs absolues de l'os zygomatique de ATD6 69 concernant sa longueur totale et celle des processus maxillaire et temporal sont faibles, comparées à celles de notre échantillon d'hommes actuels (TAB. 21). Les indices mettant en rapport la longueur de chacun des processus avec la longueur totale montrent que les proportions du processus temporal sont comparables tandis que celles du maxillaire sont différentes. Ce dernier apparaît court chez le spécimen fossile relativement au référentiel moderne. L'angle transversal de l'os zygomatique de ATD6 69 est particulièrement ouvert et le point central de l'os très faiblement projeté.

1.1.7.2 Superposition Procuste et ACP

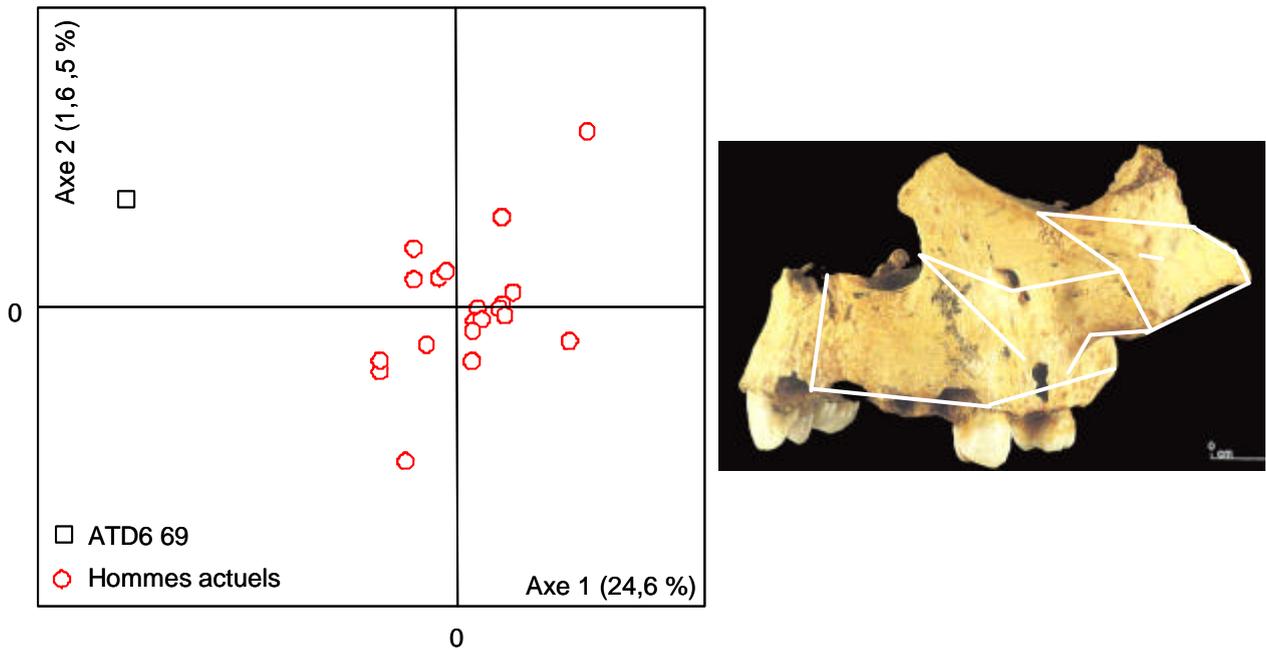


FIG. 25 — Analyse en composantes principales (axes 1 et 2 41,1%), photographie de ATD6 69 (en encadré : zone numérisée), copyright Fundación Atapuerca

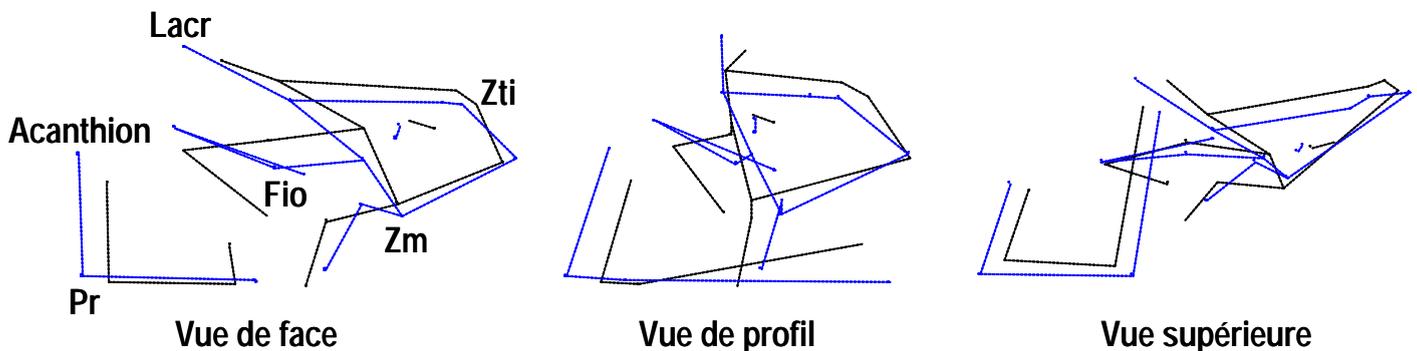


FIG. 26 — Superposition des conformations de l'individu consensus (en tirets) et de la reconstitution théorique de ATD6 69 (en trait plein) : axe 1 (24,6%), la face (18 points), ATD6 69 et les hommes actuels (n=20)

L'analyse (FIG. 25) compare la partie moyenne et inférieure gauche de la face de ATD6 69 à celle de l'homme actuel (n=20). Le fossile se distingue de la variation actuelle selon la première composante de forme (24,6%). L'aspect « compressé » du massif facial dans le sens vertical caractérise ATD6 69 (FIG. 26). En effet, l'os zygomatique est saillant latéralement, le prosthion et l'épine nasale antérieure sont en position externe et le bord infra-orbitaire, basse. Le maxillaire est fortement développé sur le fossile, relativement à l'os zygomatique. La moitié inférieure de ce dernier est en position postérieure. Le foramen infra-orbitaire étant projeté vers l'avant, la partie sous orbitaire du maxillaire est peu concave dans

le sens transversal. A l'inverse, chez l'homme actuel, l'os zygomatique est avancé relativement au maxillaire qui est en retrait ce qui détermine une nette dépression sous orbitaire et corollairement, une discontinuité entre la suture zygomatoco-maxillaire et la partie médiale du bord infra-orbitaire qui s'oriente postérieurement.

Sur le fossile, l'ensemble du bord infra-orbitaire et, avec lui, la partie supérieure de l'os zygomatique s'inclinent vers l'avant. Enfin, la voûte palatine ne s'incline pas vers le bas et l'avant sur ATD6 69, comme c'est le cas chez l'homme actuel. Par contre, comparée à celui-ci, l'*incisura malaris*, tout autant marquée, est plus courte et en position haute sur le maxillaire.

Le spécimen de Gran Dolina est immature, son âge a été estimé, sur des critères dentaires, à 9,5-11 ans (Bermudez de Castro *et al.* 1997). Dans ce contexte, nous devons appréhender en quoi le phénomène de croissance joue un rôle dans les différences de conformation observées entre le fossile et l'homme actuel. C'est pourquoi nous avons introduit dans l'analyse une vingtaine d'individus actuels dont l'âge est compris entre 7 et 14 ans (désignés ci-après comme des adolescents).

Une première analyse porte uniquement sur les individus actuels (FIG. 27 A). Les adolescents se distinguent des adultes par l'aspect « compressé » verticalement de l'ensemble zygomatoco-maxillaire (FIG. 28) décrit précédemment sur le fossile de Gran Dolina. Ainsi, le maxillaire paraît plus développé dans le sens transversal que vertical. Le bord infra-orbitaire, la moitié supérieure de l'os zygomatique, le foramen infra-orbitaire et le bord latéral de l'ouverture nasale sont projetés antérieurement. De ce fait, la dépression sous orbitaire est peu accentuée. L'*incisura malaris* est courte, marquée et en position haute. C'est donc cet ensemble de caractères, comprenant la position et le développement relatifs des os zygomatique et maxillaire et la dépression sous orbitaire, qui s'exprime différemment chez les adolescents des adultes actuels.

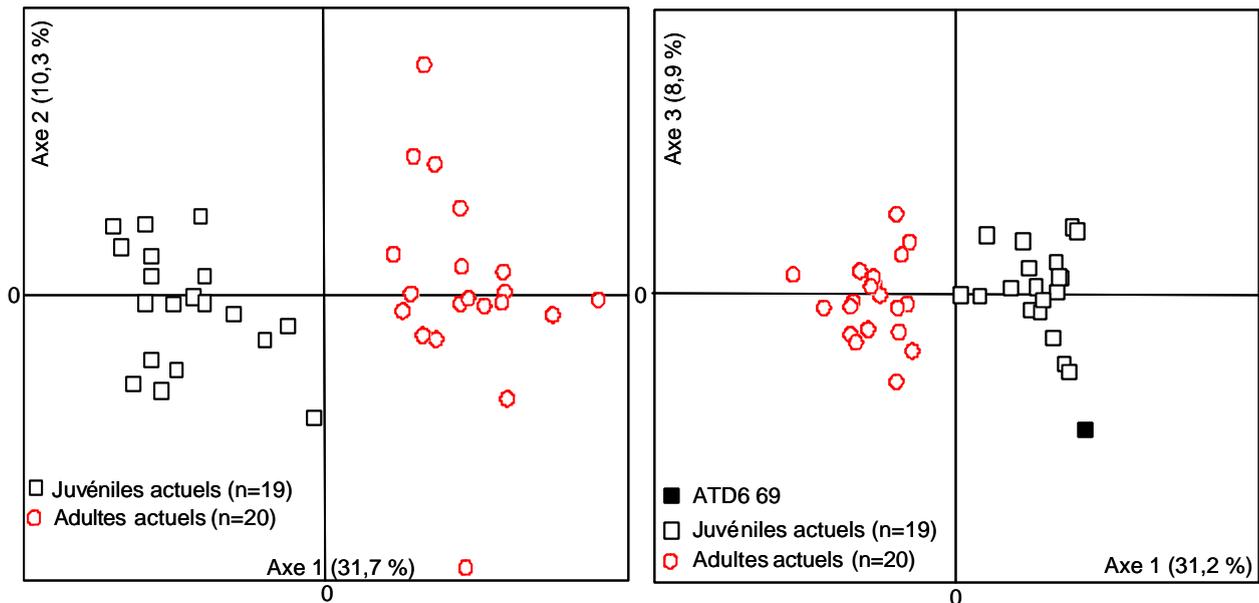


FIG. 27 — La face de ATD6 69, des adolescents et des adultes actuels (18 points) : analyse en composantes principales comprenant A/ les adolescents et les adultes actuels (axes 1 et 2 : 42%), B/ ATD6 69, les adolescents et les adultes actuels (axe 1 et 3 : 40,1%)

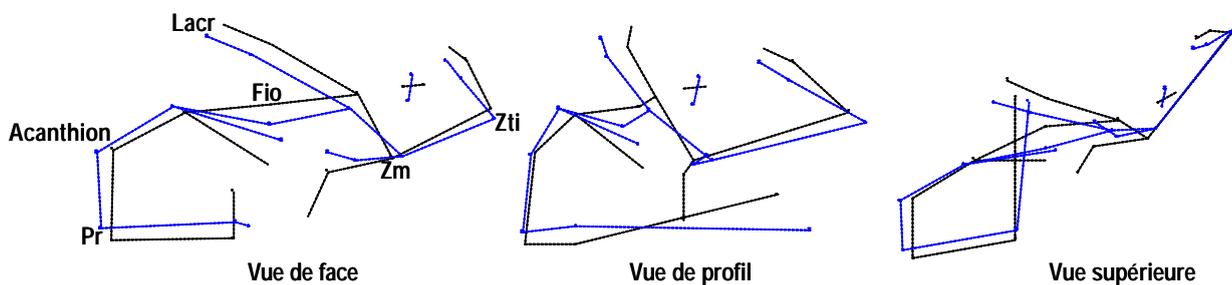


FIG. 28 — Superposition des conformations de l'individu consensus (en tirets) et de la reconstitution théorique des adolescents (en trait plein) : axe 1 (31,7%)

ATD6 69 a été inclus dans l'analyse suivante (FIG. 27 B). Il se place sur l'axe 1 (31,2%) du côté des adolescents qui se distinguent nettement des adultes actuels. La conformation de la face moyenne du fossile est donc proche de celle d'un adolescent actuel. Chez les spécimens les plus jeunes, la position de la moitié supérieure de l'os zygomatique et, dans sa continuité, de la partie médiale du bord infra-orbitaire est plus antérieure (FIG. 29). Il en est de même pour le foramen infra-orbitaire. A ce niveau, la partie sous orbitaire n'est pas concave transversalement. Enfin, l'os maxillaire est plus développé médialement. Ces caractères ont déjà été décrits précédemment comme distinguant la conformation des adultes actuels de celle des adolescents. Ils sont, cependant, plus marqués sur ATD6 69 qui

se place en position extrême sur l'axe 1 de l'ACP que sur les adolescents actuels considérés. L'axe 3 (8,9%) confirme la singularité du fossile qui réside dans le fort développement de son os maxillaire (FIG. 30).

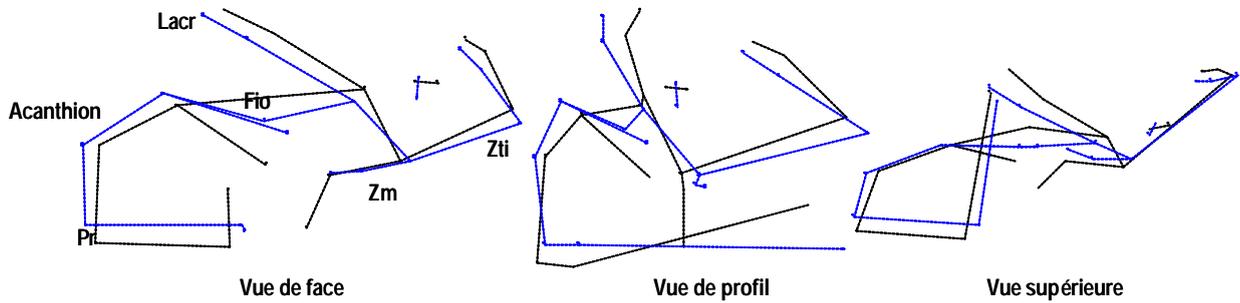


FIG. 29 — Superposition des conformations de l'individu consensus (en tirets) et de la reconstitution théorique de ATD6 69 (en trait plein) : axe 1 (31,2%)

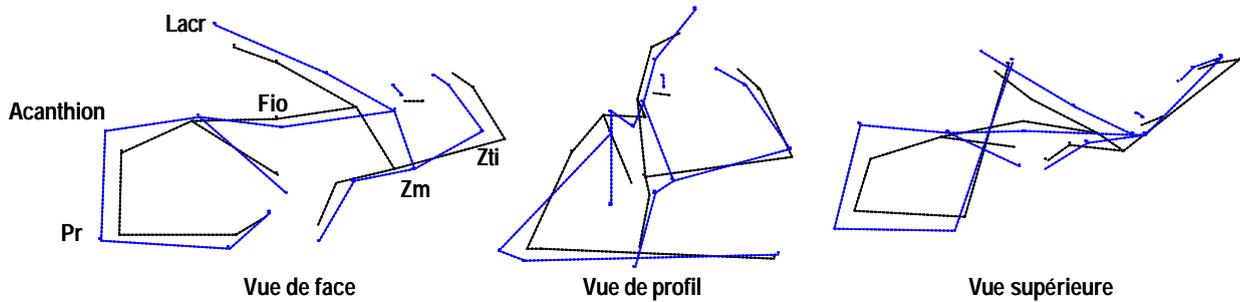


FIG. 30 — Superposition des conformations de l'individu consensus (en tirets) et de la reconstitution théorique de ATD6 69 (en trait plein) : axe 3 (8,9%)

Afin de considérer un plus grand nombre de sujets immatures, nous avons réduit notre analyse aux points repères numérisés sur l'os maxillaire (en effet, pour les classes d'âge les plus jeunes de notre référentiel actuel les os zygomatic et maxillaire ne sont pas en connexion anatomique). Ainsi, l'analyse effectuée sur un échantillon comprenant 42 individus immatures et 48 adultes, permet de réaliser des observations comparables concernant l'évolution de la conformation faciale au cours de la croissance. Le premier axe (47,4%) discrimine deux groupes en fonction de l'âge (FIG. 31). La conformation des immatures se caractérise par une compression de l'os maxillaire dans le sens supéro-inférieur (FIG. 32). De ce fait, l'ouverture nasale et le processus zygomatic sont en position plus externe. La première est plus médiale que chez l'adulte et le second plus latéral, surtout au niveau de son bord inférieur dont l'incisure est nettement marquée et s'enracine en position basse sur le maxillaire. Chez l'adulte, l'ensemble formé par la suture zygomatico-maxillaire et le bord orbitaire inféro-médial suit une obliquité plus forte que chez les immatures. Les points FIO et

Ftc sont proches sur ces derniers alors qu'ils sont nettement dissociés sur les adultes dont la partie sous orbitaire du maxillaire a gagné en hauteur.

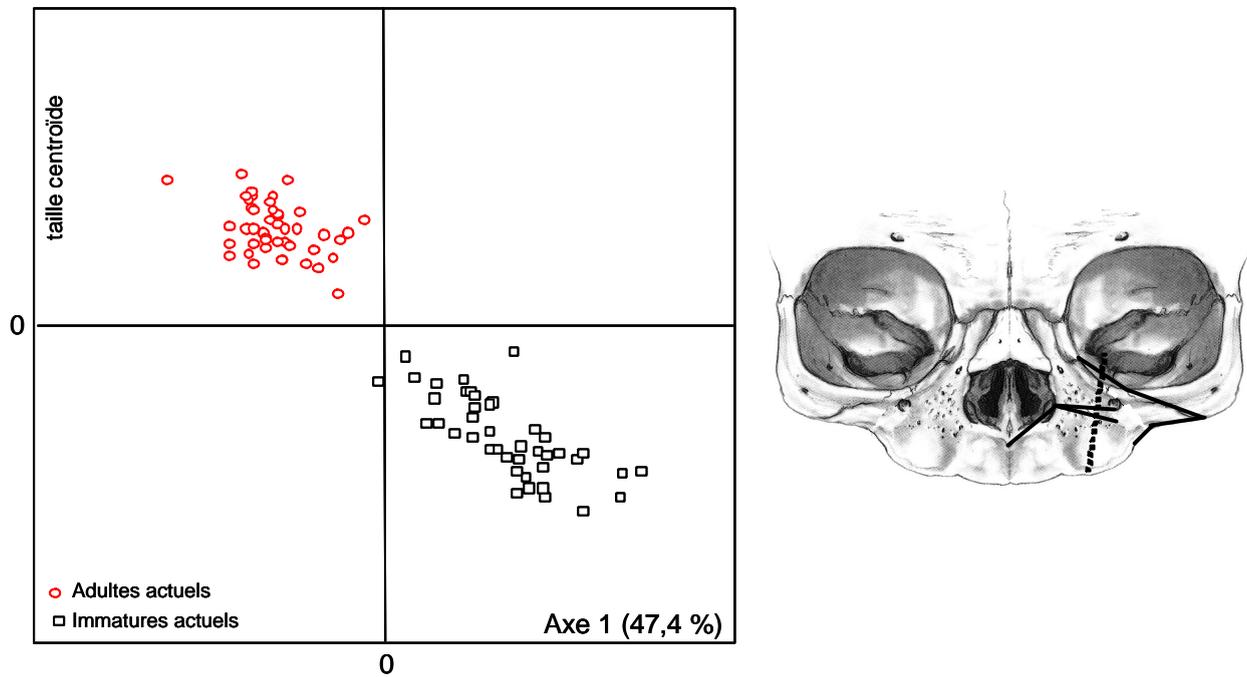


FIG. 31 — La variation ontogénétique de l'os maxillaire chez l'homme actuel : analyse en composantes principales (axe 1 : 47,4% et taille centroïde), os maxillaire (11 points), dessin de la face d'un sujet immature, d'après Scheuer et Black 2000, (tracé noir : zone numérisée)

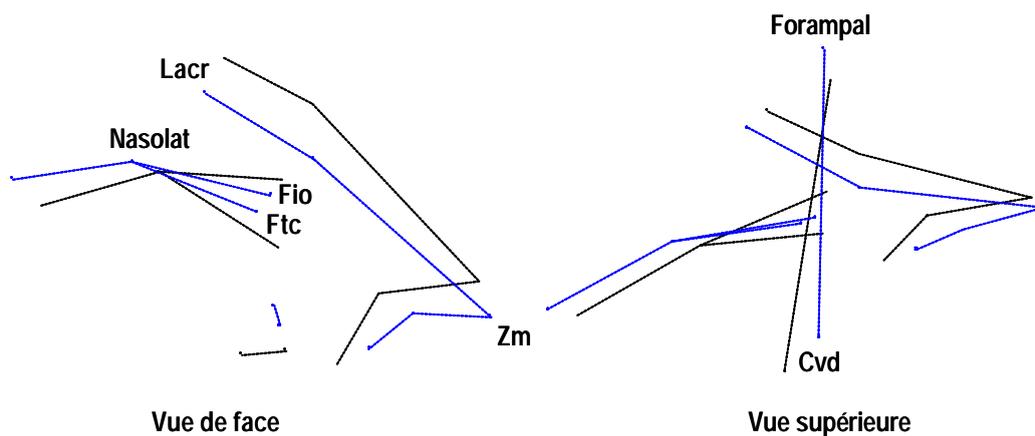


FIG. 32 — Superposition de la reconstitution théorique de la conformation de l'homme actuel adulte (en tirets) et du sujet actuel immature (en trait plein) : axe 1 (47,4%), le maxillaire (11 points)

Partie 2 : Résultats

TAB. 22 – Description synthétique des conformations de la face moyenne de ATD6 69, des adolescents et adultes actuels (M :maxillaire, Z :zygomatique, Ep :épine nasale antérieure)

Caractère	Conformation ATD6 69	Conformation adolescente	Conformation adulte
Étirement vertical du M	« compressé »	« compressé »	« étiré »
Développement du M / celui du Z	fort	faible	faible
Position os Z / M	antéro-postérieure	antéro-postérieure	antérieure
Position bord infra-orbitaire / M	bas et vers avant	bas et vers l'avant	haut et vers arrière
Concavité transversale de la partie moyenne du M	faible	faible	présente
Projection bord latéral de l'ouverture nasale / Ep	saillant	saillant	en retrait
Caractéristiques de l' <i>incisura malaris</i>	marquée courte haute	marquée courte haute	marquée longue basse
Orientation de la voûte palatine	faible vers le bas et l'avant	faible vers le bas et l'avant	vers le bas et l'avant

A la lueur de ces observations, nous pouvons considérer que les différences distinguant ATD6 69 de notre référentiel d'hommes adultes actuels sont principalement dues au stade de développement du fossile (TAB. 22). En effet, ce qui distingue le fossile des hommes actuels est également ce qui différencie un adolescent actuel d'un adulte. L'os maxillaire est cependant plus développé sur ATD6 69, ce qui le singularise nettement de l'ensemble du référentiel moderne.

1.1.8. Gran Dolina – ATD6 58

1.1.8.1 Variables métriques

TAB. 23 — Valeurs des variables métriques pour ATD6 58 (en millimètres), les moyennes pour la variabilité actuelle sont exprimées avec plus ou moins un écart-type

Variables	Variabilité actuelle	ATD6 58
Hauteur os zygomatique	43,7 ± 3	56,6
Longueur processus maxillaire	26 $\pm 3,2$	19
Hauteur processus frontal	28,9 $\pm 2,9$	32,4
Indice hauteur processus frontal	68,1 ± 5	57,2
Hauteur bord orbitaire latéral	31,5 $\pm 1,9$	32,4
Angle antérieur	97,6 $\pm 12,3$	146,4
Angle au bord orbitaire latéral	109,7 $\pm 6,9$	132,6
Flèche au bord orbitaire latéral	7,6 $\pm 1,7$	7
Indice du bord orbitaire latéral	24 ± 5	21,7
Surface orbitaire du zygomatique	202,4 $\pm 64,8$	442,5

Sur ATD6 58, auquel le processus temporal manque, la position du point Zc a été estimée¹². Il s'agit donc d'une approximation qui implique de nuancer les interprétations des variables relatives aux processus maxillaire et frontal.

La hauteur de l'os est plus forte que chez l'homme actuel tandis que celle du processus frontal est similaire (TAB. 23). De ce fait l'indice mettant en relation les deux variables est plus faible chez ATD6 58. L'angle antérieur entre les processus frontal et maxillaire est très ouvert comparé au référentiel moderne. Il en est de même pour l'angle du bord orbitaire latéral. La hauteur de ce bord et sa flèche au point le plus latéral sont, en valeur absolue et en indice, comparables aux valeurs moyennes du référentiel moderne. Par contre, la face orbitaire de l'os zygomatique est nettement plus développée.

1.1.8.2 Superposition Procuste et ACP

L'échantillon comprend ATD6 58 et 20 hommes actuels (FIG. 33). Les points repères considérés permettent de délimiter l'os zygomatique ainsi que sa relation avec une partie du

¹² C'est le point d'intersection de trois cordes : l'une passant par les points Fmo-ant et Zo, la seconde passant par le point Zo et le point le plus supérieur de ce qui est conservé du processus zygomatique et la dernière passant par le point Zo et le point le plus inférieur de ce qui est conservé du processus zygomatique.

maxillaire, réduite à l'extrémité latérale de son processus zygomatique. Le fossile s'isole à une extrémité de l'axe 1 (35,5%).

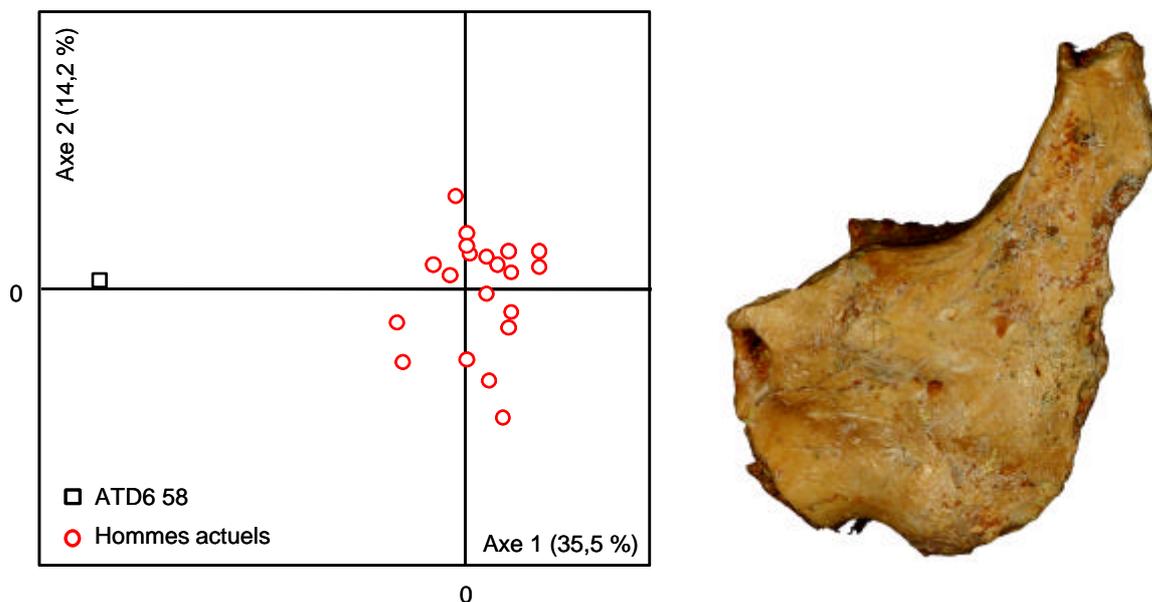


FIG. 33 — ATD6 58 : analyse en composantes principales (axes 1 et 2 : 49,7%), photographie de ATD6 58, copyright : copyright *Fundación Atapuerca*

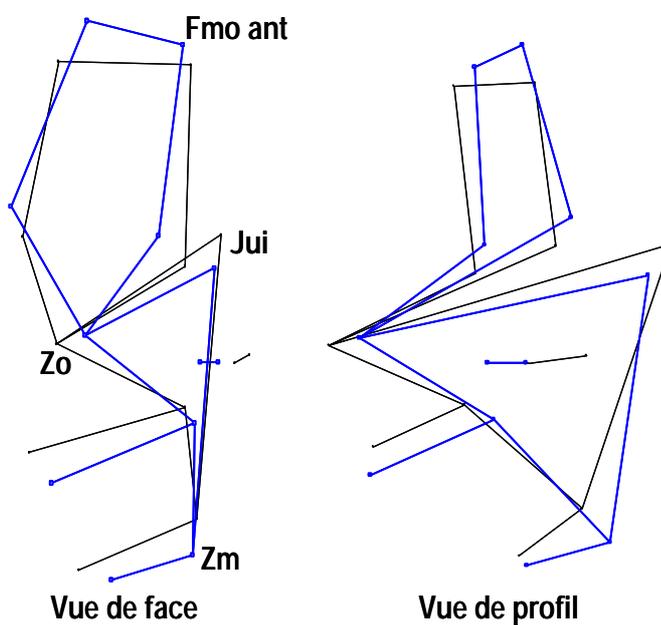


FIG. 34 — Superposition des conformations de l'individu consensus (en tirets) et de la reconstitution théorique de ATD6 58 (en trait plein) : axe 1 (35,5%), os zygomatique (12 points), ATD6 58 et les hommes actuels (n=20)

Son os zygomatique se caractérise par une forte verticalité qui affecte la conformation de la face orbitaire (FIG. 34). Le corps de l'os est fortement développé vers le bas. Le point le plus saillant et le centre de l'os, proches, sont moins proéminents que chez l'homme actuel. Le bord orbitaire est en position haute. L'os zygomatique qui est orienté dans le même plan que chez l'homme actuel, se situe un peu plus postérieurement relativement au maxillaire. L'extrémité latérale de l'incisure maxillaire est courte. Enfin le foramen infra-orbitaire, projeté vers l'avant, se place inférieurement. Une dépression transversale paraît donc atténuée sur la partie sous orbitaire qui est conservée.

1.1.9. Gran Dolina – ATD6 38

1.1.9.1 Variables métriques

TAB. 24 — Valeurs des variables métriques pour ATD6 38 (en millimètres), les moyennes pour la variabilité actuelle sont exprimées avec plus ou moins un écart-type

Variables	Variabilité actuelle	ATD6 38
Hauteur os zygomatique	43,7 ± ³	43,3
Longueur processus maxillaire	26 ± ^{3,2}	27,7
Indice os zygomatique	82 ± ^{6,4}	156
Longueur processus maxillaire	26 ± ^{3,2}	16,6
Indice longueur processus maxillaire	48,5 ± ^{4,2}	60
Longueur processus temporal	33 ± ³	12,6
Indice longueur processus temporal	61,8 ± ^{4,4}	45,6
Hauteur processus frontal	28,9 ± ^{2,9}	31,1
Indice hauteur processus frontal	68,1 ± ⁵	71,9
Hauteur bord orbitaire latéral	31,5 ± ^{1,9}	27,8
Angle au bord orbitaire latéral	109,7 ± ^{6,9}	129
Flèche au bord orbitaire latéral	7,6 ± ^{1,7}	6,3
Indice du bord orbitaire latéral	24 ± ⁵	22,8
Angle antérieur	97,6 ± ^{12,3}	113,5
Angle postérieur	83,8 ± ^{6,4}	87,5
Angle transversal	130,1 ± ^{5,8}	142,2
Flèche au point Zc	11,2 ± ²	3,9
Indice flèche au point Zc	20,9 ± ^{3,4}	14,1

La hauteur de l'os zygomatique de ATD6 38 est proche de la valeur moyenne actuelle tandis que sa longueur paraît relativement faible (TAB. 24). Il faut noter que cette dernière, calculée en substituant le point zygomatoco-temporal supérieur au point zygomatoco-temporal inférieur, non conservé, n'est qu'une estimation. Les processus maxillaire et temporal sont courts. L'indice les mettant en relation avec la longueur totale de l'os est respectivement élevé et faible. A l'inverse, le processus frontal est aussi haut, en valeur brute et relative, que

chez l'homme actuel. De même, le degré d'ouverture des angles antérieur et postérieur de l'os zygomatique s'inscrit dans la variation moderne. A l'inverse, l'angle transversal est beaucoup plus ouvert, avec une projection moindre du point central de l'os.

Le bord orbitaire latéral est plus bas mais aussi peu concave que chez l'homme actuel. Son angle est nettement plus ouvert.

1.1.9.2 Superposition Procuste et ACP

Le premier axe de l'ACP (39,4%) distingue le fossile de l'homme actuel (FIG. 35).

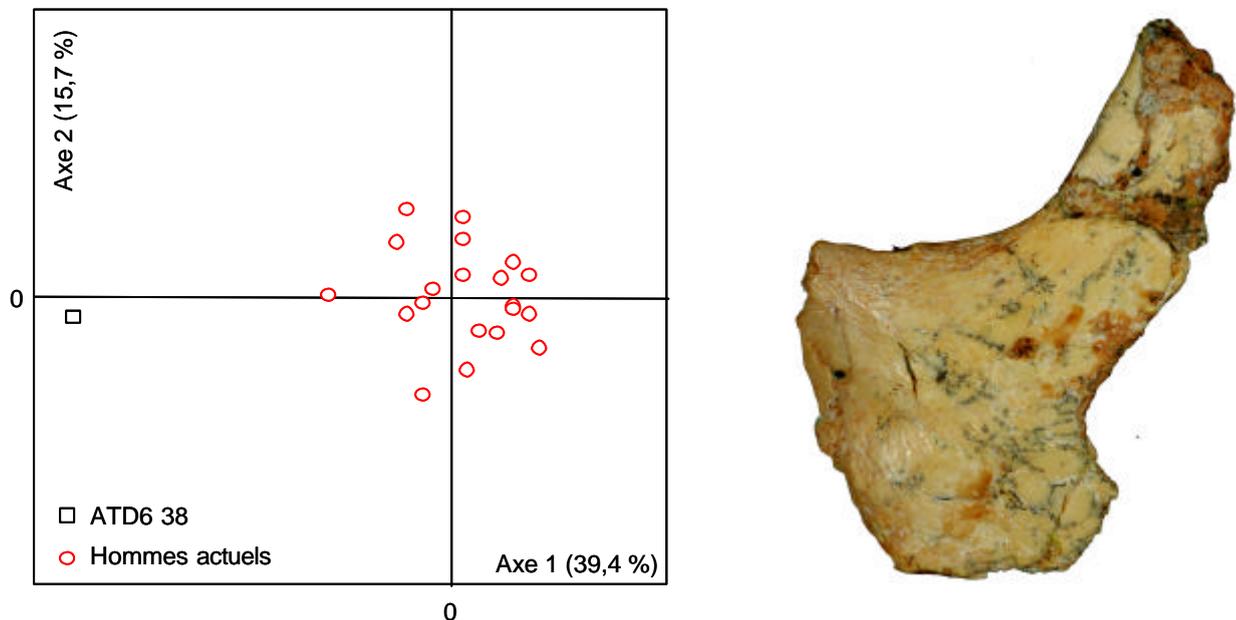


FIG. 35 — ATD6 38 : analyse en composantes principales (axes 1 et 2 : 55,1%), photographie de ATD6 38, copyright *Fundación Atapuerca*

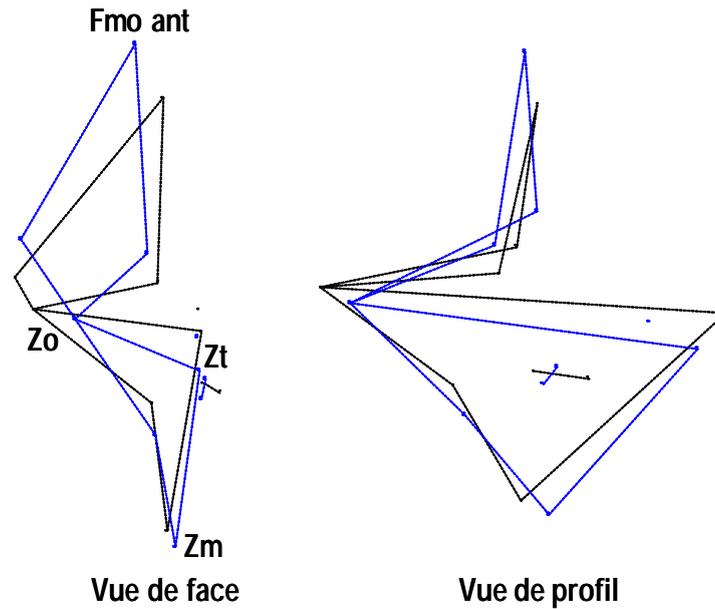


FIG. 36 — Superposition des conformations de l'individu consensus (en tirets) et de la reconstitution théorique de ATD6 38 (en trait plein) : axe 1 (39,4%) ; os zygomatique (10 points) ; ATD6 38 et les hommes actuels (n=20)

Comme pour ATD6 58, le développement de l'os zygomatique dans le sens vertical est manifeste (FIG. 36). Son grand axe est horizontal chez l'homme actuel. En conséquence, la conformation du bord orbitaire est particulière chez le fossile, l'angulation avec la partie inférieure du bord se plaçant en position haute. Enfin, le corps de l'os zygomatique est moins saillant sur le fossile que chez l'homme actuel.

1.1.10. Synthèse sur les spécimens de Gran Dolina

L'os zygomatique de ATD6 38 et ATD6 58 paraît contracté antéro-postérieurement. De ce fait, le bord orbitaire est en position haute et la face orbitaire se développe verticalement. Le zygomatique est, relativement au massif facial, en position postérieure chez ATD6 38 et ATD6 69. Son angle transversal est nettement plus ouvert que chez l'homme actuel. Cette observation est valable non seulement pour ATD6 69 qui est immature que pour ATD6 38 qui est plus âgé (attention les valeurs de l'angle transversal ne sont pas tout à fait comparables car chez ce dernier, il n'a pas été calculé en considérant le point Zt mais le point Zts). L'angle antérieur de l'os zygomatique est également plus ouvert, comparé à l'homme actuel, chez ATD6 38 et 58.

Une variabilité métrique est notable concernant l'os zygomatique qui est particulièrement haut chez ATD6 58, court chez ATD6 38 et long chez ATD6 69. De ce fait, les proportions des processus osseux de l'os zygomatique sont variables également. Sur le fossile ATD6 58, nous avons observé que les reliefs dus aux insertions musculaires sont beaucoup plus développés relativement aux deux autres spécimens qui paraissent plus graciles.

Les trois spécimens de Gran Dolina montrent, selon leur état de conservation, une forte parenté concernant la présence d'une fossette canine, telle que définie dans Maureille (1994, 1997). En effet, une dépression, s'étendant sur les deux processus osseux de part et d'autre de la suture zygomatoco-maxillaire, est perceptible sur ces fossiles. Par contre, une incurvation sous orbitaire telle qu'elle est observée chez l'homme actuel semble absente. En effet, le foramen infra-orbitaire est projeté antérieurement alors qu'à son niveau chez l'homme actuel, la surface sous-orbitaire est concave transversalement. Une incurvation infra-malaire est par contre notable. Tout en étant autant marquée, elle est en position plus haute relativement à la conformation humaine actuelle.

1.2. Les hominidés du Pléistocène moyen

1.2.1. Arago 21 et 45

1.2.1.1 Variables linéaires

Étant donné les altérations subies par le spécimen Arago 21 (voir chapitre 1.2.1), nous n'avons considéré que les variables de l'os zygomatique et maxillaire gauches ainsi que celles relatives à la cavité orbitaire droite. L'écart observé entre les valeurs qui sont bilatérales confirme l'existence d'une déformation post-mortem.

Les différentes hauteurs faciales et les dimensions transversales de la face considérées sont plus élevées que les valeurs moyennes de notre référentiel moderne (TAB. 25 et TAB. 26). Ces dernières sont cependant comparables en terme de proportions. Il en est de même pour la superficie de l'ouverture nasale qui, relativement à celle de la face, n'est pas plus développée que chez l'homme actuel.

L'os zygomatique gauche d'Arago 21 observe les mêmes proportions que chez l'homme actuel. Il est en valeur absolue plus court. Relativement à la hauteur faciale qui est forte, ce dernier paraît bas. Les processus maxillaire et temporal sont respectivement long et court, proportionnellement à la longueur totale de l'os zygomatique. A l'inverse, les valeurs du processus frontal appartiennent à la variation actuelle. L'agencement angulaire de l'os zygomatique d'Arago 21 est particulier : l'angle antérieur est aussi fermé que chez l'homme actuel tandis que les angles transversal et postérieur sont plus ouverts. Le point central de l'os est faiblement projeté. Le bord orbitaire latéral, bas, montre un angle légèrement plus ouvert mais aussi concave que dans notre échantillon moderne. L'orbite droite est plus large et plus profonde que chez l'homme actuel. Cependant, l'indice mettant en rapport ces deux variables lui est presque comparable. Il en est de même pour l'os ethmoïde dont la partie orbitaire est haute et longue en valeur absolue mais comprise dans la variation moderne en terme d'indice. Enfin, même sous forme d'indice, la fissure orbitaire inférieure est plus longue.

Partie 2 : Résultats

TAB. 25 — Valeurs des variables métriques pour Arago 21 (en millimètres), les moyennes pour la variabilité actuelle sont exprimées avec plus ou moins un écart-type

Variables	Variabilité actuelle	Arago 45	Arago 21 d	Arago 21 g
Hauteur os zygomatique	43,7 ± 3		42,9	42,3
Longueur os zygomatique	53,4 ±3,7		45,1	48,2
Indice os zygomatique	82 ±6,4		95	87,7
Hauteur faciale supérieure	67,3 ±5		81,6	
Indice facial os zygomatique	65,8 ±12,5		52,6	51,8
Longueur processus maxillaire	26 ±3,2		24,3	26,2
Indice longueur processus maxillaire	48,5 ±4,2		53,9	54,3
Longueur processus temporal	33 ±3		26,6	25,3
Indice longueur processus temporal	61,8 ±4,4		59	52,4
Hauteur du processus frontal	29,8 ±2,9		22	27,4
Indice du processus frontal	68,1 ±5		51,5	64,9
Hauteur bord orbitaire latéral	31,5 ±1,9	30,9	28,7	28,9
Angle au bord orbitaire latéral	109,7 ±6,9	103,3	114,7	117,8
Flèche au bord orbitaire latéral	7,6 ±1,7	7,5	9,1	7,8
Indice du bord orbitaire latéral	24 ±5	24,3	31,8	27
Largeur orbitaire	43,5 ±2,6		53	42,9
Indice largeur orbitaire	45,6 ±1,6		48,8	39,4
Profondeur orbitaire	39,1 ±2,7		46,8	-
Indice orbitaire	111,6 ±7,1		113,5	-
Angle antérieur	97,6 ±12,3		131,5	95,1
Angle postérieur	83,8 ±6,4		108,4	98,2
Angle transversal	130,1 ±5,8		124,5	139,1
Flèche au point Zc	11,2 ±2		9,2	3,3
Indice flèche au point Zc	20,9 ±3,4		20,5	6,9
Longueur ethmoïde	25,1 ±2,8		29,8	-
Indice longueur ethmoïde	64,2 ±5,7		63,7	-
Hauteur ethmoïde	12,8 ±2,1		14,8	-
Indice hauteur ethmoïde	33,1 ±6,5		31,7	-
Largeur faciale orbitaire interne	95,5 ±5,1		108,8	
Largeur bilygomatique minimale	55 ±5,2		68,1	
Indice bi-zygo-orbitaire	57,5 ±5,3		62,6	
Largeur faciale moyenne	94,7 ±5,4		107,4	
Indice bi-zygo-maxillaire	99,3 ±6		98,8	
Largeur minimale des os nasaux	12,8 ±2,5		16,2	
Indice largeur des os nasaux	13,4 ±2,6		14,9	
Surface orbitaire de l'os frontal	853 ±98,2		1240,7	-
Indice de contribution os frontal	38 ±3,4		38,5	-
Surface orbitaire de l'os maxillaire	337,3 ±156,4		613,6	-
Indice de contribution os maxillaire	14,9 ±5,8		19	-
Surface orbitaire de l'os ethmoïde	319,6 ±58,7		442,2	-
Indice de contribution os ethmoïde	14,4 ±2,9		13,7	-
Surface orbitaire de l'os sphénoïde (grd rect)	349 ±87,8		315,8	-
Indice de contribution os sphénoïde	15,6 ±3,7		9,8	-
Surface orbitaire du zygomatique	202,4 ±64,8	453,4	426,6	536,4
Indice de contribution os zygomatique	9 ±2,8		13,2	-
Surface orbitaire du lacrymal	181 ±37,6		181	-

TAB. 26 — Suite : valeurs des variables métriques pour Arago 21 (en millimètres), les moyennes pour la variabilité actuelle sont exprimées avec plus ou moins un écart-type

Variabiles	Variabilité actuelle	Arago 21 d	Arago 21 g
Indice de contribution os lacrymal	8 \pm 1,5	5,6	-
Capacité orbitaire mesurée (en cc)	23,6 \pm 3,6	40,7	-
Capacité endocrânienne (Grimaud-Hervé 1997)	1381,5 \pm 114,4	1080	
Indice de capacité orbitaire	1,8 \pm 0,2	3,8	-
Longueur de la fissure orbitaire inférieure	34,5 \pm 3,7	41,7	-
Indice fissure orbitaire inférieure	78,2 \pm 10	89,1	-
Hauteur de la face moyenne	49,2 \pm 3,5	61,4	
Hauteur du trapèze facial	30 \pm 4,9	42	
Largeur du nez	24,5 \pm 2	28,6	
Surface face moyenne+supérieure (mm ²)	2859,4 \pm 488,8	4553	
Surface ouverture nasale (mm ²)	603,3 \pm 73	877	
Indice	21,5 \pm 3,5	19,3	

Les seules variables disponibles concernant Arago 45 sont relatives au bord orbitaire latéral. Leur valeur s'inscrit dans les limites de la variation actuelle. Ainsi, la hauteur, le degré d'ouverture et de concavité du bord orbitaire formé par l'os zygomatique est comparable à celui de l'homme moderne.

L'orbite droite d'Arago 21 étant complète, nous avons pu calculer la superficie occupée par chaque os contribuant à la former en valeur absolue et relative.

Ainsi les indices de contribution de chacun des 6 os de l'orbite montrent que les parties orbitaires du maxillaire et du zygomatique sont plus développées chez le fossile par rapport aux moyennes actuelles (FIG. 37). A l'inverse, la participation des os sphénoïde et lacrymal est moindre tandis que celles du frontal et de l'ethmoïde sont comparables. Les os de la cavité orbitaire, classés dans l'ordre décroissant selon leur indice de contribution, montrent une distribution identique entre le fossile et l'homme actuel, à l'exception de l'os zygomatique qui est fortement développé chez Arago 21.

Le volume de l'orbite droite d'Arago 21 a été mesuré, à trois reprises, à l'aide de grains de semoule de diamètre moyen. La moyenne obtenue, proche de celle qui a été calculée, est de 40,7 cc. Ce volume représente 3,8% de la capacité endocrânienne qui a été estimée à 1080 cc (Grimaud-Hervé 1997). Comparé à l'homme actuel, l'orbite est donc plus volumineuse en valeur absolue et en indice chez le fossile.

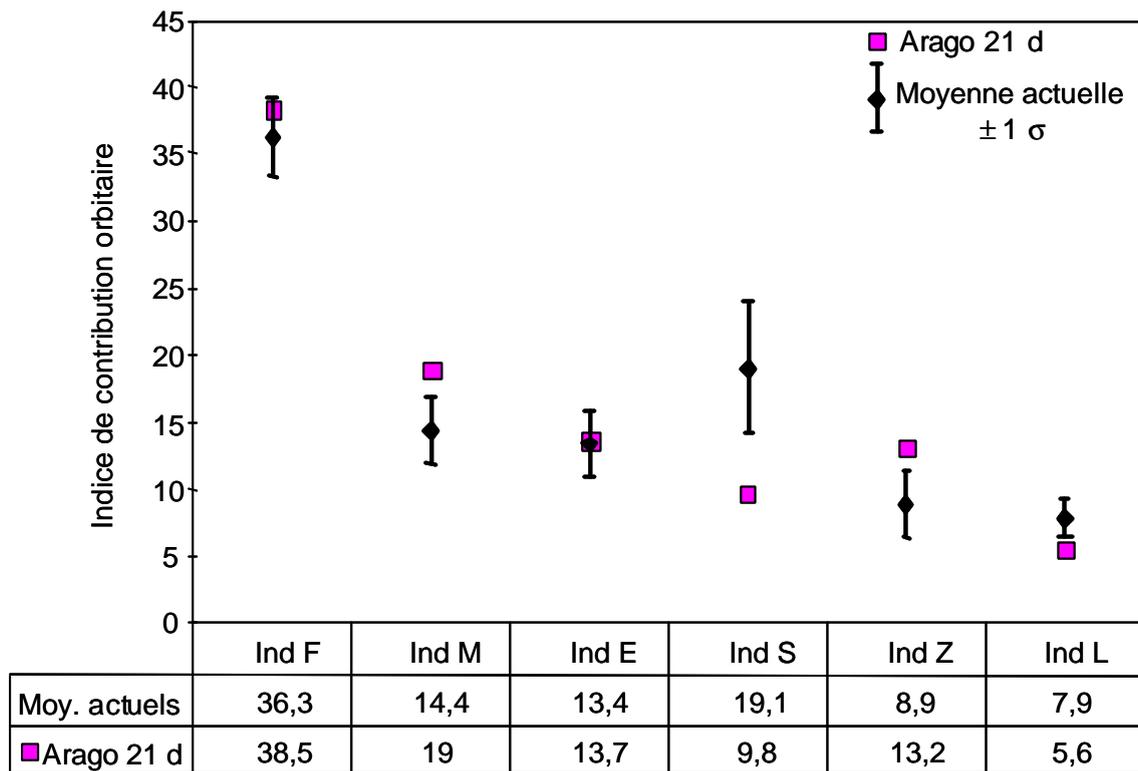


FIG. 37 — Arago 21 : Indices de contribution orbitaire des os frontal, maxillaire, ethmoïde, sphénoïde, zygomatique et lacrymal

1.2.1.2 Superposition Procruste et ACP

Dans l'analyse, 23 points repères ont été considérés sur la moitié gauche de la face d'Arago 21 et celle de 25 hommes actuels. Le premier axe (18,9%) discrimine le fossile (FIG. 38). L'agencement de ses points médians est particulier (FIG. 39). En effet, le nasion est en position postéro-inférieure. Par rapport à ce dernier, l'épine nasale antérieure et le prosthion sont proéminents délimitant une partie sous nasale prognathe. Le développement, la position et l'enracinement de l'os zygomatique diffèrent entre Arago 21 et l'homme actuel. Chez le fossile, il est peu développé proportionnellement au maxillaire dont la partie inférieure est particulièrement volumineuse. De plus, l'os zygomatique est en position haute et postérieure. Le grand axe de sa face orbitaire est antéro-postérieur. La surface du maxillaire est régulièrement oblique depuis le bord latéral de l'ouverture nasale jusqu'à la suture avec le zygomatique. L'incisure maxillaire, en position haute et postérieure, est très faiblement marquée. Enfin, en *norma lateralis*, la partie médiale du bord infra-orbitaire s'oriente vers l'intérieur du crâne. Elle est chez l'homme actuel, comme le nasion, projetée vers l'avant.

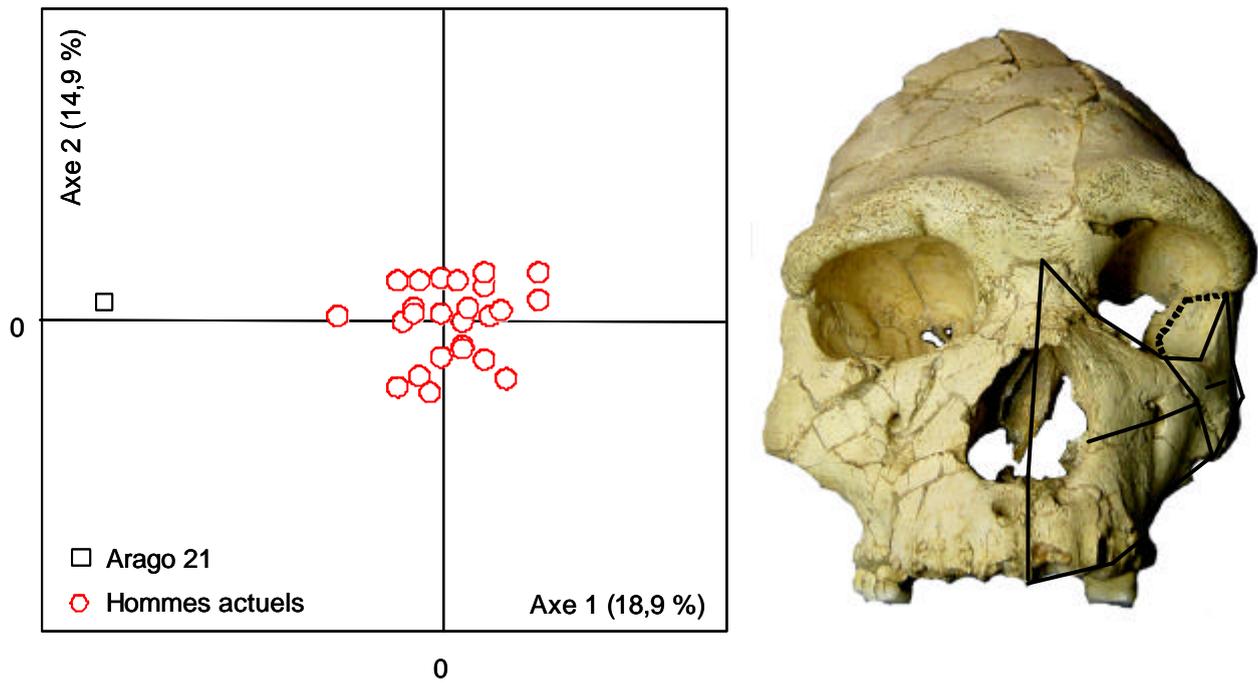


FIG. 38 — Arago 21 : analyse en composantes principales (axes 1 et 2 : 33,8%), photographie de Arago 21 (tracé noir : zone numérisée)

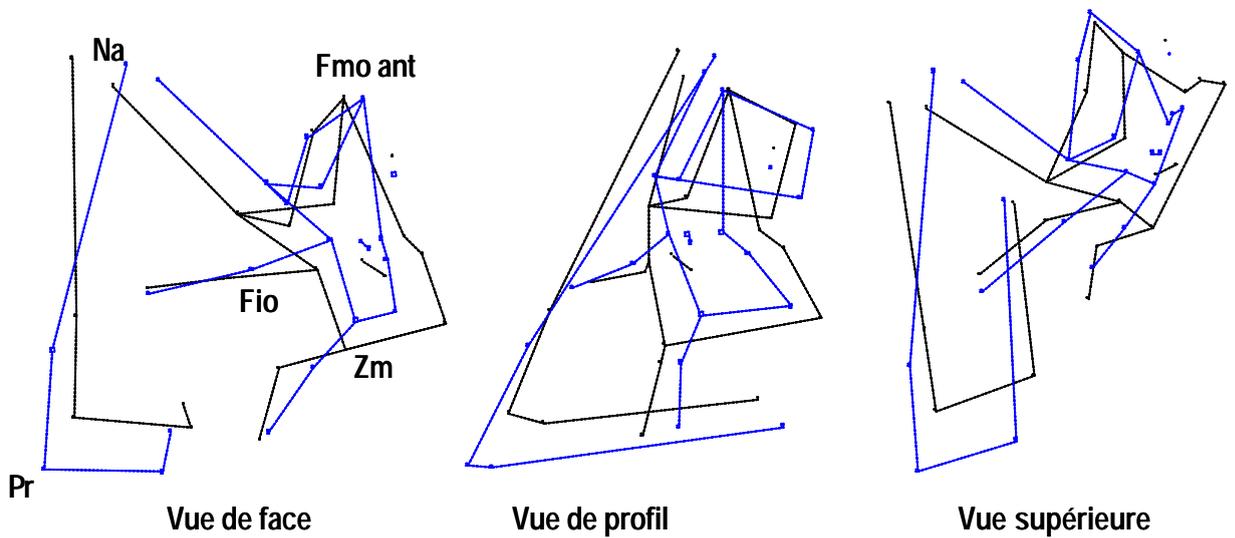


FIG. 39 — Superposition des conformations de l'individu consensus (en tirets) et de la reconstitution théorique d'Arago 21 (en trait plein) : axe 1 (18,9%), la face (23 points), Arago 21 et les hommes actuels (n=25)

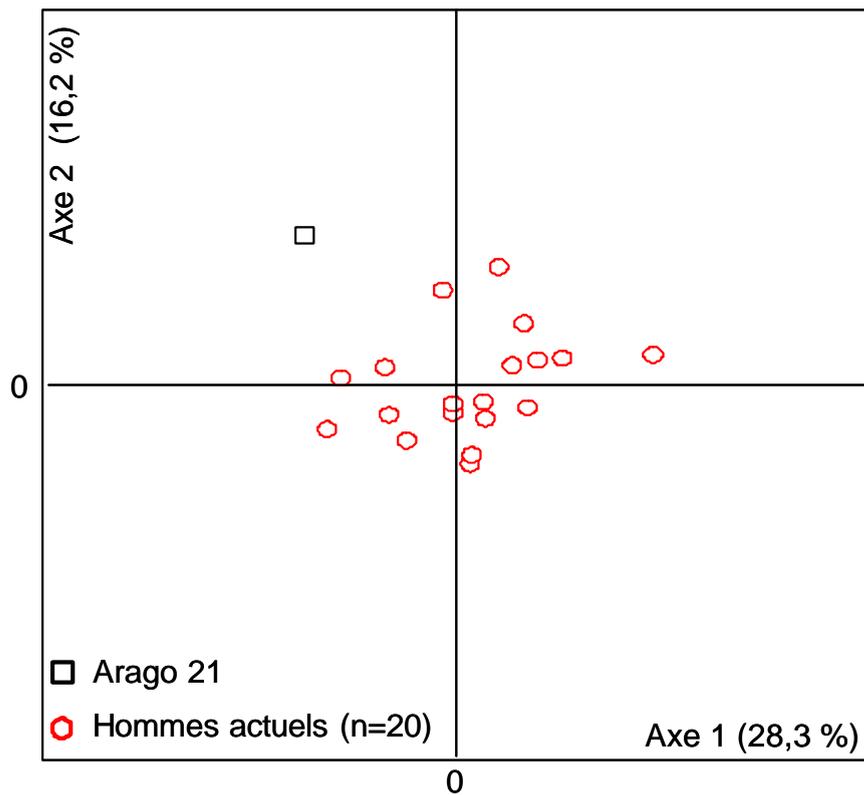


FIG. 40 — Arago 21 : analyse en composantes principales de la cavité orbitaire : axe 1 (28,3%) et axe 2 (16,2%)

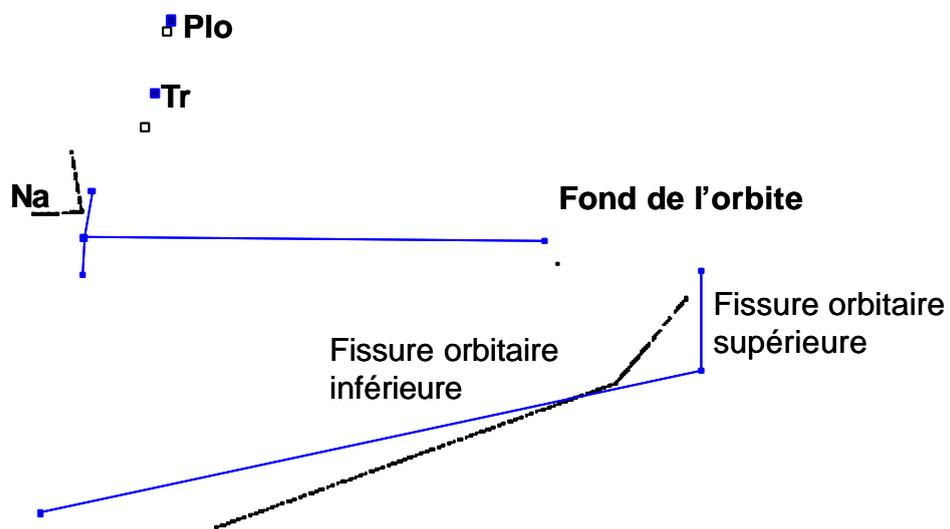


FIG. 41 — Superposition des conformations de l'individu consensus (tirets et carrés vides) et de la reconstitution théorique de Arago 21 (trait plein et carrés pleins) : axe 2 (16,2%), la cavité orbitaire (9 points)

Les points repères délimitant l'orbite et les structures osseuses liées à sa vascularisation ont été utilisés dans une seconde analyse (FIG. 40). Le fossile s'inscrit aux marges de la variation moderne selon l'axe 1, représentant 28,3% de la variance totale. L'axe 2 (16,2%) tend à l'en distinguer. La conformation des fissures orbitaires inférieure et supérieure indique que l'orbite d'Arago 21 est allongée, surtout au niveau de son plancher (FIG. 41). La première, par rapport à la conformation humaine actuelle, s'étend nettement dans le sens antéro-postérieur et présente une obliquité moins forte vers l'avant. La seconde, comparée à la même référence, est nettement verticale. Les points Plo et Tr, liés respectivement à la convexité du plafond orbitaire et à la fossette trochléaire, sont en position haute, suggérant une plus forte convexité du plafond orbitaire dans sa partie antérieure.

1.2.2. Atapuerca 700

1.2.2.1 Variables métriques

En valeur absolue, les largeurs faciale orbitaire interne, bi-zygomatique minimale et minimale des os nasaux sont fortes (TAB. 27 et TAB. 28). L'indice les mettant en relation se place dans la limite supérieure de la variation actuelle, à l'inverse de la largeur faciale moyenne qui est courte. La largeur postérieure de l'os ethmoïde adopte les mêmes proportions que celles de l'homme moderne. L'orbite droite de AT 700 est plus large que chez l'homme actuel. Pourtant, relativement à la largeur faciale orbitaire interne, elle est plus étroite. La profondeur et, de fait, l'indice orbitaire sont comparables aux valeurs du référentiel. A l'inverse, l'orbite gauche paraît plus large et plus courte, comparée au même échantillon. Les valeurs des variables concernant la vascularisation infra-orbitaire appartiennent à la variation actuelle. A gauche, cependant, le sillon infra-orbitaire paraît plus long. Les superficies orbitaires de l'os frontal et zygomatique sont étendues. La première est proche des valeurs actuelles tandis que la seconde leur est nettement supérieure. Les hauteurs et les surfaces faciales sont fortes. Proportionnellement à ces données, la superficie de l'ouverture nasale est comparable aux valeurs modernes. Les proportions de l'os zygomatique ainsi que les dispositions angulaires entre les trois processus osseux sont comparables à celles de l'homme moderne, de même que les dimensions relatives des processus maxillaire et temporal. Le point central de l'os zygomatique est, par contre, fortement projeté. La configuration du bord orbitaire latéral est également semblable. Son angle est cependant plus ouvert à gauche qu'à droite.

Partie 2 : Résultats

Nous avons mesuré le volume de l'orbite gauche de AT 700 à trois reprises. La moyenne des valeurs est de 36 cc. Étant donné que la capacité endocrânienne du fossile a été estimée à 1125cc (Arsuaga *et al.* 1997), le rapport entre les deux volumes atteint 3,2%, ce qui est nettement supérieur aux valeurs actuelles.

TAB. 27 — Valeurs des variables métriques pour Atapuerca 700 (en millimètres), les moyennes pour la variabilité actuelle sont exprimées avec plus ou moins un écart-type

Variables	Variabilité actuelle	AT 700 d	AT 700 g
Hauteur os zygomatique	43,7 ± ³	54	52,2
Longueur os zygomatique	53,4 ± ^{3,7}	66,8	59,3
Indice os zygomatique	82 ± ^{6,4}	80,8	87,9
Hauteur faciale supérieure	67,3 ± ⁵	83	
Indice facial os zygomatique	65,8 ± ^{12,5}	65	62,8
Longueur processus maxillaire	26 ± ^{3,2}	33,4	28,8
Indice longueur processus maxillaire	48,5 ± ^{4,2}	50	48,5
Longueur processus temporal	33 ± ³	42,3	37,5
Indice longueur processus temporal	61,8 ± ^{4,4}	63,4	63,1
Hauteur du processus frontal	29,8 ± ^{2,9}	34,4	32,2
Indice du processus frontal	68,1 ± ⁵	63,6	61,8
Hauteur bord orbitaire latéral	31,5 ± ^{1,9}	33,3	32,4
Angle au bord orbitaire latéral	109,7 ± ^{6,9}	117,5	120,2
Flèche au bord orbitaire latéral	7,6 ± ^{1,7}	7,4	6
Indice du bord orbitaire latéral	24 ± ⁵	22,3	18,5
Largeur orbitaire	43,5 ± ^{2,6}	48,4	50,4
Indice largeur orbitaire	45,6 ± ^{1,6}	42,8	44,5
Profondeur orbitaire	39,1 ± ^{2,7}	40,7	41
Indice orbitaire	111,6 ± ^{7,1}	119	122,8
Angle antérieur	97,6 ± ^{12,3}	93,2	98,9
Angle postérieur	83,8 ± ^{6,4}	-	90,9
Angle transversal	130,1 ± ^{5,8}	123,3	126,7
Flèche au point Zc	11,2 ± ²	17,6	14,4
Indice flèche au point Zc	20,9 ± ^{3,4}	26,3	24,3
Largeur faciale orbitaire interne	95,5 ± ^{5,1}	113,2	
Largeur bizygomatique minimale	55 ± ^{5,2}	68,2	
Indice bi-zygo-orbitaire	57,5 ± ^{5,3}	60,2	
Largeur faciale moyenne	94,7 ± ^{5,4}	96,5	
Indice bi-zygo-maxillaire	99,3 ± ⁶	85,2	
Largeur minimale des os nasaux	12,8 ± ^{2,5}	19,2	
Indice largeur des os nasaux	13,4 ± ^{2,6}	16,9	
Largeur postérieure ethmoïde	27,9 ± ^{3,1}	31	
Indice largeur postérieure ethmoïde	29,2 ± ^{2,8}	27,3	
Surface orbitaire de l'os frontal	853 ± ^{98,2}	985,8	1036,4
Surface orbitaire du zygomatique	202,4 ± ^{64,8}	568,8	562
Capacité orbitaire mesurée (en cc)	23,6 ± ^{3,6}	36	

TAB. 28 — Suite : valeurs des variables métriques pour Atapuerca 700 (en millimètres), les moyennes pour la variabilité actuelle sont exprimées avec plus ou moins un écart-type

Variables	Variabilité actuelle	AT 700 d	AT 700 g
Capacité endocrânienne	1381,5 ±114,4 (Grimaud-Hervé 1997)	1125 (Arsuaga <i>et al.</i> 1997)	
Indice de capacité orbitaire	1,8 ±0,2	3,2	
Longueur du canal IO	16,7 ±4,5	19,6	24,6
Indice / L totale	61,7 ±14,3	66	62,1
Longueur IO	26,6 ±2,7	29,7	39,6
Indice / profondeur orbitaire	68,5 ±7	73	96,4
Hauteur de la face moyenne	49,2 ±3,5	56,4	
Hauteur du trapèze facial	30 ±4,9	52,4	
Largeur du nez	24,5 ±2	37,5	
Surface face moyenne+supérieure (mm ²)	2859,4 ±488,8	5494,4	
Surface ouverture nasale (mm ²)	603,3 ±73	1057,1	
Indice	21,5 ±3,5	19,2	

1.2.2.2 Superposition Procuste et ACP

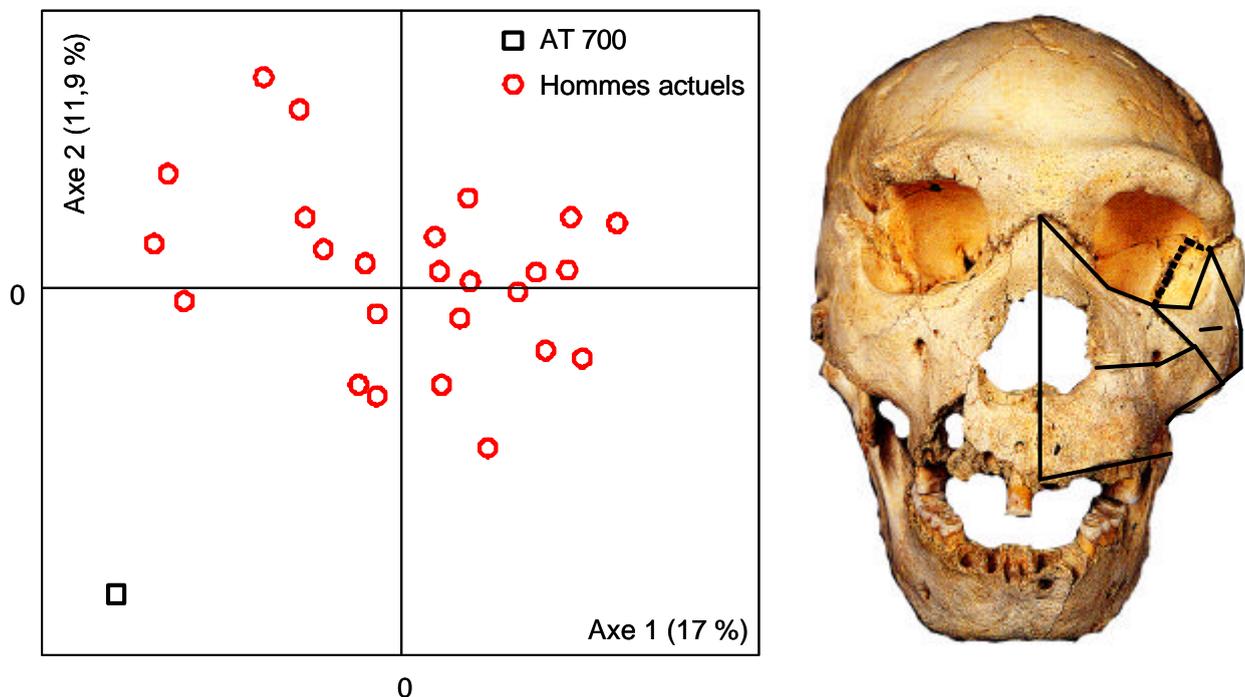


FIG. 42 — Atapuerca 700 : analyse en composantes principales (axes 1 et 2 : 28,9%), photographie (tracé noir : zone numérisée), copyright *Fundación Atapuerca*

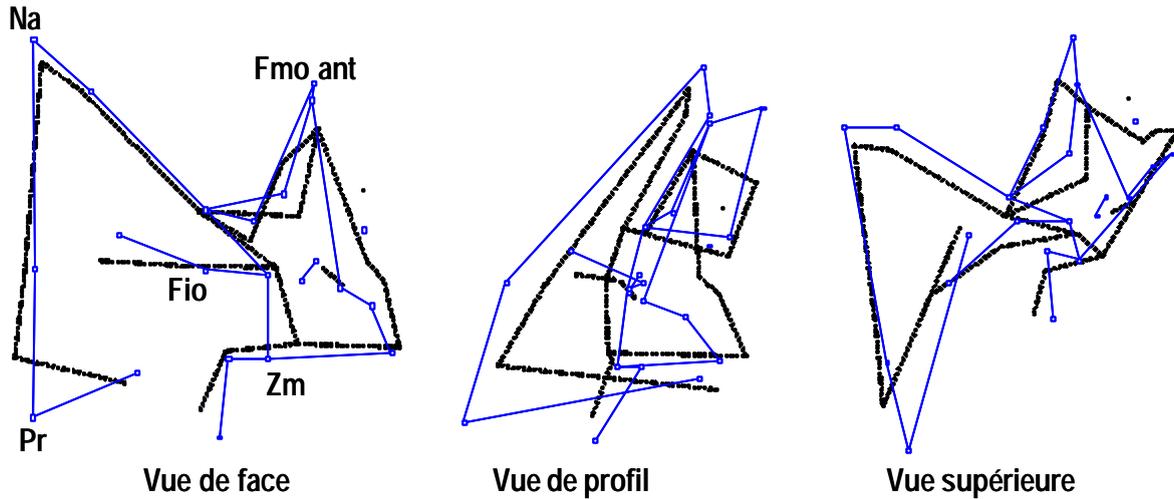


FIG. 43 — Superposition des conformations de l'individu consensus (en tirets) et de la reconstitution théorique de AT700 (en trait plein) : axe 1 (17%), la face (22 points) : AT 700 et les hommes actuels (n=25)

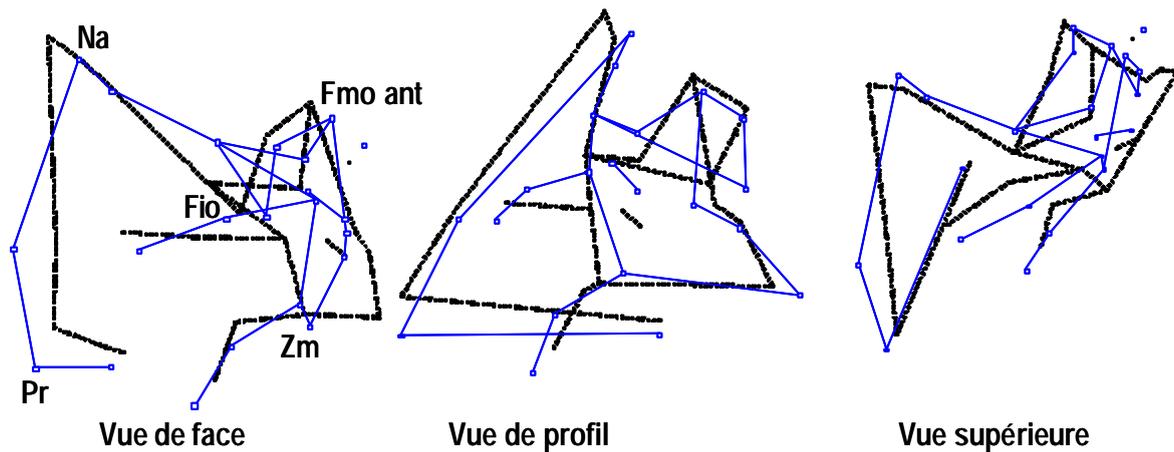


FIG. 44 — Superposition des conformations de l'individu consensus (en tirets) et de la reconstitution théorique de AT700 (en trait plein) : axe 2 (12%), la face (22 points) : AT 700 et les hommes actuels (n=25)

AT 700 se situe aux marges de la variation actuelle concernant l'axe 1 (17%) de l'analyse en composantes principales générée à partir des résidus de la superposition Procuste de la moitié gauche de la face du fossile et de 25 hommes actuels (FIG. 42).

