



**HAL**  
open science

# Analyse phylogénétique d'*Homo luzonensis* : taxon, caractères, phylogénie et évolution insulaire

Pierre Gousset

► **To cite this version:**

Pierre Gousset. Analyse phylogénétique d'*Homo luzonensis* : taxon, caractères, phylogénie et évolution insulaire. Archéologie et Préhistoire. 2021. dumas-03780156

**HAL Id: dumas-03780156**

**<https://dumas.ccsd.cnrs.fr/dumas-03780156>**

Submitted on 19 Sep 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

# Analyse phylogénétique d'*Homo luzonensis* : taxon, caractères, phylogénie et évolution insulaire

par Pierre Gousset

Encadrants : Florent Déroit, Muséum national d'Histoire naturelle, Département Homme & Environnement, UMR 7194 HNHP, Équipe PALEOFED : Paléanthropologie, Fonctions, Evolution, Diversité

Isabelle Rouget, Muséum national d'Histoire naturelle, Département Origines & Evolution UMR 7207 CR2P, Équipe PDM : Phylogénie et Diversification des Métazoaires

*Année académique 2020 / 2021*



Università  
degli Studi  
di Ferrara



UNIVERSITAT ROVIRA I VIRGILI



*“A free society is a society in which all traditions have equal rights and equal access to the centers of power.”*

Paul Feyerabend (Science in a free society)

## Table des matières

Remerciements .....	3
Introduction .....	4
Description anatomique d' <i>H. luzonensis</i> .....	5
Quelles hypothèses évolutives pour <i>H. luzonensis</i> et quelles implications pour la dispersion des hominines en Asie ? .....	8
Reconstruction phylogénétique et cladistique .....	11
Matériel .....	14
<i>Homo erectus sensu stricto</i> ou <i>sensu lato</i> .....	16
Matrice taxons-caractères .....	16
Méthodes .....	22
Corrélation des caractères entre eux .....	22
Traitement des caractères continus .....	24
Pondération implicite contre l'homoplasie .....	28
Recherche d'arbres .....	30
Mesure de la qualité des arbres phylogénétiques .....	31
Résultats .....	32
Pondération implicite contre l'homoplasie .....	34
Caractères supplémentaires de Dembo et al. (2015) .....	36
Caractères ASUDAS discrets ou continus .....	38
<i>Homo erectus sensu stricto</i> , <i>H. ergaster</i> et <i>H. georgicus</i> ou <i>Homo erectus sensu lato</i> .....	40
Méthodes privilégiées .....	42
Discussion .....	42
Qualité de la matrice .....	42
Hypothèses sur la position phylogénétique d' <i>H. luzonensis</i> .....	44
Hypothèse 1 : <i>H. luzonensis</i> en position basale à tous les hominines .....	44
Hypothèse 2 : <i>H. luzonensis</i> en position au genre <i>Homo</i> , parfois associé avec <i>Au. sediba</i> , <i>Au. africanus</i> , <i>H. erectus ss</i> et / ou <i>H. georgicus</i> .....	44
Hypothèse 3 : <i>H. luzonensis</i> en position dérivée par rapport à <i>H. erectus sl</i> ou à <i>H. ergaster</i> , dans un groupe avec <i>H. floresiensis</i> , <i>H. sapiens</i> , <i>H. antecessor</i> , <i>H. heidelbergensis</i> et <i>H. neanderthalensis</i> .....	48
Pressions de sélection en contexte insulaire .....	51
Réduction des dimensions corporelles .....	51
Adaptations locomotrices .....	53
Métissages et évolution en réseaux .....	56
Conclusion et perspectives .....	59
Références bibliographiques .....	61
Table des figures .....	76
Table des tableaux .....	77
Abstract .....	78
Résumé .....	79

## Remerciements

En premier lieu, je tiens à remercier Florent Déroit et Isabelle Rouget, mes deux encadrants, qui ont été très disponibles pour m'accompagner dans la réalisation de ce mémoire en cette période difficile. Je les remercie pour la pertinence de leurs multiples conseils et leur bienveillance. Je remercie tout particulièrement Florent pour m'avoir proposé ce sujet à la jonction entre deux de mes passions : l'histoire de l'Homme et l'évolution biologique.

Je remercie Jérémie Bardin pour l'aide précieuse qu'il m'a apporté en ce qui concerne l'analyse des caractères continus, la pondération implicite et l'utilisation du logiciel TNT.

Je remercie Guillaume Daver pour toutes les mesures qu'il a réalisées sur les restes postcrâniens de Callao et des autres hominines, qui m'ont beaucoup servies pour réaliser la matrice taxons-caractères.

Je remercie Aurélie Verguin et Jacques Cuisin pour m'avoir chaleureusement accueilli dans les collections d'anatomie comparée de l'îlot Poliveau, et ce malgré les nombreuses restrictions compliquant l'accès.

Je remercie Henry de Lumley et Anna Echassoux pour avoir accepté de m'accueillir dans les collections de l'IPH, et Dominique Grimaud-Hervé pour avoir tout mis en œuvre pour que je puisse accéder aux collections de paléanthropologie du Muséum.

Enfin, je me dois de remercier mes amis et ma famille, qui m'ont toujours soutenu, quelles que soient les difficultés rencontrées. Ils sont pour moi une source intarissable d'amour, de connaissance et d'enthousiasme.

## Introduction

Au cours des 2 dernières décennies, une succession de découvertes a modifié notre façon de concevoir l'évolution humaine. Les publications successives d'*Homo floresiensis* (Brown et al. 2004), d'*Homo naledi* (Berger et al. 2015) et d'*Homo luzonensis* (Détroit et al. 2019) ont mis en lumière une grande diversité anatomique au sein des hominines<sup>1</sup> du Pléistocène moyen et supérieur. Cette grande diversité témoigne d'une évolution buissonnante des hominines.

*H. luzonensis* est une espèce d'hominines découverte dans la grotte de Callao, sur l'île de Luçon, dont deux restes ont fourni des âges minimum de 50 et 67 milliers d'années avant le

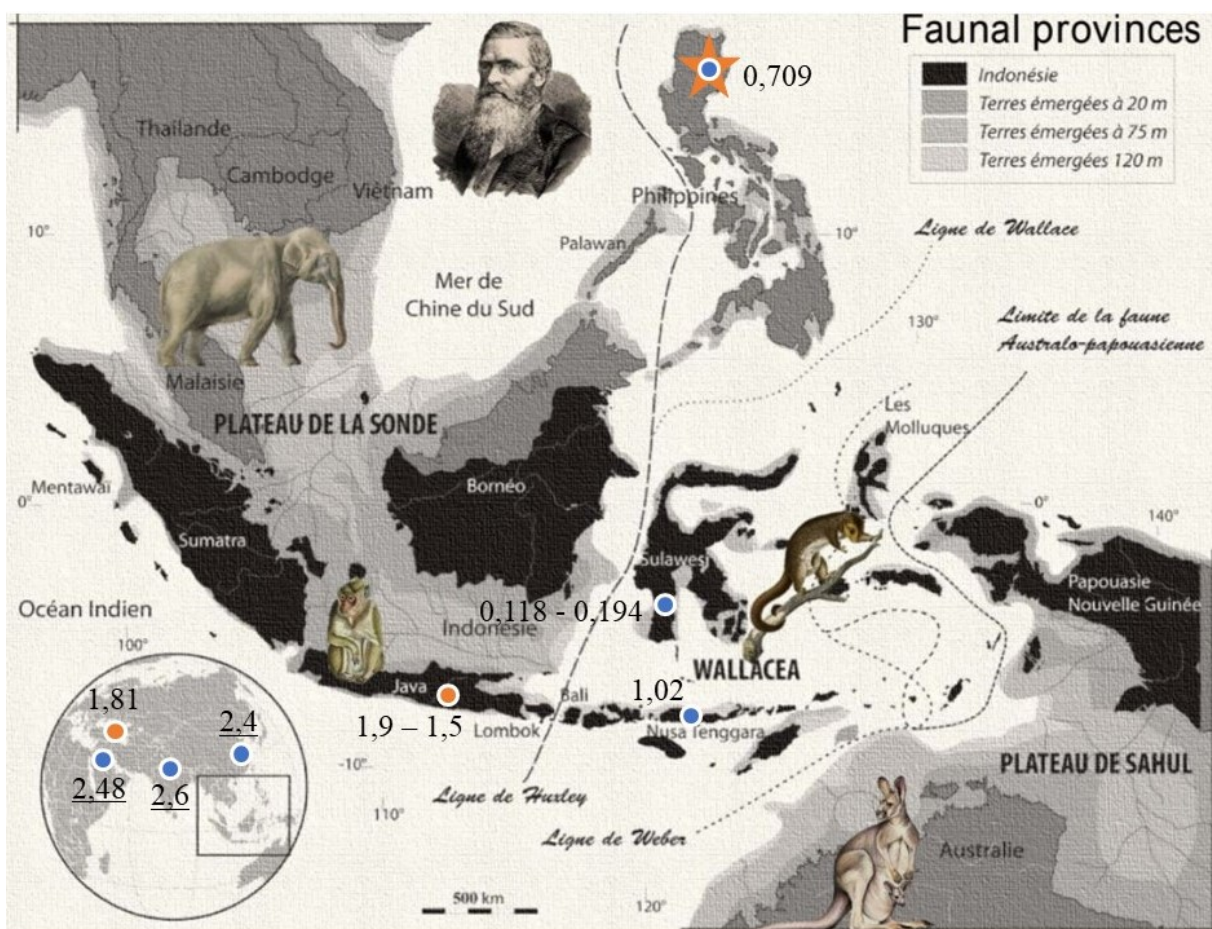


Figure 1 : Carte non-exhaustive des plus anciens sites d'occupation humaine en Eurasie continentale et en Asie du Sud-Est insulaire. Les points bleus et oranges cerclés de blanc correspondent aux localisations des divers sites et le numéro associé à la datation la plus ancienne en Ma. Les points oranges correspondent aux sites où des restes humains ont été identifiés alors que ceux bleus correspondent aux sites où une activité humaine a été mise en évidence à l'aide de traces de boucherie sur des os et / ou d'outils en pierre taillée. L'étoile orange figure la localisation de la grotte de Callao, où *H. luzonensis* a été identifié. La ligne de Wallace modifiée par Huxley est celle la plus à l'Ouest, symbolisée par les pointillés les plus longs. Les âges soulignés correspondent à des sites peu mentionnés dans la littérature ou dont les datations ou les artefacts retrouvés sont débattus. Les sites correspondant aux âges sont les suivants : 2,6 : Masol (Inde) ; 2,48 : Dawqara Fm (Jordanie) ; 2,4 : Renzidong (Chine) ; 1,9-1,5 : Sangiran (Java, Indonésie) ; 1,81 : Dmanisi (Géorgie) ; 1,02 : Wolo Sege (Florès, Indonésie) ; 0,709 : Kalinga (Luçon, Philippines) ; 0,118 - 0,194 : Talepu (Sulawesi, Indonésie). Références dans le texte principal. Carte d'après François Sémah, cours IMQP.

<sup>1</sup> « Hominines » correspond dans ce mémoire à la tribu *hominini* et englobe *H. sapiens* et toutes les espèces disparues plus proches d'*H. sapiens* que des chimpanzés

présent (ka BP) respectivement (Mijares et al. 2010, Déroit et al. 2019). L'île de Luçon, dans les Philippines, se trouve à l'Est de la ligne de Wallace modifiée par Huxley (Fig. 1 - Déroit et al. 2019). C'est l'observation d'un changement de faune de part et d'autre de cette ligne qui a conduit Wallace à la définir (Shipton et al. 2021). Cette séparation des faunes, due à une barrière géographique, s'explique par le fait que les îles à l'Est de la ligne de Wallace modifiée par Huxley n'ont jamais été reliées au continent asiatique au cours du Pléistocène, même durant les périodes glaciaires, où le niveau marin était au plus bas (Shipton et al. 2021). Au contraire, Sumatra, Java et Bornéo, faisaient partie de la Sonde, une région formant une extension du continent asiatique (Fig. 1 - Shipton et al. 2021).

*H. luzonensis* n'a donc pas pu arriver à pied sec sur l'île de Luçon. Il en va de même pour *Homo floresiensis* (Brown et al. 2004), dont le mode d'arrivée par la mer est débattu, certains considérant qu'il a dû construire une embarcation (Bednarik 2003), d'autres qu'il est arrivé à la suite du détachement de lambeaux de terre dû à une éruption volcanique et / ou à un tsunami (Metcalf et al. 2001, Dennell et al. 2014).

### Description anatomique d'*H. luzonensis*

13 restes sont à ce jour attribués à *H. luzonensis*. 3 prémolaires et 4 molaires supérieures ont été identifiées, dont 5 appartenant au même individu (Déroit et al. 2019). 6 restes postcrâniens ont été mis au jour : un 3<sup>ème</sup> métatarsien (Mijares et al. 2010), une phalange proximale de pied, une phalange intermédiaire de pied, une phalange intermédiaire de main, une phalange distale de main d'un ou plusieurs individu(s) adulte(s) et une diaphyse fémorale d'un individu juvénile (Déroit et al. 2019).

