



HAL
open science

Étude de morphométrie géométrique de la calvaria dans le genre Homo en Afrique et en Europe : quantification de la variabilité morphologique des hominines au Pléistocène moyen

Hugo Hautavoine

► To cite this version:

Hugo Hautavoine. Étude de morphométrie géométrique de la calvaria dans le genre Homo en Afrique et en Europe : quantification de la variabilité morphologique des hominines au Pléistocène moyen. Archéologie et Préhistoire. 2021. dumas-03756207

HAL Id: dumas-03756207

<https://dumas.ccsd.cnrs.fr/dumas-03756207>

Submitted on 22 Aug 2022

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.



Distributed under a Creative Commons Attribution - NonCommercial - ShareAlike 4.0 International License



Muséum national d'Histoire naturelle



Istruzione e cultura

Erasmus Mundus

**International Master in
Quaternary and Prehistory**

Etude de morphométrie géométrique de la calvaria
dans le genre Homo en Afrique et en Europe :
quantification de la variabilité morphologique des
hominines au Pléistocène moyen

Hugo Hautavoine

Sous la direction de :

Aurélien Mounier, Chargé de Recherche, Muséum national d'Histoire naturelle,
CNRS – UMR 7194

Julie Arnaud, Assegnista di ricerca, Università degli Studi di Ferrara, Chercheure
associée – UMR 7194

Année académique 2020/2021



Università
degli Studi
di Ferrara



UNIVERSITAT ROVIRA I VIRGILI



Remerciements

Je tiens tout d'abord à exprimer ma profonde reconnaissance à mon encadrant du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, M. A. Mounier, pour son soutien, ses conseils et son aide précieuse malgré les conditions difficiles de cette année, ainsi qu'à mon encadrante de l'Université de Ferrare, Mme J. Arnaud pour son aide à tout moment de la journée.

Je remercie également Mme M. Arzarello, directrice du Master International pour la Préhistoire et le Quaternaire, ainsi que M. F. Sémah, Mme. C. Falguères et M. D. Pleurdeau d'avoir rendu possible un rendu et une soutenance anticipés de mon mémoire.

Je suis très reconnaissant envers les institutions qui ont fourni mon matériel d'étude : le Musée de l'Homme et l'Institut de Paléontologie humaine (Paris), le Laboratoire départemental de préhistoire du Lazaret (Fort de la Drette) le National Museums of Kenya (Nairobi), le Duckworth Laboratory de l'Université de Cambridge, le National Museums of Ethiopia (Addis Abeba), le Museo Pigorini (Rome), le East London Museum (Afrique du Sud), l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, l'Iziko Museum du Cap et le Natural History Museum (Londres). Par ailleurs, les ossements de Nazlet Khater 2 ont été modélisés à l'aide d'un scanner 3D grâce au projet ANR « Big Dry » (ANR-14-CE31). Je remercie le coordinateur, Pr. François Bon et les partenaires Dr. Isabelle Crèvecoeur, Dr. David Pleurdeau, Dr. Joséphine Lesur et Dr. Chantal Tribolo pour m'avoir donné l'accès au matériel numérisé de Nazlet Khater 2.

Mes remerciements vont également au personnel de l'Université de Ferrare.

Je remercie mes amis de Ferrare et de Paris qui m'ont aidé à traverser cette période difficile.

Je remercie enfin ma famille, pour m'avoir apporté, à distance, tout son soutien.

Table des matières

Introduction	1
I. Matériel et méthodes	3
1. Composition de l'échantillon	3
2. Application de la morphométrie géométrique à notre échantillon	5
II. Résultats	9
1. Analyse en composantes principales	9
2. Analyse discriminante linéaire (ADL) : projection <i>a posteriori</i> des HPM	13
3. ADL incluant les hominines du Pléistocène moyen	19
III. Discussion	23
Conclusion	30
Table des illustrations	33
Bibliographie	34
Annexes	42

Introduction

Notre étude s'inscrit dans le cadre de l'histoire évolutive des hominines du Pléistocène moyen en Afrique et en Europe. Cet espace géographique a joué un rôle primordial dans l'émergence des lignées d'*Homo neanderthalensis* et d'*Homo sapiens*, dont l'ancêtre commun le plus récent aurait vécu en Afrique vers 600 ka (Mounier et Mirazón-Lahr, 2016 ; Meyer et al., 2016 ; Schlebusch et al., 2017).

Le Pléistocène moyen se caractérise par un climat fortement contrasté, avec notamment un interglaciaire long (SIO 11) suivi d'une rude période glaciaire (SIO 10) et des épisodes plus instables (SIO 9, 8, 7), qui semble avoir favorisé la mobilité des différentes populations d'hominines (Lahr and Foley, 1998 ; Braüer, 2008). Cette instabilité climatique serait à l'origine d'une importante discontinuité démographique en Europe, marqué par des épisodes de migration vers le Nord pendant les interglaciaires et des périodes glaciaires durant lesquelles n'auraient subsisté que les populations du Sud de l'Europe et du Levant, ces régions servant de zone refuge (Dennell et al., 2011). En Afrique, les épisodes de migration, favorisant les interactions entre populations au sein du continent et en dehors, seraient également liés à des facteurs climatiques et démographiques (deMenocal, 2011 ; Mirazón-Lahr, 2016 ; Scerri et al., 2018, 2019). Cela pourrait en partie expliquer la variabilité morphologique des hominines de cette période, qui présentent une mosaïque de caractères plésiomorphes et dérivés, et la difficulté de déterminer leur taxonomie (Stringer, 1983 ; Arsuaga et al., 1997a, 2014 ; Rightmire, 1998, 2008 ; Hublin, 2001 ; Mounier, 2009, 2011 ; Tattersall, 2011 ; Mounier et Caparros, 2015).

Par ailleurs, des études génétiques mettent en exergue l'existence de contacts entre populations européennes et africaines au PM supérieur. Les études de Posth (2017) et de Petr et collègues (2020) montrent que des flux géniques venus d'Afrique ont remplacé l'ADNmt et le chromosome Y des populations européennes entre 450 et 100 ka. Ces données peuvent être rapprochées de données archéologiques, qui semblent indiquer notamment qu'une culture associée à l'Acheuléen a été introduite via le détroit de Gibraltar il y a environ 350 ka dans la péninsule ibérique (Sharon, 2011 ; Santonja et al., 2016). De même, la découverte de sites du Paléolithique inférieur dans l'archipel grec semble montrer l'existence probable d'une voie de migration le long des littoraux du bassin méditerranéen jusqu'au Sud de l'Europe (Tourloukis et Harvati, 2018). Une étude de morphométrie géométrique réalisée par Mounier et Mirazón-Lahr (2019) montre également qu'Irhoud 1 est le spécimen qui présente le plus d'affinités avec

les Néandertaliens, parmi les spécimens placés à la base de la lignée d'*H. sapiens* (Hublin et al., 2017). Au vu de leur morphologie, de leur datation et de leur position géographique, il est probable que les fossiles de Jebel Irhoud soient issus d'une population dont certains membres se seraient hybridés avec une population européenne au Pléistocène moyen (Mounier et Mirazón-Lahr, 2019).

Ainsi, ces nouvelles données génétiques, paléoenvironnementales et archéologiques suggèrent une évolution humaine en Afrique et en Europe plus complexe au Pléistocène moyen. Les spécimens du Pléistocène moyen représentent-ils un groupe homogène ? Est-il possible de mettre en exergue leurs relations phylogénétiques ? Peut-on déceler des tendances évolutives au sein de ce groupe ? Pour tenter de répondre à ces questions, nous avons réalisé une étude de morphométrie géométrique sur un échantillon de crânes du Pléistocène moyen le plus exhaustif possible, de manière à quantifier la variabilité morphologique de la calvaria des hominines de cette période et proposer des hypothèses évolutives à l'aune de ces nouvelles données. Nous utilisons 636 landmarks, disposés sur l'ensemble de la calvaria des spécimens de notre échantillon. Cela permet de capturer la morphologie des calvarias de façon très fine, ce qui n'a pas été fait auparavant pour cette problématique.

I. Matériel et méthodes

1. Composition de l'échantillon

Notre échantillon se compose de 55 spécimens répartis en 4 groupes déterminés *a priori* qui rassemblent des individus du genre *Homo* du Pléistocène inférieur à l'Holocène provenant d'Afrique et d'Europe (Tabl.1). Le groupe des *Homo neanderthalensis* se compose de 11 individus. Ils se répartissent sur une large aire géographique, de Gibraltar à l'Ouest au Moyen-Orient à l'Est, ainsi que sur une large période chronologique qui s'étend sur environ 200 ka, du Pléistocène moyen à environ 40 ka. Le groupe des *Homo sapiens* comporte 10 spécimens fossiles datés de la transition Pléistocène moyen – Pléistocène supérieur à la fin de la dernière période glaciaire, ainsi que 15 individus de l'époque actuelle. Ces derniers se composent de 11 individus africains qui proviennent de l'ensemble du continent, et de 4 individus provenant de populations du Nord et du Sud de l'Europe (Tabl.1). Nous avons choisi les spécimens historiques de manière à obtenir, autant que possible, un nombre égal d'individus des deux sexes. Le groupe des *H. sapiens* et celui des Néandertaliens ont été définis en fonction de l'attribution taxonomique des individus. Ils ont été sélectionnés de manière à représenter la variabilité morphologique la plus importante possible. Le groupe des *Homo* du Pléistocène inférieur (HPI) se compose de 9 individus, attribués aux taxons *Homo habilis* (Leakey et al., 1964), *Homo georgicus* (Gabounia et al., 2002) et *Homo ergaster* (i.e. *Homo erectus* en Afrique ; Stringer, 1984).

Les hominines du Pléistocène moyen (HPM) regroupent 10 spécimens dont l'attribution taxonomique fait débat du fait de leur importante variabilité morphologique (Stringer, 1983 ; Arsuaga et al., 1997a, 2014 ; Rightmire, 1998, 2008 ; Hublin, 2001 ; Mounier, 2009, 2011 ; Tattersall, 2011 ; Mounier et Caparros, 2015). Le groupe du Pléistocène moyen a donc été déterminé suivant la chronologie des spécimens, qui s'échelonnent sur toute la période. Il est à noter qu'entre environ 600 ka et 250 ka, peu de fossiles possèdent une calvaria complète. Les spécimens qui composent ce groupe sont donc les individus les mieux conservés de l'enregistrement fossile pour cette période.

Spécimen	Site	Chronologie	Référence	Institution	Modèle 3D
Hominines du Pléistocène inférieur					
KNM-ER 1470	Koobi Fora, Kenya	~ 1.8 Ma	Gathogo and Brown, 2006	NMK	PH
KNM-ER 1813	id.	~ 1.65 Ma	id.	NMK	PH
KNM-ER 3733	id.	~ 1.63 Ma	Lepre and Kent, 2015	NMK	PH
KNM-ER 3883	id.	1.6 - 1.5 Ma	id.	NMK	PH
KNM-WT 15000	Nariokotome, Kenya	~ 1.53 Ma	Ruff et al., 1993	NMK	PH
D 2700	Dmanisi, Géorgie	1.81 ± 0.03 Ma	Garcia et al., 2010	IPH	PH
D 2282	id.	id.	id.	IPH	PH
D 3444	id.	id.	id.	UF	PH
D 4500	id.	id.	id.	UF	PH
Hominines du Pléistocène moyen					
Petralona	Petralona, Grèce	250 - 150 ka (?)	Grün, 1996	IPH	PH
SH5	Sima de los Huesos, Atapuerca, Espagne	427 ± 12 ka	Arnold et al., 2014	FD	PH
Ceprano	Ceprano, Italie	385 - 430 ka	Manzi et al., 2010	US	CT
Elandsfontein	Elandsfontein, Afrique du Sud	~ 600 ka (?)	Klein et al., 2007	IMCT	OP
Kabwe 1	Kabwe, Zambie	299 ka ± 25 ka	Grün et al., 2020	MH	PH
Bodo	Bodo, Ethiopie	~ 600 ka	Clark et al., 1994	FD	PH
LH 18	Laetoli, Tanzanie	200 - 300 ka	Manega, 1995	TAZ	CT
KNM-ES 11693	Eliye Springs, Kenya	270 - 300 ka	Bräuer et al., 2003	NMK	PH
Irhoud 1	Jebel Irhoud, Maroc	315 ± 34 ka	Richter et al., 2017	IPH	PH
Irhoud 2	id.	id.	id.	IPH	PH
Homo neanderthalensis					
Ehringsdorf H	Ehringsdorf-Weimar, Allemagne	~ 230 ka	Blackwell and Schwarcz, 1986	IPH	PH
Spy 1	Spy, Belgique	~ 36 ka	Semal et al., 2008	IRSNB	CT
La Chapelle aux Saints	La-Chapelle-aux-Saints, France	56 ± 4 - 47 ± 3 ka	Grün and Stringer, 1991	MH	CT
La Quina H5	La Quina, France	~ 40 ka	Frouin et al., 2017	MH	CT
Shanidar 1	Shanidar, Iraq	80 - 60 ka	Trinkaus, 1991	MH	PH
Neanderthal 1	Kleine Feldhofer Grotte, Allemagne	~ 40 ka	Schmitz et al., 2002	MH	PH
Tabun C1	Tabun, Israël	122 ± 16 ka	Grün and Stringer, 2000	MH	PH
Saccopastore 1	Saccopastore, Italie	~ 250 ka	Marra et al., 2015	MH	PH
Monte Circeo I	Guattari cave, Monte Circeo, Italie	52 ± 12 ka	Grün and Stringer, 1991	MP	CT
Gibraltar 1	Forbes' Quarry, Gibraltar	95 - 55 ka	Nathan, 2010	NHM	CT
La Ferrassie 1	La Ferrassie, France	54 ± 3 - 40 ± 2 ka	Guérin et al., 2015	MH	CT
Homo sapiens					
Qafzeh 6	Qafzeh, Israël	130 - 90 ka	Valladas et al., 1998	IPH	PH
Qafzeh 9	id.	id.	id.	DC	OP
Skhūl V	Skhūl, Israël	130 - 100 ka	Grün et al., 2005	PM	CT
Pataud 1	Abri Pataud, France	28 - 26 ka	Henry-Gambier et al., 2013	MH	CT
Předmostí III	Předmostí, République Tchèque	27 - 25 ka	Svoboda, 2001	MH	PH
Předmostí IV	id.	id.	id.	MH	PH
Cro-Magnon I	Les Eyzies-de-Tayac, France	28 ka	Henry-Gambier, 2002	MH	CT
Chancelade	Chancelade, France	19 - 14 ka	Barshay-Szmidt et al., 2016	MH	PH
NK 2	Nazlet Khater, Egypte	38 ± 6 ka	Crevecoeur et al., 2009	IC*	CT
Hofmeyr 1	Hofmeyr, Afrique du Sud	36.2 ± 3.3 ka	Grine et al., 2007	ELM	PH
Homo sapiens - Holocène					
Spécimen	Origine	Chronologie	Sexe	Institution	Modèle 3D
AF.23.0.109	Tanzanie	19e - 20e s.	M	DC	CT
AF.23.0.112	Tanzanie	19e - 20e s.	F	DC	CT
AfC-4973	Angola	19e - 20e s.	M (?)	MH	PH
AfC-9642	Gabon	19e - 20e s.	F (?)	MH	PH
Kh-1739	Afrique du Sud	19e - 20e s.	M	MH	PH
Kh-3436	Afrique du Sud	19e - 20e s.	F	MH	PH
Kh-20323	Afrique du Sud	19e - 20e s.	M	DC	PH
AfW-9538	Guinée	19e - 20e s.	F	MH	PH
AfW-9543	Guinée	19e - 20e s.	M	MH	PH
AfN-18451	Maroc	19e - 20e s.	M	MH	PH
AfN-18464	Maroc	19e - 20e s.	F (?)	MH	PH
Eu-12158	Grèce	19e - 20e s.	F	MH	PH
Eu-33102	Grèce	19e - 20e s.	M	MH	PH
Eu.26.00.2	Allemagne	19e - 20e s.	M	DC	CT
Eu.26.00.1	Allemagne	19e - 20e s.	F	DC	CT

Tableau 1. Spécimens utilisés dans notre étude. Les fossiles originaux apparaissent en gras. PH : photogrammétrie ; CT : scanner 3D ; OP : scanner optique. MH : Musée de l'Homme, Paris ; NMK : National Museums of Kenya, Nairobi ; IPH : Institut de Paléontologie Humaine, Paris ; DC : Duckworth Laboratory, University of Cambridge ; FD : Laboratoire départemental de préhistoire du Lazaret, Fort de la Drette ; NME : National Museums of Ethiopia, Addis Abeba ; MP : Museo Pigorini, Rome ; NM : Natural History Museum, London ; ELM : East London Museum, Afrique du Sud ; IRSNB : Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique ; IMCT : Iziko Museum of Cape Town, Le Cap.