Le spécimen espagnol se caractérise par le fort développement de l'os maxillaire relativement à celui, réduit, de l'os zygomatique (FIG. 43). Ce dernier est en position postérieure. Il s'enracine inférieurement sur le maxillaire. Sa face orbitaire est étendue

verticalement. Enfin la conformation du profil facial médian distingue le fossile de l'homme actuel. Le nasion est en position supéro-inférieure et, à l'inverse, l'épine nasale antérieure est fortement projetée vers l'avant. Enfin, la partie sous nasale est haute.

L'axe 2 (11,9%) discrimine AT 700 de la variation actuelle sur la base de la forte projection antérieure de la surface sous orbitaire du maxillaire, de la position haute du bord orbitaire inféro-médial et de l'aspect peu accusé de l'*incisura malaris* (FIG. 44).

L'analyse considérant le plafond de l'orbite et la structure infra-orbitaire (FIG. 45) ne distingue AT 700 de la variation humaine actuelle qu'avec l'axe 2 (16,7%). En effet, l'ensemble du système, depuis le foramen infra-orbitaire sur la face externe du maxillaire jusqu'à l'extrémité postérieure du sillon infra-orbitaire, est plus développé sur le fossile vers le bas et l'avant et le haut et l'arrière (FIG. 46). Les points, Plo et Tr, liés à l'œil, sont en position plus antérieure et, pour le premier, plus inférieure, suggérant une convexité du plafond orbitaire située plus antérieurement et plus basse. Ils sont également plus proches l'un de l'autre.

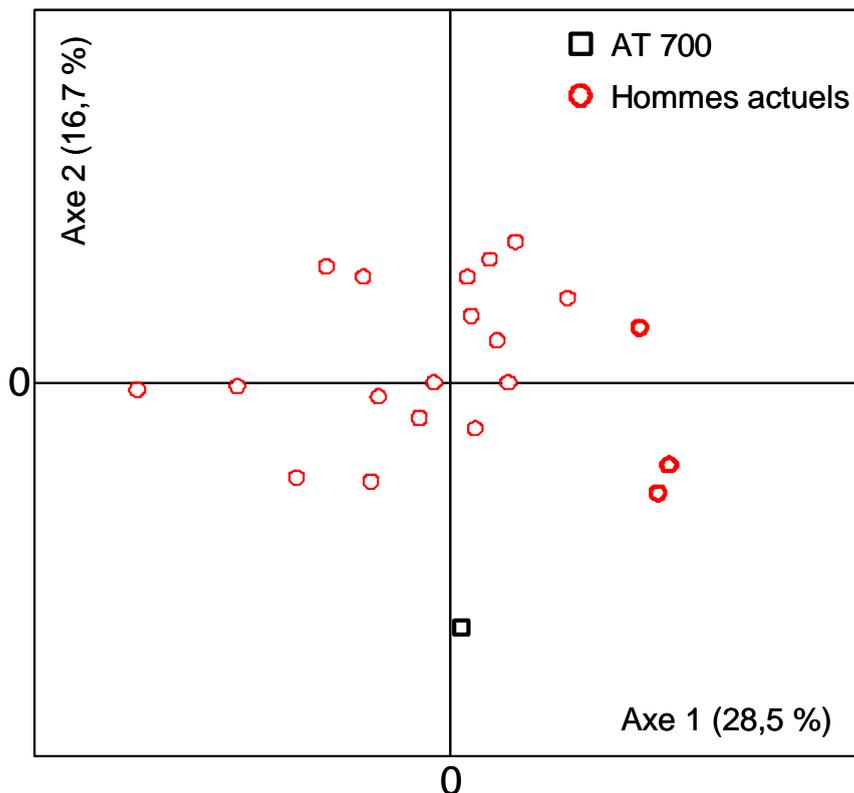


FIG. 45 — Atapuerca 700 : analyse en composantes principales de la cavité orbitaire (9 points), axe 1 (28,5%) et axe 2 (16,7%)

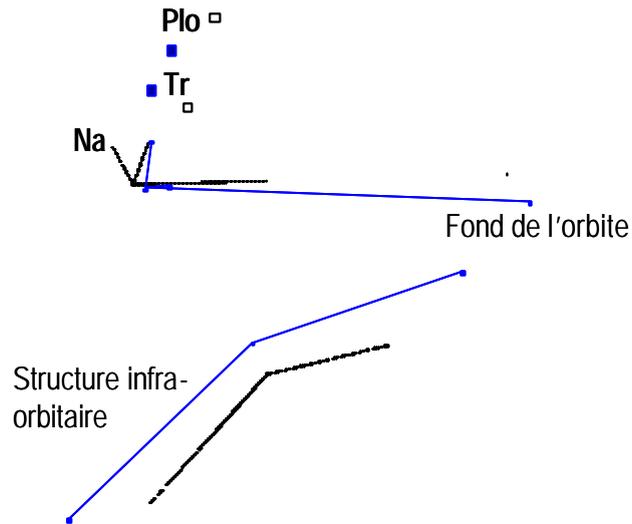


FIG. 46 — Superposition des conformations de l'individu consensus (carrés vides et tirets) et de la reconstitution théorique de AT 700 (trait plein et carrés pleins) : axe 2 (16,7%), AT 700 et les hommes actuels (n=20), vues de profil

1.2.3. Pétralona

1.2.3.1 Variables métriques

TAB. 29 — Valeurs des variables métriques pour Pétralona (en millimètres), les moyennes pour la variabilité actuelle sont exprimées avec plus ou moins un écart-type

Variables	Variabilité actuelle	Pétralona d	Pétralona g
Hauteur os zygomatique	43,7 ± 3	58,3	54,7
Longueur os zygomatique	53,4 ±3,7		65,3
Indice os zygomatique	82 ±6,4		83,7
Hauteur faciale supérieure	67,3 ±5	94,1	
Indice facial os zygomatique	65,8 ±12,5	61,9	58
Longueur processus maxillaire	26 ±3,2		33,4
Indice longueur processus maxillaire	48,5 ±4,2		51,2
Longueur processus temporal	33 ±3		37,6
Indice longueur processus temporal	61,8 ±4,4		57,5
Hauteur du processus frontal	29,8 ±2,9		36,6
Indice du processus frontal	68,1 ±5		66,9
Hauteur bord orbitaire latéral	31,5 ±1,9	38,4	34,9
Angle au bord orbitaire latéral	109,7 ±6,9	109,8	119
Flèche au bord orbitaire latéral	7,6 ±1,7	9,3	6,9
Indice du bord orbitaire latéral	24 ±5	24,3	19,6
Largeur orbitaire	43,5 ±2,6	59,6	58,5
Indice largeur orbitaire	45,6 ±1,6	48,4	47,5
Angle antérieur	97,6 ±12,3		92,5
Angle postérieur	83,8 ±6,4		89,7
Angle transversal	130,1 ±5,8		133,8
Flèche au point Zc	11,2 ±2		13,4
Indice flèche au point Zc	20,9 ±3,4		20,5
Largeur faciale orbitaire interne	95,5 ±5,1	123,1	
Largeur bizygomatique minimale	55 ±5,2	70	
Indice bi-zygo-orbitaire	57,5 ±5,3	56,9	
Largeur faciale moyenne	94,7 ±5,4	114	
Indice bi-zygo-maxillaire	99,3 ±6	92,6	
Largeur minimale des os nasaux	12,8 ±2,5	11,7	
Indice largeur des os nasaux	13,4 ±2,6	9,5	
Surface orbitaire du zygomatique	202,4 ±64,8	559,9	-
Hauteur de la face moyenne	49,2 ±3,5	63,6	
Hauteur du trapèze facial	30 ±4,9	41,8	
Largeur du nez	24,5 ±2	35,6	
Surface face moyenne+supérieure (mm ²)	2859,4 ±488,8	4963	
Surface ouverture nasale (mm ²)	603,3 ±73	1131,5	
Indice	21,5 ±3,5	22,8	

Les valeurs des variables observées sur Pétralona sont généralement élevées mais, considérées sous forme d'indice, elles sont comprises dans les limites de la variation

actuelle (TAB. 29). Il en est ainsi pour les données concernant l'os zygomatique : les angles, les proportions des trois processus osseux, la projection du point central de l'os et la configuration du bord orbitaire latéral sont comparables à ceux de l'homme moderne. L'angle d'ouverture de ce dernier est cependant, chez le fossile, asymétrique. La valeur du côté gauche dépasse légèrement la limite supérieure actuelle. La face est haute et large. Au sein de celle-ci, les orbites sont plus larges et la largeur des os nasaux plus courte, relativement aux valeurs de notre référentiel. L'ouverture nasale de Pétralona, comparée à sa superficie faciale, est, par contre, aussi étendue. A l'inverse, la superficie de la face orbitaire de l'os zygomatique est plus développée que chez l'homme actuel.

1.2.3.2 Superposition Procuste et ACP

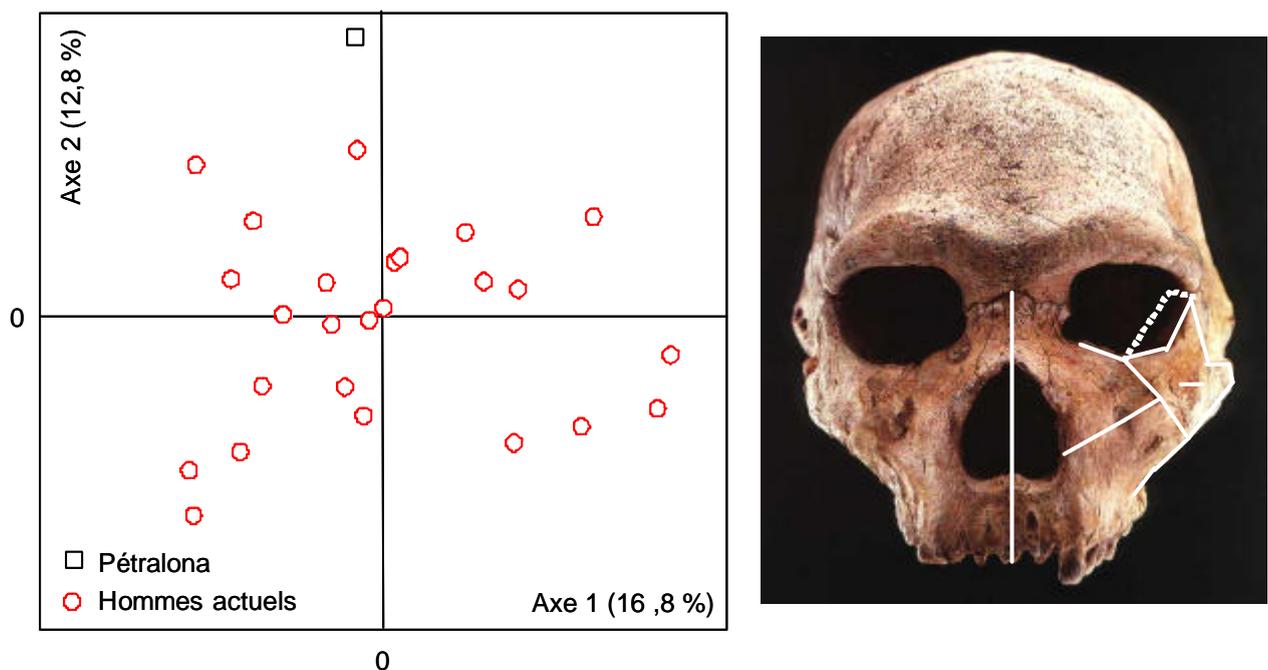


FIG. 47 — Pétralona : analyse en composantes principales (axes 1 et 2 : 29,6%), photographie de Pétralona (tracé blanc : zone numérisée), copyright : David Brill

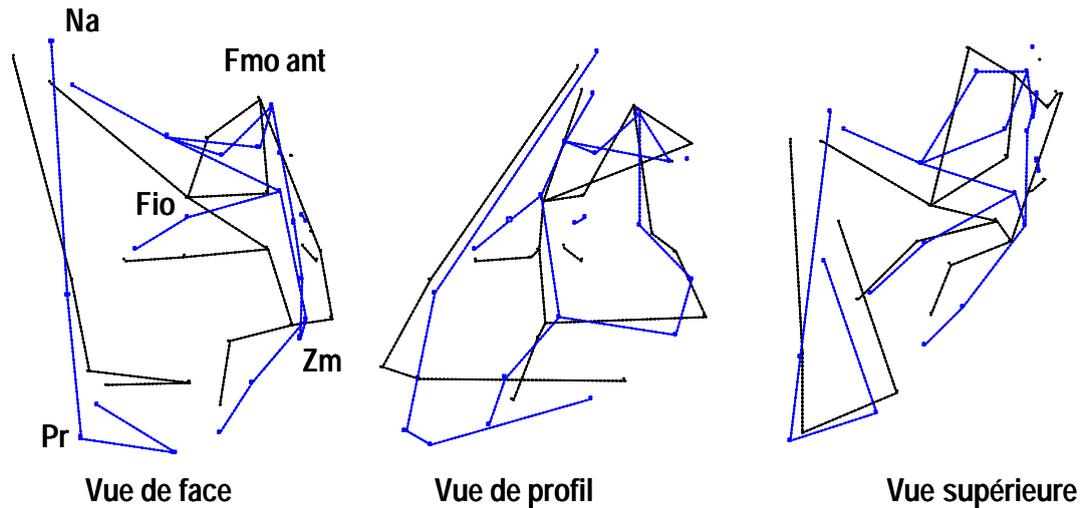


FIG. 48 — Superposition des conformations de l'individu consensus (en tirets) et de la reconstitution théorique de Pétralona (en trait plein) : axe 2 (12,8%), la face (22 points), Pétralona et les hommes actuels (n=25)

L'axe 2 (12,8%) permet de distinguer le spécimen fossile des hommes actuels (FIG. 47). Sa face se caractérise par le fort développement de l'os maxillaire relativement au zygomatique (FIG. 48). Ce dernier est en position postérieure dans le massif facial du fait de la forte proéminence vers l'extérieur du processus zygomatique de l'os maxillaire. De plus, le bord orbitaire inféro-médial, également en position reculée, est haut et la partie sous nasale développée antéro-inférieurement. Enfin, il n'y a pas de dépression du maxillaire dans le sens transversal, au niveau du foramen infra-orbitaire qui est projeté vers l'avant, et l'*incisura malaris* est peu marquée. Cette dernière est fortement oblique antéro-inférieurement.

1.2.4. Kabwe 1

1.2.4.1 Variables métriques

Les dimensions transversales de la face sont toutes, en valeur absolue, fortes (TAB. 30 et TAB. 31). Elles deviennent comparables aux valeurs de notre échantillon moderne, sous forme d'indices. La largeur faciale moyenne doit pourtant être mise à part. Elle paraît courte par rapport à la largeur faciale orbitaire interne. Les valeurs des superficies faciale et nasale sont fortes. La seconde ne représente que 15,1% de la première. Cette proportion est nettement en deçà des limites de notre échantillon d'hommes actuels. L'ouverture nasale de Kabwe 1, relativement au développement de sa face, est donc peu étendue.

Partie 2 : Résultats

TAB. 30 — Valeurs des variables métriques pour Kabwe 1 (en millimètres), les moyennes pour la variabilité actuelle sont exprimées avec plus ou moins un écart-type

Variables	Variabilité actuelle	Kabwe 1 d	Kabwe 1 g
Hauteur os zygomatique	43,7 ± 3	54	53,4
Longueur os zygomatique	53,4 ±3,7		55,5
Indice os zygomatique	82 ±6,4		96,2
Hauteur faciale supérieure	67,3 ±5	94	
Indice facial os zygomatique	65,8 ±12,5	57,4	56,8
Longueur processus maxillaire	26 ±3,2		27,5
Indice longueur processus maxillaire	48,5 ±4,2		49,5
Longueur processus temporal	33 ±3		33,5
Indice longueur processus temporal	61,8 ±4,4		60,3
Hauteur du processus frontal	29,8 ±2,9		32,4
Indice du processus frontal	68,1 ±5		60,7
Hauteur bord orbitaire latéral	31,5 ±1,9	37,5	38,5
Angle au bord orbitaire latéral	109,7 ±6,9	115,4	121,2
Flèche au bord orbitaire latéral	7,6 ±1,7	5,8	7,6
Indice du bord orbitaire latéral	24 ±5	15,6	19,7
Largeur orbitaire	43,5 ±2,6	58,5	58,4
Indice largeur orbitaire	45,6 ±1,6	47,1	47
Profondeur orbitaire	39,1 ±2,7	46,5	47
Indice orbitaire	111,6 ±7,1	125,8	124,1
Angle antérieur	97,6 ±12,3		127,7
Angle postérieur	83,8 ±6,4		85
Angle transversal	130,1 ±5,8		131
Flèche au point Zc	11,2 ±2		13
Indice flèche au point Zc	20,9 ±3,4		23,9
Longueur ethmoïde	25,1 ±2,8	30,7	30,7
Indice longueur ethmoïde	64,2 ±5,7	66,2	65,4
Hauteur ethmoïde	12,8 ±2,1	20,6	18,9
Indice hauteur ethmoïde	33,1 ±6,5	44,2	40,2
Largeur postérieure de l'ethmoïde	27,9 ±3,1	32,7	
Indice largeur postérieure de l'ethmoïde	29,2 ±2,8	26,3	
Largeur faciale orbitaire interne	95,5 ±5,1	124	
Largeur bizygomatique minimale	55 ±5,2	76,9	
Indice bi-zygo-orbitaire	57,5 ±5,3	62	
Largeur faciale moyenne	94,7 ±5,4	104,2	
Indice bi-zygo-maxillaire	99,3 ±6	84	
Largeur minimale des os nasaux	12,8 ±2,5	16,1	
Indice largeur des os nasaux	13,4 ±2,6	13	
Surface orbitaire de l'os frontal	853 ±98,2	1358	1372,6
Indice de contribution os frontal	40,9 ±4,5	34,7	36,4
Surface orbitaire de l'os maxillaire	337,3 ±156,4	530,3	550,8
Indice de contribution os maxillaire	15,9 ±6,3	13,5	14,6
Surface orbitaire de l'os ethmoïde	319,6 ±58,7	632	581,4
Indice de contribution os ethmoïde	15,5 ±3,3	16,1	15,4
Surface orbitaire de l'os sphénoïde	198 ±111,7	517,6	588,6
Indice de contribution os sphénoïde	9,4 ±5	13,2	10,9

TAB. 31 — Suite : valeurs des variables métriques pour Kabwe 1 (en millimètres), les moyennes pour la variabilité actuelle sont exprimées avec plus ou moins un écart-type

Variables	Variabilité actuelle	Kabwe 1 d	Kabwe 1 g
Surface orbitaire du zygomatique	202,4 $\pm 64,8$	669,6	652
Indice de contribution os zygomatique	9,7 ± 3	17	17,3
Surface orbitaire du lacrymal	181 $\pm 37,6$	210	202,2
Indice de contribution os lacrymal	8,6 $\pm 1,7$	5,4	5,4
Capacité orbitaire mesurée (en cc)	23,6 $\pm 3,6$	45	42
Capacité endocrânienne	1381,5 $\pm 114,4$ Grimaud-Hervé 1997	1290 Pycraft 1928	
Indice de capacité orbitaire	1,8 $\pm 0,2$	3,4	3,2
Longueur de la fissure orbitaire inférieure	34,5 $\pm 3,7$	35,1	38,7
Indice fissure orbitaire inférieure	78,2 ± 10	75,6	82,4
Longueur de la fissure orbitaire supérieure	15,8 ± 3	13,8	17,4
Indice fissure orbitaire supérieure	51 $\pm 8,8$	39,2	45
Largeur bi-optique	26,4 $\pm 3,4$	30,6	
Indice bi-canal optique	27,6 $\pm 3,3$	24,7	
Hauteur de la face moyenne	49,2 $\pm 3,5$	59,9	
Hauteur du trapèze facial	30 $\pm 4,9$	49,6	
Largeur du nez	24,5 ± 2	29,6	
Surface face moyenne+supérieure (mm ²)	2859,4 $\pm 488,8$	5766,4	
Surface ouverture nasale (mm ²)	603,3 ± 73	872,8	
Indice	21,5 $\pm 3,5$	15,1	

L'os zygomatique de Kabwe 1 est haut et court comme l'indique la forte valeur de son indice. Ses valeurs angulaires ainsi que les proportions de ses processus osseux sont comparables avec celles de notre référentiel actuel. L'angle antérieur de l'os zygomatique est cependant plus ouvert. De plus, le processus frontal est plus bas, relativement à la hauteur faciale du spécimen. Cette dernière est particulièrement forte. De ce fait, l'indice considérant la hauteur de l'os zygomatique proportionnellement à celle de la face est élevé. Le bord orbitaire latéral est légèrement moins concave et le corps de l'os zygomatique tout aussi proéminent que chez l'homme moderne.

L'orbite est large, mais comparée à la largeur faciale orbitaire interne, elle est semblable aux proportions actuelles. Par contre, l'indice orbitaire élevé indique qu'elle est peu profonde. Les proportions de la lame orbitaire de l'os ethmoïde appartiennent aux limites supérieures de la variation moderne. Comparées aux moyennes actuelles, la fissure orbitaire inférieure est aussi longue tandis que la fissure orbitaire supérieure est plus courte.

Les orbites de Kabwe 1 sont plus volumineuses que celles de l'homme actuel. Son développement cérébral, estimé à 1280-1300 cc (Pycraft 1928), étant moindre, le rapport entre les deux volumes est plus élevé (3,4 à droite et 3,2 à gauche).

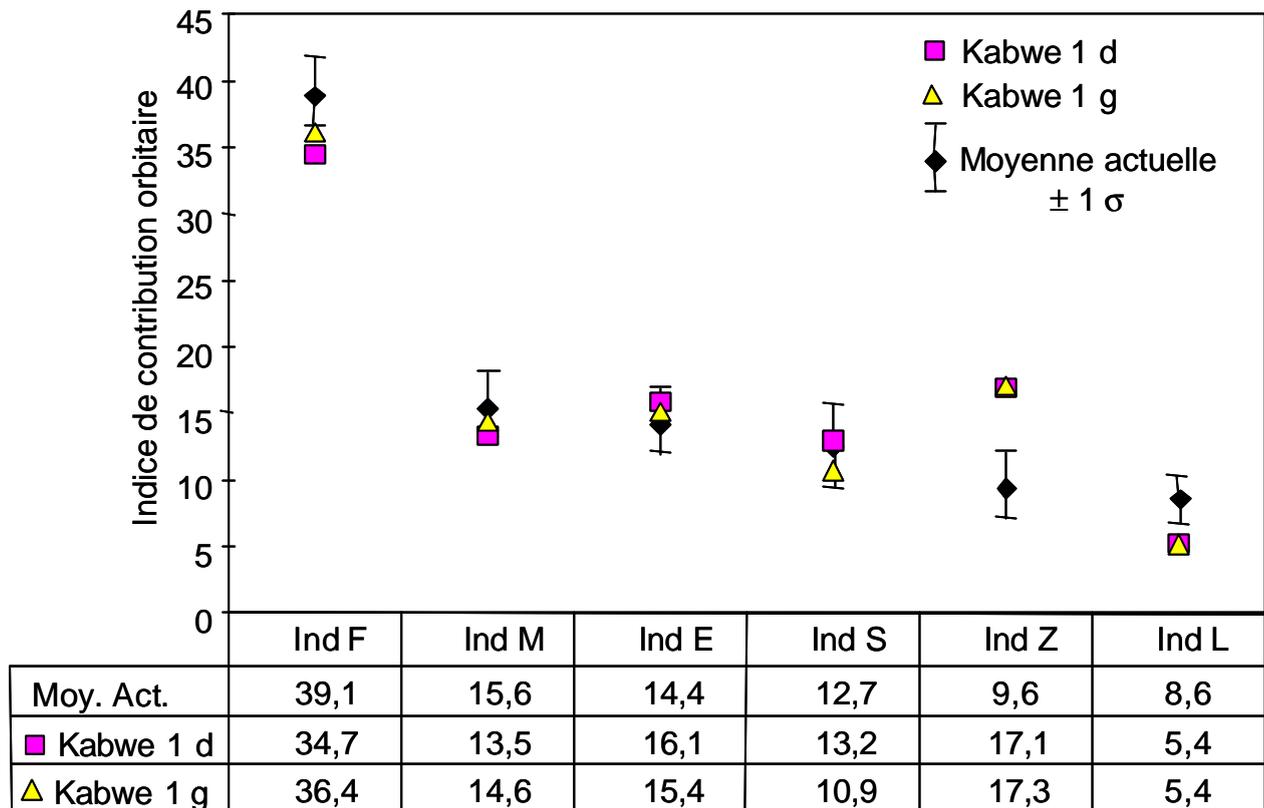


FIG. 49 — Kabwe 1 : Indices de contribution orbitaire des os frontal, maxillaire, ethmoïde, sphénoïde, zygomatique et lacrymal

En superficie, les os frontal, maxillaire, ethmoïde et zygomatique sont plus étendus, comparés au référentiel moderne. Seul l'os lacrymal lui est comparable dans son développement. Rapportées à la somme des superficies, les contributions des os frontal, maxillaire, ethmoïde et sphénoïde s'intègrent dans la variation actuelle (FIG. 49). A l'inverse, le zygomatique est nettement plus développé et le frontal et le lacrymal réduits chez le fossile. Rangés par ordre décroissant, les indices de contribution orbitaire présentent donc une série osseuse différente entre l'homme actuel et le fossile. Chez ce dernier, l'os zygomatique est le plus développé après le frontal alors que c'est l'os maxillaire qui occupe cette position chez l'homme actuel.

1.2.4.2 Superposition Procuste et ACP

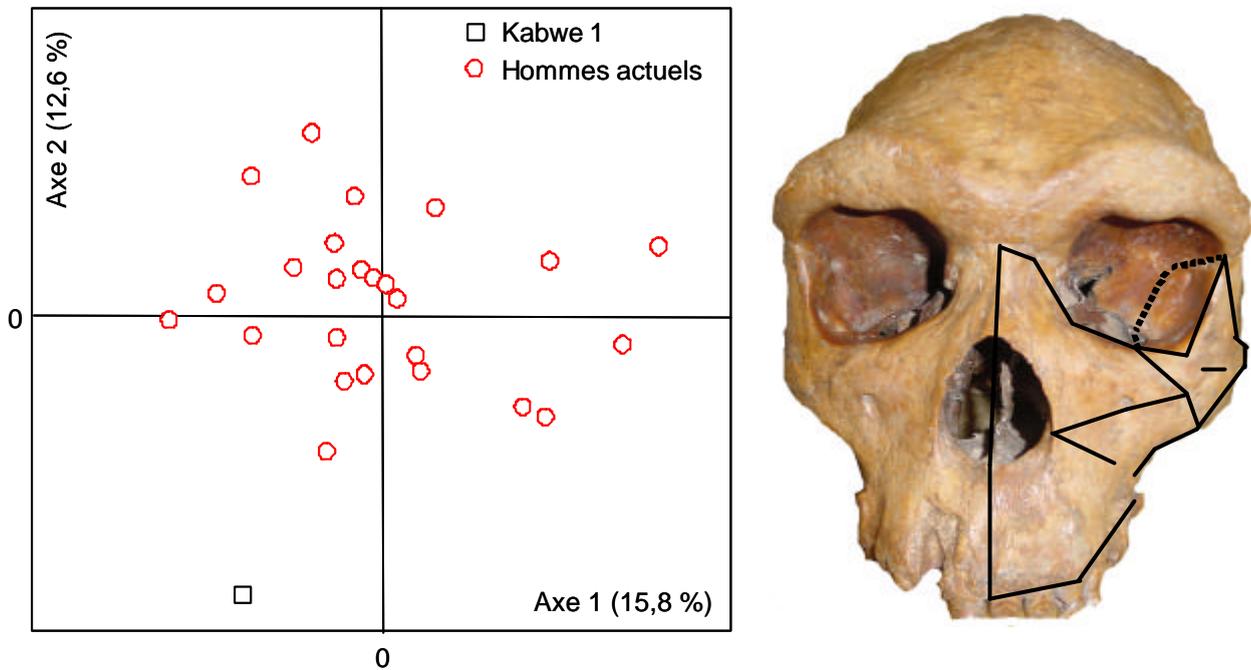


FIG. 50 — Kabwe 1 : analyse en composantes principales (axes 1 et 2 : 28,4%), photographie de Kabwe 1 (tracé noir : zone numérisée)

A l'inverse de l'axe 1, l'axe 2 (12,6%) de l'analyse en composantes principales considérant la face de Kabwe 1 et celle de 25 hommes actuels, permet de mettre en évidence les particularités du fossile qui se place à une de ses extrémités (FIG. 50). Par rapport à la conformation actuelle, le maxillaire est fortement développé (FIG. 51). Le nasion est en retrait tandis que le prosthion est projeté vers le bas et l'avant, déterminant une partie sous nasale haute et prognathe. L'os zygomatique, réduit, est en position postérieure, de même que la partie médiale du bord infra-orbitaire. La face orbitaire de l'os zygomatique, très étendue, est oblique postéro-inféro-médialement. Le processus zygomatique de l'os maxillaire est développé latéralement. Son bord inférieur est faiblement concave et son enracinement en position supérieure. Enfin, une inflexion du maxillaire est notable, transversalement, au niveau du foramen infra-orbitaire qui est situé postérieurement.

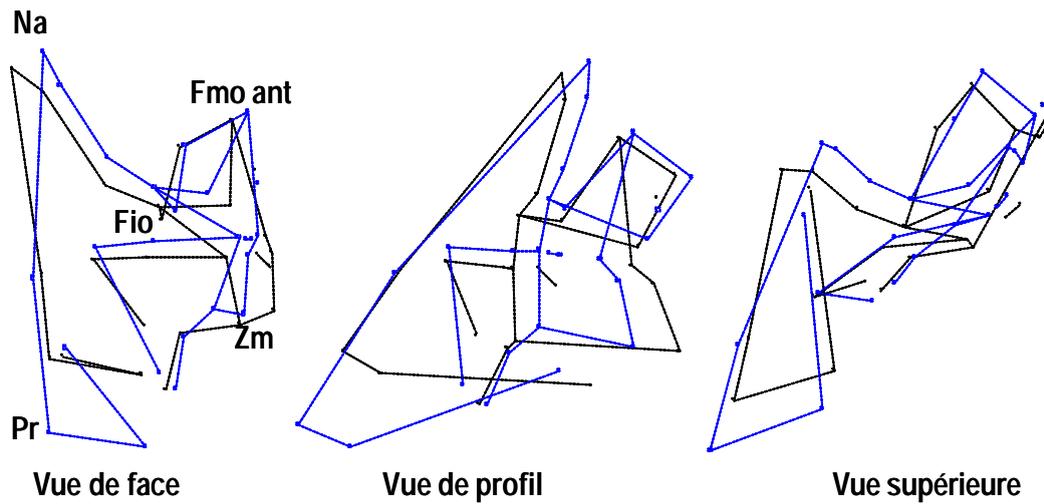


FIG. 51 — Superposition des conformations de l'individu consensus (en tirets) et de la reconstitution théorique de Kabwe 1 (en trait plein) : axe 2 (12,6%), la face (25 points)

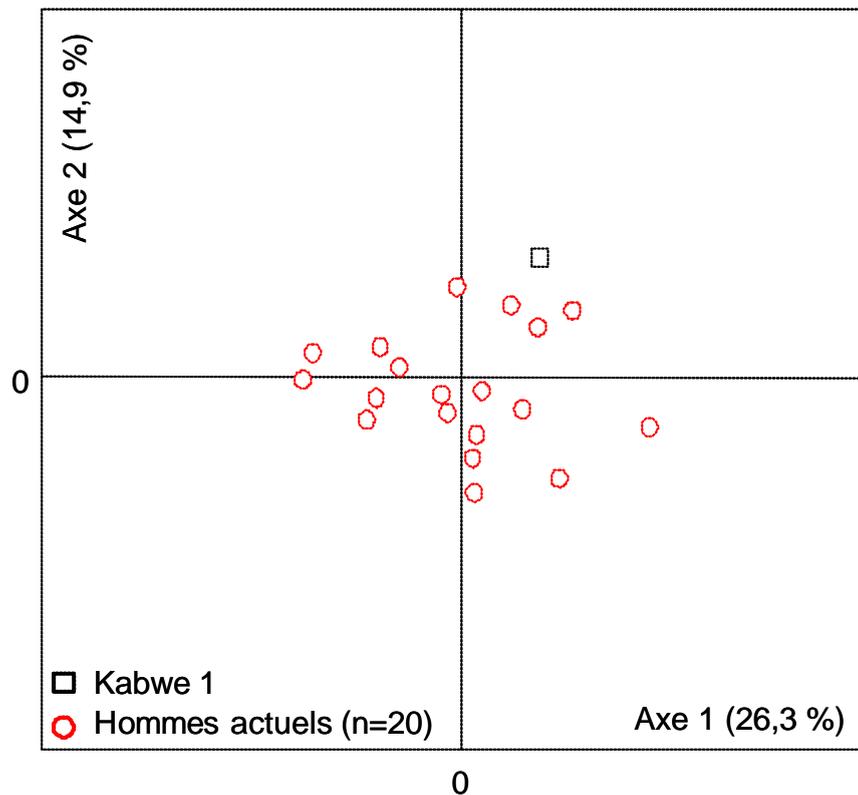


FIG. 52 — Kabwe 1 : analyse en composantes principales de la cavité orbitaire (9 points), axe 1 (26,3%) et axe 2 (14,9%)

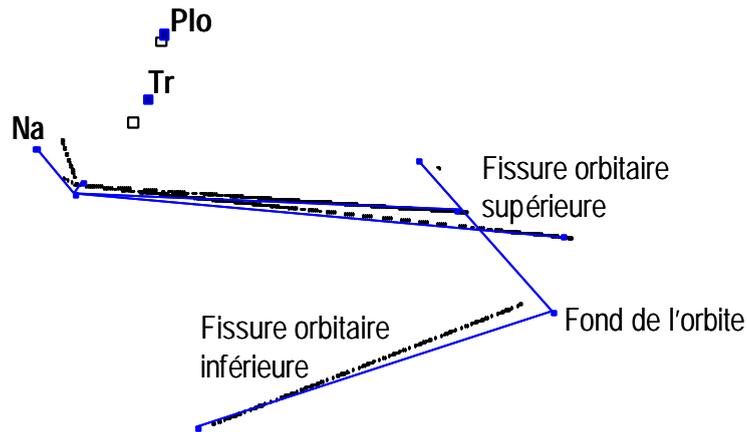


FIG. 53 — Superposition des conformations de l'individu consensus (tirets, carrés vides) et de la reconstitution théorique de Kabwe 1 (trait plein, carrés pleins), vues de profil : axe 2 (14,9%)

Kabwe 1 se confond avec la variation actuelle selon le premier axe (FIG. 52) de l'analyse en composantes principales (26,3%) considérant le plafond et les structures osseuses de l'orbite. Il se place aux marges de celle-ci le long de l'axe 2 (14,9%). C'est la position haute et rapprochée des points Plo et Tr et l'orientation postéro-médiale de la fissure orbitaire inférieure qui tendent à caractériser le fossile (FIG. 53).

1.2.5. Bodo

1.2.5.1 Variables métriques

La face de Bodo est haute et large (TAB. 32). Les dimensions orbitaires sont fortes, même sous forme d'indice tandis que la largeur des os nasaux est étroite. L'os zygomatique est haut en valeur absolue mais, considéré relativement à sa hauteur faciale, il est compris dans la variation moderne. Le bord inféro-latéral de l'orbite est plus haut et plus ouvert chez le fossile alors que son degré de concavité est semblable à la moyenne actuelle. La distance séparant les deux canaux optiques est, proportionnellement à la largeur faciale orbitaire interne, comparable à la valeur moyenne du référentiel. L'os ethmoïde est tout aussi haut mais plus court que chez l'homme actuel. Comparée à ce dernier, la structure osseuse servant à la vascularisation infra-orbitaire est développée dans les mêmes proportions. La capacité orbitaire mesurée à trois reprises est en moyenne de 42,6 cc. Le volume de l'orbite est élevé relativement au développement cérébral du spécimen, estimé à 1205-1250cc (Conroy et al. 2000). L'indice, de 3,5, est donc fort.

TAB. 32 — Valeurs des variables métriques pour Bodo (en millimètres), les moyennes pour la variabilité actuelle sont exprimées avec plus ou moins un écart-type

Variabiles	Variabilité actuelle	Bodo d	Bodo g
Hauteur os zygomatique	43,7 ± 3		56,2
Hauteur faciale supérieure	67,3 ±5	86,7	
Indice facial os zygomatique	65,8 ±12,5		64,9
Hauteur bord orbitaire latéral	31,5 ±1,9		42
Angle au bord orbitaire latéral	109,7 ±6,9		120,9
Flèche au bord orbitaire latéral	7,6 ±1,7		10,8
Indice du bord orbitaire latéral	24 ±5		25,7
Largeur orbitaire	43,5 ±2,6	62,5	64,5
Indice largeur orbitaire	45,6 ±1,6	48,2	49,8
Profondeur orbitaire	39,1 ±2,7	50,5	53,5
Indice orbitaire	111,6 ±7,1	123,8	120,7
Longueur ethmoïde	25,1 ±2,8		30
Indice longueur ethmoïde	64,2 ±5,7		56,2
Hauteur ethmoïde	12,8 ±2,1		21,4
Indice hauteur ethmoïde	33,1 ±6,5		40,1
Largeur faciale orbitaire interne	95,5 ±5,1	129,6	
Largeur minimale des os nasaux	12,8 ±2,5	9,2	
Indice largeur des os nasaux	13,4 ±2,6	7,1	
Surface orbitaire de l'os frontal	853 ±98,2	1579,2	1724,7
Indice de contribution os frontal	40,9 ±4,5		31,5
Surface orbitaire de l'os maxillaire	337,3 ±156,4		748
Indice de contribution os maxillaire	15,9 ±6,3		13,6
Surface orbitaire de l'os ethmoïde	319,6 ±58,7		644,8
Indice de contribution os ethmoïde	15,5 ±3,3		11,8
Surface orbitaire de l'os sphénoïde	198 ±111,7		578,4
Indice de contribution os sphénoïde	9,4 ±5		10,5
Surface orbitaire du zygomatique	202,4 ±64,8		1328,3
Indice de contribution os zygomatique	9,7 ±3		24,2
Surface orbitaire du lacrymal	181 ±37,6		456,8
Indice de contribution os lacrymal	8,6 ±1,7		8,3
Capacité orbitaire mesurée (en cc)	23,6 ±3,6		42,6
Capacité endocrânienne	1381,5 ±114,4 Grimaud-Hervé 1997	1227,5 Conroy <i>et al.</i> 2000	
Indice de capacité orbitaire	1,8 ±0,2		3,5
Longueur du canal IO	16,7 ±4,5		24,5
Indice / L totale	61,7 ±14,3		67,7
Longueur IO	26,6 ±2,7		36,2
Indice / profondeur orbitaire	68,5 ±7		67,7
Largeur bi-optique	26,4 ±3,4	38,1	
Indice bi-canal optique	27,6 ±3,3	29,4	
Hauteur de la face moyenne	49,2 ±3,5	60,8	
Largeur du nez	24,5 ±2	40,9	
Surface ouverture nasale (mm ²)	603,3 ±73	1241,8	

En valeurs absolues, les surfaces orbitaires de chacun des os formant l'orbite gauche de Bodo sont plus étendues que chez l'homme actuel. Les indices de contribution orbitaire

(FIG. 54) mettent en évidence le développement, faible, en proportion, de celle de l'os frontal et fort, de celle de l'os zygomatique. La participation des autres os, maxillaire, ethmoïde, sphénoïde et lacrymal s'intègre dans la variation actuelle.

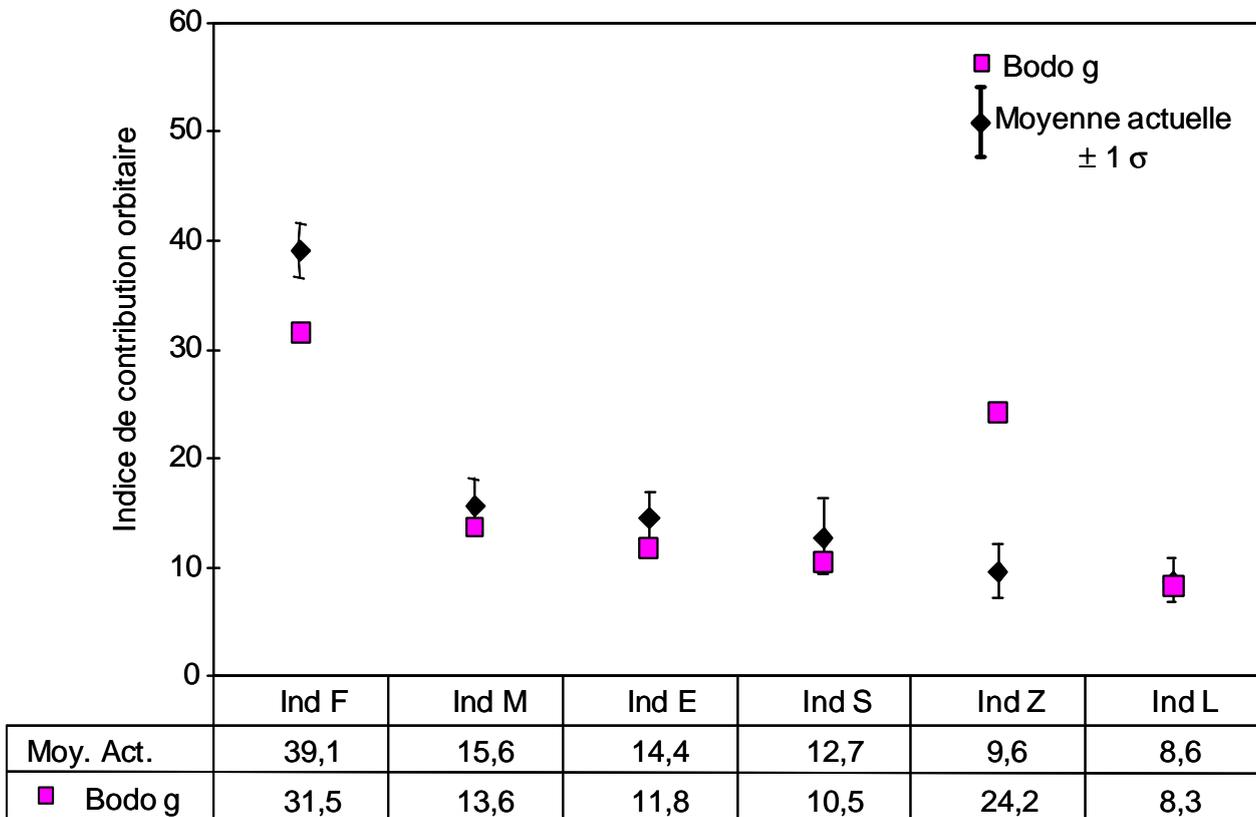


FIG. 54 — Bodo : Indices de contribution orbitaire des os frontal, maxillaire, ethmoïde, sphénoïde, zygomatique et lacrymal

1.2.5.2 Superposition Procuste et ACP

L'axe 1 (22,7%) discrimine des 25 hommes actuels considérés le spécimen de Bodo (FIG. 55) qui se caractérise par une réduction du maxillaire et, à l'inverse, un fort développement de l'os zygomatique (FIG. 56). Ce dernier a une position dans la face comparable à celle de l'homme actuel. Par contre l'*incisura malaris*, dans la continuité de la partie sous orbitaire du maxillaire qui est projetée vers l'avant, est en position antérieure. Le processus zygomatique du maxillaire est développé latéralement. La paroi nasale latérale est proéminente relativement à l'épine nasale antérieure qui est en retrait. Le prosthion, saillant, détermine un net prognathisme sous nasal. Enfin, la face orbitaire de l'os zygomatique est nettement plus étendue que dans la conformation humaine actuelle.

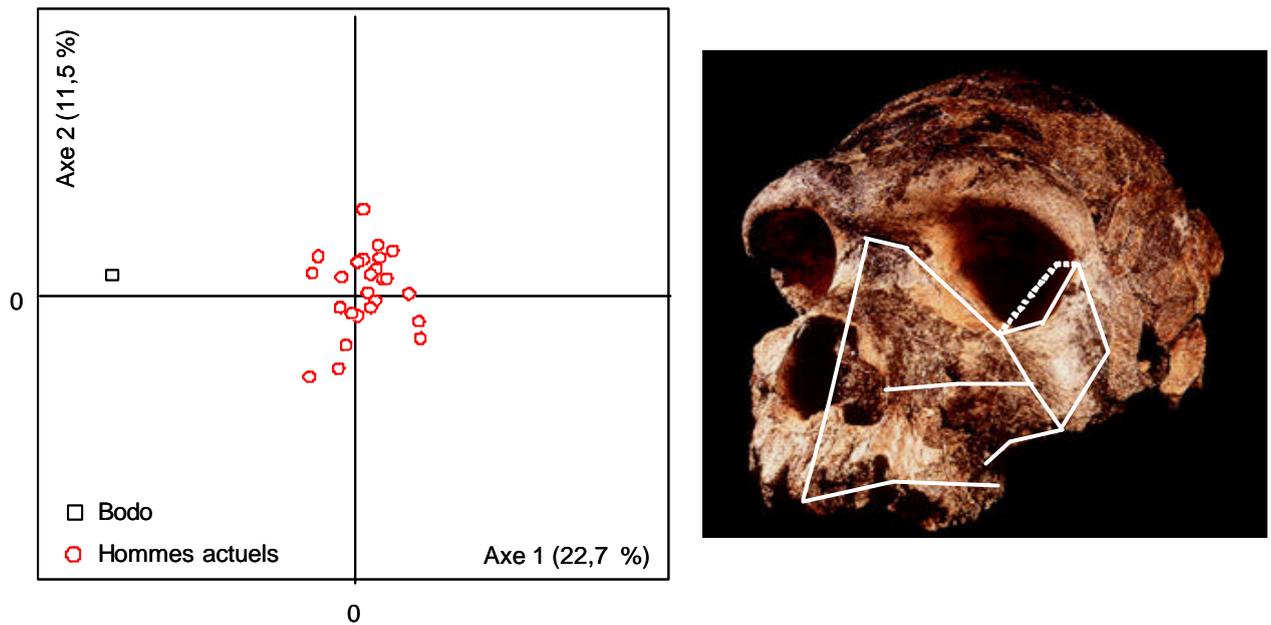


FIG. 55 — Bodo : analyse en composantes principales (axes 1 et 2 : 34,2%), photographie de Bodo (tracé blanc : zone numérisée), copyright : David Brill

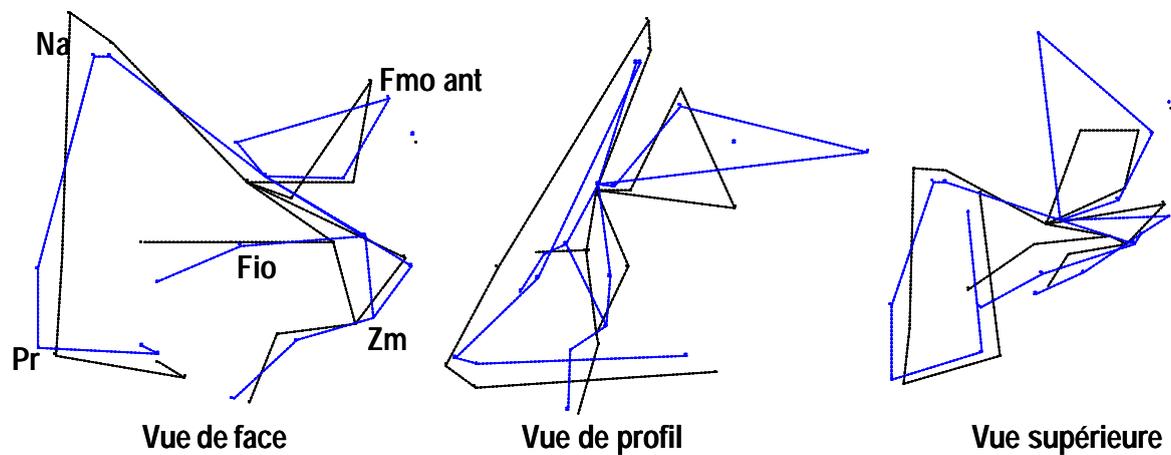


FIG. 56 — Superposition des conformations de l'individu consensus (en tirets) et de la reconstitution théorique de Bodo (en trait plein) : axe 1 (22,7%), la face (18 points), Bodo et l'homme actuel (n=25)

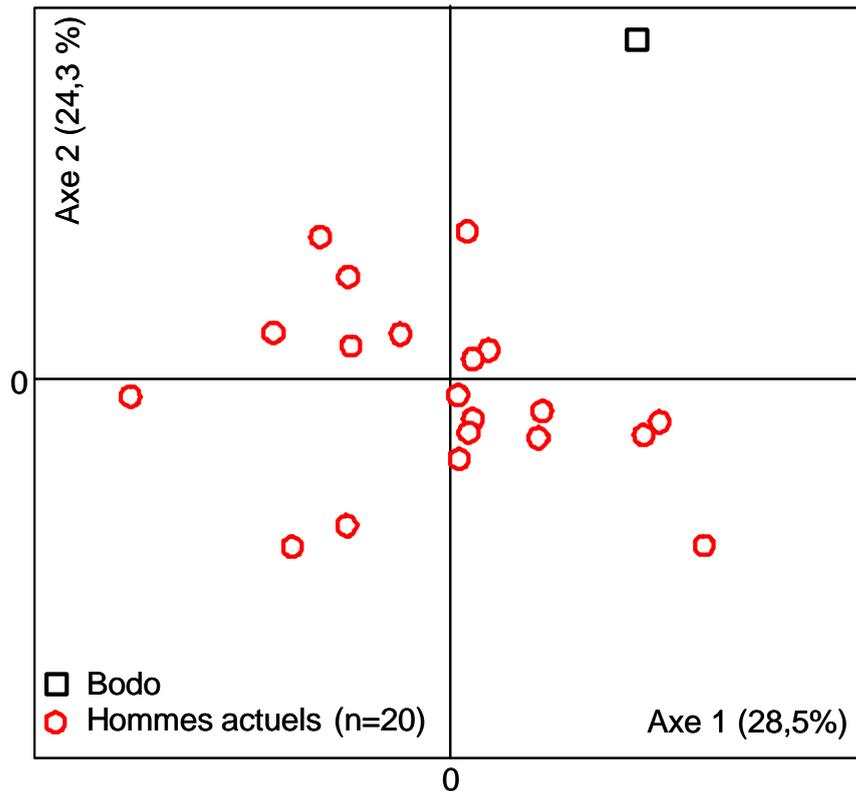


FIG. 57 — Bodo : analyse en composantes principales du plafond orbitaire (9 points), axe 1 (28,5%) et 2 (24,3%)

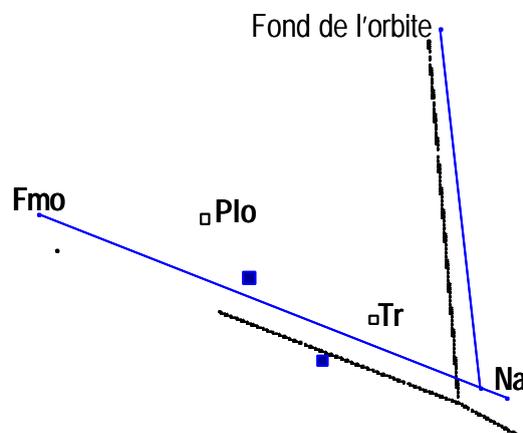


FIG. 58 — Superposition des conformations de l'individu consensus (en tirets) et de la reconstitution théorique de Bodo (en trait plein), vues dans le plan horizontal : axe 2 (24,3%)

Dans l'analyse du plafond orbitaire gauche de Bodo et de 20 hommes actuels (FIG. 57), le fossile ne se distingue de la variation moderne qu'avec le deuxième axe de l'ACP (24,3%). Il y a un décalage dans la conformation du fossile et celle de l'homme actuel (FIG. 58) entre la position reculée des points Mnf et Fmo et avancée de ceux directement liés à l'œil, les points les plus profonds du plafond orbitaire (Plo) et de la fossette trochléaire (Tr). Ces derniers sont également plus proches l'un de l'autre.

1.2.6. Dali

1.2.6.1 Variables métriques

TAB. 33— Valeurs des variables métriques pour Dali (en millimètres), les moyennes pour la variabilité actuelle sont exprimées avec plus ou moins un écart-type

Variables	Variabilité actuelle	Dali d
Hauteur os zygomatique	43,7 \pm 3	43,8
Longueur os zygomatique	53,4 \pm 3,7	67,2
Indice os zygomatique	82 \pm 6,4	65,2
Longueur processus maxillaire	26 \pm 3,2	30
Indice longueur processus maxillaire	48,5 \pm 4,2	44,7
Longueur processus temporal	33 \pm 3	44,6
Indice longueur processus temporal	61,8 \pm 4,4	66,3
Hauteur du processus frontal	29,8 \pm 2,9	32,6
Indice du processus frontal	68,1 \pm 5	74,4
Hauteur bord orbitaire latéral	31,5 \pm 1,9	35,9
Angle au bord orbitaire latéral	109,7 \pm 6,9	111,3
Flèche au bord orbitaire latéral	7,6 \pm 1,7	1,4
Indice du bord orbitaire latéral	24 \pm 5	4
Largeur orbitaire	43,5 \pm 2,6	42,2
Indice largeur orbitaire	45,6 \pm 1,6	36,9
Angle antérieur	97,6 \pm 12,3	77,7
Angle postérieur	83,8 \pm 6,4	91
Angle transversal	130,1 \pm 5,8	127,4
Flèche au point Zc	11,2 \pm 2	14,9
Indice flèche au point Zc	20,9 \pm 3,4	22,2
Largeur faciale orbitaire interne	95,5 \pm 5,1	114,4

L'os zygomatique de Dali paraît aussi haut mais plus long que chez l'homme actuel (TAB. 33). Il en résulte un indice particulièrement faible. Les proportions des trois processus osseux ainsi que les angles qu'ils forment entre eux sont comparables aux valeurs modernes. L'angle antérieur, nettement plus fermé, doit cependant être mis à part. Enfin le point central de l'os est tout aussi projeté.

Le bord orbitaire latéral, alors qu'il est plus haut et moins concave, partage avec l'homme actuel son degré d'ouverture. L'orbite, relativement à la largeur faciale orbitaire interne qui est forte, est moins large que chez ce dernier.

1.2.6.2 Superposition Procuste et ACP

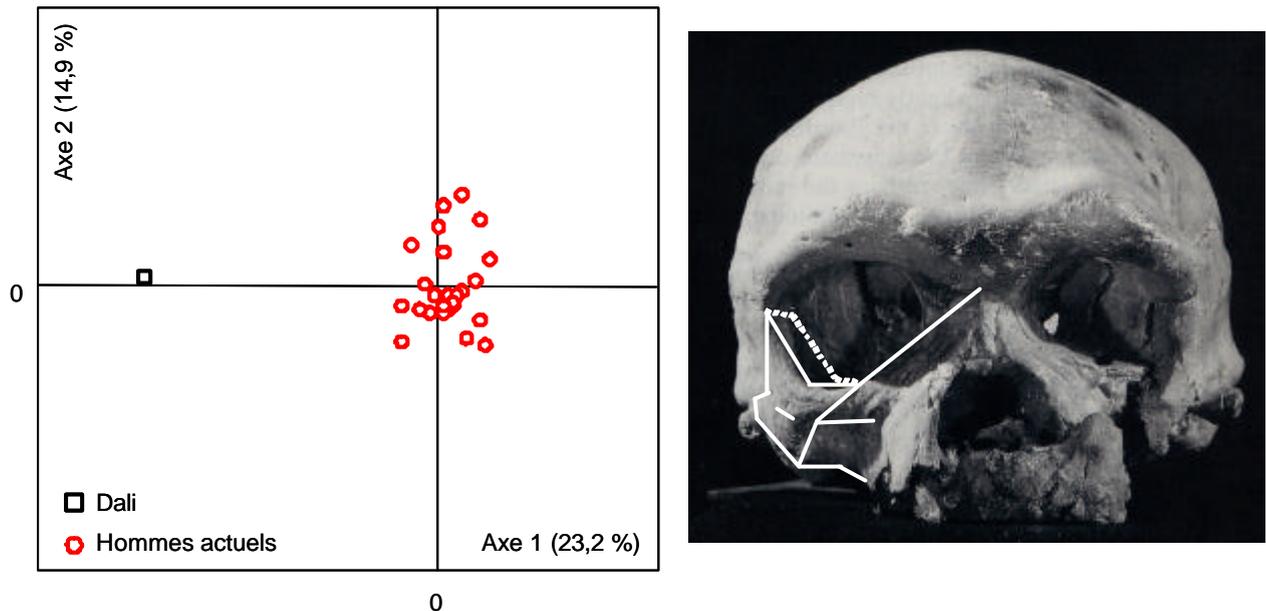


FIG. 59 — Dali : analyse en composantes principales (axes 1 et 2 : 38,1%), photographie de Dali (tracé blanc : zone numérisée)

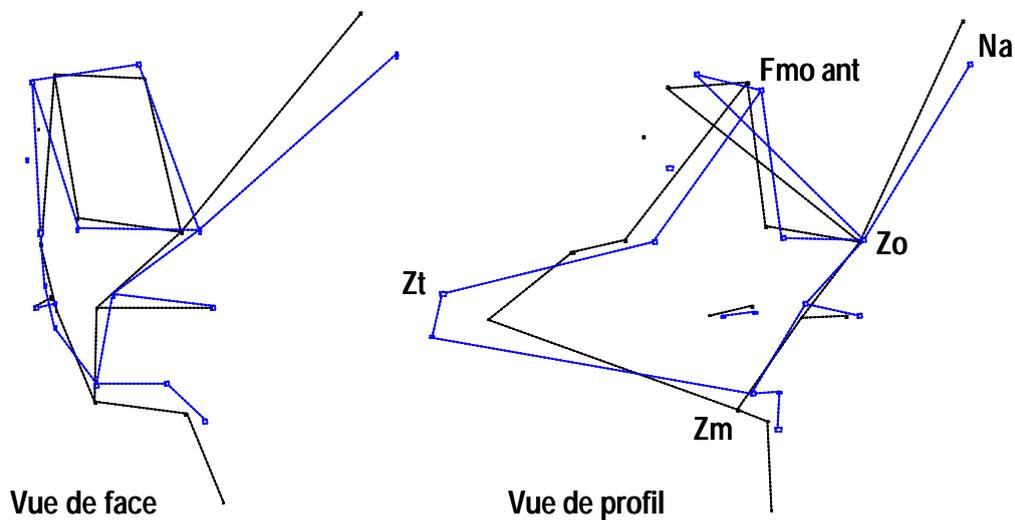


FIG. 60 — Superposition des conformations de l'individu consensus (en tirets) et de la reconstitution théorique de Dali (en trait plein) : axe 1 (23,2%), Dali et les hommes actuels (n=25)

L'analyse ne prend en compte que l'os zygomatique et le processus zygomatique de l'os maxillaire droits de Dali et de 25 hommes actuels (FIG. 59). L'axe 1 (23,2%) distingue le

fossile dont le processus temporal est particulièrement allongé (FIG. 60). L'os zygomatique, de même que l'*incisura malaris* qui est courte et nettement marquée, sont en position haute dans la face. La face orbitaire est dirigée vers l'avant. Le développement et l'orientation de l'os zygomatique paraissent cependant comparables entre la conformation de Dali et celle de l'homme actuel. La position du foramen infra-orbitaire est plus antérieure chez le premier, relativement au second.

1.3. Les Néandertaliens

1.3.1. La Ferrassie 1

1.3.1.1 Variables linéaires

TAB. 34 — Valeurs des variables métriques pour La Ferrassie 1 (en millimètres), les moyennes pour la variabilité actuelle sont exprimées avec plus ou moins un écart-type

Variabiles	Variabilité actuelle	La Ferrassie 1d	La Ferrassie 1g
Hauteur os zygomatique	43,7 ± 3	52,7	51,1
Longueur os zygomatique	53,4 ±3,7	-	49,2
Indice os zygomatique	82 ±6,4	-	103,9
Longueur processus maxillaire	26 ±3,2	-	14,6
Indice longueur processus maxillaire	48,5 ±4,2	-	29,8
Longueur processus temporal	33 ±3	-	36,8
Indice longueur processus temporal	61,8 ±4,4	-	74,7
Hauteur du processus frontal	29,8 ±2,9	-	29,5
Indice du processus frontal	68,1 ±5	-	57,7
Hauteur bord orbitaire latéral	31,5 ±1,9	-	25,9
Angle au bord orbitaire latéral	109,7 ±6,9	-	131,9
Flèche au bord orbitaire latéral	7,6 ±1,7	-	3,2
Indice du bord orbitaire latéral	24 ±5	-	12,3
Angle antérieur	97,6 ±12,3	-	124,6
Angle postérieur	83,8 ±6,4	-	98,1
Angle transversal	130,1 ±5,8	-	142,6
Flèche au point Zc	11,2 ±2	-	5,8
Indice flèche au point Zc	20,9 ±3,4	-	11,9
Largeur faciale orbitaire interne	95,5 ±5,1	116,5	
Largeur faciale moyenne	94,7 ±5,4	109	
Indice bi-zygo-maxillaire	99,3 ±6	93,6	
Surface orbitaire de l'os sphénoïde (grd rect)	349 ±87,8	-	466,2
Surface orbitaire du zygomatique	202,4 ±64,8	-	304,2
Hauteur du trapèze facial	30 ±4,9	51,8	
Surface face moyenne+supérieure (mm ²)	2859,4 ±488,8	5841,6	

L'os zygomatique de La Ferrassie 1, dont l'indice est élevé, est haut et court comparé au référentiel moderne (TAB. 34). Le processus maxillaire est particulièrement court et le processus zygomatique long. La hauteur du processus frontal est comparable à la moyenne actuelle. Il est plus bas sous forme d'indice étant donné la forte hauteur de l'os. Les caractéristiques du bord orbitaire latéral sont particulières à cet individu fossile : il est bas, l'angle est ouvert et très peu concave. De même, les fortes valeurs angulaires de l'os zygomatique et le faible degré de projection du point central le distinguent des hommes actuels. Les diamètres transversaux de la face sont larges. Considérés proportionnellement, ils deviennent comparables aux moyennes de notre échantillon actuel. Le trapèze facial est

fortement développé en superficie. De même, la surface orbitaire de l'os zygomatique est plus étendue que chez l'homme actuel. Elle est, par contre, moins développée que celle de l'os sphénoïde, ce qui est généralement observé chez l'homme actuel.

1.3.1.2 Superposition Procruste et ACP

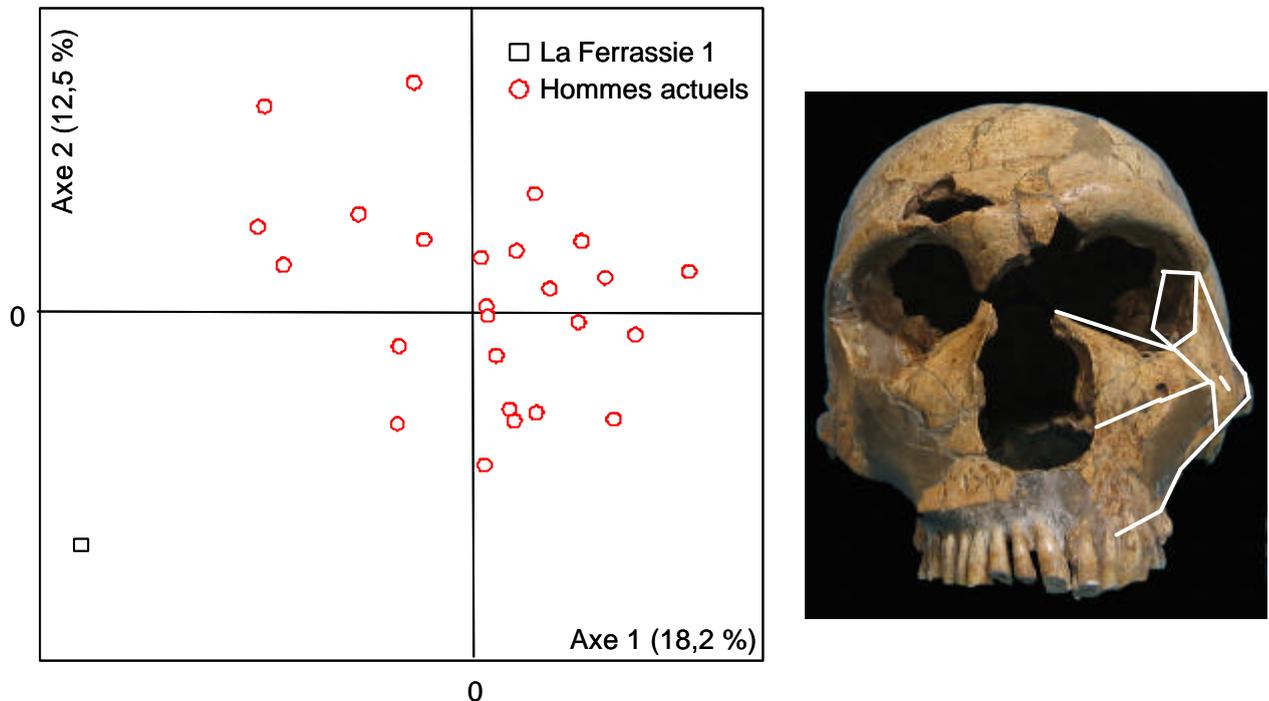


FIG. 61 — La Ferrassie 1 analyse en composantes principales (axes 1 et 2 : 30,7%), photographie La Ferrassie 1 (tracé blanc : zone numérisée)

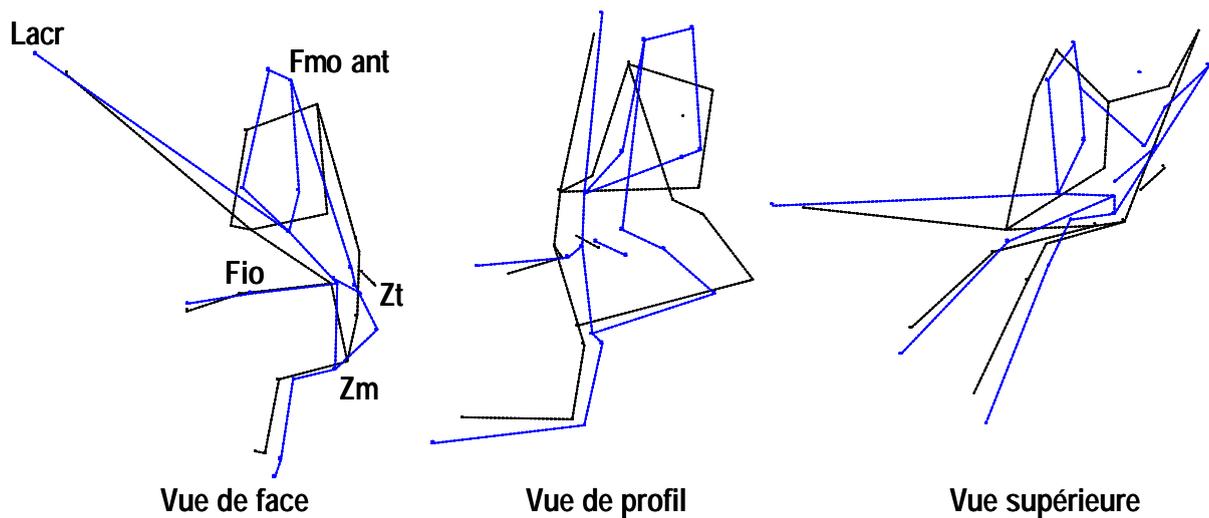


FIG. 62 — Superposition des conformations de l'individu consensus (en tirets) et de la reconstitution théorique de La Ferrassie 1 (en trait plein) : axe 1 (18,2), La Ferrassie 1 et l'homme actuel (n=25)

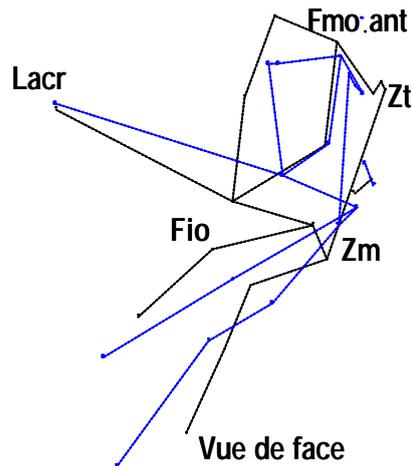


FIG. 63 — Superposition des conformations de l'individu consensus (en tirets) et de la reconstitution théorique de La Ferrassie 1 (en trait plein) : axe 2 (12,5%), La Ferrassie 1 et l'homme actuel (n=25)

L'analyse en composantes principales (FIG. 61) considérant 19 points repères de la face de La Ferrassie 1 et de 25 hommes actuels permet de dissocier, dès le premier axe (18,2%), le fossile. Chez ce dernier, l'os zygomatic est réduit relativement au fort développement du maxillaire (FIG. 62). Il se développe verticalement et est en position postérieure dans le massif facial. Le point central de l'os est peu proéminent latéralement. Le bord infra-orbitaire est en position haute et la canine antéro-latérale. L'*incisura malaris* est faiblement marquée et le foramen infra-orbitaire projeté vers l'avant, ce qui est surtout visible sur l'axe 2 de cette analyse (FIG. 63).