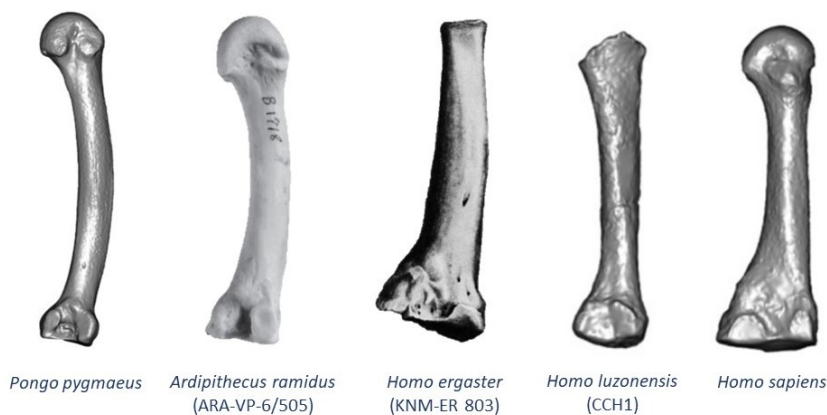


Figure 2 : Schémas et photos de spécimens et de scans 3D de 3ème métatarsiens d'hominiés en vue médiale ou latérale. Spécimens pas à l'échelle. Références : Mijares et al. (2010) pour *P. pygmaeus*, *H. luzonensis* et *H. sapiens* (vue médiale) ; Lovejoy et al. (2009a) pour *A. ramidus* (vue latérale) ; Day et Leakey (1974) pour *H. ergaster* (vue médiale, miroir).

L'analyse morphologique des éléments squelettiques et dentaires attribués à *H. luzonensis* montre une panoplie de caractères particuliers, dont nous allons voir les principaux.

Le 3<sup>ème</sup> métatarsien a une base basse dorso-

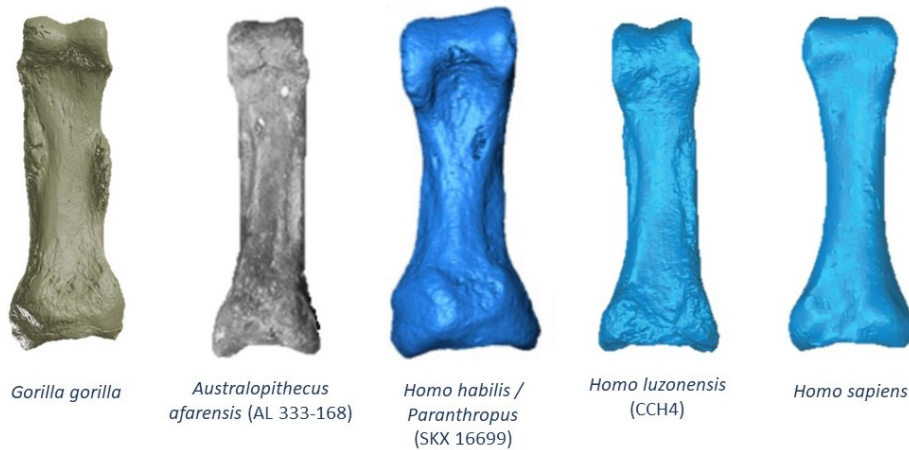


Figure 3 : Photos de spécimens et de scans 3D de phalanges proximales de pied d'hominidés en vue plantaire. Spécimens pas à l'échelle. Références : Données 3D du Muséum américain d'Histoire naturelle mises en ligne sur Morphosource par Douglas Boyer pour *G. gorilla* ; Ward et al. (2012) pour *A. afarensis* ; Trinkaus et Patel (2016) pour *H. habilis* / *Paranthropus* ; Déroit et al. (2019) pour *H. luzonensis* et *H. sapiens*.

plantairement, une seule facette de contact avec le 2<sup>ème</sup> métatarsien, un bord dorsal plat et une facette proximale convexe dorso-plantairement (Fig. 2). La phalange proximale de pied (rayon 2 à 4) montre une courbure du bord

dorsal en vue latérale, un développement des insertions pour les gaines des muscles fléchisseurs des orteils tout le long du corps, ainsi qu'une faible inclinaison dorsale de sa facette proximale (Fig. 3). La phalange intermédiaire de pied (rayon 2 à 4) est courte et robuste, et présente un bord dorsal plat en vue latérale (Fig. 4). La phalange distale de main (rayon 2 à 5) est peu robuste avec une base médio-latéralement large (Fig. 5). Enfin, la phalange intermédiaire de main (rayon 2 à 4) montre de fortes insertions pour les gaines des muscles fléchisseurs superficiels des doigts, une courbure du bord dorsale ainsi qu'une « butée » en partie proximo-dorsale particulièrement développée (Fig. 6 – Déroit et al. 2019).

Même s'il a été montré que des individus juvéniles chez les hominines peuvent témoigner d'un développement précoce de caractères propres à leur espèce (Tillier 1983, Ponce de León et Zollikofer 2001, Alemseged et al.

2006), la diaphyse fémorale de juvénile n'a pas été utilisée pour notre analyse phylogénétique.

Les dents d'*H. luzonensis* ont des dimensions extrêmement réduites : ses molaires sont encore plus petites que celles d'*H. floresiensis*. De plus, la M<sup>3</sup> d'*H. luzonensis* est de dimensions quasiment identiques aux

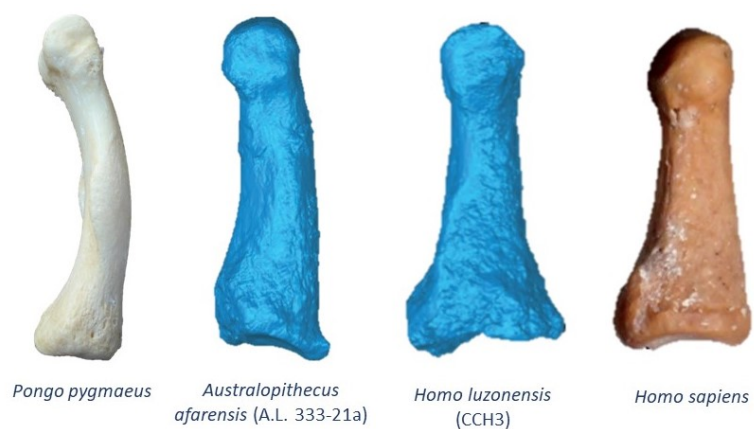


Figure 4 : Photos de spécimens et de scans 3D de phalanges intermédiaires de pied d'hominidés en vue médiale ou latérale. Spécimens pas à l'échelle. Références : Spécimen n°2015-2073 des collections Mammifères et Oiseaux – Anatomie comparée du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris pour *P. pygmaeus* ; Déroit et al. (2019) pour *A. afarensis*, *H. luzonensis* et *H. sapiens*.



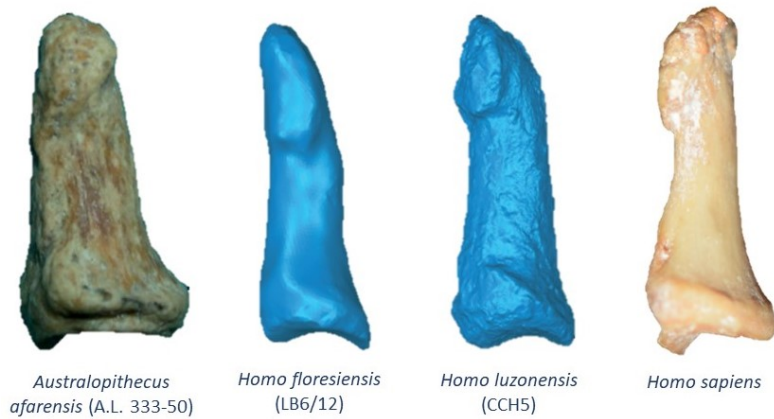


Figure 5 : Photos de spécimens et de scans 3D de phalanges distales de main d'hominines en vue médiale ou latérale. Spécimens pas à l'échelle. Références : Déroit et al. (2019) pour *A. afarensis*, *H. floresiensis*, *H. luzonensis* et *H. sapiens*.

prémolaires, un caractère rarement observé chez les hominines (Fig. 7). La surface occlusale de toutes les prémolaires et molaires est très simplifiée : ni parastyle ni cuspidés supplémentaires ne sont identifiables (Fig. 7). L'analyse de la jonction entre l'émail et la dentine a permis de mettre en

évidence la présence de « rainures buccales » et de crêtes transversales accessoires mésiales sur les prémolaires. Enfin, la (ou les) 3<sup>ème</sup> prémolaire(s) présente(nt) 3 racines, un caractère rare chez les hominines (Déroit et al. 2019).

Les phalanges courbes et la présence de fortes insertions musculaires au niveau de ces phalanges sont des caractères qui rapprochent *H. luzonensis* d'hominines plus anciens, tels que les australopithèques et dans une moindre mesure les premiers représentants du genre *Homo* (*H. habilis* et *H. ergaster*). En effet, ces caractères sont typiquement trouvés en association chez *Australopithecus afarensis* et *Australopithecus africanus* et sont interprétés par de nombreux chercheurs comme une adaptation à l'arboricole (Susman et al. 1984, Ricklan 1987, McNutt et al. 2018). A l'inverse, la réduction des dimensions des prémolaires et molaires et la simplicité de la surface occlusale (absence de 5<sup>ème</sup> et 6<sup>ème</sup> cuspidés, absence de parastyle...) sont dérivés chez les hominines (Déroit et al. 2019). Il n'est donc pas simple de replacer *H. luzonensis* dans l'arbre phylogénétique des hominines.



Figure 6 : Photos de spécimens et de scans 3D de phalanges intermédiaires de main d'hominines en vue médiale ou latérale. Spécimens pas à l'échelle. Références : Zipfel et al. (2020) pour *A. africanus* ; Déroit et al. (2019) pour *H. floresiensis*, *H. luzonensis* et *H. sapiens*.

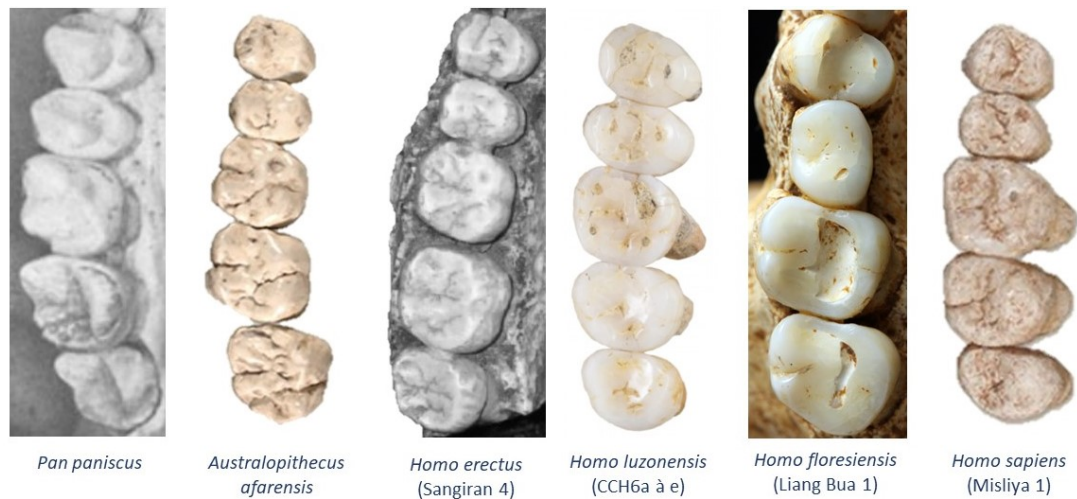


Figure 7 : Photos de spécimens et de scans 3D de prémolaires et molaires d'hominidés en vue occlusale. Spécimens pas à l'échelle. Du haut vers le bas :  $P^3$  à  $M^3$ . Notons qu'*H. floresiensis* n'a pas de  $M^3$  préservée et que sa  $P^4$  a subi une rotation à  $90^\circ$ . Références : Kinzey (1984) pour *P. paniscus* ; Tocheri (2019) pour *A. afarensis*, *H. luzonensis* et *H. sapiens* ; Durband (2008) pour *H. erectus* ; Kaifu et al. (2015a) pour *H. floresiensis*.

## Quelles hypothèses évolutives pour *H. luzonensis* et quelles implications pour la dispersion des hominines en Asie ?

Notre interrogation sur l'histoire évolutive d'*H. luzonensis* commence par la recherche de son ancêtre sur le continent pour lequel deux hypothèses principales se dégagent. *H. luzonensis* pourrait descendre d'un *Homo erectus* asiatique, peut-être indonésien, ce qui serait cohérent d'un point de vue géographique et chronologique. En effet, seuls des *H. erectus* sont connus en Asie entre 1,5 millions d'années (Ma) et 100 ka BP, même s'ils peuvent être divisés en plusieurs sous-populations (Zeitoun et al. 2010). Cette ascendance asiatique « récente » (relativement à celle de l'hypothèse suivante) expliquerait par ailleurs les caractères dérivés observés chez *H. luzonensis*.