Nous avons mené notre étude sur des modèles en 3 dimensions réalisés par photogrammétrie ou à l'aide de scanners optique et 3D, à partir de moulages et d'originaux. Ils nous ont pour la plupart été fournis par A. Mounier (Tabl. en annexes). Nous avons par ailleurs modélisé les spécimens du site de Dmanissi (Géorgie) D4500 et D3444 à partir de moulages de l'Université de Ferrare, à l'aide du logiciel de photogrammétrie Agisoft Metashape®.

Les données manquantes sur chaque spécimen (Tabl.1 en annexes) ont été estimées à l'aide de deux méthodes complémentaires. Nous avons d'abord utilisé la méthode du mirroring, qui consiste à estimer la position des points-repères manquants par symétrie bilatérale. Les données manquantes pour chaque individu ont ensuite été estimées à l'aide d'une Thin-plate-spline (TPS), calculée à partir de la moyenne des configurations de chaque groupe. La TPS est déformée afin que les points-repères reconstruits s'adaptent au mieux à la conformation de chaque individu. Le mirroring et les TPS ont été calculées à l'aide du package Morpho (Schlager, 2013 ; version 2.8) du logiciel de programmation R (version 1.2.5033).

2. Application de la morphométrie géométrique à notre échantillon

Notre étude utilise la morphométrie géométrique, qui permet l'étude quantitative de la morphologie globale des fossiles. Celle-ci est décrite par les coordonnées de points-repères en 2 ou 3 dimensions (i.e. landmarks). La disposition de points-repères sur l'ensemble de la surface de la calvaria permet de s'affranchir de l'étude de caractères morphologiques particuliers, à la différence par exemple de la morphologie comparée. En effet, c'est l'analyse qui va permettre de déterminer quelles sont les variables les plus significatives (Zelditch et al., 2004). De plus, cette méthode permet de prendre en compte la morphologie globale de l'objet d'étude et, par conséquent, de mettre en exergue des variations morphologiques qui passent inaperçues avec les méthodes classiques d'étude de la morphologie (Howells, 1973).

Nous avons disposé 636 points-repères (Fig.1) sur les spécimens de notre échantillon à l'aide du logiciel Landmark IDAV (version 3.0.0.7) sur l'ensemble de la calvaria. 30 points-repères correspondant à des points craniométriques (Fig.1 en annexes) définissent les patches de semi-landmarks. Ainsi, 281 points-repères ont été posés sur le frontal, 243 sur les pariétaux et les temporaux ainsi que 112 sur l'occipital et la base du crâne.

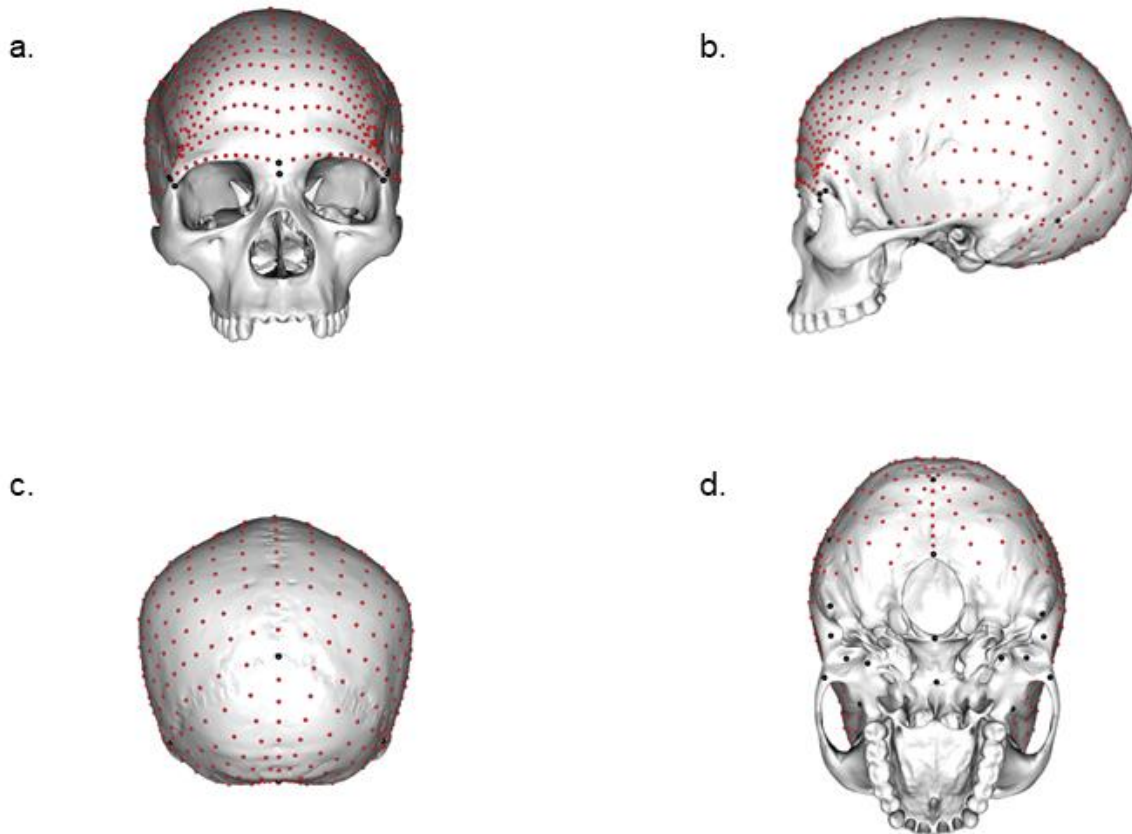


Figure 1. Vues de la disposition des landmarks sur la calvaria en *norma facialis* (a.), *norma lateralis* (b.), *norma occipitalis* (c.) et *norma basilaris* (d.). En noir sont figurés les points-repères correspondant aux points craniométriques (liste en annexes) qui ont servi à définir les patches de semi-landmarks générés automatiquement (en rouge).

À partir des coordonnées en 3 dimensions ainsi collectées, nous avons réalisé une analyse procruste généralisée (APG) (Gower, 1975). En séparant la forme de la taille, l'APG rend possible la quantification des différences de conformation (i.e. la forme sans la taille) des individus étudiés. Cette technique permet en effet de s'affranchir des composantes telles que la taille du spécimen ainsi que la position et l'orientation des points-repères, de façon à ne garder que leur conformation. Trois étapes sont nécessaires à sa réalisation.

- 1) Les différentes configurations de points repères sont d'abord translattées puis alignées sur leurs centroïdes (i.e. centres de gravité, qui correspondent à la position moyenne des points repères de chaque spécimen).
- 2) Elles sont ensuite mises à une même échelle par l'ajustement de leur « taille centroïde » (i.e. la racine carrée de la somme des distances des points-repères par rapport au centroïde).

- 3) Enfin, les conformations sont alignées afin que la distance entre les points repères homologues soit la plus petite possible.

Les conformations ainsi obtenues sont inscrites dans « l'espace de conformation » de Kendall, un espace non euclidien (Kendall, 1977). Compte-tenu de la complexité de cet espace pour des configurations comportant plusieurs centaines de points repères, il est nécessaire de les projeter dans un espace euclidien tangent à l'espace de Kendall pour observer les différences de conformation entre les spécimens (Mitteroecker et Gunz, 2009). Ces différences peuvent être représentées graphiquement à l'aide d'outils statistiques comme l'analyse en composantes principales (ACP). Elle permet de mettre en exergue les variations des données dans un nombre réduit de dimensions. L'ACP va donc nous permettre de visualiser les principales variations de conformation des spécimens de l'étude. Par ailleurs, nous avons estimé l'allométrie, « la relation statistique entre la taille et la conformation » (Mitteroecker et al., 2013), dans nos variables (Tabl.2). Les individus présentant des valeurs négatives ont tendance à être de plus petites tailles que les individus ayant des valeurs positives. L'influence de la taille sur la conformation est un phénomène biologique qui a aussi une signification dans l'étude des populations d'hominines (Maddux et Franciscus, 2009 ; Joganic et Heuzé, 2019). Nous avons donc fait le choix de ne pas enlever cette composante de nos données.

Composante principale	Régression linéaire conformation/ log(taille centroïde)	
	R ² ajusté	p-value
1	0,1828	0,0006658
2	0,2006	0,0003583
3	0,02056	0,15
4	-0,01423	0,6247
5	-0,01682	0,745
6	-0,01335	0,5935
7	-0,01775	0,8099
8	-0,01637	0,7194

Tableau 2. Résultats de la régression linéaire des coordonnées procrustes des conformations sur leur taille centroïde pour les 8 premières CP. L'allométrie est significative sur les deux premières CP (avec $p < 0,05$).

Nous avons ensuite réalisé une analyse discriminante linéaire (ADL). Il s'agit de tester la cohérence des groupes des *Homo neanderthalensis*, des hominines du Pléistocène inférieur ainsi que des *Homo sapiens* fossiles et actuels, que nous avons définis *a priori*. Pour réaliser

l'ADL, le nombre de variables doit être inférieur au nombre d'individus du plus petit groupe de l'analyse. Le groupe des hominines du Pléistocène inférieur étant composé de 9 individus, nous avons utilisé les 8 premières composantes principales, qui représentent 80,12% de la variation totale de l'ACP.

Le calcul des deux fonctions discriminantes (FD1 et FD2) permet la séparation des spécimens dans les trois groupes prédéfinis à partir des différences de conformations mises en évidence par l'ACP. La place théorique des spécimens de chaque groupe est ensuite testée à l'aide d'une validation croisée qui nous permet aussi d'évaluer la qualité de la discrimination entre les trois groupes prédéterminés. Les hominines du Pléistocène moyen sont ensuite ajoutés à l'analyse. Leur position par rapport aux groupes est donc calculée *a posteriori* à partir des 2 fonctions discriminantes.

Nous avons ensuite réalisé une ADL qui inclut le groupe des HPM *a priori*, en utilisant les mêmes variables, issues de l'ACP. Trois fonctions discriminantes ont été calculées, représentant respectivement 70,77%, 24,93% et 4,30% de la variance totale. Seules les deux premières fonctions sont cependant utilisées pour la représentation graphique des résultats de cette ADL.

Pour pouvoir effectuer une analyse discriminante, les données utilisées doivent être normales et les matrices de covariances des groupes prédéterminés doivent être homogènes. Nous avons d'abord testé la normalité de nos variables à l'aide du test de Mardia, qui évalue le coefficient d'asymétrie et la kurtosis, et de tests de Shapiro-Wilk. De manière que la distribution de nos variables soit normale, nous avons dû réduire le nombre d'individus dans le groupe des *H. sapiens*. Ainsi, les groupes utilisés dans l'analyse comportent des effectifs comparables (i.e. 9 hominines du Pléistocène inférieur, 10 hominines du Pléistocène moyen, 11 Néandertaliens et 12 Hommes modernes). Nous avons dans un second temps réalisé un test M de Box de façon à vérifier l'homogénéité des matrices de covariance. Il s'agit donc rejeter l'hypothèse H_0 selon laquelle les matrices de covariance sont différentes. Enfin, nous avons réalisé un test de Levene de l'homogénéité des matrices de variance pour chaque variable (Brown and Forsythe, 1974). Pour les deux analyses, nous avons dû rejeter l'hypothèse H_0 , selon laquelle les matrices de variance sont différentes.

L'analyse procruste généralisée et l'analyse discriminante linéaire ont été réalisées avec R (version 1.2.5033), à l'aide du package Morpho (Schlager, 2013 ; version 2.8).

II. Résultats

Nous avons réalisé l'analyse en composantes principales à partir des coordonnées issues de l'APG des 636 points repères que nous avons disposé sur chaque spécimen de notre étude.

L'analyse a été réalisée sur l'ensemble des 55 spécimens de l'étude (Tabl. en annexes). Ils se divisent suivant les groupes que nous avons définis *a priori*, i.e. 9 hominines du Pléistocène inférieur (HPI), 11 *Homo neanderthalensis* (NEand), 10 hominines du Pléistocène moyen (HPM) et 25 *Homo sapiens* qui se répartissent en 10 spécimens fossiles (HSap) et 15 individus actuels (HMod) (Fig.2).

1. Analyse en composantes principales

Les 10 premières composantes principales (CP) de l'ACP représentent 84% de la variance totale. Les deux premières CP représentent quant à elles environ 56% de la variance totale, avec 45,7% pour la première composante et 10,2% pour la seconde (Tabl.2). C'est sur le plan formé par ces deux axes que les conformations des différents spécimens de notre étude sont projetées (Fig.2).

CP	Valeur	% Variance	%Variance cumulée
1	0,00284	45,72%	45,72%
2	0,00063	10,22%	55,95%
3	0,00041	6,68%	62,63%
4	0,00029	4,61%	67,23%
5	0,00025	3,99%	71,22%
6	0,00022	3,61%	74,83%
7	0,00018	2,85%	77,69%
8	0,00015	2,43%	80,12%
9	0,00014	2,24%	82,35%
10	0,00012	1,88%	84,23%

Tableau 3. Valeur propre, pourcentage de variance expliqué par chaque composante et variance cumulée pour les 10 premières composantes principales.

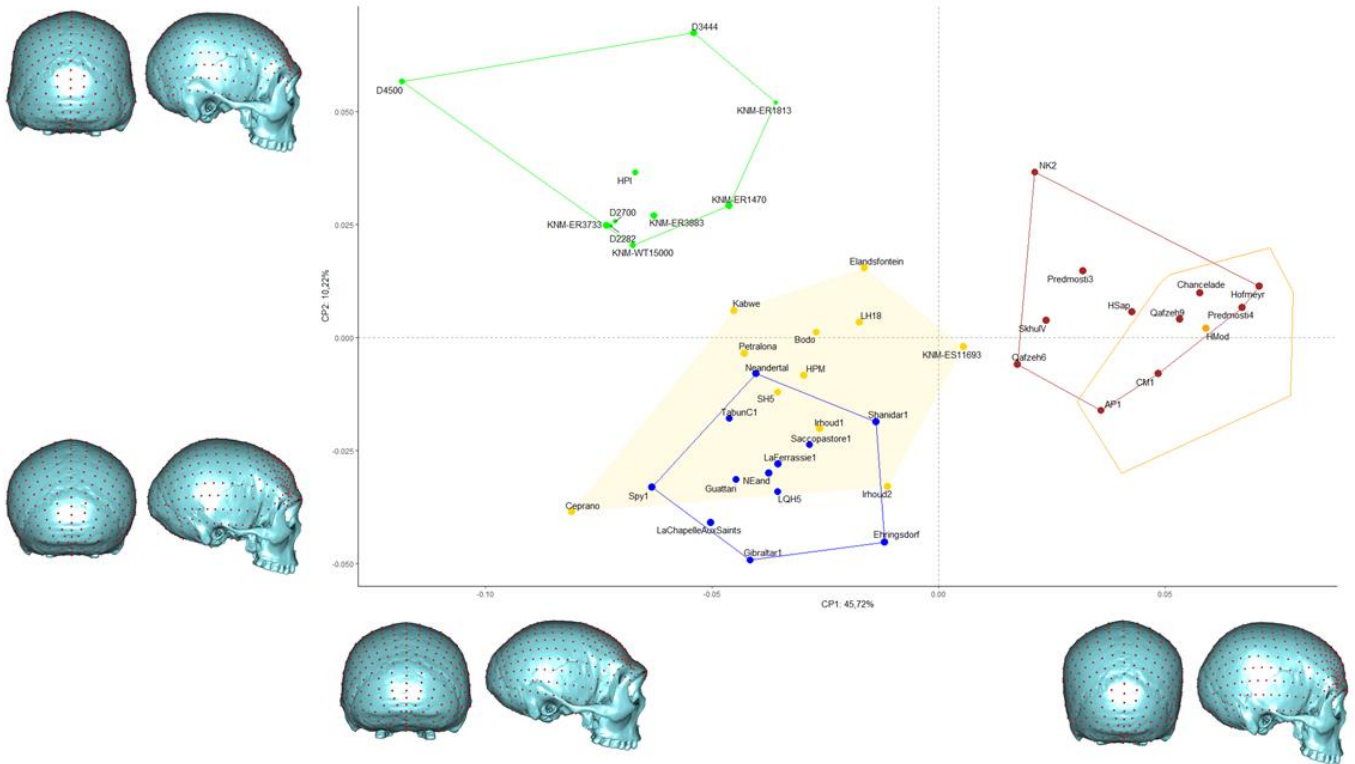


Figure 2. ACP des conformations de la calvaria des spécimens de l'étude suivant les deux premières composantes (CP1 et CP2). Les modélisations en 3D représentent les conformations de la calvaria pour les valeurs extrêmes de chaque CP en *norma lateralis* et *norma occipitalis*. Le centroïde de chaque groupe est figuré par un point : HPI pour le groupe des hominines du Pléistocène inférieur, NEand pour celui des *H. neanderthalensis*, HPM pour les hominines du Pléistocène moyen, HSap pour les *H. sapiens* fossiles et HMod pour les Hommes modernes historiques.