1.3.2. La Chapelle-aux-Saints

1.3.2.1 Variables linéaires

Les proportions de l'os zygomatic du spécimen de la Chapelle-aux-Saints sont comparables à celles de l'homme actuel (TAB. 35). Il en est de même pour les dimensions des trois processus de l'os. Le processus temporal droit paraît cependant plus court, relativement à la longueur totale de l'os. Les angles que ces trois processus forment entre eux sont tous plus ouverts chez ce Néandertalien, comparé aux valeurs de notre référentiel moderne. De plus, le point central de l'os est particulièrement peu proéminent.

La hauteur du bord orbitaire latéral mise à part, sa configuration est comparable entre le fossile et l'homme actuel. Les dimensions faciales transversales et celles de l'orbite sont fortes en valeur absolue alors que, sous forme d'indice, elles s'inscrivent dans les marges de la variation moderne. La face est haute également. Ainsi, comparé à la hauteur faciale totale, l'os zygomatic paraît bas.

Partie 2 : Résultats

TAB. 35 — Valeurs des variables métriques pour La Chapelle-aux-Saints (en millimètres), les moyennes pour la variabilité actuelle sont exprimées avec plus ou moins un écart-type

Variables	Variabilité actuelle	La Chapelle aux Saints d	La Chapelle aux Saints g
Hauteur os zygomatique	43,7 ± 3	42,4	42,8
Longueur os zygomatique	53,4 ±3,7	53,1	56,5
Indice os zygomatique	82 ±6,4	79,9	75,7
Hauteur faciale supérieure	67,3 ±5	82,6	
Indice facial os zygomatique	65,8 ±12,5	51,4	51,8
Longueur processus maxillaire	26 ±3,2	26,8	26,8
Indice longueur processus maxillaire	48,5 ±4,2	50,5	47,4
Longueur processus temporal	33 ±3	29	32,6
Indice longueur processus temporal	61,8 ±4,4	54,5	57,7
Hauteur du processus frontal	29,8 ±2,9	29,5	28,7
Indice du processus frontal	68,1 ±5	69,5	67,1
Hauteur bord orbitaire latéral	31,5 ±1,9	35,6	34,2
Angle au bord orbitaire latéral	109,7 ±6,9	112,6	108,2
Flèche au bord orbitaire latéral	7,6 ±1,7	7,3	8,5
Indice du bord orbitaire latéral	24 ±5	20,6	24,8
Largeur orbitaire	43,5 ±2,6	51,2	52,9
Indice largeur orbitaire	45,6 ±1,6	44,6	46
Angle antérieur	97,6 ±12,3	129,9	113,3
Angle postérieur	83,8 ±6,4	98,6	111
Angle transversal	130,1 ±5,8	144,3	143,8
Flèche au point Zc	11,2 ±2	5,1	3,5
Indice flèche au point Zc	20,9 ±3,4	9,7	6,2
Largeur faciale orbitaire interne	95,5 ±5,1	114,8	
Largeur bizygomatique minimale	55 ±5,2	69,3	
Indice bi-zygo-orbitaire	57,5 ±5,3	60,4	
Largeur faciale moyenne	94,7 ±5,4	108,8	
Indice bi-zygo-maxillaire	99,3 ±6	94,8	
Largeur minimale des os nasaux	12,8 ±2,5	17,3	
Indice largeur des os nasaux	13,4 ±2,6	15	
Surface orbitaire du zygomatique	202,4 ±64,8	627,4	-
Surface orbitaire du lacrymal	181 ±37,6	133,8	-
Hauteur de la face moyenne	49,2 ±3,5	62,6	
Hauteur du trapèze facial	30 ±4,9	42,4	
Largeur du nez	24,5 ±2	34,1	
Surface face moyenne+supérieure (mm ²)	2859,4 ±488,8	4742,8	
Surface ouverture nasale (mm ²)	603,3 ±73	1067,7	
Indice	21,5 ±3,5	22,5	

La superficie de la face moyenne, synthétisée sous la forme d'un trapèze limité par les largeurs faciale orbitaire interne et faciale moyenne, est plus étendue que chez l'homme actuel. Il en est de même pour la superficie de l'ouverture nasale. Par contre, le rapport de ces deux dimensions est comparable aux valeurs actuelles.

Enfin, la face orbitaire de l'os zygomatique est très fortement développée, comparée à la valeur moyenne actuelle. A l'inverse, celle de l'os lacrymal s'intègre dans les valeurs basses de la variation moderne.

1.3.2.2 Superposition Procuste et ACP

L'axe 1 de l'analyse en composantes principales représentant 18% de la variance permet de mettre en évidence les particularités de la face du fossile par rapport à un échantillon de 25 hommes actuels (FIG. 64). C'est le fort développement du maxillaire, comparé à l'os zygomatique qui est réduit, qui le caractérise (FIG. 65). L'épine nasale antérieure est fortement projetée vers l'avant. Avec le prosthion, elle détermine une partie sous nasale haute et peu prognathe. La canine adopte une position plus antéro-latérale sur l'arcade alvéolaire que chez l'homme actuel. L'os zygomatique, ainsi que l'ensemble du bord infra-orbitaire et le bord inférieur du processus zygomatique du maxillaire, se placent en position reculée dans la face. Le point central de l'os est moins saillant latéralement que chez l'homme actuel. L'axe 2 (12%) met en évidence la forte projection antérieure du foramen infra-orbitaire et du bord latéral de l'ouverture nasale chez le fossile, contrairement à la conformation actuelle (FIG. 66).

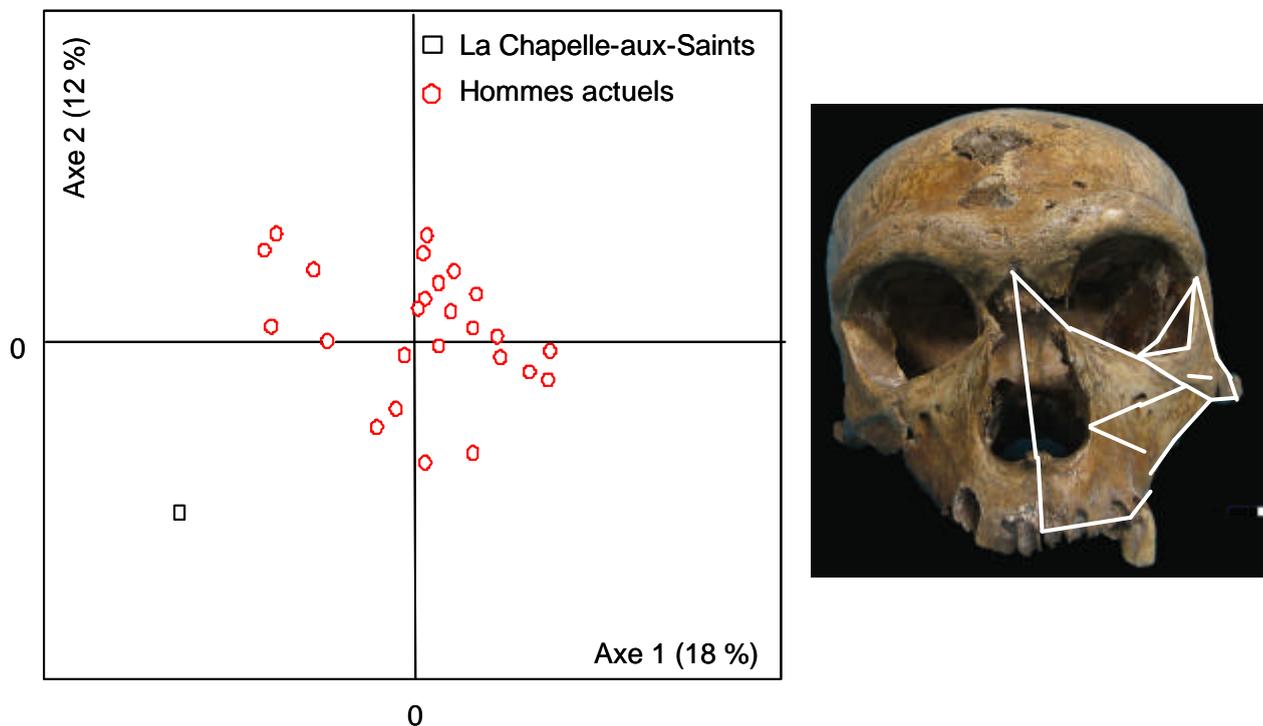


FIG. 64 — La Chapelle-aux-Saints : analyse en composantes principales (axes 1 et 2 : 30%), photographie de La Chapelle-aux-Saints (tracé blanc : zone numérisée)

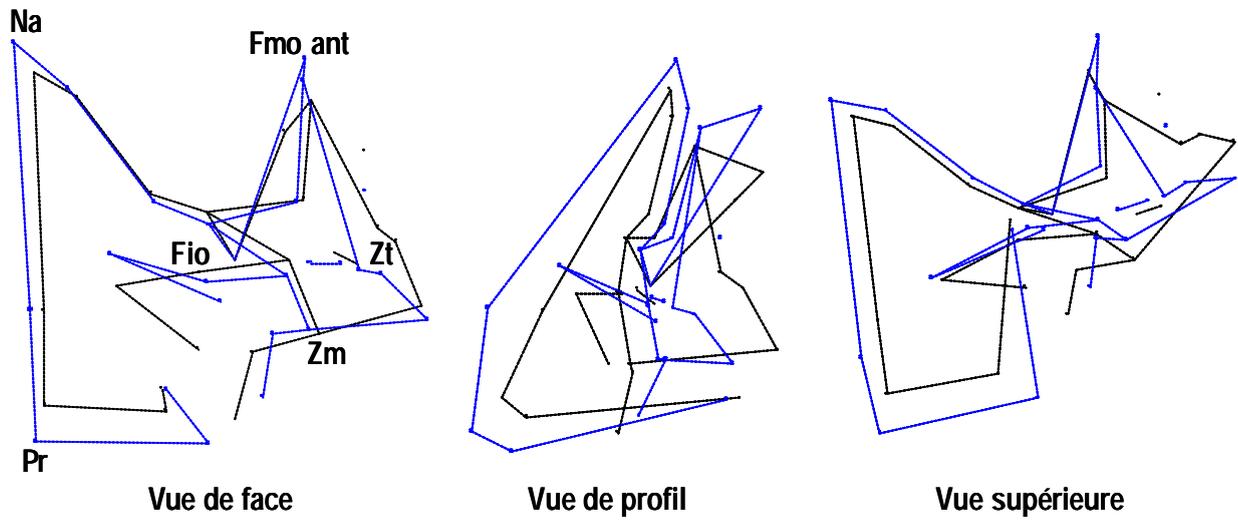


FIG. 65 — Superposition des conformations de l'individu consensus (en tirets) et de la reconstitution théorique de La Chapelle-aux-Saints (en trait plein) : axe 1 (18%)

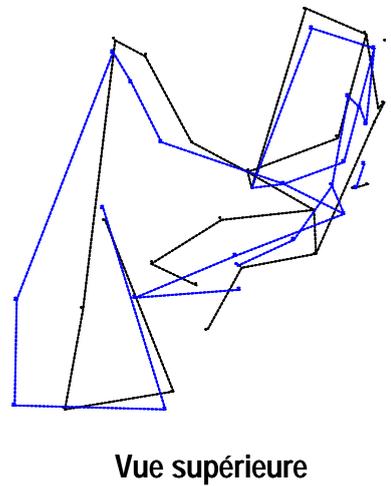


FIG. 66 — Superposition des conformations de l'individu consensus (en tirets) et de la reconstitution théorique de La Chapelle-aux-Saints (en trait plein) : axe 2 (12%)

1.3.3. La Quina H5

1.3.3.1 Variables linéaires

TAB. 36 — Valeurs des variables métriques pour La Quina H5 (en millimètres), les moyennes pour la variabilité actuelle sont exprimées avec plus ou moins un écart-type

Variables	Variabilité actuelle	La Quina H5d	La Quina H5g
Hauteur os zygomatique	43,7 ± 3	43,3	47,7
Longueur os zygomatique	53,4 ±3,7	-	42,4
Indice os zygomatique	82 ±6,4	-	105,4
Longueur processus maxillaire	26 ±3,2	-	22,8
Indice longueur processus maxillaire	48,5 ±4,2	-	53,8
Longueur processus temporal	33 ±3	-	21,5
Indice longueur processus temporal	61,8 ±4,4	-	50,7
Hauteur du processus frontal	29,8 ±2,9	-	28,8
Indice du processus frontal	68,1 ±5	-	64,3
Hauteur bord orbitaire latéral	31,5 ±1,9	30,6	33
Angle au bord orbitaire latéral	109,7 ±6,9	127,7	116,5
Flèche au bord orbitaire latéral	7,6 ±1,7	3,5	7,5
Indice du bord orbitaire latéral	24 ±5	11,5	22,6
Angle antérieur	97,6 ±12,3	-	121,6
Angle postérieur	83,8 ±6,4	-	106,9
Angle transversal	130,1 ±5,8	-	145,9
Flèche au point Zc	11,2 ±2	-	0,3
Indice flèche au point Zc	20,9 ±3,4	-	0,8
Largeur faciale orbitaire interne	95,5 ±5,1		98,6
Largeur bizygomatique minimale	55 ±5,2		59,5
Indice bi-zygo-orbitaire	57,5 ±5,3		60,3
Largeur faciale moyenne	94,7 ±5,4		82,9
Indice bi-zygo-maxillaire	99,3 ±6		84,1
Surface orbitaire du zygomatique	202,4 ±64,8	-	498,1

L'os zygomatique de la Quina H5 est aussi haut que la moyenne des hommes actuels mais plus court (TAB. 36). De ce fait, l'indice mettant en relation ces deux variables est élevé. Les processus maxillaire et frontal sont, en proportion, comparables aux valeurs du référentiel moderne tandis que le processus temporal est court. Les angles formés par ces unités osseuses sont nettement plus ouverts et le point central de l'os zygomatique particulièrement moins projeté que chez l'homme actuel. Une forte asymétrie est notable entre les deux bords orbitaires latéraux du spécimen. L'angle est plus ouvert et le bord moins concave à droite. A gauche, les trois variables concernant le bord orbitaire latéral s'inscrivent dans les valeurs modernes. Les dimensions transversales de la face supérieure sont comparables à celles de l'homme actuel. Par contre la largeur faciale moyenne paraît faible

considérée en valeur absolue et en indice. La reconstitution de la calotte crânienne peut être responsable de ce rétrécissement de la partie moyenne de la face de la Quina H5. La superficie de la partie orbitaire de l'os zygomatique est nettement supérieure aux valeurs actuelles.

1.3.3.2 Superposition Procuste et ACP

Étant donné l'état de conservation du fossile, l'analyse ne comprend que les points repères relatifs à l'os zygomatique. L'axe 1 de l'ACP (21,8%) distingue le fossile des 25 hommes actuels considérés (FIG. 67). Ce sont les proportions de l'os zygomatique qui sont en cause (FIG. 68). Ce dernier chez le fossile se développe verticalement, conditionnant la conformation du bord orbitaire latéral qui forme un angle très ouvert. La face orbitaire est très étendue relativement au corps de l'os. Enfin, ce dernier est peu proéminent.

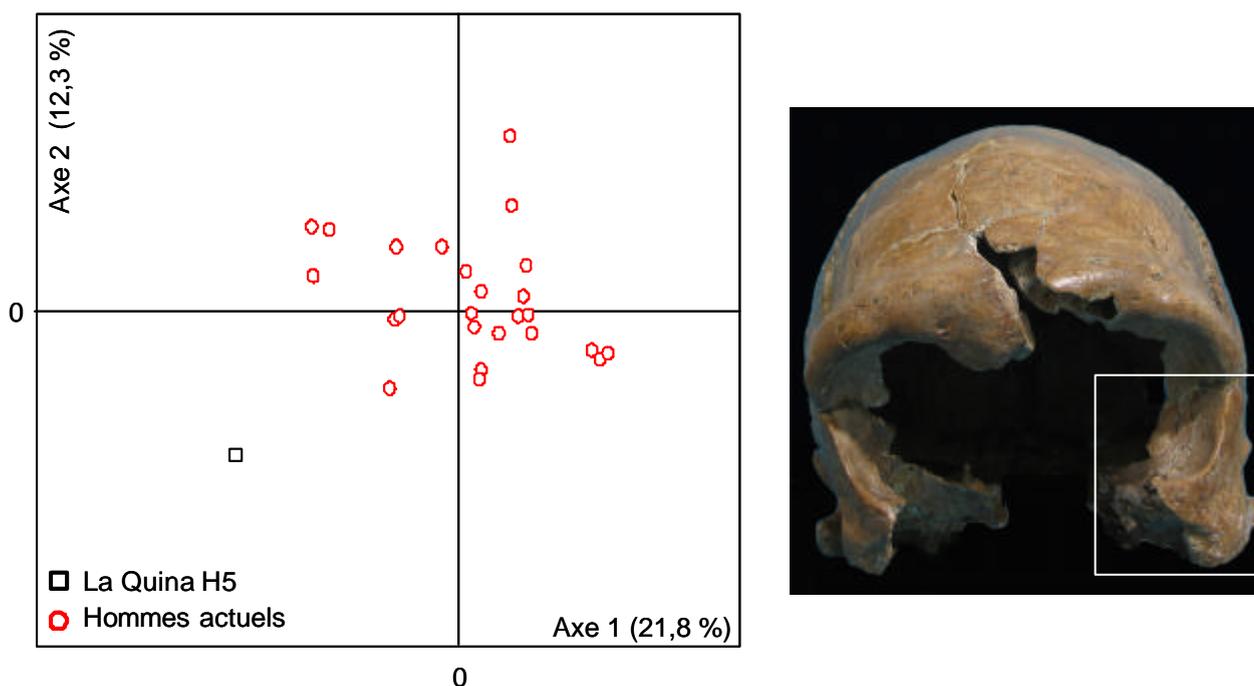


FIG. 67 — La Quina H5 : analyses en composantes principales (axes 1 et 2 : 34,1%), photographie de La Quina H5

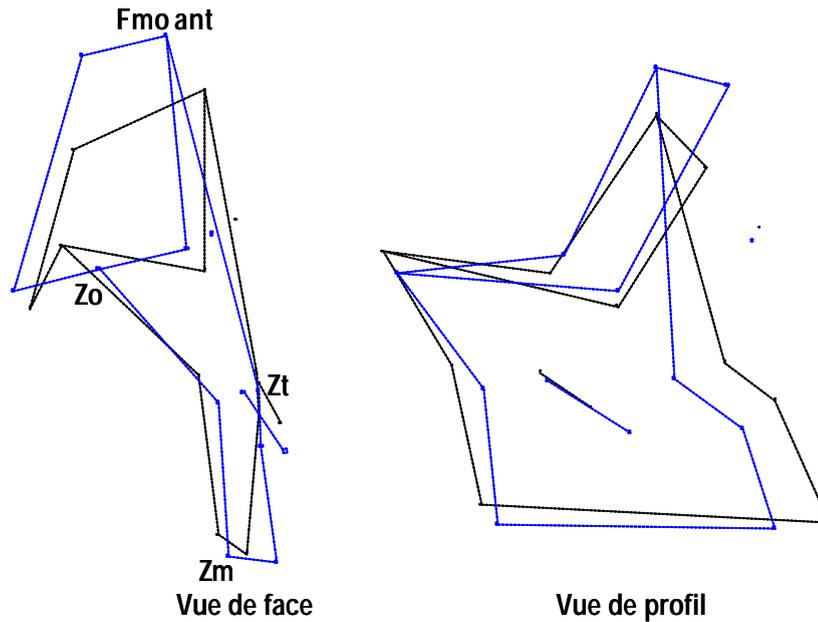


FIG. 68 — Superposition des conformations de l'individu consensus (en tirets) et de la reconstitution théorique de La Quina H5 (en trait plein) : axe 1 (21,8%)

1.3.4. Gibraltar 1 – Forbes' Quarry

1.3.4.1 Variables linéaires

La face de Gibraltar 1 est large (TAB. 37). Sa hauteur ainsi que celle de l'os zygomatique sont comparables avec celles de notre référentiel actuel, de même que la hauteur du bord orbitaire latéral. Son angle d'ouverture est cependant plus fort et son degré de concavité plus faible. Les proportions de l'orbite de Gibraltar 1 sont légèrement supérieures aux moyennes actuelles. La largeur comprise entre les deux canaux optiques, la largeur postérieure de l'ethmoïde ainsi que celle des os nasaux, considérées relativement à la largeur faciale orbitaire interne, sont comprises dans l'étendue de la variabilité actuelle. C'est le cas également de la fissure orbitaire supérieure. A l'inverse, la fissure orbitaire inférieure est plus courte.

TAB. 37 — Valeurs des variables métriques pour Forbes' Quarry (en millimètres), les moyennes pour la variabilité actuelle sont exprimées avec plus ou moins un écart-type

Variabiles	Variabilité actuelle	Gibraltar 1d	Gibraltar 1g
Hauteur os zygomatique	43,7 ± 3	-	43
Hauteur faciale supérieure	67,3 ±5	68,9	
Indice facial os zygomatique	65,8 ±12,5	-	62,3
Hauteur bord orbitaire latéral	31,5 ±1,9	-	32,8
Angle au bord orbitaire latéral	109,7 ±6,9	-	120,6
Flèche au bord orbitaire latéral	7,6 ±1,7	-	1,5
Indice du bord orbitaire latéral	24 ±5	-	4,5
Largeur orbitaire	43,5 ±2,6	52,2	51,3
Indice largeur orbitaire	45,6 ±1,6	48,6	47,7
Profondeur orbitaire	39,1 ±2,7	44,8	44,5
Indice orbitaire	111,6 ±7,1	116,6	115,2
Longueur ethmoïde	25,1 ±2,8	28,9	23,9
Indice longueur ethmoïde	64,2 ±5,7	64,6	53,7
Hauteur ethmoïde	12,8 ±2,1	-	15,5
Indice hauteur ethmoïde	33,1 ±6,5	-	34,9
Largeur postérieure de l'ethmoïde	27,9 ±3,1	29,3	
Indice largeur postérieure de l'ethmoïde	29,2 ±2,8	27,3	
Largeur faciale orbitaire interne	95,5 ±5,1	107,5	
Largeur minimale des os nasaux	12,8 ±2,5	11,9	
Indice largeur des os nasaux	13,4 ±2,6	11,1	
Surface orbitaire de l'os frontal	853 ±98,2	1170,6	1142,3
Indice de contribution os frontal	38 ±3,4	-	39
Surface orbitaire de l'os maxillaire	337,3 ±156,4	-	435,7
Indice de contribution os maxillaire	14,9 ±5,8	-	14,9
Surface orbitaire de l'os ethmoïde	319,6 ±58,7	-	371,2
Indice de contribution os ethmoïde	14,4 ±2,9	-	12,7
Surface orbitaire de l'os sphénoïde (grd rect)	349 ±87,8	-	271
Indice de contribution os sphénoïde	15,6 ±3,7	-	9,2
Surface orbitaire du zygomatique	202,4 ±64,8	-	497,9
Indice de contribution os zygomatique	9 ±2,8	-	17
Surface orbitaire du lacrymal	181 ±37,6	-	212,3
Indice de contribution os lacrymal	8 ±1,5	-	7,2
Capacité orbitaire mesurée (en cc)	23,6 ±3,6	-	33,3
Capacité endocrânienne (Grimaud-Hervé 1997)	1381,5 ±114,4	1280	
Indice de capacité orbitaire	1,8 ±0,2	-	2,6
Longueur de la fissure orbitaire inférieure	34,5 ±3,7	-	26,3
Indice fissure orbitaire inférieure	78,2 ±10	-	59
Longueur de la fissure orbitaire supérieure	15,8 ±3	-	11,2
Indice fissure orbitaire supérieure	51 ±8,8	-	42,6
Largeur bi-optique	26,4 ±3,4	-	26
Indice bi-canal optique	27,6 ±3,3	-	24,3
Hauteur de la face moyenne	49,2 ±3,5	51,9	
Largeur du nez	24,5 ±2	35,7	
Surface ouverture nasale (mm ²)	603,3 ±73	924,9	

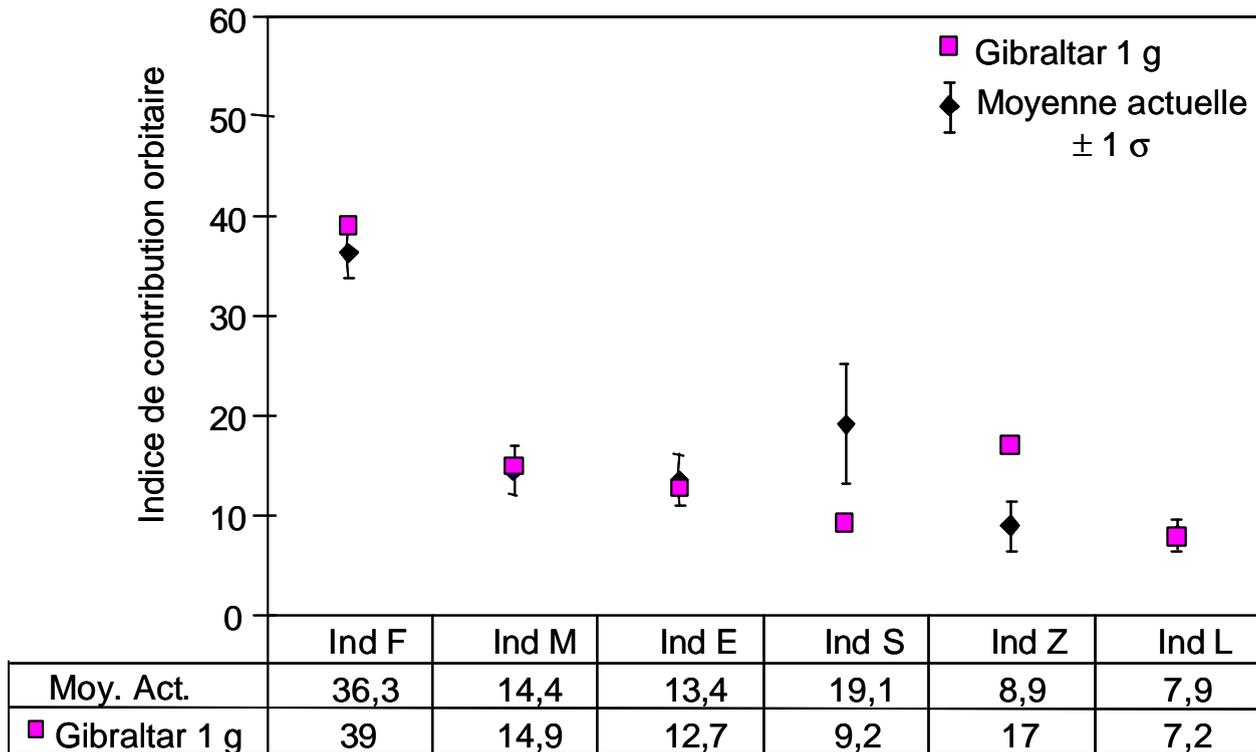


FIG. 69 — Gibraltar 1 : indices de contribution orbitaire des os frontal, maxillaire, ethmoïde, sphénoïde, zygomatique et lacrymal

L'orbite gauche du spécimen étant complète et accessible, nous avons pu calculer les superficies osseuses de chacun des os la constituant (FIG. 69). En valeur absolue, celles des os frontal et zygomatique dépassent les moyennes actuelles. Mises en rapport avec la somme de ces surfaces, seules les contributions des os sphénoïde et zygomatique sortent de la variation actuelle. La face orbitaire de l'os sphénoïde est plus réduite chez le fossile tandis que celle de l'os zygomatique est plus développée.

Le volume de l'orbite mesuré est en moyenne de 33,3 cc. L'indice, comparant ce volume à la capacité endocrânienne estimée à 1280 cc (Grimaud-Hervé 1997), est légèrement supérieur aux valeurs actuelles.

1.3.4.2 Superposition Procuste et ACP

L'axe 1 (24,1%) de l'ACP individualise le fossile (FIG. 70). En effet, comparé à l'homme actuel, le zygomatique est en position haute et postérieure sur Gibraltar 1 (FIG. 71). Le bord infra-orbitaire se situe également supérieurement. Le foramen infra-orbitaire et la paroi nasale latérale sont projetées vers l'avant. L'*incisura malaris* est absente et la canine en position antéro-médiale par rapport à la conformation humaine actuelle.

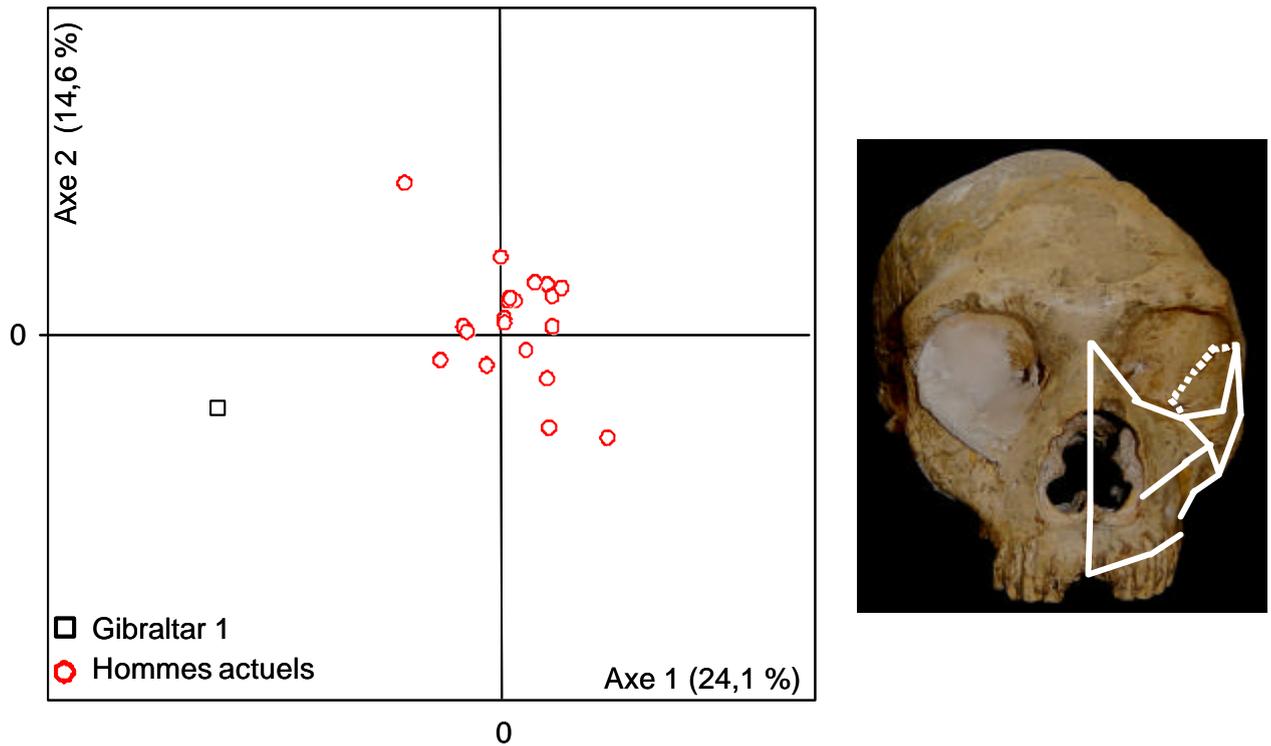


FIG. 70 — Gibraltar 1 : analyse en composantes principales (axes 1 et 2 : 38,7%), photographie de Gibraltar 1 de face (tracé blanc : zone numérisée)

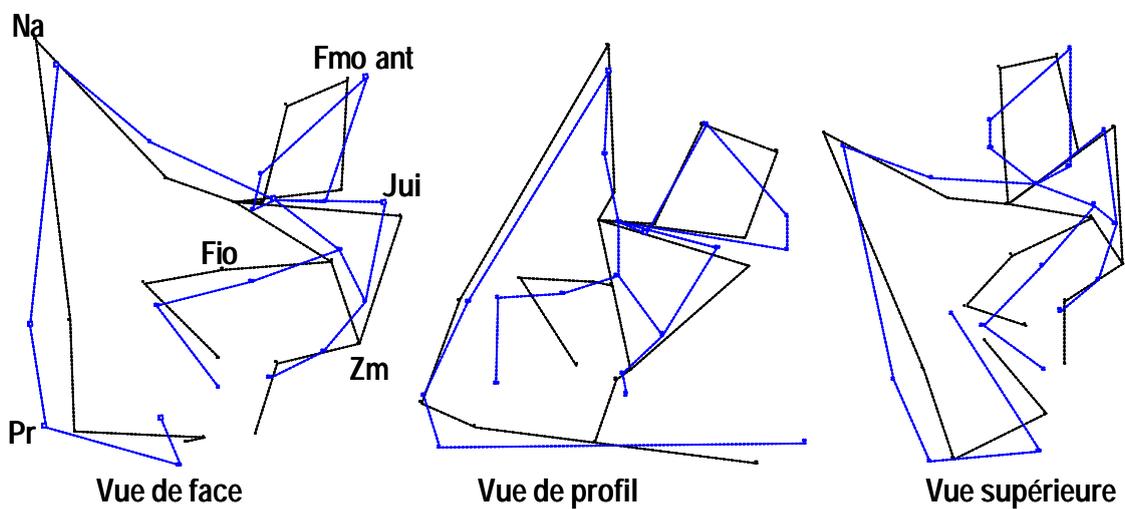


FIG. 71 — Superposition des conformations de l'individu consensus (en tirets) et de la reconstitution théorique de Gibraltar 1 (en trait plein) : axe 1 (24,1%), Gibraltar 1 et les hommes actuels (n=20)

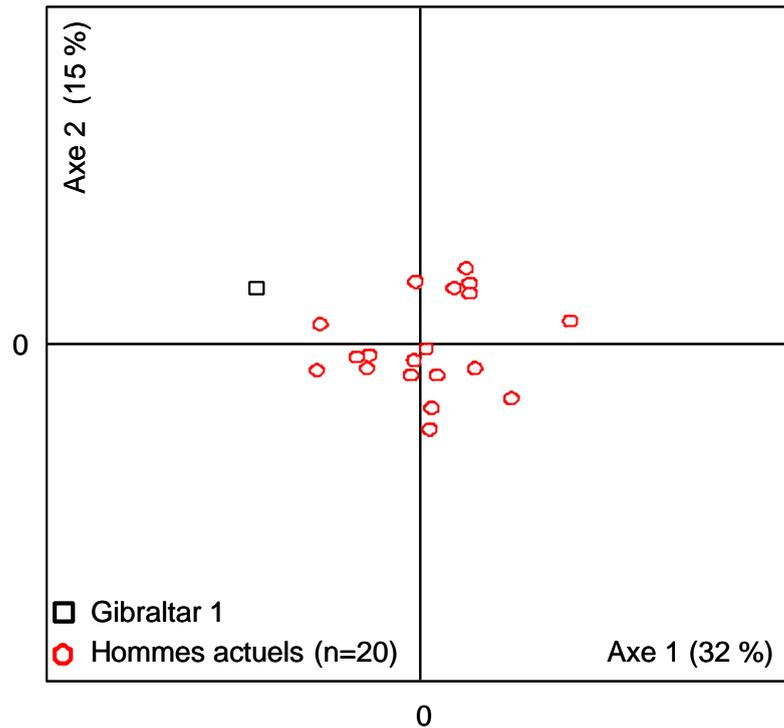


FIG. 72 — Gibraltar 1 : analyses en composantes principales du plafond et la vascularisation orbitaires (9 points), axe 1 (32%) et 2 (15%)

Concernant le plafond et la vascularisation orbitaires (FIG. 72), Gibraltar 1 se distingue de la variation actuelle avec le premier axe de l'analyse en composantes principales (32%). Les fissures orbitaires inférieure et supérieure sont en position reculée dans le fond de l'orbite tandis que les points Plo (le plus profond du plafond orbitaire) et Tr (le plus profond de la fossette trochléaire) sont nettement avancés comparés à leur disposition dans la conformation humaine actuelle (FIG. 73). Ils sont également plus proches l'un de l'autre.

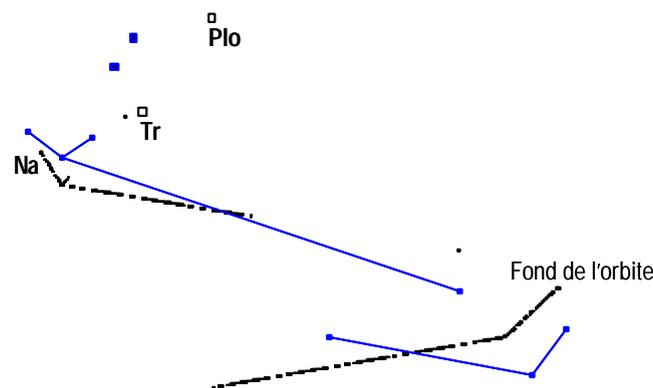


FIG. 73 — Superposition des conformations de l'individu consensus (tirets et carrés vides) et de la reconstitution théorique de Gibraltar 1 (trait plein et carrés pleins), vues de profil : axe 1 (32%)

1.3.5. Krapina 3

1.3.5.1 Variables linéaires

TAB. 38 — Valeurs des variables métriques pour Krapina 3 (en millimètres), les moyennes pour la variabilité actuelle sont exprimées avec plus ou moins un écart-type

Variabes	Variabilité actuelle	Krapina 3 d	Krapina 3 g
Hauteur os zygomatique	43,7 ± 3		44,3
Hauteur bord orbitaire latéral	31,5 ±1,9	31,7	31,1
Angle au bord orbitaire latéral	109,7 ±6,9	125,8	115,6
Flèche au bord orbitaire latéral	7,6 ±1,7	0,7	2,9
Indice du bord orbitaire latéral	24 ±5	2,2	9,3
Largeur orbitaire	43,5 ±2,6	48	47,5
Indice largeur orbitaire	45,6 ±1,6	43,7	43,3
Largeur faciale orbitaire interne	95,5 ±5,1	109,7	
Largeur bizygomatique minimale	55 ±5,2	71,2	
Indice bi-zygo-orbitaire	57,5 ±5,3	64,9	
Largeur minimale des os nasaux	12,8 ±2,5	19,8	
Indice largeur des os nasaux	13,4 ±2,6	18	
Surface orbitaire du zygomatique	202,4 ±64,8	517,5	

La hauteur de l'os zygomatique de Krapina 3 est comparable à celle de l'homme actuel, de même que celle de son bord orbitaire latéral (TAB. 38). Ce dernier, formant un angle plus ouvert, est faiblement concave. Les largeurs faciale orbitaire interne, bizygomatique minimale et minimale des os nasaux sont fortes. Même sous forme d'indices, les proportions de ces diamètres transversaux de la face sont, chez le fossile, différentes des valeurs actuelles. A l'inverse, les largeurs orbitaires sont comparables. Enfin, la face orbitaire de l'os zygomatique est très développée relativement au référentiel moderne.

1.3.5.2 Superposition Procuste et ACP

Le spécimen de Krapina 3 se distingue de la variation actuelle (FIG. 74) pour l'axe 1 (22,2%) de l'analyse en composantes principales. Chez le fossile, le corps de l'os zygomatique est peu développé relativement à sa face orbitaire, très étendue antéro-postérieurement (FIG. 75). Le bord infra-orbitaire est en position haute et postérieure.

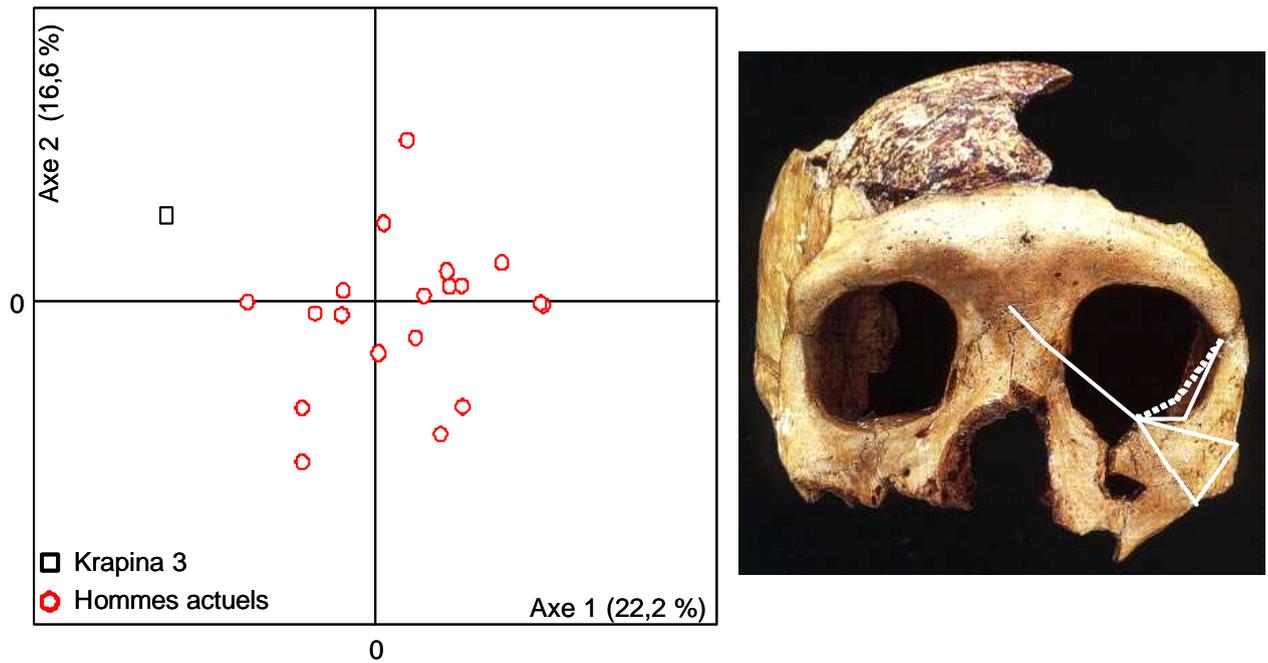


FIG. 74 — Krapina 3 : analyse en composantes principales (axes 1 et 2 : 38,8%), photographie de Krapina 3 de face (tracé blanc : zone numérisée), copyright : David Brill

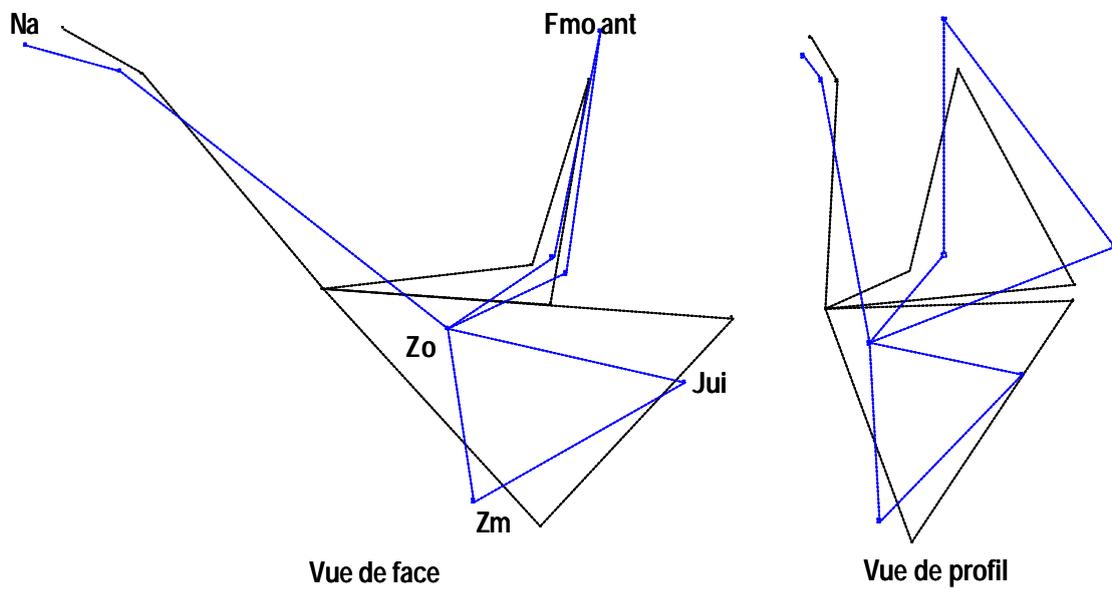


FIG. 75 — Superposition des conformations de l'individu consensus (en tirets) et de la reconstitution théorique de Krapina 3 (en trait plein) : axe 1 (22,2%)

1.3.6. Guattari 1

1.3.6.1 Variables linéaires

TAB. 39 — Valeurs des variables métriques pour Guattari 1 (en millimètres), les moyennes pour la variabilité actuelle sont exprimées avec plus ou moins un écart-type

Variables	Variabilité actuelle	Guattari 1d	Guattari 1g
Hauteur os zygomatique	43,7 ± 3	-	44,2
Longueur os zygomatique	53,4 ±3,7	-	54,5
Indice os zygomatique	82 ±6,4	-	81
Hauteur faciale supérieure	67,3 ±5	84,6	
Indice facial os zygomatique	65,8 ±12,5	-	52,2
Longueur processus maxillaire	26 ±3,2	-	21,8
Indice longueur processus maxillaire	48,5 ±4,2	-	40
Longueur processus temporal	33 ±3	-	36,8
Indice longueur processus temporal	61,8 ±4,4	-	67,5
Hauteur du processus frontal	29,8 ±2,9	-	30,1
Indice du processus frontal	68,1 ±5	-	68,2
Hauteur bord orbitaire latéral	31,5 ±1,9	-	32,7
Angle au bord orbitaire latéral	109,7 ±6,9	-	114,9
Flèche au bord orbitaire latéral	7,6 ±1,7	-	6
Indice du bord orbitaire latéral	24 ±5	-	18,4
Largeur orbitaire	43,5 ±2,6	-	51,1
Profondeur orbitaire	39,1 ±2,7	-	47
Indice orbitaire	111,6 ±7,1	-	108,8
Angle antérieur	97,6 ±12,3	-	129
Angle postérieur	83,8 ±6,4	-	91,7
Angle transversal	130,1 ±5,8	-	135,2
Flèche au point Zc	11,2 ±2	-	10
Indice flèche au point Zc	20,9 ±3,4	-	18,5
Longueur du canal IO	16,7 ±4,5	-	29,9
Indice / L totale	61,7 ±14,3	-	75,4
Longueur IO	26,6 ±2,7	-	39,6
Indice / profondeur orbitaire	68,5 ±7	-	84,4
Largeur minimale des os nasaux	12,8 ±2,5	11,7	
Surface orbitaire de l'os frontal	853 ±98,2	-	1200,2
Surface orbitaire du zygomatique	202,4 ±64,8	-	657,5
Hauteur de la face moyenne	49,2 ±3,5	62,8	
Largeur du nez	24,5 ±2	35,3	
Surface ouverture nasale (mm ²)	603,3 ±73	1108,7	

La face de Guattari 1 est haute et l'os zygomatique est, relativement, bas (TAB. 39). Les dimensions de ce dernier sont comparables entre le spécimen de Guattari 1 et l'homme actuel. Il en est de même pour la configuration du bord orbitaire latéral. Les angles antérieur,

postérieur et transversal de l'os zygomatique sont plus ouverts chez le fossile. Le dernier se situe cependant dans les limites supérieures de la variation actuelle. Le point central de l'os est aussi proéminent. La hauteur du processus frontal est également comprise dans les moyennes de l'homme actuel. A l'inverse, le processus maxillaire est court et le processus temporal long. Les dimensions orbitaires sont plus fortes mais l'indice les mettant en rapport est équivalent aux valeurs du référentiel actuel. Il en est de même pour la longueur du canal infra-orbitaire, proportionnellement à la longueur totale de la structure. Par contre, cette dernière paraît plus longue que chez l'homme actuel, comparée à la profondeur de l'orbite. C'est donc le sillon infra-orbitaire qui est le plus développé. Les superficies de la face orbitaire de l'os zygomatique et de l'os frontal sont plus étendues, relativement aux valeurs de l'échantillon de référence. Ces données brutes isolées sont difficiles à interpréter. Cependant, la contribution de l'os zygomatique paraît très importante si elle est comparée avec celle de l'os frontal. En effet, chez l'homme actuel cette proportion est comprise entre 14,5 et 35,4%. Elle est chez le spécimen fossile de plus de 50%.

Enfin, la largeur minimale des os nasaux est proche des valeurs moyennes du référentiel actuel. A l'inverse, l'ouverture nasale est plus large et sa superficie plus développée.

1.3.6.2 Superposition Procuste et ACP

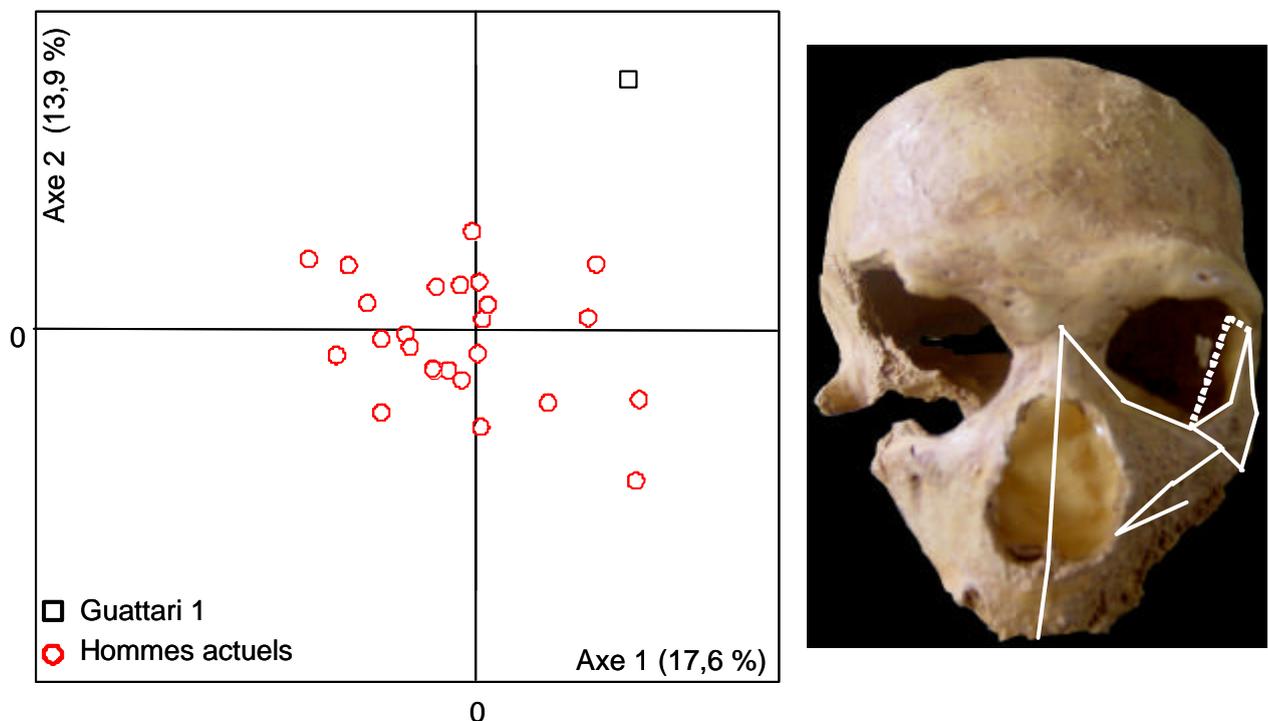


FIG. 76 — Guattari 1 : analyse en composantes principales (axes 1 et 2 : 31,5%), photographie de Guattari 1 (en encadré : zone numérisée)

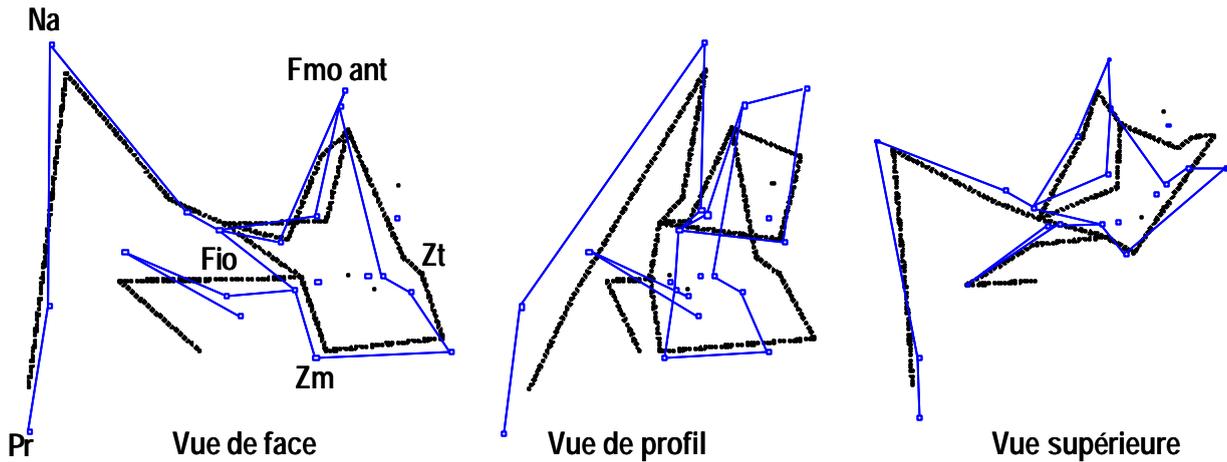


FIG. 77 — Superposition des conformations de l'individu consensus (en tirets) et de la reconstitution théorique de Guattari 1 (en trait plein) : axe 1 (17,6%), la face (20 points), Guattari 1 et les hommes actuels (n=25)

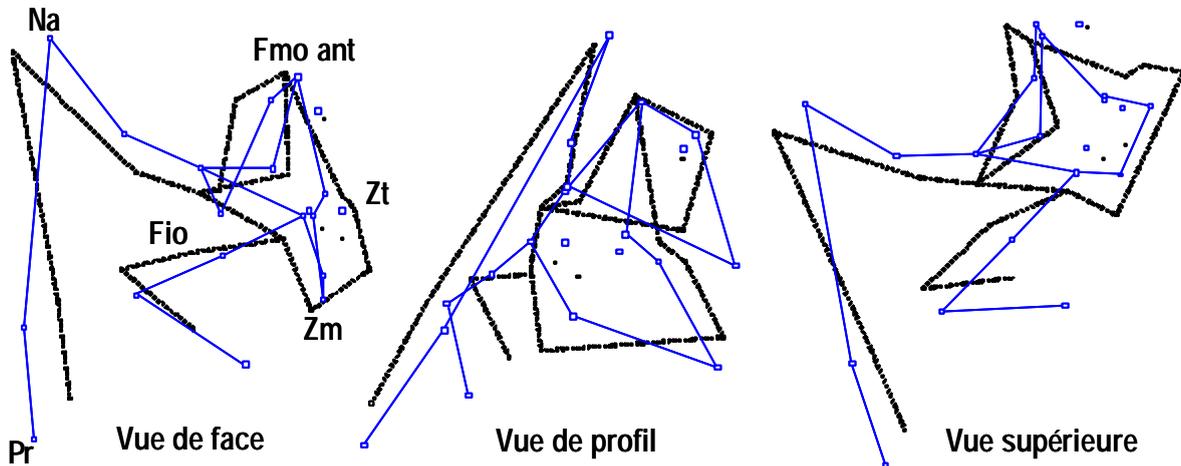


FIG. 78 — Superposition des conformations de l'individu consensus (en tirets) et de la reconstitution théorique de Guattari 1 (en trait plein) : axe 2 (13,9%), la face (20 points), Guattari 1 et les hommes actuels (n=25)

Le fossile de Guattari 1 se situe aux marges de la variation des hommes actuels () concernant l'axe 1 (17,6%). C'est le développement relatif des os maxillaire et zygomatique qui est en cause (FIG. 77). Le premier est très étendu chez le fossile, comparé au second qui est réduit. Le profil facial médian est projeté vers l'avant du fait de la proéminence des points le constituant, le nasion, l'épine nasale antérieure et le prosthion. Ces deux derniers points délimitent une partie sous nasale haute et peu prognathe.

L'axe 2 (13,9%) distingue nettement Guattari 1 du reste de l'échantillon (FIG. 78). Il se caractérise par la position reculée de son os zygomatique et avec lui, de l'ensemble du bord infra-orbitaire, relativement au maxillaire. De plus, le bord latéral de l'ouverture nasale et le foramen infra-orbitaire sont projetés vers l'avant.

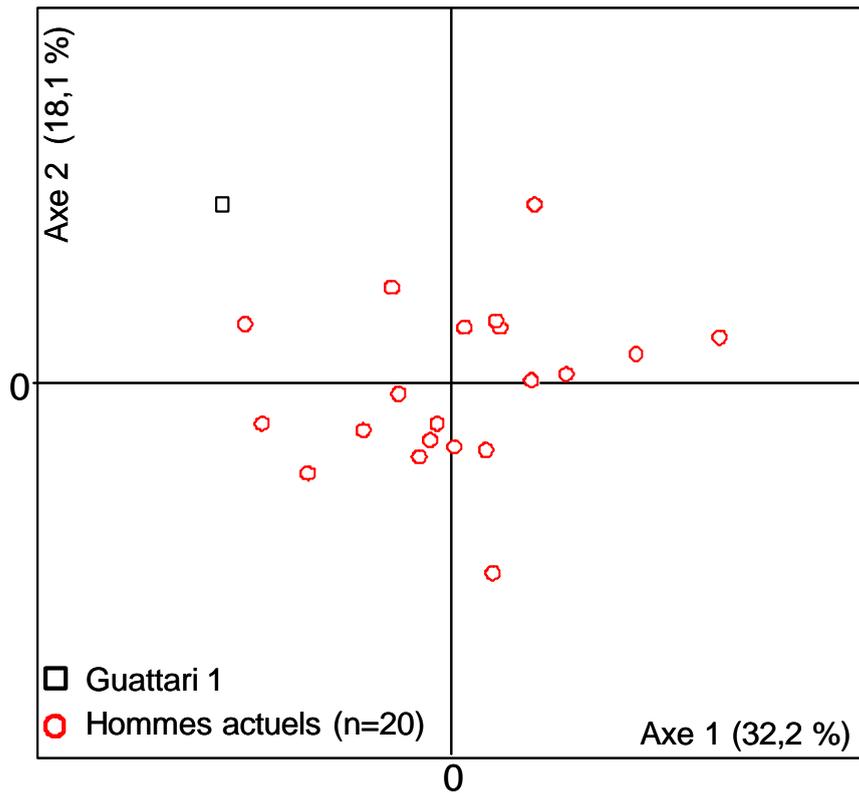


FIG. 79 — Guattari 1 : analyse en composantes principales de du plafond de l'orbite et de sa structure infra-orbitaire (7 points), axe 1 (32,2%) et axe 2 (18,1%)

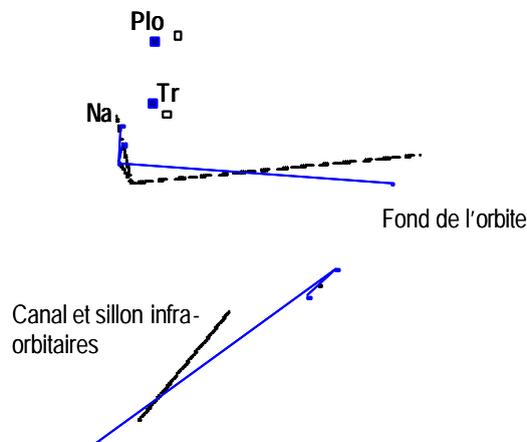


FIG. 80 — Superposition des conformations de l'individu consensus (tirets et carrés vides) et de la reconstitution théorique de Gibraltar 1 (trait plein et carrés pleins), vues de profil : axe 1 (32,2%)

Guattari 1 tend à se distinguer de la variation actuelle le long de l'axe 1 de l'analyse en composantes principales portant sur le plafond de l'orbite et la structure infra-orbitaire (FIG. 79). Cette dernière est plus projetée vers le bas et l'avant chez le fossile (FIG. 80). Les points Plo et Tr sont également en position plus antérieure.

2. Caractérisation de la face des hominidés fossiles : perspectives évolutives

2.1. Les premiers fossiles eurasiatiques

Bien que complété par de récentes découvertes paléontologiques, le groupe des premiers fossiles eurasiatiques est disparate géographiquement et chronologiquement. Par exemple, les restes humains mis au jour à Atapuerca-Gran Dolina sont les seuls, aussi anciens en Europe occidentale, à documenter la face. Les analyses effectuées les comparent donc à des spécimens mis au jour sur d'autres continents et dont ils sont parfois séparés de plus de 800 000 ans. Nous devons considérer ces comparaisons, dont la pertinence peut être discutée, comme conditionnées par l'état des connaissances actuelles.

A ces difficultés s'ajoute, pour le spécimen ATD6 69, celle de son jeune âge. Interpréter les caractères d'un individu immature est toujours malaisé, qui plus est lorsqu'il s'agit d'un fossile (Bruzek *et al.* 2005, Tillier 1999, 2005). En effet, une double diachronie, ontogénétique et évolutive, est alors introduite dans l'analyse. Comme nous l'avons écrit, le spécimen de Gran Dolina est isolé dans le paysage paléoanthropologique, les seuls enfants sur lesquels la face est conservée étant celui de Nariokotome en Afrique, daté de 1,6 Ma (Walker et Leakey 1993), et les Néandertaliens, connus en Europe essentiellement à la fin du Pléistocène supérieur.

2.1.1. Les fossiles de Atapuerca-Gran Dolina

2.1.1.1 Position dans la variation ontogénétique

Parmi les fossiles qui sont plus anciens que ATD6 69, seul le spécimen de Nariokotome (WT15000) présente une face bien conservée. Il s'agit également d'un adolescent dont l'âge a été estimé sur des critères de maturation dentaire et osseuse à 11-12 ans (Walker et Leakey 1993).

Les deux fossiles immatures, dont l'âge individuel est proche, se distinguent le long de l'axe 1 (31,1%) qui discrimine deux groupes parmi la variation actuelle, les adultes et les adolescents. WT 15000 se place du côté des adultes dont il se dissocie par sa position extrême sur l'axe 1 (FIG. 81). Il présente un os maxillaire réduit, un fort prognathisme sous nasal et un os zygomatique en position supéro-antérieure (FIG. 82).

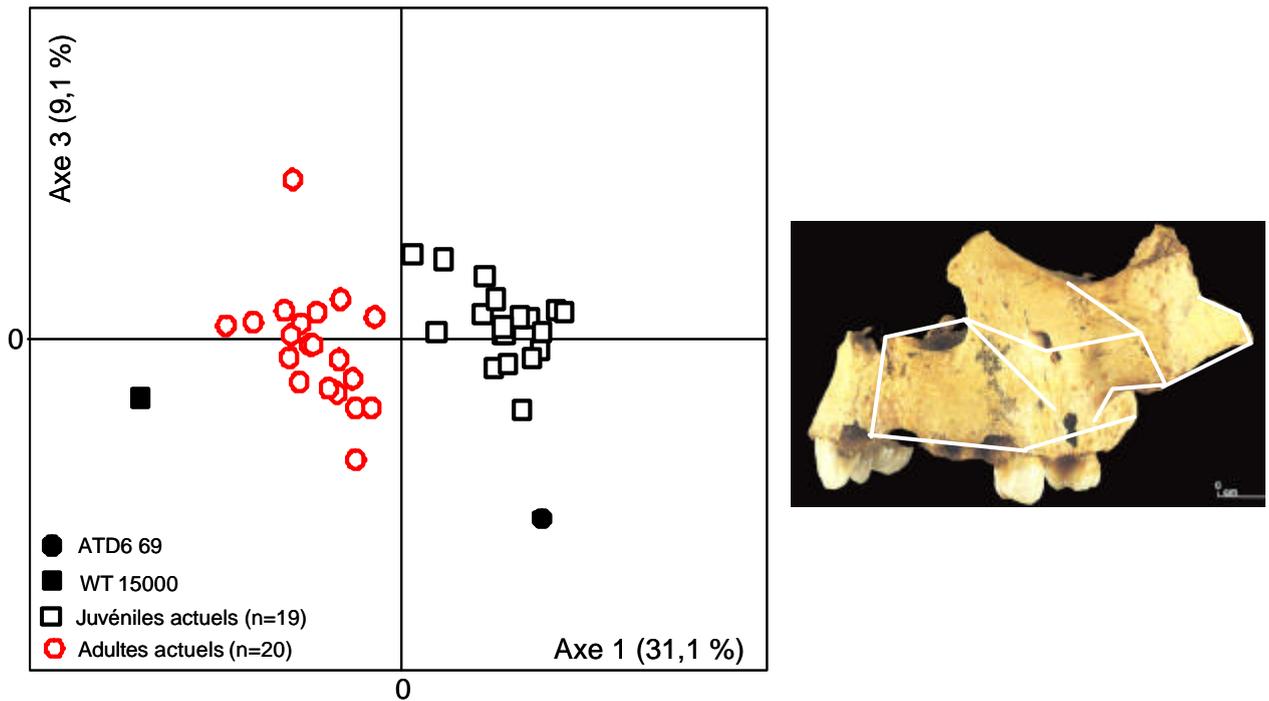


FIG. 81 — ATD6 69, WT15000, les juvéniles et les adultes actuels : analyse en composantes principales (axes 1 et 3 : 40,2%), la face (17 points), à droite : photographie de ATD6 69 (le tracé blanc représente la zone numérisée)

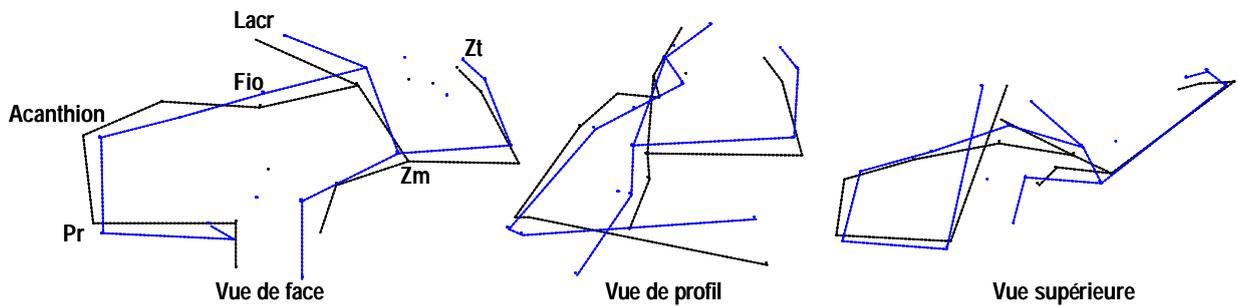


FIG. 82 — Superposition des conformations de l'individu consensus (en tirets) et de la reconstitution théorique de WT 15000 (en trait plein) : axe 1 (31,1%)

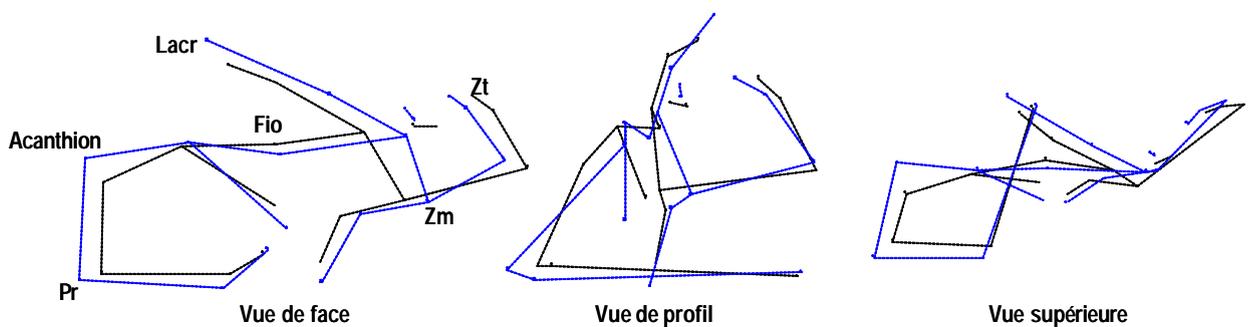


FIG. 83 — Superposition des conformations de l'individu consensus (en tirets) et de la reconstitution théorique de ATD6 69 (en trait plein) : axe 3 (9,1%)

A l'inverse, le spécimen de Gran Dolina s'intègre dans la variation des adolescents actuels. Par le fort développement de son maxillaire, il se distingue cependant de l'ensemble de l'échantillon actuel et de l'adolescent du Turkana le long de l'axe 3 (FIG. 83). ATD6 69, WT 15000 et l'homme actuel présentent donc trois types de conformation de la face moyenne.

Du fait de leur état de conservation respectif, les comparaisons entre le fossile de Gran Dolina et les Néandertaliens immatures de notre échantillon ont été limitées. En effet, chez Pech de l'Azé 1, la Quina H18 et Teshik-Tash, seul les os zygomatiques sont bien conservés tandis que celui de ATD6 69 est incomplet au niveau du processus frontal. Enfin, le maxillaire de Gibraltar 2 est fragmentaire.

2.1.1.2 Position dans la lignée néandertalienne

Considérant ATD6 69 dans la problématique de la lignée néandertalienne en Europe, nous avons introduit les spécimens les plus complets de La Chapelle-aux-Saints et de Guattari 1 dans l'analyse portant sur 14 points de la face et comprenant une vingtaine d'hommes actuels.

L'axe 1 (27,6%) discrimine nettement les spécimens de La Chapelle-aux-Saints, Guattari 1 et ATD6 69, des hommes du référentiel moderne (FIG. 84). Les Néandertaliens et ATD6 69 ont en commun le fort développement de l'os maxillaire dans le sens transversal aux dépens du zygomatique, la position reculée de ce dernier et l'absence de dépression sous orbitaire (FIG. 85). A l'inverse, chez l'homme actuel, l'os zygomatique est relativement développé et en position antérieure dans la face. Il existe une inflexion transversale de l'os maxillaire au niveau du foramen infra-orbitaire.