Notons néanmoins que la paléogénétique a introduit au moins une lignée supplémentaire, mal connue anatomiquement : les Dénisoviens (Reich et al. 2010). Ce groupe pourrait être présent dans l'assemblage fossile attribué habituellement aux *H. erectus* asiatiques (Kaifu 2017). Mais la publication récente du site de Kalinga sur l'île de Luçon, daté à 709 ka BP (Ingicco et al. 2018) suggère que les ancêtres d'*H. luzonensis* ont pu être présents sur l'île pendant une longue période, et donc potentiellement avant l'apparition de la lignée dénisovienne, qui s'est produite entre 381 et 473 ka BP d'après les données moléculaires (Prüfer et al. 2014). Si la population identifiée à Kalinga est bien liée à *H. luzonensis*, l'origine de ce dernier sur le continent asiatique est donc plutôt à chercher chez les *H. erectus* anciens, et non chez les Dénisoviens et / ou *H. erectus* récents, à moins d'envisager des scénarios évolutifs plus complexes (voir

« Introduction : Reconstruction phylogénétique et cladistique » et « Discussion : Evolution en réseaux »).

Alternativement, *H. luzonensis* pourrait être un descendant d'un australopithèque ou d'un des premiers représentants du genre *Homo* (notons que Wood et Collard (1999) les placent dans le genre *Australopithecus*), ce qui justifierait de l'existence de caractères ancestraux parmi les hominines chez ce taxon insulaire. Cette dernière hypothèse impliquerait qu'un hominine soit sorti d'Afrique et arrivé jusqu'à l'Est de l'Asie sans qu'on en ait découvert aucun fossile jusqu'à aujourd'hui (Argue et al. 2006).

De fait, la première sortie d'Afrique d'hominines est souvent placée autour de 2 Ma ou peu après (Carotenuto et al. 2016, Prat 2018). Les plus vieux fossiles d'hominines eurasiatiques sont ceux de Dmanisi, en Géorgie, datés entre 1,77 et 1,85 Ma (Fig. 7 - Gabunia et al. 2000).

Néanmoins, il existe parfois un découplage entre les plus vieux fossiles et les plus vieux sites d'occupation humaine identifiés comme tel par des restes d'outils en pierre taillée et / ou des traces de boucherie sur des ossements, comme c'est le cas en Amérique notamment (Becerra-Valdivia et Higham 2020, Boëda et al. 2021). De plus, l'absence de preuve ne peut être une preuve d'absence. Enfin, il existe des raisons d'ordre écologique de penser qu'une espèce plus ancienne qu'*H. erectus sl*<sup>2</sup> est sortie d'Afrique. En effet, plusieurs australopithèques (*Australopithecus garhi* et *Australopithecus bahrelghazali*) vivaient dans des environnements de prairie et de savane, proches de ceux que l'on retrouve dans tout le Sud de l'Asie. Puisque le genre *Australopithecus* était distribué dans des régions aussi éloignées que l'Afrique du Sud, l'Afrique de l'Est ou le Tchad, montrant ainsi que sa niche écologique n'est pas restreinte à une région bien délimitée ou à un environnement bien précis, il n'y a pas de raison de penser *a priori* qu'il n'aurait pas pu sortir d'Afrique (Dennell et Roebroeks 2005).

Plusieurs sites d'occupations par des hominines ont livré des datations plus anciennes que 2 Ma en Asie, toutes débattues (Fig. 7). Ainsi, le site de Longgupo (Chine) aurait été occupé depuis 2,2 Ma (Han et al. 2017, Prat 2018), le site de Renzidong (Chine) depuis 2,4 Ma (Shen et Keates 2003), celui de Dawqara Fm (Jordanie) depuis 2,48 Ma (Scardia et al. 2019) et celui de Masol (Inde) depuis plus de 2,6 Ma (Cauche et al. 2021).

---

<sup>2</sup> Nous considérerons dans ce mémoire un taxon *H. erectus sensu stricto* (*H. erectus ss*) et un *H. erectus sensu lato* (*H. erectus sl*). Le premier se réfère à l'espèce asiatique alors que le second englobe *H. ergaster*, *H. georgicus* et *H. erectus ss*. (voir « Matériel : *Homo erectus sensu stricto* ou *sensu lato* »).

En somme, si le registre fossile ne semble pas indiquer la présence d'hominines en Eurasie avant *H. erectus sl*, l'hypothèse d'une sortie plus précoce d'hominines ne peut pas être totalement exclue (Dennell et Roebroeks 2005).

Le débat sur une arrivée précoce d'hominines en Eurasie et potentiellement d'une espèce plus ancienne qu'*H. erectus sl* a été ravivé en 2004 par la publication des restes d'*H. floresiensis*, dont de nombreux chercheurs ont tenté d'identifier l'ancêtre continental par des approches différentes (Falk et al. 2005, Bromham et Cardillo 2007, Van Heteren 2008, 2012, Argue et al. 2009, 2017, Kaifu et al. 2011, 2015a, Dembo et al. 2015, Zeitoun et al. 2016, Diniz-Filho et Raia 2017, Diniz-Filho et al. 2019, Caparros et Prat 2021).

*H. floresiensis*, découvert sur l'île de Florès, à près de 3 000 kilomètres au Sud de la grotte de Callao à vol d'oiseau, présente également des caractères ancestraux et d'autres plus dérivés (Brown et al. 2004, Morwood et al. 2005), bien que différents de ceux d'*H. luzonensis* (Déroit et al. 2019). Ayant vécu il y a 190 à 50 ka BP dans la grotte de Liang Bua (Sutikna et al. 2016), et probablement depuis 700 ka (Van den Bergh et al. 2016a), voire 1 Ma (Brumm et al. 2010) ailleurs sur l'île de Florès, son ascendance fait également débat. La présence de caractères partagés par *H. floresiensis* et certains australopithèques a fait suggérer à plusieurs chercheurs qu'*H. floresiensis* serait en fait à rapprocher du genre *Australopithecus*, et donc que les australopithèques ou d'autres hominines n'appartenant pas au genre *Homo* seraient sortis d'Afrique (Argue et al. 2006).

La présence de caractères ancestraux chez une espèce s'explique soit par un lien avec une lignée qu'on pensait éteinte depuis longtemps (*i.e.* les australopithèques dans le cadre de ce travail) dont on aurait en réalité perdu la trace pendant une longue période, ou par une réversion de caractères vers un état ancestral. L'existence de réversions de caractères après plusieurs millions d'années d'évolution (Collin et Miglietta 2008) laisse supposer que les caractères plésiomorphes présents chez *H. luzonensis* peuvent être le fruit d'une résurgence liée au contexte insulaire et non d'une plus grande proximité génétique et donc phylogénétique avec les australopithèques. En effet, ce type de résurgence est particulièrement documenté dans des milieux insulaires (Hooijer 1954, Van der Geer 2005, Ostende 2018).

De nombreux cas d'évolution insulaire ont été répertoriés chez les mammifères et plusieurs tendances évolutives propres à l'évolution dans les îles sont aujourd'hui reconnues (Sondaar 1991, 1994, Ostende 2018). Elles impliquent une évolution rapide, une diminution de la taille (chez les grands mammifères), une allométrie différente de l'espèce ancestrale sur le continent

et d'autres adaptations fonctionnelles à des pressions de sélection nouvelles (Sondaar 1991, 1994, Ostende 2018).

Par ailleurs, l'accumulation récente de découvertes de preuves de peuplements humains antérieurs à *H. sapiens* en Asie du Sud-Est insulaire (Sondaar et al. 1994, Brown et al. 2004, Brumm et al. 2010, Van den Bergh et al. 2016a, 2016b, Jacobs et al. 2019) suggère une mobilité importante dans les îles d'hominines anté-*sapiens*. Si l'on considère que la pérennisation d'une population sur une île implique l'arrivée d'un nombre non négligeable d'individus, potentiellement parvenus sur l'île en plusieurs événements distincts mais rapprochés dans le temps (Ruxton et Wilkinson 2012), surtout si l'on retient l'hypothèse d'une arrivée accidentelle (Ihara et al. 2020), cette mobilité passée est encore accrue. On peut donc imaginer que plusieurs vagues successives ont généré la population découverte dans la grotte de Callao, qui ne serait alors pas seulement le fruit d'une colonisation menée en un temps réduit suivi d'une longue évolution indépendante et isolée des autres hominines.

Pour répondre à des interrogations similaires sur l'origine de taxons insulaires, plusieurs chercheurs ont utilisé la cladistique (Arnedo et al. 2001, Argue et al. 2009, 2017, Borrani et al. 2018).

### Reconstruction phylogénétique et cladistique

La reconstruction de parenté entre taxons, qu'on appelle reconstruction phylogénétique, peut s'effectuer par diverses méthodes, parmi lesquelles la cladistique est une des premières à utiliser des outils informatiques et mathématiques, et la plus pratiquée sur des données morphologiques (Strait et al. 2015, Darlu et al. 2019, p.45). La cladistique repose sur l'identification de caractères ancestraux (dits plésiomorphes) et dérivés (dits apomorphes), ces derniers servant à regrouper les espèces dans des clades, et ainsi à définir les relations de parenté entre taxons (Darlu et al. 2019, p.46). On appelle hiérarchisation cette division en états de caractères ancestraux et dérivés. C'est par cette hiérarchisation que la cladistique diffère de la phénétique, une autre méthode de reconstruction phylogénétique qui évalue les différences entre taxons sans *a priori* sur le sens de l'évolution des états de caractères (Darlu et al. 2019, p.215-216).

Formalisée en 1950 par le chercheur allemand Willi Hennig et popularisée à partir de la traduction de l'allemand vers l'anglais de l'article fondateur de la méthode au milieu des années 1960 (Hennig 1965), la cladistique a été utilisée par les paléanthropologues à partir du milieu

des années 1970 (Strait et al. 2015). Aujourd'hui peu prisée pour l'étude des hominines, elle est pourtant très usitée dans le reste du vivant (Kitching et al. 1998, Strait et al. 2015).

Si la cladistique se présente comme une discipline dont les résultats sont répétables, testables, et moins biaisés par les erreurs inter-observateurs (Strait et al. 2015), ces attributs ont tous été remis en question (Hawks 2004). L'efficacité de l'analyse cladistique et donc l'utilité de la méthode elle-même chez les hominines a été critiquée par certains paléanthropologues (Trinkaus 1990, Hawks 2004), d'où un certain « désamour » pour cette méthode dans cette discipline (Strait et al. 2015). Ces critiques reposent notamment sur l'absence de connaissance des modalités d'évolution des caractères étudiés (Hawks 2004). D'autres biais, comme la corrélation entre caractères (Hawks 2004), sont étudiés dans ce travail (voir « Méthodes : Corrélation des caractères entre eux »).

Néanmoins, les résultats d'analyses cladistiques utilisant des caractères et des parties anatomiques différents convergent sur de très nombreux points, comme la place d'*Homo habilis* et d'*Au. afarensis*, le statut plus dérivé d'*Au. afarensis* par rapport à *Australopithecus anamensis*, la position basale d'*Ardipithecus ramidus* par rapport aux genres *Australopithecus*, *Paranthropus* et *Homo*, etc. (Strait et al. 2015).

L'application de la cladistique sur des taxons insulaires a également été critiquée, en partant du principe qu'une étude anatomique de taxons qui ont connu une évolution avec des contraintes si particulières que celles rencontrées dans les îles, ne peut pas donner d'informations fiables sur les ancêtres de ces taxons (Van der Geer 2005, Ostende 2018). Cet avis est par ailleurs soutenu par un cas précis où la cladistique semble avoir fourni une mauvaise phylogénie (Ostende 2018).

En revanche, ces remarques sur les biais éventuels de l'approche cladistique sont applicables à de nombreuses autres méthodes, qui doivent toutes se confronter au problème de l'ignorance *a priori* des modalités d'évolution étudiées. Ne prétendant ni plus ni moins qu'une autre méthode apporter de conclusion définitive à des questions de phylogénie, l'approche cladistique a pour ambition de donner un éclairage particulier à une problématique et d'y apporter des éléments de réponse.

Nous nous proposons donc de mener une étude cladistique pour tenter de replacer *H. luzonensis* dans la phylogénie des hominines, et ainsi proposer des réponses aux interrogations sur l'identité de ses ancêtres ainsi que sur son évolution dans un contexte insulaire.