Les différences de conformations associées à la dispersion des spécimens le long de l'axe de la CP1 concernent principalement une extension de la calvaria vers le haut et vers l'avant pour les valeurs positives (Fig.2). La voûte crânienne s'étire au niveau du bregma et le frontal s'étend en hauteur au-dessus de la face. La structure supra-orbitale se gracilise (i.e. nasion et glabella se positionnent sur le même plan). En largeur, la calvaria se développe médio-latéralement, notamment au niveau du point le plus antéroinférieur de l'écaïlle du temporal. Par ailleurs, le processus zygomatique se gracilise et la *crista supramastoïde* au niveau de l'auriculaire est moins marquée. Les parois des pariétaux sont légèrement divergentes et s'étirent au niveau de l'euryon. En longueur, la calvaria semble s'étendre vers l'arrière au niveau du lambda. L'angle formé par l'écaïlle et le plan nucal de l'occipital est arrondi et la dépression pré-lambdatique est moins marquée. Pour les valeurs négatives de la CP1, un aplatissement général de la voûte crânienne au niveau du bregma apparaît nettement. La calvaria s'étire de façon antéro-postérieure, avec notamment une forte projection vers l'avant de la structure supraorbitaire. Cette extension s'observe également au niveau des pariétaux qui divergent dans

la partie postérieure du crâne. De même, en *norma occipitalis*, les pariétaux se développent postérieurement au détriment de la partie supérieure de l'occipital. Par ailleurs, l'angle formé par la calotte occipitale et le plan nucal est plus marqué. Sur la largeur, on note une forte constriction post-orbitaire. La largeur maximale est également située plus bas, au niveau de la *crista supramastoidea*.

Les variations de conformations associées à la CP2 sont plus ténues. Le signal morphologique principal est la largeur plus importante de la calvaria dans sa partie supérieure et dans sa partie antérieure pour les valeurs négatives de la CP2 (Fig.2). La constriction post-orbitaire est en effet moins marquée. On note également une modification de la forme de la partie antérieure du frontal avec le développement d'une bosse dans sa partie médiane. Dans la partie postérieure de la calvaria, on observe un pincement au niveau de la suture lambdoïde associé à l'accroissement vers l'arrière de la calotte occipitale. Par ailleurs, la courbure de la paroi des pariétaux s'accroît et l'euryon se place en position intermédiaire. Les valeurs négatives de la CP2 tendent en effet à être associées à une conformation « en bombe » de la calvaria, caractéristique des Néandertaliens, en *norma occipitalis*. Au niveau des valeurs positives de la CP2, la calvaria présente dans sa partie postérieure une morphologie plus globulaire, avec une courbure des deux plans de l'occipital plus régulière ainsi qu'une dépression pré-lambdatique moins prononcée. La partie antérieure de la voûte présente un os frontal plus fuyant et moins large dans sa partie postérieure, avec une constriction post-orbitaire plus marquée en *norma verticalis*.

L'analyse permet de mettre en exergue trois regroupements principaux : celui des *Homo* du Pléistocène inférieur (HPI), celui des hominines du Pléistocène moyen (HPM) et des Néandertaliens et celui des *H. sapiens*. La première CP (CP1) sépare les Hommes modernes du reste des spécimens de l'échantillon. Ceux-ci se regroupent exclusivement du côté des valeurs positives de la CP1. On observe que les Hommes actuels se concentrent du côté des valeurs positives les plus hautes, à la droite des Hommes modernes fossiles. Au contraire, les autres spécimens de l'échantillon ont des valeurs négatives pour cette composante, à l'exception notable de KNM-ES 11693. Ce dernier se rapproche du spécimen levantin Qafzeh 6. On observe ainsi globalement un signal qui semble suivre un gradient d'ancienneté des spécimens, des valeurs positives aux valeurs négatives de la CP1, qui illustre les différences de conformations majeures entre ces spécimens, mais aussi les différences de taille. En effet, les individus présentant des valeurs négatives ont tendance à être de plus petites tailles que les individus ayant des valeurs positives. Le groupe des HPI et des HPM présentent une importante

dispersion le long de cet axe. Il est à noter la position extrême du spécimen D4500 par rapport aux autres membres du groupe des HPI et de Ceprano par rapport à celui des HPM. De même, parmi les *H. neanderthalensis*, Spy 1 occupe une position relativement excentrée par rapport au reste du groupe et semble se rapprocher de la conformation du spécimen de Ceprano. Par ailleurs, les HPM et les Néandertaliens qui présentent les valeurs les plus négatives sont situés au même niveau que les HPI présentant les valeurs les plus hautes, i.e. les *H. habilis* KNM-ER 1813 et KNM-ER 1470.

La seconde CP (CP2) regroupe la plupart des *H. sapiens*, des Néandertaliens et des hominines du Pléistocène moyen. Les individus qui composent ces trois groupes présentent une dispersion relativement homogène le long de la CP2, majoritairement du côté des valeurs négatives. On note cependant la position excentrée de l'*H. sapiens* NK2 par rapport au reste des Hommes modernes. De même, les Néandertaliens La-Chapelle-Aux-Saints, Gibraltar 1 et Ehringsdorf H présentent les valeurs les plus négatives de l'échantillon et se détachent des autres spécimens. Deux regroupements semblent également émerger dans la répartition des HPI. L'un, fortement excentré par rapport au centroïde du groupe et positionné au niveau des valeurs les plus positives de la CP2, est formé par les spécimens D3444, D4500 et KNM-ER 1813. L'autre est au contraire plus proche du reste des spécimens de l'échantillon, dans la zone de recoupement avec les *Homo sapiens* et les HPM.

Les spécimens du PM présentent une large dispersion suivant les deux premières CP. Plusieurs spécimens partagent de fortes affinités avec les Néandertaliens, notamment Irhoud 1, Irhoud 2 et le spécimen de la Sima de los Huesos (Espagne), SH5. On note par ailleurs deux tendances principales, avec d'un côté le fossile européen Petralona et le spécimen africain Kabwe dont les conformations se rapprochent de celles observées au Pléistocène inférieur, et de l'autre les individus LH18, Elandsfontein et KNM-ES 11693 qui se rapprochent des *Homo sapiens*. La position extrême de Ceprano rejoint les observations qui ont été faites quant à sa morphologie particulière (voir notamment Mounier et al., 2011 ; Manzi, 2016 ; Di Vincenzo et al., 2017). Le fossile africain Bodo se situe quant à lui en position intermédiaire, entre ces deux tendances.

2. Analyse discriminante linéaire (ADL) : projection *a posteriori* des HPM

Nous avons exclu du calcul des fonctions discriminantes les HPM de manière à les projeter *a posteriori* dans l'analyse. Les 8 premières composantes principales ont été utilisées comme variables pour cette analyse. Le nombre de variables sélectionnées doit en effet être inférieur au nombre d'individus du plus petit groupe à discriminer (i.e. le groupe des HPI se compose de 9 spécimens). Elles représentent 80,12% de la variance totale (Tabl.3). Par ailleurs, le groupe des *Homo sapiens* a été réduit à 12 individus de manière que la distribution de chaque variable soit normale, tout en gardant la variabilité morphologique la plus importante possible. L'analyse a ainsi été réalisée avec 3 groupes issus de notre échantillon : les *H. neanderthalensis*, les HPI et les Hommes modernes.

Nous testons dans un premier temps la normalité multivariée (Tabl.4) puis univariée (Tabl.5) des composantes principales que nous utilisons comme variables dans l'analyse discriminante.

Test	Statistique	p value	Normalité
Mardia Skewness	136,737	0,141	Oui
Mardia Kurtosis	0,457	0,648	Oui

Tableau 4. Tests de normalité multivariée. Le coefficient d'asymétrie (i.e. skewness) et le kurtosis indiquent une distribution normale des variables (avec $p > 0.05$).

Test de Shapiro-Wilk	Variable	Statistique	p value	Normalité
1	CP1	0.9356	0.0564	Oui
2	CP2	0.9685	0.4583	Oui
3	CP3	0.9789	0.7656	Oui
4	CP4	0.9431	0.0915	Oui
5	CP5	0.9649	0.3728	Oui
6	CP6	0.9777	0.7304	Oui
7	CP7	0.9686	0.4606	Oui
8	CP8	0.9838	0.9002	Oui

Tableau 5. Tests de normalité univariée de Shapiro-Wilk appliqué à chaque composante utilisée pour l'analyse discriminante. Toutes les variables ont une distribution normale (avec $p > 0.05$).

L'application du test M de Box (Tabl.6) permet de rejeter l'hypothèse H_0 de non-égalité des matrices de covariance de nos trois groupes, avec $X^2 = 63,32$ et $p = 0,758$. De fait, les matrices de covariances peuvent être considérées comme égales.

Test M de Box	
X^2	63,32
ddl	72
p-value	0,758

Tableau 6. Résultats du test M de Box sur les matrices de covariance des trois groupes définis *a priori* pour l'analyse discriminante.

Enfin, nous avons testé l'homogénéité des matrices de variance pour chaque variable à l'aide du test de Levene (Tabl.7). Toutes les matrices de variance peuvent être considérées comme égales, avec $p > 0,01$.

Tests de Levene	Variable	ddl1	ddl2	F value	Pr(>F)
1	CP1	2	29	0,406	0,670
2	CP2	2	29	0,355	0,704
3	CP3	2	29	0,101	0,904
4	CP4	2	29	1,992	0,155
5	CP5	2	29	1,248	0,302
6	CP6	2	29	1,140	0,334
7	CP7	2	29	3,700	0,037
8	CP8	2	29	0,714	0,498

Tableau 7. Tests de Levene de l'homogénéité des matrices de variance appliqués à chaque variable de notre analyse. Toutes les variances peuvent être considérées comme égales (avec $p > 0,01$).

La première fonction discriminante (FD1) représente 74,91% de la variance totale (Fig.3). Principalement affectée par la CP1, elle sépare nettement les spécimens du Pléistocène inférieur, qui se regroupent du côté des valeurs négatives, et les *H. neanderthalensis* et Hommes modernes, qui présentent des valeurs positives. La FD2 représente quant à elle 25,09% de la

variance totale. Son calcul est majoritairement influencé par la CP3 et, dans une moindre mesure, par les CP4 et 8. Elle isole le groupe des Néandertaliens, qui se concentrent au niveau des valeurs positives.

Composantes principales	Coefficients des fonctions discriminantes	
	FD1	FD2
1	2,648	-1,425
2	-1,578	-1,761
3	0,395	0,446
4	0,696	0,107
5	0,145	-0,037
6	-0,571	-0,292
7	-0,012	-0,029
8	-0,329	0,147

Tableau 8. Coefficients des fonctions discriminantes pour chaque composante. La CP1 contribue largement au calcul de la FD1. Le calcul de la FD2 est plus influencé par la CP3 et, dans une moindre mesure, par les CP 4 et 8.

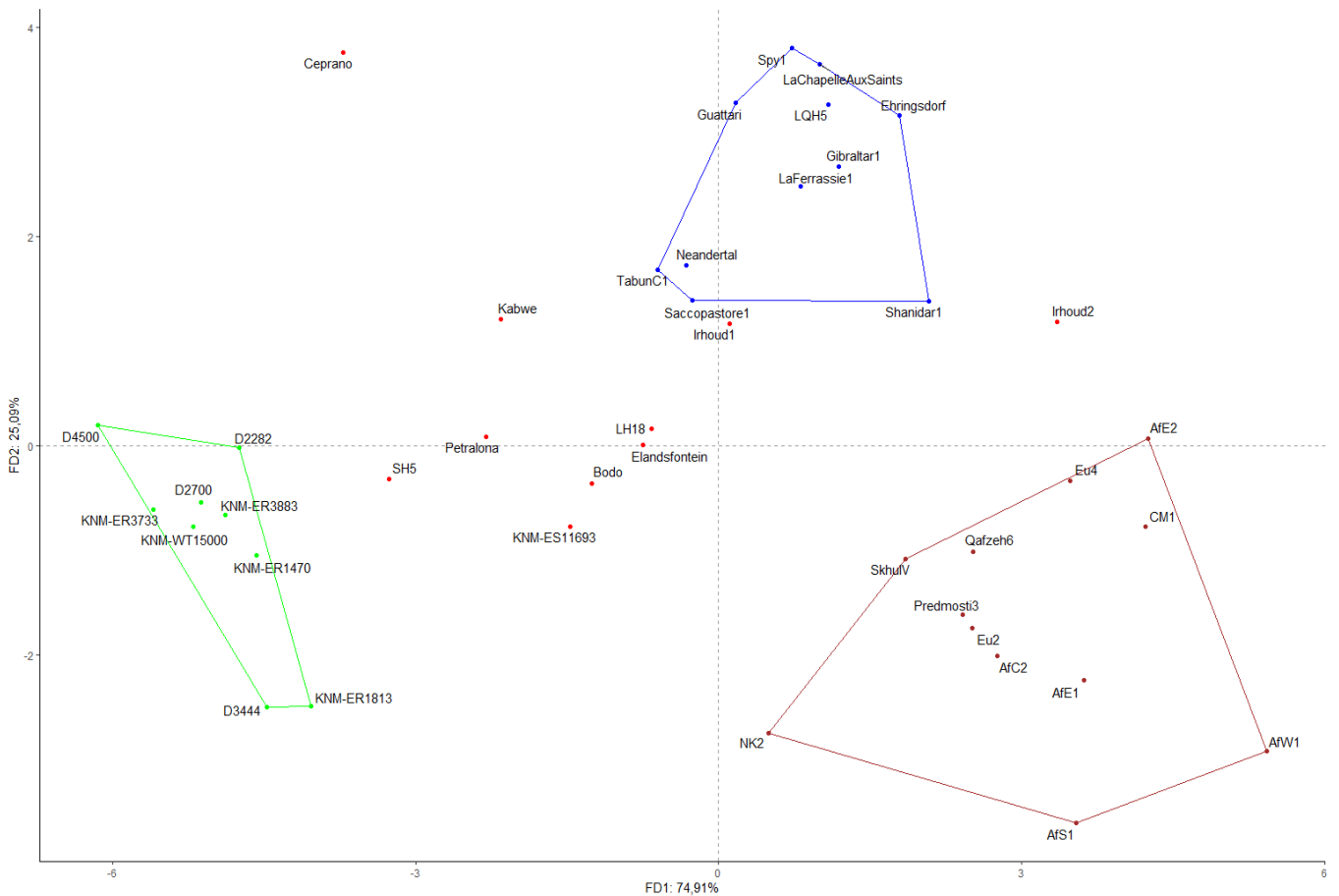


Figure 3. Analyse discriminante linéaire réalisée à partir des données de l'ACP. Les spécimens du PM projetés *a posteriori* dans l'analyse sont figurés en rouge. Abréviations pour les Hommes modernes historiques : Afe1 : AF.23.0.109 (♂), Afe2 : AF.23.0.112 (♀), AfC2 : AfC-9642 (♀ ?), Afs1 : Kh-1739 (♂), AfW1 : AfW-9538 (♀), Eu2 : Eu-33102 (♂), Eu4 : Eu.26.00.1 (♀).

La FD1 sépare les HPI du reste de l'échantillon (Fig.3). Les Hommes modernes et les Néandertaliens se recoupent en partie au niveau des valeurs positives les plus faibles. La dispersion des Néandertaliens et des spécimens du Pléistocène inférieur est assez homogène et peu importante. On note cependant la position assez excentrée du spécimen Shanidar 1. Au contraire, les *H. sapiens* présentent une large dispersion ainsi qu'une distribution moins homogène, avec des individus placés dans des positions extrêmes par rapport au reste du groupe. Sur la première fonction, les *H. sapiens* fossiles Qafzeh 6, Předmostí III et Skhül V et les spécimens historiques masculins se regroupent en majorité dans la partie centrale du nuage de points des Hommes modernes, dans la zone de recoupement avec les Néandertaliens. Cela rejoint ce que nous avons observé sur la CP1, ce qui est attendu étant donné que la FD1 a été principalement calculée à partir de cette dernière. Les individus historiques de sexe féminin et le spécimen fossile CM1 occupent l'extrémité droite du nuage de point des Hommes modernes.

Le spécimen fossile NK2 occupe seul l'autre extrémité avec une valeur proche de zéro. Du côté des valeurs négatives de la FD1, les spécimens du Pléistocène inférieur sont regroupés de façon homogène. On note que D4500 occupe une position moins extrême que sur la CP1.

La seconde fonction discriminante (FD2), discrimine nettement les *H. neanderthalensis* des deux autres groupes. Les trois groupes sont plus dispersés suivant cette fonction et se dissocient de façon plus nette. Les Hommes modernes et les HPI se concentrent du côté des valeurs négatives de la fonction. Ces deux groupes présentent une dispersion importante. Les spécimens de Dmanissi D4500 et D2282 présentent des valeurs positives et se séparent du reste du groupe. À l'autre extrémité, l'*H. habilis* KNM-ER1813 et le spécimen D3444 présentent des valeurs plus nettement négatives que les autres HPI. En ce qui concerne les *H. sapiens*, les spécimens historiques sont très dispersés et occupent les valeurs les plus extrêmes du groupe suivant l'axe de la FD2. Les Néandertaliens se regroupent quant à eux du côté des valeurs positives.