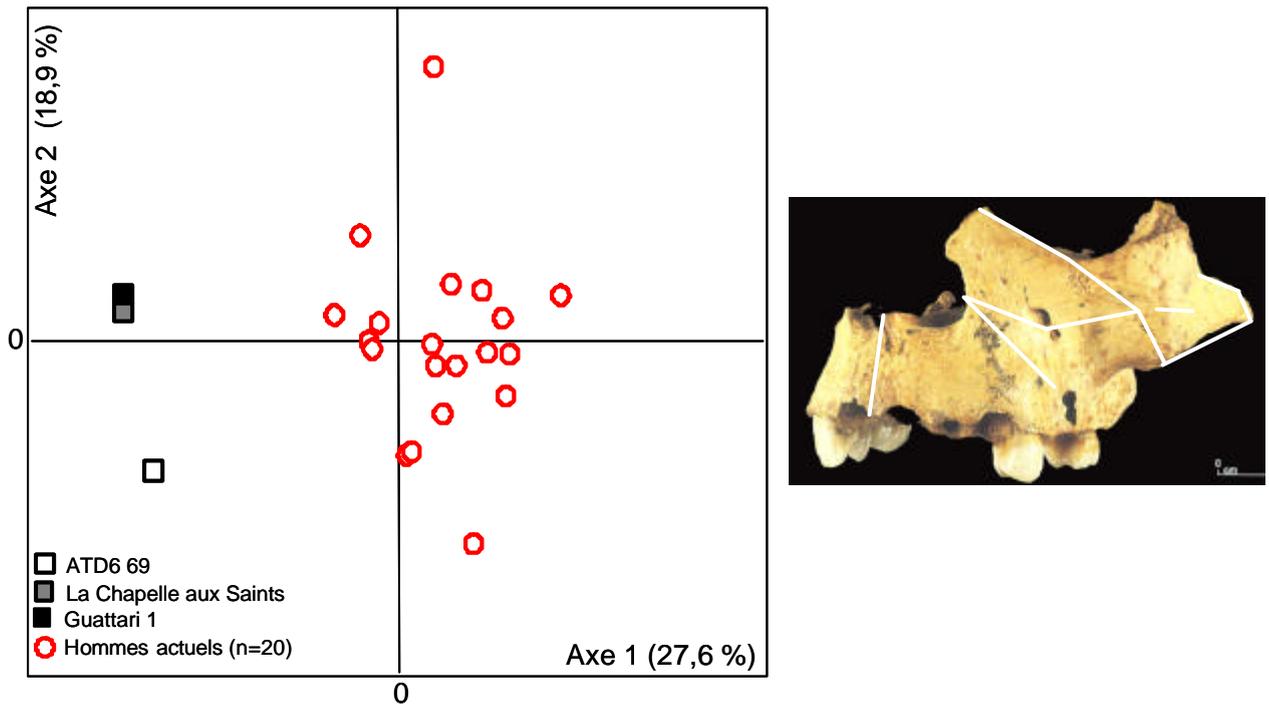


FIG. 84 — ATD6 69, les Néandertaliens, et les hommes actuels : analyse en composantes principales (axes 1 et 2 : 46,5%) de la face (14 points)

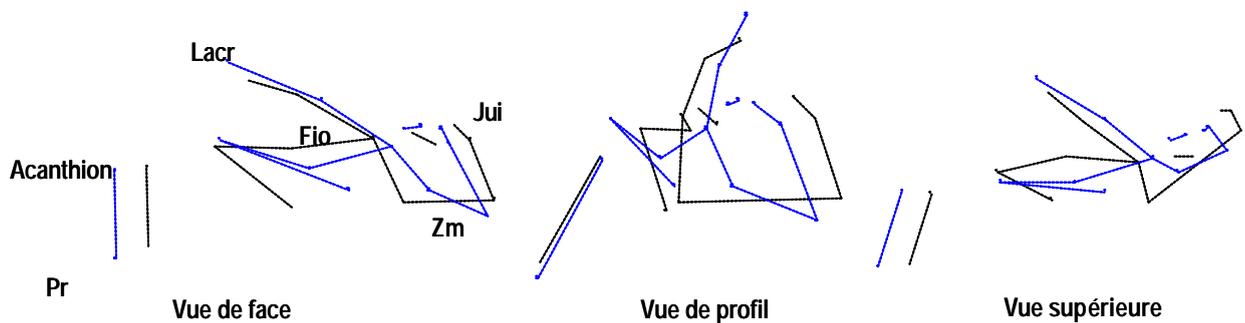


FIG. 85 — Superposition de la reconstitution théorique des conformations de ATD6 69 et des Néandertaliens (en trait plein) et des hommes actuels (en tirets) : axe 1 (27,6%)

A la lueur de cette nouvelle analyse, il apparaît que les caractères que nous avons mis en évidence comme distinguant ATD6 69 de la conformation adulte et immature actuelle (FIG. 27 et FIG. 30) sont ceux qui le rapprochent des Néandertaliens. Il partage en effet avec ces derniers une position et un développement relatifs semblables des os maxillaire et zygomatique.

2.1.2. Synthèse des variables métriques et de conformations

Concernant les variables métriques, peu de données sont comparables entre les fossiles considérés dans ce groupe, comprenant les plus anciens spécimens découverts en Eurasie, étant donné leur état de conservation. L'os zygomatique, préservé chez tous sauf Sangiran 4, paraît plus développé relativement au maxillaire, excepté sur ATD6 69. Par rapport au maxillaire, le zygomatique se place en position antérieure sur les spécimens asiatiques, Sangiran 17 et Nankin 1, et postérieure sur les fossiles espagnols, ATD6 58 et ATD6 69 (TAB. 40 et TAB. 41). La position de l'os zygomatique est comparable entre Yunxian IIr et l'homme actuel. La superficie de sa face orbitaire, quand elle a pu être calculée, est fortement étendue chez les fossiles, par rapport aux valeurs actuelles. De même, le bord orbitaire latéral formé par le zygomatique est, chez tous, plus ouvert tandis que sa hauteur et son degré de concavité sont variables.

TAB. 40 — Description synthétique des conformations de la face moyenne des premiers eurasiatiques (FIO : foramen infra-orbitaire, Hs : *Homo sapiens*)

Caractère	Yunxian IIr	Nankin 1	Sangiran 17	Sangiran 10	Sangiran 4	ATD6 69	ATD6 58
Le profil médian							
Position Nasion	Supéro-lat	-	-	-	-	-	-
Position épine nasale antérieure	Postérieure	-	Supérieure	-	Postérieure	Supéro-médiale	-
Prognathisme sous nasal	Présent	-	Absent	-	Présent	Présent	-
Hauteur de la partie sous nasale	Haute	-	Haute	-	Idem Hs	Haute	-
Le maxillaire							
Dépression transversale de la partie sous orbitaire	Présente	Position postérieure du FIO	-	-	-	Faible	Position antérieure du FIO
Position de la canine	Antéro-latérale	-	Postéro-latérale	-	Antéro-latérale	Antéro-latérale	-
Position du bord infra-orbitaire	Postérieure	Antérieure	-	-	-	Antérieure	-

TAB. 41 — Description synthétique des conformations de la face moyenne des premiers eurasiatiques – suite (*postérieure pour la moitié supérieure de l'os et antérieure pour la moitié inférieure, Hs : *Homo sapiens*)

Caractère	Yunxian II r	Nankin 1	Sangiran 17	Sangiran 10	Sangiran 4	ATD6 69	ATD6 58
L'os zygomatique							
Développement / os maxillaire	Fort	Fort	Très fort	-	-	Réduit	-
Position dans la face	Idem Hs	Postéro-antérieure*	Antérieure	-	-	Postérieure	Idem Hs
Développement face orbitaire / corps de l'os	-	Réduit	Réduit	Fort	-	-	-
Enracinement sur maxillaire (hauteur et position)	Bas Idem Hs	Haut Idem Hs	Bas antérieure	-	Bas antérieure	Haut postérieure	-

Pour l'os zygomatique, une combinaison de caractères propre à chaque fossile est notable (TAB. 42). Nous remarquons cependant que les restes humains de Gran Dolina se distinguent par des angles antérieur et transversal plus ouverts. Pour les hominidés de Sangiran, c'est l'angle postérieur qui est plus ouvert, relativement à la disposition actuelle. Enfin les proportions de ses trois processus osseux sont variables parmi l'échantillon fossile, rarement comparables aux valeurs modernes.

TAB. 42 — Synthèse des caractères métriques de l'os zygomatique des premiers eurasiatiques (> : valeur supérieure à 95% de la variabilité actuelle, < : valeur inférieure à 95% de la variabilité actuelle, = valeur comprise dans 95% de la variabilité actuelle, (-) donnée manquante)

Variable	Yunxian II r	Sangiran 10	Sangiran 17	Nankin 1	ATD6 69	ATD6 58	ATD6 38
Angle ant os Z	> (d), = (g)	=	>	>	-	>	=
Angle transv os Z	<	<	=	=	>	-	>*
Angle post os Z	> (d), = (g)	>	>	=	-	-	=*
Indice processus M	=	>	<	<	<	-	>
Indice processus T	=	=	>	>	=	-	<
Indice processus F	=	=	<	<	-	<	=
Superficie face orbitaire	-	>		>	-	>	-
Bol : hauteur	>	<	<	=	-	=	<
Bol : angle	>	>	>	>	-	>	>
Bol : concavité	=	<	<	<		=	=

Ant : antérieur, transv: transversal, post: postérieur, M: maxillaire, T: temporal, F: frontal, bol : bord orbitaire latéral, Z : zygomatique, (*) : valeurs estimées

Le spécimen de Yunxian II r se singularise. Les dimensions de ces processus autant que les angles qu'ils forment entre eux s'inscrivent dans la variabilité actuelle. Il montre cependant une angulation plus fermée entre les processus maxillaire et temporal, caractère qu'il partage avec Sangiran 10. La position de la canine est plus latérale que chez l'homme

actuel sur tous les fossiles où la base du maxillaire est conservée. L'incisure maxillaire est absente sur Sangiran 17, faiblement marquée sur Yunxian Ilr et nettement concave sur Nankin 1 et les spécimens de Gran Dolina. Ces derniers se caractérisent par un développement de l'os zygomatique dans le sens vertical. De ce fait, sa face orbitaire paraît étirée supéro-inférieurement tandis qu'elle s'inscrit dans un axe antéro-postérieur chez Sangiran 10 et 17. Une inflexion de la partie sous orbitaire du maxillaire dans le sens transversal est observable sur les fossiles les plus complets de Yunxian Ilr et Nankin 1. Sur ce dernier, le foramen infra-orbitaire est en retrait, suivant en cela la moitié supérieure de l'os zygomatique tandis que la moitié inférieure de cet os est en position avancée par rapport au maxillaire.

Yunxian Ilr et Nankin 1, montrent des proportions comparables à celles de l'homme actuel pour les largeurs faciales transversales, les largeurs orbitaire et nasale supérieure et, dans le cas de Yunxian Ilr, la superficie de l'ouverture nasale.

2.1.3. Traitement global

Une analyse en composantes principales considérant l'os zygomatique de ces fossiles met en évidence les particularités de ATD6 58 (FIG. 86). Du fait du fort développement vers le bas du corps de l'os qui est peu saillant, il se place à l'extrémité de l'axe 1 (48,2%). Sangiran 10 et ATD6 38 se situent aux marges de la variation actuelle, dans laquelle s'intègrent les autres fossiles de l'échantillon. Seul Yunxian Ilr se place au centre de celle-ci. Une conformation plus transitionnelle est observée sur ce fossile chinois, pourtant tout aussi ancien. Sur l'os zygomatique de Yunxian Ilr, en effet, une partie de la combinaison de caractères systématiquement observée chez l'homme actuel, est déjà en place. Il en est ainsi des proportions de ses processus osseux ainsi que des angles qu'ils forment entre eux, l'angle transversal mis à part.

L'axe 2 (20,6%) marginalise Sangiran 17 dont l'os zygomatique est plus verticalisé et plus saillant latéralement.

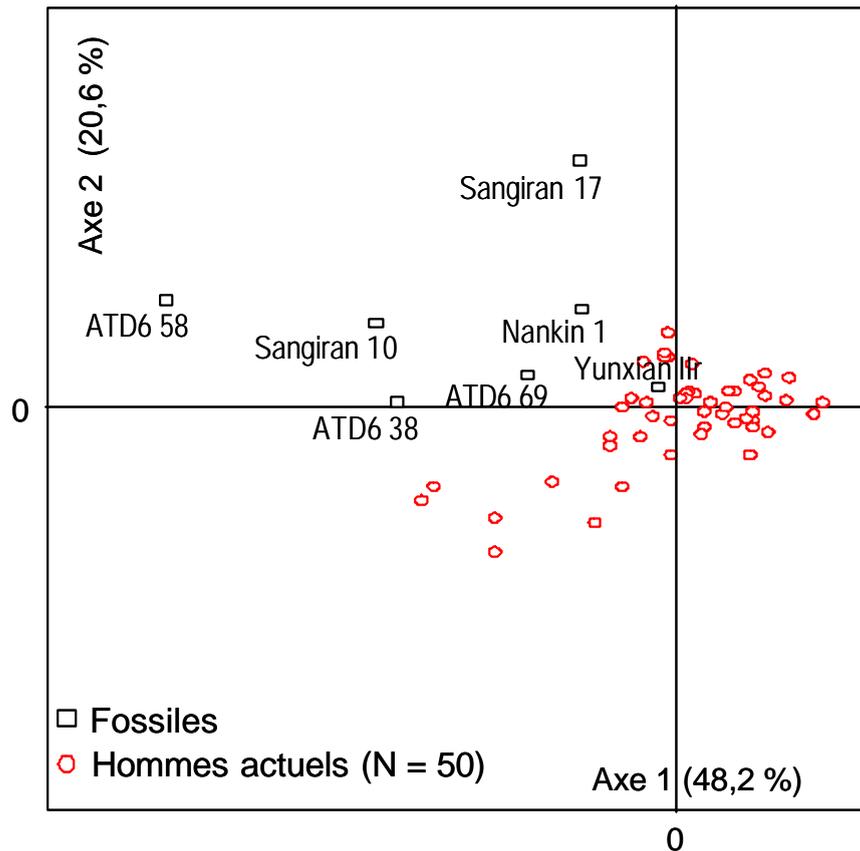


FIG. 86 — L'os zygomatique (5 points) des premiers fossiles eurasiatiques : analyse en composantes principales (axe 1 : 48,2%, axe 2 : 20,6%)

La variabilité exprimée parmi les spécimens fossiles issus des mêmes gisements tel Atapuerca-Gran Dolina et Sangiran paraît forte. Une série de facteurs peut alors être invoquée, de l'histoire post-mortem de ces spécimens au dimorphisme de ces groupes humains. Il est remarquable que les fossiles espagnols se distribuent sur l'axe 1 selon un ordre qui correspond à leur stade de développement. En effet, ATD6 69 est un individu immature et ATD6 38 et 58 sont des sujets, respectivement, sub-adulte et adulte (Arsuaga *et al.* 1999).

Une analyse, considérant non seulement l'os zygomatique mais également son enracinement sur le maxillaire, est, de fait, réduite à 4 spécimens fossiles (FIG. 87). Ces derniers s'inscrivent dans la variation des 48 hommes actuels considérés le long de l'axe 1 (22,3%). Les conformations de Nankin 1 et Sangiran 17 sont comparables du fait de la position antérieure de l'os zygomatique, relativement au processus zygomatique de l'os maxillaire. Il est, au contraire, en position postérieure sur ATD6 69. Yunxian IIr présente une conformation intermédiaire.

A nouveau, l'axe 2 (17,3%) isole Sangiran 17 dont les proportions de l'os zygomatique et la conformation du bord inférieur du processus zygomatique du maxillaire sont particuliers. Le grand axe de développement de l'os zygomatique de ce fossile est vertical tandis que l'*incisura malaris* est absente. Une conformation contraire s'observe sur Nankin 1 dont l'*incisura malaris* est nettement marquée. ATD6 69 est plus proche de cette dernière tandis que Yunxian IIr tend vers le spécimen indonésien.

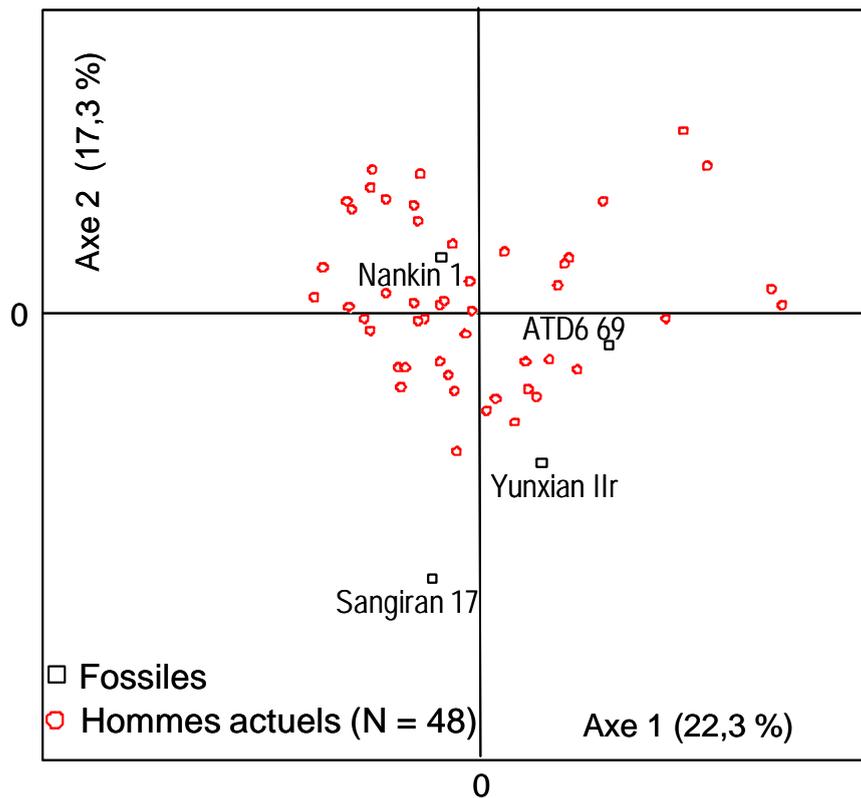


FIG. 87 — L'os zygomatique et son enracinement sur le maxillaire (10 points) des premiers eurasiatiques : analyse en composantes principales (axe 1 : 22,3%, axe 2 : 17,3%)

2.2. Les hominidés du Pléistocène moyen

Cet ensemble, défini par un découpage chronologique, regroupe des fossiles d'Europe (Arago 21, Pétralona, Atapuerca 700), d'Afrique (Bodo, Kabwe 1) et d'Asie (Dali). Dans un second temps, les spécimens de Yunxian IIr et de Nankin 1, traités précédemment, dont la datation est discutée, ont été inclus dans les analyses globales de ce groupe.

2.2.1. Synthèse des variables métriques et de conformations

Les variables métriques considérées montrent une forte variabilité parmi les hominidés du Pléistocène moyen étudiés. Cependant certaines observations sont communes à l'ensemble des individus.

Les principales dimensions de la face (hauteurs et largeurs) sont fortes en valeurs absolues et comparables aux moyennes du référentiel moderne, sous forme d'indices. Atapuerca 700, Kabwe 1 et, dans une moindre mesure, Pétralona se distinguent par une largeur faciale moyenne particulièrement étroite relativement à la largeur faciale orbitaire interne. De même, la largeur minimale des os nasaux est réduite chez Bodo.

TAB. 43 — Synthèse des caractères métriques de l'os zygomatique des hominidés du Pléistocène moyen (> : valeur supérieure à 95% de la variabilité actuelle, < : valeur inférieure à 95% de la variabilité actuelle, = valeur comprise dans 95% de la variabilité actuelle, (-) donnée manquante)

Variables	Arago 21	SH5	Pétralona	Kabwe 1	Bodo	Dali
Angle ant os Z	=	=	=	>	-	<
Angle transv os Z	>	=	=	=	-	=
Angle post os Z	>	=	=	=	-	=
Indice processus M	>	=	=	=	-	=
Indice processus T	<	=	=	=	-	=
Indice processus F	=	=	=	<	-	=
Superficie face orbitaire	>	>	>	>	>	-
Bol : hauteur	=	=	>	>	>	>
Bol : angle	=	=	=	>	>	=
Bol : concavité	=	=	=	=	=	<

Ant : antérieur, transv: transversal, post: postérieur, M: maxillaire, T: temporal, F: frontal, bol : bord orbitaire latéral, Z : zygomatique

Les proportions de l'os zygomatique des fossiles européens sont comparables à celles de l'homme actuel (TAB. 43). Elles diffèrent sur Dali et Kabwe chez qui l'os est, respectivement, long et haut. Les valeurs des variables concernant les dimensions relatives des processus osseux de cet os et leur agencement angulaire s'intègrent dans la variation actuelle. Là encore, Kabwe 1 et Dali font exception. L'angle antérieur est plus ouvert sur le

premier et plus fermé sur le second. Le spécimen Arago 21 se distingue par une combinaison de valeurs particulières désignant un angle transversal et postérieur plus ouvert, un processus maxillaire long et temporal court.

Les proportions de la cavité nasale sont similaires entre les fossiles et les hommes actuels de notre échantillon. Kabwe 1 doit être mis à part, la superficie de son ouverture nasale étant relativement peu étendue comparée à celle de la face. La forte largeur orbitaire des fossiles dépasse les valeurs de la variation actuelle tandis que l'indice orbitaire est variable.

Chez tous, la capacité orbitaire est forte, le rapport avec le volume endocrânien est élevé. La contribution de l'os zygomatique à la formation de l'orbite est plus importante que chez l'homme actuel, relativement aux autres os la constituant.

En termes de conformation faciale (TAB. 44 et TAB. 45), les hominidés du Pléistocène moyen analysés partagent un ensemble de caractéristiques. Le maxillaire est fortement développé aux dépens de l'os zygomatique et de l'orbite dont le bord inférieur est en position haute. De plus, le processus zygomatique du maxillaire est proéminent latéralement. L'os zygomatique, et avec lui le bord infra-orbitaire, reculent, se plaçant en position postérieure relativement à l'os maxillaire. La surface sous orbitaire de ce dernier n'est pas déprimée. L'enracinement de son processus zygomatique est en position antérieure. Enfin, la position de la canine sur l'arcade alvéolaire peut être variable antéro-postérieurement mais reste plus médiale que chez l'homme actuel.

La conformation du profil médian de la face, la hauteur de la partie sous nasale et la hauteur du point d'enracinement du processus zygomatique de l'os maxillaire sont variables parmi les hominidés fossiles.

Les deux spécimens africains se distinguent des autres fossiles. Kabwe 1 montre une inflexion de la partie sous orbitaire du maxillaire dans le sens transversal qui est nette bien que faiblement accentuée. L'enracinement de l'os zygomatique sur le maxillaire est semblable à la conformation actuelle. Bodo présente un os maxillaire réduit et un zygomatique fortement développé. Bodo et l'homme actuel partagent une position semblable du second par rapport au premier.

L'absence de dépression transversale du maxillaire au niveau du foramen infra-orbitaire ne se manifeste, sur Pétralona et Atapuerca 700, que selon l'axe 2 des analyses en composantes principales (FIG. 44 et FIG. 48).

TAB. 44 — Description synthétique des conformations de la face moyenne des hominidés du Pléistocène moyen (FIO : foramen infra-orbitaire, Hs : *Homo sapiens*)

Caractère	Arago 21	SH5	Pétralona	Kabwe 1	Bodo	Dali
Le profil médian						
Position Nasion	Postéro-latérale	Supéro-postérieure	Supéro-latérale	Supéro-latérale	Inféro-postéro-latérale	-
Position épine nasale antérieure	Proéminente	Proéminente	Idem	Idem	En retrait	-
Prognathisme sous nasal	Présent	Présent	Présent	Présent	Présent	-
Hauteur partie sous nasale	Faible	Haute	Haute	Haute	Idem Hs	-
Le maxillaire						
Dépression transversale de la partie sous orbitaire du M	Absente	Absente	Absente	Faible	Absente	Position antérieure du FIO
Position de la canine	Antéro-médiale	-	Postéro-médiale	Antérieure	Postéro-médiale	-
Position bord orbitaire inf	Supéro-postérieur	Postérieur	Supéro-postérieur	Supéro-postérieur	Idem Hs	-

TAB. 45 — Description synthétique des conformations de la face moyenne des hominidés du Pléistocène moyen – suite (Hs : *Homo sapiens*)

Caractère	Arago 21	SH5	Pétralona	Kabwe 1	Bodo	Dali
L'os zygomatique						
Développement / os maxillaire	Réduit	Réduit	Réduit	Réduit	Fort	-
Position dans la face	Postérieure	Postérieure	Postérieure	Postérieure	Idem Hs	Idem Hs
Développement face orbitaire / corps de l'os	Fort	Idem Hs	Idem Hs	Fort	Fort	Idem Hs
Enracinement sur maxillaire (hauteur et position)	Haut et postérieur	Bas et antérieur	Haut et antérieur	Idem Hs	Bas et antérieur	Haut

2.2.2. Analyse globale

Une analyse en composantes principales considérant l'os zygomatique des hominidés du Pléistocène moyen (Yunxian IIr et Nankin 1 exclus) discrimine nettement Dali sur l'axe 1 (16%) des autres fossiles qui s'inscrivent dans la variation moderne exprimée par 47 individus (FIG. 88). Un phénomène d'allongement de l'os zygomatique affectant surtout son processus temporal caractérise le spécimen de Dali (FIG. 89). L'os zygomatique et, avec lui,

l'ensemble du bord infra-orbitaire sont en position antérieure. L'*incisura malaris* est nettement concave et en position supéro-antérieure sur le maxillaire. L'état de conservation du fossile peut avoir influencé les résultats de cette analyse. Nous avons numérisé un moulage qui peut donner lieu à des imprécisions. En effet, l'examen du spécimen original a révélé des lacunes osseuses sur le côté droit, au niveau de l'extrémité du processus temporal du zygomatique et à la base du processus zygomatique du maxillaire. L'arcade zygomatique a été reconstituée par Wu Xingzhi (comm. Pers.).

L'ensemble des fossiles tend à se regrouper à une extrémité de l'axe 2 (15,1%), s'opposant ainsi à la majorité des individus du référentiel actuel, tout en restant dans l'étendue de la variation de ce dernier. Sur les hominidés fossiles, le foramen infra-orbitaire est projeté vers l'avant (FIG. 90) et le bord inférieur du processus zygomatique de l'os maxillaire est peu concave. Ces caractères sont particulièrement nets sur les spécimens européens, Arago 21, AT 700, Pétralona tandis que sur Kabwe 1, le foramen infra-orbitaire est postérieur et la position de l'*incisura malaris*, qui est faiblement accentuée, comparable à celle de l'homme actuel. Dali se place en position intermédiaire.

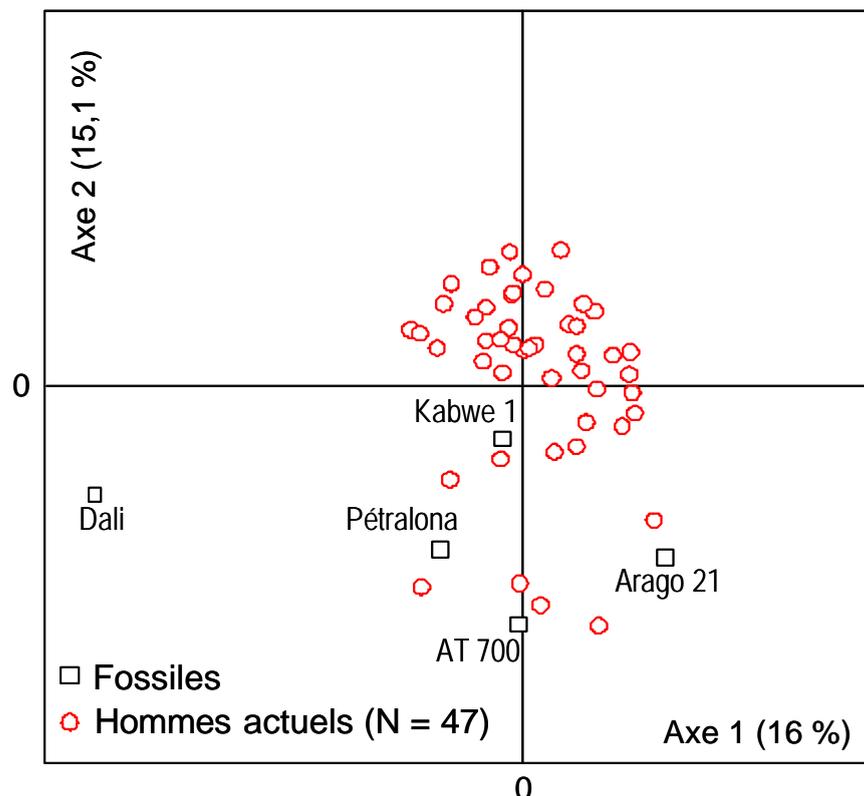


FIG. 88 — L'os zygomatique et le processus zygomatique de l'os maxillaire (16 points) des hominidés du Pléistocène moyen : analyse en composantes principales (axe 1 : 16%, axe 2 : 15,1%)

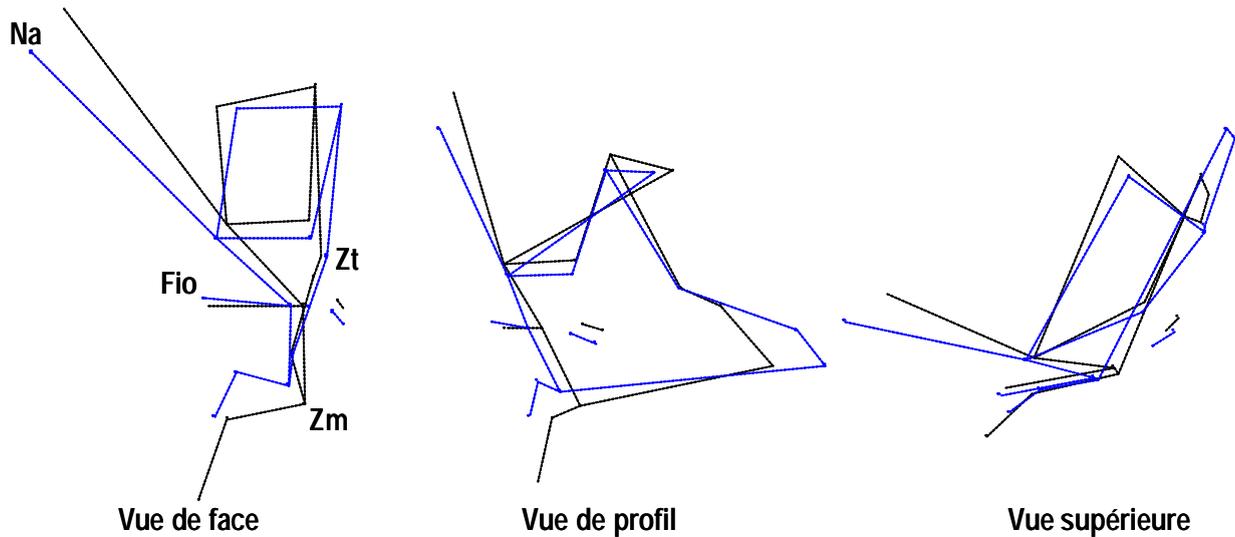


FIG. 89 — Superposition des conformations de l'individu consensus (en tirets) et de la reconstitution théorique de Dali (en trait plein) : axe 1 (16%)

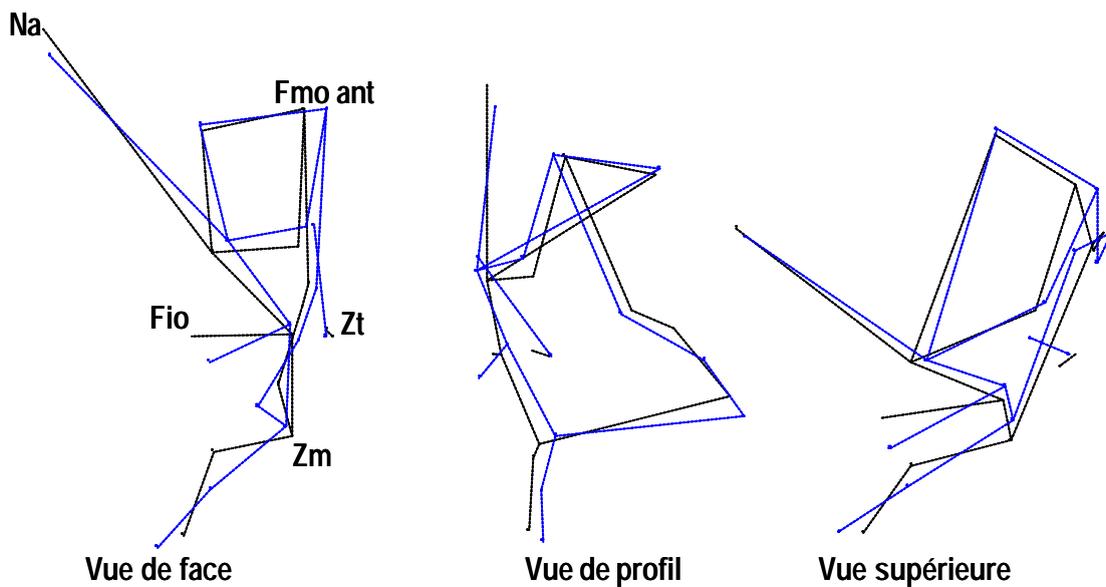


FIG. 90 — Superposition des conformations de l'individu consensus (en tirets) et de la reconstitution théorique de AT700 (en trait plein) : axe 2 (15,1%)

Nous avons ajouté Yunxian IIr et Nankin 1 à l'échantillon précédent. Une répartition comparable des spécimens est notable (FIG. 91). L'axe 1 (16,8%) distingue Dali des autres spécimens, tous compris dans la variation actuelle. L'axe 2 (16,1%) tend à dissocier deux groupes : les fossiles européens d'une part et les fossiles chinois et Kabwe 1 d'autre part, sur la base des différences de conformation invoquées pour l'axe 2 de l'analyse précédente (FIG. 88). Nous pouvons noter que, comme dans l'analyse précédente, la variabilité des hominidés fossiles et celle des hommes actuels se recouvrent.

(FIG. 88). Nous pouvons noter que, comme dans l'analyse précédente, la variabilité des hominidés fossiles et celle des hommes actuels se recouvrent.

L'essentiel des points de la face a été considéré dans l'analyse suivante (FIG. 92) dont Yunxian IIr et Nankin 1 sont exclus. Distincts des hommes actuels dont la variation est étendue, les fossiles se concentrent à une extrémité de l'axe 1 (17,3%). Ils partagent un ensemble de caractères dus au fort développement de l'os maxillaire. Ainsi, la surface sous orbitaire de ce dernier est projetée antéro-latéralement, l'*incisura malaris* est absente, le processus zygomatique proéminent latéralement, et le bord infra-orbitaire haut (FIG. 93). Ce dernier, comme l'os zygomatique dans son prolongement, est en position postérieure dans le massif facial. Enfin, par comparaison avec les conformations actuelles, la partie sous nasale du maxillaire est fortement développée vers le bas.

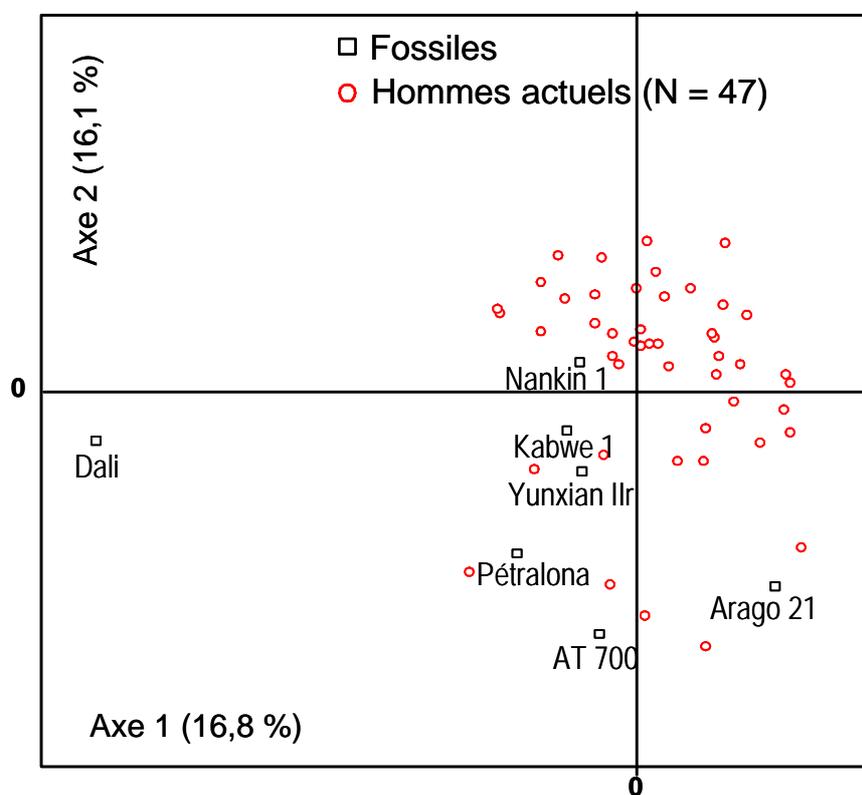


FIG. 91 — L'os zygomatique et son enracinement sur le maxillaire (14 points) des hominidés du Pléistocène moyen, Yunxian IIr et Nankin 1 : analyse en composantes principales (axe 1 : 16,8%, axe 2 : 16,1%)

L'ensemble des fossiles s'inscrit dans la variation actuelle le long de l'axe 2 (13,1%), sauf Arago 21 qui se situe à sa marge. C'est le degré de développement antéro-médial de la partie sous nasale de l'os maxillaire, accusé sur ce spécimen, qui est en cause (FIG. 94). A l'inverse, les maxillaires de Pétralona et Atapuerca 700 sont contractés dans le sens

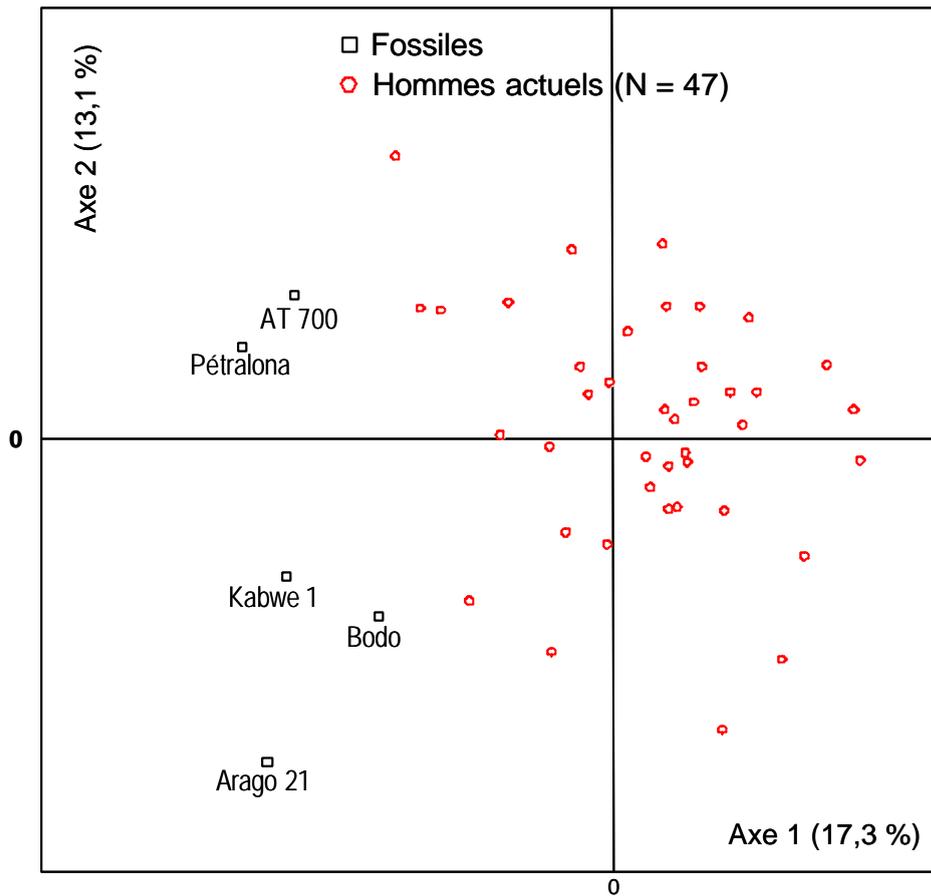


FIG. 92 — La face (17 points) des hominidés du Pléistocène moyen : analyse en composantes principales (axe 1 : 17,3%, axe 2 : 13,1%)

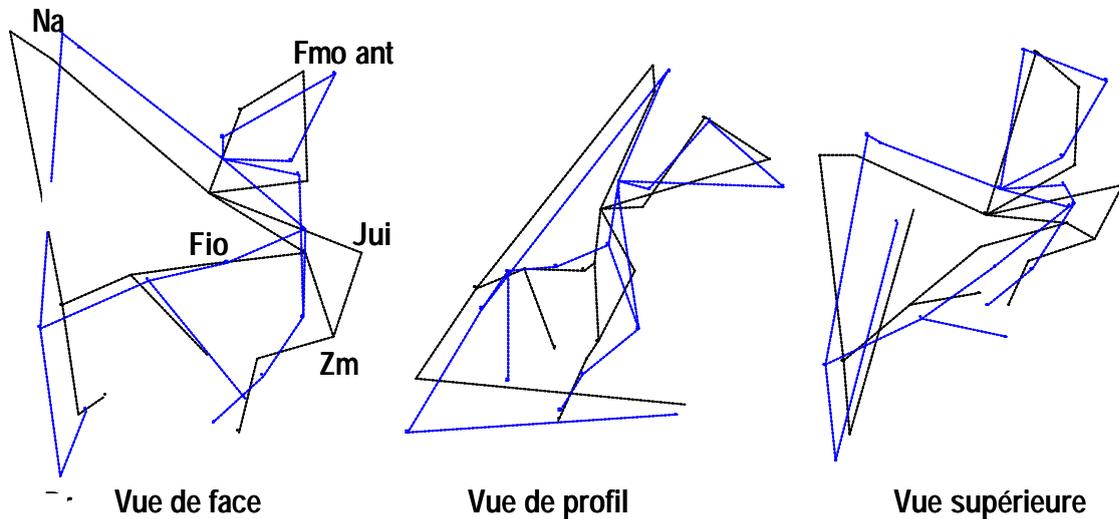


FIG. 93 — Superposition des conformations de l'individu consensus (en tirets) et de la reconstitution héorique des hominidés fossiles (en trait plein) : axe 1 (17,3%)

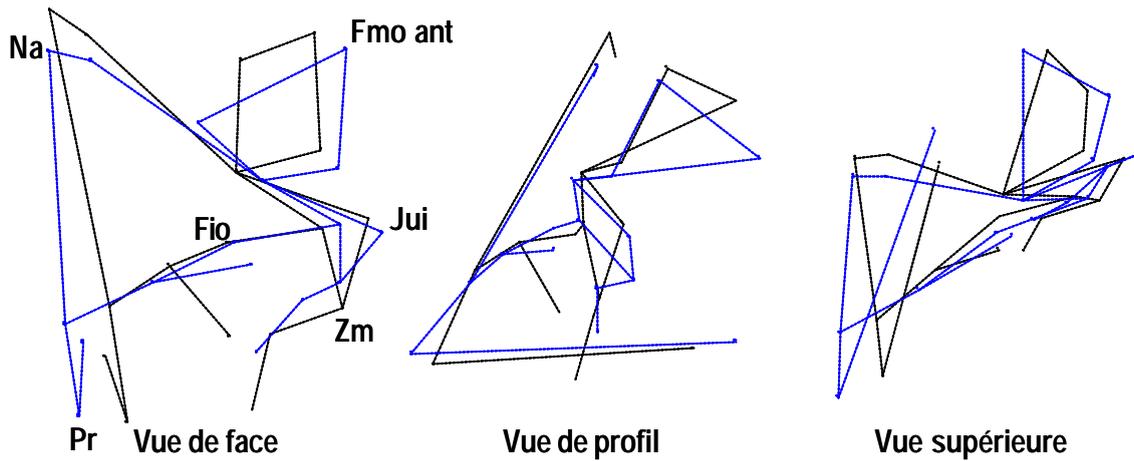


FIG. 94 — Superposition des conformations de l'individu consensus (en tirets) et de la reconstitution théorique de Arago 21 (en trait plein) : axe 2 (13,1%)

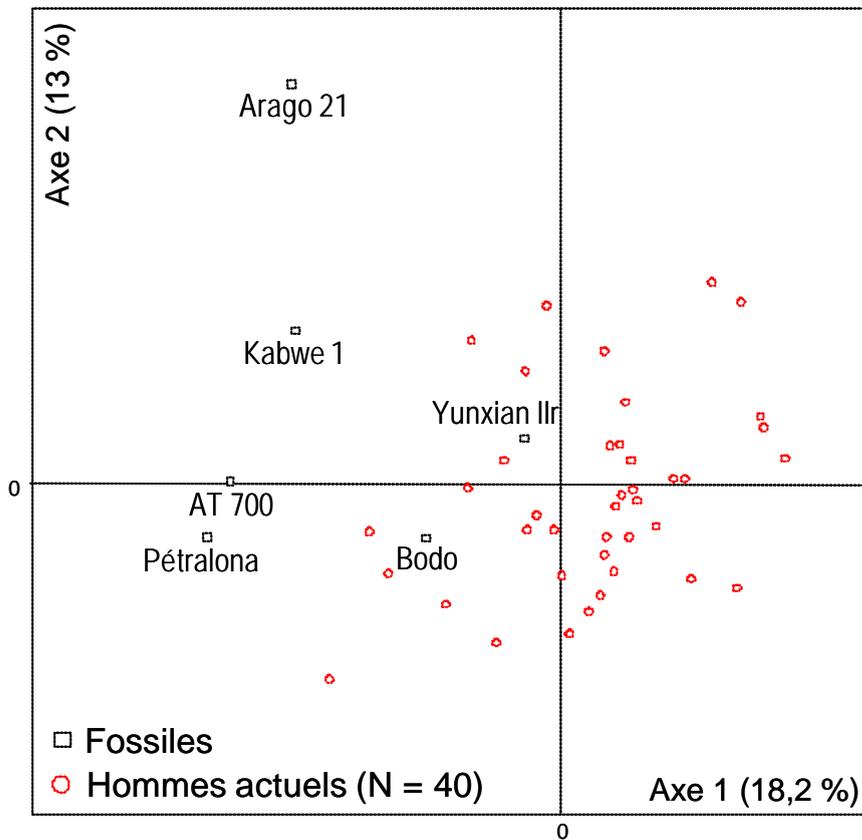


FIG. 95 — La face (16 points) des hominidés du Pléistocène moyen (Yunxian IIr inclus) : analyse en composantes principales (axe 1 : 18,2%, axe 2 : 13%)

Dans une seconde analyse, nous avons inséré Yunxian IIr dans l'échantillon (FIG. 95). Sur le premier axe (18,2%), il s'intègre dans la variation moderne. C'est également le cas de Bodo tandis que Arago 21, Kabwe 1, Pétralona et AT 700 en sont exclus. Chez ces derniers, comme nous l'avons décrit précédemment, le maxillaire est fortement développé. A l'inverse,

la position et le développement relatifs des os maxillaire et zygomatique sont semblables entre Yunxian IIr, Bodo et l'homme actuel (FIG. 96). L'axe 2 isole Arago 21 qui manifeste une forte extension antéro-médiale de la partie sous nasale de son maxillaire et une position en retrait du Nasion. De ce fait, son profil facial médian est basculé vers le bas et l'avant (FIG. 97).

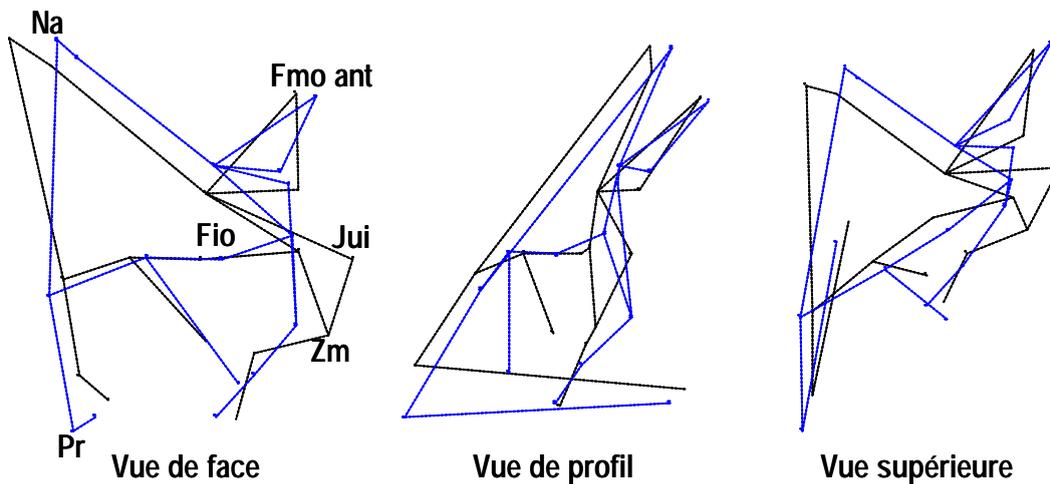


FIG. 96 — Superposition des conformations de l'individu consensus (en tirets) et de la reconstitution théorique de Pétralona (en trait plein) : axe 1 (18,2%)

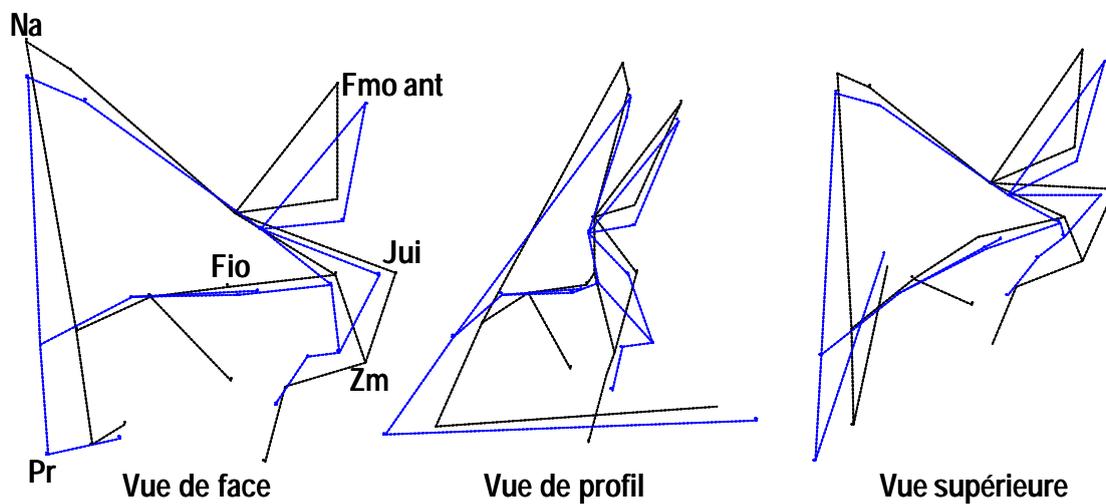


FIG. 97 — Superposition des conformations de l'individu consensus (en tirets) et de la reconstitution théorique de Arago 21 (en trait plein) : axe 2 (13%)

2.3. Les Néandertaliens

Sous le terme de Néandertaliens, nous avons regroupés les hominidés du Pléistocène supérieur de notre échantillon. Gibraltar 1, attribué au stade isotopique 5^e, se situe à la limite inférieure de ce découpage. Il a tout de même été considéré dans cet ensemble comptant essentiellement des spécimens plus récents.

2.3.1. Synthèse des variables métriques et de conformation

D'un point de vue métrique, la face des Néandertaliens est haute, sauf celle de Gibraltar 1 qui entre dans les limites des moyennes actuelles. Les largeurs faciales transversales et la largeur minimale des os nasaux sont en proportion proches des valeurs du référentiel moderne, excepté sur Krapina 3 qui les dépassent. Relativement à sa superficie faciale, l'étendue de l'ouverture nasale est semblable aux valeurs actuelles sur le spécimen de La Chapelle-aux-Saints. La largeur orbitaire de ce dernier et de Krapina 3 observe des proportions identiques à celles de l'homme actuel. Ce qui n'est pas le cas sur Gibraltar 1 dont l'orbite est large et volumineuse. En effet, le volume orbitaire de Gibraltar 1, comparé à sa capacité endocrânienne, est élevé par rapport à la valeur moyenne de l'indice chez l'homme actuel. Comparé à ce dernier, la contribution osseuse de l'os zygomatique à la formation de l'orbite est, sur le fossile, très forte, à l'inverse de celle de l'os sphénoïde qui est faible.

Les proportions et les dimensions relatives des trois processus osseux de l'os zygomatique varient parmi les fossiles alors que les angles qu'ils forment entre eux sont systématiquement plus ouverts que chez l'homme actuel (TAB. 46). Le point central de l'os est moins projeté latéralement sauf sur Guattari 1. Enfin, une variabilité est manifeste dans l'agencement du bord orbitaire latéral.

TAB. 46 — Synthèse des caractères métriques de l'os zygomatique des Néandertaliens (> : valeur supérieure à 95% de la variabilité actuelle, < : valeur inférieure à 95% de la variabilité actuelle, = valeur comprise dans 95% de la variabilité actuelle, (-) donnée manquante)

Variables	La Ferrassie 1	La Chapelle- aux-Saints	La Quina H5	Guattar i 1	Gibraltar 1
Angle ant os Z	>	>	>	>	-
Angle transv os Z	>	>	>	>	-
Angle post os Z	>	>	>	=	-
Indice processus M	<	=	>	<	-
Indice processus T	>	=	<	=	-
Indice processus F	<	=	=	=	-
Superficie face orbitaire	>	>	>	>	>
Bol : hauteur	<	>	=	=	=
Bol : angle	>	=	= (q), > (d)	=	>
Bol : concavité	<	=	= (q), < (d)	=	<

Ant : antérieur, transv: transversal, post: postérieur, M: maxillaire, T: temporal, F: frontal, bol : bord orbitaire latéral, Z : zygomatique

En termes de conformation faciale (TAB. 47), les fossiles partagent une série de caractéristiques. L'os maxillaire est fortement développé relativement à l'os zygomatique qui est réduit. Ce dernier est, comme l'ensemble du bord infra-orbitaire, en position postérieure. Sur les spécimens les plus complets, La Ferrassie 1, La Chapelle-aux-Saints, Guattari 1 et Gibraltar 1, le foramen infra-orbitaire est projeté vers l'avant comparé à sa position chez l'homme actuel. Cependant ce caractère ne s'exprime qu'avec l'axe 2 des analyses en composantes principales, sauf pour Gibraltar 1 (axe 1). Enfin, la canine est en position antérieure sur l'arcade alvéolaire. Une variabilité s'observe concernant la position du Nasion et celle de l'enracinement du processus zygomatique du maxillaire.

Le spécimen de Gibraltar 1 partage avec l'homme actuel des caractères qui sont exprimés différemment sur les fossiles de La Chapelle-aux-Saints et Guattari 1. Chez ces derniers, l'épine nasale antérieure est fortement proéminente, le prognathisme sous nasal marqué et la partie sous nasale du maxillaire haute. Par rapport aux deux autres Néandertaliens, le fossile de Gibraltar paraît donc particulier.

TAB. 47 — Description synthétique des conformations de la face moyenne des Néandertaliens (FIO : foramen infra-orbitaire, Hs : *Homo sapiens*)

Caractère	La Ferrassie 1	La Chapelle-aux-Saints	Gibraltar 1	Guattari
Le profil médian				
Position Nasion	Supérieure	Supérieure	Inférieure	Supérieure
Position épine nasale antérieure	-	Proéminente	Idem Hs	Proéminente
Prognathisme sous nasal	-	Présent	Idem Hs	Présent
Hauteur partie sous nasale	-	Haute	Idem Hs	Haute
Le maxillaire				
Dépression transversale de la partie sous orbitaire du maxillaire	Position antérieure du FIO	Absente	Absente	Absente
Position de la canine	Antéro-latérale	Antéro-latérale	Antéro-médiale	-
Position du bord orbitaire inférieur	Supéro-postérieure	Postérieure	Supéro-Postérieure	Supéro-postérieure
L'os zygomatique				
Développement / os maxillaire	Réduit	Réduit	Idem Hs	Réduit
Position dans la face	Postérieure	Postérieure	Postérieure	Postérieure
Développement face orbitaire / corps de l'os	Réduit	Idem Hs	Idem Hs	Fort
Enracinement sur maxillaire (hauteur et position)	Antérieure	Haut et postérieure	Haut	-

2.3.2. Analyse globale

Une première analyse considérant une quinzaine des points de la face comprend les trois individus les plus complets, Gibraltar 1, Guattari 1 et La Chapelle-aux-Saints.

Le long du premier axe (14,5%), Gibraltar 1 s'inscrit dans les marges de la variation actuelle comprenant 47 individus tandis que La Chapelle aux Saints et Guattari 1 s'en distinguent nettement (FIG. 98). Ces deux fossiles manifestent de manière plus accentuée que sur le premier spécimen un fort développement de la partie inférieure du maxillaire vers l'avant relativement à l'os zygomatique qui est réduit et en position reculée (FIG. 99). L'épine nasale antérieure est très proéminente. Le bord latéral de l'ouverture nasale est également en position plus antérieure.

L'axe 2 (13,3%) confirme les particularités morphométriques de Gibraltar 1 qui se distingue du reste de l'échantillon. La conformation de son maxillaire est différente (FIG. 100). Ainsi, la partie sous nasale s'étend médialement, le foramen infra-orbitaire et le bord latéral de l'ouverture nasale sont particulièrement projetés antéro-latéralement.

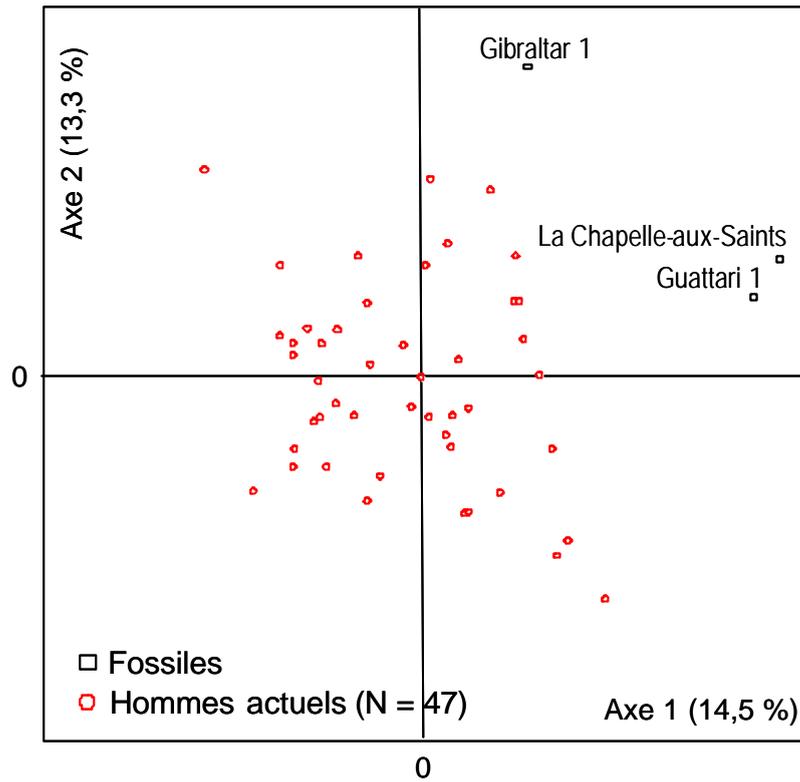


FIG. 98 — La face (15 points) des Néandertaliens : analyse en composantes principales (axe 1 : 14,5%, axe 2 : 13,3%)

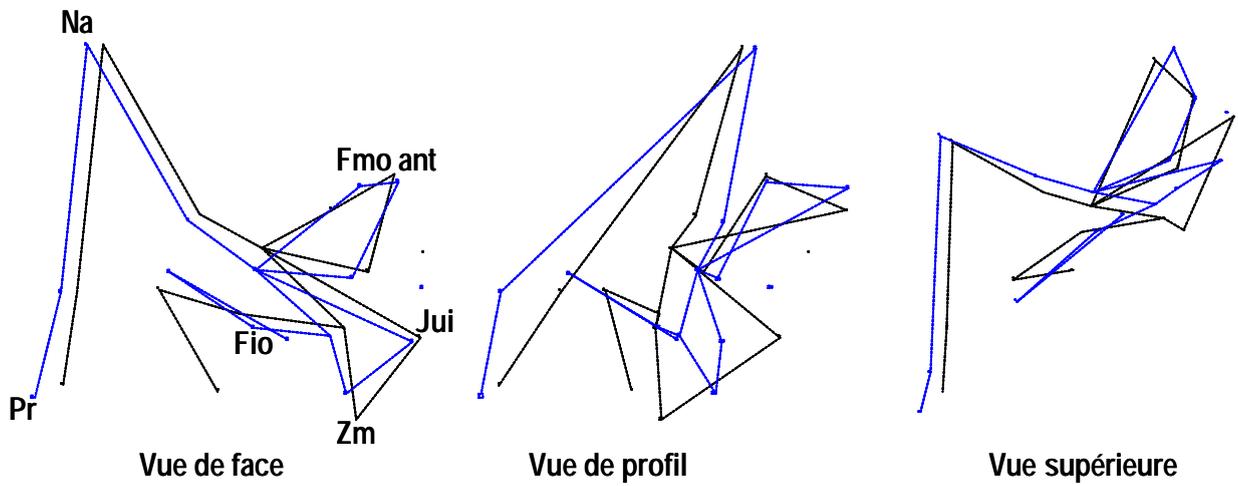


FIG. 99 — Superposition des conformations de l'individu consensus (en tirets) et de la reconstitution théorique de La Chapelle aux Saints et Guattari 1 (en trait plein) : axe 1 (14,5%), La face (15 points)

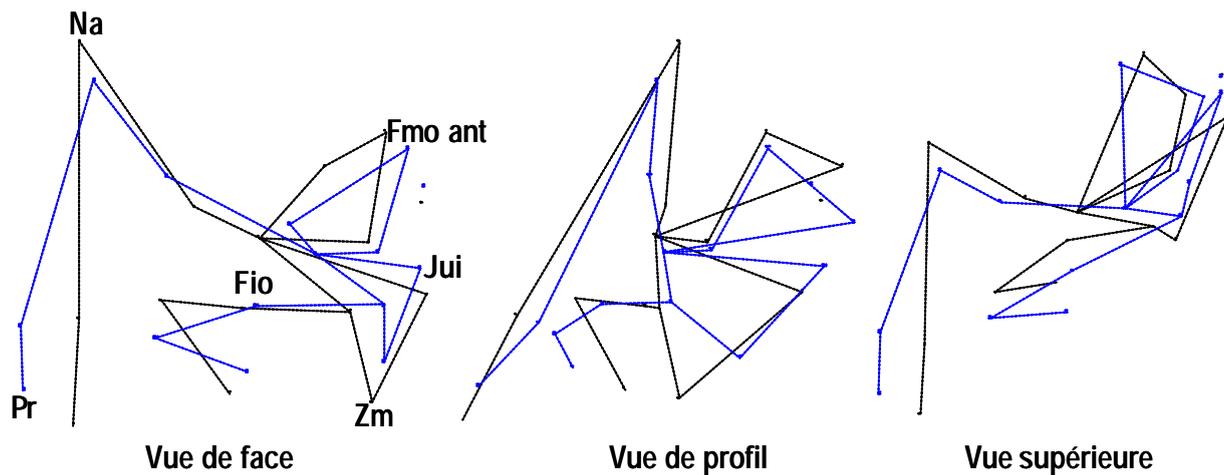


FIG. 100 — Superposition des conformations de l'individu consensus (en tirets) et de la reconstitution théorique de Gibraltar 1 (en trait plein) : axe 2 (13,3%)

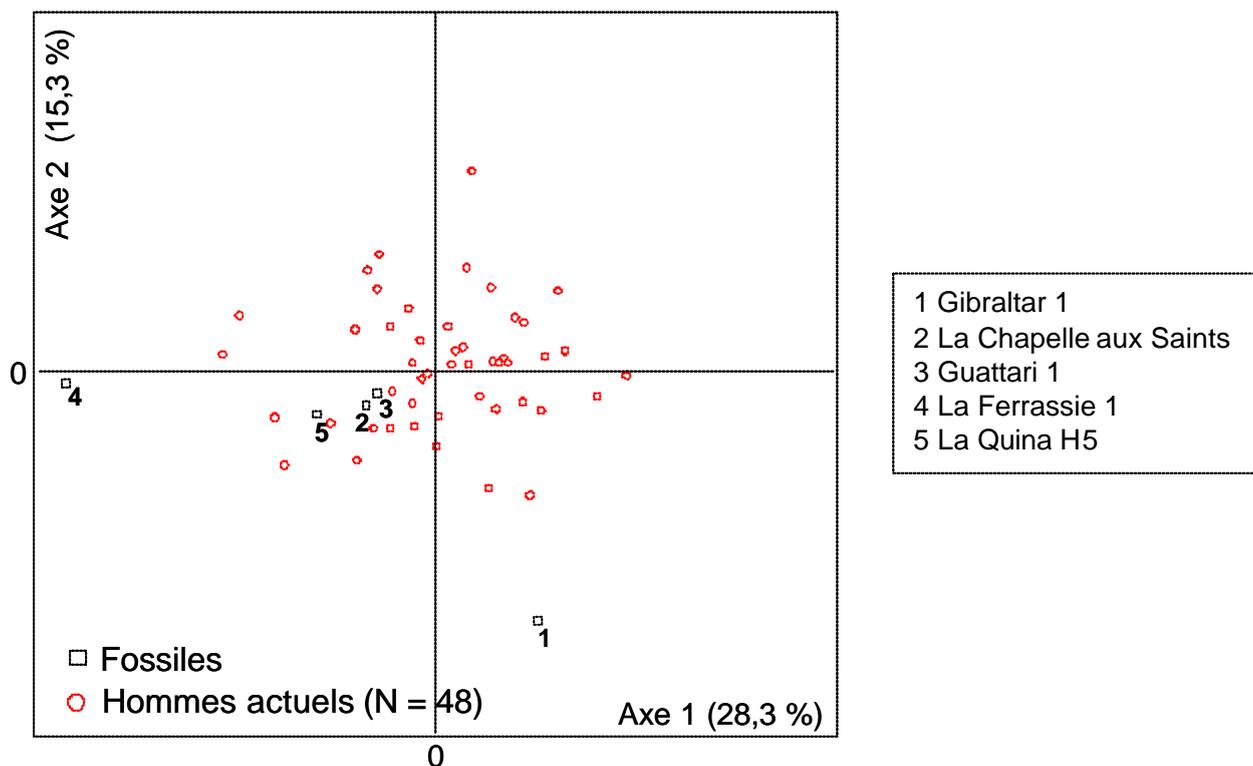


FIG. 101 — L'os zygomatique (7 points) des Néandertaliens : analyse en composantes principales (axe 1 : 28,3%, axe 2 : 15,3%)

Réduisant notre étude à l'os zygomatique, nous avons pu considérer cinq fossiles. Le premier axe de l'analyse en composantes principales (14,5%) discrimine La Ferrassie 1 des autres spécimens qui sont compris dans la variation actuelle (FIG. 101). L'axe de développement du corps de l'os zygomatique de La Ferrassie 1 est vertical. Il tend à être plus horizontal chez les hommes actuels et les autres fossiles de l'échantillon (FIG. 102).

L'axe 2 (15,3%) distingue Gibraltar 1 sur la base du fort développement de la face orbitaire du zygomatique relativement au corps de l'os (FIG. 103).

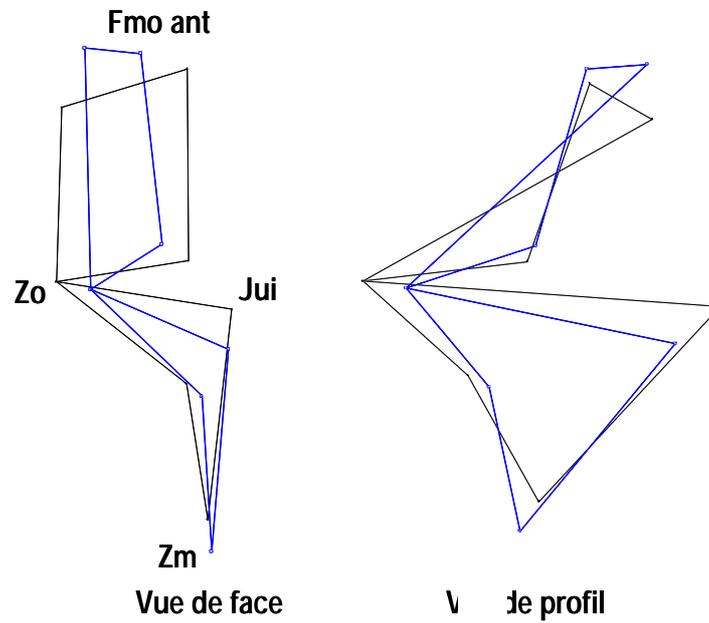


FIG. 102 — Superposition des conformations de l'individu consensus (en tirets) et de la reconstitution théorique de La Ferrassie 1 (en trait plein) : axe 1 (28,3%), l'os zygomatique (7 points)

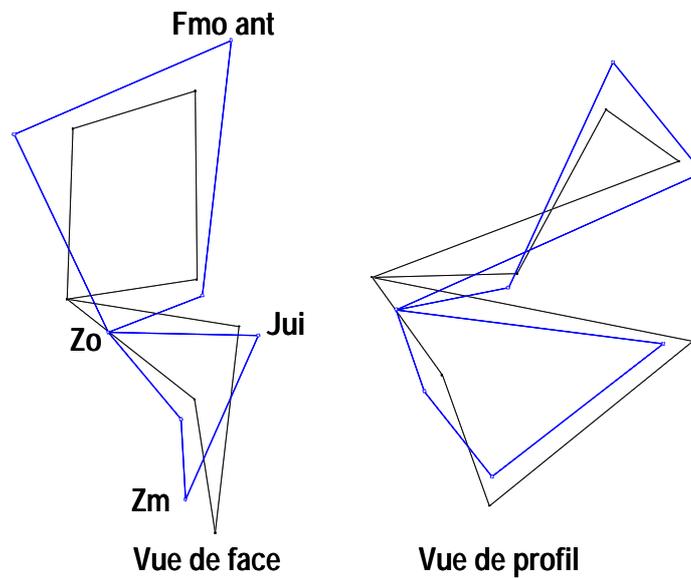


FIG. 103 — Superposition des conformations de l'individu consensus (en tirets) et de la reconstitution théorique de Gibraltar 1 (en trait plein) : axe 2 (15,3%)

Parmi le groupe des Néandertaliens, une certaine homogénéité est manifeste concernant la conformation faciale. L'os maxillaire est fortement développé et l'os zygomatique réduit et en position postérieure. Les modalités d'extension du premier sont différentes sur Gibraltar 1 tandis que la conformation du second est variable, en témoigne celle, particulière de La Ferrassie 1.

L'agencement angulaire des trois processus osseux de l'os zygomatique est différent chez les Néandertaliens de ce qui est observé sur l'homme actuel et les hominidés plus anciens. En effet, sur Guattari 1, La Chapelle-aux-Saints, La Ferrassie 1 et La Quina H5, les angles sont systématiquement plus ouverts.

2.4. Traitement global : superposition Procuste et ACP

Nous avons considéré dans les analyses suivantes le maximum des fossiles de notre échantillon. Ainsi, l'os zygomatique qui est généralement bien conservé, permet de comparer 14 spécimens et 25 hommes modernes.