Caparros et Prat (2021) suggèrent que la réversion homoplastique a joué un rôle important dans l'évolution des hominines. Considérant les caractères dérivés partagés par *H. luzonensis* et les autres représentants du genre *Homo* (par exemple le bord dorsal plat du 3<sup>ème</sup> métatarsien, le bord dorsal plat des phalanges intermédiaires de pied, l'absence ou un faible développement de la 5<sup>ème</sup> cuspide sur la M<sup>2</sup>, l'absence ou un faible développement de la 6<sup>ème</sup> cuspide sur la M<sup>3</sup> – voir Résultats et Discussion), son âge et sa position géographique, *H. luzonensis* semble être un hominine « dérivé » et non « basal ». Néanmoins, ses caractères rappelant les grands singes (par exemple : courbure en vue latérale ou médiale de la facette proximale du 3<sup>ème</sup> métatarsien, prémolaires de grandes dimensions par rapport aux molaires) pourraient le placer proche de ces derniers ou à la base des hominines dans une analyse cladistique (en suivant les observations et hypothèses formulées par Ostende 2018).

Pour répondre aux objections légitimes quant à l'usage de la cladistique à la fois chez les hominines et pour des taxons insulaires, nous avons utilisé la pondération implicite (Goloboff 1993) qui favorise les arbres montrant peu d'homoplasie. Cette technique n'avait, à notre connaissance, jamais été utilisée chez les hominines. Toujours dans l'optique de tester les objections faites à l'encontre de l'usage de la cladistique, il nous a semblé pertinent d'explorer plusieurs formes de codage des caractères puis d'évaluer leur robustesse respective grâce à divers évaluateurs reconnus en cladistique (voir Méthodes et Résultats - Bardin et al. 2017, Darlu et al. 2019, p.170-171 et 175-176, Caparros et Prat 2021).

La reconstruction phylogénétique permet de retrouver les liens de parenté entre diverses espèces à partir de caractères moléculaires ou anatomiques. *H. luzonensis* n'ayant fourni à ce jour aucunes données moléculaires (Détroit et al. 2019), c'est par l'étude des restes anatomiques que nous avons mené cette analyse.

Les restes dentaires sont très utilisés pour reconstituer les relations de parenté entre taxons fossiles. En effet, ce sont les restes qui se conservent le mieux, permettant ainsi une comparaison large (Gómez-Robles et Polly 2012, Irish et al. 2018). De plus, les dents maxillaires semblent montrer une évolution neutre, c'est-à-dire peu sujette à des contraintes fonctionnelles, et donc particulièrement susceptibles de fournir un signal phylogénétique robuste (Gómez-Robles et Polly 2012, Rathmann et al. 2017). Par ailleurs, Gingerich et Simons (1977) ont montré que les dimensions des dents témoignent d'une évolution graduelle chez certains primates (qui est aussi observée chez d'autres mammifères - Godinot 2005), ce qui nous a incité à inclure des caractères métriques dans notre matrice.

Les études cladistiques menées sur les hominines se sont principalement basées sur les restes crânio-dentaires à cause de la rareté des restes postcrâniens dans le registre fossile (Zeitoun 2000, Argue et al. 2009, Mounier et Caparros 2015, Zeitoun et al. 2016, Irish et al. 2018). Cependant, cette absence de caractères postcrâniens rend difficile l'analyse de certaines fonctions, et notamment la locomotion. Or, la locomotion revêt une grande importance dans l'évolution humaine et devient de fait un argument de choix pour reconstituer les relations de parenté entre espèces d'hominines (Spoor et al. 1994, Harcourt-Smith et Aiello 2004, Raichlen et al. 2010). Plusieurs auteurs ont donc appelé à intégrer des caractères postcrâniens (Strait et al. 2015, Argue et al. 2017), ce que nous faisons dans cette étude.

Si les restes associés à *H. luzonensis* ne sont pas abondants, ils présentent l'avantage de fournir des informations sur une fonction prépondérante - la locomotion - et un signal phylogénétique potentiellement robuste grâce à ses restes dentaires.

## Matériel

Les hypothèses de parenté d'*H. luzonensis* sont assez variées, et nécessitent donc une comparaison avec de nombreux groupes. En conséquence, nous avons tenté d'incorporer autant de taxons d'hominines que possible dans la matrice taxons-caractères. Cela nous permet d'autre part de tester la capacité du jeu de données à fournir une phylogénie générale des hominines proche de celles trouvées pour des matrices portant sur plus de caractères (Strait et Grine 2004, Dembo et al. 2015, Argue et al. 2017), et d'ainsi proposer des hypothèses phylogénétiques robustes pour *H. luzonensis* à partir de notre analyse.

Plusieurs espèces ont été exclues en raison de l'absence ou du trop faible nombre de restes pouvant être codés dans notre matrice et de leur probable éloignement phylogénétique avec *H. luzonensis* (*Kenyanthropus platyops* - Leakey et al. 2001 -, *Ardipithecus kadabba* - Haile-Selassie 2001 -, *Sahelanthropus tchadensis* - Brunet et al. 2002 - et *Orrorin tugenensis* - Senut et al. 2001).

Les australopithèques ont été considérés comme appartenant à 4 espèces différentes. Pour des raisons de faibles nombres de restes et en suivant une logique chronologique et géographique, les espèces *Australopithecus deyiremeda*, *Au. garhi* et *Au. bahrelgazali* ont été regroupés avec *Au. afarensis*, et *Australopithecus prometheus* a été regroupé avec *Au. africanus*. *Au. anamensis*



et *Australopithecus sediba* sont les 3<sup>ème</sup> et 4<sup>ème</sup> espèces d'Australopithèques dans notre matrice (mais voir « Résultats » pour *Au. anamensis*).

Suivant l'attribution faite par Leakey et al. (1964), et en dépit de l'absence d'une association claire, le pied d'OH8 a été considéré ici comme celui d'un *H. habilis*.

Les grands singes, qui servent à ancrer l'arbre, sont des extra-groupes (ou « *outgroup* » en anglais) et permettent « d'identifier le degré d'universalité [des] caractère[s] étudié[s] » (Darlu et al. 2019, p.74). De nombreux chercheurs préconisent d'utiliser plus d'un taxon pour ancrer l'arbre (Strait et Grine 2004, Darlu et al. 2019, p.75) pour faire une polarisation des caractères de qualité.

Puisque nous avons des données discrètes et continues (voir « Méthodes : Traitement des caractères continus ») et que nous utilisons la pondération implicite (voir « Méthodes : Pondération implicite contre l'homoplasie), nous avons intégré et traité les données avec le logiciel TNT (Tree Analysis Using New Technologies – Goloboff et Catalano 2016) version 1.5 d'Octobre 2020. TNT ne permet pas de définir plus d'un extra-groupe (Goloboff et Catalano 2016). Nous avons néanmoins choisi d'utiliser 4 espèces de grands singes, qui sont 4 groupes extérieurs à l'analyse elle-même (Tab. 1), *Pongo pygmaeus* étant défini comme extra-groupe, pour respecter les relations phylogénétiques aujourd'hui bien établies entre grands singes (Strait et Grine 2004). L'utilisation de plusieurs extra-groupes non-groupés pour étudier les hominines est assez fréquente (González-José et al. 2008, Dembo et al. 2015, Argue et al. 2017).

Au total, 23 taxons ont été retenus pour cette analyse (Tab. 1).

Tableau 1 : Taxons utilisés pour l'analyse phylogénétique et restes anatomiques étudiés pour ces taxons.

Taxon	Reste anatomique					Dents
	3 <sup>ème</sup> métatarsien	Phalange proximale de pied	Phalange intermédiaire de pied	Phalange distale de main	Phalange intermédiaire de main	
<i>Ardipithecus ramidus</i>	+	+	+	+	+	+
<i>Australopithecus anamensis</i>						+
<i>Australopithecus afarensis</i>	+	+	+	+	+	+
<i>Australopithecus africanus</i>	+	+			+	+
<i>Australopithecus sediba</i>				+	+	+
<i>Gorilla gorilla</i>	+	+	+	+	+	+
<i>Pan paniscus</i>						+
<i>Pan troglodytes</i>	+	+	+	+	+	+
<i>Paranthropus aethiopicus</i>						+ (uniquement P <sup>3</sup> )
<i>Paranthropus boisei</i>	+					+
<i>Paranthropus robustus</i>		+				+
<i>Pongo pygmaeus</i>	+	+	+	+	+	+

<i>Homo antecessor</i>		+	+		+	+ (uniquement P <sup>3</sup> et M <sup>1</sup> )
<i>Homo erectus sensu stricto</i>						+
<i>Homo erectus sensu lato</i>	+	+	+		+	+
<i>Homo ergaster</i>	+	+	+		+	+
<i>Homo floresiensis</i>	+	+	+	+	+	+ (sauf la M <sup>3</sup> )
<i>Homo georgicus</i>	+					+
<i>Homo habilis</i>	+	+			+	+
<i>Homo heidelbergensis</i>	+		+		+	+
<i>Homo luzonensis</i>	+	+	+	+	+	+
<i>Homo naledi</i>	+	+	+	+	+	+
<i>Homo neanderthalensis</i>	+	+	+	+	+	+
<i>Homo sapiens</i>	+	+	+	+	+	+

### *Homo erectus sensu stricto* ou *sensu lato*

*H. erectus ss* présente l'inconvénient majeur de n'avoir pas livré les restes postcrâniens utilisés dans notre analyse (Tab. 1 - Antón 2003, Zeitoun et al. 2016). Or, le statut de ce taxon est débattu, puisque certains chercheurs considèrent qu'*H. ergaster*, *H. georgicus* et *H. erectus ss* ne forment qu'une seule et même espèce, dispersée dans toute l'Eurasie et l'Afrique (voir Antón 2003 pour une revue sur la question). *H. ergaster* et *H. georgicus* ont livré des 3<sup>èmes</sup> métatarsiens, des phalanges de pied et de main à eux deux (Day et Leakey 1974, Walker et al. 1993, Gabounia et al. 2000, Lordkipanidze et al. 2007), et permettent donc au sein d'*H. erectus sensu lato* (*H. erectus sl*) de former un groupe plus intéressant à comparer avec les restes d'*H. luzonensis*. Utiliser le groupe *H. erectus sl* permet de surcroît de réduire le nombre de taxons mal renseignés dans notre matrice (Fig. 13). Ce changement n'est pas négligeable : Argue et al. (2017) arrivent à stabiliser la structure d'un arbre en enlevant un seul taxon mal renseigné de la matrice, alors qu'il leur reste encore 2 autres taxons mal renseignés (ils en ont 3 en tout). Wiens (2003) a par ailleurs montré empiriquement que le retrait de taxons mal renseignés renforce le signal phylogénétique.

Pour tester les effets de ce regroupement, nous avons choisi de mener des analyses avec *H. erectus sl* d'un côté et avec *H. ergaster*, *H. georgicus* et *H. erectus ss* séparés de l'autre.

### Matrice taxons-caractères

La reconstruction phylogénétique commence par la construction d'une matrice taxons-caractères (Darlu et al. 2019). Les analyses phylogénétiques en paléanthropologie portant le plus souvent sur des caractères crânio-dentaires (Strait et Grine 2004, Argue et al. 2009, Dembo et al. 2015, Zeitoun et al. 2016), nous avons dû définir certains nouveaux caractères pour le 3<sup>ème</sup>

métatarsien (annexes Fig. 1 à 11) et les phalanges de pied (annexes Fig. 12 à 20) et de main (annexes Fig. 21 à 27). Les caractères dentaires viennent de la littérature (Tab. 2). 39 caractères dentaires et 27 postcrâniens inédits ont été définis, soit 66 en tout (Tab. 2). Nous n'avons pas inclus la comparaison de la diaphyse fémorale de juvénile dans notre étude, car elle présente *a priori* peu de caractères informatifs, tant parce que seule la diaphyse est préservée que parce que les comparaisons avec d'autres hominines fossiles restent très limitées, et que les individus juvéniles ne peuvent être intégrés à une étude cladistique au même titre que les adultes dans la mesure où ils n'ont potentiellement pas développé tous les caractères présents chez ces derniers. Notre matrice reflète les caractères décrits chez *H. luzonensis* (voir « Introduction : Description anatomique d'*H. luzonensis* ») et se veut la plus exhaustive possible dans la description des parties anatomiques considérées.

De nombreux caractères sont renseignés de façon partielle à cause du manque de restes fossiles, principalement pour les caractères postcrâniens (Tab. 2). L'ajout de caractères (et non de taxons) renseignés de façon incomplète n'altère cependant pas le signal phylogénétique et peut au contraire aider à résoudre l'arbre (Wiens 1998, 2003).

Les 26 derniers caractères de la liste sont des caractères dentaires (Tab. 2) provenant d'Irish et al. (2018) et possédant un codage particulier (voir plus bas et annexes Fig. 36 à 46). Ils proviennent d'une table de référence appelée Système d'Anthropologie Dentaire de l'Arizona State University (ASUDAS), qui définit un ensemble d'états de caractères pour une centaine de caractères dentaires (Scott et Irish 2017). Cette table, créée initialement pour identifier les variations entre populations d'*H. sapiens*, est utilisée depuis quelques années en paléoanthropologie sous des formes plus ou moins modifiées (Bailey et Wood 2007, Martín-Torrès et al. 2012, Irish et al. 2013, 2018, Xing et al. 2014, 2015, 2016, 2018, 2021 *etc.*)

Les caractères ASUDAS représentent 26 des 66 caractères codés dans la matrice (soit 39,4%) car ils présentent de nombreux avantages (Irish et al. 2013) : en plus d'avoir une forte composante génétique et une faible composante fonctionnelle, ils sont peu affectés par l'usure des dents, et évoluent lentement. Toutes ces caractéristiques indiquent que les caractères ASUDAS sont susceptibles de porter une information phylogénétique importante et robuste, en plus d'être facilement applicables aux fossiles (Irish et al. 2013, Turner II et al. 2018). De plus, ils permettent de s'affranchir des différences de codage d'un chercheur à l'autre pour un même caractère, puisque les états de caractères ASUDAS sont définis à partir de plaques de référence (Irish et al. 2013).