Les hominines du PM, dont la position a été calculée *a posteriori* à partir des deux fonctions discriminantes, occupent en majorité une position intermédiaire par rapport aux trois groupes prédéfinis, au centre du plan formé par les deux fonctions. Plusieurs tendances sont décelables pour les HPM. Premièrement, certains des individus présentent des affinités plus prononcées avec l'un des trois groupes de notre analyse. On note que les spécimens africains du Pléistocène moyen tardif Irhoud 1, Irhoud 2 et Kabwe 1 partagent de fortes affinités de conformation avec les Néandertaliens. Ainsi, Irhoud 1 se place sur la limite du nuage de points du groupe des *H. neanderthalensis*, à proximité immédiate du spécimen ancien Saccopastore 1. Irhoud 2 se place à droite du groupe des Néandertaliens et semble partager plus d'affinités avec Shanidar 1, qui provient du Moyen Orient. De même, Kabwe 1 se rapproche de la conformation du spécimen levantin Tabun C1.

Les individus européens du Pléistocène moyen tardif présentent quant à eux une importante variabilité morphologique. Ceprano occupe une position singulière, isolé à gauche du nuage de points du groupe des Néandertaliens. Il se positionne nettement du côté des valeurs négatives de la FD1, à l'instar des HPI, sans pour autant entrer dans la zone de recouvrement de ce groupe. Parmi les individus qui occupent une position intermédiaire, le spécimen SH5 de la Sima de los Huesos semble se rapprocher de la conformation observée au Pléistocène inférieur. Une tendance que l'on observe également pour Petralona, qui occupe quant à lui une place légèrement plus intermédiaire. La position de ces spécimens est relativement inattendue et semble en désaccord avec les résultats de l'ACP (Fig.2). Cela peut s'expliquer par le fait que la

CP2 n'entre pratiquement pas dans le calcul des deux fonctions discriminantes. Les individus africains Bodo, Elandsfontein et LH18 se placent dans une position centrale par rapport aux trois groupes. En ce qui concerne le spécimen de Kabwe 1, il est relativement excentré par rapport aux spécimens qui présentent conformation intermédiaire et se rapproche du groupe des *H. neanderthalensis*. Enfin, KNM-ES 11693 se positionne plus bas sur la FD2. Il semble occuper une place intermédiaire entre le nuage de points des HPI et celui des Hommes modernes.

Nous avons estimé la fiabilité de la classification des spécimens dans les 3 groupes définis *a priori* de l'analyse à l'aide d'une validation croisée (Tabl. en annexes). Sur 10⁵ répétitions, les spécimens ont été classés dans les groupes qui leur ont été attribués à 100%, ce qui indique une classification optimale.

Les résultats des prédictions de classement des HPM dans chacun des trois groupes prédéfinis de l'analyse (Tabl.9) confirment les tendances observées dans la disposition des spécimens du Pléistocène moyen selon les deux fonctions discriminantes. Les spécimens européens SH5 et Petralona sont classés parmi les HPI tandis que Ceprano se place majoritairement dans le groupe des Néandertaliens. Les spécimens africains présentent de forts pourcentages de classement parmi les Néandertaliens. Bodo, Elandsfontein, LH18 et KNM-ES 11693 sont les seuls fossiles classés dans chacun des 3 groupes, ce qui est en accord avec leur position intermédiaire dans l'analyse discriminante. Le spécimen de Kabwe 1, à l'instar du spécimen européen Ceprano, est majoritairement classé parmi les Néandertaliens bien qu'il soit également classé une fois sur cinq parmi les HPI. Irhoud 1 est quant à lui pratiquement exclusivement classé parmi les Néandertaliens et présente un très faible pourcentage de classement parmi les Hommes modernes. Enfin, Irhoud 2 se classe parmi les *H. sapiens*, mais présente un fort pourcentage de classement parmi les *H. neanderthalensis*. On note cependant que les spécimens de Jebel Irhoud ne sont jamais classés parmi les HPI, à la différence des autres spécimens du Pléistocène moyen.

Spécimen	HPI	HSap	NEand
Petralona	96,60%	0,00%	3,40%
Irhoud1	0,00%	0,08%	99,92%
Irhoud2	0,00%	61,70%	38,30%
Kabwe 1	18,60%	0,00%	81,40%
SH5	100,00%	0,00%	0,00%
KNM-ES11693	82,61%	1,06%	16,32%
Elandsfontein	0,55%	1,30%	98,15%
LH18	0,19%	0,85%	98,96%
Bodo	25,64%	1,36%	73,00%
Ceprano	16,87%	0,00%	83,13%

Tableau 9. Résultats des prédictions de classement des HPM dans chacun des trois groupes prédéfinis de l'analyse discriminante, sur 10⁵ répétitions. HPI : Hominines du Pléistocène inférieur ; HSap : *H. sapiens* ; NEand : *H. neanderthalensis*.

3. ADL incluant les hominines du Pléistocène moyen

Afin de tester l'homogénéité des spécimens du Pléistocène moyen, nous avons réalisé une seconde ADL incluant les HPM dans l'analyse. Les tests statistiques réalisés sont disponibles en annexes (Tabl.2 à 5).

Les résultats de l'ADL permettent de mettre en exergue l'existence d'affinités fortes entre les spécimens qui composent ce groupe, mais témoignent également d'une importante variabilité morphologique au Pléistocène moyen. Le calcul de la première fonction discriminante est principalement fondé sur la CP1, la seconde fonction est surtout influencée par la CP2, puis par la CP1 (Tabl.10).

Les résultats de la validation croisée (Tabl.11) indiquent tout d'abord que la classification des *H. sapiens* est excellente. Cela suggère ainsi que la morphologie de la calvaria des Hommes modernes se distingue nettement de celle des spécimens qui composent les trois autres groupes. Il en est de même pour les HPI. Par ailleurs, certains spécimens des groupes d'*H. neanderthalensis* et HPM se classent dans un autre groupe. La validation croisée montre en effet que des *H. neanderthalensis* se placent dans le groupe des HPM. Des HPM se classent quant à eux parmi les Néandertaliens. Ainsi, cela suggère que les HPM présentent à divers degrés des morphologies « transitionnelles » entre celles observées au Pléistocène moyen et celles, plus dérivées, des Néandertaliens.

Composantes principales	Coefficients des fonctions discriminantes	
	LD1	LD2
1	2,315	1,122
2	-1,307	1,569
3	0,372	-0,552
4	0,497	0,030
5	-0,342	-0,005
6	-0,365	0,160
7	0,158	0,005
8	0,049	-0,012

Tableau 10. Coefficients des fonctions discriminantes pour chaque composante. La CP1 contribue largement au calcul de la FD1. Également influencé par la CP1, le calcul de la FD2 est plus influencé par la CP2.

Résultats des validations croisées en fréquence				
	HPI	NEand	HSap	HPM
HPI	9	0	0	0
NEand	0	10	0	1
HSap	0	0	12	0
HPM	0	1	0	9
Résultats des validations croisées en %				
	HPI	NEand	HSap	HPM
HPI	100%	0%	0%	0%
NEand	0%	91%	0%	9%
HSap	0%	0%	100%	0%
HPM	0%	10%	0%	80%
Précision de la classification : 93%				

Tableau 11. Validation croisée incluant le groupe des HPM. Certains spécimens des groupes des *H. neanderthalensis* et des HPM sont classés après validation dans un autre groupe.

Les résultats des prédictions de classement des spécimens du Pléistocène moyen dans chacun des quatre groupes (Tabl.12) montrent l'existence d'une certaine homogénéité dans la morphologie de la calvaria de ces hominines. En effet, 7 spécimens africains (Bodo, Elandsfontein, Kabwe 1, KNM-ES11693 et Irhoud 1) et européens (SH5, Petralona) présentent

plus de 90% de classement parmi les HPM. De plus, on note que les spécimens du Pléistocène moyen présentant un plus faible pourcentage de classement parmi les HPM se classent également dans celui des Néandertaliens (Ceprano, LH18 et Irhoud 2). Par ailleurs, on observe sur la représentation graphique de l'ADL (Fig.4) que le nuage de points des hominines du Pléistocène moyen et celui des Néandertaliens se chevauchent en partie. Les spécimens de Jebel Irhoud, semblent être les spécimens qui partagent le plus d'affinités avec les *H. neanderthalensis*, parmi les HPM. En effet, Irhoud 2 se positionne dans la variabilité des Néandertaliens et Irhoud 1 se situe, à l'instar de sa position sur l'ACP, à proximité de Saccopastore 1. Les autres spécimens du Pléistocène moyen qui présentent un fort pourcentage de classement parmi les Néandertaliens, LH18 et Ceprano, occupent des positions plus excentrées par rapport à ce groupe.

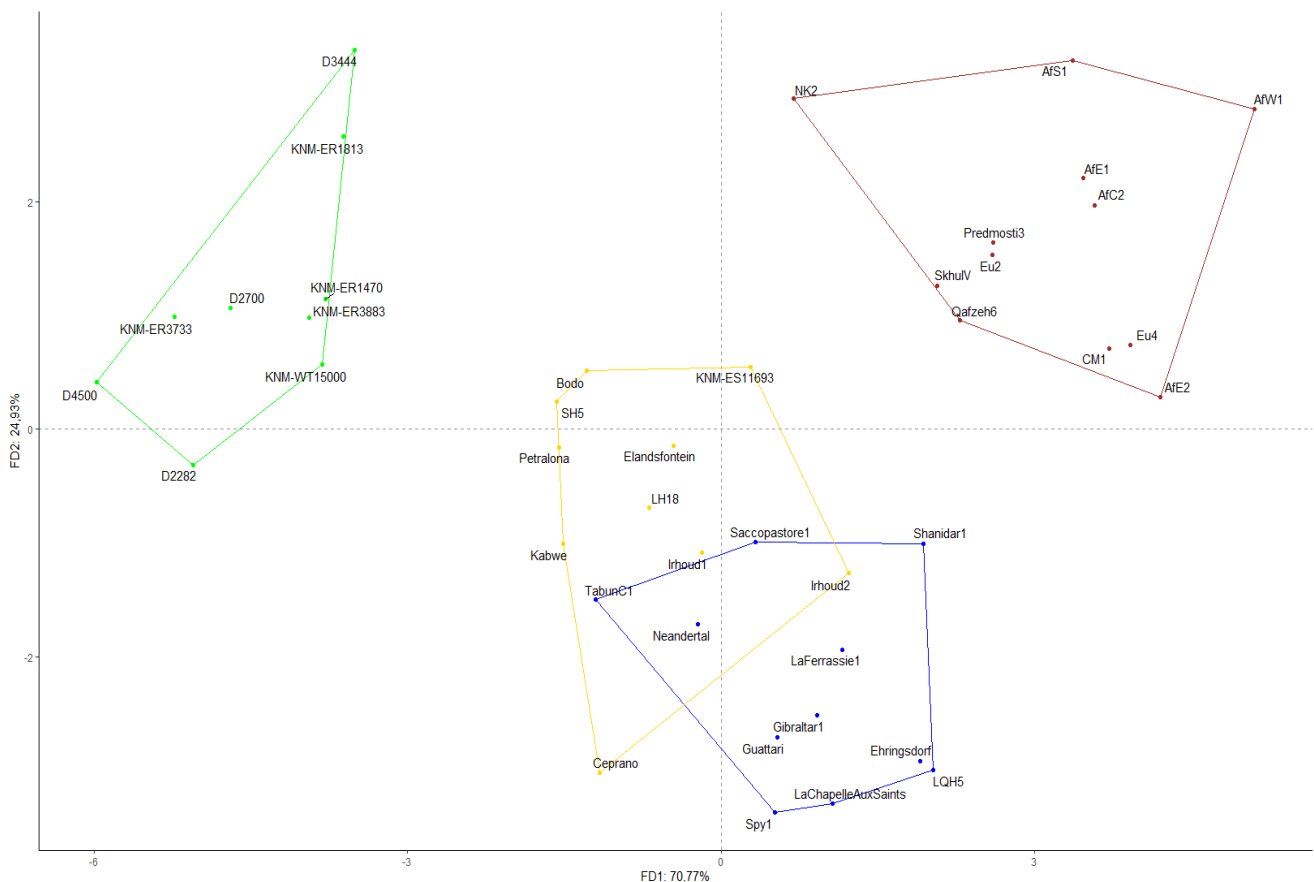


Figure 4. Résultats de l'ADL incluant les HPM (en jaune), sur les deux premières fonctions discriminantes. La première fonction (FD1) représente 70,77% de la variance totale, la seconde (FD2) 24,93%.

	HPI	HPM	Hsap	NEand
D2282	99,80%	0,20%	0,00%	0,00%
D2700	100,00%	0,00%	0,00%	0,00%
D3444	100,00%	0,00%	0,00%	0,00%
D4500	100,00%	0,00%	0,00%	0,00%
KNM-ER1470	99,90%	0,10%	0,00%	0,00%
KNM-ER1813	99,96%	0,04%	0,00%	0,00%
KNM-ER3733	100,00%	0,00%	0,00%	0,00%
KNM-ER3883	99,91%	0,09%	0,00%	0,00%
KNM-WT15000	96,02%	3,98%	0,00%	0,00%
Neandertal	0,00%	41,93%	0,00%	58,07%
Saccopastore1	0,00%	37,17%	0,10%	62,73%
Gibraltar1	0,00%	2,80%	0,00%	97,20%
LaChapelleAuxSaints	0,00%	0,26%	0,00%	99,74%
LaFerrassie1	0,00%	1,71%	0,02%	98,27%
Guattari	0,00%	0,53%	0,00%	99,47%
Ehringsdorf	0,00%	0,56%	0,00%	99,43%
LQH5	0,00%	0,03%	0,00%	99,97%
Shanidar1	0,00%	1,89%	4,71%	93,40%
TabunC1	0,05%	63,11%	0,00%	36,84%
Spy1	0,00%	0,02%	0,00%	99,98%
CM1	0,00%	0,00%	99,97%	0,03%
Predmosti3	0,00%	0,01%	99,98%	0,01%
Qafzeh6	0,00%	0,23%	99,47%	0,30%
SkhulV	0,00%	0,76%	99,14%	0,10%
NK2	0,00%	0,31%	99,68%	0,01%
AfC2	0,00%	0,00%	100,00%	0,00%
AfE1	0,00%	0,00%	100,00%	0,00%
AfE2	0,00%	0,00%	99,93%	0,07%
AfS1	0,00%	0,00%	100,00%	0,00%
AfW1	0,00%	0,00%	100,00%	0,00%
Eu2	0,00%	0,05%	99,94%	0,01%
Eu4	0,00%	0,00%	99,98%	0,02%
Petralona	0,16%	99,69%	0,00%	0,15%
Irhoud1	0,00%	90,03%	0,01%	9,97%
Irhoud2	0,00%	18,16%	0,44%	81,39%
Kabwe1	0,03%	99,25%	0,00%	0,72%
SH5	0,21%	99,75%	0,00%	0,04%
KNM-ES11693	0,00%	99,88%	0,09%	0,03%
Elandsfontein	0,01%	97,46%	0,03%	2,51%
LH18	0,04%	75,09%	0,01%	24,86%
Bodo	0,79%	98,88%	0,01%	0,32%
Ceprano	0,00%	54,76%	0,00%	45,23%

Tableau 12. Résultats des prédictions de classement des spécimens sur 10⁵ répétitions, lorsque l'on inclut le groupe des HPM *a priori* dans l'ADL.

III. Discussion

La première analyse discriminante linéaire que nous avons réalisée sépare de façon optimale les trois groupes prédéterminés. Elle permet de mettre en exergue l'existence d'une conformation homogène chez les *H. sapiens* et les *H. neanderthalensis*. Les spécimens du Pléistocène inférieur (i.e. *H. habilis*, *H. erectus/ergaster* et *H. georgicus*, voir Leakey et al., 1964 ; Stringer, 1984 ; Wood, 1994 ; Gabounia et al., 2002) se démarquent également dans notre analyse, leurs morphologies étant très différentes des Hommes modernes et des Néandertaliens. Les spécimens africains et européens du Pléistocène moyen, quant à eux, sont plus difficiles à rassembler au sein d'un groupe homogène. Cette situation s'explique tout d'abord par le fait que la position des fossiles du Pléistocène moyen dans la figure 3 est le résultat de la projection *a posteriori* dans l'espace défini par la discrimination entre les trois groupes prédéterminés, l'homogénéité du groupe n'est donc pas renforcée artificiellement par l'analyse discriminante. En effet, ils présentent une importante variabilité morphologique qui complexifie leur attribution taxonomique et la détermination de leurs positions phylogénétiques. Dans nos analyses, malgré une certaine dispersion, les HPM présentent de fortes affinités de conformation.