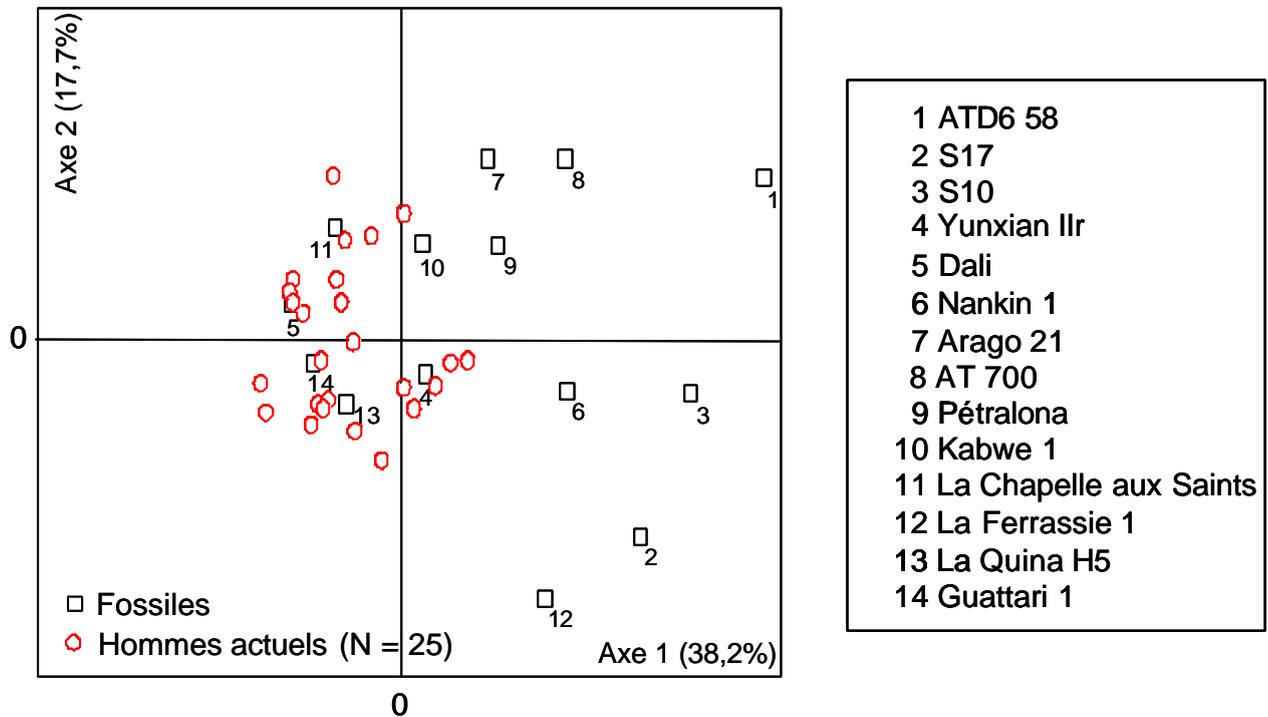


FIG. 104 — Os zygomatique (7 points) de l'ensemble de l'échantillon fossile : analyse en composantes principales (axe 1 : 38,2%, axe 2 : 17,7%)

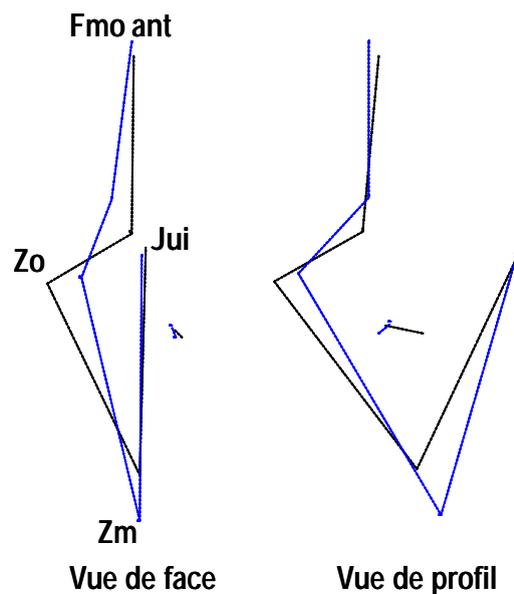


FIG. 105 — Superposition des conformations de l'individu consensus (en tirets) et de la reconstitution théorique de ATD6 58 (en trait plein) : axe 1 (38,2%)

L'axe 1 (38,2%) exclut de la variabilité actuelle les spécimens de Gran Dolina et de Sangiran d'une part et Arago 21, Pétralona, Atapuerca 700, Nankin 1 et La Ferrassie 1 d'autre part (FIG. 104). Ils se distinguent par le développement vertical nettement accentué de l'os zygomatique, la faible proéminence du corps de cet os et l'angle fortement ouvert de son bord orbitaire (FIG. 105). Le reste de l'échantillon comprenant les autres Néandertaliens, Kabwe 1, Dali, Yunxian IIr s'inscrit dans la variation des hommes modernes. Ces résultats, difficiles à interpréter, mettent en évidence le fort polymorphisme de l'os zygomatique. Toutefois, avec l'axe 1 de l'analyse, une tendance à la distinction de deux conformations au cours de l'évolution humaine est envisageable. L'une correspond aux premiers fossiles eurasiatiques (des sites de Sangiran et de Gran Dolina) et l'autre est exprimée chez tous les hominidés ultérieurs, de manière variable cependant. Parmi ce groupe, les fossiles du Pléistocène moyen ont une conformation intermédiaire tandis que les Néandertaliens et l'homme moderne montrent une forte parenté morphométrique. Notons que les spécimens chinois, Yunxian IIr, Dali, et le sujet africain Kabwe 1 s'inscrivent dans l'étendue de la variation de ce dernier. Bien que la particularité de La Ferrassie 1 ait déjà été évoquée (voir descriptions FIG. 101 et FIG. 102), la position marginale de ce fossile par rapport aux autres Néandertaliens est étonnante.

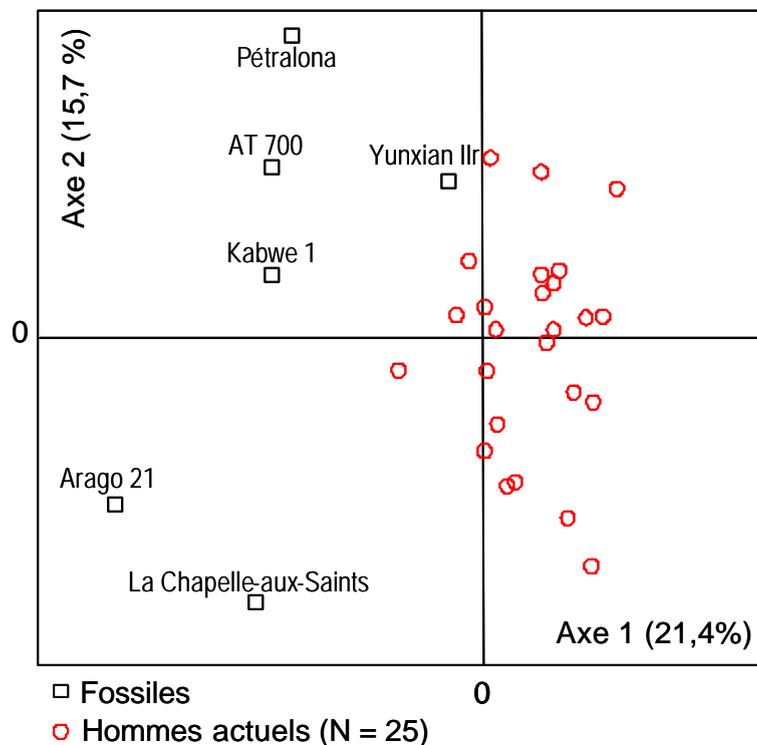


FIG. 106 — La face (19 points) des hominidés les plus complets du Pléistocène moyen et supérieur : analyse en composantes principales (axe 1 : 21,4%, axe 2 : 15,7%)

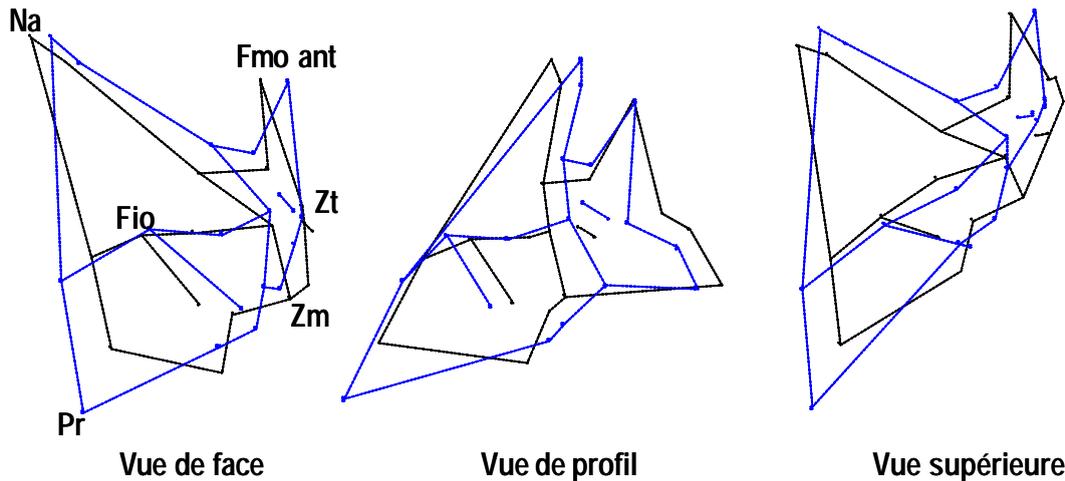


FIG. 107 — Superposition des conformations de l'individu consensus (en tirets) et de la reconstitution théorique d'Arago 21 (en trait plein) : axe 1 (21,4%)

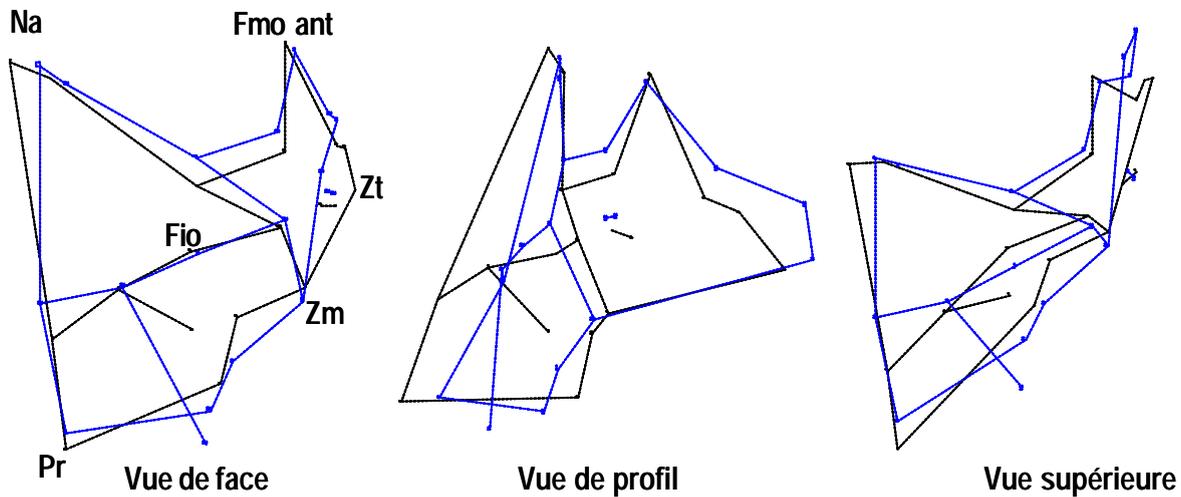


FIG. 108 — Superposition des conformations de l'individu consensus (en tirets) et de la reconstitution théorique de La Chapelle aux Saints (en trait plein) : axe 2 (15,7%)

Une analyse considérant l'intégralité de la face est réduite à six fossiles qui se distinguent du référentiel actuel (N=25) le long de l'axe 1 (21,4%). Seul le spécimen de Yunxian IIr s'inscrit dans la variabilité moderne (FIG. 106).

C'est l'extension antéro-postérieure de l'ensemble zygomatoco-maxillaire que nous avons déjà décrite qui est en jeu (voir description FIG. 92). Le phénomène est le plus accentué sur Arago 21 qui s'isole à une extrémité de l'axe. Chez ce dernier, le maxillaire est fortement développé antéro-médialement et l'os zygomatique reculé vers l'arrière (FIG. 107). Le prognathisme sous nasal est marqué. La partie sous orbitaire du maxillaire est projetée antéro-latéralement et le bord infra-orbitaire en position haute et postérieure.

Cette conformation faciale s'observe également, mais sous une forme plus atténuée, sur les fossiles européens de Pétralona et AT 700, Kabwe 1 et La Chapelle aux Saints. Le

Néandertalien et les hominidés du Pléistocène moyen sont donc comparables sinon indissociables concernant l'agencement de leur face. Contrairement à ces derniers, Yunxian IIr et l'homme actuel présentent une contraction antéro-postérieure de cet ensemble osseux, entraînant l'apparition d'une inflexion de la partie sous orbitaire du maxillaire dans le sens transversal.

Les fossiles s'intègrent tous dans la variation actuelle le long de l'axe 2 (15,7%), les spécimens de Pétralona et de La Chapelle aux Saints mis à part. Ce dernier se caractérise par le fort développement de l'os maxillaire qui se manifeste principalement par la forte projection antérieure de son profil facial médian (FIG. 108). Sur Pétralona, l'os zygomatique est plus volumineux et, par rapport à celui-ci, l'os maxillaire est en retrait, en *norma lateralis*. Les fossiles de Atapuerca 700, Yunxian IIr et Kabwe 1 tendent à partager cette conformation Arago 21 se montre plus proche du Néandertalien dont il se distingue cependant par l'aspect plus fuyant de son profil facial médian, du fait de la position postérieure du nasion (voir description FIG. 97)

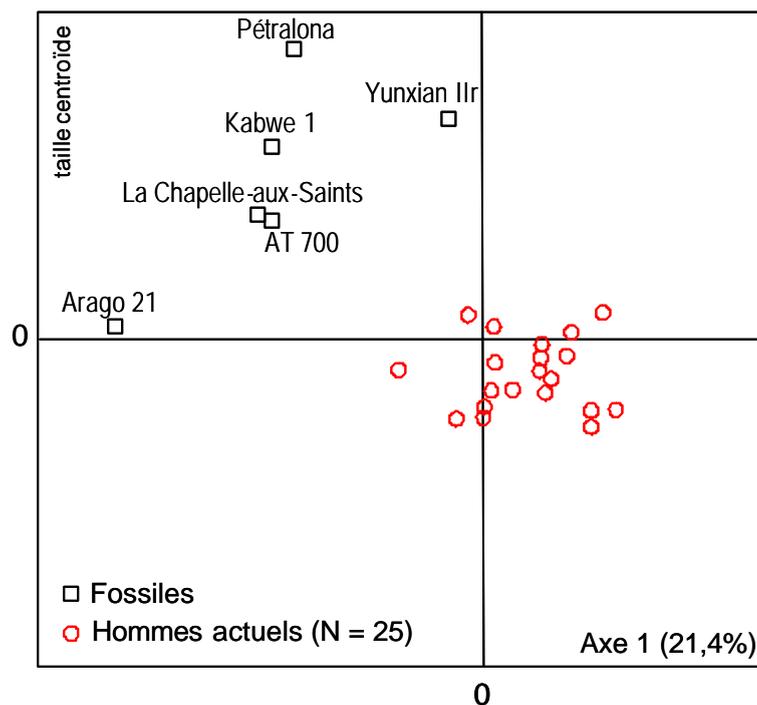


FIG. 109 — La face (19 points) des hominidés les plus complets du Pléistocène moyen et supérieur : analyse en composantes principales (axe 1 : 21,4% et la taille centroïde)

Le paramètre de la taille centroïde peut être réintroduit dans l'analyse. Il permet, dans ce cas, de mettre en évidence le petit format de Arago 21 qui s'intègre dans la variation actuelle, opposé aux spécimens les plus grands (FIG. 109). Ces derniers, énumérés par ordre décroissant, sont : Pétralona, Yunxian IIr, Kabwe 1, La Chapelle-aux-Saints et Atapuerca 700.

2.5. Synthèse et premières interprétations de la variabilité des hominidés fossiles

Concernant les premiers fossiles eurasiatiques, nous avons mis en évidence les particularités de Yunxian IIr, de ATD6 69 et des hominidés asiatiques des sites de Sangiran et de Nankin.

A la différence des autres spécimens, le premier, Yunxian IIr, s'intègre dans la variation des hommes actuels. Il partage avec eux une conformation du complexe zygomatoc-maxillaire semblable qui se caractérise par le retrait et la réduction de l'os maxillaire relativement au zygomatique et la présence d'une dépression transversale dans sa partie sous orbitaire.

L'agencement facial de ATD6 69, fossile le plus complet découvert à Atapuerca-Gran Dolina, est totalement différent. L'os zygomatique est en position postérieure et l'os maxillaire est fortement développé et projeté antéro-médialement. Ces caractéristiques le rapprochent de la conformation néandertalienne. Nous avons démontré qu'il s'agit de caractères juvéniles qu'il partage avec les adolescents du référentiel actuel (FIG. 27A et FIG. 28). Toutefois, son expression est la plus accentuée sur ATD6 69. L'extension du maxillaire est, par exemple, plus marquée sur ATD6 69, comparée à des adolescents actuels dont l'âge est compris entre 7 et 14 ans.

Deux os zygomatiques (ATD6 38 et ATD6 58) mis au jour dans la même couche ont été attribués à des individus plus âgés. Ces spécimens ainsi que ceux de Sangiran (10 et 17) présentent un os zygomatique fortement développé verticalement dont le corps est peu saillant latéralement et l'angle du bord orbitaire nettement ouvert. Cette disposition tend à les distinguer des hominidés ultérieurs. Toutefois, nous avons mis en évidence le fort polymorphisme de cet os qui se manifeste autant entre des fossiles séparés dans l'espace et le temps que parmi les spécimens découverts dans le même gisement (voir description FIG. 86).

Enfin, sur Nankin 1, Sangiran 17 et probablement Sangiran 4, l'os zygomatique se situe antérieurement dans la face.

Les fossiles du Pléistocène moyen sont très homogènes concernant leur conformation faciale par la présence d'un caractère : l'extension du maxillaire (FIG. 92). Ce phénomène se manifeste sur l'ensemble des individus par la position haute du bord infra-orbitaire, la forte projection latérale du processus zygomatique et inféro-antérieure de la partie sous nasale de l'os (FIG. 110).

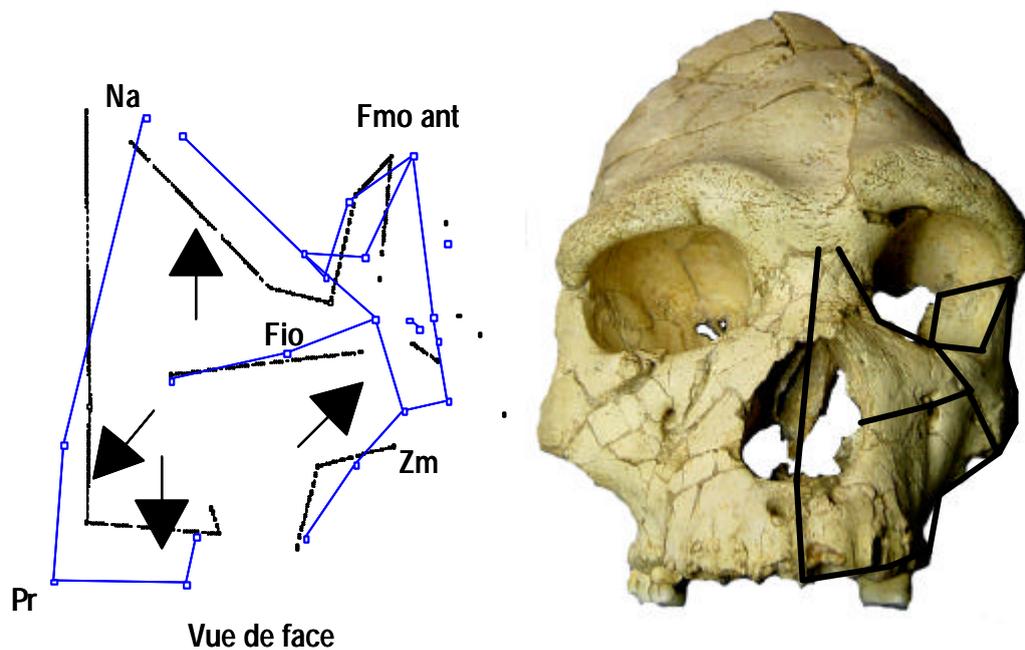


FIG. 110 — Dessin schématique du processus d'extension du maxillaire (les flèches indiquent les directions de développement de l'os, en trait plein : Arago 21, en tirets : les hommes actuels) et photographie d'Arago 21 de face (le tracé noir indique la zone numérisée)

Chez Arago 21, spécimen parmi les plus anciens des fossiles européens, le développement du maxillaire est encore plus marqué, sa partie inférieure étant projetée antéro-médialement. De ce fait, son profil facial médian présente un aspect fuyant, accentué par la position basse et postérieure du Nasion (FIG. 94).

Les fossiles africains présentent également un prognathisme sous nasal marqué. La partie sous nasale du maxillaire est effectivement projetée vers le bas et l'avant sur Kabwe 1 tandis que c'est surtout la position en retrait de la partie supérieure du profil facial médian qui accentue le caractère sur Bodo. Chez ce dernier, le phénomène de réduction du maxillaire est semblable à celui décrit pour Yunxian IIr tandis que, pour la majorité des spécimens du Pléistocène moyen, le maxillaire est nettement en extension (FIG. 95).

Chez tous, cependant, les proportions générales de l'os zygomatique et, celles, relatives, de ses processus osseux ainsi que les valeurs des angles qu'ils forment entre eux, s'intègrent dans les marges de la variation actuelle, ce qui n'était pas le cas parmi les premiers fossiles eurasiatiques, Yunxian IIr mis à part. Quelques exceptions sont notables pour Dali dont l'os est plus long et l'angle antérieur plus fermé, Kabwe 1 dont l'os est plus haut et l'angle antérieur plus ouvert et, enfin, pour Arago 21 dont les valeurs des angles postérieur et transversal sont plus fortes.

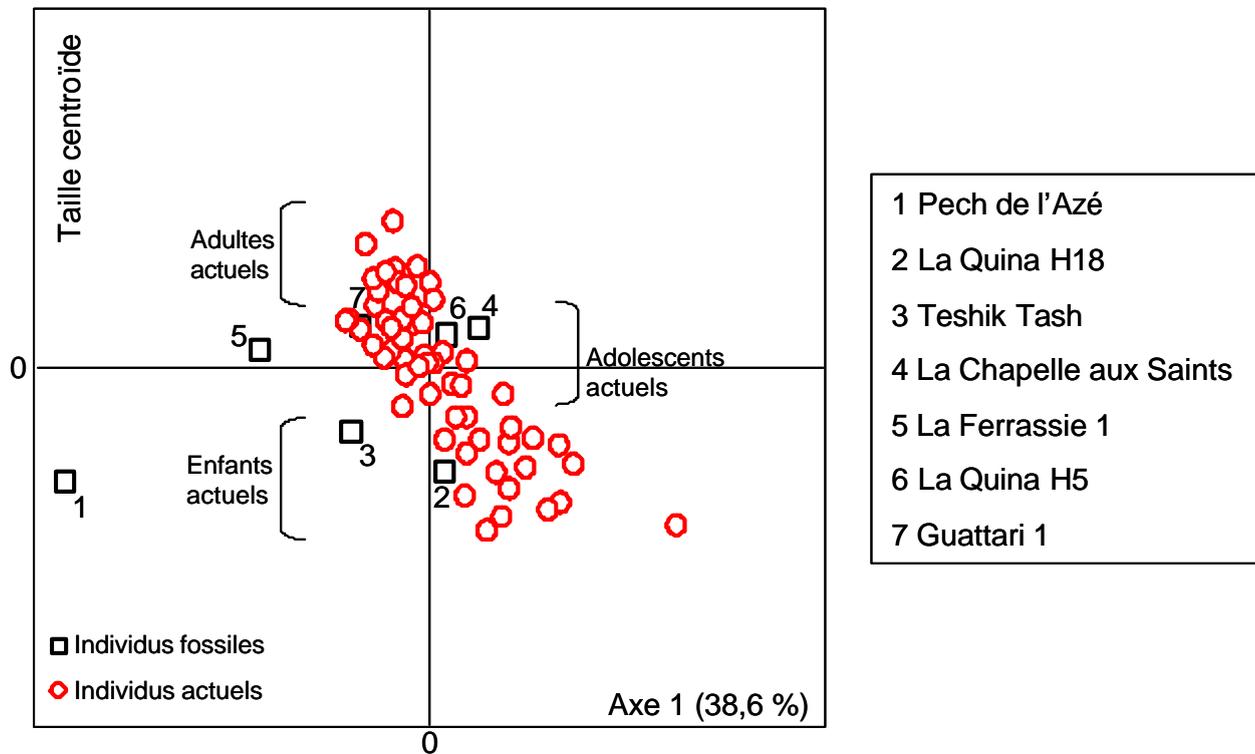
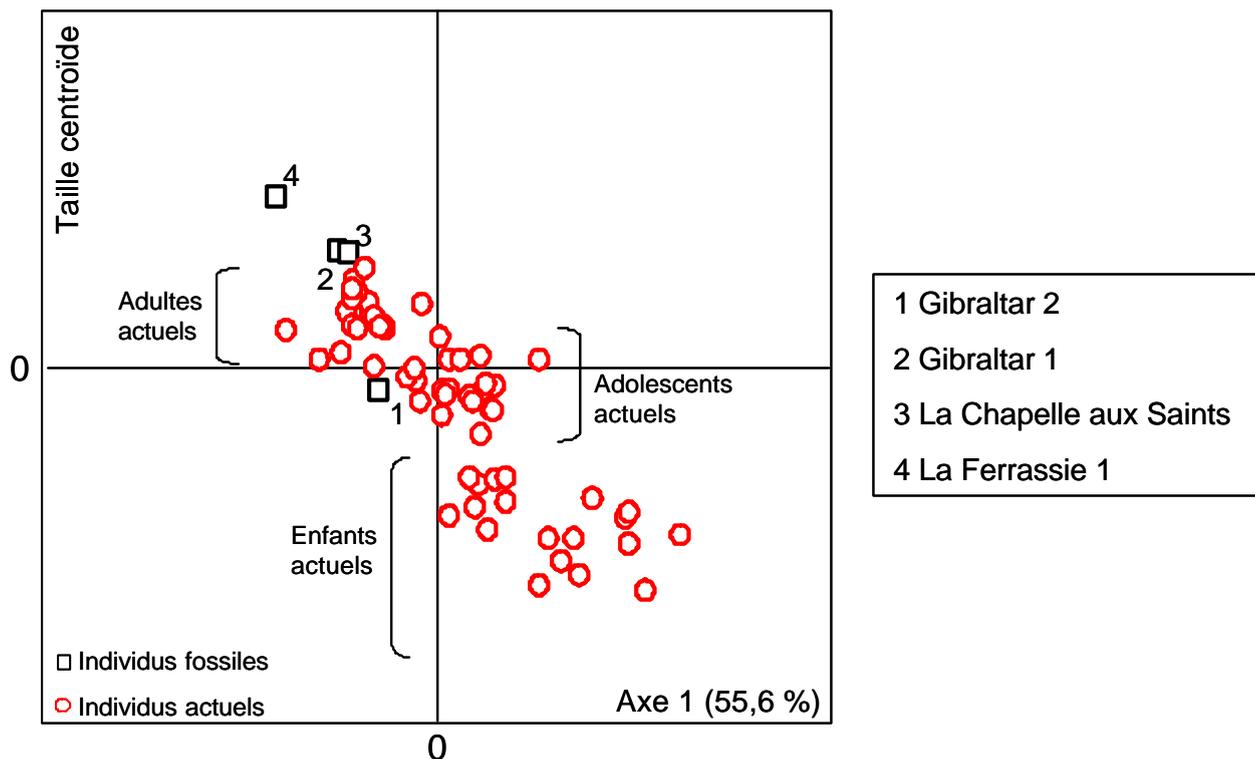
Chez les Néandertaliens (n=4), les angles du zygomatique sont systématiquement plus ouverts. Leur morphologie crânienne particulière (face projetée vers l'avant et crâne allongé vers l'arrière) pourrait être une explication au fait que cet os, qui est une charnière majeure dans le système cranio-facial, soit déployé dans les trois plans, formés par ses trois processus, de manière plus accentuée que chez les fossiles qui les précèdent (excepté sur Arago 21 et les fossiles de Gran Dolina).

Par contre, le fossile de La Chapelle-aux-Saints, qui est le fossile le plus complet parmi les Néandertaliens de notre étude, partagent avec les spécimens qui le précèdent le phénomène d'extension du maxillaire décrit plus haut à tel point qu'il est indissociable de Pétralona, Atapuerca 700 et Kabwe 1, pour ces paramètres (FIG. 106). Il s'en distingue par l'aspect saillant antérieurement de son profil facial médian et le faible développement de son os zygomatique, caractères qu'il a en commun avec Arago 21 dont le profil facial médian est toutefois plus fuyant.

En terme de taille, la variation ontogénétique des hommes actuels comparée aux quatre Néandertaliens considérés confirme que l'os maxillaire des seconds est fortement développé et l'os zygomatique réduit.

Ce phénomène est perceptible très tôt au cours de la croissance. En effet, le maxillaire de Gibraltar 2 attribué à un enfant de 5 ans (Tillier 1982, 1988) est autant développé que celui des adolescents actuels considérés âgés de 7 à 14 ans. Les adultes Néandertaliens se distinguent nettement des actuels par leur forte taille (FIG. 111).

A l'inverse, concernant l'os zygomatique (FIG. 112), le jeune enfant Néandertalien du Pech de l'Azé 1 mais aussi ceux, plus âgés, de Teshik-Tash et de La Quina H18 sont comparables aux enfants de notre échantillon de référence [0-2 ans]. Les Néandertaliens adultes se placent parmi les adolescents et les adultes actuels dont l'os zygomatique est le plus petit.



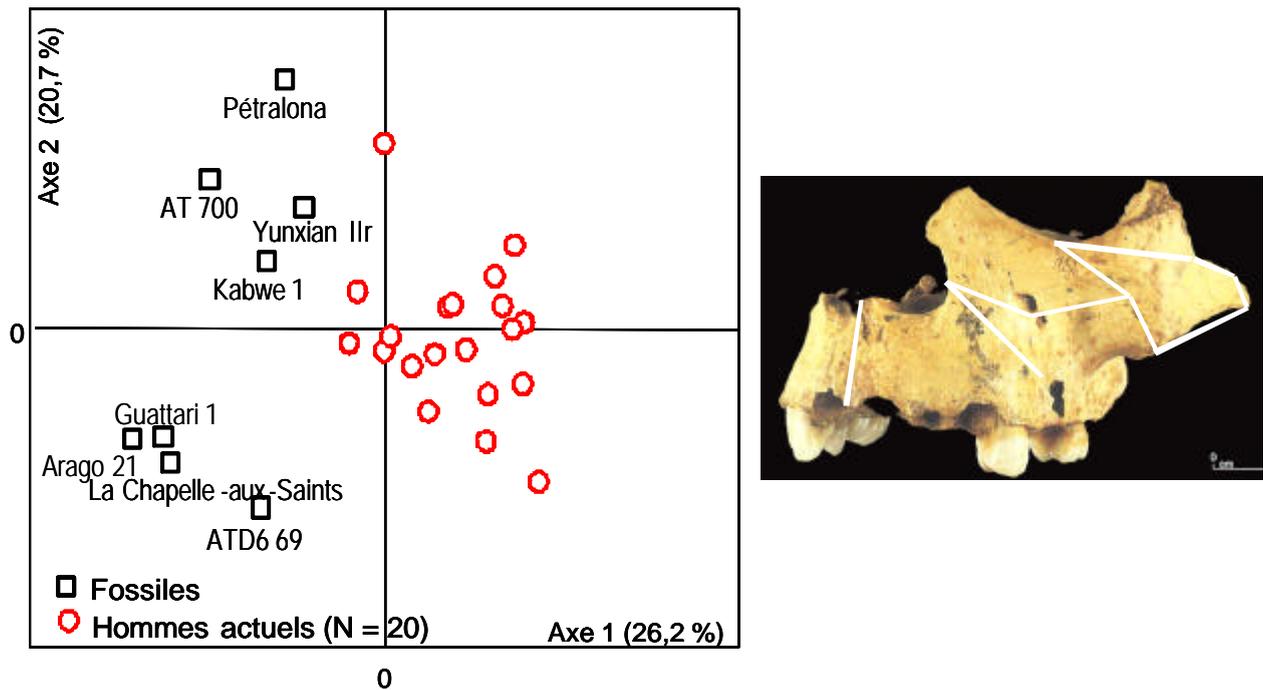


FIG. 113 — La face (13 points) des hominidés du Pléistocène moyen et supérieur : analyse en composantes principales (axe 1 : 26,3% et axe 2 : 20,7%), photographie de ATD6 69 (le tracé blanc

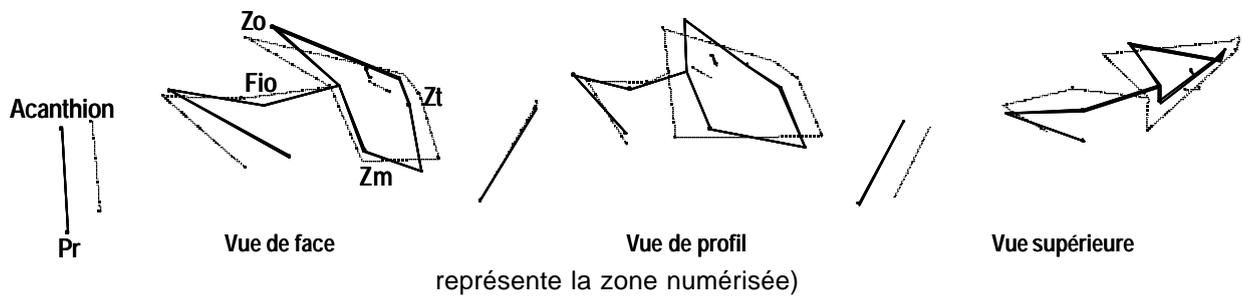


FIG. 114 — Superposition des conformations de l'individu consensus (en tirets) et de la reconstitution théorique des hominidés fossiles (en trait plein) : axe 1 (26,2%)

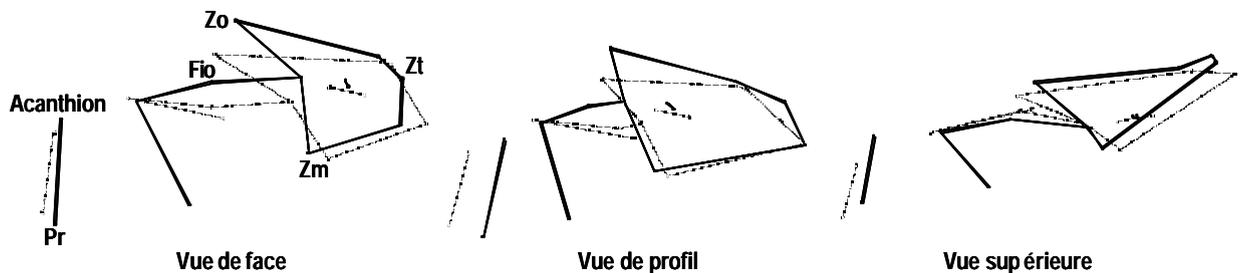


FIG. 115 — Superposition des conformations de la reconstitution théorique dePétralona (en trait plein) et de ATD6 69 (en tirets) ; axe 2 (20,7%)

A la lueur de ces résultats, confirmés par la dernière analyse (FIG. 113), deux observations s'imposent concernant le massif facial. Le fossile de Atapuerca-Gran Dolina, bien qu'immature, présente une conformation de la face moyenne proche de celle des Néandertaliens. Celle de Arago 21, spécimen européen un peu plus récent, est également comparable à ces derniers (FIG. 114 et FIG. 115).

Parmi l'ensemble du registre fossile considéré documentant l'évolution humaine depuis environ un million d'années en Asie, en Afrique et en Europe, une conformation faciale où l'os maxillaire est fortement développé est commune. Cependant, les fossiles de Yunxian IIr et de Bodo se distinguent par la réduction et la position en retrait de ce dernier, relativement à l'os zygomatique. De même, sur Kabwe 1, Pétralona et Atapuerca 700, dont l'os zygomatique est plus volumineux, une contraction du complexe zygomatoco-maxillaire est notable (FIG. 115).

Les fossiles chinois plus récents, Dali et Nankin 1, présentent une série de caractères dérivés par rapport à la conformation faciale de Yunxian IIr. La disposition antérieure de l'os zygomatique dans la face ainsi que l'aspect nettement concave de l'*incisura malaris* semblent résulter d'une biodynamique cranio-faciale différente.

PARTIE 3

DISCUSSION PAR

ENTITÉ OSSEUSE

CONTRIBUTION DES

COMPARAISONS AVEC UN

RÉFÉRENTIEL MODERNE

Les caractéristiques de la face des hominidés fossiles du Pléistocène moyen et supérieur mises en évidence dans notre étude sont commentées dans cette partie par entité osseuse. Il s'agit de considérer la cavité orbitaire et le complexe zygomatoco-maxillaire à la lueur de comparaisons avec un référentiel actuel. Celui ci, comprenant des grands singes et des humains immatures, permet d'ouvrir la discussion sur les variations inter-générique et ontogénétique de la conformation faciale.

1. La cavité orbitaire

1.1. Le volume orbitaire

En valeur absolue, l'orbite des fossiles considérés est plus large que celle des hommes du référentiel actuel. Elle est également plus profonde, sauf sur AT 700 qui présente une valeur comprise dans la variation moderne. Les indices de la largeur et de la profondeur orbitaires sont variables.

TAB. 48 —Volume orbitaire et indice de contribution orbitaire chez les hominidés fossiles et les hommes actuels

	Volume orbitaire	Indice du volume orbitaire
Gibraltar 1	33,3	2,6
Arago 21	40,7	3,8
AT700	36	3,2
Bodo	42,6	3,5
Kabwe 1d	45	3,4
Kabwe 1g	42	3,2
Hommes actuels	23,6 ±3,6	1,8 ±0,2

Comparée à l'homme actuel, l'orbite est plus volumineuse chez les fossiles (TAB. 48). L'influence de la forte taille des spécimens fossiles est en partie en cause tandis que la valeur élevée de l'indice du volume orbitaire confirme que, chez ces derniers, la capacité orbitaire est importante. Bien que faibles, les deux valeurs de Gibraltar 1 dépassent celles de la variation humaine actuelle.

Partant des données osseuses, c'est-à-dire de l'orbite, nous avons tenté d'obtenir des informations sur l'organe qu'elle contient.

Nous avons analysé les données biométriques publiées dans Schultz (1940) issues de l'étude d'un matériel exceptionnel par sa nature et sa quantité. Il s'agit d'une documentation concernant plus de 200 primates, d'ordre à la fois biologique (âge, sexe, poids corporel et poids du globe oculaire) et squelettiques (volume orbitaire). Nous avons testé

statistiquement l'interdépendance de deux de ces variables, ce qui n'avait pas été réalisé par l'auteur (voir Annexe 12) et explique la divergence de nos conclusions. En effet, contrairement à l'auteur, nous avons constaté que les volumes du globe oculaire et de l'orbite sont corrélés (0,92, $r=0,85$). Ces résultats, suggérant une cohérence dimensionnelle entre l'organe et son squelette, ne sont pas surprenants.

Etant donné que, au stade adulte, le volume de l'orbite et celui du globe oculaire sont corrélés, comment interpréter le fait que les hominidés fossiles présentent une orbite particulièrement volumineuse ?

Si l'on émet l'hypothèse que leur globe oculaire est également nettement plus volumineux, il faut préciser que le volume du globe oculaire n'est pas un bon indicateur de son degré de perfectionnement. En effet, pour être un organe efficace, l'œil doit être avant tout adapté aux besoins de son détenteur, qui résultent des conditions écologiques de son milieu. Par exemple, la possibilité d'une vision nocturne s'effectue au détriment de la taille de l'image projetée sur le fond de la rétine qui est de petit format. Ainsi, chez les animaux nocturnes, la pupille, de grande taille, permet le passage d'un maximum de lumière tandis que la lentille, volumineuse et arrondie, est proche du fond de l'œil. A l'inverse chez l'homme et les mammifères diurnes, cette dernière, de forme aplatie est située très en avant dans le globe oculaire permettant une image plus grande. De même, la zone de plus forte acuité est centrale et circulaire sur la rétine humaine. Chez les ongulés, dotés d'une vision panoramique, il s'agit d'une bande horizontale qui permet la projection de la ligne d'horizon, repère essentiel dans un habitat découvert.

Les données concernant l'organisation interne de l'œil (développement relatif et disposition des différents éléments : les membranes et les milieux transparents - voir Annexe 2), peuvent ainsi constituer une source d'informations écologiques (Kobayashi et Kohshima 2001). Au contraire, l'orbite qui forme sa capsule osseuse ne semble pas, à ce niveau, éloquente.

Rappelons également que l'œil étant un récepteur, le traitement de l'information visuelle a lieu essentiellement au niveau du lobe occipital du cerveau par l'intermédiaire du nerf optique et de la rétine qui tapisse le fond de l'œil et sur laquelle se forme, inversée, l'image du monde extérieur. Cette membrane neurosensorielle est formée, d'une part, d'un épithélium pigmenté qui constitue la chambre noire et, d'autre part, d'une structure stratifiée en trois couches cellulaires, comprenant deux types de photorécepteurs : les cônes et les bâtonnets dont le nombre est, chez l'homme, exceptionnel (de l'ordre de 150 millions). Ils forment donc les premiers maillons de la chaîne de neurones conduisant le message

sensoriel vers le cerveau, via les fibres du nerf optique qui se rassemblent dans la papille optique (tache aveugle de Mariotte) pour former le nerf optique par lequel le signal quitte l'œil.

Il est donc évident que, à la somme d'informations capable de recevoir un récepteur aussi sophistiqué que l'œil humain, doit correspondre un organe, le cerveau (et en l'occurrence, son lobe occipital) tout aussi performant pour la traiter. Or, au cours du dernier million d'années d'évolution humaine, le développement relatif des surfaces de chacun des lobes cérébraux montre une diminution de celle du lobe occipital qui s'exprime dans sa largeur (Grimaud-Hervé 1997, p.348). Autrement dit, les hominidés les plus anciens présentent un lobe occipital plus large et plus développé en surface relativement aux autres lobes cérébraux et à l'homme actuel.

Gibraltar 1 qui est le fossile le plus récent des cinq considérés, présente, comme nous l'avons déjà mentionné, des valeurs faibles en terme de volume et d'indice orbitaires. Si la première variable est influencée par la petite taille de l'individu, la seconde indique une proportion entre le volume orbitaire et endocrânien plus faible que celles des fossiles plus anciens, Bodo, Kabwe 1, Arago 21 et AT700.

Nous pouvons donc peut être considérer que les spécimens les plus anciens ont à la fois une orbite plus volumineuse et un lobe occipital plus développé par rapport aux fossiles les plus récents et à l'homme actuel. Il est cependant plus tentant, que possible à démontrer, d'envisager une relation entre ces deux variables et d'en faire une interprétation d'ordre fonctionnelle. D'autant plus que la mise en garde concernant le volume du globe oculaire vaut également pour le développement du lobe occipital, la taille ne permettant pas de présager des compétences de l'organe.

Revenons sur l'indice du volume orbitaire qui, comme nous l'avons rappelé, est élevé sur les hominidés pour lesquels il a pu être calculé (n=5), dépassant nettement les valeurs moyennes actuelles. Quel usage pouvons nous faire de cette information ?

Cet indice, mettant en relation les volumes des capsules osseuses de deux organes, l'œil et le cerveau, tient sa légitimité de leur lien biologique. En effet, le nerf optique forme, avec la rétine où ses fibres prennent naissance, un diverticule du cerveau antérieur, le télencéphale. Ainsi, la croissance du globe oculaire suit celle du cerveau comme l'ont mis en évidence Todd *et al.* (1940).

Nous avons testé, sur 128 hominoïdes, la relation entre les volumes des cavités orbitaire et endocrânienne. Une forte corrélation est manifeste sans qu'un lien de causalité ne puisse être envisagé étant donné que le coefficient de détermination est faible ($r^2=34$). Concernant les hominidés fossiles, la valeur élevée de leur indice s'explique non seulement par un volume orbitaire important mais également par une capacité endocrânienne plus faible que celle de l'homme actuel.

1.2. Les indices de contribution orbitaire

La valeur isolée et cumulée de la superficie de chacun des os formant la cavité orbitaire a permis de calculer des indices dits « de contribution » pour chacun d'eux. Chez les fossiles les plus complets considérés ($n=4$), la participation des os maxillaire et ethmoïde est comparable aux valeurs moyennes enregistrées sur l'homme actuel. Arago 21, dont la face orbitaire du maxillaire est plus développée, se distingue du reste de l'échantillon actuel et fossile. A l'inverse, la superficie de l'os zygomatique est nettement plus importante chez les fossiles ($n=15$) et, particulièrement étendue, sur le spécimen de Bodo. Sur ce dernier le développement de l'os frontal est moindre, comparé aux valeurs moyennes de l'homme actuel. Enfin une variabilité est notable concernant les contributions respectives des os sphénoïde et lacrymal.

Nous interprétons le développement important de la face orbitaire du zygomatique des fossiles et de celle du maxillaire, dans le cas de Arago 21, comme lié à la forte extension du complexe zygomatoco-maxillaire mise en évidence sur ces spécimens. D'un point de vue taxinomique, une telle différence est notable étant donné que nous avons constaté que la répartition des os formant l'orbite est propre à chaque genre (*Homo*, *Pan* et *Gorilla*), témoignant de biodynamiques osseuses distinctes.

TAB. 49 — Résultats du Test de Student entre les distributions des valeurs des indices de contribution orbitaire des *Homo* et des *Pan* (** : différence statistiquement significative à 95%), S:sphénoïde, Z :zygomatique, M :maxillaire, L :lacrymal, E :ethmoïde, F :frontal

	Moyenne		Valeur t	dl	p	Nbre d'individus		Ecart-type		Ratio-F variance	p variance
	Homo	Pan				Homo	Pan				
IND_S	10,79	19,13	-14,45	184	0,00**	91	95	3,45	4,35	1,60	0,03
IND_Z	9,56	6,19	5,42	184	0,00**	91	95	3,03	5,14	2,88	0,00
IND_M	15,69	5,83	12,91	184	0,00**	91	95	6,15	4,11	2,24	0,00
IND_L	8,48	1,62	33,74	184	0,00**	91	95	1,59	1,16	1,90	0,00
IND_E	15,26	6,14	19,16	184	0,00**	91	95	3,06	3,40	1,24	0,31
IND_F	40,22	61,08	-24,83	184	0,00**	91	95	3,67	7,17	3,82	0,00

Partie 3 : Discussion par entité osseuse

TAB. 50 — Résultats du Test de Student entre les distributions des valeurs des indices de contribution orbitaire des *Homo* et des *Gorilla* (** : différence statistiquement significative à 95%), S :sphénoïde, Z :zygomatique, M :maxillaire, L :lacrymal, E :ethmoïde, F :frontal

	Moyenne					Nbre d'individus		Ecart-type		Ratio-F	p
	Homo	Gorilla	Valeur t	dl	p	Homo	Gorilla	Homo	Gorilla	variance	variance
IND_S	10,79	8,97	3,42	178	0,00**	91,00	89,00	3,45	3,71	1,16	0,48
IND_Z	9,56	11,94	-3,98	178	0,00**	91,00	89,00	3,03	4,79	2,51	0,00
IND_M	15,69	9,20	8,65	178	0,00**	91,00	89,00	6,15	3,54	3,01	0,00
IND_L	8,48	4,04	17,58	178	0,00**	91,00	89,00	1,59	1,79	1,26	0,27
IND_E	15,26	5,46	24,82	178	0,00**	91,00	89,00	3,06	2,14	2,05	0,00
IND_F	40,22	60,39	-28,28	178	0,00**	91,00	89,00	3,67	5,70	2,42	0,00

TAB. 51 — Synthèse des indices de contribution orbitaire (Ind) chez les hommes, les chimpanzés et les gorilles, F :frontal, M :maxillaire, E :ethmoïde, S :sphénoïde, Z :zygomatique, L :lacrymal

	Ind F	Ind M	Ind E	Ind S	Ind Z	Ind L
Homo	40,2 ±3,7	15,7 ±6,1	15,3 ±3	10,8 ±3,4	9,6 ±3	8,5 ±1,6
Pan	61 ±7,2	5,8 ±4,1	6,1 ±3,4	19,1 ±4,3	6,2 ±5,1	1,6 ±1,2
Gorilla	60,4 ±5,7	9,2 ±3,5	5,5 ±2,1	9 ±3,7	11,9 ±4,8	4 ±1,8

En effet, les distributions des indices de contribution orbitaire chez les hommes et les grands singes ont été testées statistiquement (TAB. 49 et TAB. 50). Il s'avère que chez les gorilles et les chimpanzés, l'os frontal, qui représente 60% de la superficie orbitaire cumulée, est significativement plus développé que chez les hommes. A l'inverse, chez ces derniers, la lame orbitaire de l'os ethmoïde concourt plus largement à la formation de l'orbite. Les indices moyens de contribution orbitaire du maxillaire et du lacrymal sont également les plus forts chez l'homme. Le gorille et le chimpanzé se caractérisent respectivement par l'importance de la superficie osseuse des parties orbitaires du zygomatique et du sphénoïde.

Chacun des genres considérés montre une répartition relative des os formant la cavité orbitaire particulière que nous pouvons synthétiser en deux types (TAB. 51). Le type 1: l'homme se distingue par le fort développement des os ethmoïde, maxillaire et lacrymal aux dépens de celui du frontal. Le type 2: chez les grands singes, au contraire, ces os, situés dans la partie médiale et antérieure de l'orbite sont réduits au profit de l'os frontal, formant le plafond orbitaire, qui est étendu. Sur les hominidés fossiles, c'est bien évidemment le type 1 qui est observé. Cependant, une variabilité de la participation des os frontal, sphénoïde et lacrymal est notable ainsi qu'une variante: la forte contribution de l'os zygomatique (FIG. 116). Notons que cette observation est également valable pour Arago 21, chez qui pourtant, l'os zygomatique est, dans son ensemble, réduit. Contrairement à l'os zygomatique, dont le développement important caractérise les hominidés fossiles, une certaine constance dimensionnelle de la face orbitaire des os ethmoïde et maxillaire s'observe donc au cours de l'évolution.

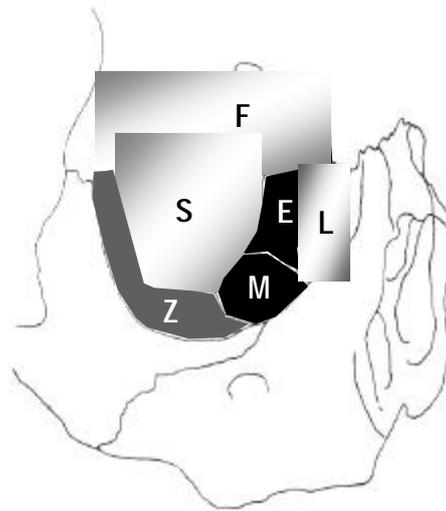


FIG. 116 — Contribution respective des os formant la cavité orbitaire au cours de l'évolution

(En noir : l'indice de contribution orbitaire est comparable entre les hominidés fossiles et actuels, en gris : l'indice de contribution orbitaire est différent, en gris et blanc : l'indice de contribution orbitaire est variable ; F : frontal, S : sphénoïde, L : lacrymal, Z : zygomatique, E : ethmoïde, M : maxillaire)

L'os zygomatique, charnière entre la face et le crâne, est de ce fait soumis aux sollicitations de ces deux entités. Il nous paraît alors acceptable que la principale différence entre les hommes actuels et fossiles se manifeste sur celui-ci comme l'écho d'équilibres craniofaciaux distincts. Ainsi, la principale conséquence, dans la cavité orbitaire, de la forte extension de la face des spécimens fossiles s'exprimerait sur l'os zygomatique.

Enfin, notons que sur Bodo et Kabwe 1, à l'inverse d'Arago 21 et de Gibraltar 1, l'indice de contribution orbitaire de l'os sphénoïde s'intègre dans les valeurs moyennes du référentiel actuel.

1.3. L'œil dans l'orbite

Les conformations du plafond orbitaire et des structures de la vascularisation orbitaire et infra-orbitaire des fossiles et de l'homme actuel sont proches. Cependant, une tendance à l'allongement antéro-postérieur de l'orbite a pu être mise en évidence sur Arago 21 et AT 700, se manifestant par le fort développement de la fissure orbitaire inférieure pour le premier et du canal infra-orbitaire pour le second. Ces structures, de même que le canal infra-orbitaire sur Guattari 1, sont donc fortement projetées vers le bas et l'avant, ce qui peut être mis en relation avec le phénomène d'extension du maxillaire que nous avons décrit sur ces spécimens. Sur Gibraltar 1, l'ensemble des fissures orbitaires, inférieure et supérieure,

paraît en position reculée relativement au plafond orbitaire. Elles sont plus médiales sur Kabwe 1, par rapport à leur agencement chez l'homme actuel.

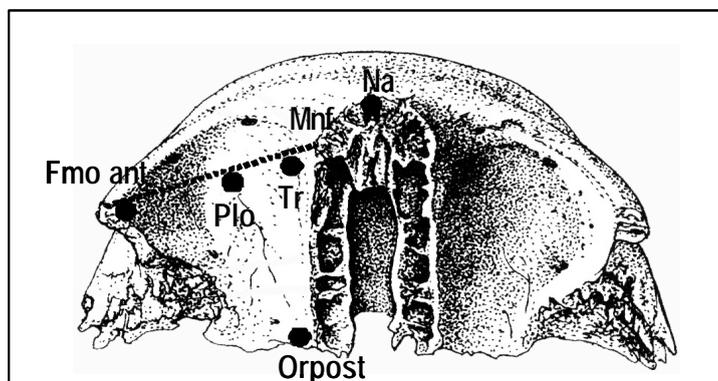


FIG. 117 — dessin schématique du plafond orbitaire : situation des points repères numérisés, modifié d'après Black et Sheuer 2000

Les points repères, Tr et Plo, sont directement liés à l'œil (FIG. 117). Le premier se situe dans la fossette trochléaire servant à l'insertion de l'anneau fibro-cartilagineux permettant le passage du muscle grand oblique. Le second est le point de convexité maximale du plafond orbitaire qui correspond de manière indirecte à la partie supérieure du globe oculaire et ses structures annexes.

Sur tous les fossiles considérés sauf Guattari 1, c'est-à-dire sur Kabwe 1, Bodo, Arago 21, AT 700 et Gibraltar 1, les deux points repères sont plus proches l'un de l'autre, par rapport à la conformation humaine actuelle. Ainsi, (Tr) est en position plus latérale et (Plo) plus médiale. Sur le premier spécimen, cela peut être dû au phénomène de contraction médio-latérale de l'orbite, évoqué plus haut. Sur Bodo, AT 700, Gibraltar 1 et Guattari 1, ils sont projetés vers l'avant, ce qui n'a pas été observé sur Arago 21 et Kabwe 1. Chez ces derniers, par contre, les points (Tr) et (Plo) sont en position supérieure.

Chez les grands singes, la position de ces points repères paraît également différente de celle observée sur l'homme actuel. En effet, nous avons considéré les 6 points repères délimitant le plafond orbitaire (FIG. 117) de 140 hominoïdes. L'analyse en composantes principales basée sur les résidus Procuste de la superposition permet de distinguer deux tendances le long de l'axe 1 (32,4%) : l'une vers la conformation humaine et l'autre vers celle des grands singes (FIG. 118).

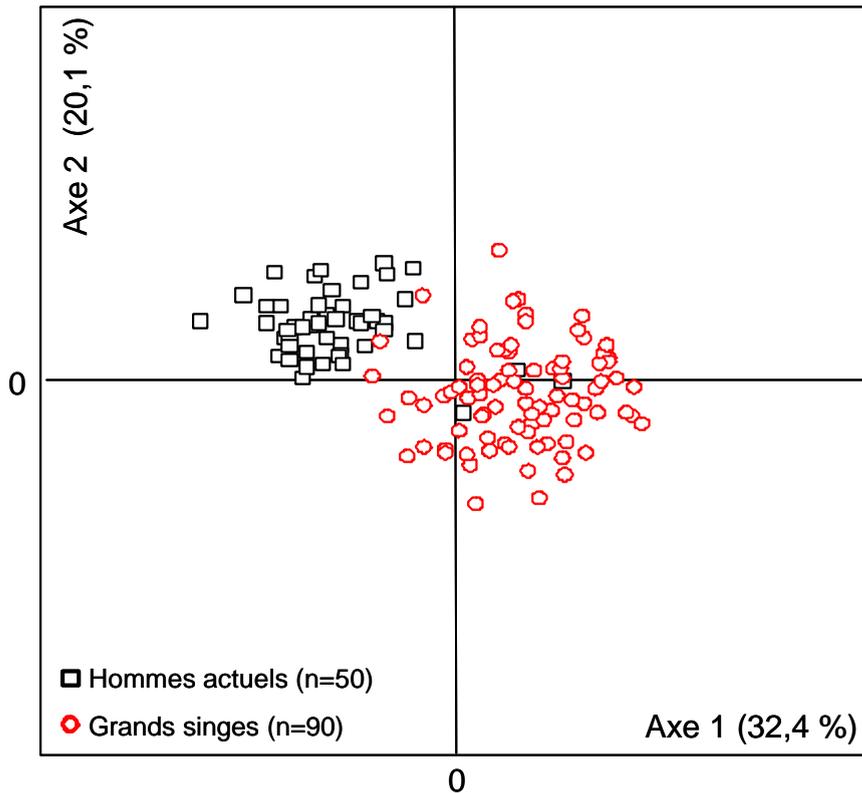


FIG. 118 — Les hominoïdes : analyses en composantes principales du plafond orbitaire (6 points), axe 1 (32,4%) et axe 2 (20,1%)

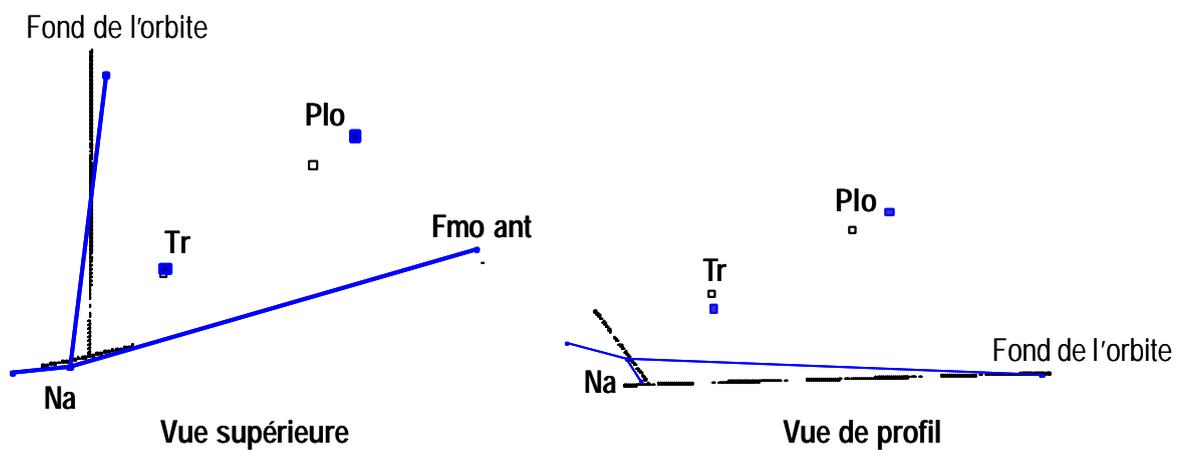


FIG. 119 — Superposition des reconstitutions théoriques des conformations de l'homme actuel (trait plein, carrés pleins) et des grands singes (tirets, carrés vides), axe 1 (32,4%)

Chez les grands singes, le point le plus profond du plafond orbitaire se situe plus antéro-médialement que chez l'homme. Il est donc plus proche du point Tr, désignant la fossette trochléaire, dont la position est comparable entre les trois genres (il est cependant plus haut dans la conformation des grands singes).

Ce résultat semble indiquer une position différente de l'œil dans la cavité orbitaire parmi les hominoïdes de notre étude. La forte constriction post-orbitaire manifeste sur les gorilles et les chimpanzés et l'aspect fuyant de leur écaille frontale peuvent ici être invoqués. En effet, contrainte par l'insertion des muscles masticateurs, l'orbite des grands singes est basse au niveau du plafond orbitaire et étroite dans sa partie postérieure. Cette observation pourrait être valable pour les hominidés fossiles considérés dont nous venons de mettre en évidence les particularités par rapport à un référentiel d'hommes actuels. Cependant, étant donné la faiblesse de notre échantillon, d'une part, et la forte variabilité observée dans la position relative des points repères, d'autre part, nous ne pouvons pas tirer de conclusions plus affirmatives de ces données.

2. Le complexe zygomatoco-maxillaire

2.1. L'extension du complexe zygomatoco-maxillaire

L'ensemble des fossiles considérés présente une forte extension du maxillaire qui se manifeste dans plusieurs directions. En effet, ce phénomène se caractérise par la forte saillie latérale du processus zygomatique du maxillaire, la projection vers le bas et/ou l'avant de sa partie sous nasale et la position haute du bord infra-orbitaire. L'os maxillaire de ces hominidés paraît d'autant plus proéminent que, par rapport à ce dernier, l'os zygomatique est réduit et se place en position plus reculée que chez l'homme actuel. Cette conformation de la face moyenne manifeste ce que nous appellerons un phénomène d'extension du complexe zygomatoco-maxillaire, déjà mis en évidence (Howells 1978, Trinkaus 1983, 1987, Maureille 1994) mais dont l'expression est considérée comme réduite aux Néandertaliens les plus récents. Or, nous avons montré qu'il est nettement marqué sur les spécimens européens les plus anciens : Arago 21 et ATD6 69.

La présence de ce caractère est attestée sur l'ensemble des fossiles les plus complets de notre échantillon, attribués au Pléistocène moyen et supérieur, ce qui va dans le sens des conclusions de Trinkaus (1987) qui interprète le prognathisme facial des Néandertaliens (mesuré du Prosthion au milieu du diamètre bi-Porion) comme le maintien d'un caractère archaïque. Cependant, dans nos analyses, une tendance à la contraction antéro-postérieure de ce système osseux est manifeste sur Pétralona, Atapuerca 700 et Kabwe 1. De plus, les relations topographiques entre les os maxillaire et zygomatique sont comparables entre Yunxian IIr, Bodo et l'homme actuel.

Les données concernant la cavité orbitaire, bien que sporadiques, permettent ici de nuancer ce résultat. En effet, sur Bodo, l'indice de contribution orbitaire de l'ethmoïde, du maxillaire, du sphénoïde et du lacrymal est comparable aux moyennes actuelles, ce qui n'est pas le cas des autres fossiles considérés, pour ces deux derniers os. A l'inverse, le frontal et le zygomatique sont, respectivement moins étendu et particulièrement plus développé sur Bodo, comparés à l'homme actuel. Il partage le premier caractère avec Kabwe 1 et le second avec l'ensemble des spécimens de l'échantillon fossile. Si nous considérons que l'indice de contribution orbitaire élevé de l'os zygomatique est corollaire au phénomène d'extension du complexe zygomatoco-maxillaire, alors il faut conclure que Bodo présente une face en extension. Par contre, il montre un trait évolué : celui de la forte participation de l'os sphénoïde à la formation de l'orbite. Une conformation faciale intermédiaire est donc en place sur ce fossile.

2.2. La dépression sous orbitaire

Ainsi, le phénomène d'extension faciale tel que nous le définissons se situe plus au niveau du rapport entre les os maxillaire et zygomatique (position et développement relatifs) qu'il ne s'exprime en terme d'incurvations infra-orbitaire et infra-malaire. C'est l'absence de ces dernières qui a été décrite sur les Néandertaliens par Sergi (1948 dans Condemi 1992), pour qui, l'absence d'une inflexion horizontale du maxillaire et l'aspect atténué de l'incurvation infra-malaire définissent la face en extension. Maureille (1997) désigne cette double inflexion du maxillaire sous l'expression « dépression sous orbitaire » et la considère comme une conséquence des relations architecturales entre l'os maxillaire et l'os zygomatique.

Au regard de la variabilité exprimée dans nos résultats et des travaux menés dans une perspective biomécanique sur la morphologie du bord inférieur du processus zygomatique de l'os maxillaire (Endo 1966, Hylander 1977, Rak 1983, 1985, 1986), l'association de ces caractères, regroupant le *sulcus maxillaris* et l'*incisura malaris* décrits par Weidenreich (1943), doit être nuancée. Il en est de même de leur présence et de leur degré d'expression sur les hominidés fossiles. A titre d'exemple, le fossile de Gran Dolina, ATD6 69, montre une faible inflexion transversale de la partie sous orbitaire du maxillaire ainsi qu'une *incisura malaris* marquée. Les deux caractères s'expriment de manière atténuée sur Yunxian IIr et Kabwe 1 mais nette sur Nankin 1, autant que la position reculée du foramen infra-orbitaire peut le laisser présager.

En effet, une analyse ne considérant que la partie osseuse comprise entre le bord latéral de l'ouverture nasale et le point le plus proéminent de l'os zygomatique, montre que la variation actuelle et fossile se recourent (FIG. 120). Seuls ATD6 69 et Kabwe 1 s'isolent du reste de l'échantillon du fait de la position plus médiale du bord latéral de l'ouverture nasale et plus latérale du foramen infra-orbitaire et du point à mi-hauteur de la suture zygomatico-maxillaire (FIG. 121). Ainsi, une concavité transversale existe sur ces spécimens mais elle est décalée spatialement. La forte projection médiale du bord latéral de l'ouverture nasale a été décrite précédemment comme un caractère juvénile pour ATD6 69 tandis qu'elle s'explique sur le fossile africain par l'étroitesse de son ouverture piriforme avérée dans l'étude des variables métriques.

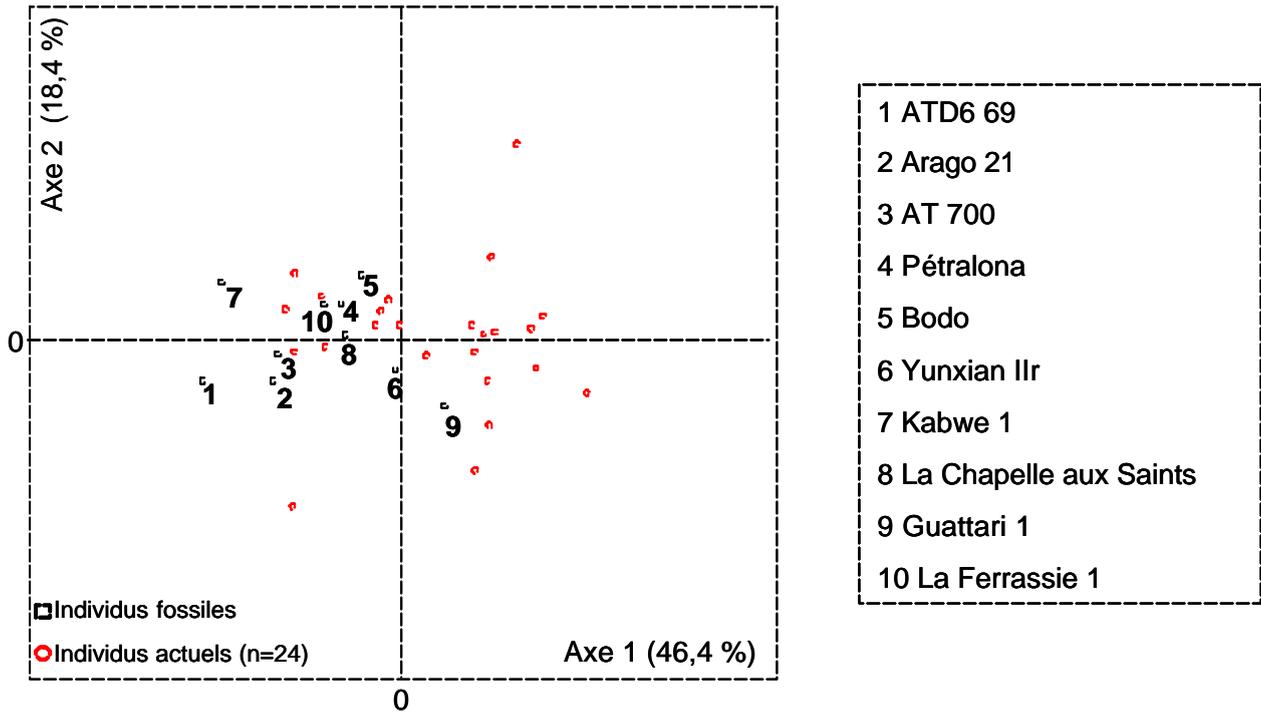


FIG. 120 — L'inflexion sous orbitaire de l'os maxillaire des hominidés fossiles et actuels : analyse en composantes principales (axe 1 : 46,4% et axe 2 : 18,4%)

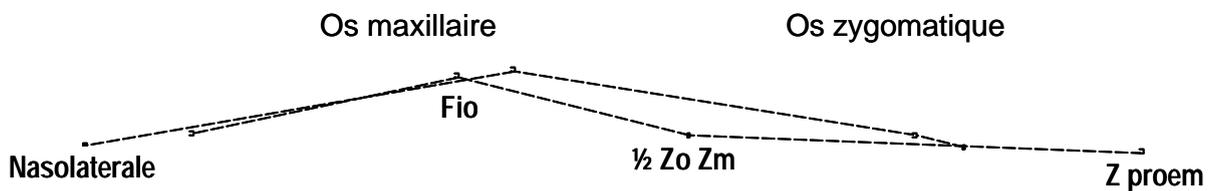


FIG. 121 — Superposition des conformations de l'individu consensus (en tirets) et de la reconstitution théorique de ATD6 69 (en trait plein) dans un plan horizontal : axe 1 (46,4%)

L'apparente similitude entre un homme actuel dont la dépression transversale de l'os maxillaire est peu accusée et le fossile de Kabwe 1 avait déjà été mentionnée par Weidenreich (1943) et Maureille (1994) de même que la forte variabilité du caractère chez les pré-Néandertaliens (Condemi 1985, Maureille 1994).

L'inflexion transversale du maxillaire dont l'expression paraît variable ne permet pas de distinguer nettement les hominidés fossiles du référentiel actuel. Une comparaison inter-générique comprenant des hommes, des gorilles et des chimpanzés mène à la même conclusion (FIG. 122). Une continuité s'observe dans la répartition des humains et des grands singes le long de l'axe 1 (46,8%). Cependant, chez les premiers, la concavité

transversale du maxillaire semble liée à la position antérieure de l'os zygomatique tandis que chez les seconds, c'est la projection vers l'extérieur de leur paroi nasale latérale qui est en jeu (FIG. 123). La présence d'une inflexion transversale de l'os maxillaire peut donc s'expliquer par un agencement différent entre la partie sous orbitaire de ce dernier, son processus zygomatique et l'os zygomatique.