Le codage utilisé par Irish et al. (2018) ne donne pas l'état de caractère ASUDAS mais repose sur un état seuil, sous lequel l'état de caractère est codé « moins » et au-dessus duquel il est codé « plus » (Fig. 8). Chaque spécimen est ensuite codé en « moins » ou « plus », et le pourcentage de « moins » et « plus » par taxon est défini (Fig. 8, Annexes Fig. 36 à 46). La limite entre les états de caractère « moins » et « plus » est définie par une analyse de distance (MMD), qui permet de dire à quel niveau cette limite est la plus discriminante entre les taxons, c'est-à-dire à quel niveau elle va permettre de mettre en évidence des relations phylogénétiques (Irish et al. 2018). Nous n'avons pas réalisé de nouvelle analyse de distance ici, et avons repris les valeurs seuils fournies par Irish et al. (2018).

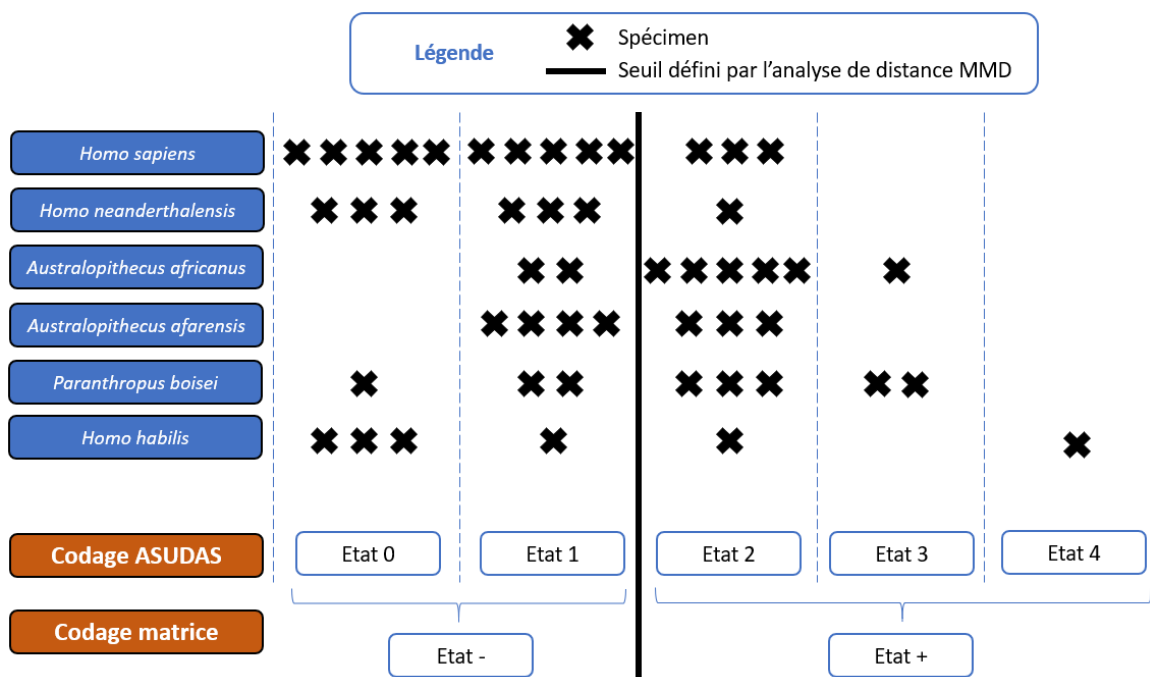


Figure 8 : Schéma du codage des caractères ASUDAS dans notre matrice taxons-caractères. Dans cet exemple fictif, *H. sapiens* a 10 spécimens codés "-" et 3 codés "+". Il aurait donc une fréquence de  $3 / 13 = 23,1\%$ . C'est cette valeur de fréquence qui aurait été codée dans la matrice taxons-caractères sous la forme d'un caractère continu (voir « Méthodes : Traitement des caractères continus »).

La comparaison des fréquences entre divers groupes a montré son efficacité dans le cadre d'une reconstruction phylogénétique au sein même d'*H. sapiens* (Stringer et al. 1997) et semble donc pleinement applicable chez les hominines fossiles, *a priori* plus distants entre eux que ne le sont les populations actuelles d'*H. sapiens*.

Puisque le nombre de spécimens d'*H. luzonensis* pour chaque dent est limité, nous avons réalisé une autre matrice où ces caractères ASUDAS sont discrétisés en 2 ou 3 états, selon le nombre minimal de spécimen par taxon et par caractère. Si la matrice discrétisée (celle avec 2 ou 3 états) est *a priori* moins biaisée par la taille des échantillons pour chaque unité évolutive (UE),

elle est aussi moins sensible aux différences de fréquence entre taxons, qui sont pourtant importantes pour utiliser les caractères ASUDAS (Stringer et al. 1997). Etant donné la petite taille de nos échantillons, l'ajout de nouveaux spécimens pourrait faire varier de façon importante les fréquences et donc les résultats. On peut donc s'attendre à ce que les arbres obtenus résolvent plus justement la place d'*H. luzonensis*, mais que ces arbres soient moins stables.

Pour les caractères autres que ceux ASUDAS, la variabilité n'est pas prise en compte. Quand un taxon présente une variabilité pour un caractère, nous avons créé un état supplémentaire, à l'image de ce qu'ont fait Argue et al. (2017). Seulement 3 caractères sont concernés, ceux décrivant les relations entre elle des valeurs des aires occlusales des molaires.

Pour les cas où les résultats obtenus s'éloignent beaucoup de ceux obtenus par d'autres études, nous avons décidé d'intégrer 40 caractères (crâniens) supplémentaires provenant de la matrice de Dembo et al. (2015), pour « stabiliser » la structure de l'arbre. Les matrices avec ces caractères et sans sont comparées.

Tableau 2 : Caractères et états de caractères définis pour la matrice taxons-caractères. Y figurent également le nombre de taxons codés par caractère, la présence ou non d'un traitement ordonné du caractère, la pondération des caractères (caractères ASUDAS traités comme continus / discrétisés) et les références utilisées, que ce soit pour la définition du caractère, pour la définition des états ou pour l'attribution d'un état à un taxon. Abréviations utilisées : N = Nature du caractère (discret ou continu) ; D = caractère discret ; C = caractère continu ; Nbr = Nombre de taxons codés ; (sl) = Nombre de taxons codés dans la matrice avec *H. erectus* sl ; Pr = Pondération du caractère dans la matrice où les caractères ASUDAS sont continus ; PrD = Pondération du caractère dans la matrice où les caractères ASUDAS sont discrétisés ; O = Ordonné et - = Caractère absent car présentant un seul état.

Caractère (numéro)	N	Nbr (sl)	Nombre d'états	Pr (PrD)	Références
	<b>66</b>	<b>23</b>			
<b>3<sup>ème</sup> Métatarsien (11)</b>					
<b>Convergence proximo-distale des bords médiaux et latéraux en vue dorsale (1)</b>	D	15 (14)	2 (Bords convergents ou bords parallèles)	130 (65)	Observations personnelles en collections d'anatomie comparée du MNHN, Singh 1960, Day et Leakey 1974, Gabounia et al. 2000, Lordkipanidze et al. 2007, Jungers et al. 2009a, 2009b, Lovejoy et al. 2009a, DeSilva 2010, Mijares et al. 2010, Ward et al. 2012, DeSilva et al. 2013, Harcourt-Smith et al. 2015,
<b>Angle entre le bord dorsal de la facette proximale et l'axe principal de la « diaphyse » en vue dorsale (2)</b>	D	12 (11)	2 (droit ou légèrement ouvert, ouvert)	130 (65)	
<b>Courbure du bord dorsal en vue médiale (3)</b>	D	14 (13)	3 (plate, légèrement convexe et fortement convexe)	65 (33) O	
<b>Facette proximale pour articulation avec le cunéiforme (4)</b>	D	17 (16)	2 (facette plate et facette convexe)	130 (65)	
<b>Nombre de facettes de contact avec le 2<sup>ème</sup> métatarsien (5)</b>	D	8 (8)	3 (une, une ou deux, deux)	65 (33)	
<b>Orientation de la facette dorsale de contact avec le 2<sup>ème</sup> métatarsien (6)</b>	D	12 (12)	3 (facette réduite – angle non décelable, oblique plantairement, verticale / sub-verticale)	65 (33)	
<b>Encoches médiales et latérales en vue proximale (7)</b>	D	10 (10)	2 (absentes à faibles, présentes)	130 (65)	

<b>Angle de torsion entre les axes dorso-plantaire des extrémités proximale et distale (8)</b>	D	13 (12)	3 (absent, légère éversion, forte éversion)	65 (33) O	Fala 2018 Détroit et al. 2019, Pablos et al. 2019, Simpson et al. 2019, DeSilva et al. 2020
<b>Ratio hauteur dorso-palmaire / largeur médio-latérale de la base en vue proximale (9)</b>	C	12 (12)		2 (1)	
<b>Ratio hauteur dorso-plantaire de la base / longueur partielle (10)</b>	C	8 (8)		2 (1)	
<b>Ratio hauteur à la moitié de la « diaphyse » / hauteur maximale de la base (11)</b>	C	8 (7)		2 (1)	
<b>Phalange proximale de pied (5)</b>					
<b>Courbure du bord dorsal en vue latérale ou médiale (1)</b>	D	15 (15)	4 (plate, faiblement convexe, convexe, fortement convexe)	43 (22) O	Observations personnelles en collections d'anatomie comparée du MNHN, Données 3D communiquées par Florent Détroit, Day et Leakey 1974, Lorenzo et al. 1999, Lovejoy et al. 2009a, Harcourt-Smith et al. 2015, Trinkaus et Patel 2016, Détroit et al. 2019
<b>Zones d'insertions pour les gaines des muscles fléchisseurs des orteils (2)</b>	D	14 (14)	3 (Très réduites, fortement développées en partie proximale, fortement développées tout le long du corps)	65 (33) O	
<b>Condyles distaux latéral et médial (3)</b>	D	11 (11)	2 (non-individualisés, individualisés)	130 (65)	
<b>Ratio hauteur de la tête / hauteur de la base (4)</b>	C	13 (13)		2 (1)	
<b>Angle d'inclinaison dorsale (5)</b>	C	11 (11)		2 (1)	
<b>Phalange intermédiaire de pied (3)</b>					
<b>Courbure du bord dorsal en vue latérale ou médiale (1)</b>	D	11 (11)	3 (plate, légèrement convexe, fortement convexe)	65 (33) O	Observations personnelles en collections d'anatomie comparée du MNHN, Données 3D communiquées par Florent Détroit, Day et Leakey 1974 Lorenzo et al. 1999, Lovejoy et al. 2009a, Harcourt-Smith et al. 2015, Détroit et al. 2019
<b>Projection proximale du bord proximo-dorsal (2)</b>	D	9 (9)	2 (absente, présente)	130 (65)	
<b>Ratio longueur interarticulaire / largeur de la surface articulaire de la base (3)</b>	C	11 (11)		2 (1)	
<b>Phalange distale de main (2)</b>					
<b>Hauteur dorso-palmaire relative à la base de la tête (1)</b>	D	12 (12)	3 (petite, moyenne, grande)	65 (33) O	Observations personnelles en collections d'anatomie comparée du MNHN, Données 3D communiquées par Florent Détroit, Données métriques fournies par Guillaume Daver (dans Détroit et al. 2019), Kivell et al. 2011, 2015, Détroit et al. 2019
<b>Robustesse (2)</b>	C	11 (11)		2 (1)	
<b>Phalange intermédiaire de main (5)</b>					
<b>Dimensions du « bec dorsal » en partie proximale par rapport à la partie proximo-palmaire (1)</b>	D	12 (12)	3 (égales, développé, très développé)	65 (33) O	Observations personnelles en collections d'anatomie comparée du MNHN,
<b>Insertions pour les gaines des muscles fléchisseurs superficiels des doigts (2)</b>	D	14 (14)	2 (très réduites, fortement développées)	130 (65)	