Les analyses que nous avons réalisées montrent en effet qu'au sein de notre échantillon d'étude, la morphologie des spécimens européens et africains du Pléistocène moyen se distingue des trois groupes de comparaison. Les HPM comportent des affinités morphologiques intragroupe importantes, comparables à celles des autres groupes, notamment celui des Néandertaliens et des HPI (Tabl.12). Cela semble en accord avec l'existence d'une espèce afro-européenne unique au Pléistocène moyen, *H. heidelbergensis s.l.* (Stringer, 1983 ; Rightmire, 1998, 2008 ; Mounier, 2009, 2011). Les fossiles de notre échantillon d'étude occupent également une position intermédiaire, présentant des affinités à des degrés divers avec les trois groupes de comparaison, dans chacune de nos analyses. On remarque qu'une partie de la variabilité morphologique des HPM se superpose à celle des Néandertaliens et que les spécimens africains présentent, dans des proportions différentes, des affinités avec les *H. sapiens*. Cela suggère qu'au Pléistocène moyen, au regard des origines géographiques et des chronologies des fossiles étudiés, des populations d'hominines ont pris part dans des proportions différentes aux lignées des Néandertaliens et des Hommes modernes (Lahr and Foley, 1998 ; Braüer, 2008 ; Mirazón-Lahr, 2016 ; Scerri et al., 2018). Au sein de notre échantillon, des tendances évolutives semblent décelables.

On note tout d'abord que les fossiles les plus anciens de notre échantillon d'étude, les spécimens africains Bodo et Elandsfontein, datés avec peu de précision à environ 600 ka (Clark et al., 1994 ; Klein et al., 2007), occupent sur l'ACP et les ADL des positions parmi les plus intermédiaires. Ces deux fossiles sont souvent décrits comme les spécimens les plus anciens présentant une morphologie qui se différencie nettement des *H. erectus s.l.* (Hublin, 2001 ; Rightmire, 2009, 2015). En effet, ils présentent une réduction de la carène sagittale du frontal, une structure supraorbitaire moins projetée, une augmentation de la capacité crânienne, ainsi qu'une constriction post-orbitaire moins marquée (Lieberman, 2011). Par ailleurs, Mounier et Mirazón-Lahr (2016) ont suggéré, à l'aide d'une méthode de modélisation combinant maximum de vraisemblance et morphométrie géométrique, que l'ancêtre commun le plus récent des Hommes modernes et des Néandertaliens devait vivre en Afrique aux environs de 700 ka et présenter plus d'affinités morphologiques avec *H. neanderthalensis*. En effet, comme cela a été montré par Trinkaus (2003, 2006), la morphologie des Hommes modernes est plus dérivée que celle des Néandertaliens. Il semble dès lors logique que la morphologie de l'ancêtre commun à ces deux lignées présente plus d'affinités avec celle des *H. neanderthalensis*. L'étude de Schlebusch et collègues (2017) menée sur le génome de populations anciennes de chasseurs-cueilleurs et d'agriculteurs originaires d'Afrique du Sud, a permis de confirmer que cet ancêtre commun vivait en Afrique il y a environ 600 ka. Cela semble donc expliquer la grande proportion de classement parmi les Néandertaliens de Bodo et Elandsfontein dans la première ADL (Tabl. 9). Il est intéressant de noter que le spécimen éthiopien Bodo présente une classification plus intermédiaire que le spécimen sud-africain Elandsfontein, avec un pourcentage important d'affinités avec les HPI (Tabl.9).

On observe que Kabwe 1 et KNM-ES11693 sont relativement éloignés l'un de l'autre sur les ADL (Fig.3 et 4) ainsi que sur l'ACP, le long de la CP2 (Fig.2). Le premier semble en effet présenter plus d'affinités avec les HPI quand le second se rapproche de la conformation des *H. sapiens*. LH18 occupe quant à lui une position plus intermédiaire. Kabwe 1 a souvent été placé parmi les premiers fossiles à se distinguer morphologiquement des *H. erectus*, à l'instar de Bodo et Elandsfontein (voir notamment Rightmire, 2001). Désormais daté à 299 ± 25 ka (Grün et al., 2020), ce spécimen présente une morphologie moins dérivée que celles des spécimens LH18 et KNM-ES11693 datés approximativement de la même période (Manega, 1995 ; Klein et al., 2007). On observe sur Kabwe 1 une structure supraorbitaire très saillante ainsi qu'un frontal bas présentant une carène sagittale, caractère que l'on retrouve chez les *H. erectus*. LH18 et KNM-ES 11693 présentent quant à eux une voûte crânienne plus haute, ne possèdent pas de

carène sagittale sur le frontal et la structure supraorbitaire du spécimen de Laetoli est moins prononcée. Ils sont parfois classés parmi les précurseurs des *H. sapiens* anatomiquement modernes (Schwartz and Tattersall, 2010 ; Lieberman, 2011). On note par ailleurs que LH18 se classe une fois sur quatre parmi les *H. neanderthalensis* de notre échantillon dans l'ADL (Tabl.12), ce qui semble pouvoir s'expliquer notamment par la projection vers l'arrière de la calotte de l'occipital de cet individu. De même, le haut pourcentage de classement de KNM-ES 11693 parmi les HPI dans la première ADL (Tabl.9) semble être dû à la présence d'une angulation relativement importante du frontal, prolongée sur les pariétaux sous la forme de lignes temporales, qui se retrouve également chez certains HPI de notre échantillon. Ces différences morphologiques entre des spécimens chronologiquement proches à l'échelle du Pléistocène moyen, semblent soutenir l'hypothèse de l'existence de populations d'hominines diverses en Afrique à cette période.

Les calvarias des spécimens européens de notre échantillon (i.e. SH5, Petralona et Ceprano) présentent une importante variabilité morphologique. On observe tout d'abord qu'à la différence des spécimens africains, lors de la classification croisée, les fossiles européens ne sont jamais classés en tant qu'*H. sapiens*, même dans des proportions très faibles. En effet, ils partagent des affinités exclusivement avec les HPI et les Néandertaliens. Ceprano se distingue dans les analyses par une position largement excentrée par rapport au reste des HPM, mais également par rapport aux autres groupes. Ce spécimen présente en effet une morphologie particulière avec des caractères plésiomorphes, tels qu'un *torus angularis parietalis* ou la coïncidence de l'inion et de l'opisthocrânion, et des caractères dérivés partagés par les autres spécimens du Pléistocène moyen, notamment la forme de la région supraorbitaire, concave au niveau de la glabelle (Mounier et al., 2011). Nos analyses classent en grande partie Ceprano dans le groupe des *H. neanderthalensis* bien qu'il ne présente pas d'apomorphies attribuables à cette espèce (Manzi et al., 2016 ; Di Vincenzo et al., 2017). Cela peut s'expliquer par la singularité de sa morphologie par rapport aux HPM. Il est également le fossile européen du Pléistocène moyen qui présente le pourcentage de classement le plus bas au sein de ce groupe (Tabl.12). Par ailleurs, il se classe parmi les HPI et les Néandertaliens dans les mêmes proportions que le spécimen africain Kabwe 1 (Tabl.9).

Petralona occupe une position intermédiaire dans nos analyses et semble partager plus d'affinités avec les spécimens africains Bodo et Kabwe 1 ainsi qu'avec SH5. Daté de façon peu précise entre 150 et 250 ka (Grün, 1996), certains auteurs préfèrent retenir un âge d'environ 400 ka en association avec l'assemblage faunique découvert sur le site (Stringer, 1983 ; Balzeau

et al., 2017). Petralona s'inscrit largement dans la variabilité morphologique observée au Pléistocène moyen selon la seconde ADL (Tabl.12). Il partage avec le spécimen d'Elye Springs (i.e. KNM-ES 11693) et SH5 un fort classement parmi les HPI dans la première ADL (Tabl.9).

Le spécimen SH5 s'inscrit sur l'ACP au sein de la variabilité morphologique des Néandertaliens mais il ne présente dans les ADL pratiquement aucun classement parmi ce groupe (Tabl.9 et 12). En effet, l'individu de la Sima de los Huesos présente des similarités de conformations avec les HPI, mises en exergue dans la première ADL, telles qu'une faible courbure de la calotte de l'occipital en *norma lateralis*, un temporal convexe, une largeur maximale basse ainsi que des pariétaux aux parois parallèles. Il présente cependant une fosse sus-orbitaire, à la différence de Ceprano et Petralona, un caractère interprété comme autapomorphique des *H. neanderthalensis* (Balzeau et Rougier, 2010). La morphologie de la calvaria de SH5, qui présente en outre une plus faible capacité crânienne, est cependant unique au sein de l'enregistrement fossile de la Sima de los Huesos. Par conséquent, ce fossile a été décrit comme appartenant à un individu de sexe féminin ou à un mâle de petite taille (Arsuaga et al., 1997b ; Lorenzo et al., 1998). Ainsi, SH5 semble se distinguer de la variabilité morphologique des individus de la Sima de los Huesos, dont la calvaria présente une conformation généralement plus proche de celle des Néandertaliens (Martínez et Arsuaga, 1997).

Si l'on retient la datation de Ceprano entre 430 et 385 ka (Manzi et al., 2010) et sa morphologie intermédiaire entre les *H. erectus* et les autres HPM, il est probable que ce fossile soit issu d'une population venue d'Afrique en Europe au début du Pléistocène moyen. En effet, l'arrivée abrupte de l'Acheuléen en Europe à environ 700 ka est documentée dans la péninsule italienne sur le site de Notarchirico dans le Basilicate, ainsi qu'à La Noira et Moulin Quignon, dans le centre de la France (Moncel et al., 2020a et b). L'arrivée sporadique de nouvelles populations d'hominines en Europe a alors pu être favorisée par l'extension des herbages vers de plus hautes latitudes durant la Transition du Pléistocène moyen (i.e. de 1,25 Ma à environ 700ka ; Dean et al., 2015) et l'ouverture consécutive de couloirs de migration depuis l'Afrique de l'Est notamment (Abbate et Sagri, 2012 ; Head et Gibbard, 2015 ; Beyin et al., 2019). De plus, l'instabilité climatique aurait engendré au Pléistocène moyen une importante discontinuité démographique en Europe, avec notamment des épisodes de colonisation vers le Nord pendant les interglaciaires et des périodes glaciaires durant lesquelles n'auraient subsisté que les populations du Sud de l'Europe et du Levant, favorisant les effets de goulot d'étranglement et menant parfois à des extinctions (Dennell et al., 2011). Par ailleurs, Mounier (2009, 2011),

Stringer (2012) et Rightmire (2015, 2017) ont montré les fortes similarités morphologiques de Petralona avec les spécimens africains du Pléistocène moyen, notamment Kabwe 1. Il semble donc très probable que ce spécimen soit issu d'une population très proche phylogénétiquement des spécimens africains et que des contacts répétés eurent lieu entre des populations des deux continents. Cette hypothèse est notamment corroborée par une étude paléoenvironnementale réalisée par Bailey et collègues (2019) qui a permis de montrer que les périodes de bas niveau marin (i.e. correspondant aux transitions entre les périodes glaciaires et interglaciaires) étaient accompagnées dans le bassin méditerranéen de meilleures conditions climatiques durant les derniers 400 ka, ce qui a pu favoriser la mobilité des hominines, notamment le long des littoraux. Les découvertes récentes de sites présentant une industrie lithique acheuléenne dans l'archipel grec (Galanidou et al., 2013 ; Tourloukis et Harvati, 2018 ; Tsakanikou et al., 2020), semblent également montrer l'existence d'une voie de migration suivant les côtes du Sud de l'Europe à cette période.

Les spécimens marocains Irhoud 1 et 2 occupent des positions comparables aux autres spécimens du Pléistocène moyen par rapport au centroïde de leur groupe sur l'ACP (Fig.2). Sur la première ADL (Fig.3), les deux individus sont beaucoup plus excentrés et sont les seuls HPM du côté des valeurs positives de la FD1, à l'instar de la majorité des Néandertaliens. Il est à noter que sur l'ensemble de nos analyses, les fossiles de Jebel Irhoud se placent à proximité immédiate des Néandertaliens. Ainsi, parmi les HPM, ce sont les spécimens qui semblent partager le plus d'affinités avec les *H. neanderthalensis*. Cela est en accord avec ce que nous avons montré lors d'un précédent travail portant sur ces deux spécimens et utilisant la méthode de la morphologie comparée sur un échantillon de comparaison analogue (Hautavoine, 2020). La morphologie de la calvaria d'Irhoud 1 et 2 présente des caractères communs aux hominines du Pléistocène moyen associés à certaines configurations morphologiques que l'on observe plus généralement chez les Néandertaliens, telles que la crête supra-mastoïdienne qui ne se situe pas dans le prolongement de l'arcade zygomatique ou la présence d'un méplat de part et d'autre de la suture pariétale accompagné d'un élargissement du crâne dans sa partie postérieure (Bruner et Pearson, 2012 ; Bruner et al., 2018). On observe par ailleurs qu'Irhoud 1 se rapproche sur nos analyses de la conformation de Saccopastore 1 (Fig.2-4), un Néandertalien ancien qui ne présente pas toutes les apomorphies observées chez les *H. neanderthalensis* plus tardifs, dits « classiques » (i.e. le modèle de l'Accrétion, Condemi, 1989 ; Dean et al., 1998). Irhoud 2 se rapproche quant à lui de la conformation du Néandertalien Shanidar 1, qui présente la voûte crânienne la plus haute de l'enregistrement fossile pour cette espèce (Stringer et Trinkaus,

1981 ; Trinkaus, 1982). Les temporaux d'Irhoud 1 et 2 présentent quant à eux des affinités plus fortes avec les *H. sapiens*, notamment avec les spécimens du Levant Skhūl V et Qafzeh 6 (Hublin, 2001). En effet, la configuration observée au niveau de la cavité glénoïde notamment est concordante avec le massif facial orthognathe que présentent les spécimens de Jebel Irhoud. Cette morphologie associant une calvaria retenant des caractères plésiomorphes à une face d'aspect plus « moderne » ainsi qu'une nouvelle datation à environ 315 ka (Richter et al., 2017), ont permis à Hublin et collègues, dans une étude utilisant la morphométrie géométrique (2017), de montrer que ces hominines constituent la première étape de la lignée de l'homme moderne. La mosaïque de caractères plésiomorphes et plus « modernes » que l'on observe chez ces individus, rappellent les spécimens d'Afrique du Sud et de l'Est du Pléistocène moyen tardif. Ainsi, cela suggère que des lignées réparties sur l'ensemble du continent africain ont contribué à celle des hommes modernes (Hublin et al., 2017). Cependant, suivant des fluctuations démographiques et géographiques, ces populations ont pu prendre part à la lignée menant à l'homme moderne dans des proportions différentes (Mirazón-Lahr, 2016 ; Mounier et Mirazón-Lahr, 2019).

Une étude génétique réalisée sur un fémur provenant du site de la Sima de los Huesos a montré que l'ADNn (i.e. ADN nucléaire) des individus de ce site présente de fortes similarités avec celui des Néandertaliens (Meyer et al., 2016). Cependant, l'ADNmt (i.e. ADN mitochondrial) relevé est plus proche de celui des Dénisoviens (Meyer et al., 2014). Posth et collègues (2017), dans une nouvelle étude génétique réalisée sur un fémur provenant de la grotte de Hohlenstien-Stadel (Allemagne), ont montré que l'ADNmt néandertalien ancestral, partagé par les individus de la Sima de los Huesos et les Dénisoviens, a été remplacé par un ADNmt africain entre 400 et 260 ka. De plus, Petr et collègues (2020) ont montré que des flux de gènes provenant d'Afrique ont également remplacé l'ADN du chromosome Y des populations européennes du Pléistocène moyen entre 450 et 100 ka. Par ailleurs, l'arrivée d'une nouvelle industrie lithique associée à l'Acheuléen dans la péninsule ibérique vers 350 ka présentant des outils sur éclats de plus grandes dimensions (i.e. LCT : « large cutting tools ») suggère qu'elle a été introduite via le détroit de Gibraltar (Gibert et al., 2003 ; Sharon, 2011 ; Santonja et al., 2016). De fait, les spécimens de Jebel Irhoud, étant donné leur morphologie particulièrement proche des Néandertaliens par rapport aux fossiles africains du Pléistocène moyen tardif (Mounier et Mirazón-Lahr, 2019), leur datation et leur origine géographique, pourraient représenter une lignée dont certains membres se seraient hybridés avec une population européenne au Pléistocène moyen. Cependant, cette hypothèse reste difficile à confirmer étant

donné que l'enregistrement fossile pour cette période est lacunaire et présente très peu de fossiles datés avec précision (Hublin, 2013).