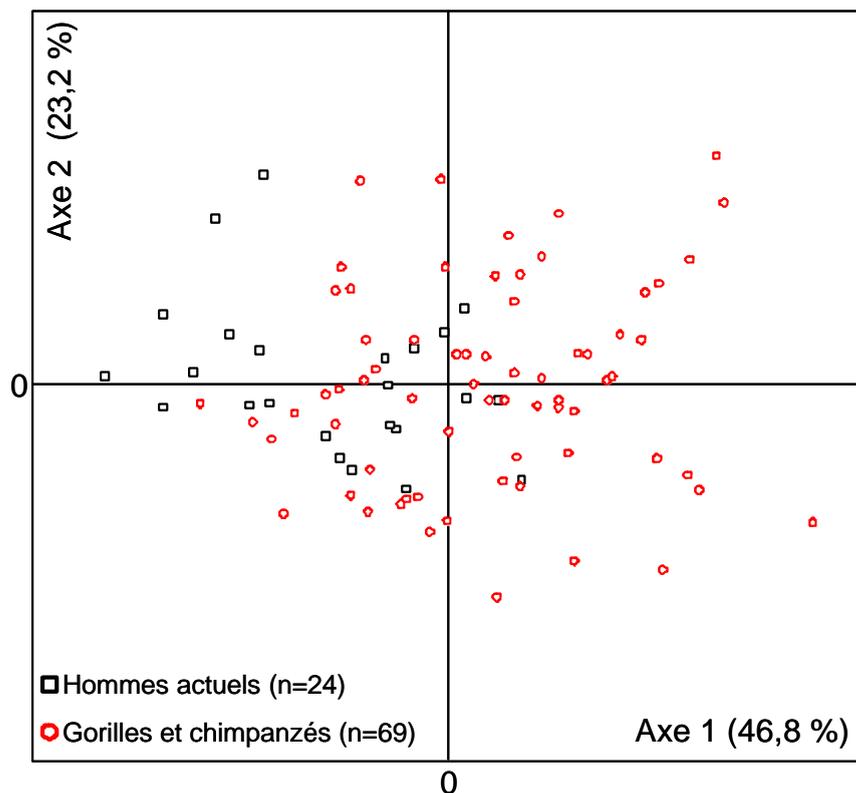


FIG. 122 — L'inflexion sous orbitaire de l'os maxillaire des hominoïdes actuels : analyse en composantes principales (axe 1 : 46,8% et axe 2 : 23,2%)

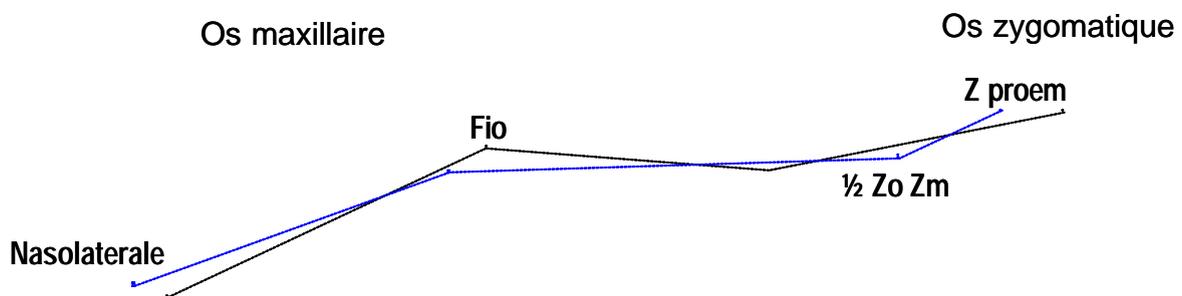


FIG. 123 — Superposition des reconstitutions théoriques des conformations des grands singes (en tirets) et des hommes (en trait plein) dans un plan horizontal : axe 1 (46,8%)

Une observation semblable peut être formulée grâce à l'analyse considérant l'ensemble de la face de ces hominoïdes (FIG. 124). L'axe 1 (30,9%) dissocie nettement les hommes des grands singes. La face des premiers se caractérise par l'aspect contracté de son ensemble zygomatoco-maxillaire et la forte proéminence de l'épine nasale antérieure (FIG. 125). A l'inverse, les gorilles et les chimpanzés présentent un fort prognathisme sous nasal et une épine nasale antérieure en retrait relativement au bord nasal latéral qui est plus saillant latéralement. L'os zygomatique et, avec lui, le bord infra-orbitaire sont en position postérieure. Dans les deux cas, bien que résultant d'une disposition faciale différente, une incurvation infra-orbitaire horizontale est nette.

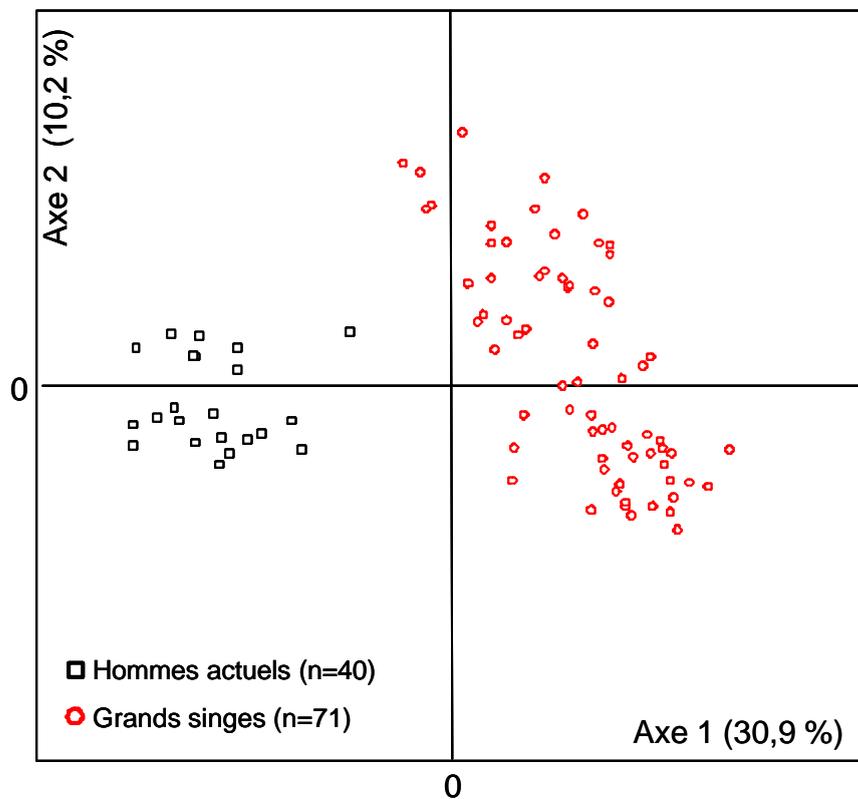


FIG. 124 — La face des hominoïdes actuels : analyse en composantes principales (axe 1 : 30,9% et axe 2 : 10,2%)

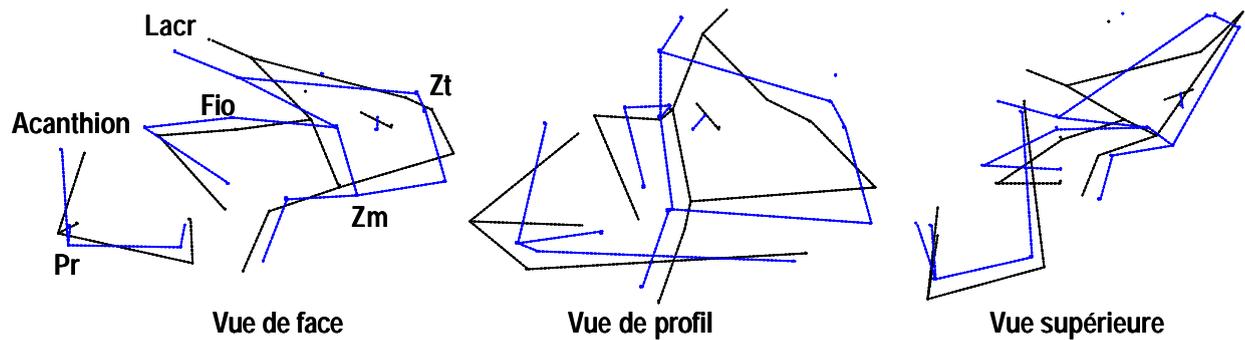


FIG. 125 — Superposition des reconstitutions théoriques des conformations des grands singes (en tirets) et des hommes (en trait plein) : axe 1 (30,9%)

A la lueur de ces comparaisons, il semble donc que la présence d'une inflexion transversale de la partie sous orbitaire de l'os maxillaire puisse exister dans divers contextes, inter et intra générique, actuel et fossile. Par contre, elle peut résulter d'une topographie osseuse différente qu'une seule mesure ne peut suffire à caractériser. Cela expliquerait pourquoi, *Arsuaga et al.* (1999) n'aboutissent pas aux mêmes conclusions que les nôtres concernant ce caractère sur le fossile de Gran Dolina, ATD6 69. Mesurant l'angle infraorbitaire tel que défini par Maureille (1994), ils ont en effet conclu à une valeur comprise dans la variation moderne. Or, nous venons de démontrer que c'est moins le degré d'ouverture de cet angle que le décalage spatial de sa disposition dans la face qui distingue le fossile de l'homme actuel.

2.3. L'os zygomatique

Trois types de résultats concernant l'os zygomatique des hominidés fossiles retiendront notre attention :

- sa forte variabilité morphométrique
- son agencement angulaire
- sa forte contribution à la formation de l'orbite

Tandis que la première observation a souvent été mentionnée (Bouzat 1982, Maureille 1994), les deux dernières résultent de mesures que nous avons mises au point pour répondre aux besoins de la présente recherche.

La position particulière de l'os zygomatique dans l'ensemble du système craniofacial implique qu'il soit doté d'une certaine plasticité pour répondre aux sollicitations de nature diverse qu'il reçoit. Cette aptitude a été mise en évidence, entre autres, dans les travaux de Enlow (1968) sur les modalités de la croissance osseuse chez l'homme. L'os zygomatique est, en effet, à la fois une zone d'articulation entre la face et le crâne par l'intermédiaire de quatre sutures (frontale, maxillaire, sphénoïde et temporale) et une zone d'insertion musculaire (muscles masséter et temporal). Enfin, il forme une partie de la capsule osseuse de protection d'un organe sensoriel, l'œil. C'est pourquoi, le polymorphisme important de cet os ne semble pas étonnant.

Dans ce contexte, la combinaison angulaire propre aux Néandertaliens que nous avons mise en évidence semble liée à leurs particularités craniofaciales. Les trois angles, antérieur, postérieur et transversal, sont plus ouverts chez ces fossiles ainsi que, pour l'angle transversal, sur Arago 21 et les spécimens de Gran Dolina, qui sont plus anciens.

Chez ces derniers, étant donné que ATD6 69 est un individu immature, le paramètre de croissance doit être évoqué. Nous avons testé statistiquement les distributions de ces variables chez les sujets morts en période périnatale et les adultes de notre référentiel actuel. Les premiers ont été distingués en deux classes en fonction de leur âge : [classe 0-1 ans] et [classe 1-2 ans]. Il s'avère que les valeurs des angles antérieur et postérieur, mettant en cause le processus frontal de l'os zygomatique, ne montrent pas de différence significative, à l'inverse de l'angle transversal qui est plus ouvert à la naissance qu'au stade adulte (TAB. 52 et TAB. 53).

Partie 3 : Discussion par entité osseuse

Les valeurs de l'angle transversal de l'os zygomatique des deux fossiles espagnols, ATD6 69 et ATD6 38, sont proches bien qu'il s'agisse d'un immature et d'un sub-adulte (pour ce dernier, la valeur a été estimée voir chapitre 1.1.9.1). Ce caractère, qu'ils partagent avec Arago 21 et les Néandertaliens plus récents, ne paraît pas se modifier au cours de la croissance. L'ensemble de ces individus présente donc un os zygomatique dont le développement est réduit et la disposition angulaire particulière.

TAB. 52 — Résultats du test de Student sur les distributions des valeurs des angles de l'os zygomatique chez les immatures (Hi0) et les adultes actuels (Ha), (** : différence statistiquement significative à 95%)

	Moy Hi0	Moy Ha	t	dl	p	N Hi0	N Ha	s Hi0	s Ha	Ratio F var	P var
Angle antérieur	98,13	99,69	-0,47	38	0,64	20	20	9,27	11,75	1,61	0,31
Angle postérieur	80,36	82,16	-0,83	38	0,41	20	20	6,58	7,17	1,19	0,71
Angle transversal	138,75	128,66	2,06	38	0,05**	20	20	21,14	5,74	13,56	0,00

TAB. 53 — Résultats du test de Student sur les distributions des valeurs des angles de l'os zygomatique chez les immatures (Hi1) et les adultes actuels (Ha), (** : différence statistiquement significative à 95%)

	Moy Hi1	Moy Ha	t	dl	p	N Hi0	N Ha	s Hi0	s Ha	Ratio F var	P var
Angle antérieur	98,02	99,69	-0,56	38	0,58	20	20	6,32	11,75	3,46	0,01
Angle postérieur	85,98	82,16	1,94	38	0,06	20	20	5,11	7,17	1,96	0,15
Angle transversal	141,03	128,66	6,10	38	0,00**	20	20	7,02	5,74	1,49	0,39

Enfin, la forte contribution de la face orbitaire de l'os zygomatique à la formation de l'orbite a été interprétée comme une des manifestations du phénomène d'extension faciale décrit sur les hominidés fossiles. Le caractère est présent sur tous ceux de notre échantillon, même sur les spécimens, qui, par ailleurs, présentent une tendance à la contraction du complexe zygomatoco-maxillaire (TAB. 54). Il s'agit donc d'une disposition archaïque qui se maintient sur les Néandertaliens, fossiles les plus récents considérés.

TAB. 54 — Synthèse des valeurs de la superficie de la face orbitaire de l'os zygomatique et de son indice de contribution orbitaire chez les hominidés fossiles et les hommes actuels

Spécimens	Superficie de la face orbitaire de l'os zygomatique (mm ²)	Indice de contribution orbitaire de l'os zygomatique
Nankin 1	364,9	-
Sangiran 10	415,2	-
Sangiran 17	526	-
ATD6 58	442,5	-
Arago 21d	426,6	13,2
Arago 21g	536,4	-
Arago 45	453,4	-
AT700d	568,8	-
AT700g	562	-
Pétralona	559,9	-
Kabwe 1d	669,6	17
Kabwe 1g	652	17,3
Bodo g	1328,3	24,2
La Ferrassie 1	304,2	-
La Chapelle aux Saints	627,4	-
La Quina H5	498,1	-
Gibraltar 1d	497,9	17
Guattari 1g	657,5	-
<i>Hommes actuels</i>	202,4 ±64,8	9,6 ±3

Conclusion

C'est, en partie, l'augmentation récente du registre fossile qui a motivé cette recherche. Arrivée à son terme, elle montre à quel point les nouveaux jalons paléontologiques considérés contribuent à la connaissance des modalités de l'émergence de l'homme moderne et des premiers peuplements eurasiatiques. En effet, les fossiles de Gran Dolina et de la Sima de los Huesos, d'une part, et ceux de Yunxian et de Nankin, d'autre part, comblent une lacune paléontologique au Pléistocène moyen, respectivement en Espagne et en Chine. Les premiers entrent directement dans la discussion concernant l'évolution en Europe d'une ou plusieurs lignées menant à l'homme de Néandertal et à l'homme moderne, tandis que les seconds s'inscrivent dans le débat de la contribution des spécimens asiatiques à l'émergence de l'homme moderne.

Nous avons concentré notre étude sur la face de ces hominidés, dont les plus anciens se situent chronologiquement autour de un million d'années. Il s'agit d'une partie anatomique souvent mise à contribution dans une perspective taxinomique. La face est cependant, par son agencement même, difficile à caractériser. C'est pourquoi, nous avons utilisé des outils analytiques et statistiques permettant de conserver l'information tridimensionnelle de cet objet d'étude.

Le spécimen ATD6 69, découvert à Atapuerca-Gran Dolina en Espagne, a demandé une attention particulière. En effet, il est, à ce jour, le plus ancien reste humain d'Europe occidentale dont la face est préservée. Or, s'agissant d'un sujet immature, âgé d'environ 9-11,5 ans, le phénomène de croissance, dans ses conséquences sur la morphologie osseuse, devait être appréhendé. C'est pourquoi, nous avons constitué un échantillon de comparaison comprenant des enfants et des adultes fossiles et actuels, pour lesquels la méthodologie utilisée s'est avérée particulièrement efficace, permettant de comparer objectivement des individus dont la taille est différente.

Les spécimens mis au jour près de Yunxian, en Chine, sont parmi les plus complets des hominidés de la fin du Pléistocène inférieur. Ils sont, par contre, très déformés, ce qui limite clairement l'investigation paléoanthropologique. Une reconstitution de Yunxian II, le crâne le moins altéré, a été argumentée, sur la base des informations taphonomiques obtenues par l'analyse des données tomographiques. Mise en forme entièrement virtuellement, la reconstitution a été produite sous la forme d'un prototype. C'est ce nouveau support d'étude plus complet et plus fiable que nous avons exploité.

L'approche tridimensionnelle utilisée a permis de comparer les spécimens fossiles, entre eux et avec un référentiel moderne, en terme de conformation, c'est-à-dire de forme une fois le paramètre de la taille prélevé. Les regroupements observés entre les individus,

indiquant une parenté morphométrique relative, ont pu être corroborés par les résultats de l'analyse des variables métriques. Dans un second temps, une tentative d'interprétation de ces données dans une perspective phylétique a été menée à bien.

Yunxian II reconstitué se singularise nettement des autres fossiles de l'échantillon par sa conformation faciale, proche de celle de l'homme actuel. Il partage en effet avec ce dernier une position et un développement relatifs semblables des os maxillaire et zygomatique. Au niveau du foramen infra-orbitaire, une incurvation de l'os maxillaire dans un plan transversal est notable. Ce caractère, systématiquement présent chez l'homme actuel, est accentué sur le fossile par la projection latérale de son bord nasal latéral. Il est évident que nos conclusions sont conditionnées par la reconstitution du spécimen que nous avons produite. Celle-ci, bien que ne constituant qu'une proposition, nous paraît fiable, au niveau de la face. En effet, les manipulations opérées sont, par leur simplicité, relativement exemptes de subjectivité. Nous avons compensé les décrochements osseux identifiés sur l'os maxillaire gauche de Yunxian II, guidés par la morphologie de son homologue droit, non altéré. Ensuite, nous l'avons complété avec l'os zygomatique «prélevé» sur Yunxian I, spécimen découvert à proximité qui lui est très semblable morphologiquement. Nous avons fait subir à cet os une modification dimensionnelle de faible ampleur pour l'adapter aux proportions de Yunxian II dont la bonne conservation de la zone suturale a permis de le positionner exactement. L'incohérence anatomique, apparente à gauche, dans la position du processus temporal de l'os zygomatique, relativement à la partie conservée du processus zygomatique de l'os temporal, est plutôt à mettre sur le compte de la déformation ayant affecté cette partie du crâne, qui n'a pas, faute de moyens techniques, été entièrement restaurée.

Yunxian II qui est, avec le spécimen de Lantian Gongwangling, le plus ancien hominidé de Chine, présente donc indiscutablement, en termes de proportions et de relations topographiques entre les os maxillaire et zygomatique, une disposition semblable à celle de l'homme actuel. Ces résultats vont dans le sens des observations de Li et Etlér, auteurs des premières descriptions du spécimen, argumentant, sur des critères faciaux, sa parenté avec les *Homo sapiens* archaïques et les hommes anatomiquement modernes (Li et Etlér 1992, Etlér et Li 1994). Les fossiles chinois plus récents, Nankin 1 et Dali, bien que plus fragmentaires, montrent une conformation faciale particulière, différente de celle de Yunxian II. Elle se caractérise par la position antérieure de leur os zygomatique et de l'ensemble du bord infra-orbitaire ainsi que par une *incisura malaris* nettement marquée. Sur les fossiles de Java, Sangiran 17 et Sangiran 4, l'enracinement du bord inférieur du processus zygomatique de l'os maxillaire se situe également antérieurement. Par contre, il ne montre aucune incurvation.

Le lien avec les hominidés fossiles d'Afrique aurait été difficile à réaliser si Bodo et Yunxian II n'avaient pas manifesté une même tendance à la réduction de l'os maxillaire et une position semblable de l'os zygomatique. Il faut préciser cependant que si, relativement aux autres fossiles considérés, Bodo s'intègre dans la variation actuelle pour ces critères, d'autres caractères l'en éloignent : l'enracinement antérieur du processus zygomatique de l'os maxillaire, la forte contribution de l'os zygomatique à la formation de l'orbite et l'absence de dépression sous orbitaire au sens de Maureille (1994).

En Europe, une séquence paléo-anthropologique, remontant jusqu'à la limite d'inversion paléomagnétique Brunhes-Matuyama, est maintenant mieux documentée. La face du spécimen le plus ancien, ATD6 69, découvert dans le site de Atapuerca-Gran Dolina, présente une extension du complexe zygomatoco-maxillaire qui se manifeste par le développement antéro-médial de l'os maxillaire et la position reculée de l'os zygomatique. Bien qu'il s'agisse de caractères qui se modifient au cours de la croissance humaine, ils sont particulièrement accentués sur le fossile espagnol relativement aux adolescents actuels avec lesquels il a été comparé. Il en est de même pour l'incurvation infra-orbitaire de l'os maxillaire dans le sens transversal, qui est atténuée et qui, surtout, résulte d'une topographie osseuse particulière. Cette dernière a pu être mise en évidence grâce à la méthodologie que nous avons utilisée qui rend compte de la position relative des points repères de l'ensemble du système zygomatoco-maxillaire. Ainsi la dépression transversale du maxillaire, observable à l'œil nu sur ATD6 69, résulte d'une disposition osseuse différente de celle qui l'engendre chez l'homme actuel. Chez ce dernier, le caractère est produit par le retrait du maxillaire relativement au zygomatique dont la position est antérieure. A l'inverse, sur le fossile de Gran Dolina, c'est la forte projection du maxillaire vers l'avant associée à la position antérieure du bord infra-orbitaire et de la moitié supérieure de l'os zygomatique qui le conditionne. Dans ce contexte, la similitude décrite par Etlér (1996) entre Yunxian II et ATD6 69 ne nous semble pas pouvoir être validée morphométriquement.

Pour compenser le problème du statut immature de ATD6 69, nous disposons de spécimens plus âgés découverts dans le même niveau archéologique, ATD6 38 et ATD6 58. Quatre informations sont issues des comparaisons de ce matériel :

- 1) Sur ATD6 58, le foramen infra-orbitaire, seul élément de l'os maxillaire conservé, est également projeté vers l'avant, laissant à penser que ce caractère ne s'atténue pas, sur les fossiles de Gran Dolina, au cours du développement individuel.
- 2) Sur ATD6 69 et ATD6 38, la valeur de l'angle transversal de l'os zygomatique dépasse les moyennes actuelles. Il s'agirait donc d'un trait, qu'ils ont en commun avec Arago 21 et les Néandertaliens plus récents, qui ne se modifierait pas au cours de la

croissance chez ces fossiles. Rappelons, toutefois, pour nuancer cette observation que la valeur de cette variable pour ATD6 38 a été estimée.

3) Sur les trois spécimens, une fossette canine est présente. Placée sur le maxillaire (ATD6 58), elle chevauche également la suture zygomatoco-maxillaire (ATD6 69) ou se situe uniquement sur l'os zygomatique (ATD6 38).

4) L'analyse morphométrique de l'os zygomatique de ces trois spécimens permet de mettre en évidence sa forte variabilité. Si cette observation est valable d'une manière générale, elle peut correspondre, dans le cas des fossiles de Gran Dolina, à une séquence ontogénétique.

La face d'Arago 21, plus récent chronologiquement, présente un complexe zygomatoco-maxillaire en extension, comparable à celui des Néandertaliens du Pléistocène supérieur, ce qui est en conformité avec les publications antérieures (de Lumley et Spitz 1982, Tillier 1989). Par rapport à ces derniers, le profil facial médian d'Arago 21 est cependant plus fuyant vers l'arrière, du fait de la position postéro-inférieure du Nasion et de la projection antéro-inférieure de la partie sous nasale du maxillaire. Avec ce caractère, nous pouvons compléter la conclusion de Tillier (1989) considérant que c'est «*la présence de traits primitifs (...) qui indiquent que la morphologie néanderthaliennne n'est ici qu'incomplètement acquise*». Précisons que, après examen du fossile original, nous n'adhérons pas aux propos de Stringer rapportés par Laitman (1985) suggérant que son prognathisme marqué soit dû à une déformation *post-mortem*.

Les hominidés les plus anciens découverts à ce jour en Europe (ATD6 69 et Arago 21), présentent donc un os maxillaire fortement développé et un os zygomatique réduit. Cette disposition est également observée chez les Néandertaliens qui présentent toutefois une modification (par rapport à la conformation d'Arago 21) : le Nasion et, d'une manière générale, l'ensemble du profil facial médian est projeté vers l'avant. Comme nous l'avons déjà fait remarquer, sur ATD6 69, l'angle transversal de l'os zygomatique est plus ouvert que chez l'homme actuel. C'est le cas pour Arago 21 chez qui l'angle antérieur est également plus ouvert. Nous avons pu observer la combinaison angulaire de cet os sur quatre des Néandertaliens de notre échantillon (Guattari 1, La Chapelle-aux-Saints, La Ferrassie 1 et La Quina H5). Sur chaque spécimen, les trois valeurs angulaires dépassent les moyennes actuelles. Cet agencement, qui leur est propre et n'est que partiellement en place au début du Pléistocène moyen, semble lié à l'équilibre craniofacial particulier de ces fossiles.

Une série de traits singularise Gibraltar 1 que nous avons arbitrairement placé dans le groupe des Néandertaliens (son attribution chronologique correspond à la limite inférieure du

Pléistocène supérieur). Il s'agit de la faible proéminence de son épine nasale antérieure, de l'aspect bas et peu prognathe de la partie sous nasale de son maxillaire qui, au contraire, est développé médialement, et de la projection antéro-latérale du bord latéral de son ouverture nasale et du foramen infra-orbitaire. L'interprétation de ces différences est malaisée dans le contexte de notre étude où, du fait de l'état de conservation des spécimens étudiés, la variabilité de ce groupe n'a pas été appréhendée de manière satisfaisante (voir Harvati 2003, Harvati, Frost et McNulty 2004 pour cette question).

En résumé, les Néandertaliens du Pléistocène supérieur, ATD6 69 et Arago 21 montrent un certain degré de parenté concernant leur conformation faciale ce qui va dans le sens des conclusions de Trinkaus (1987) concernant le maintien du prognathisme facial au cours de l'évolution humaine. Les premiers, qui sont plus récents, se distinguent cependant par un os zygomatique dont les angles formés par les trois processus osseux sont systématiquement plus ouverts que chez les hominidés qui les précèdent et l'homme actuel. De même, la forte projection vers l'avant des points formant leur profil facial médian leur est propre.

Nous avons volontairement écarté de notre raisonnement, jusqu'à présent, les fossiles généralement décrits dans le contexte de la lignée néandertalienne : Pétralona et Atapuerca 700. En effet, nos résultats nous incitent à les différencier des autres spécimens d'Europe. En plus d'une série de valeurs métriques qui s'intègre dans la variation actuelle (toutes celles concernant l'os zygomatique), Pétralona et Atapuerca 700 présentent quelques singularités (largeur faciale moyenne courte par rapport à la largeur faciale orbitaire interne) ainsi qu'une conformation faciale particulière. Une tendance à la contraction antéro-postérieure du complexe zygomatoco-maxillaire est nette, de même qu'un développement plus fort de l'os zygomatique. Kabwe 1 partage une conformation semblable de la face.

Quelle classification taxinomique et quel scénario phylétique envisager à la lueur de ces constatations majeures, qui sont (FIG. 126) :

- 1) La parenté morphométrique (complexe zygomatoco-maxillaire en extension) entre les hominidés fossiles les plus vieux et les plus récents d'Europe (ATD6 69, Arago 21 d'une part et les Néandertaliens du Pléistocène supérieur d'autre part).
- 2) La parenté morphométrique (contraction antéro-postérieure du complexe zygomatoco-maxillaire) entre les hominidés fossiles du Pléistocène moyen d'Europe, d'Afrique et d'Asie et l'homme actuel.

- 3) Les particularités morphométriques partagées entre les spécimens chinois de Nankin 1, Dali et les fossiles javanais de Sangiran (os zygomatique en position antérieure relativement au maxillaire).

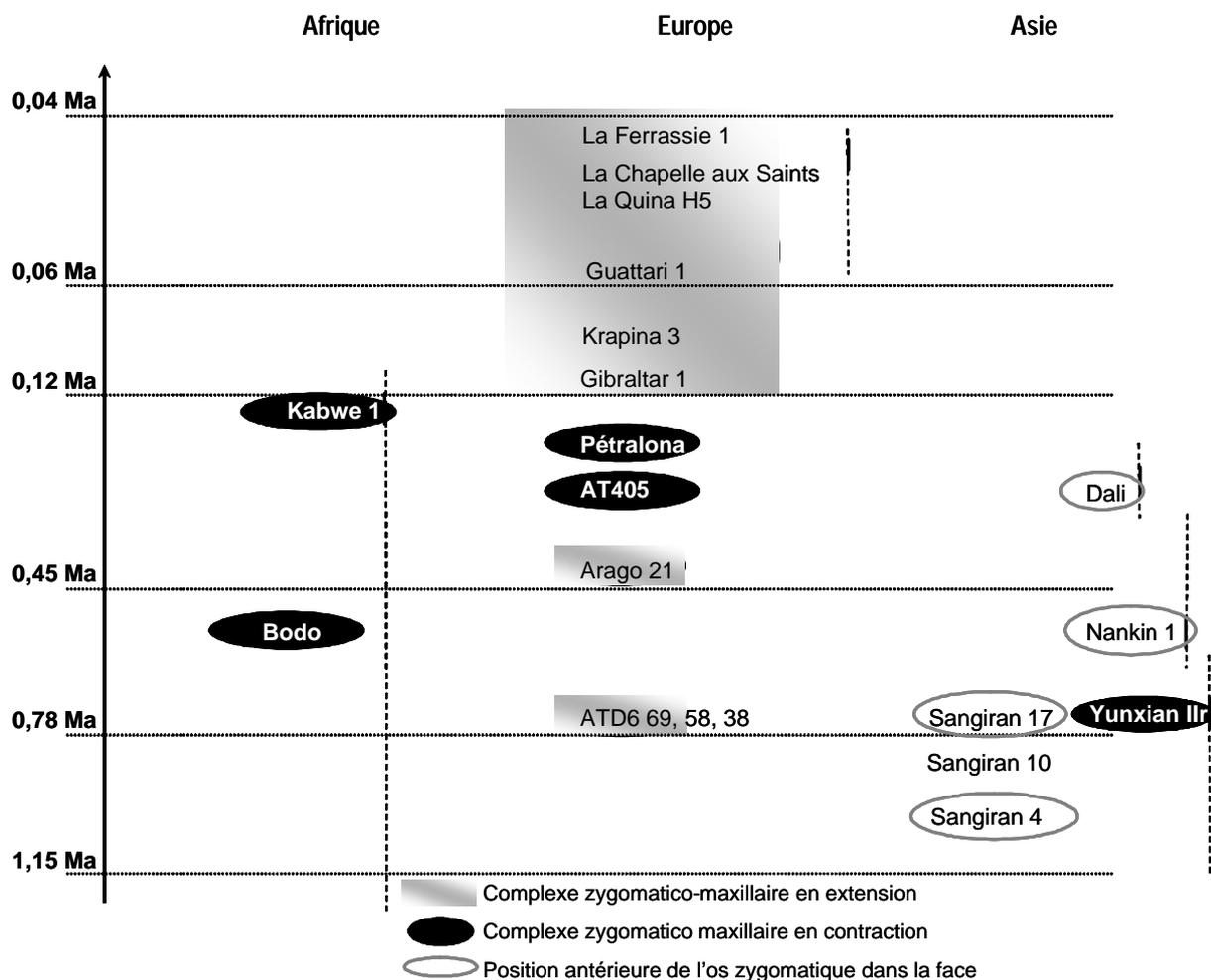


FIG. 126 — Schéma synthétique de l'évolution des conformations faciales chez les hominidés d'Afrique, d'Europe et d'Asie du Pléistocène inférieur récent au Pléistocène supérieur

Dans les années 1970, l'expression d'Anténéandertaliens désignait « la population qui vivait en Europe avant l'homme de Néanderthal entre 800 000 et 80 000 ans » (de Lumley 1978, p. 162). Par ailleurs, Hublin préconisait que « toute pièce concernée par ce processus [c'est-à-dire tout spécimen européen présentant des caractères apomorphes néandertaliens] doit être incluse dans le taxon *Homo sapiens neanderthalensis* » (Hublin 1982, p. 345). Des différences aussi remarquables dans l'interprétation de la variabilité des hominidés fossiles sont encore manifestes aujourd'hui, même si l'idée de l'existence, en Europe, d'une évolution graduelle menant à l'homme de Néandertal, semble partagée par un grand nombre

de chercheurs. Récemment, le terme *Homo heidelbergensis* créé en 1908 par Schoetensack à l'occasion de la découverte, un an plus tôt, de la mandibule de Mauer (Allemagne), est réapparu. Il ne recouvre cependant pas les mêmes réalités paléontologique et biologique selon les auteurs. Pour Rightmire (1996), il s'agit d'une espèce à large répartition géographique, représentée par l'ensemble des hominidés archaïques à l'exception des Néandertaliens. Pour Arsuaga *et al.* (1997), *Homo heidelbergensis* est une chrono-espèce regroupant les fossiles européens du Pléistocène moyen. La légitimité que l'on accorde à l'utilisation de ce taxon devrait dépendre de l'étude même du fossile pour lequel il a été inventé. Or, seuls Rosas et Bermudez de Castro (1998) ont mis en évidence des caractères néandertaliens sur ce dernier (Nara 1994). De même, le terme *Homo rhodesiensis*, lié à la première description du crâne de Kabwe 1 (Woodward 1921), est à nouveau utilisé pour désigner les fossiles essentiellement africains formant une lignée évoluant vers l'homme moderne.

Dans le cadre de notre étude ayant mis en évidence deux types principaux de conformations faciales parmi les hominidés fossiles datés du Pléistocène inférieur récent au Pléistocène supérieur et suivant les recommandations de Wood et Richmond (2000), nous proposons d'utiliser les noms suivants :

- 1) *Homo heidelbergensis* Schoetensack 1908 pour les hominidés fossiles qui manifestent une extension du complexe zygomatoco-maxillaire : ATD6 69 et Arago 21.
- 2) *Homo rhodesiensis* Woodward 1921 pour les spécimens chez qui l'existence d'un phénomène de contraction faciale a été démontrée : Yunxian IIr, Bodo, Kabwe 1, Atapuerca 700 et Pétralona.

Les spécimens de Dali et Nankin 1, en Chine et de Sangiran, à Java ont en commun une position antérieure de l'os zygomatique dans la face, caractère qui les singularise des autres fossiles considérés. Ils pourraient être regroupés sous le terme d'*Homo erectus*. Notons cependant que ce dernier est en partie lié au matériel mis au jour à Zhoukoudian, près de Beijing, avec lequel nous n'avons pas pu effectuer de comparaison étant donné l'état fragmentaire des éléments du massif facial.

Selon la logique de notre classification, Yunxian IIr est un représentant asiatique des *Homo rhodesiensis* tandis qu'une parenté de cette espèce et de l'homme moderne est à envisager. En accord avec Trinkaus (2003), nous pensons que l'homme moderne se singularise des fossiles qui le précèdent par son degré élevé de contraction du complexe zygomatoco-maxillaire. De même, les Néandertaliens du Pléistocène supérieur partagent avec les *Homo heidelbergensis* une série de caractéristiques tout en développant des traits distinctifs, que nous avons décrits.

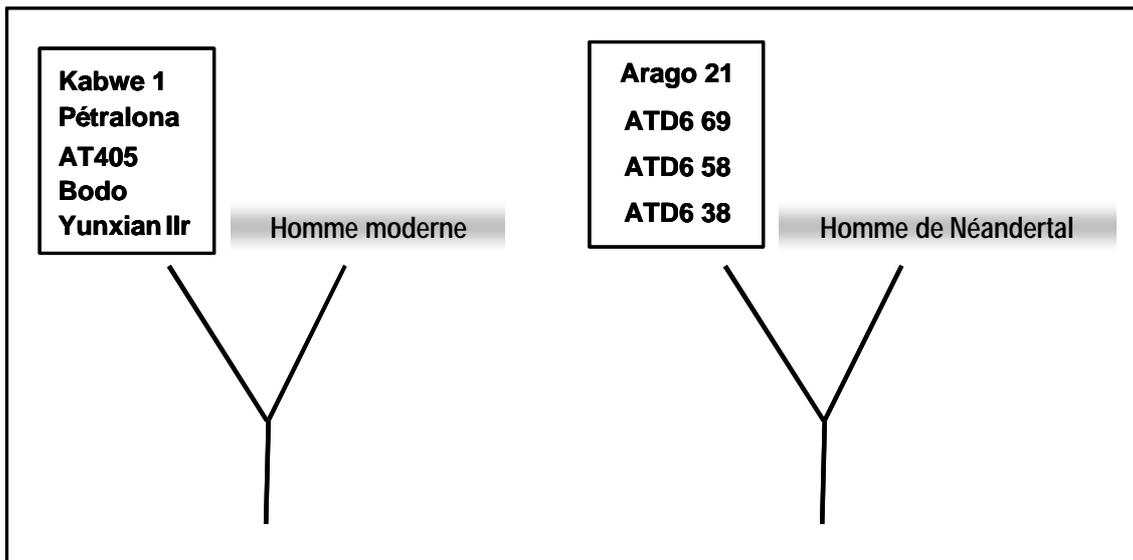


FIG. 127 — Parenté morphométrique de la face des hominidés fossiles depuis le Pléistocène inférieur récent avec l'homme moderne et l'homme de néandertal (d'après A. Vialet)

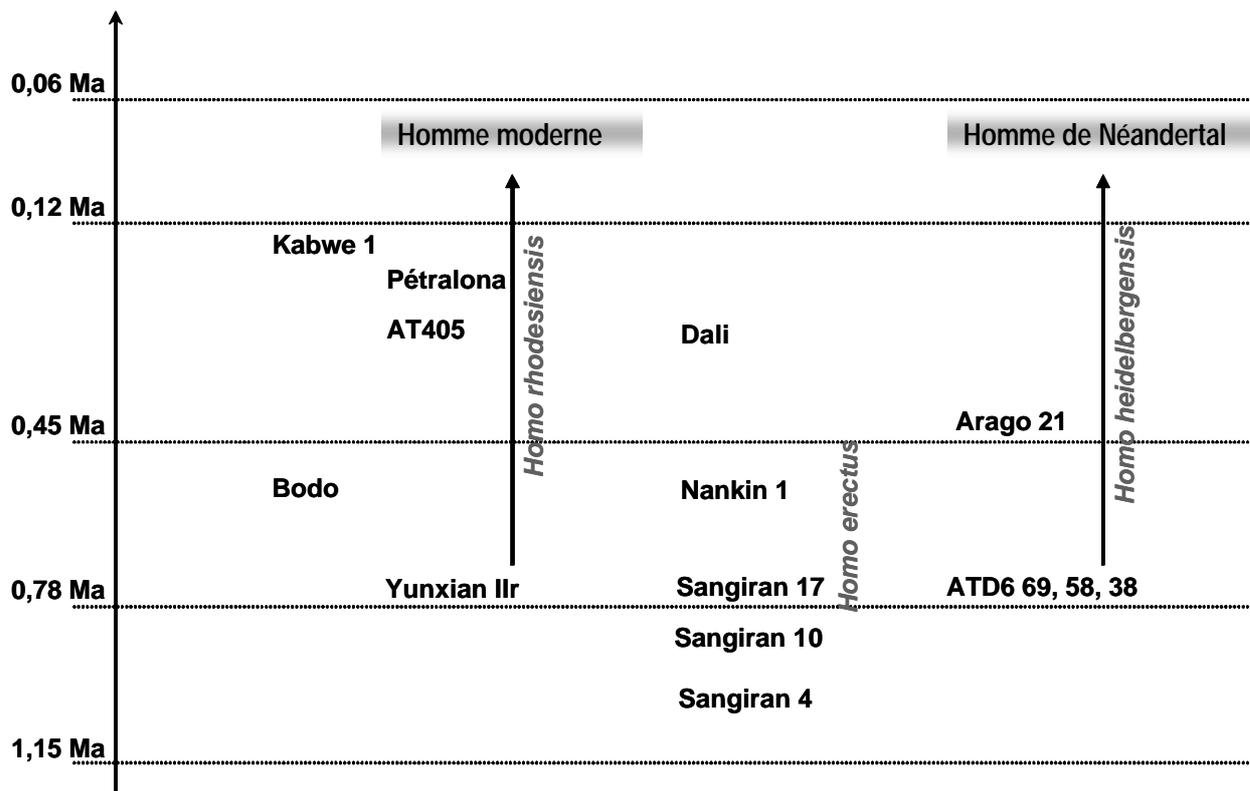


FIG. 128 — Hypothèses évolutives des hominidés fossiles depuis le Pléistocène inférieur récent d'après les données morphométriques de la partie moyenne de la face (d'après A. Vialet)

Nos résultats ont permis d'effectuer des regroupements parmi les hominidés fossiles sur la base de la comparaison de leur conformation faciale et des similitudes mises en évidence (FIG. 127). D'une parenté de conformation entre deux groupes d'individus, nous avons déduit le partage de caractères dont l'interprétation relève des outils analytiques de la systématique que nous n'avons pas utilisés dans cette étude. En effet, « la similitude n'est pas une donnée, c'est une interprétation et les trois principales écoles de systématique se caractérisent par leurs différentes conceptualisations de la similitude » comme le rappelle Zeitoun (2000, p. 27). Le scénario évolutif proposé, en replaçant ces résultats dans un cadre géo-chronologique, est donc particulièrement hypothétique (FIG. 128). Il suggère que des spécimens tel que Yunxian IIr et Bodo, voire, dans une moindre mesure, Kabwe 1, Pétralona et Atapuerca 700, aient contribué à la mise en place d'une morphologie faciale de type moderne. A l'inverse, ATD6 69 et Arago 21, qui sont parmi les plus anciens fossiles européens connus, manifestent une conformation du complexe zygomatoco-maxillaire en extension, caractère qui est maintenu chez les Néandertaliens du Pléistocène supérieur. La lignée néandertalienne s'enracinerait donc autour de la limite d'inversion paléomagnétique Brunhes-Matuyama et la conformation faciale de ses représentants les plus récents serait une disposition archaïque.

Bien que Tillier (1989) nous engage à « *dissocier nettement types humains et changements culturels* », l'hypothèse évolutive que nous proposons est cohérente avec les modalités de peuplement de l'Eurasie généralement envisagées à partir des données archéologiques (Bermudez de Castro, Carbonell *et al.* 1999, Carbonell, Mosquera *et al.* 1999). Deux vagues de migration depuis l'Afrique auraient eu lieu, l'une, porteuse d'une industrie lithique à galets aménagés, arriverait en Europe méridionale autour de un million d'années tandis que l'autre, fait pénétrer l'industrie acheuléenne dans les mêmes régions, 300 000 ans plus tard. La densité, dans toute l'Europe, des sites documentant cette deuxième phase est importante tandis que les preuves d'un peuplement ancien de ce continent sont de plus en plus nombreuses comme le montrent les gisements de Dmanisi, en Géorgie, du Vallonnet, en France, de Monte Poggiolo en Italie ou encore ceux du bassin de Guadix-Baza et de la Sierra de Atapuerca, en Espagne (de Lumley 1988, Peretto 2000, Fernandez *et al.* 2000, Carbonell 2004, de Lumley *et al.* 2005).

Bibliographie

Abbate, E., A. Albianelli, A. Azzaroli, M. Benvenuti, B. Tesfamariam, P. Bruni, N. Cipriani, R. J. Clarke, G. Ficcarelli, R. Macchiarelli, G. Napoleone, M. Papini, L. Rook, M. Sagri, T. M. Tecle, D. Torre, et I. Villa. (1998). A one-million-year-old *Homo* cranium from the Danakil (Afar) depression of Eritrea. *Nature* 393:458-460.

Aguirre, E., J. L. Arsuaga, J. M. Bermudez de Castro, A. Gracia, I. Martinez, et A. Rosas. (1989). Human remains from Atapuerca-Ibeas (Burgos, Spain), in *Hominidae, proceedings of the 2nd International Congress of Human Paleontology*. G. Giacobini, pp. 251-255. Turin: Jaca Book.

Aguirre, E., J. M. Basabe, et T. Torres. (1976). Los fosiles humanos de Atapuerca. *Zephyrus* 26-27:489-511.

Aguirre, E., et M. A. de Lumley. (1977). Fossil men from Atapuerca, Spain: their bearing on human evolution in the Middle Pleistocene. *Journal of Human Evolution* 6:681-688.

Aiello, L., et C. Dean. (1990). *Human evolutionary anatomy*. San Diego: Academic Press.

Aitken, M. J., C. B. Stringer, et P. A. Mellars. (1993). *The origin of modern humans and the impact of chronometric dating*: Princeton University Press.

Ali, M. A., et M. A. Klyne. (1986). *La vision chez les vertébrés*.

Andrews, P., et Y. Fernandez-Jalvo. (1997). Surface modifications of the Sima de los Huesos fossil humans. *Journal of Human Evolution* 33:191-217.

Anton, S. C. (2002). Evolutionary significance of cranial variation in asian *Homo erectus*. *American Journal Physical Anthropology* 118:301-323.

—. (2003). Natural History of *Homo erectus*. *Yearbook of Physical Anthropology* 37:126-170.

Arsuaga, J. L., I. Martinez, et A. Gracia. (2001). Analyse phylogénétique des hominidés de la Sierra de Atapuerca (Sima de los Huesos et Gran Dolina TD-6): l'évidence crânienne. *L'Anthropologie* 105:161-178.

Arsuaga, J. L., I. Martinez, A. Gracia, J. M. Carretero, et E. Carbonell. (1993). Three new human skulls from the Sima de los Huesos site in Sierra de Atapuerca, Spain. *Nature* 362:534-537.

- Arsuaga, J. L., I. Martinez, A Gracia, et C. Lorenzo.** (1997). The Sima de los Huesos crania (Sierra de Atapuerca, Spain). A comparative study. *Journal of Human Evolution* 33:219-281.
- Arsuaga, J. L., I. Martinez, C. Lorenzo, A. Gracia, A. Munoz, O. Allonso, et J. Gallego.** (1999). The human cranial remains from Gran Dolina Lower Pleistocene site (Sierra de Atapuerca, Spain). *Journal of Human Evolution* 37:431-457.
- Ascenzi, A., I. Biddittu, P. F. Cassoli, et A. G. Segre-Naldini.** (1996). A calvarium of late *Homo erectus* from Ceprano, Italy. *Journal of Human Evolution* 31:409-423.
- Ascenzi, A., F. Mallegni, G. Manzi, A. G. Segre, et E. S. Naldini.** (2000). A re-appraisal of Ceprano calvaria affinities with *Homo erectus*, after the new reconstruction. *Journal of Human Evolution* 39:443-450.
- Ascenzi, A., M. Marchetti, et M. Micheli.** (1986). Comparaison entre l'Homme de Tautavel et les Anté-néandertaliens d'Italie et l'Homme de Saccopastore. *L'Anthropologie* 90 (3):515-537.
- Ascenzi, A., et A. G. Segre.** (1997). Discovery of a *Homo erectus* calvarium at Ceprano, central Italy. *L'Anthropologie* 35 (3):241-246.
- Asfaw, B.** (1984). Preparation of the Bodo cranium. *American Journal of Physical Anthropology* 63 (2):135.
- Asfaw, B., W. H. Gilbert, Y. Beyene, W. K. Hart, P. R. Renne, G. WoldeGabriel, E. S. Vrba, et T. White.** (2002). Remains of *Homo erectus* from Bouri, Middle Awash, Ethiopia. *Nature* 416:317-320.
- Augier, M.** (1931). Constitution générale du squelette (squelette céphalique), in *Traité d'anatomie humaine*, vol. 1. Charpy A., Poirier P., pp. 79-663. Paris: Masson.
- Bacon, A.-M.** (1999). Analyse de la variabilité de taille et de forme de l'extrémité distale de l'humérus chez les grands singes africains par la morphométrie géométrique. *C. R. Acad. Sc. Paris, Sciences de la terre et des planètes* 329:675-681.
- Bahain, J. J., et S. Abdessadok.** (2004a). La grotte de la Coloquinte à Tangshan. *Dossiers d'Archéologie* 292:64.
- . (2004b). Le site de l'Homme de Dali. *Dossiers d'Archéologie* 292:66-67.
- . (2004c). Le site de l'Homme de Jinniushan. *Dossiers d'Archéologie* 292:70.

- Balzeau, A., T. Jacob, et E. Indriati.** (2002). Structures crâniennes internes de l'*Homo erectus* Sambungmacan 1 (Java, Indonésie). *C.R. Palevol* 1:1-7.
- Balzeau, A., D. Grimaud-Hervé et T. Jacob.** (2005). Internal cranial features of the Mojokerto child fossil (East Java, Indonesia). *Journal of Human Evolution* 48(6):535-553.
- Bartsiokas, A., et M. H. Day.** (1993). Lead poisoning and dental caries in the Broken Hill hominid. *Journal of Human Evolution* 24:243-249.
- Baylac, M.** (1996). Morphométrie géométrique et systématique. *Biosystema* 14:73-89.
- Bermudez de Castro, J. M., et J. L. Arsuaga.** (2000-2001). 1997-2001: El estatus de *Homo antecessor*. *Zephyrus* 53-54:5-14.
- Bermudez de Castro, J. M., J. L. Arsuaga, E. Carbonell, A. Rosas, I. Martinez, et M. Mosquera.** (1997). A hominid from the Lower Pleistocene of Atapuerca, Spain: possible ancestor to neandertals and modern humans. *Science* 276:1392-1395.
- Bermudez de Castro, J. M., E. Carbonell, I. Caceres, J. C. Diez, Y. Fernandez-Jalvo, M. Mosquera, A. Ollé, J. Rodriguez, X. P. Rodriguez, A. Rosas, J. Rosell, R. Sala, J. M. Vergés, et J. Van der Made.** (1999). The TD6 (Aurora stratum) hominid site. Final remarks and new questions. *Journal of Human Evolution* 37:695-700.
- Bermudez de Castro, J. M., M. Martinon-Torres, E. Carbonell, M. Lozano, A. Gomez, et S. Sarmiento.** (sous presse). Origen y filogenia de los primeros hominidos de Europa. *Munibe* 57.
- Bermudez de Castro, J. M., M. Martinon-Torres, E. Carbonell, S. Sarmiento, A. Rosas, J. Van der Made, et M. Lozano.** (2004). The Atapuerca sites and their contribution to the knowledge of human evolution in Europe. *Evolutionary Anthropology* 13:25-41.
- Bermudez de Castro, J. M., et M. E. Nicolas.** (1997). Paleodemography of the Atapuerca-SH Middle Pleistocene hominid sample. *Journal of Human Evolution* 33:333-355.
- Bermudez de Castro, J. M., A. Rosas, E. Carbonell, M. E. Nicolas, J. Rodriguez, et J. L. Arsuaga.** (1999). A modern human pattern of dental development in Lower Pleistocene hominids from Atapuerca-TD6 (Spain). *PNAS* 96:4210-4213.
- Bermudez de Castro, J. M., A. Rosas, et M. E. Nicolas.** (1999). Dental remains from Atapuerca TD-6 (Gran Dolina site, Burgos, Spain). *Journal of Human Evolution* 37:523-566.
- Bermudez de Castro, J. M., et S. Sarmiento.** (2001). Analyse morphométrique comparée des dents humaines de Gran Dolina (TD6) et de Sima de los Huesos d'Atapuerca. *L'Anthropologie* 105:203-222.

- Bisaria, K. K., N. Kumar, M. Pradesh, P. K. Sharma, A. P. Agarwal, S. D. Bisaria, P. K. Lakhtakia, et I. C. Premesagar.** (1996). The lateral rectus spine of the superior orbital fissure. *J. Anat.* 189:243-245.
- Bischoff, J. L., J. A. Fitzpatrick, L. Léon, J. L. Arsuaga, C. Falguères, J. J. Bahain, et T. Bullen.** (1997). Geology and preliminary dating of the hominid-bearing sedimentary fill of the Sima de los Huesos, Sierra de Atapuerca, Burgos, Spain. *Journal of Human Evolution* 33:129-154.
- Bonifay, E.** (1991). Les premières industries du Sud-Est de la France et du Massif Central, in *Les premiers européens*. CTHS, pp. 63-80. Paris.
- Bookstein, F. L.** (1991). *Morphometric tools for landmark data*. Cambridge: Cambridge University Press.
- (1996). Biometrics, biomathematics, and morphometrics synthesis. *Bull. Math. Biol.* 58:313-365.
- Boule, M.** (1908). L'homme fossile de la Chapelle-aux-Saints (Corrèze). *L'Anthropologie, (Paris)* 19:519-525.
- (1909). L'homme fossile de la Chapelle-aux-Saints (Corrèze). *L'Anthropologie, (Paris)* 20:257-271.
- (1911). L'homme fossile de la Chapelle-aux-Saints. *Annales de Paléontologie* 6:111-173.
- (1912). L'homme fossile de la Chapelle-aux-Saints. *Annales de Paléontologie* 7:21-192.
- (1913). L'homme fossile de la Chapelle-aux-Saints. *Annales de Paléontologie* 8:1-70.
- Boule, M., et H. V. Vallois.** (1952). *Les hommes fossiles. Eléments de Paléontologie Humaine*, 4ème édition. Paris.
- Bouzat, J. L.** (1982). Le malaise de l'Homme de Tautavel, in *L'Homo erectus et la place de l'Homme de Tautavel parmi les Hominidés fossiles*, vol. Prétirage t.1, pp. 137-153: 1er Congr. Intern. de Paléont. Hum. Nice.
- Braga, J.** (1995). Définition de certains caractères discrets crâniens chez *Pongo*, *Gorilla* et *Pan*. Perspectives taxonomiques et Phylogénétiques. Thèse, Université de Bordeaux I, Bordeaux.
- Bräuer, G. et K.W. Rimbach** (1990). Late archaic and modern *Homo sapiens* from Europe, Africa, and Southwest Asia: Craniometric comparisons and phylogenetic implications. *Journal of Human Evolution* 19(8):789-807.

- (1994). How different are Asian and African *Homo erectus*? *Courier Forschungs-Institut Senckenberg* 171:301-318.
- (2002). *Homo ergaster* et son statut taxinomique, in *Le deuxième homme en Afrique*. *Homo ergaster, Homo erectus*, Grimaud-Hervé D., Serre, F., pp. 116-122: Artcom-Errance.
- Bräuer, G., et E. Mbua.** (1992). *Homo erectus* features used in cladistics and their variability in Asian and African hominids. *Journal of Human Evolution* 22:79-108.
- Braun, M.** (1996). Applications de la scanographie à RX et de l'imagerie virtuelle en paléontologie humaine. Thèse, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.
- Brown, P., T. Sutikna, M. J. Morwood, R. P. Soejono, Jatmiko, E. Wayhu Saptomo, et R. A. Due.** (2004). A new small-bodied hominin from the late Pleistocene of Flores, Indonesia. *Nature* 431:1055-1061.
- Bruner, E., G. Manzi, et J. L. Arsuaga.** (2003). Encephalization and allometric trajectories in the genus *Homo*: Evidence from the Neandertal and modern lineages. *PNAS* 100:15335-15340.
- Bruzek, J., A. Schmitt, et P. Murail.** (2005). Identification biologique individuelle en paléoanthropologie. Détermination du sexe et estimation de l'âge au décès à partir du squelette, in *Objets et méthodes en paléoanthropologie*. O. Dutour, J. J. Hublin, et B. Vandermeersch, pp. 217-246: CTHS.
- Cann, R. L., M. Stoneking, et A. C. Wilson.** (1987). Mitochondrial DNA and human evolution. *Nature* 325:31-36.
- Carbonell, E.** (2004). Les premiers peuplements de l'Europe méditerranéenne, in *Climats, Cultures et Sociétés aux Temps Préhistoriques. De l'apparition des Hominidés jusqu'au néolithique*, pp. 55: Académie des Sciences, 13-16 septembre 2004.
- Carbonell, E., J. M. Bermudez de Castro, et J. L. Arsuaga.** (1999). Préface. *Journal of Human Evolution* 37:309-311.
- Carbonell, E., J. M. Bermudez de Castro, J. L. Arsuaga, E. Allue, M. Bastir, A. Benito, I. Caceres, T. Canals, J. C. Diez, J. Van der Made, M. Mosquera, A. Olle, A. Perez-Gonzales, J. Rodriguez, X. P. Rodriguez, A. Rosas, J. Rosell, R. Sala, J. Vallverdu, et J. M. Verges.** (2005). A new early Pleistocene hominin mandible from Atapuerca-TD6, Spain. *PNAS* 102:5674-5678.
- Carbonell, E., J. M. Bermudez de Castro, J. L. Arsuaga, J. C. Diez, A. Rosas, G. Cuenca-Bescos, R. Sala, M. Mosquera, et X. P. Rodriguez.** (1995). Lower Pleistocene hominids and artifacts from Atapuerca-TD6 (Spain). *Science* 269:826-830.

- Carbonell, E., M. Esteban, A. Martín Najera, M. Mosquera, X. P. Rodríguez, A. Olle, R. Sala, J. M. Verges, J. M. Bermúdez de Castro, et A. I. Ortega.** (1999). The Pleistocene site of Gran Dolina, Sierra de Atapuerca, Spain: a history of the archaeological investigations. *Journal of Human Evolution* 37:313-324.
- Carbonell, E., M. Mosquera, A. Olléa, X. P. Rodríguez, R. Sala, J. M. Vergès, J. L. Arsuaga et J. M. Bermúdez de Castro.** (2004). Les premiers comportements funéraires auraient-ils pris place à Atapuerca, il y a 350 000 ans ? *L'Anthropologie* 107(1):1-14.
- Carbonell, E., M. Mosquera, X. P. Rodríguez, R. Sala, et J. Van der Made.** (1999). Out of Africa: the dispersal of the earliest technical systems reconsidered. *Journal of Anthropological Archaeology* 18:119-136.
- Carbonell, E., et X. P. Rodríguez.** (1994). Early Middle Pleistocene deposits and artefacts in the Gran Dolina site (TD4) of the Sierra de Atapuerca (Burgos, Spain). *Journal of Human Evolution* 26:291-311.
- Cauche, D., D. Barsky, V. Celiberti, et O. Notter.** (2004). Le site de l'Homme de Yunxian. L'industrie. *Dossiers d'Archéologie* 292:39.
- Chairopoulos, P.** (2000). Des milieux transparents. *Science et Vie*, hors série 216:14-18.
- Chen, T., Q. Yang, Y. Hu, W. Bao, et T. Li.** (1997). ESR dating of tooth enamel from Yunxian *Homo erectus* site, China. *Quaternary Science Reviews* 16:455-458.
- Chen, T., Q. Yang, et E. Wu.** (1994). Antiquity of *Homo sapiens* in China. *Nature* 368:55-56.
- Clark, J. D., J. de Heinzelin, D. Schick, W. K. Hart, T. D. White, G. WoldeGabriel, R. C. Walter, G. Suwa, B. Asfaw, E. Vrba, et Y. H. Selassie.** (1994). African *Homo erectus*: old radiometric ages and young oldowan assemblages in the Middle Awash valley, Ethiopia. *Science* 264:1907-1910.
- Clark, J. D., K. P. Oakley, L. H. Wells, et J. McClelland.** (1947). New studies on Rhodesian man. *J.R.Ant.Inst.* 77:7-33.
- Clarke, R. J.** (2000). A corrected reconstruction and interpretation of the *Homo erectus* calvaria from Ceprano, Italy. *Journal of Human Evolution* 39:433-442.
- Condemi, S.** (1985). Les Hommes fossiles de Saccopastore (Italie) et leurs relations phylogénétiques. Thèse, Université de Bordeaux 1, Bordeaux.
- . (1992). Les Hommes fossiles de Saccopastore et leurs relations phylogénétiques. Paris.
- Conroy, G. C., G. W. Weber, H. Seidler, W. Recheis, D. Zur Nedden, et M. Jara Haile.** (2000). Endocranial capacity of the Bodo cranium determined from three-dimensional computed tomography. *American Journal of Physical Anthropology* 113:111-118.

- Conroy, G. J., C., D. Cramer, et J. Kalb.** (1978). Newly discovered fossil hominid skull from the Afar depression, Ethiopia. *Nature* 275:67-70.
- Coqueugniot, H.** (1998). Variabilité morphologique de la tête osseuse au cours de l'ontogenèse. L'exemple des enfants de l'espèce *Homo sapiens*. Thèse, Université de Bordeaux I, Bordeaux.
- Coqueugniot, H., J. Braga et F. Houët** (2005) Eléments de Statistiques en Anthropobiologie. in *Objets et méthodes en paléanthropologie*. O. Dutour, J. J. Hublin, et B. Vandermeersch, pp. 419-446: CTHS.
- Cuenca-Bescos, G., J. I. Canudo, et C. Laplana.** (2001). La séquence des rongeurs (Mammalia) des sites du Pléistocène inférieur et moyen d'Atapuerca (Burgos, Espagne). *L'Anthropologie* 105:115-130.
- Cuenca-Bescos, G., C. Laplana, et J. I. Canudo.** (1999). Biochronological implications of the *Arvicolidae* (Rodentia, Mammalia) from the Lower Pleistocene hominid-bearing level of Trinchera Dolina 6 (TD6, Atapuerca, Spain). *Journal of Human Evolution* 37:353-373.
- Cuenca-Bescos, G., C. Laplana Conesa, J. I. Canudo, et J. L. Arsuaga.** (1997). Small mammals from Sima de los Huesos (Sierra de Atapuerca, Spain). *Journal of Human Evolution* 33:175-190.
- D'arcy Thompson, W.** (1917). *On growth and form*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Day, M. H.** (1986). *Guide to fossil man*. 4ème édition. London: Cassel.
- de Bonis, L.** (1986). *Homo erectus* et la transmission vers *Homo sapiens* en Europe, in *Définition et origines de l'homme*. M. Sakka, pp. 253-261. Paris: CNRS.
- de Lumley, H.** (1979). Il y a 450 000 ans. L'Homme de Tautavel. *Dossiers de l'archéologie* 36:1-111.
- (1988). La stratigraphie du remplissage de la grotte du Vallonnet. *L'Anthropologie* 92(2):407-428.
- de Lumley, H., A. Fournier, Y. C. Park, Y. Yokoyama, et A. Demouy.** (1984). Stratigraphie du remplissage Pléistocène moyen de la Caune de l'Arago à Tautavel. Etude de huit carottages effectués de 1981 à 1983. *L'Anthropologie* 88 (1):5-18.
- de Lumley, H., D. Lordkipanidze, G. Féraud, T. Garcia, C. Perrenoud, C. Falguères, J. Gagnepain, T. Saos, et P. Voinchet.** (2002). Datation par la méthode $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ de la couche de cendres volcaniques (couche VI) de Dmanissi (Géorgie) qui a livré des restes d'hominidés fossiles de 1,81 Ma. *C.R. Palevol* 1:181-189.

de Lumley, H., M. Nioradzé, D. Barsky, D. Cauche, V. Celiberti, G. Nioradzé, O. Notter, D. Zvania et D. Lordkipanidzé. (2005). Les industries lithiques préoldowayennes du site de Dmanissi en Géorgie. *L'Anthropologie* 109:1-182.

de Lumley, M. A. (1976). Les Anté-néandertaliens dans le Sud, in *La préhistoire française. Civilisations paléolithiques et mésolithiques*. H. de Lumley, pp. 547-560. Paris: CNRS.

—. (1978). Les Anténéanderthaliens, in *Les origines humaines et les époques de l'intelligence*. Fondation Singer Polignac, pp. 159-183: Masson.

—. (2000). L'Homme de Tautavel, in *Les premiers habitants de l'Europe*, pp. 81-82. Tautavel

de Lumley, M. A., E. Spitery, et B. Mafart. (1982). Pathologie des *Homo erectus*, in *L'Homo erectus et la place de l'Homme de Tautavel parmi les Hominidés fossiles*, vol. Prétirage t.1, pp. 471-488: 1er Congr. Intern. de Paléont. Hum. Nice.

de Lumley, M. A., et J. Spitery. (1982). Le maxillaire de l'Homme de Tautavel, in *L'Homo erectus et la place de l'Homme de Tautavel parmi les Hominidés fossiles*, vol. Prétirage t.1, pp. 154-177: 1er Congr. Intern. de Paléont. Hum. Nice.

Defleur, A. (1993). *Les sépultures moustériennes*: CNRS éditions.

Delattre, A., et R. Fenart. (1960). *L'hominisation du crâne, étudiée par la méthode vestibulaire*. Paris: CNRS.

Détroit, F. (2000). The period of transition between *Homo erectus* and *Homo sapiens* in east and southeast Asia: new perspectives by the way of geometric morphometrics. *Acta Anthropologica Sinica* 19:62-68.

—. (2002). Origine et évolution des *Homo sapiens* en Asie du sud-est: descriptions et analyses morphométriques de nouveaux fossiles. Thèse, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.

Ducros, A., et J. Ducros. (1967). La relation entre la convexité de l'os zygomatique et sa position dans la face. *Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris* 12, t.1, n°3:367-376.

Ducros, J. (1967a). Aplatissement de la face et saillies des pommettes: relations. *Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris* 12, t.1, n°2:213-228.

—. (1967b). La saillie latérale des pommettes: mesures sur le squelette. *Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris* 12, t.1, n°2:199-212.

Echassoux, A., A.M. Moigne, P.E. Moullé, T. Li, W. Li, Z. Wu et X. Feng. (sous presse). Les faunes de grands mammifères du site de l'Homme de Yunxian, Quyanhekou, Quingqu,

Yunxian, Province du Hubei, République Populaire de Chine. in *Le site de l'Homme de Yunxian*. Editions Recherche sur les Civilisations (ADPF).

Endo, B. (1966). Experimental studies on the mechanical significance of the form of the human facial skeleton. *Journ. Fac. Sc. Univ. Tokyo* 3:1-106.

Enlow, D. H. (1968). *The human face. An account of the postnatal growth and development of the craniofacial skeleton*: Hoeber Medical Division.

Etler, D. A. (1994). *The Chinese Hominidae*. New finds, new interpretations, Thèse, University of California.

—. (1996). *Homo erectus* in East Asia: Human ancestor or Evolutionary dead-end? *Athena Review* 4 (1):37-50.

Etler, D. A., et T. Li. (1994). New archaic human fossil discoveries in China and their bearing on hominid species definition during the Middle Pleistocene, in *Integrative paths to the past. Paleoanthropological advances in honor of F. Clark Howell*. R. S. Corruccini et R. L. Ciochon, pp. 639-675.

Falguères, C., J. J. Bahain, Y. Yokoyama, J. L. Arsuaga, J. M. Bermudez de Castro, E. Carbonell, J. L. Bischoff, et J. M. Dolo. (1999). Earliest humans in Europe: the age of TD6 Gran Dolina, Atapuerca, Spain. *Journal of Human Evolution* 37:343-352.

Falguères, C., J. J. Bahain, Y. Yokoyama, J. L. Bischoff, J. L. Arsuaga, J. M. Bermudez de Castro, E. Carbonell, et J. M. Dolo. (2001). Datation par RPE et U-Th des sites Pléistocènes d'Atapuerca: Sima de los Huesos, Trinchera Dolina et Trinchera Galéria. Bilan géochronologique. *L'Anthropologie* 105:71-81.

Falguères, C., Y. Yokoyama, Guanjun Shen , J. L. Bischoff , Teh-Lung Ku et H. de Lumley. (2004). New U-series dates at the Caune de l'Arago, France. *Journal of Archaeological Science* 31(7):941-952.

Feng, X. (2005). *Stratégie de débitage et mode de façonnage des industries du Paléolithique inférieur en Chine et en Europe entre 1 million d'années et 400 000 ans. Culture de l'Homme de Yunxian et Acheuléen européen : ressemblances et différences*. Thèse, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.

Fernandez-Jalvo, Y., et P. Andrews. (2001). Atapuerca, le conte de deux sites. *L'Anthropologie* 105:223-236.

Fernandez-Jalvo, Y., J. C. Diez, I. Caceres, et J. Rosell. (1999). Human cannibalism in the Early Pleistocene of Europe (Gran Dolina, Sierra de Atapuerca, Burgos, Spain). *Journal of Human Evolution* 37:592-622.

- Fernandez, G. M., I. Toro-Moyano, A. Turq, J. A. R. Morrero, J., et F. O. Risco.** 2000. Les industries du paléolithique inférieur dans la région de Orce, bassin de Guadix-Baza. Barranco León 5 et Fuente Nueva 3, dans leur contexte géochronologique et biostratigraphique in *Les premiers habitants de l'Europe*, pp. 107-108, Tautavel.
- Friess, M.** (1999). Some aspects of cranial size and shape, and their variation among later pleistocene hominids. *Anthropologie* 37 (3):239-246.
- Gabunia, L., S. C. Anton, D. Lordkipanidze, A. Vekua, A. Justus, et C. C. Swisher.** (2001). Dmanisi and dispersal. *Evolutionary Anthropology* 10:158-170.
- Gabunia, L., M. A. de Lumley, A. Vekua, D. Lordkipanidze, et H. de Lumley.** (2002). Découverte d'un nouvel hominidé à Dmanissi (Transcaucasie, Géorgie). *C. R. Palevol* 1:243-253.
- Gabunia, L., et A. Vekua.** (1995). A plio-pleistocene hominid from Dmanisi, East Georgia, Caucasus. *Nature* 373:509-512.
- Gabunia, L., et A. Vekua.** (1995). La mandibule de l'homme fossile du Villafranchien supérieur de Dmanisi (Géorgie Orientale). *L'Anthropologie* 99:29-41.
- Gabunia, L., A. Vekua, D. Lordkipanidze, C. C. Swisher, R. Ferring, A. Justus, M. Nioradze, M. Tvalchrelidze, S. C. Anton, G. Bosinski, O. Jöris, M. A. de Lumley, et G. Majsuradze.** (2000). Earliest pleistocene hominid cranial remains from Dmanisi, Republic of Georgia: taxonomy, geological setting, and age. *Science* 288:1019-1025.
- Garcia, N., J. L. Arsuaga, et T. Torres.** (1997). The carnivore remains from the Sima de los Huesos Middle Pleistocene site (Sierra de Atapuerca, Spain). *Journal of Human Evolution* 33:155-174.
- Garcia, T.** (2004). Cadres stratigraphique, magnétostratigraphique et géochronologique des hominidés fossiles du site de Dmanissi en Géorgie. Thèse, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.
- Gilbert, W. H., T. White, et B. Asfaw.** (2003). *Homo erectus*, *Homo ergaster*, *Homo "Ceprenensis"*, and the Daka cranium. *Journal of Human Evolution* 45:255-259.
- Goodall, C. R.** (1991). Procuste methods in the statistical analysis of shape. *Journal of the royal statistical society, series B* 53:285-339.
- Gower, J. C.** (1975). Generalized Procuste analysis. *Psychometrika* 40:33-50.
- Grassé, P.P.** (1975). *Traité de zoologie : Anatomie, Systématique, Biologie*. Tome 16, Fascicule 4 : Masson.

- Grimaud-Hervé, D.** (1997). *L'évolution de l'encéphale chez Homo erectus et Homo sapiens. Exemples de l'Asie et de l'Europe*. Paris: CNRS.
- Grimaud-Hervé, D., F. Marchal, A. Vialet, et F. Déroit.** (2002). *Le deuxième Homme en Afrique: Homo ergaster, Homo erectus*. Vol. 4. *Collection Paléontologie Humaine*. Paris: Artcom-Errance.
- Grimaud, D.** (1982). Le pariétal de l'Homme de Tautavel, in *L'Homo erectus et la place de l'Homme de Tautavel parmi les Hominidés fossiles*, vol. Prétirage t.1, pp. 62-88: 1er Congr. Intern. de Paléont. Hum. Nice.
- Grün, R.** (1996). A re-analysis of electron spin resonance dating results associated with the Petralona hominid. *Journal of Human Evolution* 30:227-241.
- Grün, R., et C. Stringer.** (1991). Electron spin resonance dating and the evolution of modern humans. *Archaeometry* 33:153-199.
- Guth, C.** (1974). Découverte dans le Villafranchien d'Auvergne de galets aménagés. *C.R. Acad. Sci. Paris* 279:1071-1072.
- Guth, C., et J. Chavaillon.** (1985). Découverte, en 1984, de nouveaux outils paléolithiques à Chilhac III (Haute-Loire). *Bulletin de la Société Préhistorique Française* 82:56-64.
- Hauser, G., et G. F. de Stefano.** (1989). *Epigenetic variants of the human skull*: Schweizerbart Stuttgart.
- Harvati, K.** (2003) The Neanderthal taxonomic position: models of intra- and inter-specific morphological variation. *Journal of Human Evolution* 44:107-132.
- Harvati, K., S.R. Frost et K.P. McNulty** (2004) Neanderthal taxonomy reconsidered: implications from multivariate models of intra- and inter-specific differences. *American Journal of Physical Anthropology* 38:110.
- Heim, J. L.** (1976). Les hommes fossiles de La Ferrassie. Tome 1: le gisement, les squelettes adultes (crâne et squelette du tronc). *Archives de l'Institut de Paléontologie Humaine* 35:1-130.
- (1982). *Les enfants néandertaliens de La Ferrassie*. Paris: Masson.
- (1982). Les hommes fossiles de La Ferrassie. Tome 2: Les squelettes d'adultes: Squelette des membres. *Archives de l'Institut de Paléontologie Humaine* 38:1-272.
- (1989). La nouvelle reconstruction du crâne néandertalien de la Chapelle-aux-Saints. Méthodes et résultats. *Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris* 1 (1-2):95-118.