<b>Rétrécissement pré-céphalique de la « diaphyse » en vue palmaire (3)</b>	D	13 (13)	3 (Faible, moyen, fort)	65 (33) O	Données 3D communiquées par Florent Déroit, Données métriques fournies par Guillaume Daver (dans Déroit et al. 2019), Musgrave 1973, Walker et al. 1993, Lorenzo et al. 1999, Lovejoy et al. 2009b, Ward et al. 2012, Déroit et al. 2019, Zipfel et al. 2020
<b>Ratio largeur maximale de la surface articulaire / longueur interarticulaire (4)</b>	C	12 (12)		2 (1)	
<b>Ratio hauteur de la base / hauteur de la tête (5)</b>	C	15 (15)		2 (1)	
<b>Dents (14)</b>					
<b>Epaisseur de l'émail (1)</b>	D	17 (16)	3 (fin, épais, très épais)	65 (33) O	Observations personnelles en collections d'anatomie comparée du MNHN, Données métriques et 3D communiquées par Florent Déroit, Données 3D provenant du centre archéologique indonésien (Pusat Penelitian Arkeologi Nasional), Données 3D du Muséum américain d'Histoire naturelle mises en ligne sur Morphosource par Douglas Boyer, Données métriques fournies par Julien Corny (dans Déroit et al. 2019), Strait et Grine 2004, Martínón-Torres et al. 2007, Indriati et Antón 2008, Kaifu et al. 2009, 2015a, 2015b, Berger et al. 2010, 2015, Gómez-Robles et al. 2011, Zaim et al. 2011, Irish et al. 2013, Dembo et al. 2015, Smith et al. 2018, Déroit et al. 2019
<b>« Rainures buccales » sur les prémolaires (2)</b>	D	18 (18)	4 (absents, modérés, modérés à forts, forts)	43 (22) O	
<b>Crête transversale principale sur les prémolaires (3)</b>	D	14 (13)	2 (absente, partielle à continue)	130 (65)	
<b>Dimensions du paracône et du protocône de la P<sup>3</sup> (4)</b>	D	18 (18)	2 (Paracône plus grand, égaux)	130 (65)	
<b>Expansion mésio-distale de la couronne linguale relativement à la couronne buccale de la P<sup>4</sup> (5)</b>	D	11 (11)	3 (Absente, modérée, forte)	65 (33) O	
<b>Forme de la M<sup>1</sup> (6)</b>	D	14 (12)	2 (Rhomboïde, carré / rectangle)	130 (65)	
<b>Agénésie (7)</b>	D	13 (13)	2 (rare, absente)	130 (65)	
<b>Somme des aires des surfaces occlusales des prémolaires et molaires (8)</b>	C	20 (18)		2 (1)	
<b>Compression mésio-distale des prémolaires et molaires (9)</b>	C	21 (19)		2 (1)	
<b>Dimensions des prémolaires par rapport aux molaires (10)</b>	C	17 (17)		2 (1)	
<b>Dimensions de la P<sup>3</sup> par rapport à la P<sup>4</sup> (11)</b>	C	20 (19)		2 (1)	
<b>Dimensions de la M<sup>1</sup> par rapport à la M<sup>2</sup> (12)</b>	D	20 (18)	3 (M <sup>1</sup> >M <sup>2</sup> , variable ou M <sup>1</sup> =M <sup>2</sup> , M <sup>1</sup> <M <sup>2</sup> )	65 (33) O	
<b>Dimensions de la M<sup>2</sup> par rapport à la M<sup>3</sup> (13)</b>	D	19 (17)	3 (M <sup>2</sup> >M <sup>3</sup> , variable ou M <sup>2</sup> =M <sup>3</sup> , M <sup>2</sup> <M <sup>3</sup> )	65 (33) O	
<b>Dimensions de la M<sup>1</sup> par rapport à la M<sup>3</sup> (14)</b>	D	18 (17)	3 (M <sup>1</sup> >M <sup>3</sup> , variable ou M <sup>1</sup> =M <sup>3</sup> , M <sup>1</sup> <M <sup>3</sup> )	65 (33) O	
<b>Dents – caractères ASUDAS (26)</b>					
<b>P<sup>3</sup> - Crête transversale mésiale accessoire (1)</b>	C (D)	16 (14)	Pourcentage de spécimens au-delà d'un seuil	1 (33)	Observations personnelles en collections d'anatomie comparée du MNHN, Données 3D communiquées par Florent Déroit, Données 3D provenant du centre archéologique indonésien
<b>P<sup>3</sup> - Crête transversale distale accessoire (2)</b>	C (D)	16 (14)	Pourcentage de spécimens au-delà d'un seuil	1 (33)	
<b>P<sup>4</sup> - Crête transversale mésiale accessoire (3)</b>	C (D)	16 (14)	Pourcentage de spécimens au-delà d'un seuil	1 (22)	
<b>P<sup>4</sup> - Crête transversale distale accessoire (4)</b>	C (D)	16 (14)	Pourcentage de spécimens au-delà d'un seuil	1 (22)	
<b>P<sup>3</sup> - Nombre de racines (5)</b>	C (D)	16 (14)	Pourcentage de spécimens au-delà d'un seuil	1 (33)	

<b>P<sup>4</sup> - Nombre de racines (6)</b>	C (D)	13 (13)	Pourcentage de spécimens au-delà d'un seuil	1 (33)	(Pusat Penelitian Arkeologi Nasional), Données 3D du Muséum américain d'Histoire naturelle mises en ligne sur Morphosource par Douglas Boyer, Jacob 1973, Bailey et Wood 2007, Indriati et Antón 2008, Martínón-Torres et al. 2007, Bailey et Liu 2010, Zaim et al. 2011, Martínón-Torres et al. 2012, Irish et al. 2013, 2018, Zanolli 2013, Xing et al. 2014, 2015, 2016, 2018, 2021, Kaifu et al. 2015a, Détroit et al. 2019
<b>M<sup>2</sup> - Nombre de racines (7)</b>	C (D)	14 (13)	Pourcentage de spécimens au-delà d'un seuil	1 (33)	
<b>M<sup>3</sup> - Nombre de racines (8)</b>	C (D)	11 (11)	Pourcentage de spécimens au-delà d'un seuil	1 (22)	
<b>M<sup>1</sup> - Développement du parastyle (9)</b>	C (D)	17 (15)	Pourcentage de spécimens au-delà d'un seuil	1 (-)	
<b>M<sup>2</sup> - Développement du parastyle (10)</b>	C (D)	16 (15)	Pourcentage de spécimens au-delà d'un seuil	1 (-)	
<b>M<sup>3</sup> - Développement du parastyle (11)</b>	C (D)	15 (14)	Pourcentage de spécimens au-delà d'un seuil	1 (-)	
<b>M<sup>1</sup> - Développement de la cuspide de Carabelli (12)</b>	C (D)	18 (17)	Pourcentage de spécimens au-delà d'un seuil	1 (33)	
<b>M<sup>2</sup> - Développement de la cuspide de Carabelli (13)</b>	C (D)	18 (16)	Pourcentage de spécimens au-delà d'un seuil	1 (33)	
<b>M<sup>3</sup> - Développement de la cuspide de Carabelli (14)</b>	C (D)	17 (15)	Pourcentage de spécimens au-delà d'un seuil	1 (22)	
<b>M<sup>1</sup> - Développement de la 5<sup>ème</sup> cuspide (15)</b>	C (D)	16 (14)	Pourcentage de spécimens au-delà d'un seuil	1 (33)	
<b>M<sup>2</sup> - Développement de la 5<sup>ème</sup> cuspide (16)</b>	C (D)	15 (14)	Pourcentage de spécimens au-delà d'un seuil	1 (33)	
<b>M<sup>3</sup> - Développement de la 5<sup>ème</sup> cuspide (17)</b>	C (D)	15 (14)	Pourcentage de spécimens au-delà d'un seuil	1 (22)	
<b>M<sup>1</sup> - Développement de l'hypocône (18)</b>	C (D)	16 (15)	Pourcentage de spécimens au-delà d'un seuil	1 (-)	
<b>M<sup>2</sup> - Développement de l'hypocône (19)</b>	C (D)	17 (16)	Pourcentage de spécimens au-delà d'un seuil	1 (33)	
<b>M<sup>3</sup> - Développement de l'hypocône (20)</b>	C (D)	16 (14)	Pourcentage de spécimens au-delà d'un seuil	1 (22)	
<b>M<sup>1</sup> - Développement du métacône (21)</b>	C (D)	15 (15)	Pourcentage de spécimens au-delà d'un seuil	1 (33)	
<b>M<sup>2</sup> - Développement du métacône (22)</b>	C (D)	15 (15)	Pourcentage de spécimens au-delà d'un seuil	1 (33)	
<b>M<sup>3</sup> - Développement du métacône (23)</b>	C (D)	14 (14)	Pourcentage de spécimens au-delà d'un seuil	1 (33)	
<b>M<sup>1</sup> - Développement de la 6<sup>ème</sup> cuspide (24)</b>	C (D)	12 (12)	Pourcentage de spécimens au-delà d'un seuil	1 (33)	
<b>M<sup>2</sup> - Développement de la 6<sup>ème</sup> cuspide (25)</b>	C (D)	12 (12)	Pourcentage de spécimens au-delà d'un seuil	1 (33)	
<b>M<sup>3</sup> - Développement de la 6<sup>ème</sup> cuspide (26)</b>	C (D)	11 (11)	Pourcentage de spécimens au-delà d'un seuil	1 (22)	

## Méthodes

### Corrélation des caractères entre eux

L'analyse cladistique repose sur le traitement de caractères indépendants (Strait et Grine 2004). Il faut donc analyser chaque caractère pour montrer son indépendance. Ainsi, les corrélations entre traits pour un même os ou pour une même dent ont été analysées (Tab. 3 et Annexes Tab. 1 et 2).



Pour les caractères continus, des tests de corrélation, précédés par un test de normalité de Shapiro-Wilk, ont été réalisés. Un test montrant une corrélation significative (avec pour seuil  $\alpha = 0,05$ ) entre deux caractères a conduit à l'élimination de l'un des deux (Fig. 9). Des deux caractères liés, c'est celui présentant le plus de taxons codés qui a été conservé.

Tous les tests de corrélation et les graphiques correspondants ont été réalisés sur le logiciel R avec l'interface Rstudio.

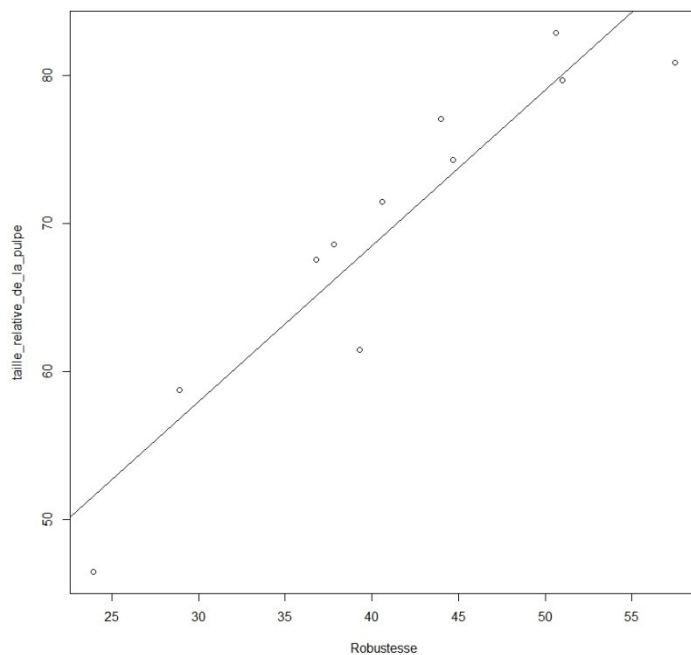


Figure 9 : Régression linéaire pour deux variables quantitatives de la phalange distale de main : Taille relative de la pulpe en fonction de la robustesse.  $P = 2,503 \cdot 10^{-5}$ . La taille relative de la pulpe a donc été enlevée de la matrice, puisque nous avons plus de taxons codés pour la robustesse.

Il existe plusieurs types de corrélation entre caractères. L'un est d'ordre génétique ou développemental (Strait et Grine 2004), et n'est pas discuté ici car il nécessiterait un mémoire de M2 à lui seul. Un autre concerne la relation fonctionnelle entre deux caractères (Strait et Grine 2004). A titre d'exemple, des phalanges courbes sont interprétées comme une adaptation à la préhension, et donc à l'arboriculture (Susman et al. 1984, Harcourt-Smith et Aiello 2004, Richmond 2007, McNutt et al. 2018), au même titre qu'un fort

développement des sites d'insertion pour les gaines des muscles fléchisseurs des orteils (Richmond 2007, McNutt et al. 2018). Enfin, une relation entre caractères peut être due au fait que deux caractères mesurent en fait une seule et même forme, et sont donc redondants (Strait et Grine 2004). Si nous avons étudié la corrélation entre de nombreux caractères c'est seulement la mise en évidence d'une relation de redondance qui a entraîné la suppression d'un des caractères. De ce fait, ne sont présentés ici que les résultats des analyses de corrélation entre caractères potentiellement redondants. La nature des relations fonctionnelles entre caractères est abordée en discussion (voir notamment « Pressions de sélection en contexte insulaire »).

Tableau 3 : Résultats des tests de corrélation entre divers caractères potentiellement corrélés entre eux.