Conclusion

Nous avons tenté de déterminer à travers cette étude si le groupe des HPM était homogène, si des relations phylogénétiques pouvaient être déduites de la morphologie de ces spécimens, et si des tendances évolutives étaient décelables au sein de ce groupe. Les conformations de la calvaria des hominines du Pléistocène moyen en Afrique et en Europe présentent tout d'abord une certaine homogénéité. Ce groupe présente dans la validation croisée de la première ADL (Tabl.11) une uniformité comparable à celles des Néandertaliens, ainsi qu'une cohésion importante au sein de la classification croisée de la seconde ADL (Tabl.12). Cette relative uniformité semble compatible avec l'existence d'une espèce unique *H. heidelbergensis s.l.* au Pléistocène moyen (Stringer, 1983 ; Rightmire, 1998, 2008 ; Mounier, 2009, 2011a). Les HPM occupent sur les différentes analyses des positions relativement intermédiaires qui se rapprochent, à des degrés divers, de la variabilité morphologique des *H. neanderthalensis* (Fig.2,3,4 ; Tabl.9). De telles affinités peuvent en partie s'expliquer par le fait que la morphologie des Néandertaliens est moins dérivée que celle des *H. sapiens* (Trinkaus, 2003, 2006). Nos analyses, malgré ce biais morphologique, interprétées à l'aune de données génétiques, archéologiques et paléoenvironnementales nous permettent de proposer plusieurs hypothèses évolutives pour le Pléistocène moyen.

Les spécimens les plus anciens, Bodo, découvert en Ethiopie, et Elandsfontein, mis au jour en Afrique du Sud, présentent les morphologies les plus intermédiaires de notre échantillon. Tous deux étant datés à environ 600 ka, il est probable que leur morphologie se rapproche de celle du dernier ancêtre commun à la lignée des Néandertaliens et des *H. sapiens*, qui aurait vécu en Afrique à cette période (Schlebusch et al., 2017). Ces deux individus présentent toutefois quelques divergences morphologiques qui restent difficile à interpréter étant donné l'imprécision de leur datation et leur éloignement géographique. Il est cependant probable qu'ils aient fait partie d'une même population ou de populations récemment divisées (Bergström et al., 2021).

Les spécimens européens présentent quant à eux des morphologies qui se distinguent plus nettement. La morphologie de Ceprano se différencie du reste de notre échantillon de comparaison et présente des caractères plésiomorphes qui lui donnent un aspect moins dérivé que les autres spécimens du Pléistocène moyen (Manzi et al., 2016). Il semble donc probable qu'il soit issu d'une population venue d'Afrique avant la fixation des caractères tels que la réduction de la constriction post-orbitaire, que l'on observe chez les spécimens Bodo et

Elandsfontein. L'arrivée abrupte de l'Acheuléen dans la péninsule italienne aux environs de 700 ka (Moncel et al., 2020b) et l'extension des herbages vers de plus hautes latitudes lors de la Transition du Pléistocène moyen (Dean et al., 2015) serait par ailleurs compatible avec cette hypothèse. Petralona, dont la datation est incertaine (Stringer, 1983 ; Grün et al., 1996) et SH5, daté à environ 430 ka (Arnold et al., 2014), sont quant à eux beaucoup plus semblables entre eux (Tabl. 9 et 12) et partagent des affinités avec les spécimens africains KNM-ES 11693 et Kabwe 1 notamment. Dès lors, il est possible que des épisodes de migrations aient eu lieu à cette période entre l'Europe et l'Afrique, suivant le littoral du bassin méditerranéen (voir notamment Tourloukis et Harvati, 2018), notamment lors des transitions glaciaire-interglaciaire pendant lesquels un bas niveau marin coïncidait avec une amélioration des conditions climatiques (Bailey et al., 2019). Il est intéressant de noter que la calvaria de SH5 présente une morphologie particulière (Arsuaga et al., 1997b) ne reflétant pas la morphologie généralement observée chez les autres spécimens du site de la Sima de los Huesos, qui se rapproche de celle des Néandertaliens (Martínez et Arsuaga, 1997). Ces individus présentent des autapomorphies sur le massif facial (Arsuaga et al., 2014) qui permettraient de les placer parmi les premiers représentants de la lignée néandertalienne, selon le modèle de l'Accrétion (Condemi, 1989 ; Dean et al., 1998 ; Hublin, 2009). Cette classification est compatible avec les données génétiques relevées sur ce site, qui montrent que les fossiles présentent un ADNn très proche de celui des néandertaliens (Meyer et al., 2016).

Les spécimens LH18, KNM-ES 11693, datés imprécisément entre 200 et 300 ka, et Kabwe 1, daté à 299 ka (Grün et al., 2020) présentent des conformations relativement différentes. En effet, la morphologie de LH18 et KNM-ES 11693 semble plus dérivée, avec une augmentation de la hauteur de la voûte crânienne associée à une réduction relative de la structure orbitaire. Pour cette raison, LH18 et KNM-ES 11693 sont placés par certains auteurs parmi les précurseurs des *H. sapiens* anatomiquement modernes (Tattersall et Schwartz, 2010 ; Lieberman, 2011). Kabwe 1 présente quant à lui des caractères retenus comme plésiomorphes tels qu'une carène sagittale du frontal et une structure supraorbitaire très marquée. Ainsi, il est probable que ces spécimens soient issus de populations différentes.

La morphologie des calvarias d'Irhoud 1 et 2, datés à environ 315 ka (Richter et al., 2017), entre dans la variabilité observée au Pléistocène moyen tout en présentant de fortes affinités à avec les Néandertaliens de l'échantillon. Ils présentent des affinités avec les HPM, les *H. sapiens* et les Néandertaliens dans des proportions différentes des autres spécimens de l'échantillon d'étude (Tabl.12). De même, selon une étude de morphométrie géométrique leur

massif facial entre dans la variabilité morphologique des *H. sapiens*, faisant de ces spécimens de potentiels précurseurs de la lignée des hommes modernes (Hublin, 2017), à l'instar de LH18 et KNM-ES 11693. Il est donc probable qu'ils aient fait partie d'une population différente de celles de ces spécimens africains, ayant développé des caractères spécifiques. Par ailleurs, des études génétiques (Meyer et al., 2014, 2016 ; Posth et al., 2017 ; Petr et al., 2020) ont mis en évidence l'existence de contacts entre population européennes et africaines entre 450 ka et 100 ka, qui ont mené au remplacement l'ADNmt et de l'ADN Y des lignées néandertaliennes par du matériel génétique africain. Ainsi, étant donné la proximité morphologique avec les Néandertaliens des spécimens de Jebel Irhoud, il est possible qu'ils soient issus d'une population dont certains membres se seraient hybridés avec une population européenne (Mounier et Mirazón-Lahr, 2019).

L'étude morphologique de la calvaria des hominines du Pléistocène moyen permet ainsi de mettre en exergue l'existence d'un groupe de spécimens partageant d'importantes affinités sur l'ensemble de la période. Ces fossiles présentent également une certaine variabilité qui semble induire la présence de populations diverses aussi bien en Afrique qu'en Europe. Celles-ci ont pu prendre part aux lignées néandertalienne et moderne dans des proportions différentes, suivant des fluctuations géographiques, démographiques et culturelles (Mirazón-Lahr, 2016 ; Mounier et Mirazón-Lahr, 2019). Par ailleurs, la découverte d'une espèce aussi singulière qu'*H. naledi* en Afrique du Sud appartenant au Pléistocène moyen (Berger et al., 2015) complexifie d'autant plus l'histoire évolutive de cette période. De fait, une quantification plus précise de la contribution de ces spécimens à l'évolution humaine est conditionnée à la découverte de nouveaux fossiles et à de nouvelles études génétiques, notamment sur des spécimens africains anciens (Vicente et Schlebusch, 2020 ; Bergström et al., 2021).

Table des illustrations

Tableau 1. Spécimens utilisés dans notre étude.....	4
Figure 1. Vues de la disposition des landmarks sur la calvaria.....	6
Tableau 2. Résultats de la régression linéaire des coordonnées procrustes des conformations sur leur taille centroïde pour les 8 premières CP.....	7
Tableau 3. Valeur propre, pourcentage de variance expliqué par chaque composante et variance cumulée pour les 10 premières composantes principales.....	9
Figure 2. ACP des conformations de la calvaria des spécimens de l'étude suivant les deux premières composantes (CP1 et CP2).....	10
Tableau 4. Tests de normalité multivariée.....	13
Tableau 5. Tests de normalité univariée de Shapiro-Wilk appliqué à chaque composante utilisée pour l'analyse discriminante.....	13
Tableau 6. Résultats du test M de Box sur les matrices de covariance des trois groupes définis a priori pour l'analyse discriminante.....	14
Tableau 7. Tests de Levene de l'homogénéité des matrices de variance appliqués à chaque variable de notre analyse.....	14
Tableau 8. Coefficients des fonctions discriminantes pour chaque composante.....	15
Figure 3. Analyse discriminante linéaire réalisée à partir des données de l'ACP.....	16
Tableau 9. Résultats des prédictions de classement des HPM dans chacun des trois groupes prédéfinis de l'analyse discriminante.....	19
Tableau 10. Coefficients des fonctions discriminantes pour chaque composante.....	20
Tableau 11. Validation croisée incluant le groupe des HPM.....	20
Figure 4. Résultats de l'ADL incluant les HPM, sur les deux premières fonctions discriminantes.....	21
Tableau 12. Résultats des prédictions de classement des spécimens, lorsque l'on inclut le groupe des HPM a priori dans l'ADL.....	22

Bibliographie

- Arnold, L.J., Demuro, M., Parés, J.M., Arsuaga, J.L., Aranburu, A., Bermúdez de Castro, J.M., Carbonell, E., 2014. Luminescence dating and palaeomagnetic age constraint on hominins from Sima de los Huesos, Atapuerca, Spain. *Journal of Human Evolution* 67, 85–107.
- Arsuaga, J., Carretero, J., Lorenzo, C., Gracia, A., Martínez, I., Bermúdez de Castro, J.-M., Carbonell, E., 1997a. Size Variation in Middle Pleistocene Humans. *Science (New York, N.Y.)* 277, 1086–8.
- Arsuaga, J.L., Martínez, I., Arnold, L.J., Aranburu, A., Gracia-Téllez, A., Sharp, W.D., Quam, R.M., Falguères, C., Pantoja-Pérez, A., Bischoff, J., Poza-Rey, E., Parés, J.M., Carretero, J.M., Demuro, M., Lorenzo, C., Sala, N., Martínón-Torres, M., García, N., Velasco, A.A. de, Cuenca-Bescós, G., Gómez-Olivencia, A., Moreno, D., Pablos, A., Shen, C.-C., Rodríguez, L., Ortega, A.I., García, R., Bonmatí, A., Castro, J.M.B. de, Carbonell, E., 2014. Neandertal roots: Cranial and chronological evidence from Sima de los Huesos. *Science* 344, 1358–1363.
- Arsuaga, J.L., Martínez, I., Gracia, A., Lorenzo, C., 1997b. The Sima de los Huesos crania (Sierra de Atapuerca, Spain). A comparative study. *Journal of Human Evolution* 33, 219–281.
- Bailey, G.N., Meredith-Williams, M., Alsharekh, A., Hausmann, N., 2019. The Archaeology of Pleistocene Coastal Environments and Human Dispersals in the Red Sea: Insights from the Farasan Islands, in: Rasul, N.M.A., Stewart, I.C.F. (Eds.), *Geological Setting, Palaeoenvironment and Archaeology of the Red Sea*. Springer International Publishing, Cham, pp. 583–604.
- Balzeau, A., Buck, L.T., Albessard, L., Becam, G., Grimmaud-Herve, D., Rae, T.C., Stringer, C.B., 2017. The internal cranial anatomy of the Middle Pleistocene Broken Hill 1 cranium. *Paleoanthropology* 107–138.
- Balzeau, A., Rougier, H., 2010. Is the suprainiac fossa a Neandertal autapomorphy? A complementary external and internal investigation. *Journal of Human Evolution* 58, 1–22.
- Beaudet, A., Bruner, E., 2017. A frontal lobe surface analysis in three archaic African human fossils: OH 9, Buia, and Bodo. *Comptes Rendus Palevol, Hominin biomechanics, virtual anatomy and inner structural morphology: From head to toe. A tribute to Laurent Puymerail* 16, 499–507.
- Bergström, A., Stringer, C., Hajdinjak, M., Scerri, E.M.L., Skoglund, P., 2021. Origins of modern human ancestry. *Nature* 590, 229–237.
- Bermúdez de Castro, J.M., Martínón-Torres, M., Blasco, R., Rosell, J., Carbonell, E., 2013. Continuity or discontinuity in the European Early Pleistocene human settlement: the Atapuerca evidence. *Quaternary Science Reviews* 76, 53–65.
- Beyin, A., Hall, J., Day, C.A., 2019. A Least Cost Path Model for hominin dispersal routes out of the East African Rift region (Ethiopia) into the Levant. *Journal of Archaeological Science: Reports* 23, 763–772.

- Blackwell, B., Schwarcz, H.P., 1986. U-Series analyses of the lower travertine at Ehringsdorf, DDR. *Quaternary Research* 25, 215–222.
- Bräuer, G., Leakey, R.E., 1986. The ES-11693 cranium from Eliye Springs, West Turkana, Kenya. *Journal of Human Evolution* 15, 289–312.
- Clark, J.D., Heinzelin, J. de, Schick, K.D., Hart, W.K., White, T.D., WoldeGabriel, G., Walter, R.C., Suwa, G., Asfaw, B., Vrba, E., Et, A., 1994. African *Homo erectus*: old radiometric ages and young Oldowan assemblages in the Middle Awash Valley, Ethiopia. *Science* 264, 1907–1910.
- Condemi S., 1989. Décalage dans l'apparition des traits néandertaliens sur le crâne cérébral chez les fossiles du Riss-Würm. In: Giacobini G (ed) *Hominidae*. Jaca Book, Milano, pp 357-62.
- Condemi, S., 1992. *Les Hommes Fossiles de Saccopastore et leurs Relations Phylogénétiques*. CNRS Editions, Paris.
- Crevecoeur, I., Rougier, H., Grine, F., Froment, A., 2009. Modern human cranial diversity in the Late Pleistocene of Africa and Eurasia: Evidence from Nazlet Khater, Peștera cu Oase, and Hofmeyr. *American Journal of Physical Anthropology* 140, 347–358.
- Dean, D., Hublin, J.J., Holloway, R., Ziegler, R., 1998. On the phylogenetic position of the pre-Neandertal specimen from Reilingen, Germany. *J. Hum. Evol.* 34, 485–508.
- deMenocal, P.B., 2011. Climate and Human Evolution. *Science* 331, 540–542.
- Dennell, R.W., Martínón-Torres, M., Bermúdez de Castro, J.M., 2011. Hominin variability, climatic instability and population demography in Middle Pleistocene Europe. *Quaternary Science Reviews, Early Human Evolution in the Western Palaeartic: Ecological Scenarios* 30, 1511–1524.
- Di Vincenzo, F., Profico, A., Bernardini, F., Cerroni, V., Dreossi, D., Schlager, S., Zaio, P., Benazzi, S., Biddittu, I., Rubini, M., Tuniz, C., Manzi, G., 2017. Digital reconstruction of the Ceprano calvarium (Italy), and implications for its interpretation. *Sci Rep* 7, 13974.
- Freidline, S.E., Gunz, P., Harvati, K., Hublin, J.-J., 2012. Middle Pleistocene human facial morphology in an evolutionary and developmental context. *J. Hum. Evol.* 63, 723–740.
- Frouin, M., Lahaye, C., Valladas, H., Higham, T., Debénath, A., Delagnes, A., Mercier, N., 2017. Dating the Middle Paleolithic deposits of La Quina Amont (Charente, France) using luminescence methods. *Journal of Human Evolution* 109, 30–45.
- Gabounia, L., de Lumley, M.-A., Vekua, A., Lordkipanidze, D., de Lumley, H., 2002. Découverte d'un nouvel hominidé à Dmanissi (Transcaucasie, Géorgie). *Comptes Rendus Palevol* 1, 243–253.
- Galanidou, N., Cole, J., Iliopoulos, G., McNabb, J., 2013. East meets West: the Middle Pleistocene site of Rodafnidia on Lesbos, Greece. *Antiquity* 087.