Bibliographie

- (1989). Une nouvelle reconstitution du crâne néandertalien de La Chapelle-aux-Saints. *C. R. Acad. Sci. Paris (Série II)*:1187-1192.
- Hemmer, H.** (1972). Notes sur la position phylétique de l'homme de Pétralona. *L'Anthropologie* 76:155-162.
- Hennig, G. J., W. Herr, E. Weber, et N. I. Xirotiris.** (1982). Petralona cave dating controversy. *Nature* 299:281-282.
- Henri-Martin, L.** (1911). Sur un squelette humain trouvé en Charente. *C. R. Acad. Sci. Paris* 153:728-730.
- Howells, W. W.** (1973). *Cranial variation in man. A study by multivariate analysis of patterns of difference among recent human populations.* Vol. 67. Cambridge Harvard University Press.
- (1978). Position phylétique de l'homme moderne, in *Les origines et les époques de l'intelligence.* F. Singer-Polignac, pp. 217-237. Paris: Masson.
- Hublin, J. J.** (1982). Les Anténéandertaliens: Présapiens ou Prénéandertaliens. *Geobios* Mémoire spécial 6 (Phylogénie et Paléobiogéographie):345-357.
- (1983). Les origines de l'homme de type moderne en Europe. *Pour la science* 64:62-71.
- (1985). Human fossils from the north african Middle Pleistocene and the origin of Homo sapiens, in *Ancestors: the hard evidence.* I. Alan R. Liss, pp. 283-288.
- (1989). Les origines de l'homme moderne: Europe occidentale et Afrique du Nord, in *Hominidae, proceedings of the 2nd International Congress of Human Paleontology.* G. Giacobini, pp. 423-430.
- Hublin, J. J., et A. M. Tillier.** (1991). *Aux origines d'Homo sapiens:* Presses Universitaires de France.
- Hylander, W. L.** (1977). The adaptative significance of Eskimo craniofacial morphology, in *Orofacial growth and development.* A. A. Dahlberg et T. M. Graber, pp. 129-169. La Hague: Mouton.
- Hyodo, M., N. Watanabe, W. Sunata, E. E. Susanto, et H. Wahyono.** (1993). Magnetostratigraphy of hominid fossil bearing informations in Sangiran and Modjokerto, Java. *Anthropological Science* 101 (2):157-186.
- Imbert, M.** (2000). La rétine et son fonctionnement. *Science et Vie*, hors série 216:18-36.
- Jacob, T.** (1972). New hominid finds in Indonesia and their affinities. *Mankind* 8:176-181.

- . (1975). The Pithecanthropines of Indonesia. *Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris* série 13 (2):243-256.
- Jacobshagen, B.** (1982). Variations in size and shape of the orbital contour. A comparison between man and the greater apes using fourier analysis. *Anthropos (Brno)* 21:113-130.
- Kamina, P., et M. Renard.** (1996). *Tête osseuse. Articulation temporo-mandibulaire-dents*. Vol. 9. *Anatomie. Introduction à la clinique*: Maloine.
- Kidder, J. H., et A. C. Durband.** (2004). A re-evaluation of the metric diversity within *Homo erectus*. *Journal of Human Evolution* 46:297-313.
- Kobayashi, H., et S. Kohshima.** (2001). Unique morphology of the human eye and its adaptative meaning: comparative studies on external morphology of the primate eye. *Journal of Human Evolution* 40:419-435.
- Koertvelyessy, T.** (1972). Relationships between the frontal sinus and climatic conditions: a skeletal approach to cold adaptation. *American Journal of Physical Anthropology* 37:161-172.
- Kokkoros, P., et A. Kanellis.** (1960). Découverte d'un crâne d'homme paléolithique dans la péninsule chalcidique. *L'Anthropologie* 64:132-147.
- Krantz, G. S.** (1994). The palate of skull Sangiran 4 from Java. *Courier Forschungs-Institut Senckenberg* 171:69-74.
- Krukoff, S.** (1978). Structures angulaires constantes au cours de l'évolution du crâne chez l'homme actuel et fossile, et chez les singes supérieurs. in *Les origines humaines et les époques de l'intelligence*. Fondation Singer Polignac, pp. 117-153: Masson.
- Laitman, J. T.** (1985). Later Middle Pleistocene hominids, in *Ancestors: the hard evidence*. E. Delson, pp. 265-268. New-York: Alan R. Liss.
- Lahr, M.M.** (1994). The Multiregional Model of modern human origins: a reassessment of its morphological basis. *Journal of Human Evolution* 26(1):23-56.
- Lahr, M.M.** (1996). *The evolution of modern human diversity: a study of cranial variation*. Cambridge University Press.
- Li, T., et D. A. Etler.** (1992). New middle pleistocene hominid crania from Yunxian in China. *Nature* 357:405-407.
- Li, T., et X. Feng.** (2001). *The Yunxian man*. Wuhan (China): Scientific and technological publisher of Hubei.

- Li, T., A. Vialet, M. Liao, X. Feng, et W. Li.** (2004). Preliminary three dimensional reconstruction of the Yunxian II cranium. *Acta Anthropologica Sinica* 23 (suppl):1-21.
- Lu, Z.** (1989). Date of Jinniushan man and his position in human evolution. *Liaohai Wenwu Xuekan* 1:44-55.
- (1990). La découverte de l'homme fossile de Jing-Niu-Shan. Première étude. *L'Anthropologie, (Paris)* 94 (4):899-902.
- (1996). *Locality of the Nanjing man fossils 1993-1994*. Beijing: Cultural Relics Publishing House.
- Mac Cown, T. D., et A. Keith.** (1939). *The stone age of Mount Carmel. The fossil human remains from the Levalloiso-mousterian*. Vol. II. Oxford.
- Macalister, A.** (1884). Varieties and morphology of the human lacrymal bone. *Proceedings of the Royal Society of London* 37:229-251.
- Macintosh, N. W. G., et S. L. Larnach.** (1972). The persistence of *Homo erectus* traits in Australian aboriginal crania. *Archaeology and Physical Anthropology in Oceania* 7:1-7.
- Maitre Robert, A.** (2002). L'origine du langage articulé. Le tractus vocal et ses relations avec la base du crâne et la mandibule, Thèse, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.
- Mallegni, F., E. Carnieri, M. Bisconti, G. Tartarelli, S. Ricci, I. Biddittu, et A. Segre.** (2003). *Homo cepranensis sp. nov.* and the evolution of African-European Middle Pleistocene hominids. *C.R. Palevol* 2:153-159.
- Manzi, G.** (2004). Human evolution at the Matuyama-Brunhes boundary. *Evolutionary Anthropology* 13:11-24.
- Manzi, G., E. Bruner, et P. Passarello.** (2003). The one-million-year-old *Homo* cranium from Bouri (Ethiopia): a reconsideration of its *Homo erectus* affinities. *Journal of Human Evolution* 44:731-736.
- Manzi, G., F. Mallegni, et A. Ascenzi.** (2001). A cranium for the earliest Europeans: phylogenetic position of the hominid from Ceprano, Italy. *PNAS* 98:10011-10016.
- Marcus, L. F., E. Bello, et A. Garcia-Valdecasas.** (1993). *Contribution to Morphometrics*. Madrid: Museo Nacional des Ciencias Naturales.
- Martin, R.** (1914). *Lehrbuch der Anthropologie in systematischer darstellung mit besonderer berucksichtigung der anthropologischen methoden*. Jena: Verlag von Gustav Fisher.

- Martin, R. et K. Saller** (1957). *Lehrbuch der Anthropologie in systematischer darstellung mit besonderer berucksichtigung der anthropologischen methoden*. t 1, Stuttgart: Verlag von Gustav Fisher.
- Maureille, B.** (1994). La face chez *Homo erectus* et *Homo sapiens*: recherche sur la variabilité morphologique et métrique, Thèse, Université de Bordeaux I, Bordeaux.
- Maureille, B.** (1996a). La courbure de l'os zygomatique chez l'homme actuel et fossile. *C. R. Acad. Sc. Série IIa Sciences de la Terre et des Planètes* 323:187-194.
- Maureille, B.** (1996b). La saillie antéro-latérale des pommettes chez l'homme actuel et fossile. *C. R. Acad. Sc. Série IIa Sciences de la Terre et des Planètes* 323:267-273.
- Maureille, B., et D. Bar.** (1999). The premaxilla in Neandertal and early modern children: ontogeny and morphology. *Journal of Human Evolution* 37:137-152.
- Maureille, B., et F. Houët.** (1997). Nouvelles données sur des caractéristiques dérivées du massif facial supérieur des Néandertaliens. *Anthropologie et Préhistoire* 108:89-98.
- Mc Brearty, S., et A. Brooks.** (2000). The revolution wasn't: a new interpretation of the origin of modern human behavior. *Journal of Human Evolution* 39:453-463.
- Mellars, P., et C. B. Stringer.** (1989). *The human revolution: behavioural and biological perspectives on the origins of modern humans*: Edinburg University Press.
- Mercier, B.** (2000). Pathologie des *Homo erectus*. Mémoire de D.E.A., Muséum national d'Histoire naturelle, Université de la Méditerranée.
- Millet, J. J.** (2003). Morphométrie comparée de l'ontogenèse crânienne des hominoïdes actuels et fossiles, Thèse, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.
- Molleson, T., et M. Cox.** (1993). *The Spitalfields Project*. Vol. 2. *The Midling sort*. Council for British Archaeology Research Report 86.
- Moss, M. L., et R. W. Young.** (1960). A functional approach to craniology. *American Journal of Physical Anthropology* 18:281-292.
- Moullé, P. E., A. Echassoux, F. Lacombat, et A. M. Moigne.** (2004a). La grotte de la Coloquinte à Tangshan. La faune. *Dossiers d'Archéologie* 292:65.
- . (2004b). Le site de l'Homme de Yunxian. La faune. *Dossiers d'Archéologie* 292:38.
- Murrill, R. I.** (1975). A comparison of the Rhodesian and Petralona upper jaws in relation to other pleistocene hominids. *Z. Morph. Anthrop.* 66 (2):176-187.
- . (1981). *Petralona man: a descriptive and comparative study, with new important information on Rhodesian man*: Springfield Thomas C.C.

- Nara, T.** (1994). Etude de la variabilité de certains caractères métriques et morphologiques des Néandertaliens, Thèse, Université de Bordeaux 1, Bordeaux.
- Nitecki, M. H., et D. V. Nitecki.** (1994). *Origins of anatomically modern humans*: Plenum Press, New-York.
- O'Higgins, P.** (2000). The study of morphological variation in the hominid fossil record: biology, landmarks and geometry. *J. Anat.* 197:103-120.
- Pares, J. M., et A. Perez-Gonzales.** (1995). Palaeomagnetic age for hominid fossils at Atapuerca archaeological site, Spain. *Science* 269:830-832.
- Paturet, G.** (1951). *Traité d'anatomie humaine. Ostéologie, arthrologie, myologie*. Vol. 1. Paris: Masson et Cie.
- Penin, X., et C. Berge.** (2001). Etude des hétérochronies par superposition procruste: application aux crânes de primates Hominoidea. *C. R. Acad. Sc. Paris* 324:87-93.
- Penin, X., C. Berge, et M. Baylac.** (2002). Ontogenetic study of the skull in modern humans and the common chimpanzees: neotenic hypothesis reconsidered with a tridimensional procruste analysis. *American Journal of Physical Anthropology* 118:50-62.
- Peretto, C.** (1989). Aspects et problèmes du premier peuplement d'Italie, in *Hominidae, proceedings of the 2nd International Congress of Human Paleontology*. G. Giacobini, pp. 267-275.
- . 2000. Les outillages sur galet du site de Ca'Belvedere di Monte Poggiolo (Forli, Italie). *Les premiers habitants de l'Europe*, pp. 99, Tautavel.
- Peyrony, D.** (1934). La Ferrassie. *Préhistoire* 3:1-92.
- Piveteau, J.** (1982). La place de l'*Homo erectus* dans le phénomène de l'hominisation, in *L'Homo erectus et la place de l'Homme de Tautavel parmi les Hominidés fossiles*, vol. Prétirage t.1, pp. 5-18: 1er Congr. Intern. de Paléont. Hum. Nice.
- Pope, G. G.** (1991). Evolution of the zygomaticomaxillary region in the genus *Homo* and its relevance to the origin of modern humans. *Journal of Human Evolution* 21:189-213.
- . (1992). Craniofacial evidence for the origin of modern humans in China. *Yearbook of Physical Anthropology* 35:243-298.
- Poulianos, A. N.** (1984). Once more on the age and stratigraphy of the Petralonian man. *Journal of Human Evolution* 13:465-467.
- Pycraft, W. P.** (1928). *Rhodesian Man and associated remains*. London.

- Radovic, J., F.H. Smith, E. Trinkaus et M. Wolpoff.** (1988). *The Krapina hominids: an illustrated catalog of skeletal collection*. Zagreb, Mladost.
- Ramirez-Rozzi, F. et J.M. Bermudez de Castro.** (2004). Surprisingly rapid growth in Neanderthals. *Nature* 428:936-939.
- Rak, Y.** (1983). *The Australopithecine face*. New-York: Academic Press.
- (1985). Systematic and functional implications of the facial morphology of *Australopithecus* and early *Homo*, in *Ancestors: the hard evidence*. E. Delson, pp. 168-171. New-York: A. R. Liss.
- (1986). The Neanderthal: a new look at an old face. *Journal of Human Evolution* 15 (3):151-164.
- Rightmire, G. P.** (1976). Relationships of Middle and Upper Pleistocene hominids from sub-saharan Africa. *Nature* 260:238-240.
- (1986). Species recognition and *Homo erectus*. *Journal of human evolution* 15:823-826.
- (1990). *The evolution of Homo erectus. A comparative anatomical studies of an extinct human species*: Cambridge University Press.
- (1996). The human cranium from Bodo, Ethiopia: evidence for speciation in the Middle Pleistocene? *Journal of human evolution* 31:21-39.
- (1998a). Evidence from facial morphology for similarity of Asian and African representatives of *Homo erectus*. *American Journal of Physical Anthropology* 106:61-85.
- (1998b). Human evolution in the Middle Pleistocene: the role of *Homo heidelbergensis*. *Evolutionary Anthropology* 6 (6):218-227.
- (2002). Les plus anciens *Homo erectus* d'Afrique et leur rôle dans l'évolution humaine, in *Le deuxième Homme en Afrique*. Homo ergaster, Homo erectus. D. Grimaud-Hervé et F. Serre, pp. 123-127: Artcom-Errance.
- Rink, W., H.P. Schwartz, F.H. Smith et J. Radovic** (1995). ESR ages for Krapina hominids. *Nature* 378:24.
- Roebroeks, W., et T. van Kolfschoten.** (1994). The earliest occupation of Europe: a short chronology. *Antiquity* 68:489-503.
- Rohlf, J. F., et L. F. Marcus.** (1993). A revolution in morphometrics. *TREE (Trend Ecol. Evol.)* 8 (4):129-132.
- Rosas, A** (2000). Human Evolution in the Last Million Years. The Atapuerca Evidence. *Acta Anthropologica Sinica* suppl. vol 19:47-56.

- Rosas, A., et M. Bastir.** (2002). Geometric morphometric analysis of allometric variation in the mandibular morphology of the hominids of Atapuerca, Sima de los Huesos site. *The Anatomical Record Part A* 278 A:551-560.
- Rosas, A., et J. M. Bermudez de Castro.** (1998). On the taxonomic affinities of the Dmanisi mandible (Georgia). *American Journal of Physical Anthropology* 107:145-162.
- Roth, H.** (1982). Les arcades alvéolaire et dentaire de l'Homme de Tautavel, in *L'Homme erectus et la place de l'Homme de Tautavel parmi les Hominidés fossiles*, vol. Prétirage t.1, pp. 222-248: 1er Congr. Intern. de Paléont. Hum. Nice.
- Rouvière, H., et A. Delmas.** (1985). *Anatomie humaine descriptive, topographique et fonctionnelle*, 12ème édition. Vol. tome 1. Tête et cou: Masson.
- Saban, R., et S. Hugues.** (1999). Les Musées d'anatomie de l'Institut d'anatomie (45 rue des Saints-Pères 75006 Paris). *Hist. Sc. Méd.* 33:161-182.
- Saban, R., J. P. Lassau, et V. Delmas.** (2001). Les collections d'anatomie de l'université Paris V: leur rôle dans l'enseignement de la médecine depuis deux siècles. *Ann. Chir.* 126:906-913.
- Santo Neto, H., C. V. Penteado, et V. C. de Carvalho.** (1984). Presence of a groove in the lateral wall of the human orbit. *J. Anat.* 138:631-633.
- Sartono, S.** (1971) Observations on a new skull of *Pithecanthropus erectus* (*Pithecanthropus* VIII) from Sangiran, Central Java. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandsche Akademie van Wetenschappen, Amsterdam, series B*, 74(2): 185-194.
- Sartono, S.** (1972) Discovery of another Hominid skull at Sangiran, Central Java. *Current Anthropology* 13(1): 124-126.
- Sartono, S.** (1975) Implications arising from *Pithecanthropus* VIII, in *Paleoanthropology: Morphology and Paleoecology*, R.H. Tuttle (Ed), The Hague-Mouton, Chicago, 327-360.
- Sawyer, G. J., et I. Tattersall.** (1996). The skull of *Sinanthropus* from Zhoukoudian: a new reconstruction. *Journal of Human Evolution* 31 (4):311-314.
- Scheuer, L., et S. Black.** (2000). *Developmental juvenile osteology*: Academic Press.
- Schmittbuhl, M., et J. M. Le Minor.** (1998). New approaches to human facial morphology using automatic quantification of the relative positions of the orbital and nasal apertures. *Surgical radiologic anatomy* 20 (5):321-327.
- Schmittbuhl, M., J. M. Le Minor, et A. Schaaf.** (1996). Relative position and extent of the nasal and orbital openings in *Gorilla*, *Pan* and human species from the study of their areas and centres of area. *Folia Primatol* 67 (4):182-192.

- . (1999). Relative orbitonasal overlap in african great apes and humans quantified by the automatic determination of horizontal and vertical lines of reference. *Primates* 40 (2):301-310.
- Schoetensack, O.** (1908). *Der Unterkiefer des Homo heidelbergensis aus den Sanden von Mauer bei Heidelberg: ein Beitrag zur Palaöntologie des Menschen*. Leipzig: Engelmann.
- Schultz, A. H.** (1940). The size of the orbit and of the eye in primates. *American Journal of Physical Anthropology* 26:389-408.
- Schwartz, H. J., et I. Tattersall.** (2000). What constitutes *Homo erectus*? *Acta Anthropologica Sinica* Suppl. 19:21-25.
- . (2002). *The Human fossil Record. Craniodental Morphology of Genus Homo (Europe)*. Vol. 1: Wiley-Liss.
- . (2003). *The Human Fossil Record. Craniodental Morphology of Genus Homo (Africa and Asia)*. Vol. 2: Wiley-Liss.
- Seiffert, E. R., et J. Kappelman.** (2001). Morphometric variation in the hominoid orbital aperture: a case study with implications for the use of variable characters in Miocene catarrhine systematics. *Journal of Human Evolution* 40:301-318.
- Sémah, A.-M., F. Sémah, et T. Djubianto.** (1993). Les grands sites fossilifères de Java. *Les dossiers d'Archéologie* 184:20-25.
- Sémah, F.** (1986). Le peuplement ancien de Java - ébauche d'un cadre chronologique. *L'Anthropologie* 90:359-400.
- . (1997). Plio-Pleistocene reference sections in Indonesia, in *The Pleistocene boundary and the beginning of the Quaternary*. v. Couvering: Cambridge University Press.
- Sémah, F., C. Falguères, et D. Grimaud-Hervé.** (2001). *Origine des peuplements et chronologie des cultures paléolithiques dans le sud-est asiatique: Semenanjung - Paris*.
- Sémah, F., H. Saleki, C. Falguères, G. Feraud, et T. Djubianto.** (2000). Did early man reach Java during the Late Pliocene? *Journal of Archaeological Science* 27:763-769.
- Sémah, F., S. Sartono, Y. Zaim, et T. Djubiantono.** (1981-1982). L'âge et l'environnement des *Homo erectus* de Java: nouveaux résultats paléomagnétiques et palynologiques. *L'Anthropologie* 85-86 (3):509-516.
- Smith, F. H., et F. Spencer.** (1984). *The origin of modern humans: a world survey of the fossil evidence*. New-York, Alan R. Liss.

- Spitery, J.** (1982). La face de l'Homme de Tautavel, in *L'Homo erectus et la place de l'Homme de Tautavel parmi les Hominidés fossiles*, vol. préirage t.1, pp. 110-136. 1er Congr. Intern. de Paléont. Hum. Nice: C.N.R.S.
- Stringer, C. B.** (1974). A multivariate study of the Petralona skull. *Journal of Human Evolution* 3:397-404.
- Stringer, C. B.** (1990). The Asian connection. *New Scientist* 1743:33-37.
- Stringer, C. B. et P. Andrews.** (1988). Genetic and fossil evidence for the origin of modern humans. *Science* 239:1263-1268.
- Stringer, C. B., J. J. Hublin, et B. Vandermeersch.** (1984). The origin of anatomically modern humans in western Europe, in *The origins of modern humans*. F.H. Smith et F. Spencer, pp. 51-135. New-York, Alan R. Liss.
- Thoma, A.** (1958). Métissage ou transformation? Essai sur les Hommes fossiles de Palestine. *L'Anthropologie* 61 (5-6):470-502.
- Thorne, A. G., et M. H. Wolpoff.** (1981). Regional continuity in Australasian pleistocene hominid evolution. *American Journal of Physical Anthropology* 55:337-349.
- Tillier, A. M.** (1977). La pneumatisation du massif cranio-facial chez les hommes actuels et fossiles. *Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris*, série XIII:177-189 et 287-316.
- (1982). Les enfants néandertaliens de Devil's Tower (Gibraltar). *Z. Morph. Anthrop.* 73:125-148.
- (1986). Ordre d'apparition des caractères néanderthaliens sur le squelette crânien au cours de la croissance. Problèmes d'analyse phylogénétique. in *Définition et origines de l'homme*. CNRS, pp. 263-271: Sakka, M.
- (1988). A propos de séquences phylogénique et ontogénique chez les Néanderthaliens, in *L'homme de Néandertal*, vol. 3 - L'anatomie, pp. 125-135. Liège.
- (1989). Les plus anciens fossiles humains européens: le cas de la France, in *Les premiers peuplements humains de l'Europe*, pp. 291-297: 114e Congr. nat. Soc. sav.
- (1999). *Les enfants moustériens de Qafzeh. Interprétation phylogénétique et paléoaurologique.* Cahiers de Paléanthropologie. Paris: CNRS.
- (2005). La croissance des enfants dans les populations du passé. Questions méthodologiques et perspectives en paléanthropologie, in *Objets et méthodes en paléanthropologie*. O. Dutour, J. J. Hublin, et B. Vandermeersch, pp. 247-269: CTHS.

- Todd, T. W., H. Beecher, G. H. Williams, et A. W. Todd.** (1940). The weight and Growth of the human eyeball. *Human biology a record of research* 12 (1):3-20.
- Trinkaus, E.** (1983). *The Shanidar neandertals*. New-York: Academic Press.
- (1987). The Neandertal face: evolutionary and functional perspectives on a recent hominid face. *Journal of Human Evolution* 16:429-443.
- (2003). Neandertal faces were not long; modern human faces are short. *PNAS* 100 (14):8142-8145.
- Ubelaker, D.H.** (1989) *Human skeletal remains: Excavation, Analysis, Interpretation*. Taraxacum, Washington D.C.
- Vandermeersch, B.** (1978). Quelques aspects du problème de l'origine de l'Homme moderne, in *Les origines humaines et les époques de l'intelligence*. F. S. Polignac, pp. 251-260: Masson.
- (1981). *Les Hommes fossiles de Qafzeh (Israël)*. Cahiers de Paléontologie, CNRS, Paris.
- (1985). The origins of the Neandertals, in *Ancestors: the hard evidence*. E. Delson, pp. 306-309. New-York, Alan R Liss.
- (1989). L'origine de l'homme moderne: le point de vue du paléanthropologue, in *Hominidae, proceedings of the 2nd International Congress of Human Paleontology*. G. Giacobini, pp. 415-421. Turin: Jaca Book.
- Vekua, A., D. Lordkipanidze, G. P. Rightmire, J. Agustí, R. Ferring, G. Maisuradze, A. Mouskhelishvili, M. Nioradze, M. P. d. Leon, M. Tappen, M. Tvalchrelidze, et C. Zollikofer.** (2002). A new skull of Early *Homo* from Dmanisi, Georgia. *Science* 297:85-89.
- Verna, C.** (2004). Nouvelle étude des restes humains moustériens du gisement de La Quina (Charente). *Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris* 16:242.
- Vialet, A.** (2000). La distinction des caractères constitutifs, fonctionnels et adaptatifs: la face des hominidés fossiles et actuels. *Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris* 12:507.
- (2004). L'utilisation de la face des *Homo erectus* comme argument taxinomique, in *Actes du XIVe congrès UISPP, Université de Liège, Belgique, 2-8 septembre 2001*, pp. 149-156: Archeopress (BAR).
- Vialet, A., A. Dambricourt-Malassé, D. Grimaud-Hervé, et M. A. de Lumley.** (2004). Reconstitution de Yunxian II. *Dossiers d'Archéologie* 292:42-43.

Vialet, A., M. A. de Lumley, D. Grimaud-Hervé, et T. Li. (2002). Applications de la scannographie à l'analyse anthropologique et à la compréhension des altérations *post-mortem* des hominidés du Pléistocène moyen de Yunxian (Hubei, Chine). *Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris* 14:233.

Vialet, A., D. Grimaud-Hervé, M. A. de Lumley, T. Li, M. Liao, et X. Feng. (sous presse). Quand science et technique permettent de compenser les dommages du temps : exemple de la reconstitution du crâne de Yunxian II. in *Le site de l'Homme de Yunxian*. Editions Recherche sur les Civilisations (ADPF).

Vialet, A., et A. Hurel. (2004). *Teilhard de Chardin en Chine. Correspondance inédite [1923-1940]*. Muséum - Edisud.

Vialet, A., T. Li, D. Grimaud-Hervé, M. A. de Lumley, M. Liao, et X. Feng. (2005). Proposition de reconstitution du deuxième crâne d'*Homo erectus* de Yunxian (Chine). *C. R. Palevol* 4:265-274.

Vigilant, L., M. Stoneking, H. Harpending, K. Hawkes, et A. C. Wilson. (1991). African populations and the evolution of human mitochondrial DNA. *Science* 253:1503-1507.

Walker, A., et R. E. F. Leakey. (1993). *The Nariokotome Homo erectus skeleton*. Cambridge: Harvard University Press.

Wang, D. (1993). L'homme de Yunxian. Une découverte importante de fossiles humains en Chine. *L'Anthropologie (Paris)* 97 (2-3):515-520.

Wang, Q., et P. V. Tobias. (2000). Review of the phylogenetic position of chinese *Homo erectus* in light of midfacial morphology. *Acta Anthropologica Sinica* suppl. 19:26-36.

Weidenreich, F. (1943). The skull of *Sinanthropus pekinensis*. A comparative study on a primitive hominid skull. *Paleontologica Sinica new series D* 10:291.

White, T. (1986). Cut marks on the Bodo cranium: a case of prehistoric defleshing. *American Journal of Physical Anthropology* 69:503-509.

— (2003). Early Hominids-Diversity or Distorsion. *Science* 299:1994-1997.

White, T. D., B. Asfaw, D. DeGusta, W. H. Gilbert, G. D. Richards, G. Suwa, et F. C. Howell. (2003). Pleistocene *Homo sapiens* from Middle Awash, Ethiopia. *Nature* 423:742-747.

Wolpoff, M. H. (1991). *Homo erectus* et les origines de la diversité humaine, in *Aux origines d'Homo sapiens*. J.J. Hublin, A.M. Tillier, pp. 99-151: PUF.

— (2000). Multiregional, not multiple origins. *American Journal of Physical Anthropology* 112:129-136.

- Wolpoff, M. H., J. Hawks, D. W. Frayer, et K. Hunley.** (2001). Modern human ancestry at the peripheries: a test of the replacement theory. *Science* 291:293-297.
- Woo, T. L.** (1937). A biometric study of the human malar bone. *Biometrika* 29:113-123.
- Wood, B.** (1992). Early hominid species and speciation. *Journal of Human Evolution* 22:351-365.
- Wood, B., et B. G. Richmond.** (2000). Human evolution: taxonomy and paleobiology. *J. Anat.* 196:19-60.
- Woodward, A. S.** (1921). A new cave man from Rhodesia, South Africa. *Nature* 108:371-372.
- Wu, L., et Z. Yinyun.** 2004. The cranial metric diversity of chinese *Homo erectus*. *Symposium of Paleoanthropology in commemoration of the 100th anniversary of the birth of Prof. Pei Wenzhong and the 75th anniversary of the discovery of the first Pekingman skull*, Beijing, pp. 66.
- Wu, L., Z. Yinyun, et X. Wu.** (2005). A middle Pleistocene Human Cranium from Tangshan (Nanjing), Southeast China: a comparison with *Homo erectus* from Eurasia and Africa based on a new reconstruction. *American Journal of Physical Anthropology* 127(3):253-262.
- Wu, R.** (1988). The reconstruction of the fossil human skull from Jinniushan, Yinkou, Liaoning Province and its main features. *Acta Anthropologica Sinica* 7:97-101.
- Wu, R., X. Li, X. Wu, et X. Mu.** (2002). *The Nanjing Homo erectus and its living environment*. Nanjing: Jiangsu Science and Technology Publishing House.
- Wu, X.** (1981). The well preserved cranium of an early *Homo sapiens* from Dali, Shaanxi. *Scientia Sinica* 24:200-206.
- . (1991). Continuité évolutive des hommes fossiles chinois, in *Aux origines d'Homo sapiens*. J.J. Hublin et A.M. Tillier, pp. 157-179: PUF.
- . (1995). Evolution and Dispersal, in *Human evolution in China. A metric description of the fossils and a review of the sites.*, pp. 234-240: Oxford University Press.
- . (2004). On the origin of modern humans in China. *Quaternary International* 117(1):131-140.
- Yin, G., C. Falguères, G. Shen, et Y. Lu.** 2001. The age of Dali man, China. *XIVe congrès de l'UISPP. Chronology of southeast Asian Palaeolithic since the late Homo erectus period*, Liège, 2-8 septembre pré-actes, pp. 353.

Bibliographie

Zeitoun, V. (2000). Révision de l'espèce *Homo erectus* (Dubois, 1893), utilisation des données morphologiques et métriques en cladistique, reconsidération du cas *Homo erectus*. *Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris* 12 (1-2):1-200.

Zeitoun, V. (2001). The taxinomial position of the skull of Zuttiyeh. *C. R. Acad. Sc. Série IIa Sciences de la Terre et des Planètes* 332 (8):521-525.

Zhu, R., Z. An, R. Potts, et K. A. Hoffman. (2003). Magnetostratigraphic dating of early humans in China. *Earth-Science Reviews* 61:341-359.

Zollikofer, C., M. S. Ponce de Léon, et R. D. Martin. (1995). Neanderthal computer skulls. *Nature* 375:283-285.

Zollikofer, C., M. S. Ponce de Léon, D.E. Lieberman, F. Guy, D. Pilbeam, A. Likius, H.T. Mackaye, P. Vignaud et M. Brunet. (2005). Virtual cranial reconstruction of *Sahelanthropus tchadensis*. *Nature* 434:755-759.

Liste des Figures

FIG. 1 — image CT longitudinale en deux dimensions de Yunxian II	32
FIG. 2 — image CT sagittale en deux dimensions de Yunxian II	32
FIG. 3 — Analyse en composantes principales (axe 1 : 44,1%, axe 2 : 35,2%).....	33
FIG. 4 — Contour crânien sagittal : dispersion de l'échantillon.....	33
FIG. 5 — Détermination du tracé coronal intermédiaire passant par le milieu de la longueur des pariétaux de Yunxian II.....	34
FIG. 6 — Répartition par classes d'âge des individus immatures du référentiel actuel (Collections Spitalfields et Augier).....	54
FIG. 7 — Types de tracé sutural entre les os frontal, lacrymal, ethmoïde et maxillaire formant la paroi médiale de l'orbite (d'après A. Vialet)	58
FIG. 8 — Représentations des formes schématiques de chacun des os formant l'orbite.....	59
FIG. 9 — Définitions des mesures de la face	61
FIG. 10 — Représentation schématique des mesures calculées sur l'os zygomatique.....	64
FIG. 11 — Trois types de calcul du volume orbitaire	67
FIG. 12 — Alignement généralisé (generalized least-squares) de deux objets superposés..	68
FIG. 13 — Analyse en composantes principales du profil sagittal crânien de l'homme et des grands singes : modification de la conformation crânienne sur l'axe 1	70
FIG. 14 — Analyse en composantes principales du profil sagittal de l'os frontal chez l'homme et modification de sa conformation sur l'axe 1.....	71
FIG. 15 — Yunxian IIr : analyse en composantes principales (axes 1 et 2 : 32,9%)	78
FIG. 16 — Superposition de la conformation de l'individu consensus et de la reconstitution théorique de Yunxian IIr : axe 2 (13,6%)	78
FIG. 17 — Nankin 1 : analyse en composantes principales (axes 1 et 2 28,9%)	80
FIG. 18 — Superposition de la conformation de l'individu consensus et de la reconstitution théorique de Nankin 1 : axe 1 (16%)	81

FIG. 19 — Sangiran 4 : analyse en composantes principales (axes 1 et 2 : 55,8%)	82
FIG. 20 — Superposition des conformations de l'individu consensus et de la reconstitution théorique de Sangiran 4 : axe 1 (34,1%)	82
FIG. 21 — Sangiran 10 : analyse en composantes principales (axes 1 et 2 : 45%)	84
FIG. 22 — Superposition des conformations de l'individu consensus et de la restitution théorique de Sangiran 10 : axe 1 (30,2%)	85
FIG. 23 — Sangiran 17 : analyse en composantes principales (axe 1 et 2 : 33,9%)	86
FIG. 24 — Superposition des conformations de l'individu consensus et de la reconstitution théorique de Sangiran 17 : axe 1 (20,6%)	87
FIG. 25 — Analyse en composantes principales (axes 1 et 2 41,1%)	89
FIG. 26 — Superposition des conformations de l'individu consensus et de la reconstitution théorique de ATD6 69 : axe 1 (24,6%)	89
FIG. 27 — La face de ATD6 69, des adolescents et des adultes actuels : analyse en composantes principales comprenant A/ les adolescents et les adultes actuels (axes 1 et 2 : 42%), B/ ATD6 69, les adolescents et les adultes actuels (axe 1 et 3 : 40,1%)	91
FIG. 28 — Superposition des conformations de l'individu consensus et de la reconstitution théorique des adolescents : axe 1 (31,7%)	91
FIG. 29 — Superposition des conformations de l'individu consensus et de la reconstitution théorique de ATD6 69 : axe 1 (31,2%)	92
FIG. 30 — Superposition des conformations de l'individu consensus et de la reconstitution théorique de ATD6 69 : axe 3 (8,9%)	92
FIG. 31 — La variation ontogénétique de l'os maxillaire chez l'homme actuel : analyse en composantes principales (axe 1 : 47,4% et taille centroïde)	93
FIG. 32 — Superposition de la reconstitution théorique de la conformation de l'homme actuel adulte et du sujet actuel immature : axe 1 (47,4%)	93
FIG. 33 — ATD6 58 : analyse en composantes principales (axes 1 et 2 : 49,7%)	96
FIG. 34 — Superposition des conformations de l'individu consensus et de la reconstitution théorique de ATD6 58 : axe 1 (35,5%)	96
FIG. 35 — ATD6 38 : analyse en composantes principales (axes 1 et 2 : 55,1%)	98
FIG. 36 — Superposition des conformations de l'individu consensus et de la reconstitution théorique de ATD6 38 : axe 1 (39,4%)	99

FIG. 37 — Arago 21 : Indices de contribution orbitaire des os frontal, maxillaire, ethmoïde, sphénoïde, zygomatique et lacrymal	104
FIG. 38 — Arago 21 : analyse en composantes principales (axes 1 et 2 : 33,8%).....	105
FIG. 39 — Superposition des conformations de l'individu consensus et de la reconstitution théorique d'Arago 21 : axe 1 (18,9%).....	105
FIG. 40 — Arago 21 : analyse en composantes principales de la cavité orbitaire : axe 1 (28,3%) et axe 2 (16,2%)	106
FIG. 41 — Superposition des conformations de l'individu consensus et de la reconstitution théorique de Arago 21 : axe 2 (16,2%).....	106
FIG. 42 — Atapuerca 700 : analyse en composantes principales (axes 1 et 2 : 28,9%).....	109
FIG. 43 — Superposition des conformations de l'individu consensus et de la reconstitution théorique de AT 700 : axe 1 (17%).....	110
FIG. 44 — Superposition des conformations de l'individu consensus et de la reconstitution théorique de AT 700 : axe 2 (12%).....	110
FIG. 45 — Atapuerca 700 : analyse en composantes principales de la cavité orbitaire : axe 1 (28,5%) et axe 2 (16,7%)	111
FIG. 46 — Superposition des conformations de l'individu consensus et de la reconstitution théorique de AT 700 : axe 2 (16,7%).....	112
FIG. 47 — Pétralona : analyse en composantes principales (axes 1 et 2 : 29,6%).....	114
FIG. 48 — Superposition des conformations de l'individu consensus et de la reconstitution théorique de Pétralona : axe 2 (12,8%)	115
FIG. 49 — Kabwe 1 : Indices de contribution orbitaire des os frontal, maxillaire, ethmoïde, sphénoïde, zygomatique et lacrymal	118
FIG. 50 — Kabwe 1 : analyse en composantes principales (axes 1 et 2 : 28,4%), photographie de Kabwe 1	119
FIG. 51 — Superposition des conformations de l'individu consensus et de la reconstitution théorique de Kabwe 1 : axe 2 (12,6%)	120
FIG. 52 — Kabwe 1 : analyse en composantes principales de la cavité orbitaire, axe 1 (26,3%) et axe 2 (14,9%)	120
FIG. 53 — Superposition des conformations de l'individu consensus et de la reconstitution théorique de Kabwe 1 : axe 2 (14,9%)	121

FIG. 54 — Bodo : Indices de contribution orbitaire des os frontal, maxillaire, ethmoïde, sphénoïde, zygomatique et lacrymal	123
FIG. 55 — Bodo : analyse en composantes principales (axes 1 et 2 : 34,2%).....	124
FIG. 56 — Superposition des conformations de l'individu consensus et de la reconstitution théorique de Bodo : axe 1 (22,7%).....	124
FIG. 57 — Bodo : analyse en composantes principales du plafond orbitaire, axe 1 (28,5%) et 2 (24,3%)	125
FIG. 58 — Superposition des conformations de l'individu consensus et de la reconstitution théorique de Bodo : axe 2 (24,3%).....	125
FIG. 59 — Dali : analyse en composantes principales (axes 1 et 2 : 38,1%).....	127
FIG. 60 — Superposition des conformations de l'individu consensus et de la reconstitution théorique de Dali : axe 1 (23,2%).....	127
FIG. 61 — La Ferrassie 1 analyse en composantes principales (axes 1 et 2 : 30,7%).....	130
FIG. 62 — Superposition des conformations de l'individu consensus et de la reconstitution théorique de La Ferrassie 1 : axe 1 (18,2%).....	130
FIG. 63 — Superposition des conformations de l'individu consensus et de la reconstitution théorique de La Ferrassie 1 : axe 2 (12,5%).....	131
FIG. 64 — La Chapelle-aux-Saints: analyse en composantes principales (axes 1 et 2 : 30%)	133
FIG. 65 — Superposition des conformations de l'individu consensus et de la reconstitution théorique de La Chapelle-aux-Saints : axe 1 (18%)	134
FIG. 66 — Superposition des conformations de l'individu consensus et de la reconstitution théorique de La Chapelle-aux-Saints : axe 2 (12%)	134
FIG. 67 — La Quina H5 : analyses en composantes principales (axes 1 et 2 : 34,1%).....	136
FIG. 68 — Superposition des conformations de l'individu consensus et de la reconstitution théorique de La Quina H5 : axe 1 (21,8%)	137
FIG. 69 — Gibraltar 1 : indices de contribution orbitaire des os frontal, maxillaire, ethmoïde, sphénoïde, zygomatique et lacrymal	139
FIG. 70 — Gibraltar 1 : analyse en composantes principales (axes 1 et 2 : 38,7%).....	140
FIG. 71 — Superposition des conformations de l'individu consensus et de la reconstitution théorique de Gibraltar 1 : axe 1 (24,1%).....	140

FIG. 72 — Gibraltar 1 : analyses en composantes principales du plafond et la vascularisation orbitaires, axe 1 (32%) et 2 (15%).....	141
FIG. 73 — Superposition des conformations de l'individu consensus et de la reconstitution théorique de Gibraltar 1 : axe 1 (32%).....	141
FIG. 74 — Krapina 3 : analyse en composantes principales (axes 1 et 2 : 38,8%).....	143
FIG. 75 — Superposition des conformations de l'individu consensus et de la reconstitution théorique de Krapina 3 : axe 1 (22,2%).....	143
FIG. 76 — Guattari 1 : analyse en composantes principales (axes 1 et 2 : 31,5%).....	145
FIG. 77 — Superposition des conformations de l'individu consensus et de la reconstitution théorique de Guattari 1 : axe 1 (17,6%).....	146
FIG. 78 — Superposition des conformations de l'individu consensus et de la reconstitution théorique de Guattari 1 : axe 2 (13,9%).....	146
FIG. 79 — Guattari 1 : analyse en composantes principales de du plafond de l'orbite et de sa structure infra-orbitaire, axe 1 (32,2%) et axe 2 (18,1%)	147
FIG. 80 — Superposition des conformations de l'individu consensus et de la reconstitution théorique de Gibraltar 1 : axe 1 (32,2%).....	147
FIG. 81 — ATD6 69, WT15000, les juvéniles et les adultes actuels : analyse en composantes principales (axes 1 et 3 : 40,2%)	149
FIG. 82 — Superposition des conformations de l'individu consensus et de la reconstitution théorique de WT 15000 : axe 1 (31,1%).....	149
FIG. 83 — Superposition des conformations de l'individu consensus et de la reconstitution théorique de ATD6 69 : axe 3 (9,1%)	149
FIG. 84 — ATD6 69, les Néandertaliens, et les hommes actuels : analyse en composantes principales (axes 1 et 2 : 46,5%)	151
FIG. 85 — Superposition de la reconstitution théorique des conformations de ATD6 69 et des Néandertaliens et des hommes actuels : axe 1 (27,6%).....	151
FIG. 86 — L'os zygomatique des premiers fossiles eurasiatiques : analyse en composantes principales (axe 1 : 48,2%, axe 2 : 20,6%)	155
FIG. 87 — L'os zygomatique et son enracinement sur le maxillaire des premiers eurasiatiques : analyse en composantes principales (axe 1 : 22,3%, axe 2 : 17,3%)	156

FIG. 88 — L'os zygomatique et le processus zygomatique de l'os maxillaire des hominidés du Pléistocène moyen : analyse en composantes principales (axe 1 : 16%, axe 2 : 15,1%)	160
FIG. 89 — Superposition des conformations de l'individu consensus et de la reconstitution théorique de Dali : axe 1 (16%)	161
FIG. 90 — Superposition des conformations de l'individu consensus et de la reconstitution théorique de AT 700 : axe 2 (15,1%)	161
FIG. 91 — L'os zygomatique et son enracinement sur le maxillaire des hominidés du Pléistocène moyen, Yunxian IIr et Nankin 1 : analyse en composantes principales (axe 1 : 16,8%, axe 2 : 16,1%)	162
FIG. 92 — La face des hominidés du Pléistocène moyen : analyse en composantes principales (axe 1 : 17,3%, axe 2 : 13,1%)	163
FIG. 93 — Superposition des conformations de l'individu consensus et de la reconstitution théorique des hominidés fossiles : axe 1 (17,3%)	163
FIG. 94 — Superposition des conformations de l'individu consensus et de la reconstitution théorique de Arago 21 : axe 2 (13,1%)	164
FIG. 95 — La face des hominidés du Pléistocène moyen (Yunxian IIr inclus) : analyse en composantes principales (axe 1 : 18,2%, axe 2 : 13%)	164
FIG. 96 — Superposition des conformations de l'individu consensus et de la reconstitution théorique de Pétralona : axe 1 (18,2%)	165
FIG. 97 — Superposition des conformations de l'individu consensus et de la reconstitution théorique de Arago 21 : axe 2 (13%)	165
FIG. 98 — La face des Néandertaliens : analyse en composantes principales (axe 1 : 14,5%, axe 2 : 13,3%)	169
FIG. 99 — Superposition des conformations de l'individu consensus et de la reconstitution théorique de La Chapelle aux Saints et Guattari 1 : axe 1 (14,5%)	169
FIG. 100 — Superposition des conformations de l'individu consensus et de la reconstitution théorique de Gibraltar 1 : axe 2 (13,3%)	170
FIG. 101 — L'os zygomatique des Néandertaliens : analyse en composantes principales (axe 1 : 28,3%, axe 2 : 15,3%)	170
FIG. 102 — Superposition des conformations de l'individu consensus et de la reconstitution théorique de La Ferrassie 1 : axe 1 (28,3%)	171

FIG. 103 — Superposition des conformations de l'individu consensus et de la reconstitution théorique de Gibraltar 1 : axe 2 (15,3%).....	171
FIG. 104 — Os zygomatique de l'ensemble de l'échantillon fossile : analyse en composantes principales (axe 1 : 38,2%, axe 2 : 17,7%)	173
FIG. 105 — Superposition des conformations de l'individu consensus et de la reconstitution théorique de ATD6 58 : axe 1 (38,2%)	173
FIG. 106 — La face des hominidés les plus complets du Pléistocène moyen et supérieur : analyse en composantes principales (axe 1 : 21,4%, axe 2 : 15,7%)	174
FIG. 107 — Superposition des conformations de l'individu consensus et de la reconstitution théorique d'Arago 21 : axe 1 (21,4%)	175
FIG. 108 — Superposition des conformations de l'individu consensus et de la reconstitution théorique de La Chapelle aux Saints : axe 2 (15,7%)	175
FIG. 109 — La face des hominidés les plus complets du Pléistocène moyen et supérieur : analyse en composantes principales (axe 1 : 21,4% et la taille centroïde)	176
FIG. 110 — Dessin schématique du processus d'extension du maxillaire	178
FIG. 111 — La variation ontogénétique de l'os maxillaire chez les hommes actuels et les Néandertaliens : analyse en composantes principales (axe 1 : 55,6% et la taille centroïde)	180
FIG. 112 — La variation ontogénétique de l'os zygomatique chez les hommes actuels et les Néandertaliens : analyse en composantes principales (axe 1 : 43,5% et la taille centroïde)	180
FIG. 113 — La face des hominidés du Pléistocène moyen et supérieur : analyse en composantes principales (axe 1 : 26,3% et axe 2 : 20,7%)	181
FIG. 114 — Superposition des conformations de l'individu consensus et de la reconstitution théorique des hominidés fossiles : axe 1 (26,2%).....	181
FIG. 115 — Superposition des conformations de la reconstitution théorique dePétralona et de ATD6 69; axe 2 (20,7%)	181
FIG. 116 — Contribution respective des os formant la cavité orbitaire au cours de l'évolution	189
FIG. 117 — dessin schématique du plafond orbitaire : situation des points repères numérisés	190

FIG. 118 — Les hominoïdes : analyses en composantes principales du plafond orbitaire, axe 1 (32,4%) et axe 2 (20,1%).....	191
FIG. 119 — Superposition des reconstitutions théoriques des conformations de l'homme actuel et des grands singes, axe 1 (32,4%).....	191
FIG. 120 — L'inflexion sous orbitaire de l'os maxillaire des hominidés fossiles et actuels : analyse en composantes principales (axe 1 : 46,4% et axe 2 : 18,4%)	195
FIG. 121 — Superposition des conformations de l'individu consensus et de la reconstitution théorique de ATD6 69 : axe 1 (46,4%)	195
FIG. 122 — L'inflexion sous orbitaire de l'os maxillaire des hominoïdes actuels : analyse en composantes principales (axe 1 : 46,8% et axe 2 : 23,2%)	196
FIG. 123 — Superposition des reconstitutions théoriques des conformations des grands singes et des hommes : axe 1 (46,8%)	196
FIG. 124 — La face des hominoïdes actuels : analyse en composantes principales (axe 1 : 30,9% et axe 2 : 10,2%)	197
FIG. 125 — Superposition des reconstitutions théoriques des conformations des grands singes et des hommes : axe 1 (30,9%)	198
FIG. 126 — Schéma synthétique de l'évolution des conformations faciales chez les hominidés d'Afrique, d'Europe et d'Asie du Pléistocène inférieur récent au Pléistocène supérieur.....	209
FIG. 127 — Parenté morphométrique de la face des hominidés fossiles depuis le Pléistocène inférieur récent avec l'homme moderne et l'homme de Néandertal (d'après A. Vialet).....	211
FIG. 128 — Hypothèses évolutives des hominidés fossiles depuis le Pléistocène inférieur récent d'après les données morphométriques de la partie moyenne de la face (d'après A. Vialet).....	211

Annexes

FIG. A 1— Schéma de l'anatomie de l'œil (coupe transversale).....	263
FIG. A 2 — Compensation virtuelle des alterations crâniennes de Yunxian II : déformation globale interactive	268
FIG. A 3 — Compensation du décrochement de l'os frontal de Yunxian II.....	268
FIG. A 4 — Suite des modifications apportées au crâne de Yunxian II.....	269
FIG. A 5 — Photographies de $\frac{3}{4}$ de Yunxian I, de Yunxian II tel qu'ils sont conservés et du prototype de Yunxian II reconstitué	269
FIG. A 6 — Photographies de face de Yunxian I, de Yunxian II tel qu'ils sont conservés et du prototype de Yunxian II reconstitué	269
FIG. A 7 — Analyse de la variation morphométrique des parties orbitaires des os maxillaire, sphénoïde et zygomatique parmi les hominoïdes (superpositions des conformations extrêmes de l'axe 1).....	284
FIG. A 8 — Analyses en composantes principales : les parties orbitaires des os lacrymal et ethmoïde des hominoïdes, axe 1 et 2 (50%)	284
FIG. A 9 — Superposition des conformations extrêmes de l'axe 1 (30%) : les parties orbitaires des os lacrymal et ethmoïde	284

Liste des Tableaux

TAB. 1 — Liste des Fossiles du Pléistocène inférieur récent et du Pléistocène moyen ancien en Europe et en Asie.....	25
TAB. 2 — Les processus <i>post</i> -dépositionnels subis par Yunxian II	31
TAB. 3 — Valeurs de l'angle occipital et de l'indice de la base du crâne des fossiles asiatiques.....	35
TAB. 4 — Liste des Fossiles du Pléistocène moyen en Europe, en Afrique et en Asie.....	37
TAB. 5 — Liste des Fossiles adultes du Pléistocène supérieur en Europe	46
TAB. 6 — Liste des Fossiles immatures	51
TAB. 7 — Inventaire des individus du référentiel moderne	52
TAB. 8 — Inventaire par classes d'âge des individus immatures du référentiel actuel issus des collections Spitalfields et Augier	54
TAB. 9 — Liste et définitions des points repères numérisés sur le crâne.....	56
TAB. 10 — Liste et définitions des points repères numérisés sur le crâne (suite).....	57
TAB. 11 — Distribution des types de tracé suturaux chez <i>Homo</i> , <i>Pan</i> et <i>Gorilla</i>	57
TAB. 12 — Formes schématiques de chacun des os formant l'orbite et formules de calcul de leur superficie.....	60
TAB. 13 — Liste et définitions des mesures de la face et des cavités orbitaires et nasale ...	62
TAB. 14 — Liste des mesures de l'os zygomatique.....	63
TAB. 15 — Liste et définitions des calculs des superficies osseuses et d'indices de contribution des os formant la cavité orbitaire	65
TAB. 16 — Résultats du Test de Student entre les distributions des valeurs du volume orbitaire obtenues par calcul (moyenne types B et C) et par mesure directe (cubage)	66
TAB. 17 — Valeurs des variables métriques pour Yunxian II r	76
TAB. 18 — Valeurs des variables métriques pour Nankin 1	79
TAB. 19 — Valeurs des variables métriques pour Sangiran 10	84
TAB. 20 — Valeurs des variables métriques pour Sangiran 17	86
TAB. 21 — Valeurs des variables métriques pour ATD6 69	88

TAB. 22 — Description synthétique des conformations de la face moyenne de ATD6 69, des adolescents et adultes actuels	94
TAB. 23 — Valeurs des variables métriques pour ATD6 58	95
TAB. 24 — Valeurs des variables métriques pour ATD6 38	97
TAB. 25 — Valeurs des variables métriques pour Arago 21	102
TAB. 26 — Suite : valeurs des variables métriques pour Arago 21.....	103
TAB. 27 — Valeurs des variables métriques pour Atapuerca 700	108
TAB. 28 — Suite : valeurs des variables métriques pour Atapuerca 700.....	109
TAB. 29 — Valeurs des variables métriques pour Pétralona	113
TAB. 30 — Valeurs des variables métriques pour Kabwe 1.....	116
TAB. 31 — Suite : valeurs des variables métriques pour Kabwe 1	117
TAB. 32 — Valeurs des variables métriques pour Bodo	122
TAB. 33 — Valeurs des variables métriques pour Dali	126
TAB. 34 — Valeurs des variables métriques pour La Ferrassie 1.....	129
TAB. 35 — Valeurs des variables métriques pour La Chapelle-aux-Saints.....	132
TAB. 36 — Valeurs des variables métriques pour La Quina H5	135
TAB. 37 — Valeurs des variables métriques pour Forbes' Quarry.....	138
TAB. 38 — Valeurs des variables métriques pour Krapina 3	142
TAB. 39 — Valeurs des variables métriques pour Guattari 1	144
TAB. 40 — Description synthétique des conformations de la face moyenne des premiers eurasiatiques.....	152
TAB. 41 — Description synthétique des conformations de la face moyenne des premiers eurasiatiques – suite	153
TAB. 42 — Synthèse des caractères métriques de l'os zygomatique des premiers eurasiatiques.....	153
TAB. 43 — Synthèse des caractères métriques de l'os zygomatique des hominidés du Pléistocène moyen.....	157
TAB. 44 — Description synthétique des conformations de la face moyenne des hominidés du Pléistocène moyen.....	159

TAB. 45 — Description synthétique des conformations de la face moyenne des hominidés du Pléistocène moyen – suite	159
TAB. 46 — Synthèse des caractères métriques de l'os zygomatique des Néandertaliens..	167
TAB. 47 — Description synthétique des conformations de la face moyenne des Néandertaliens.....	168
TAB. 48 — Volume orbitaire et indice de contribution orbitaire chez les hominidés fossiles et les hommes actuels	184
TAB. 49 — Résultats du Test de Student entre les distributions des valeurs des indices de contribution orbitaire des <i>Homo</i> et des <i>Pan</i>	187
TAB. 50 — Résultats du Test de Student entre les distributions des valeurs des indices de contribution orbitaire des <i>Homo</i> et des <i>Gorilla</i>	188
TAB. 51 — Synthèse des indices de contribution orbitaire chez les hommes, les chimpanzés et les gorilles	188
TAB. 52 — Résultats du test de Student sur les distributions des valeurs des angles de l'os zygomatique chez les immatures (Hi0) et les adultes actuels (Ha).....	200
TAB. 53 — Résultats du test de Student sur les distributions des valeurs des angles de l'os zygomatique chez les immatures (Hi1) et les adultes actuels (Ha).....	200
TAB. 54 — Synthèse des valeurs de la superficie de la face orbitaire de l'os zygomatique et de son indice de contribution orbitaire chez les hominidés fossiles et les hommes actuels	201

Annexes

TAB. A 1 — Caractéristiques de l'acquisition tomographique des fossiles de Yunxian.....	267
TAB. A 2 — Collection du Musée royal d'Afrique Centrale, Tervuren, Belgique :.....	270
TAB. A 3 — Collection du Musée royal d'Afrique Centrale, Tervuren, Belgique (suite).....	272
TAB. A 4 — Collection du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris - Département Systématique et Evolution.....	272
TAB. A 5 — Collection du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris - Département Systématique et Evolution (suite).....	273
TAB. A 6 — Collection de l'Institut de Paléontologie Humaine, Paris	273
TAB. A 7 — Collection de l'Institut de Paléontologie Humaine, Paris.....	273
TAB. A 8 — Collection de l'Institut de Paléontologie Humaine, Paris (suite).....	274
TAB. A 9 — Inventaire des hommes actuels utilisés dans l'étude (collection Cantacuzène, MNHN).....	278
TAB. A 10 — Collection de Spitalfields (NHM, Londres) et collection Augier (Institut d'Anatomie, Paris).....	279
TAB. A 11 — Collection de Spitalfields (NHM, Londres) et collection Augier (Institut d'Anatomie, Paris) suite	280
TAB. A 12 — Collections du Muséum national d'Histoire naturelle (MNHN) et de l'Institut de Paléontologie Humaine (IPH).....	280
TAB. A 14 — Données biologiques et squelettiques d'une série de primates publiées dans Schultz (1940).....	285
TAB. A 15 — Calcul des coefficients de corrélation et de détermination entre les différentes données de Schultz (1940)	286
TAB. A 16 — Liste des points repères numérisés sur les spécimens fossiles	287

TAB. A 17 — Liste des points repères numérisés sur les spécimens fossiles (suite).....	288
TAB. A 18 — Liste des points repères numérisés sur les spécimens fossiles (suite).....	289
TAB. A 19 — Figures 15 à 59 : Liste des points repères considérés dans chacune des analyses.....	290
TAB. A 20 — Figures 61 à 106 : Liste des points repères considérés dans chacune des analyses.....	291
TAB. A 21 — Figures 109 à 124 : Liste des points repères considérés dans chacune des analyses.....	292

Annexes

Annexe 1 : Rappels anatomiques

Les informations synthétisées dans cette partie sont issues des ouvrages suivants : Paturet (1951), Rouvière et Delmas (1985), Maureille (1994) et Kamina et Renard (1996).

L'os maxillaire

Le maxillaire est l'os le plus volumineux de la face en contact avec tous les autres os de ce même ensemble. Il forme en s'articulant avec son homologue le plancher des fosses nasales d'une part, et la voûte palatine d'autre part, qui constituent respectivement les limites inférieure de la cavité nasale et supérieure de la cavité buccale. Il participe également à la formation de l'orbite.

C'est un os pair de forme quadrilatère. Le corps présente quatre faces (jugale, infra-temporale, orbitaire, nasale) et quatre prolongements osseux ou processus (zygomatique, frontal, alvéolaire et palatin).

Les faces

La face jugale

Elle est antérieure et se développe du bord infra-orbitaire au bord alvéolaire et de l'échancrure nasale à la crête faciale.

Elle est marquée par des reliefs qui correspondent aux racines des dents : les jugums et par la présence de surcreusements : les fossettes canine et myrtiforme.

Le muscle canin (ou releveur de l'angle de la bouche) s'insère en haut de la fossette canine, sous le foramen infra-orbitaire et rejoint la lèvre supérieure. C'est un muscle dilatateur situé dans le plan profond des couches musculaires.

Le muscle myrtiforme naît de la partie inférieure de la fossette et s'étend de l'arcade alvéolaire au bord postérieur des narines. Il abaisse l'aile du nez et rétrécit la narine.

L'épine nasale antérieure est une saillie osseuse située dans le plan médian et dans le prolongement de l'arête nasale formée par l'articulation des deux maxillaires. Elle est bordée par la fosse pré-nasale.

La crête faciale qui peut présenter une courbure plus ou moins accusée, délimite la partie inféro-latérale de cette face et la sépare de la face infra-temporale. En s'étendant sur le zygomatique, elle forme la tubérosité maxillo-faciale.

La face orbitaire

C'est une lame lisse et triangulaire qui constitue une grande partie du plancher de l'orbite. Le bord infra-orbitaire forme la base du triangle et la limite antérieure de cette face tandis qu'elle est circonscrite médialement par l'incisure lacrymale. Du bord postérieur, part vers l'avant et le plan médian le sillon puis le canal infra-orbitaire dans sa continuité. Il sert au passage du nerf sous-orbitaire, branche collatérale du nerf maxillaire qui se divise en de très nombreuses branches terminales à sa sortie.

Le nerf maxillaire est exclusivement sensitif, il reçoit et transporte entre autres, la sensibilité de la peau de la joue, de la paupière inférieure, de l'aile du nez et de la lèvre supérieure.

La face infra-temporale

Elle présente dans sa partie postérieure une région saillante et irrégulière : la tubérosité maxillaire percée de foramens alvéolaires. Ces derniers permettent le passage des rameaux dentaires postérieurs qui innervent les racines des molaires supérieures, l'os maxillaire et la muqueuse du sinus maxillaire.

Le muscle buccinateur s'insère sur la mandibule et au niveau des molaires du processus alvéolaire du maxillaire.

Elle s'articule en haut avec le processus pyramidal du palatin et délimite en bas la fissure ptérygo-maxillaire.

La partie antérieure de cette face, concave et lisse, constitue la paroi antérieure de la fosse infra-temporale où le muscle temporal a son origine. Il couvre l'étendue de la fosse, exceptée dans sa partie antérieure où il est séparé de la paroi osseuse par un amas de tissu adipeux. L'aponévrose qui le recouvre s'insère sur le bord postéro-supérieur du zygomatique, sur la ligne temporale supérieure et les deux lèvres du bord supérieur de l'arcade temporale.

La face nasale

Elle forme une partie de la paroi latérale de l'ouverture nasale. Elle est caractérisée par la présence d'un hiatus au centre, qui correspond à l'ouverture du sinus maxillaire. Au-dessus sont logées les cellules maxillaires qui répondent à celles de l'ethmoïde.

Dans la partie antéro-supérieure, se développent le sillon lacrymal et la crête conchale. Cette dernière s'articule avec le cornet nasal inférieur.

Dans la partie postérieure, le sillon grand palatin répond à celui de l'os palatin.

Les processus

Parmi les quatre processus du maxillaire (zygomatique, frontal, alvéolaire et palatin), le premier se situe à l'interface des parties orbitaire, jugale et infra-temporale de cet os. Il s'articule avec l'os zygomatique, constituant une liaison externe et osseuse importante entre le crâne cérébral et le massif facial. Le processus palatin, d'épaisseur décroissante antéro-postérieurement, forme dans sa partie supérieure, uni à son homologue, la crête nasale qui fait saillie sur le plancher des fosses nasales. Sa partie inférieure, rugueuse, creusée et percée de nombreux trous vasculaires, constitue la majeure partie du palais osseux. Il sépare donc les cavités nasale et buccale. En s'articulant avec la lame horizontale du palatin, il forme la suture palatine transverse.

On note à son extrémité antérieure un orifice ovalaire, le foramen incisif, qui donne accès dans le canal palatin antérieur. Ce dernier, court, se divise en deux canaux secondaires latéraux qui débouchent dans les fosses nasales, de chaque côté de la crête incisive et livrent passage aux nerfs et vaisseaux naso-palatins.

Le foramen grand palatin dans sa partie postérieure, est prolongé par les sillons palatins qui creusent le bord externe du processus.

L'os zygomatique

L'os zygomatique constitue la limite latérale de la face, sa partie la plus externe. Véritable arc-boutant entre le crâne cérébral et le massif facial, il s'articule avec les os frontal, sphénoïde, temporal et maxillaire

L'os zygomatique, quadrangulaire et aplati, présente trois faces :

La face antérieure ou jugale, lisse et convexe

La face supérieure ou orbitaire, lisse et concave

La face postérieure ou temporale, concave et rugueuse

Les deux premières forment la pommette et la partie inféro-latérale de l'orbite. La face postérieure et son processus temporal délimitent la gouttière rétro-malaire et la fosse temporale.

L'os zygomatique est constitué principalement de tissu compact. Le tissu spongieux se rencontre aux points les plus épais (le centre). Il est traversé par le canal zygomatique, conduit en forme de Y, qui perce la face orbitaire par le foramen zygomatiko-orbitaire. Il se divise en deux canaux à l'intérieur de l'os dont les issues sont le foramen zygomatiko-temporal sur la face temporale et le foramen zygomatiko-facial sur la face jugale.

De nombreux muscles s'attachent sur cet os, ceux de la mastication d'une part et ceux de la face d'autre part. Les faisceaux antérieurs du muscle masséter s'insèrent sur le bord inférieur du processus temporal, ceux du muscle temporal sur le tubercule marginal, protubérance postéro-latérale du processus frontal. Les muscles petit et grand zygomatiques se placent au centre de la face antérieure. Le premier attire en haut et en dehors la lèvre supérieure, le second a la même action sur la commissure des lèvres. L'élévateur de la lèvre supérieure, sur la même face, s'insère sous le bord orbitaire inférieur.

La cavité orbitaire

L'orbite est une cavité paire qui contient l'organe de la vision. Situées symétriquement de chaque côté du plan médian, au dessous de la cavité crânienne, au dessus du sinus maxillaire les orbites sont séparées des fosses nasales par les masses latérales de l'ethmoïde et l'os lacrymal. Cette structure osseuse se caractérise par le nombre élevé des os qui la constituent et la multiplicité des sollicitations auxquels ils sont soumis. L'os frontal est issu du neurocrâne membraneux, l'ethmoïde et le sphénoïde appartiennent au chondrocrâne tandis que le maxillaire, les os zygomatiques, lacrymaux et palatins prennent leur origine dans le viscérocrâne membraneux. En effet, la croissance de la voûte crânienne et des yeux suit le rythme du développement neural alors que le reste du complexe facial paraît lié aux modifications dentaires et musculaires (Scheuer et Black 2000).

La cavité orbitaire s'inscrit dans une forme pyramidale à base antérieure. Son grand axe est de direction antéro-latérale, formant avec le plan sagittal un angle moyen de 45° (Kamina et Renard 1996). Les axes des deux orbites prolongés postérieurement jusqu'à leur croisement formeraient un angle de 40° à 45° (Rouvière et Delmas 1985).

Il s'agit d'une structure charnière entre la boîte crânienne et le massif facial dont l'os frontal (desmocrâne) et la majorité des os du splanchnocrâne concourent à la constitution par :

La partie orbitaire de l'os frontal

La face orbitaire de l'os zygomatique

La face orbitaire de l'os maxillaire

La face orbitaire de l'os lacrymal

La lame orbitaire de l'os ethmoïde

Le processus orbitaire de l'os palatin

La partie pré-alaire de l'os sphénoïde, la petite aile et la face orbitaire de la grande aile du même os

Quatre parois peuvent être décrites : supérieure, inférieure, médiale et latérale. La première est constituée pour ses 8/10^{es} par la face orbitaire de l'os frontal (Paturet 1951). Nous avons déjà signalé la particularité de cette lame osseuse qui forme par sa face externe, le plafond de l'orbite et par sa face interne, le plancher des lobes frontaux du cerveau (Moss et Young 1960). Le bord antérieur de la petite aile du sphénoïde s'articule postérieurement avec la lame orbitaire de l'os frontal. Les racines de la petite aile du sphénoïde forment à leur jonction le canal optique où passent le nerf optique (II) et l'artère ophtalmique. Son ouverture orbitaire est plus haute que large tandis que c'est l'inverse pour sa partie intracrânienne. Le plafond orbitaire présente l'aspect d'un dôme dont la concavité dans le sens transversal (surtout dans sa partie latérale) est plus marquée que dans le sens antéro-postérieur.

Le plancher orbitaire ou paroi inférieure de l'orbite est formé principalement par la face orbitaire du maxillaire, celle de l'os zygomatique et par le processus orbitaire du palatin. Il est légèrement concave avec une inclinaison antéro-inféro-latérale.

La face orbitaire de la grande aile du sphénoïde ainsi que de l'os zygomatique complétée par la partie interne du processus zygomatique de l'os frontal constituent également la paroi latérale ou externe de l'orbite, qui par son épaisseur sépare nettement la cavité sensorielle de la fosse temporale.

Enfin l'os lacrymal dont le degré de développement paraît variable (Macalister 1884) et la lame orbitaire de l'ethmoïde s'insèrent dans le prolongement du maxillaire pour former la paroi orbitaire médiale ou interne.

Les cavités pneumatiques périphériques

Deux structures creuses, les sinus frontaux et maxillaires se placent respectivement au-dessus et au-dessous de la cavité orbitaire, c'est pourquoi nous les décrivons maintenant. Par contre il faut bien noter qu'une lecture fonctionnelle de ces cavités doit plutôt être envisagée en lien avec le système nasal. En effet, ce sont des diverticules annexes des fosses nasales, quelquefois appelés sinus paranasaux, siégeant dans les os maxillaires et frontal.

Ces sinus ont une origine embryonnaire ethmoïdale et sont tapissés d'une muqueuse dépendante de celle des fosses nasales parce qu'en constituant son extension.

Par rapport aux grands singes, la pneumatisation du massif crânio-facial chez l'homme se fait selon un mode différent : les cavités sinusales sont plus restreintes en volume et indépendantes entre elles.

Les sinus frontaux

Ce sont des cavités pyramidales triangulaires au nombre de deux qui se placent dans l'épaisseur du frontal, à la jonction de l'écaïlle et de la partie horizontale de ce dernier. Ils communiquent avec les fosses nasales par le canal fronto-nasal dont l'orifice est situé dans la partie postéro-médiale de la paroi inférieure du sinus. Grâce à un segment évasé, appelé *infundibulum*, ils rejoignent le méat moyen. Séparés par une mince cloison osseuse sagittale, ils sont souvent asymétriques.

Ils résultent du développement progressif d'une cellule ethmoïdale antérieure aux dépends de l'os qui subit alors une résorption entre ses deux tables compactes, dont les propriétés sont différentes. En effet, la table interne est liée au développement de l'encéphale, elle se stabilise donc avec la maturité de ce dernier tandis que la table externe dépend de la mise en place prolongée de la face.

Le sinus frontal est limité par trois parois en norma lateralis et trois autres en norma facialis. Il est innervé par les nerfs supra-orbitaires.

Sa fonction n'est pas encore déterminée. D'une manière générale, il contribue certainement au maintien de l'équilibre crânio-facial avec peut-être un rôle dans le contrôle thermique des cavités orbitaires et/ou dans la résonance de la voix. De même, cette cavité pneumatique paraît impliquée dans la résistance du système facial en cas de choc traumatique. Par contre, bien que les sinus frontaux des esquimaux apparaissent particulièrement réduits, un lien exclusif entre ce faible développement et la rigueur du climat ne peut être mis en évidence (Koertvelyessy 1972).

Les sinus apparaissent à des âges qui varient selon les auteurs de deux à quatre ans. Ils restent réduits jusqu'à sept ou neuf ans puis vont se développer sous l'impulsion de deux phénomènes (ou de manière simultanée): l'apparition des premières molaires déciduales d'une part et définitives d'autre part (Hauser et de Stephano 1989). Le sinus atteint son plein développement à la puberté, vers l'âge de 15 ans.

Les sinus maxillaires

Dans l'évolution des vertébrés, ils sont les premiers à apparaître et leur présence est systématique chez les mammifères (Tillier 1977).