Élément anatomique	Variable 1	Variable 2	Test Shapiro-Wilk de normalité des variables	Test de corrélation	Suppression de caractère
<b>Phalange proximale de pied</b>	Angle d'inclinaison dorsale	Angle articulaire	0,8312 et 0,9577	P = 5,28*10 <sup>-4</sup>	Oui : Angle articulaire
<b>Phalange manuelle distale</b>	Robustesse	Taille relative de la pulpe	0,9581 et 0,4502	P = 2,50*10 <sup>-5</sup>	Oui : Taille relative de la pulpe
<b>Phalange manuelle intermédiaire</b>	Ratio largeur maximale de la surface articulaire / longueur interarticulaire	Ratio hauteur de la base / hauteur de la tête	0,7436 et 0,2258	P = 0,738	Non

### Traitement des caractères continus

Notre matrice comporte 27 caractères discrets et 39 caractères continus. Ces derniers ont été codés sous la forme définie par Goloboff et al. (2006), elle-même inspirée de Thiele et al. (1993). Ce codage repose sur la discrétisation d'une variable continue, mais avec 65 001 états de caractère différents, permettant de traiter les caractères continus presque comme tels. Les 65 001 états sont définis sur une échelle de 0 à 65 avec 3 chiffres après la virgule (Goloboff et al. 2006). Le codage s'effectue selon la formule suivante :

$$C = \frac{V_i - V_{min}}{V_{max} - V_{min}} \times 65$$

Avec C la valeur codée (celle renseignée *in fine* dans la matrice),  $V_i$  la valeur mesurée pour le taxon considéré,  $V_{max}$  et  $V_{min}$  les valeurs maximale et minimale pour le caractère étudié, tous taxons confondus.

L'utilisation d'un codage fin pour des caractères continus a montré son efficacité pour reconstruire une phylogénie (Garcia-Cruz et Sosa 2006). Cependant, ce codage fin a tendance à fournir un seul arbre de maximum de parcimonie qui ne reflète pas nécessairement le signal phylogénétique de la matrice (Bardin et al. 2014). Nous ne nous sommes donc pas tenus à l'analyse de l'arbre de maximum de parcimonie, mais avons regardé au moins les 11 arbres suivant, ainsi que les indices associés (voir plus loin).

Le nombre d'arbres étudiés par analyse dépend directement de la courbe de la distribution des longueurs d'arbres au-delà d'un arbre de maximum de parcimonie (Darlu et al. 2019, p.125-126). En effet, cette dernière montre souvent un effet de seuil, au-delà duquel le nombre d'arbres augmente très fortement. Nous avons dans un premier temps souhaité appliquer le

principe de Strait et Grine (2004), qui ne considèrent que les arbres dont le nombre de pas est inférieur à 1% de plus que le nombre de pas de l'arbre de maximum de parcimonie. Mais cette limite nous livrait un nombre d'arbres très variable (entre 1 et plusieurs centaines). Il nous a donc paru judicieux de considérer un minimum de 12 arbres et un maximum de 45 arbres à la fois pour ne pas trop nous éloigner en nombre de pas de l'arbre de maximum de parcimonie mais aussi pour avoir un nombre d'arbres assez proche d'une analyse à l'autre.

Pour les caractères quantitatifs, nous avons choisi de ne considérer que la valeur moyenne pour chaque taxon, dans la mesure où la rareté des restes anatomiques ne permettrait pas de prendre en compte une variabilité réelle pour de nombreuses espèces. Ce choix présente l'inconvénient de ne pas interroger la variabilité de ces caractères au sein des groupes, ni la significativité des différences entre taxons (Farris 1990). Cependant, certains caractères continus de cette étude sont des pourcentages de fréquence d'un état de caractère (26 derniers caractères du tableau 2). La variabilité intra-taxon est alors prise en compte par la méthode de Goloboff et al. (2006).

Les caractères ASUDAS étant codés sur une échelle de 0 à 100%, on peut par une simple règle de 3 les coder sur une échelle de 0,000 à 65,000 (voir la formule ci-dessus). Néanmoins, certains caractères ont une amplitude très réduite : à titre d'exemple, le caractère « dimensions de l'hypocône sur la M<sup>1</sup> » va de 95,45% à 100%. Le poids respectif des caractères continus doit tenir compte de la variabilité au sein de ces caractères : si elle est faible, le caractère ne doit pas avoir un poids trop important (Koch et al. 2015). Ainsi, pour ne pas amplifier artificiellement des différences mineures, une analyse a été menée en transposant la variation observée pour ces caractères sur une échelle de 0 à 100% dans le codage de 0,000 à 65,000 au lieu de compter la valeur minimale comme un 0,000 et celle maximale comme un 65,000. Ainsi, les valeurs pour le caractère précité en exemple s'échelonnent de 62,043 (soit  $95,45 \times 0,65$ ) à 65,000 et non de 0,000 à 65,000 (Fig. 10).

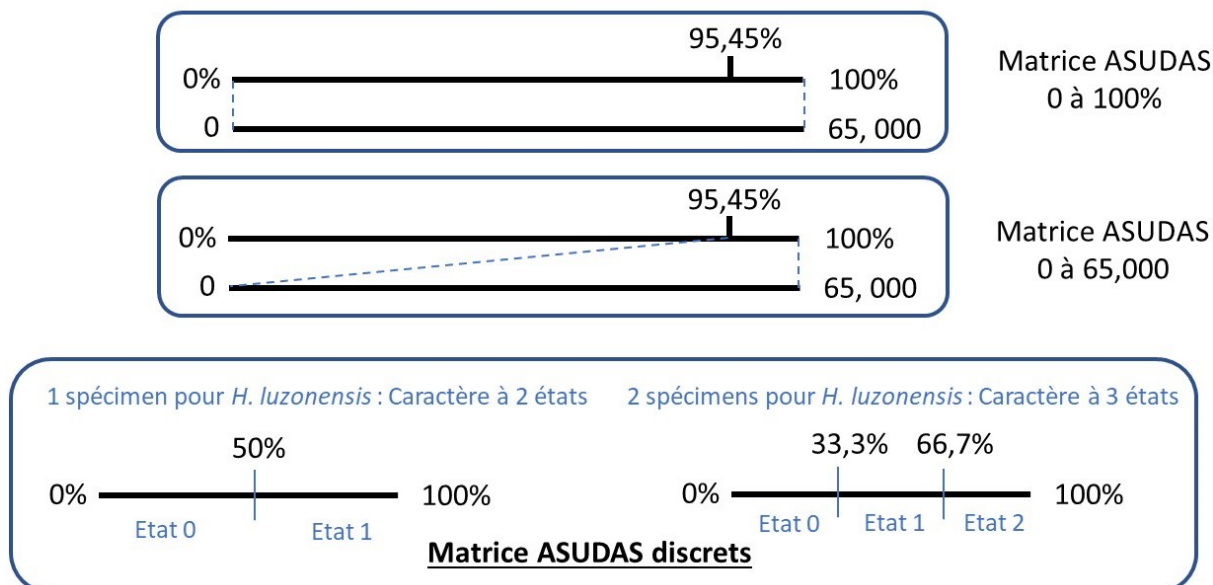


Figure 10 : Schéma illustrant les 3 traitements différents des caractères ASUDAS.

Les caractères discrets comptant plus de 2 états de caractère ont été traités comme des caractères ordonnés, lorsque cela semblait logique (Tab. 2). Ordonner un caractère revient à compter 2 pas pour passer du 1<sup>er</sup> état de caractère au 3<sup>ème</sup> et inversement, alors que le passage du 1<sup>er</sup> état au 2<sup>ème</sup> et du 2<sup>ème</sup> état au 3<sup>ème</sup> ne comptent que pour un pas.

Par exemple, le caractère « Dimensions de la surface occlusale de la  $M^1$  par rapport à celles de la  $M^2$  », codé en 3 états «  $M^1 > M^2$  », « Variable ou  $M^1 = M^2$  » et «  $M^1 < M^2$  » est traité comme un caractère ordonné, parce que l'on part du principe que pour passer de «  $M^1 > M^2$  » à «  $M^1 < M^2$  », il faut nécessairement passer par « Variable ou  $M^1 = M^2$  ».

Les caractères continus sont nécessairement traités comme ordonnés.

Les caractères discrets présentent un nombre d'états variant entre 2 et 4 (Tab. 2). Puisque les caractères ayant plus de 2 états sont souvent ordonnés et portent sur une seule et même forme / structure, nous n'avons aucune raison de considérer que la variation au sein de ces caractères est plus informative d'un point de vue phylogénétique qu'un caractère à 2 états, qui a pour seule différence d'avoir des états moins finement découpés. Suivant la recommandation de Wiens (2001), nous avons donc appliqué une pondération suivant la formule : Pondération du caractère = Pondération maximale / (Nombre d'états de caractère – 1) (Fig. 11). La pondération maximale est de 130 (65 quand les caractères ASUDAS sont traités comme des caractères discrets), ce qui donne une pondération de 65 (33 respectivement) pour 3 états de caractère et de 43 (22) pour 4 états de caractères (Tab. 2, Fig. 11). Puisque les caractères continus sont définis sur une

échelle allant de 0 à 65 avec 3 chiffres après la virgule, ils doivent avoir une pondération 65 fois plus faible qu'un caractère continu ayant 2 états de caractère (toujours selon Wiens 2001), soit une pondération de 2 (1) dans notre matrice (Tab. 2, Fig. 11).

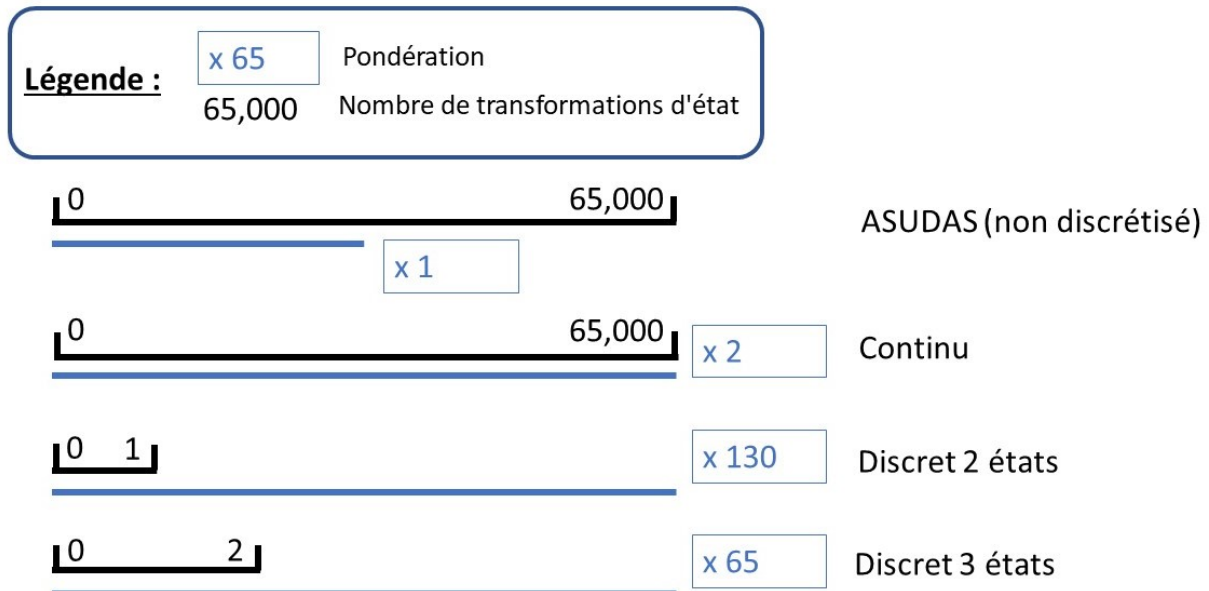


Figure 11 : Schéma illustrant le poids donné à chaque caractère en fonction du nombre d'état qu'il comporte, et de son éventuel redondance avec d'autres caractères (cas des caractères ASUDAS).

La corrélation des caractères ASUDAS entre eux n'a pu être testée car les distributions des fréquences ne suivent pas une loi normale pour la majorité de ces caractères, invalidant ainsi les résultats d'un test de corrélation (Annexe Tab. 1). Mais, ces caractères étant définis pour 2 ou 3 dents du même type (prémolaires ou molaires) à chaque fois, ils sont pourtant fortement susceptibles d'être liés entre eux. Ceci est confirmé par les tests de corrélation réalisés pour les deux seuls caractères ayant une distribution normale pour la  $M^1$ , la  $M^2$  et la  $M^3$ , qui montrent une corrélation partielle entre les dents (Annexe Tab. 2). Nous avons donc attribué une pondération de 1 aux caractères ASUDAS et de 2 aux autres caractères continus. Si Strait et Grine (2004) donnent à plusieurs caractères susceptibles d'être corrélés entre eux un poids total égal à celui des caractères indépendants (*i.e.* 2 dans notre cas), nous avons décidé de donner un poids total de 3 pour les caractères codés sur les 3 molaires (développement du parastyle, de l'hypocône, du métacône, de la cuspide de Carabelli, de la 5<sup>ème</sup> cuspide et de la 6<sup>ème</sup> cuspide – Tab. 2), puisque Scott et Irish (2017) et nos tests (Annexe Tab. 2) montrent que les patterns de présence / absence d'un caractère ASUDAS ne sont pas systématiquement identiques (donc liés mais pas strictement corrélés) au niveau des molaires.