- Garcia, T., Féraud, G., Falguères, C., Lumley, H., Perrenoud, C., Lordkipanidze, D., 2010. Earliest human remains in Eurasia: New $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ dating of the Dmanisi hominid-bearing levels, Georgia. *Quaternary Geochronology - QUAT GEOCHRONOL* 5, 443–451.
- Garrod, D.A., Bate, D.M.A., 1937. *The Stone Age of Mount Carmel. Excavations at the Wadi-el-Mughara. Vol I, 1.* Clarendon, Oxford, p. 240.
- Gathogo, P.N., Brown, F.H., 2006. Revised stratigraphy of Area 123, Koobi Fora, Kenya, and new age estimates of its fossil mammals, including hominins. *Journal of Human Evolution* 51, 471–479.
- Gibert, J., Gibert, L., Iglesias, A., 2003. The Gibraltar Strait: A Pleistocene door of Europe? *Hum. Evol.* 18, 147–160.
- Grine, F.E., Bailey, R.M., Harvati, K., Nathan, R.P., Morris, A.G., Henderson, G.M., Ribot, I., Pike, A.W.G., 2007. Late Pleistocene Human Skull from Hofmeyr, South Africa, and Modern Human Origins. *Science* 315, 226–229.
- 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., Pike, A., McDermott, F., Eggins, S., Mortimer, G., Aubert, M., Kinsley, L., Joannes-Boyau, R., Rumsey, M., Denys, C., Brink, J., Clark, T., Stringer, C., 2020. Dating the skull from Broken Hill, Zambia, and its position in human evolution. *Nature* 1–4.
- Grün, R., Stringer, C., 2000. Tabun revisited: revised ESR chronology and new ESR and U-series analyses of dental material from Tabun C1. *Journal of Human Evolution* 39, 601–612.
- Grün, R., Stringer, C., McDermott, F., Nathan, R., Porat, N., Robertson, S., Taylor, L., Mortimer, G., Eggins, S., McCulloch, M., 2005. U-series and ESR analyses of bones and teeth relating to the human burials from Skhul. *Journal of Human Evolution* 49, 316–334.
- Guérin, G., Frouin, M., Talamo, S., Aldeias, V., Bruxelles, L., Chiotti, L., Dibble, H.L., Goldberg, P., Hublin, J.-J., Jain, M., Lahaye, C., Madelaine, S., Maureille, B., McPherron, S.J.P., Mercier, N., Murray, A.S., Sandgathe, D., Steele, T.E., Thomsen, K.J., Turq, A., 2015. A multi-method luminescence dating of the Palaeolithic sequence of La Ferrassie based on new excavations adjacent to the La Ferrassie 1 and 2 skeletons. *Journal of Archaeological Science* 58, 147–166.
- Gunz, P., Tilot, A.K., Wittfeld, K., Teumer, A., Shapland, C.Y., van Erp, T.G.M., Dannemann, M., Vernot, B., Neubauer, S., Guadalupe, T., Fernández, G., Brunner, H.G., Enard, W., Fallon, J., Hosten, N., Völker, U., Profico, A., Di Vincenzo, F., Manzi, G., Kelso, J., St. Pourcain, B., Hublin, J.-J., Franke, B., Pääbo, S., Macciardi, F., Grabe, H.J., Fisher, S.E., 2019. Neandertal Introgression Sheds Light on Modern Human Endocranial Globularity. *Current Biology* 29, 120-127.e5.
- Hautavoine, H., 2020. Etude de morphologie comparée : réexamen de la place des crânes Irhoud 1 et 2 dans l'évolution humaine (Mémoire de Master 1). Muséum National d'Histoire Naturelle.

- Hublin, J.-J., 2013. The Middle Pleistocene Record, in: *A Companion to Paleoanthropology*. John Wiley & Sons, Ltd, pp. 517–537.
- Hublin, J.J., 2009. The origin of Neandertals. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106, 16022–16027.
- Hublin, J.-J., Ben-Ncer, A., Bailey, S.E., Freidline, S.E., Neubauer, S., Skinner, M.M., Bergmann, I., Le Cabec, A., Benazzi, S., Harvati, K., Gunz, P., 2017. New fossils from Jebel Irhoud, Morocco and the pan-African origin of *Homo sapiens*. *Nature* 546, 289–292.
- Joganic, J.L., Heuzé, Y., 2019. Allometry and advancing age significantly structure craniofacial variation in adult female baboons. *Journal of Anatomy* 235, 217–232.
- Kendall, D.G., 1977. The Diffusion of Shape. *Advances in Applied Probability* 9, 428–430.
- Klein, R.G., Avery, G., Cruz-Uribe, K., Steele, T.E., 2007. The mammalian fauna associated with an archaic hominin skullcap and later Acheulean artifacts at Elandsfontein, Western Cape Province, South Africa. *Journal of Human Evolution* 52, 164–186.
- Lahr, M.M., Foley, R.A., 1998. Towards a theory of modern human origins: Geography, demography, and diversity in recent human evolution. *American Journal of Physical Anthropology* 107, 137–176.
- Leakey, L.S.B., Tobias, P.V., Napier, J.R., 1964. A New Species of The Genus *Homo* From Olduvai Gorge. *Nature* 202, 7–9.
- Lepre, C.J., Kent, D.V., 2015. Chronostratigraphy of KNM-ER 3733 and other Area 104 hominins from Koobi Fora. *Journal of Human Evolution* 86, 99–111.
- Lorenzo, C., Carretero, J.M., Arsuaga, J.L., Gracia, A., Martínez, I., 1998. Intrapopulation body size variation and cranial capacity variation in middle pleistocene humans: The Sima de los Huesos sample (Sierra de Atapuerca, Spain). *American Journal of Physical Anthropology* 106, 19–33.
- McCown, T.D., Keith, A., 1939. *The Stone Age of Mount Carmel, Vol. II: The Fossil Human Remains from the Levallois-Mousterian, 2*. Oxford University Press, London, p. 390.
- Maddux, S.D., Franciscus, R.G., 2009. Allometric scaling of infraorbital surface topography in *Homo*. *Journal of Human Evolution* 56, 161–174.
- Manzi, G., 2016. Humans of the Middle Pleistocene: The controversial calvarium from Ceprano (Italy) and its significance for the origin and variability of *Homo heidelbergensis*. *Quaternary International* 411, 254–261.
- Manzi, G., Magri, D., Milli, S., Palombo, M.R., Margari, V., Celiberti, V., Barbieri, Mario, Barbieri, Maurizio, Melis, R.T., Rubini, M., Ruffo, M., Saracino, B., Tzedakis, P.C., Zarattini, A., Biddittu, I., 2010. The new chronology of the Ceprano calvarium (Italy). *Journal of Human Evolution* 59, 580–585.

- Marra, F., Ceruleo, P., Jicha, B., Pandolfi, L., Petronio, C., Salari, L., 2015. A new age within MIS 7 for the *Homo neanderthalensis* of Saccopastore in the glacio-eustatically forced sedimentary successions of the Aniene River Valley, Rome. *Quaternary Science Reviews* 129, 260–274.
- Martínez, I., Arsuaga, J.L., 1997. The temporal bones from Sima de los Huesos Middle Pleistocene site (Sierra de Atapuerca, Spain). A phylogenetic approach. *Journal of Human Evolution* 33, 283–318.
- Meyer, M., Arsuaga, J.-L., de Filippo, C., Nagel, S., Aximu-Petri, A., Nickel, B., Martínez, I., Gracia, A., Bermúdez de Castro, J.M., Carbonell, E., Viola, B., Kelso, J., Prüfer, K., Pääbo, S., 2016. Nuclear DNA sequences from the Middle Pleistocene Sima de los Huesos hominins. *Nature* 531, 504–507.
- Meyer, M., Fu, Q., Aximu-Petri, A., Glocke, I., Nickel, B., Arsuaga, J.-L., Martínez, I., Gracia, A., de Castro, J.M.B., Carbonell, E., Pääbo, S., 2014. A mitochondrial genome sequence of a hominin from Sima de los Huesos. *Nature* 505, 403–406.
- Mirazón Lahr, M., 2016. The shaping of human diversity: filters, boundaries and transitions. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 371, 20150241.
- Mitteroecker, P., Gunz, P., 2009. Advances in Geometric Morphometrics. *Evol Biol* 36, 235–247.
- Mitteroecker, P., Gunz, P., Windhager, S., Schaefer, K., 2013. A brief review of shape, form, and allometry in geometric morphometrics, with applications to human facial morphology. *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy* 24.
- Moncel, M.-H., Despriée, J., Courcimaut, G., Voinchet, P., Bahain, J.-J., 2020a. La Noira Site (Centre, France) and the Technological Behaviours and Skills of the Earliest Acheulean in Western Europe Between 700 and 600 ka. *J Paleo Arch* 3, 255–301.
- Moncel, M.-H., Santagata, C., Pereira, A., Nomade, S., Voinchet, P., Bahain, J.-J., Daujeard, C., Curci, A., Lemorini, C., Hardy, B., Eramo, G., Berto, C., Raynal, J.-P., Arzarello, M., Mecozzi, B., Iannucci, A., Sardella, R., Allegretta, I., Delluniversità, E., Terzano, R., Dugas, P., Jouanic, G., Queffelec, A., d'Andrea, A., Valentini, R., Minucci, E., Carpentiero, L., Piperno, M., 2020b. The origin of early Acheulean expansion in Europe 700 ka ago: new findings at Notarchirico (Italy). *Scientific Reports* 10, 13802.
- Mounier, A., 2009. Validité du taxon *Homo heidelbergensis* Schoetensack, 1908 (Thèse de doctorat). Aix-Marseille 2.
- Mounier, A., 2011. Définition du taxon *Homo heidelbergensis* Schoetensack, 1908 : analyse phénétique du massif facial supérieur des fossiles du genre *Homo* du Pléistocène moyen. *Bull. Mém. Soc. Anthropol.* 23, 115–151.
- Mounier, A., Balzeau, A., Caparros, M., Grimaud-Hervé, D., 2016. Brain, calvarium, cladistics: A new approach to an old question, who are modern humans and Neandertals? *Journal of Human Evolution* 92, 22–36.
- Mounier, A., Caparros, M., 2015. Le statut phylogénétique d'*Homo heidelbergensis* – étude cladistique des hominins du Pléistocène moyen. *BMSAP* 27, 110–134.

- Mounier, A., Condemi, S., Manzi, G., 2011. The Stem Species of Our Species: A Place for the Archaic Human Cranium from Ceprano, Italy. *PLoS One* 6.
- Mounier, A., Mirazón Lahr, M., 2019. Deciphering African late middle Pleistocene hominin diversity and the origin of our species. *Nature Communications* 10, 3406.
- Mounier, A., Mirazon Lahr, M., 2015. Virtual ancestor reconstruction: Revealing the ancestor of modern humans and Neandertals. *Journal of Human Evolution* 91, 57–72.
- Nathan, R.P., 2010. Numerical modelling of environmental dose rate and its application to trapped-charge dating (Ph.D.). University of Oxford.
- Petr, M., Hajdinjak, M., Fu, Q., Essel, E., Rougier, H., Crevecoeur, I., Semal, P., Golovanova, L.V., Doronichev, V.B., Lalueza-Fox, C., Rasilla, M. de la, Rosas, A., Shunkov, M.V., Kozlikin, M.B., Derevianko, A.P., Vernot, B., Meyer, M., Kelso, J., 2020. The evolutionary history of Neanderthal and Denisovan Y chromosomes. *Science* 369, 1653–1656.
- Posth, C., Wißing, C., Kitagawa, K., Pagani, L., van Holstein, L., Racimo, F., Wehrberger, K., Conard, N.J., Kind, C.J., Bocherens, H., Krause, J., 2017. Deeply divergent archaic mitochondrial genome provides lower time boundary for African gene flow into Neanderthals. *Nature Communications* 8, 1–9.
- Richter, D., Grün, R., Joannes-Boyau, R., Steele, T., Amani, F., Rué, M., Fernandes, P., Raynal, J.-P., Geraads, D., Ben-Ncer, A., Hublin, J.-J., Mcpherron, S., 2017. The age of the hominin fossils from Jebel Irhoud, Morocco, and the origins of the Middle Stone Age. *Nature* 546, 293–296.
- Rightmire, G.P., 2015. Later Middle Pleistocene Homo, in: Henke, W., Tattersall, I. (Eds.), *Handbook of Paleoanthropology*. Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 2221–2242.
- Rightmire, G.P., 2013. Homo erectus and Middle Pleistocene hominins: Brain size, skull form, and species recognition. *Journal of Human Evolution* 65, 223–252.
- Rightmire, G.P., 2008. Homo in the middle pleistocene: Hypodigms, variation, and species recognition. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews* 17, 8–21.
- Rightmire, G.P., 2001. Patterns of hominid evolution and dispersal in the Middle Pleistocene. *Quaternary International* 75, 77–84.
- Rightmire, G.P., 1998. Human evolution in the Middle Pleistocene: The role of Homo heidelbergensis. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews* 6, 218–227.
- Rosas, A., Bermúdez De Castro, J.M., 1998. On the taxonomic affinities of the Dmanisi mandible (Georgia). *American Journal of Physical Anthropology* 107, 145–162.
- Ruff, C.B., Trinkaus, E., Walker, A., Larsen, C.S., 1993. Postcranial robusticity in Homo. I: Temporal trends and mechanical interpretation. *American Journal of Physical Anthropology* 91, 21–53.

- Santonja, M., Pérez-González, A., Panera, J., Rubio-Jara, S., Méndez-Quintas, E., 2016. The coexistence of Acheulean and Ancient Middle Palaeolithic techno-complexes in the Middle Pleistocene of the Iberian Peninsula. *Quaternary International*, The Acheulean in Europe: origins, evolution and dispersal 411, 367–377.
- Scerri, E.M.L., Chikhi, L., Thomas, M.G., 2019. Beyond multiregional and simple out-of-Africa models of human evolution. *Nat Ecol Evol* 3, 1370–1372.
- Scerri, E.M.L., Thomas, M.G., Manica, A., Gunz, P., Stock, J.T., Stringer, C., Grove, M., Groucutt, H.S., Timmermann, A., Rightmire, G.P., d’Errico, F., Tryon, C.A., Drake, N.A., Brooks, A.S., Dennell, R.W., Durbin, R., Henn, B.M., Lee-Thorp, J., deMenocal, P., Petraglia, M.D., Thompson, J.C., Scally, A., Chikhi, L., 2018. Did Our Species Evolve in Subdivided Populations across Africa, and Why Does It Matter? *Trends in Ecology & Evolution* 33, 582–594.
- Schlebusch, C.M., Malmström, H., Günther, T., Sjödin, P., Coutinho, A., Edlund, H., Munters, A.R., Steyn, M., Soodyall, H., Lombard, M., Jakobsson, M., 2017. Ancient genomes from southern Africa pushes modern human divergence beyond 260,000 years ago. *bioRxiv* 145409.
- Schlebusch, C.M., Sjödin, P., Breton, G., Günther, T., Naidoo, T., Hollfelder, N., Sjöstrand, A.E., Xu, J., Gattepaille, L.M., Vicente, M., Scofield, D.G., Malmström, H., de Jongh, M., Lombard, M., Soodyall, H., Jakobsson, M., 2020. Khoe-San Genomes Reveal Unique Variation and Confirm the Deepest Population Divergence in *Homo sapiens*. *Mol Biol Evol* 37, 2944–2954.
- Schmitz, R.W., Serre, D., Bonani, G., Feine, S., Hillgruber, F., Krainitzki, H., Pääbo, S., Smith, F.H., 2002. The Neandertal type site revisited: Interdisciplinary investigations of skeletal remains from the Neander Valley, Germany. *PNAS* 99, 13342–13347.
- Schwarcz, H.P., Grün, R., Vandermeersch, B., Bar-Yosef, O., Valladas, H., Tchernov, E., 1988. ESR dates for the hominid burial site of Qafzeh in Israel. *Journal of Human Evolution* 17, 733–737.
- Semal, P., Rougier, H., Crevecoeur, I., Jungels, C., Flas, D., Hauzeur, A., Maureille, B., Germonpré, M., Bocherens, H., Pirson, S., Cammaert, L., Clerck, N.D., Hambucken, A., Higham, T., Toussaint, M., Plicht, J. van der, 2009. New data on the late Neandertals: Direct dating of the Belgian Spy fossils. *American Journal of Physical Anthropology* 138, 421–428.
- Sharon, G., 2011. Flakes Crossing the Straits? Entame Flakes and Northern Africa–Iberia Contact During the Acheulean. *African Archaeological Review* 28, 125–140.
- Solecki, R.S., 1963. Prehistory in Shanidar Valley, Northern Iraq. *Science* 139, 179–193.
- Stringer, C., 2016. The origin and evolution of *Homo sapiens*. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 371, 20150237.
- Stringer, C., n.d. The Shanidar Neanderthal crania. In: C. Stringer (ed.). *Aspects of human evolution*. Taylor and Francis : London , 129-165.

- Stringer, C.B., 1984. The definition of *Homo erectus* and the existence of the species in Africa and Europe. *Cour. Forsch. Inst. Senckenberg, Frankfurt am Main* 69, 131–143.
- Stringer, C.B., 1983. Some further notes on the morphology and dating of the Petralona hominid. *Journal of Human Evolution* 12, 731–742.
- Tattersall, I., 2011. Before the Neanderthals: Hominid Evolution in Middle Pleistocene Europe. *Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology*.
- Trinkaus, E., 2006. Modern Human versus Neandertal Evolutionary Distinctiveness. *Current Anthropology* 47, 597–620.
- Trinkaus, E., 2003. Neandertal faces were not long; modern human faces are short. *PNAS* 100, 8142–8145.
- Trinkaus, E., 1982. Artificial Cranial Deformation in the Shanidar 1 and 5 Neandertals. *Current Anthropology* 23, 198–199.
- Tsakanikou, P., Galanidou, N., Sakellariou, D., 2020. Lower Palaeolithic archaeology and submerged landscapes in Greece: The current state of the art. *Quaternary International*.
- Vandermeersch, B., 1981. *Les Hommes de Qafzeh (Israël)*. CNRS, Paris.
- Vermeersch, P.M., Gijssels, G., Paulissen, E., 1984. Discovery of the Nazlet Khater man, Upper Egypt. *Journal of Human Evolution* 13, 281–286.
- Vicente, M., Schlebusch, C.M., 2020. African population history: an ancient DNA perspective. *Current Opinion in Genetics & Development, Genetics of Human Origin* 62, 8–15.
- Wood, B., 2011. *Wiley-Blackwell Encyclopedia of Human Evolution*. John Wiley & Sons.