Plus ancien embryologiquement, leur développement commence entre la 10^{ème} et la 12^{ème} semaine fœtale (Scheuer et Black 2000), ils constituent les cavités les plus volumineuses et les plus stables du complexe sinusien.

Ils sont fortement soumis d'une part, au système dentaire au dessus duquel ils se placent et à l'intérieur duquel ils ont souvent des prolongements et d'autre part aux cavités orbitaires qui les surmontent. Ils atteignent leur volume définitif avec la mise en place complète de la dentition permanente.

Il s'agit de cavités quadrangulaires creusées à l'intérieur du corps des maxillaires dont la minceur des parois leur confère la même forme géométrique que l'os, en *norma facialis*.

Les sinus maxillaires s'ouvrent dans le méat moyen et communiquent ainsi avec les fosses nasales, par leur paroi interne percée d'une ouverture désignée comme le hiatus maxillaire.

Ces cavités délimitées par cinq parois, peuvent-être partiellement cloisonnées par des lames osseuses falciformes. Elles sont innervées par les nerfs alvéolaires supérieurs (paroi postérieure) et infra-orbitaire (paroi supérieure).

Plusieurs types de prolongements peuvent se produire : zygomatique, orbitaire, alvéolaire ou palatin. Ils se rencontrent avec des fréquences différentes¹³.

Les mêmes suggestions que pour la pneumatisation frontale peuvent être faites concernant la fonction des sinus maxillaires.

Le globe oculaire dans l'orbite

Le globe oculaire occupe la partie antérieure de l'orbite. Il se place antérieurement par rapport à trois de ses bords : interne, externe et inférieur. Selon Rouvière et Delmas 1985, une ligne joignant les rebords orbitaires supérieur et inférieur est oblique vers le bas et l'arrière et tangente au sommet de la cornée. Tandis qu'une ligne reliant les bords interne et externe est oblique latéro-postérieurement, elle coupe le globe oculaire en arrière de la cornée et ressort sur la face externe de ce dernier au niveau de l'équateur. Cette disposition s'explique par le fait que le globe oculaire est parmi ses parois, plus proche de l'externe (6 mm en moyenne contre 10 mm pour les autres).

L'orbite accueille non seulement le globe oculaire mais également son appareil auxiliaire : le dispositif lacrymal et musculaire dont, entre autres, témoignent respectivement la fosse lacrymale dans l'angle supéro-latéral et la fossette trochléaire pour l'insertion de la poulie fibro-cartilagineuse servant au passage du muscle grand oblique dans l'angle supéro-médial, présentes sur l'os frontal. Dans 20% des cas (Paturet 1951), cette fossette est surmontée d'une petite épine osseuse, l'épine trochléaire, qui résulte de l'ossification partielle de l'appareil ligamentaire de la poulie.

L'appareil lacrymal comprend d'une part la glande lacrymale destinée à sécréter les larmes et d'autre part les voies lacrymales qui les conduisent dans les fosses nasales. La glande lacrymale est séparée en deux parties : une orbitaire dite principale et une palpébrale dite accessoire, par un plan fibro-tendineux constitué des faisceaux des muscles releveur de la paupière et droit supérieur de l'œil. C'est dans la fosse lacrymale, concavité située dans l'angle antéro-latéral de l'os frontal, que se loge la portion orbitaire de la glande lacrymale. Cette dernière, de forme ovalaire est aplatie de haut en bas tandis que son grand axe est

¹³ *Recessus zygomaticus* (40%), *frontalis* (40%), *alveolaris* (50%), *palatinus* (2%)

oblique postéro-inféro-latéralement. Sa face supérieure qui suit la paroi orbitaire est convexe, à l'inverse de sa face inférieure qui est plate. Son bord antéro-externe longe d'abord le bord supraorbitaire avant de changer de direction au niveau de la suture frontozygomatique. Sur la paroi médiale, le sillon lacrymal et la fosse du sac lacrymal sont discernables.

Les muscles oculomoteurs contraignent l'œil dans sa forme, le maintiennent dans sa cavité osseuse et lui confèrent une mobilité essentielle à la vision. Ils sont rubanés étant donné l'agencement de leurs fibres et extrinsèques car s'insérant sur la face externe du globe oculaire. Trois paires de muscles se répartissent comme suit :

2 paires de droits : supérieur et inférieur orientant l'œil vers le haut et le bas, interne et externe dirigeant l'œil latéralement. Ils s'enracinent sur le bord fibreux autour du nerf optique, au niveau de l'apex du cône orbitaire. Ils s'attachent sur quatre points disposés au même niveau sur l'équateur du globe oculaire c'est-à-dire à mi-chemin entre les pôles avant et arrière.

1 paire d'obliques : grand (position supérieure) et petit (position inférieure) permettant des mouvements de rotation. Ce sont les seuls qui s'insèrent sur la cavité orbitaire, le dernier directement sur sa paroi inférieure tandis que le premier passe au travers d'une poulie dont l'insertion se situe dans la fossette trochléaire. A partir de ce point d'appui et selon un trajet complètement parallèle à celui du muscle oblique inférieur, le muscle grand oblique entoure le globe oculaire jusqu'à la zone d'insertion musculaire du droit supérieur, sous lequel il se glisse et s'enracine.

Le globe oculaire et ses structures annexes sont fixés à la paroi orbitaire par une membrane fibreuse : la capsule de Tenon ou aponévrose orbitaire. Elle atteint chez les primates un développement exceptionnel recouvrant toute la région sclérale du globe oculaire. Cette capsule blanche, souple et résistante apparaît comme une extension des gaines enveloppant les muscles extrinsèques de l'œil. Son épaisseur, minimum au niveau de la cornée, est plus importante sur la moitié postérieure du globe oculaire jusqu'au point d'émergence du nerf optique. Une proéminence osseuse, l'épine droite latérale, plus ou moins développée sur la partie postérieure de la surface orbitaire de la grande aile du sphénoïde (au niveau du rétrécissement médial de la fissure orbitaire supérieure) est le point d'insertion de cet anneau tendineux et probablement des fibres du muscle orbitaire droit latéral (Scheuer et Black 2000). Bisaria *et al.* 1996 ont observé sur 424 orbites la fréquente absence de cette épine osseuse (dans 37.3% des cas). Lorsqu'elle est présente, c'est sous

la forme d'une épine (sur 60% des individus) ou d'un tubercule (20%) qu'elle se manifeste alors.

Tous les muscles de l'œil sont innervés par la troisième paire de nerfs crâniens, sauf le muscle grand oblique et le droit latéral qui respectivement sont soumis au nerf trochléaire (IV) et abducens (VI).

Le passage de cette innervation, la branche ophtalmique (V) comprise, de la cavité crânienne dans l'orbite se fait par l'intermédiaire de la fissure orbitaire supérieure. Les veines ophtalmiques suivant un trajet inverse, gagnent le sinus caverneux. Le sphénoïde par sa partie pré-alaire, ses petite et grande ailes, délimite intégralement la fissure orbitaire supérieure, le bord supérieur de la fissure orbitaire inférieure et le canal optique. La partie interne de la fissure orbitaire supérieure est plus large que la partie externe qui, plus allongée, suit le bord postérieur de la surface orbitaire de la grande aile du sphénoïde. Un sillon, rarement décrit dans la littérature anatomique, est développé dans presque 50% des cas sur cette dernière surface osseuse, logeant probablement une anastomose des vaisseaux sanguins infraorbitaires et méningés moyens (Santo Neto *et al.* 1984) . Souvent présent sur les parois latérales des deux orbites (30% des cas), il peut aussi prendre la forme d'un foramen.

Le bord inférieur de la face orbitaire de l'os sphénoïde ainsi que celui de l'os zygomatique constituent le bord latéral de la fissure orbitaire inférieure, orifice dont le grand axe est de direction postéro-médiale qui permet la circulation des vaisseaux et nerfs infra-orbitaires et zygomatiques. C'est le bord postérieur de la face orbitaire du maxillaire qui délimite son extension médiale. De ce bord, part en avant et médialement le sillon infra-orbitaire qui se continue par le canal infra-orbitaire dont le foramen infra-orbitaire ouvert sur le corps de l'os maxillaire, au dessous du bord orbitaire inférieur, constitue l'extrémité la plus antérieure. Ils servent au passage des vaisseaux et nerfs infra-orbitaires. Le pendant de cette innervation et vascularisation au niveau du bord supra-orbitaire circule au travers des incisures supra-trochléaire et supra-orbitaires dont le degré de développement et la morphologie sont variables (Hauser et de Stefano 1989).

Annexe 2 : Anatomie de l'œil

Les informations synthétisées dans cette partie sont issues des ouvrages suivants : Grassé (1975), Rouvière et Delmas (1985), Chairopoulos (2000) et Imbert (2000).

L'œil, un des organes de la vision

L'œil est irrégulièrement sphérique car sa partie antérieure, la cornée forme un segment de sphère proéminent de plus petit rayon que le reste du globe oculaire. Ainsi le diamètre antéro-postérieur est de 2,5 cm et le diamètre vertical de 2,3 cm. Son volume est de 6,5 cm³ et son poids de 7 g en moyenne. Deux pôles, aux extrémités de son axe antéro-postérieur peuvent être distingués : un antérieur et un postérieur séparés par l'équateur, cercle perpendiculaire à l'axe de l'œil situé à égale distance des deux pôles.

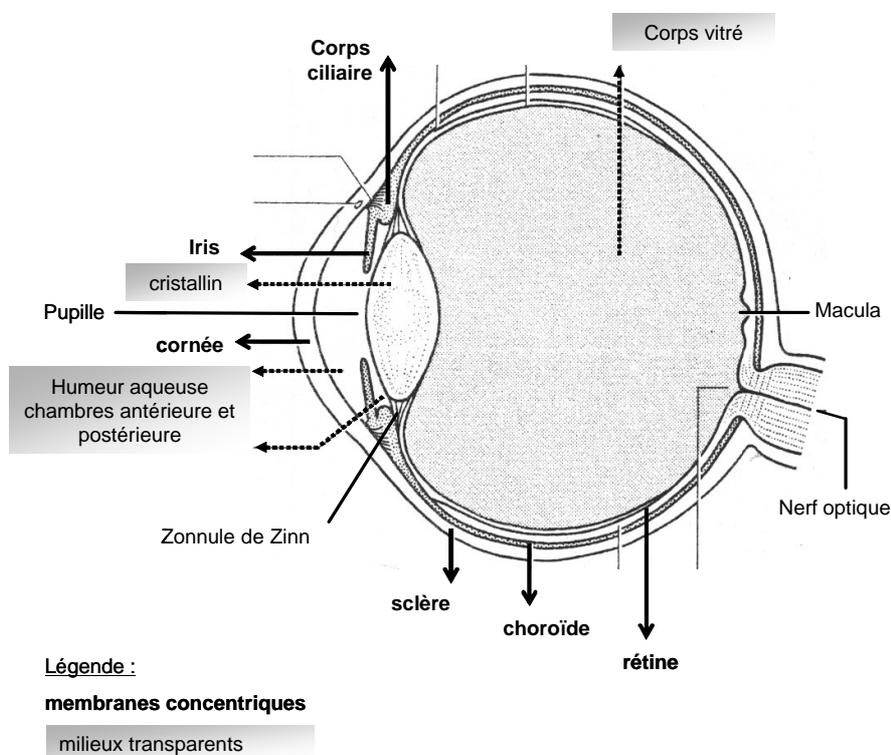


FIG. A 1— Schéma de l'anatomie de l'œil (coupe transversale)

L'œil est une sphère remplie de liquides de nature différente contenus par trois membranes superposées (fibreuse, musculo-vasculaire et nerveuse) dont la résistance en contrôlant l'accroissement du corps vitré, contraint le développement et la forme de cet organe creux (FIG. A 1). Le corps vitré avec l'humeur aqueuse et le cristallin forment les trois milieux transparents de l'œil.

Les membranes :

La sclère et la cornée : enveloppe fibreuse la plus externe, de couleur blanche, la sclérotique joue un rôle de protection et de maintien du globe oculaire. Elle présente d'une part les insertions tendineuses des muscles moteurs du globe oculaire et d'autre part les orifices livrant le passage aux vaisseaux et nerfs. Véritable squelette de l'œil, la sclérotique est inextensible. De plus, étant donné l'intrication de ses fibres collagènes et élastiques, la sclérotique est une membrane indéchirable dont la résistance est d'ailleurs bien supérieure aux nécessités physiologiques de l'organisme. Son épaisseur proportionnelle au volume de l'œil et à la taille de l'individu, est plus mince à l'équateur et plus importante autour du nerf optique et de la cornée. En effet, dans sa partie antérieure, elle constitue la cornée, première lentille convergente qui dirige les rayons lumineux vers la rétine au travers de la pupille, orifice central de l'iris. La cornée est très adaptée aux conditions écologiques de l'individu, la régularité de sa structure ainsi que les propriétés physiques de ses composants lui confèrent sa transparence.

L'uvée comprend la choroïde, l'iris et le corps ciliaire. La choroïde absorbe la lumière grâce à un pigment noir, la mélanine, elle fournit les nutriments nécessaires aux neurorécepteurs de la rétine et maintient constante la température de l'œil. Elle garantit la régularité de la voûte, nécessaire à l'alignement géométrique des cônes et bâtonnets. L'iris, placé derrière la cornée est percé d'un trou circulaire, la pupille dont il contrôle le diamètre grâce à deux types de muscles (sphincter et dilatateur). Cette dernière reste ronde dans la contraction chez l'homme, ce qui diminue la quantité de lumière pénétrant dans l'œil sans rétrécir son champ visuel. Prolongeant l'iris vers l'arrière, le corps ciliaire régule la forme du cristallin, permettant son changement de courbure et donc la faculté de mise au point ou accommodation.

Tunique nerveuse, embryologiquement liée au cerveau (origine neurale) la rétine tapisse le fond de l'œil. C'est là que se forme, inversée, l'image du monde extérieur. Cette membrane neurosensorielle transparente et fragile, irriguée sur sa face externe par la choroïde, l'artère et la veine centrale, est formée d'une part, d'un épithélium pigmenté qui constitue la chambre

noire, d'autre part d'une structure stratifiée en trois couches cellulaires. Dans le sens postéro-antérieur nous pouvons décrire : les cônes et bâtonnets qui sont deux types de photorécepteurs, dont le nombre est exceptionnel chez l'homme (150 millions) ; les cellules bipolaires et les cellules ganglionnaires sont les premiers maillons de la chaîne de neurones conduisant le message sensoriel vers le cerveau ; enfin les fibres du nerf optique qui se rassemblent dans la papille optique (tâche aveugle de Mariotte) pour former le nerf optique par lequel le signal quitte l'œil. C'est donc bien la rétine qui transforme en énergie électrique assimilable par le cerveau, l'énergie lumineuse reçue. Les cônes, actifs en pleine lumière, permettent la vision des couleurs tandis que les bâtonnets assurent le captage optimal des photons, garantissant la vision périphérique et crépusculaire. Au centre de la rétine, se trouve une petite dépression située dans l'axe du regard ou *macula*. La *fovea* constituant le fond de cette structure est occupé uniquement par des cônes qui ont la particularité à cet endroit d'être directement reliés au cerveau par un neurone bipolaire et un neurone ganglionnaire propre. C'est la zone de plus forte acuité visuelle, 150 fois plus élevée qu'à la périphérie de la rétine. Il y a trois types de cônes caractérisés par leur sensibilité aux radiations lumineuses de longueur d'ondes distinctes (« cônes bleus, verts, rouges »).

Les milieux transparents :

La lumière traverse une succession de corps transparents (aucune vascularisation) qui jouent le rôle de lentille convergente pour l'amener jusqu'à la *macula*. Leur transparence est due à l'agencement des tissus les constituant. Tous ont des coefficients de transmission supérieurs à ceux de la réflexion mais s'individualisent par leurs structures et leurs rôles.

L'humeur aqueuse, liquide incolore qui remplit l'espace entre la cornée et le cristallin est sécrétée par le système capillaire du corps ciliaire. Son renouvellement est permanent et concourt à la régularisation de la pression interne du globe oculaire.

Le cristallin est une lentille biconvexe maintenue à la verticale derrière l'iris par un ligament suspenseur ou zonule de zinn dont le point d'ancrage se situe sur le corps ciliaire. Ce dernier lui permet également de changer de forme afin de toujours focaliser la lumière sur la rétine¹⁴. La trame de ses fibres ainsi que les protéines dites cristallines qu'il contient lui confèrent sa transparence. Il ne comporte aucune vascularisation mais est nourri par les liquides qui le

¹⁴ Phénomène de l'accommodation qui permet de voir nettement des objets entre le *punctum remotum* (distance maximale de vision distincte = 60m) et le *punctum proximum* (situé à la distance minimale de vision distincte = 12cm)

baignent : humeur aqueuse et corps vitré. La masse profonde du cristallin, semi-solide constitue le nucléus tandis que ses lamelles périphériques, plus souples forment le cortex. C'est par apposition renouvelée de ces dernières qu'il s'accroît au cours de deux périodes principales : les dernières semaines de la vie fœtale et la puberté.

Le corps vitré est un tissu collagène transparent situé en arrière du cristallin qui représente les $4/5^{\text{ème}}$ du volume du globe oculaire. Il permet le contact entre la rétine et les autres membranes de l'œil.

Annexe 3 : Les données tomographiques

Comme nous l'avons évoqué, nous avons eu recours aux données scanographiques des fossiles de Yunxian pour préciser leur état de conservation et, dans le cas de Yunxian II, produire une reconstitution. Les données tomographiques des spécimens sont synthétisées dans le tableau suivant (TAB. A 1).

TAB. A 1 — Caractéristiques de l'acquisition tomographique des fossiles de Yunxian

Paramètres	Yunxian I	Yunxian II
Puissance	130 kV–30 mA	130 kV–30 mA
Taille de la matrice	512*512 pixels	512*512 pixels
Taille des pixels	0,59 mm ²	0,47 mm ²
Epaisseur des coupes	2,5 mm	1 mm
Nombre des coupes	76	254
Position du crâne	Acquisition parasagittale	Acquisition transversale
Date	21/05/2002	21/05/2002
Lieu	Institut hospitalier universitaire, Wuhan (Chine)	Institut hospitalier universitaire, Wuhan (Chine)

Annexe 4 : Reconstitution de Yunxian II

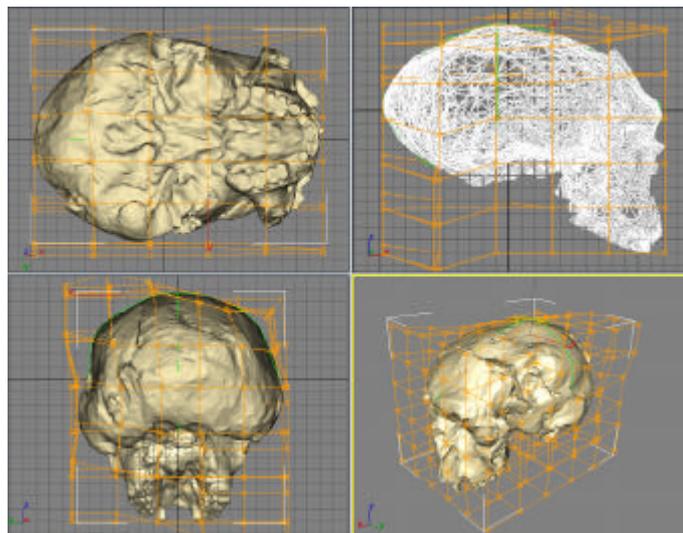


FIG. A 2 — Compensation virtuelle des alterations crâniennes de Yunxian II : déformation globale interactive

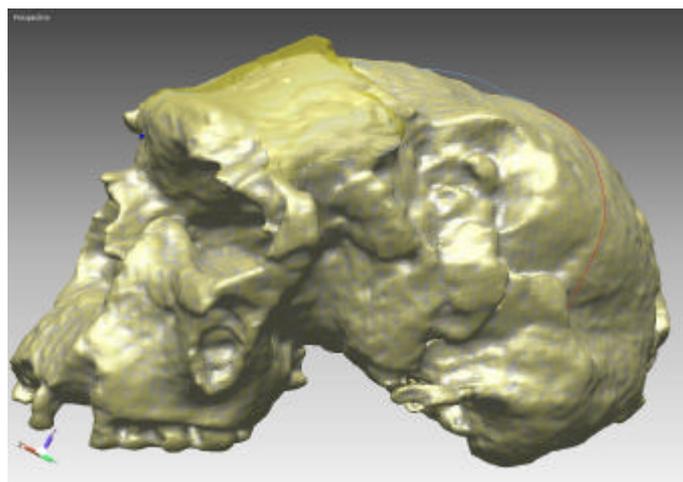


FIG. A 3 — Compensation du décrochement de l'os frontal de Yunxian II (vue latérale), en grisé : position de l'os frontal lors de la découverte du fossile, avant compensation virtuelle

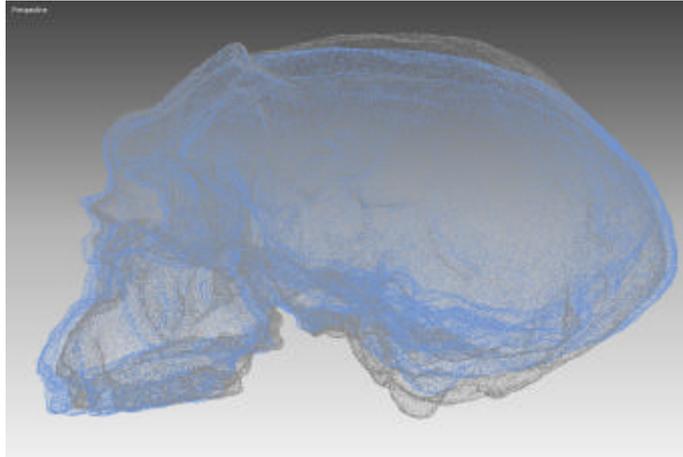


FIG. A 4 — Suite des modifications apportées au crâne de Yunxian II (vue latérale) : spécimen tel qu'il est conservé et tel qu'il a été reconstitué superposés



FIG. A 5 — Photographies de $\frac{3}{4}$ de Yunxian I (à gauche), de Yunxian II (à droite) tel qu'ils sont conservés et du prototype de Yunxian II reconstitué (au centre)



FIG. A 6 — Photographies de face de Yunxian I (à gauche), de Yunxian II (à droite) tel qu'ils sont conservés et du prototype de Yunxian II reconstitué (au centre)

Annexe 5 : Inventaire des Grands Singes

TAB. A 2 — Collection du Musée royal d'Afrique Centrale, Tervuren, Belgique :

genre	espèce	sous espèce	sexe	provenance	collection	éruption dentaire
<i>Pan</i>	<i>paniscus</i>		F	Lingomo	Hendrick	M3
<i>Pan</i>	<i>paniscus</i>		I	Coquilhatville	SCP Léo	M2
<i>Pan</i>	<i>paniscus</i>		F	Zaire	Vandebroek	M2
<i>Pan</i>	<i>paniscus</i>		F	Zaire	Vandebroek	M3
<i>Pan</i>	<i>paniscus</i>		M	Zaire	Vandebroek	M3
<i>Pan</i>	<i>paniscus</i>		F	Bokungu	Vandebroek	M2
<i>Pan</i>	<i>paniscus</i>		M	Dongo	Vandebroek	M3
<i>Pan</i>	<i>paniscus</i>		M	Batiamoyowa	Vandebroek	M2
<i>Pan</i>	<i>paniscus</i>		F	Dongo	Vandebroek	M3
<i>Pan</i>	<i>paniscus</i>		M	Bolobo	Vandebroek	M2
<i>Pan</i>	<i>paniscus</i>		F	Djeka	Vandebroek	M3
<i>Pan</i>	<i>paniscus</i>		I	Lubutu	Vandebroek	M3
<i>Pan</i>	<i>paniscus</i>		M	Biondo	Vandebroek	M2
<i>Pan</i>	<i>paniscus</i>		F	Yahuma	Vandebroek	M3
<i>Pan</i>	<i>paniscus</i>		I	Babusoko	Colyn	M3
<i>Pan</i>	<i>paniscus</i>		I	Babusoko	Colyn	M3
<i>Pan</i>	<i>paniscus</i>		I	Babusoko	Colyn	M3
<i>Pan</i>	<i>paniscus</i>		I	Babusoko	Colyn	M2
<i>Pan</i>	<i>paniscus</i>		I	Babusoko	Colyn	M2
<i>Pan</i>	<i>paniscus</i>		I	Babusoko	Colyn	M2
<i>Pan</i>	<i>troglodytes</i>	<i>schweinfurthi</i>	F	Stanley falls	Weyns	M3
<i>Pan</i>	<i>troglodytes</i>	<i>schweinfurthi</i>	F	Banalia	Nahan	M2
<i>Pan</i>	<i>troglodytes</i>	<i>schweinfurthi</i>	I	Uelé	Hutereau	M3
<i>Pan</i>	<i>troglodytes</i>	<i>schweinfurthi</i>	M	Mawambi	Christy	M3
<i>Pan</i>	<i>troglodytes</i>	<i>schweinfurthi</i>	M	Mawambi	Christy	M3
<i>Pan</i>	<i>troglodytes</i>	<i>schweinfurthi</i>	F	Mawambi	Christy	M2
<i>Pan</i>	<i>troglodytes</i>	<i>schweinfurthi</i>	I	Poko	Floridon	M3
<i>Pan</i>	<i>troglodytes</i>	<i>schweinfurthi</i>	M		Pilette	M2
<i>Pan</i>	<i>troglodytes</i>	<i>schweinfurthi</i>	M	Koteli	Schouteden	M3
<i>Pan</i>	<i>troglodytes</i>	<i>schweinfurthi</i>	I	Bafwaboli	Flamand	M2
<i>Pan</i>	<i>troglodytes</i>	<i>schweinfurthi</i>	M	Bafwaboli	Flamand	M3
<i>Pan</i>	<i>troglodytes</i>	<i>schweinfurthi</i>	F	Ubangi	Vitta	M3
<i>Pan</i>	<i>troglodytes</i>	<i>schweinfurthi</i>	I	Lisala	Babilon	M2
<i>Pan</i>	<i>troglodytes</i>	<i>schweinfurthi</i>	M	Buta	Hutsebaut	M3
<i>Pan</i>	<i>troglodytes</i>	<i>schweinfurthi</i>	M	Moba	de Witte	M3

F : femelle, M : mâle, I : sexe indéterminé

TAB. A 3 — Collection du Musée royal d'Afrique Centrale, Tervuren, Belgique (suite)

genre	espèce	sous espèce	sexe	provenance	collection	éruption dentaire
<i>Gorilla</i>	<i>beringei</i>	<i>graueri</i>	F	W. Baraka	Pauwels	M3
<i>Gorilla</i>	<i>beringei</i>	<i>graueri</i>	F	W. Baraka	Pauwels	M2
<i>Gorilla</i>	<i>beringei</i>	<i>graueri</i>	F	W. Baraka	Pauwels	M2
<i>Gorilla</i>	<i>beringei</i>	<i>graueri</i>	M	W. Baraka	De l'Epine	M3
<i>Gorilla</i>	<i>beringei</i>	<i>graueri</i>	M	W. Baraka	De l'Epine	M4
<i>Gorilla</i>	<i>beringei</i>	<i>graueri</i>	M	W. Baraka	De l'Epine	M2
<i>Gorilla</i>	<i>beringei</i>	<i>graueri</i>	I	Shabunda	Schoumaker	M3
<i>Gorilla</i>	<i>beringei</i>	<i>graueri</i>	M ?	Shabunda	Braun	M3
<i>Gorilla</i>	<i>beringei</i>	<i>graueri</i>	I	Lubongola	Hautmann	M3
<i>Gorilla</i>	<i>beringei</i>	<i>graueri</i>	I	Shabunda	Hautmann	M3
<i>Gorilla</i>	<i>beringei</i>	<i>graueri</i>	M	Lubutu	Marquet	M3
<i>Gorilla</i>	<i>beringei</i>	<i>graueri</i>	M	Chibimbi	SAC Bukavu	M3
<i>Gorilla</i>	<i>beringei</i>	<i>graueri</i>	M	Kima	Mauchant	M3
<i>Gorilla</i>	<i>beringei</i>	<i>graueri</i>	M ?	Bukavu	SAC Bukavu	M3
<i>Gorilla</i>	<i>beringei</i>	<i>graueri</i>	M	Kamituga	Feltes	M3
<i>Gorilla</i>	<i>beringei</i>	<i>graueri</i>	M	Utu	Vandebroek	M3
<i>Gorilla</i>	<i>beringei</i>	<i>graueri</i>	M	Utu	Vandebroek	M3
<i>Gorilla</i>	<i>beringei</i>	<i>graueri</i>	M ?	Lulingu	De Maere	M3
<i>Gorilla</i>	<i>beringei</i>	<i>graueri</i>	F	Lulingu	De Maere	M2
<i>Gorilla</i>	<i>beringei</i>	<i>graueri</i>	F	Kabare	Van Vijve	M3

F : femelle, M : mâle, I : sexe indéterminé

TAB. A 4 — Collection du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris - Département Systématique et Evolution

genre	espèce	sexe	provenance	collection	éruption dentaire
<i>Pan</i>	<i>trogodytes</i>	M	Congo f		M3
<i>Pan</i>	<i>trogodytes</i>		Congo f		M2
<i>Pan</i>	<i>trogodytes</i>	M			M3 percent
<i>Pan</i>	<i>trogodytes</i>	M			M3
<i>Pan</i>	<i>trogodytes</i>				M2
<i>Pan</i>			Boukoko ?		M3 percent
<i>Pan</i>	<i>trogodytes</i>		Cameroun	Molez	M3
<i>Pan</i>	<i>trogodytes</i>		Cameroun	Molez	M3
<i>Pan</i>			Cameroun		M3
<i>Pan</i>		F	Gabon		M2
<i>Pan</i>	<i>trogodytes</i>	M	Congo f	Fernand Lopez	Vaz, Cap M3

F : femelle, M : mâle, I : sexe indéterminé

TAB. A 5— Collection du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris - Département Systématique et Evolution (suite)

genre	espèce	sexe	provenance	collection	éruption dentaire
<i>Gorilla</i>	<i>gorilla</i>	F	Cameroun	Kieffer	M3 percent
<i>Gorilla</i>	<i>gorilla</i>	F	Cameroun	Kieffer	M3 percent
<i>Gorilla</i>	<i>gorilla</i>	M			M3
<i>Gorilla</i>	<i>gorilla</i>	M	Congo f	Modeste	M3
<i>Gorilla</i>	<i>gorilla</i>	M		Terry ou Ferry	M3
<i>Gorilla</i>	<i>gorilla</i>	M			M3
<i>Gorilla</i>	<i>gorilla</i>	M	Gabon	Fiorinos	M3
<i>Gorilla</i>	<i>gorilla</i>	M	Gabon	Hérard	M3
<i>Gorilla</i>	<i>gorilla</i>	M	Gabon	Hérard	M3
<i>Gorilla</i>	<i>gorilla</i>	I	Gabon		M3-M4 (d)
<i>Gorilla</i>	<i>gorilla</i>	F	Gabon		M3
<i>Gorilla</i>	<i>gorilla</i>	M	Cameroun		M2
<i>Gorilla</i>	<i>gorilla</i>	F	Gabon		M3
<i>Gorilla</i>	<i>gorilla</i>	F	Gabon-Congo	école d'anthropologie	M3
<i>Gorilla</i>	<i>gorilla</i>	M	Gabon	école d'anthropologie	M3
			Rwanda, volcan		
<i>Gorilla</i>		M	Visoke		M3
<i>Gorilla</i>	<i>gorilla</i>	M	Congo f, Shanga		M3
<i>Gorilla</i>	<i>gorilla</i>	F	Shanga		M3
<i>Gorilla</i>	<i>gorilla</i>	I		don Waldmann	M3
				collection prince	
<i>Gorilla</i>	<i>gorilla</i>	I		d'Orléans	M3
<i>Gorilla</i>	<i>gorilla</i>	M		école d'anthropologie	M3

F : femelle, M : mâle, I : sexe indéterminé

TAB. A 6 — Collection de l'Institut de Paléontologie Humaine, Paris

genre	espèce	sexe	provenance	collection	éruption dentaire
			Côte		
<i>Pan</i>		F	d'Ivoire		M3
<i>Pan</i>		M			M2
<i>Pan</i>		F			M2
<i>Pan</i>		I			M2
			Haut-		
<i>Gorilla</i>			Ogoué	Dr Castex	M3
<i>Gorilla</i>	<i>gorilla</i>	M	Semami		M3
<i>Gorilla</i>	<i>gorilla</i>	M	Gabon	Dr Castex	M3
<i>Gorilla</i>	<i>gorilla</i>	F	Gabon		M2
<i>Gorilla</i>	<i>gorilla</i>	F	Gabon		M3
<i>Gorilla</i>	<i>gorilla</i>	M	Cameroun		M3
				Dr	
<i>Gorilla</i>	<i>gorilla</i>	M	Gabon	Florence	M3
<i>Gorilla</i>	<i>gorilla</i>	M			M3
<i>Gorilla</i>		M			M3

Annexe 6 : Inventaire des Hommes actuels adultes

TAB. A 7 — Collection de l'Institut de Paléontologie Humaine, Paris

N°	groupe	provenance géographique	éruption dentaire
1969-9-27	EU	Espagne	M3
1969-8-24	EU	Sardaigne	M3
1969-6-26	EU	Espagne	M3
1969-6-14	EU	Espagne	M3
1969-4-2	EU	Finlande	M2
1969-3-3	EU	Esthonien	M3
1969-11-4	EU	Espagne	M2
1969-11-3	EU	Espagne	M2
1969-11-1	EU	Espagne	M3
1955-123	EU	Inconnue	M3
1955-122-1	EU	Inconnue	M3
1955-120-1	EU	Inconnue	M3
1955-117	EU	Inconnue	M3
1955-115-1	EU	Inconnue	M2
1955-114-1	EU	Inconnue	M2
1955-112-3	EU	Pologne	M3
1969-13-8	EU	Açores	
1969-91-5	AS	Mois de Crang	M3
1969-90-3	AS	Tadjicks	M3
1969-89-1	AS	Sibérie	?
1969-86-7	AS	Kirghizistan	M2
1969-86-5	AS	Kirghizistan	M3
1969-86-3	AS	Kirghizistan	M2
1969-86-1	AS	Kirghizistan	M2
1969-85	AS	Chine (Mandjoux) ?	M2
1969-81-11	AS	Syrie	M2
1969-80-9	AS	Turkestan	M3
1969-76-4	AS	Ile de Pâques	M3
1969-76-3	AS	Nouvelle – Calédonie	M2
1969-71-1	AS	Nouvelle – Calédonie	M3
1955-86-1	AS	Nouvelle – Calédonie	M3
1955-49-1	AS	Inconnue	M3
1965-65-1	AS	Java	

TAB. A 8 — Suite : Collection de l'Institut de Paléontologie Humaine, Paris

N°	groupe	provenance géographique	éruption dentaire
1972-22-2	AF	Afrique occidentale	M2
1969-41-1	AF	Mozambique	M3
1969-36-1	AF	Gabon	M3
1969-31	AF	Fan	M3
1969-30-3	AF	Pahouin (Guinée, Gabon)	M3
1969-27-3	AF	Mandingue du Bélédougou	M3
1969-22-3	AF	Bénin	M3
1969-20	AF	Bambara	M3
1969-18-1	AF	Sénégal	M3
1969-112-1	AF	Madagascar	M3
1955-95-1	AF	Tondraha	M3
1955-94-1	AF	Congo	M3
1955-91-1	AF	Congo	M3
1919-11-1	AF	Congo	M2
1969-26-1	AF	Inconnue	M3
1969 48 1	AM	Mexique	M3
1969 50 1	AM	Mexique	M3

EU : Europe, AS : Asie, AF : Afrique, AM : Amérique

Annexe 7: Inventaire des Hommes actuels adultes (collection Cantacuzène)

TAB. A 9 — Inventaire des hommes actuels utilisés dans l'étude (collection Cantacuzène, MNHN) :

N°	Sexe	âge	Pays
17444	M	45	Roumanie
17445	M	38	Roumanie
17 456	F	28	Roumanie
17457	F	40	Roumanie
17460	F	20	Roumanie
17463	F	63	Roumanie
17464	F	40	Roumanie
17465	F		Roumanie
17466	F	34	Roumanie
17467	F	25	Roumanie
17494	M	17	Roumanie
17495	M	19	Roumanie
17499	M	22	Roumanie
17505	M	54	Roumanie
17691			
17462	F	28	
17472	M	47	Roumanie
17482	M	65	Roumanie
17486	M	50	Roumanie
17498	M	35	Roumanie

F : femelle, M : mâle

Annexe 8: Inventaire des sujets immatures actuels

TAB. A 10 — Collection de Spitalfields (NHM, Londres) et collection Augier (Institut d'Anatomie, Paris)

N°	classe d'âges	âge	sexe	collection
2836	0	1 jour	M	Spitalfields
410	0	2 jours	indét	Augier
325	0	7 jours	indét	Augier
2065	0	2 semaines	F	Spitalfields
2478	0	15 jours	F	Spitalfields
2250	0	16 jours	F	Spitalfields
311	0	20 jours	indét	Augier
2242	0	3 semaines 1 jour	M	Spitalfields
221	0	24 jours	indét	Augier
219	0	26 jours	indét	Augier
277	0	27 jours	indét	Augier
222	0	30 jours	indét	Augier
157	0	41 jours	indét	Augier
2648	0	6 semaines 4j	F	Spitalfields
2834	0	6 semaines 3j	M	Spitalfields
210	0	2 mois	indét	Augier
2503	0	2 mois 3 sem 6 j	F	Spitalfields
177	0	2-3 mois	indét	Augier
232	0	3-4 mois	indét	Augier
192	0	4-5 mois	indét	Augier
2364	0	5 mois	F	Spitalfields
2277	0	5 mois	M	Spitalfields
2278	0	5 mois	M	Spitalfields
178	0	5-6 mois	indét	Augier
202	0	6-7 mois	indét	Augier
268	0	7-8 mois	indét	Augier
2531	0	8 mois	F	Spitalfields
2529	0	8 mois 2 sem 4 j	F	Spitalfields
2147	0	9 mois	M	Spitalfields
2452	0	9 mois 1 sem 1 j	M	Spitalfields
200	1	11-12 mois	indét	Augier
186	1	12-13 mois	indét	Augier
2724	1	1 an 5 sem	F	Spitalfields
2737	1	1 an 1 mois 3 sem	F	Spitalfields
2282	1	1 an 3 mois	F	Spitalfields
180	1	15-16 mois	indét	Augier
2792	1	1 an 5 mois	M	Spitalfields
185	1	17 mois et 20 jours	indét	Augier

109	1	17-18 mois	indét	Augier
204	1	19-20 mois	indét	Augier
179	1	20-21 mois	indét	Augier

TAB. A 11 — Collection de Spitalfields (NHM, Londres) et collection Augier (Institut d'Anatomie, Paris) suite (M : mâle, F : femelle, indét : indéterminé)

N°	classe d'âges	âge	sexe	collection
207	2	27 mois et 16 jours	indét	Augier
		2 ans 3 mois 1 sem 4		
2429	2	j	M	Spitalfields
216	2	29 mois	indét	Augier
2441	2	2 ans 5 mois	M	Spitalfields
2206	2	2 ans 6 mois	M	Spitalfields
215	2	30 mois	indét	Augier
2520	2	2 ans 9 mois 3 sem 2j	F	Spitalfields
2431	2	2 ans 6 mois 3 sem	M	Spitalfields
2735	2	2 ans 6 mois	M	Spitalfields
2420	2	2 ans 7 mois	M	Spitalfields
225	2	34 mois et 6 jours	indét	Augier
2815	3	3 ans 2 mois	F	Spitalfields
2456	3		F	Spitalfields
2365	3	3 ans 4 mois	M	Spitalfields
2514	3	3 ans 7 mois	M	Spitalfields
2625	4		M	Spitalfields
2845	4	4 ans 6 mois	M	Spitalfields

TAB. A 12 — Collections du Muséum national d'Histoire naturelle (MNHN) et de l'Institut de Paléontologie Humaine (IPH)

N°	Âge estimé (Ubelaker 1989)	Âge connu (source historique)	Collections
28246	9 ans ± 24 mois	7 ans	MNHN
28247	9 ans ± 24 mois	10 ans	MNHN
28251	9 ans ± 24 mois	9 ans	MNHN
28226	9 ans ± 24 mois	8 ans	MNHN
Broca E8	9 ans ± 24 mois	10 ans	MNHN
Broca 108 27	9 ans ± 24 mois	10 ans	MNHN
25359	9 ans ± 24 mois	10 ans	MNHN
Broca E6	9 ans ± 24 mois	10 ans	MNHN
28231	10 ans ± 30 mois	8 ans	MNHN
1969 79 3	10 ans ± 30 mois	-	IPH
28 241	11 ans ± 30 mois	-	MNHN
1955 92 1	11 ans ± 30 mois	-	IPH
28244	15 ans ± 36 mois	14 ans	MNHN
28250	15 ans ± 36 mois	14 ans	MNHN
28240	15 ans ± 36 mois	14 ans	MNHN
6818	15 ans ± 36 mois	12 ans	MNHN
18511	15 ans ± 36 mois	12 ans	MNHN
Broca F8	15 ans ± 36 mois	12 ans	MNHN
1770	15 ans ± 36 mois	14 ans	MNHN

Annexe 9 : Test statistique de la méthode

Comparaison des distributions des valeurs de la longueur de l'os zygomatique calculées à partir des données 3D du *MicroScribe* 3dx et des mesures prises directement au pied à coulisse. Le test de Student effectué sur les deux distributions ne montre pas de différence statistiquement significative (TAB. A 13) à un niveau de confiance de 95%.

TAB. A 13 — Résultats du Test de Student

Moyenne calculé	Moyenne mesuré	Valeur t	dl	p	N Actifs calculé	N Actifs mesuré	Ec-Type calculé	Ec-Type mesuré	Ratio-F variance	p variance
49,91	47,63	0,70	78	0,4860	40	40	14,45	14,75	1,04	0,90

Annexe 10 : Les formules mathématiques

Formules de calcul de variables bidimensionnelles à partir de données 3D

A partir des coordonnées tridimensionnelles de chaque point repère défini sur l'os, enregistrées à l'aide du MicroScribe 3dx, nous avons calculé, pour chaque individu, une série de variables linéaires (corde, angle, flèche). Les formules suivantes ont été utilisées :

1. Distance dans l'espace entre deux points A(xa,ya,za) et B(xb,yb,zb) :

$$D = \sqrt{(xa - xb)^2 + (ya - yb)^2 + (za - zb)^2}$$

2. coordonnées du point M(xm,ym,zm) milieu du segment [AB] défini par les points A(xa,ya,za) et B(xb,yb,zb) :

$$xm = \frac{xa + xb}{2} \quad ym = \frac{ya + yb}{2} \quad zm = \frac{za + zb}{2}$$

3. angle $A\hat{O}B$ des points A(xa,ya,za) et B(xb,yb,zb) et O(xo,yo,zo), en radiants :

$$\cos(A\hat{O}B) = \frac{(xa - xo)(xb - xo) + (ya - yo)(yb - yo) + (za - zo)(zb - zo)}{\sqrt{((xa - xo)^2 + (ya - yo)^2 + (za - zo)^2)((xb - xo)^2 + (yb - yo)^2 + (zb - zo)^2)}}$$

4. hauteur de la flèche au point M(xm, ym) par rapport à la droite [AB] définie par les points A(xa,ya) et B(xb,yb) :

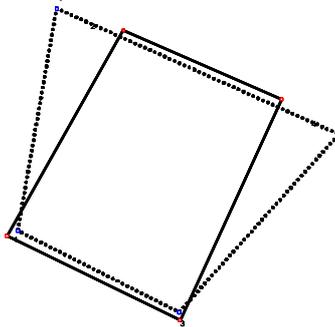
$$D = ((ya - Yb)xm) + ((xa - xb)ym) + (yb * xa - ya * xb) / \sqrt{(ya - yb)^2 + (xb - xa)^2}$$

Annexe 11: Variation de la forme des os de l'orbite

Nous avons étudié la variation de la conformation des parties orbitaires des os maxillaire, sphénoïde, zygomatique, ethmoïde et lacrymal parmi les hominoïdes. Les trois premiers ne permettent pas de dissocier nettement les hommes (H) des grands singes (GS).

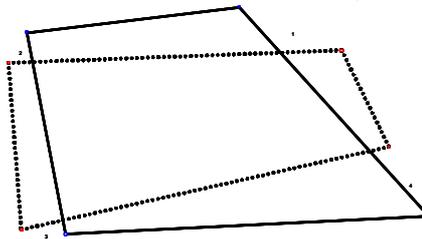
Conformations de l'os maxillaire (hommes actuels : en trait plein, grands singes : en tirets)

Axe 1
(40%)
N=145



Conformations de l'os sphénoïde (Gorilles : en tirets, chimpanzés : en trait plein, hommes actuels : conformation intermédiaire)

Axe 1
(55%)
N=145



Conformations de l'os zygomatique (hommes actuels : en trait plein, grands singes : en tirets)

Axe 1
(50%)
N=147

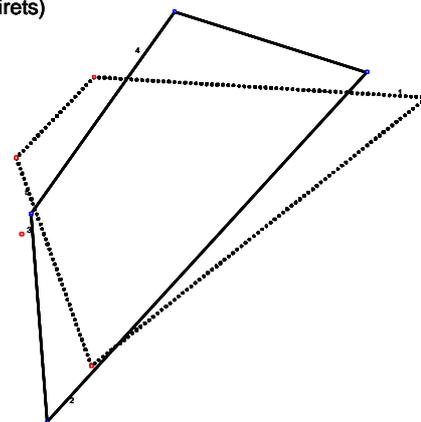


FIG. A 7 — Analyse de la variation morphométrique des parties orbitaires des os maxillaire, sphénoïde et zygomatique parmi les hominoïdes (superpositions des conformations extrêmes de l'axe 1)

Autrement dit, il y a, parmi les hominoïdes, une forte variabilité de la conformation des parties orbitaires des os maxillaire, sphénoïde, zygomatique. Ces éléments anatomiques peuvent être synthétisés sous la forme d'un trapèze (FIG. A 7) pour les deux groupes.

A l'inverse, les hommes ont une conformation des parties orbitaires de l'os lacrymal et ethmoïde qui les distingue des grands singes (FIG. A 8 et FIG. A 9). Deux types de calcul différents doivent être envisagés, le lacrymal étant schématiquement un triangle rectangle (pour H) et un triangle quelconque (pour GS) et l'ethmoïde, un rectangle (pour H) et un triangle quelconque (pour GS).

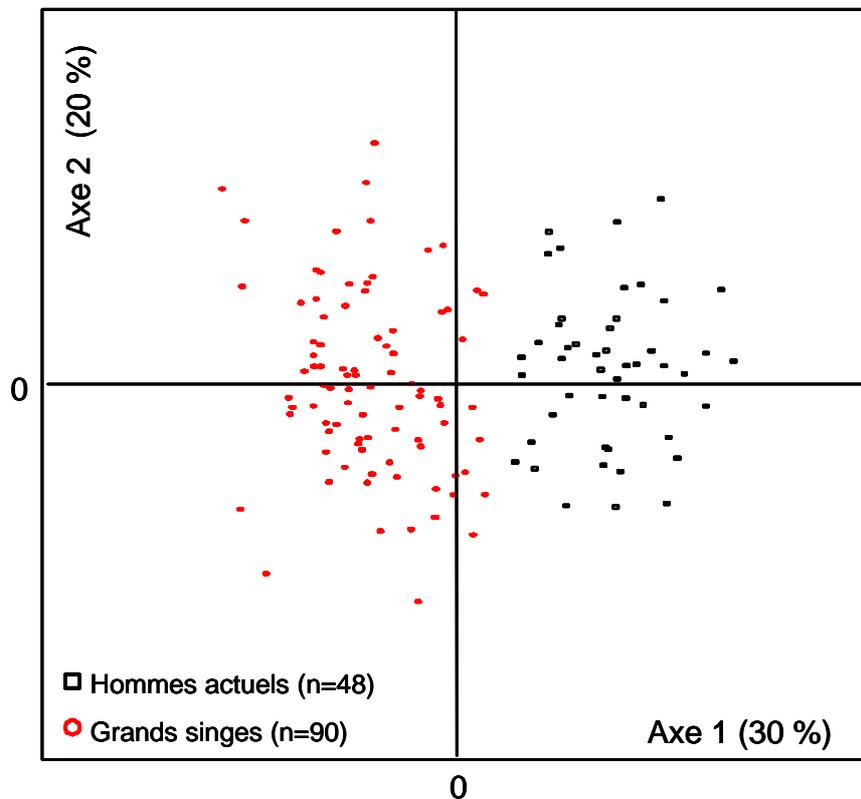


FIG. A 8 — Analyses en composantes principales : les parties orbitaires des os lacrymal et ethmoïde des hominoïdes (5 points), axe 1 et 2 (50%)

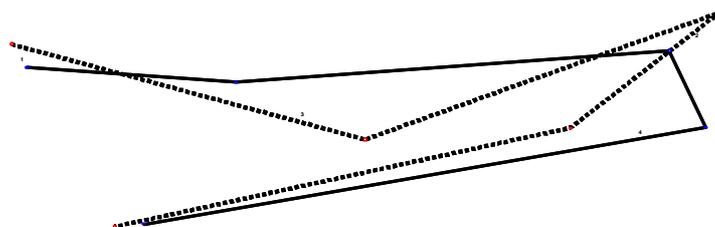


FIG. A 9 — Superposition des conformations extrêmes de l'axe 1 (30%) : les parties orbitaires des os lacrymal et ethmoïde, en trait plein : les hommes, en tirets : les grands singes

Annexe 12 : Les données de Schultz (1940)

TAB. A 14 — Données biologiques et squelettiques d'une série de primates publiées dans Schultz (1940)

genre	pois corporel (Kg)	taille relative de l'orbite (/pois corps)	taille relative du globe oculaire (/pois corps)	orbite en cm ³	globe oculaire en cm ³
Alouatta	6,4	0,11	0,05	0,70	0,32
Alouatta	7,4	0,11	0,04	0,81	0,30
Ateles	7,4	0,11	0,05	0,81	0,37
Cebus	2,6	0,26	0,13	0,68	0,34
Lasiopyga	3,8	0,21	0,09	0,80	0,34
Lasiopyga	4,5	0,2	0,09	0,90	0,41
Lemur	1,66	0,19	0,15	0,32	0,25
Macaca (irus)	2,9	0,24	0,11	0,70	0,32
Macaca (irus)	4,5	0,18	0,07	0,81	0,32
Macaca (mulatta)	5,5	0,17	0,08	0,94	0,44
Macaca (mulatta)	10,9	0,127	0,048	1,38	0,52
Macaca (nemest.)	6	0,18	0,07	1,08	0,42
Macaca (nemest.)	10	0,14	0,05	1,40	0,50
Nasalis	10	0,09	0,04	0,90	0,40
Nasalis	20,4	0,058	0,018	1,18	0,37
Oedipomidas	0,66	0,21	0,16	0,14	0,11
Papio	32	0,07	0,02	2,24	0,64
Pygathrix (cris.)	5,8	0,13	0,06	0,75	0,35
Pygathrix (cris.)	6,7	0,13	0,06	0,87	0,40
Pygathrix (rub.)	5,6	0,16	0,09	0,90	0,50
Pygathrix (rub.)	6,3	0,16	0,08	1,01	0,50
Saimiri	0,89	0,3	0,15	0,27	0,13
Chimpanzee	44,1	0,061	0,016	2,69	0,71
Chimpanzee	48,9	0,054	0,012	2,64	0,59
femme	54,9	0,039	0,015	2,14	0,82
homme	66,1	0,04	0,013	2,64	0,86
Hylobates (lar)	5,3	0,18	0,08	0,95	0,42
Hylobates (lar)	5,7	0,17	0,08	0,97	0,46
Hylobates (mol.)	5,4	0,15	0,08	0,81	0,43
Hylobates (mol.)	5,8	0,15	0,07	0,87	0,41
Orang-utan	37,5	0,059	0,011	2,21	0,41
Orang-utan	74,6	0,036	0,006	2,69	0,45

TAB. A 15 — Calcul des coefficients de corrélation et de détermination entre les différentes données de Schultz (1940)

	orbite / globe oculaire	poids corporel / taille relative orbite	poids corporel / taille relative globe oculaire	poids corps / orbite	poids corps / globe oculaire
coeff. Corrélation	0,92	-0,78	-0,73	0,93	0,70
coeff. détermination	0,85	0,60	0,53	0,86	0,50

Annexe 13 : Les points repères numérisés

TAB. A 16 — Liste des points repères numérisés sur les spécimens fossiles

Point repère	Yunxian 1l r d	Nankin 1 g	Sangiran 4 d	Sangiran 17 d	ATD6 69	ATD6 58	ATD6 38
Na	1	1	0	0	0	0	0
Mnf	1	1	0	0	0	0	0
Tr	0	1	0	0	0	0	0
Fmo ant	1	1	0	1	0	1	1
Plo	0	1	0	0	0	0	0
Orpost	0	0	0	0	0	0	0
Fel	0	0	0	0	0	0	0
Fem	0	0	0	0	0	0	0
Maxethm	0	0	0	0	0	0	0
1/3 F	0	0	0	0	0	0	0
2/3 F	0	0	0	0	0	0	0
Br	0	1	0	0	0	0	0
Max bol	1	1	0	1	0	1	1
Zo	1	1	0	1	1	1	1
Zm	1	1	0	1	1	1	1
Zt	1	1	0	1	1	0	0
Zts	1	1	0	1	1	0	1
Jui	1	1	0	1	1	1	1
Tubmarg	1	1	0	0	0	1	0
Z proem	1	1	0	1	1	1	1
Z centre	1	1	0	1	1	1	1
nasolaterale	1	0	0	0	1	0	0
acanthion	1	0	1	1	1	0	0
forampal	0	0	1	1	1	0	0
Stau	0	0	0	1	1	0	0
zygomaxmed	1	1	0	1	1	1	1
Incis max	1	1	1	1	1	1	0
Sszygo inf	1	1	1	1	1	0	0
Ba post	1	0	1	1	1	0	0
Fi inf	1	0	1	1	1	0	0
C vd	1	0	1	1	1	0	0
Pr	1	0	1	1	1	0	0
Canal IO	0	1	0	0	0	0	0
Sillon IO	0	1	0	0	0	0	0
Lacr	0	1	0	0	1	0	0
FIO	1	1	0	0	1	0	0
FiC	1	0	0	0	1	0	0
k	0	0	0	0	0	0	0
Sph-O	0	0	0	0	0	0	0
Sph-Z-F	0	1	0	1	0	1	0
Sph-Z	0	1	0	1	1	1	1
Fisorinf	0	1	0	0	0	0	0
Fisupinf	0	0	0	0	0	0	0
CO ant	0	0	0	0	0	0	0
CO post	0	0	0	0	0	0	0

TAB. A 17 — Liste des points repères numérisés sur les spécimens fossiles (suite)

Point repère	Arago 21 d et g	Arago 45 g	AT 400 g	Pétralona g	Kabwe 1 g	Bodo g	Dali d
Na	1	0	1	1	1	1	1
Mnf	1	0	1	1	1	1	0
Tr	1 d	0	1	0	1	1	1
Fmo ant	1	1	1	1	1	1	1
Plo	1 d	0	1	1	1	1	1
Orpost	1 d	0	1	0	1	1	0
Fel	1 d	0	0	0	1	1	0
Fem	1 d	0	0	0	1	1	0
Maxethm	1 d	0	0	0	1	1	0
1/3 F	0	0	1	0	1	1	1
2/3 F	0	0	1	0	1	1	1
Br	0	0	1	1	1	1	1
Max bol	1	1	1	1	1	1	1
Zo	1	1	1	1	1	1	1
Zm	1	0	1	1	1	1	1
Zt	1	0	1	1	1	0	1
Zts	1	0	1	1	1	0	1
Jui	1	0	1	1	1	0	1
Tubmarg	1	0	1	1	1	1	1
Z proem	1	0	1	1	1	1	1
Z centre	1	0	1	1	1	0	1
nasolaterale	1 g	0	1	1	1	1	0
acanthion	1	0	1	1	1	1	0
forampal	1 g	0	1	1	1	1	0
Stau	0	0	0	1	1	1	0
zygomaxmed	1	0	1	1	1	1	1
Incis max	1	0	1	1	1	1	1
Sszygo inf	1	0	1	1	1	1	1
Ba post	1	0	0	1	1	1	0
Fi inf	1	0	1	1	1	1	0
C vd	1	0	0	1	1	1	0
Pr	1	0	1	1	1	1	0
Canal IO	1 d	0	1	0	0	1	0
Sillon IO	1 d	0	1	0	0	1	0
Lacr	1 d	0	1	0	1	1	0
FIO	1	0	1	1	1	1	1
FtC	1	0	1	1	1	1	0
k	1 d	0	1	0	1	1	0
Sph-O	0	0	0	0	1	1	0
Sph-Z-F	1	1	1	1	1	1	1
Sph-Z	1	1	1	0	1	1	0
Fisorinf	1	0	1	0	1	1	0
Fisupinf	1 d	0	0	0	1	0	0
CO ant	1 d	0	0	0	1	0	0
CO post	1 d	0	0	0	1	0	0

TAB. A 18 — Liste des points repères numérisés sur les spécimens fossiles (suite)

Point repère	La Ferrassie 1 g	La Chapelle aux Saints g	La Quina H5 g	Gibraltar 1 g	Krapina 3	Guattari 1 g
Na	1	1	1	1	1	1
Mnf	0	1	0	1	1	1
Tr	0	1	0	1	1	1
Fmo ant	1	1	1	1	1	1
Plo	1	1	0	1	0	1
Orpost	0	0	0	1	0	1
Fel	0	0	0	1	0	0
Fem	0	0	0	1	0	0
Maxethm	0	0	0	1	0	0
1/3 F	0	1	1	0	0	1
2/3 F	0	1	1	0	0	1
Br	0	1	1	0	0	1
Max bol	1	1	1	1	1	1
Zo	1	1	1	1	1	1
Zm	1	1	1	1	1	1
Zt	1	1	1	0	0	1
Zts	1	1	1	0	0	1
Jui	1	1	1	1	1	1
Tubmarg	1	1	1	1	1	1
Z proem	1	1	1	0	0	1
Z centre	1	1	1	0	0	1
nasolaterale	1	1	0	1	0	1
acanthion	0	1	0	1	0	1
forampal	0	1	0	0	0	0
Stau	0	0	0	0	0	0
zygomaxmed	1	1	1	1	0	1
Incis max	1	1	0	1	0	0
Sszygo inf	1	1	0	1	0	0
Ba post	1	1	0	1	0	0
Fi inf	0	1	0	0	0	0
C vd	1	1	0	1	0	0
Pr	0	1	0	1	0	1
Canal IO	0	0	0	0	0	1
Sillon IO	0	1	0	0	0	1
Lacr	0	1	0	1	0	1
FIO	1	1	0	1	0	1
FtC	0	1	0	1	0	1
k	0	0	0	0	0	0
Sph-O	0	0	0	1	1	0
Sph-Z-F	1	1	1	1	1	1
Sph-Z	1	0	1	1	0	1
Fisorinf	0	1	0	1	0	1
Fisupinf	1	0	0	1	0	0
CO ant	0	0	0	1	0	0
CO post	0	0	0	1	0	0

Annexe 14 : Matrices des ACP

TAB. A 19 — Figures 15 à 59 : Liste des points repères considérés dans chacune des analyses (dans le manuscrit, les analyses ont été présentées sous forme de figures numérotées : le tableau renvoie à cette numérotation)

N° figure	15	17	19	21	23	25	27	31	33	35	38	40	42	45	47	50	52	55	57	59
Na	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Mnf	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0
Tr	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0
Fmo ant	1	1	0	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Plo	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0
Orpost	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0
Fel	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Fem	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Maxethm	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1/3 F	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2/3 F	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Br	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Max bol	1	1	0	1	1	0	0	0	1	1	1	0	1	0	1	1	0	1	0	1
Zo	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	0	1	0	1
Zm	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	0	1	0	1
Zt	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	1	0	1	0	1	1	0	0	0	1
Zts	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	0	1
Jui	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1	0	1	1	0	0	0	1
Tubmarg	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	0	1	0	1
Z proem	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1	0	1	1	0	1	0	1
Z centre	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1	0	1	1	0	0	0	1
nasolaterale	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	0	1	0	1	1	0	1	0	0
acanthion	1	0	1	0	1	1	1	1	0	0	1	0	1	0	1	1	0	1	0	0
forampal	0	0	1	0	1	1	1	1	0	0	1	0	1	0	1	1	0	1	0	0
Stau	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
zygomaxmed	1	0	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	1	0	1	1	0	1	0	1
Incis max	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1	1	0	1	0	1
Sszygo inf	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	0	1	0	1	1	0	1	0	1
Ba post	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Fi inf	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
C vd	1	0	1	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	0
Pr	1	0	1	0	1	1	1	0	0	0	1	0	1	0	1	1	0	1	0	0
Canal IO	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Sillon IO	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Lacr	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
FIO	1	1	0	0	0	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	0	1	0	1
FtC	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
k	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Sph-O	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Sph-Z-F	0	1	0	1	1	0	0	0	1	1	1	0	1	0	1	1	0	0	0	1
Sph-Z	0	1	0	1	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0
Fisorinf	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0
Fisupinf	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0
CO ant	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0
CO post	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

TAB. A 20 — Figures 61 à 106 : Liste des points repères considérés dans chacune des analyses (dans le manuscrit, les analyses ont été présentées sous forme de figures numérotées : le tableau renvoie à cette numérotation)

N° figure	61	64	67	70	72	74	76	79	81	84	86	87	88	91	92	95	98	101	104	106
Na	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1
Mnf	0	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1
Tr	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Fmo ant	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1
Plo	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Orpost	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Fel	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Fem	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Maxethm	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1/3 F	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2/3 F	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Br	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Max bol	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1
Zo	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Zm	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Zt	1	1	1	0	0	0	1	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1
Zts	1	1	1	0	0	0	1	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1
Jui	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1
Tubmarg	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0
Z proem	1	1	1	0	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1
Z centre	1	1	1	0	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1
nasolaterale	1	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1
acanthion	0	1	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1
forampal	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0
Stau	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
zygomaxmed	1	1	1	1	0	0	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1
Incis max	1	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	1
Sszygo inf	1	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	1
Ba post	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Fl inf	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
C vd	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pr	0	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1
Canal IO	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Sillon IO	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Lacr	0	1	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
FIO	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1
FtC	0	1	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1
k	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Sph-O	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Sph-Z-F	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	0	0
Sph-Z	1	0	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Fisorinf	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Fisupinf	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
CO ant	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
CO post	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

TAB. A 21 — Figures 109 à 124 : Liste des points repères considérés dans chacune des analyses (dans le manuscrit, les analyses ont été présentées sous forme de figures numérotées : le tableau renvoie à cette numérotation)

N° figure	109	111	112	113	118	120	122	124
Na	1	0	0	0	1	0	0	0
Mnf	1	0	0	0	1	0	0	0
Tr	0	0	0	0	1	0	0	0
Fmo ant	1	0	0	0	1	0	0	0
Plo	0	0	0	0	1	0	0	0
Orpost	0	0	0	0	1	0	0	0
Fel	0	0	0	0	0	0	0	0
Fem	0	0	0	0	0	0	0	0
Maxethm	0	0	0	0	0	0	0	0
1/3 F	0	0	0	0	0	0	0	0
2/3 F	0	0	0	0	0	0	0	0
Br	0	0	0	0	0	0	0	0
Max bol	1	0	0	0	0	0	0	0
Zo	1	1	1	1	0	0	0	1
Zm	1	1	1	1	0	0	0	1
Zt	1	0	0	1	0	0	0	1
Zts	1	0	1	1	0	0	0	1
Jui	1	0	1	1	0	0	0	1
Tubmarg	0	0	0	0	0	0	0	1
Z proem	1	0	0	1	0	1	1	1
Z centre	1	0	1	1	0	0	0	1
nasolaterale	1	0	0	1	0	1	1	1
acanthion	1	0	0	1	0	0	0	1
forampal	0	0	0	0	0	0	0	1
Stau	0	0	0	0	0	0	0	0
zygomaxmed	1	0	0	1	0	1	1	1
Incis max	1	1	0	1	0	0	0	1
Sszygo inf	1	1	0	0	0	0	0	1
Ba post	0	0	0	0	0	0	0	0
Fi inf	0	0	0	0	0	0	0	1
C vd	0	1	0	0	0	0	0	1
Pr	1	0	0	1	0	0	0	1
Canal IO	0	0	0	0	0	0	0	0
Sillon IO	0	0	0	0	0	0	0	0
Lacr	0	0	0	0	0	0	0	1
FIO	1	0	0	1	0	1	1	1
FiC	1	0	0	1	0	0	0	1
k	0	0	0	0	0	0	0	0
Sph-O	0	0	0	0	0	0	0	0
Sph-Z-F	0	0	0	0	0	0	0	0
Sph-Z	0	0	0	0	0	0	0	0
Fisorinf	0	0	0	0	0	0	0	0
Fisupinf	0	0	0	0	0	0	0	0
CO ant	0	0	0	0	0	0	0	0
CO post	0	0	0	0	0	0	0	0

Dans les années 1970, la théorie des présapiens (considérant la présence en Europe d'ancêtres de l'homme moderne) a été abandonnée faute de preuves paléontologiques. L'interprétation du registre fossile comme représentant une lignée dans laquelle les caractères des Néandertaliens se mettent en place progressivement est alors devenue consensuelle. L'accumulation des restes humains découverts en Espagne sur les sites de la Gran Dolina et de la Sima de los Huesos, dont les plus anciens sont datés de plus de 780 000 ans, devait relancer le débat concernant la taxinomie de ces premiers européens et leurs relations phylétiques. L'espèce *Homo antecessor* Bermudez de Castro *et al.* 1997 est créée pour qualifier les hominidés du premier gisement dont la morphologie faciale, semblable à celle de l'homme actuel est associée à des caractères dentaires primitifs. De plus, le nom *Homo heidelbergensis* Shoetensack 1908, inventé à l'occasion de la découverte de la mandibule de Mauer (Allemagne), est réutilisé. Bien que son acceptation soit multiple, il désigne généralement les prédécesseurs des Néandertaliens en Europe.

La majorité des hominidés fossiles d'Europe mais aussi d'Afrique et d'Asie documentant le dernier million d'années d'évolution humaine, dont certains ont été mis au jour récemment tel ATD6 69 (Gran Dolina, Espagne) et Yunxian II (Hubei, Chine), a été considérée dans cette recherche. Ce dernier spécimen, datant du début du Pléistocène moyen, est particulièrement complet mais très déformé. C'est pourquoi, nous avons argumenté une proposition de reconstitution crânienne qui a été mise en forme virtuellement et produit un prototype.

Nous nous sommes concentrés sur les parties supérieure et moyenne de la face de ces hominidés. Pour la première fois, l'intégralité de la cavité orbitaire a été appréhendée tandis que la région zygomatoco-maxillaire, particulièrement mise à profit dans une perspective taxinomique, a fait l'objet d'un nouvel examen. Dans le but de conserver l'ensemble des données de ce système osseux, nous avons utilisé de manière complémentaire la morphométrie traditionnelle et la morphométrie géométrique tridimensionnelle. Celle-ci, basée sur des superpositions Procruste et des analyses en composantes principales, permet le traitement global de l'information après une étape d'extraction du paramètre de la taille des individus de l'échantillon qui devient alors une variable indépendante. Dans le cas des fossiles de Yunxian, l'acquisition tomographique a permis, en visualisant l'intérieur des crânes, de préciser l'histoire de leur déformation et de générer une reconstitution de Yunxian II. Ce nouveau support d'étude, plus complet et plus précis, ainsi que la méthodologie mise en oeuvre, ont apporté une contribution certaine aux questions des premiers peuplements de l'Eurasie.

Nos résultats mettent en évidence que les hominidés fossiles considérés présentent deux types de face qui les distinguent à l'échelle spécifique. C'est le développement relatif des os maxillaire et zygomatique et leurs relations topographiques qui diffèrent entre, d'une part, les spécimens de Gran Dolina, Arago 21 et les Néandertaliens du Pléistocène supérieur et, d'autre part, Yunxian II reconstitué, Bodo, Kabwe 1, Atapuerca 405 et Pétralona. Chez ces derniers, une tendance à la conformation faciale de type homme actuel est notable tandis que chez les premiers, l'ensemble du complexe zygomatoco-maxillaire est en extension. Nous avons argumenté que l'utilisation des termes *Homo heidelbergensis* et *Homo rhodesiensis* est la plus appropriée pour les qualifier respectivement, sachant que le premier induit l'idée d'une ancestralité vis-à-vis des Néandertaliens et le second vis-à-vis de l'homme moderne. Il faut donc envisager, sur la base des données morphométriques de la face, qu'il n'y ait pas en Europe uniquement des hominidés engagés dans le processus de la néandertalisation et que les fossiles tant africains qu'asiatiques et européens aient contribué à l'émergence de l'homme moderne.

Mots clés : face, cavité orbitaire, extension zygomatoco-maxillaire, analyses Procruste, *Homo antecessor*, *Homo heidelbergensis*, *Homo rhodesiensis*, Néandertal, ontogénèse, hominoïdes, reconstitution crânienne, scanographie

In the 1970's, the "pre-sapiens theory" dealing with the presence of modern humans' ancestors in Europe, was abandoned for lack of paleoanthropological evidence. The new consensus was that the fossil hominids gradually evolved towards Neanderthals, but twenty years later, the accumulation of human remains from Spanish sites Gran Dolina and Sima de los Huesos re-opened the debate on the taxonomy of the first Europeans and their phyletic links. A new species name, *Homo antecessor* Bermudez de Castro *et al.* 1997, was coined to define the hominids from the first site, whose modern facial morphology was associated with primitive dental features. Additionally, the name, *Homo heidelbergensis* (Shoetensack 1908), coined after the discovery of the Mauer mandible (Germany) was resurrected to define the Neanderthals' forerunners in Europe.

The majority of the fossil hominids from Europe, Africa, and Asia, from the last million years, were analyzed, including the recently discovered ATD6 69 (Gran Dolina, Spain) and Yunxian II (Hubei, China). The latter, particularly well preserved but very deformed, was reconstructed, first by computer, then as a genuine prototype. This new medium, more complete and accurate, helped us to shed a new light on the issue of the first settlements of Eurasia.

Our study focused on the upper and middle parts of the hominids' face. The entire orbit was analysed and the zygomaxillary complex became the subject of a new analysis. We used standard anthropological methods as well as 3-D morphometric geometry based on Procrustes superpositions and PCA analyses to obtain a comprehensive treatment of the data after extracting the size.

The results show two types of faces, grouping the fossil hominids into two different species. The relative development of the maxillar and zygomatic bones, as well as their topographical relationships, split our sample into two different groups with on one side, the specimens from Gran Dolina, Arago 21, and the Neanderthals from the upper Pleistocene and, on the other side, the reconstructed Yunxian II skull, Bodo, Kabwe I, Atapuerca 405 and Petralona. An extension of the zygomaxillary complex appears in the first group, whereas a noticeable trend towards modern anatomical features emerges within the second group than *Homo heidelbergensis* and *Homo antecessor*. *Homo heidelbergensis* would include the idea of an ancestry for Neanderthals and *Homo rhodesiensis* an ancestry for modern humans. We can conclude that there were no European hominids that uniquely evolved towards Neanderthals, and that in addition to Africa, Asian and Europeans hominids contributed towards the emergence of modern humans.

Key-words : face, orbit, zygomatoco-maxillaire extension, Procrustes analysis, *Homo antecessor*, *Homo heidelbergensis*, *Homo rhodesiensis*, Neandertal, ontogeny, hominoids, cranial reconstruction, computed-tomography