ANNEXES

Table des annexes

Annexe 1 : Présentation des spécimens de l'étude.....	44
Tableau 1 : Proportion de données manquantes estimées par mirroring et TPS, pour chaque spécimen de l'échantillon.....	47
Figure 1 : Placement des landmarks correspondant à des points craniométriques sur la calvaria.....	48
Tableau 2. Test de normalité multivariée (ADL incluant les HPM).....	49
Tableau 3. Tests de Shapiro-Wilk de normalité univariée (ADL2).....	49
Tableau 4. Test M de Box d'homogénéité des matrices de covariance (ADL2).....	49
Tableau 5. Test de Levene d'homogénéité des matrices de variance.....	50

Annexe 1 : Présentation des spécimens de l'étude

Le groupe des *Homo sapiens* de l'échantillon se compose de 25 individus, dont 10 spécimens fossiles. Les spécimens les plus anciens, datés de la transition Pléistocène moyen – Pléistocène supérieur (Grün et al., 2005) proviennent des grottes de Qafzeh (Vandermeersch, 1981) et Skhūl (McCown, 1939), en Israël. La base du crâne de Qafzeh 6 est endommagée ainsi qu'une partie du temporal droit, celui de Qafzeh 9 est pratiquement complet à l'exception de la base du crâne et des os nasaux. Skhūl V est très complet, la partie centrale de la face a fait l'objet d'une reconstruction. NK2 (Vermeersch et al., 1984), daté à environ 38 ka (Crèvecoeur et al., 2009), provient du site de Nazlet Khater, en Egypte. La calvaria de ce spécimen est assez fragmentée, la partie antérieure droite est manquante ainsi que la partie postérieure du pariétal gauche. La base du crâne et l'occipital sont bien conservés. Plusieurs caractères plésiomorphes ont été identifiés dans sa morphologie (Wood, 2011). Hofmeyr 1 a été découvert en 1954 en Afrique du Sud. Il a été daté à environ 36 ka (Grine et al., 2007). La partie postérieure gauche de la calvaria et la base du crâne sont absentes. Enfin, 5 spécimens européens, Pataud 1, Předmostí III, Předmostí IV, Cro-Magnon I et Chancelade, qui appartiennent au Paléolithique supérieur, constituent les hommes modernes fossiles de ce groupe.

Le groupe suivant comporte 11 *Homo neanderthalensis*, qui sont répartis sur une vaste aire géographique, de Gibraltar à l'Ouest au Moyen-Orient à l'Est, ainsi que sur une large période chronologique qui s'étend sur environ 200 ka, du Pléistocène moyen à 40 ka. Les spécimens présentent ainsi une importante variabilité morphologique, entre les néandertaliens d'Europe occidentale (Saccopastore 1, La Ferrassie 1, Monte Circeo I, Gibraltar 1, La Chapelle aux Saints, Spy 1, Ehringsdorf H et Neanderthal 1) et ceux du Proche-Orient (Tabun C1 et Shanidar 1). Saccopastore 1, découvert dans une gravière à Rome, a été daté à environ 250 ka (Marra et al., 2015). Le crâne est complet à l'exception de la partie supraorbitaire, qui est très endommagée, et les zygomatiques sont absents (Condemi, 1992). Ehringsdorf H consiste en une calvaria très fragmentée qui ne présente pas de sphénoïde ni de temporal droit. La base du crâne est également endommagée. Spy 1 provient d'un individu découvert dans la grotte éponyme en Belgique en 1885. Le spécimen se compose d'une calvaria dont il manque le sphénoïde et le plan nuchal de l'occipital. Neanderthal 1 a été découvert par des mineurs dans la grotte de Kleine Feldhofer, en Allemagne, en 1856. Il s'agit d'une calotte crânienne dont il manque le sphénoïde et les temporaux ainsi que l'ensemble de la base du crâne. Gibraltar 1 provient de la carrière de Forbes sur le rocher de Gibraltar. Le crâne présente une partie gauche largement endommagée, le pariétal et le temporal gauche sont absents ainsi qu'une grande partie

du frontal. Le crâne de La Ferrassie 1 a été découvert dans l'abri sous roche de la Ferrassie, en Dordogne. Les os nasaux ainsi que la partie supraorbitaire droite du frontal ne sont pas présents sur ce spécimen. Monte Circeo I a quant à lui été découvert fortuitement dans le Latium (Italie). Pratiquement complet, la partie droite de la face et la base du crâne sont endommagées. La Chapelle aux Saints 1, a été découvert dans la grotte de La-Chapelle-aux-Saints en Corrèze (Boule, 1911-1913). Le spécimen est complet à l'exception des os nasaux. Tabun C1 a été découvert dans une grotte du Mont Carmel (Garrod et Bate, 1937) et daté à la fin du Pléistocène moyen (Grün et Stringer, 2000). La base du crâne est manquante ainsi que les zygomaticues et la partie supérieure du maxillaire droit. Nous avons également observé le crâne Shanidar 1, découvert dans la grotte du même nom au nord de l'Irak et daté entre 60 et 80 ka (Solecki, 1963 ; Trinkaus, 1983). Il est presque complet, seul le pariétal gauche et une partie du temporal gauche sont manquants.

Le groupe des hominines du Pléistocène inférieur de notre échantillon est composé de 9 individus. Les crânes découverts à Dmanissi en Géorgie (Vekua et al., 2002), sont daté à environ 1,81 Ma (Garcia et al., 2010) ; ce sont les spécimens les plus anciens de notre échantillon. D4500 et D3444 sont complets. D2282 présente une calvaria légèrement déformée, le pariétal droit a été reconstruit. La base du crâne est par ailleurs endommagée. D 2700 appartient à un individu juvénile, il est complet à l'exception des deux arcades zygomaticues. La morphologie de ces spécimens les rapproche des *Homo erectus* africains (Rosas et Bermudez de Castro, 1998 ; Rightmire et al., 2006). KNM-ER3733, KNM-ER3883, KNM-ER1470 et KNM-ER1813 ont été découverts au Kenya, à Koobi Fora, sur la rive Est du lac Turkana et datés entre 1,5 et 1,6 Ma (Lepre et Kent, 2015). KNM-ER1470 est très fragmenté, une grande partie de la base du crâne est absente. KNM-ER1813 est pratiquement complet ; le sphénoïde est manquant, ainsi que la partie postérieure gauche du plan nuchal de l'occipital, au niveau du *foramen magnum*. Il manque la partie supérieure des maxillaires et les zygomaticues de KNM-ER3733. La calvaria de KNM-ER3883 est complète, la face ne comporte que l'os zygomaticue et la partie supérieure du maxillaire droit. KNM-WT15000 est un individu juvénile qui a également été découvert au Kenya, à Nariokotome, une localité située à l'ouest du lac Turkana.

Enfin, le groupe des hominines du Pléistocène moyen, qui constitue notre échantillon d'étude, se compose de 10 individus. Le crâne de Bodo, qui provient de la vallée de l'Awash en Éthiopie, est le spécimen le plus ancien. La calvaria ne présente pas d'occipital, la partie postérieure du pariétal gauche, le temporal droit et la base du crâne sont manquants, ainsi que la partie droite de la face et les arcades zygomaticues. Elandsfontein (également appelé Saldanha) a été découvert en surface, dans la localité de Hopefield en Afrique du Sud, en 1953.

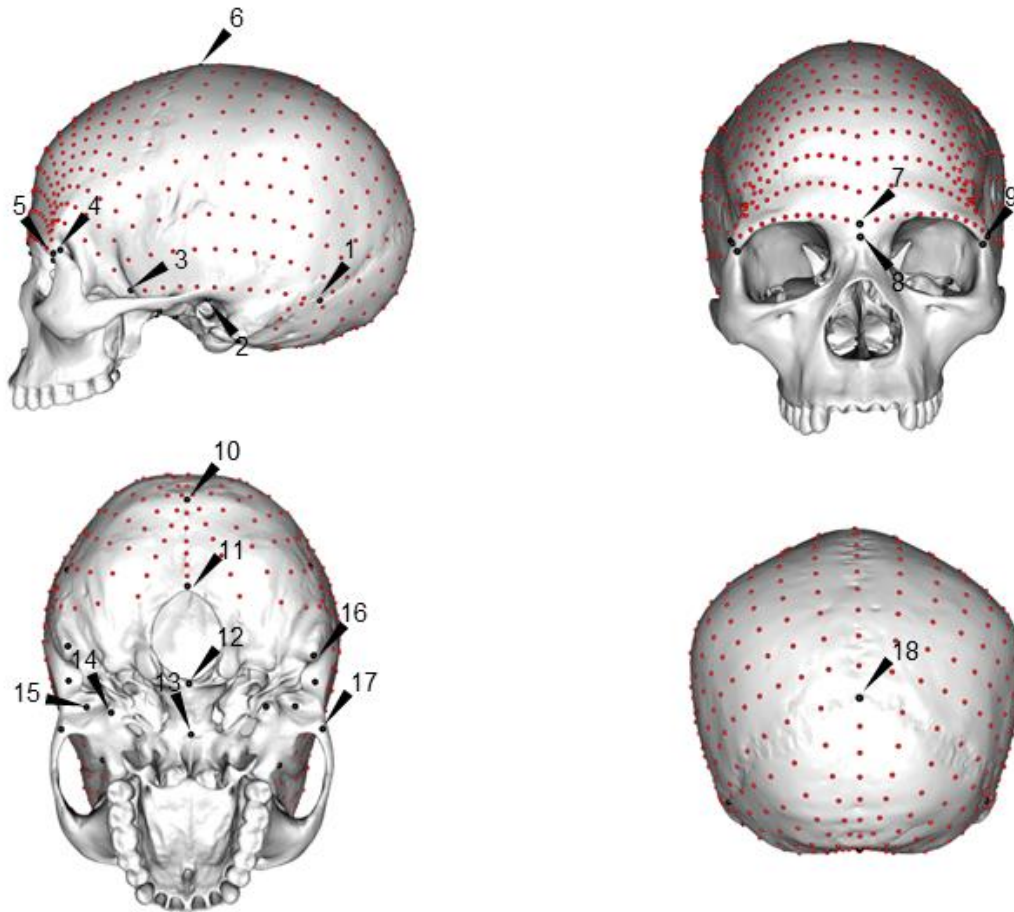
Il s'agit d'une calvaria dont il manque les deux temporaux et le sphénoïde. SH 5, mis au jour à la Sima de los Huesos, dans la Sierra del Atapuerca en Espagne, est daté à environ 427 ka (Arnold et al., 2014). Le spécimen de Ceprano a été découvert en 1994 dans le Latium, en Italie. Il ne présente pas de face et la calvaria est largement fragmentaire. Le crâne de Petralona est complet, il a été découvert en Grèce dans la grotte éponyme, sa datation est peu précise (Grün, 1996). Irhoud 1 est en très bon état, les deux arcades zygomatiques sont manquantes, la base du crâne est endommagée et le processus mastoïde droit est cassé. Seule la calvaria d'Irhoud 2 est conservée, le pariétal droit est manquant ainsi que la partie centrale de l'occipital, la base du crâne est également endommagée. Kabwe 1, a été découvert dans une mine en Zambie. Le crâne, dont le temporal droit est manquant, est alors identifié comme le représentant d'une nouvelle espèce, *Homo rhodesiensis* (Woodward, 1921), toutefois certains auteurs le placent aujourd'hui parmi les *Homo heidelbergensis*, une espèce afro-européenne (Stringer, 1983 ; Rightmire, 1998 ; Mounier, 2009, 2011). KNM-ES11693 a été découvert en surface en 1986, à Elye Springs, une localité à l'ouest du lac Turkana. La calvaria est relativement bien conservée mais la structure supraorbitaire est manquante, de même que les arcades zygomatiques. La face est très endommagée et le maxillaire droit est manquant. LH 18, découvert à Laetoli en Tanzanie et daté entre 200 et 300 ka (Manega, 1995), vient compléter ce groupe. Le modèle étudié ne présente pas de face.

Tableau 1 : Proportion de données manquantes estimées par mirroring et TPS, pour chaque spécimen de l'échantillon

Spécimen	Nombre de landmarks manquants	Pourcentage de données estimées par TPS
HPI		
KNM-ER 1470	77	12%
KNM-ER 1813	56	9%
KNM-ER 3733	24	4%
KNM-ER 3883	16	3%
KNM-WT 15000	92	14%
D 2700	23	4%
D 2282	28	4%
D 3444	15	2%
D 4500	4	1%
<i>Homo neanderthalensis</i>		
Ehringsdorf H	137	22%
Spy 1	30	5%
La Chapelle aux Saints	35	6%
La Quina H5	60	9%
Shanidar 1	68	11%
Neandertal 1	117	18%
Tabun C1	24	4%
Saccopastore 1	40	6%
Monte Circeo I	41	6%
Gibraltar 1	2	0%
La Ferrassie 1	23	4%
<i>Homo sapiens fossiles</i> ¹		
Qafzeh 6	89	14%
Qafzeh 9	66	10%
Skhūl IV	8	1%
Pataud 1	2	0%
Předmostí III	10	2%
Předmostí IV	6	1%
Cro-Magnon I	22	3%
Chancelade	0	0%
NK 2	266	42%
Hofmeyr	240	38%
HPM		
Petralona	3	0%
SH5	20	3%
Ceprano	268	42%
Elandsfontein	115	18%
Kabwe 1	71	11%
Bodo	295	46%
LH 18	40	6%
KNM-ES 11693	75	12%
Irhoud 1	22	3%
Irhoud 2	136	21%

¹ La proportion de reconstruction pour les *H. sapiens* étant négligeable (<2%) nous ne les avons pas inclus dans ce tableau.

Figure 1 : Placement des landmarks correspondant à des points craniométriques sur la calvaria



Vues en *norma lateralis*, *norma facialis*, *norma basilaris* et *norma occipitalis* du crâne Kh-1739, présentant les landmarks et les semi-landmarks qui ont été posés sur la calvaria. En gras apparaissent les points craniométriques symétriques.

- 1) **Astérion** ; 2) **Porion** ; 3) **Point le plus antéroinférieur du temporal** ; 4) **Frontomalare-temporale** ;
 5) **Point medio-latéral de la suture fronto-zygomatique** ; 6) **Bregma** ; 7) **Glabelle** ; 8) **Nasion** ;
 9) **Frontomalare-orbitale** ; 10) **Inion** ; 11) **Opisthion** ; 12) **Basion** ; 13) **Hormion** ; 14) **Entoglénoïde** ;
 15) **Profondeur maximale de la cavité glénoïde** ; 16) **Mastoïdale** ; 17) **Tubercule antérieur du zygomatique** ; 18) **Lambda**

Tableau 2. Test de normalité multivariée (ADL incluant les HPM)

Test	Statistique	p value	Normalité
Mardia Skewness	157,875	0,012	Non
Mardia Kurtosis	0,975	0,329	Oui

Le coefficient d'asymétrie (i.e. skewness) et le kurtosis ne permettent pas de valider la distribution normale des variables (avec $p > 0.05$). Ainsi, il est nécessaire de procéder à des tests de normalités univariés.

Tableau 3. Tests de Shapiro-Wilk de normalité univariée (ADL2)

Test de Shapiro-Wilk	Variable	Statistique	p value	Normalité
1	PC1	0,9545	0,0938	Oui
2	PC2	0,9751	0,4828	Oui
3	PC3	0,9765	0,5291	Oui
4	PC4	0,9609	0,1594	Oui
5	PC5	0,9799	0,6564	Oui
6	PC6	0,9835	0,7956	Oui
7	PC7	0,9645	0,2138	Oui
8	PC8	0,9779	0,5825	Oui

Les résultats des tests de normalité de Shapiro-Wilk pour chaque variable indique une distribution normale des données (avec $p > 0,05$).

Tableau 4. Test M de Box d'homogénéité des matrices de covariance (ADL2)

Test M de Box	
X^2	136,970
ddl	108
p-value	0,031

Le test M de Box ne permet pas de rejeter l'hypothèse H_0 selon laquelle les matrices de covariance ne sont pas égales. Ainsi, il est nécessaire de procéder à un test de Levene.

Tableau 5. Test de Levene d'homogénéité des matrices de variance

Tests de Levene	Variable	ddl1	ddl2	F value	Pr(>F)
1	PC1	3	38	0,433	0,731
2	PC2	3	38	0,078	0,972
3	PC3	3	38	0,503	0,682
4	PC4	3	38	2,063	0,121
5	PC5	3	38	1,684	0,187
6	PC6	3	38	2,108	0,115
7	PC7	3	38	2,582	0,068
8	PC8	3	38	1,134	0,348

Les résultats des tests de Levene indiquent quant à eux que l'on peut rejeter l'hypothèse H_0 de non-égalité des matrices de variances (avec $p > 0,05$).