## Pondération implicite contre l'homoplasie

Nous avons testé l'effet de l'analyse par pondération implicite, une forme de pondération en fonction de l'homoplasie des caractères, sur nos données. Cette pondération permet de donner un poids plus ou moins important aux caractères en fonction de la qualité du signal phylogénétique qu'ils fournissent. Ainsi, si un état de caractère apparaît de nombreuses fois dans l'arbre de façon indépendante, on peut faire l'hypothèse que le caractère en question est peu informatif quant aux relations de parenté entre espèces. La pondération implicite donnera alors à ce caractère un poids moins important (Goloboff et al. 2008). Cette méthode entend ainsi résoudre les questionnements sur le poids à donner à chaque caractère en fonction de la force du signal phylogénétique qu'on lui prête, et à réduire l'arbitraire dans le choix de la pondération (Goloboff et al. 2006, Goloboff et al. 2008).

Cette pondération contre l'homoplasie repose sur la fonction suivante :

$$P_{(H)} = \frac{H}{H + K}$$

Avec  $P_{(H)}$  la pondération d'homoplasie (ou distorsion du caractère),  $H$  l'homoplasie et  $K$  une constante dont on peut choisir la valeur. La pondération contre l'homoplasie augmente de moins en moins vite quand l'homoplasie augmente (Fig. 12). De même, plus la constante  $K$  est élevée et plus la pondération sera faible (Fig. 12). L'analyse va ensuite calculer la somme des pondérations d'homoplasie de tous les caractères et l'arbre sélectionné (l'équivalent de l'arbre le plus parcimonieux) sera celui qui présente la valeur la plus faible (Goloboff et al. 2016).

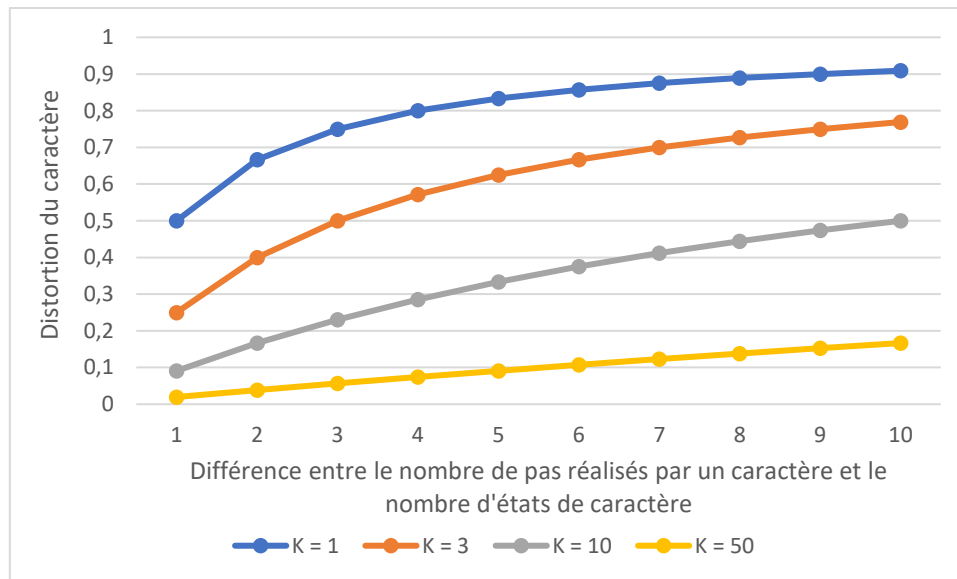


Figure 12 : Courbe de la distorsion d'un caractère en fonction de son homoplasie dans un arbre donné pour différentes valeurs de la constante de concavité  $K$ .

La pondération implicite telle que décrite par Goloboff en 2008 présentait un inconvénient majeur : les caractères les mieux renseignés dans une matrice sont aussi ceux qui ont la plus grande probabilité d'être homoplastiques, générant ainsi un biais en faveur des caractères mal renseignés. Pour pallier ce problème, Goloboff proposa en 2014 de sous-pondérer les caractères en fonction du nombre de données manquantes. Nous avons adopté cette implémentation dans nos analyses, en ne permettant pas un écart de pondération supérieur à 5 entre les caractères comptant des données manquantes et ceux n'en ayant pas, et supposant que les entrées manquantes ont 50% de l'homoplasie observée pour les entrées codées. L'une comme l'autre sont les valeurs définies par défaut dans le logiciel TNT (Goloboff et Catalano 2016) utilisé pour nos analyses.

Pour tester l'adéquation de cette méthode chez les hominines et particulièrement pour évaluer la variation de position dans l'arbre des taxons insulaires chez lesquels un plus fort taux d'homoplasie est attendu (voir discussion « Pressions de sélection en contexte insulaire »), nous avons effectué une analyse sur une matrice construite par Argue et al. (2017) visant à déterminer la place d'*H. floresiensis* dans la phylogénie. Dans ce test, nous observerons si la topologie de l'arbre pondéré obtenu par la méthode de Goloboff et al. (2008) est comparable à la topologie de ceux publiés par Argue et al. (2017) et si *H. floresiensis* s'y trouve en position plus dérivée que dans Argue et al. (2017).

## Recherche d'arbres

La création d'arbre en cladistique est susceptible d'être très longue en raison du nombre élevé d'arbres potentiels :

$$A_n = A_{n-1} * (2n - 3)$$

Avec  $A_n$  le nombre d'arbres possibles pour  $n$  taxons présents dans l'analyse,  $A_{n-1}$  le nombre d'arbres possibles pour  $n-1$  taxons, et  $n$  le nombre de taxons (Cavalli-Sforza et Edwards 1967, Darlu et al. 2019, p.21). Ainsi, notre jeu de données compte, pour la matrice la plus courte :  $3,1983 * 10^{23}$  arbres possibles.

Puisque pour des raisons de temps et de puissance de calcul nécessaire il n'est le plus souvent pas envisageable de construire tous les arbres possibles, les études cladistiques sur de grands jeux de données se basent généralement sur des algorithmes dits heuristiques, ce qui signifie qu'ils n'explorent pas tous les arbres possibles, et manquent donc potentiellement le plus parcimonieux. Parmi ceux-là, nous avons utilisé la méthode dite de Wagner suivie par une méthode d'optimisation : le réarrangement par bisection et reconnexion.

La méthode de Wagner procède en plusieurs étapes. En premier lieu, les distances entre l'extra-groupe et les autres taxons sont calculées par la distance de Manhattan, qui détermine le nombre de pas pour passer d'un taxon à un autre. Le taxon le moins distant avec l'extra-groupe est ensuite connecté avec lui, et les caractères au nœud, c'est-à-dire ceux de l'ancêtre commun hypothétique, sont définis. Puis, le taxon présentant la distance de Manhattan la plus faible avec le nœud est ajouté. Enfin, un nouveau taxon est branché sur l'arbre toujours sur le critère qu'il a la distance de Manhattan minimale avec un nœud mais aussi en fonction du nœud avec lequel il est le moins distant. Cette opération est répétée jusqu'à ce que l'arbre présente tous les taxons (Kluge et Farris 1969, Darlu et al. 2019, p.118-122).

Puisque cette méthode ne fournit pas nécessairement l'arbre le plus parcimonieux, nous l'avons fait suivre d'une procédure d'optimisation : le réarrangement par bisection et reconnexion (Darlu et al. 2019, p.127-128). Cette méthode divise l'arbre en deux sous-arbres, et reconnecte un sous-arbre à chacun des nœuds de l'autre sous-arbre, en calculant à chaque fois le nombre de pas pour voir si un arbre plus parcimonieux a été trouvé (Giribet 2007, Darlu et al. 2019, p.127-128).



## Mesure de la qualité des arbres phylogénétiques

Pour estimer la qualité des arbres phylogénétiques obtenus, c'est-à-dire la capacité de l'arbre sachant la matrice à reconstituer une phylogénie stable et fortement soutenue, plusieurs outils ont été utilisés. Chaque évaluateur ayant ses propres limites, nous avons choisi d'en utiliser plusieurs et de favoriser les hypothèses où ces indicateurs convergent pour une topologie particulière. Par ailleurs, puisqu'un jeu de données composé de beaucoup de caractères continus traités avec une résolution très fine (65 001 états de caractères) tend à biaiser les résultats (Bardin et al. 2014), nous avons analysé au minimum les 12 arbres les plus parcimonieux grâce aux indices et méthodes décrits ci-dessous.

- L'indice de rétention (IR) permet d'estimer la quantité d'homoplasie dans l'arbre. L'indice de rétention est calculé comme suit :

$$IR = \frac{G - L}{G - R}$$

Avec G, le nombre maximum de pas possibles étant donnée la matrice, R le nombre minimal de pas étant donnée la matrice et L le nombre de pas dans l'arbre considéré (Farris 1989, Darlu et al. 2019, p.170).

On voit donc que plus cet indice est élevé et plus l'arbre présente un signal phylogénétique fort et une homoplasie faible, donc plus il est intéressant pour notre analyse (Farris 1989). Il est fréquemment utilisé dans la littérature (Bardin et al. 2017, Darlu et al. 2019, p.170) et Caparros et Prat (2021) ont montré qu'il s'agit d'un indice particulièrement pertinent pour estimer la qualité du signal phylogénétique contenu dans un arbre. Cet indice a été calculé pour l'arbre le plus parcimonieux de chaque analyse (annexes Tab. 3 à 14).

- Pour les 12 arbres (ou plus) analysés, le consensus de la majorité (Darlu et al. 2019, p.353) ainsi que les différences de fréquences après rééchantillonnage symétrique (Goloboff et al. 2003) ont été utilisés pour représenter l'arbre consensus.

Le consensus de la majorité est un arbre où chaque nœud soutenu par au moins 50% des arbres considérés est représenté (Darlu et al. 2019, p.353), les nœuds peu supportés ne sont pas conservés et les taxons concernés forment un râteau.

- La moyenne des différences de fréquences par rééchantillonnage symétrique repose sur deux notions. La moyenne des différences de fréquence permet d'évaluer la stabilité de chacun des

nœuds. Elle se base sur l'écart entre le nombre de caractères supportant la topologie affichée et le nombre de caractères supportant une topologie autre, cet écart étant calculé pour chaque nœud avant que la moyenne de ces valeurs soit effectuée (Goloboff et al. 2003). Les arbres pour lesquels cette moyenne est calculée sont obtenus par rééchantillonnage symétrique. Le rééchantillonnage consiste en l'obtention de plusieurs arbres en changeant à chaque fois les caractères utilisés dans la matrice (Darlu et al. 2019, p.356). Ce rééchantillonnage se faisant avec remise, il revient à donner un poids à chaque caractère, dépendant de la probabilité qu'il soit tiré (Darlu et al. 2019, p.359). Le rééchantillonnage symétrique permet de rendre la probabilité de diminuer le poids d'un caractère égale à celle de l'augmenter (Goloboff et al. 2003).

- Les indices de Bremer permettent de calculer le nombre de pas supplémentaires pour casser chaque nœud. Par exemple, si l'arbre le plus parcimonieux groupe *H. neanderthalensis* et *H. sapiens* ensemble et que tous les arbres suivant groupent ces deux taxons ensemble jusqu'à un arbre présentant 25 pas de plus que l'arbre le plus parcimonieux, alors l'indice de Bremer pour le nœud *H. neanderthalensis* / *H. sapiens* sera de 25. En conséquence, plus la valeur d'indice de Bremer est haute et plus le nœud est stable (Bremer 1994).

Par ailleurs, pour évaluer l'efficacité de l'utilisation de la pondération contre l'homoplasie de Goloboff (1993), nous avons analysé toutes les valeurs décrites ci-dessus pour différentes valeurs de K, en relation avec la position dans l'arbre des taxons insulaires (*H. luzonensis* et *H. floresiensis*). L'objectif de cette comparaison est double : déterminer si la pondération contre l'homoplasie de Goloboff (1993) permet de trouver une position plus proche de l'hypothèse selon laquelle les taxons insulaires sont susceptibles de présenter un grand nombre d'homoplasies (Van der Geer 2005, Ostende 2018), et, si c'est bien le cas, trouver la constante K pour laquelle l'arbre obtenu est le plus fiable (Bardin et al. 2017).

Les figures d'arbres ont été réalisées à l'aide du logiciel TreeGraph 2.

## Résultats

Certains taxons sont mal renseignés dans notre matrice taxons-caractères, à cause d'un manque de restes associés et / ou parce qu'ils ne sont pas décrits dans la littérature et que nous n'avons pas pu avoir accès à des moulages ou des modèles 3D des éléments correspondant (Fig. 13).

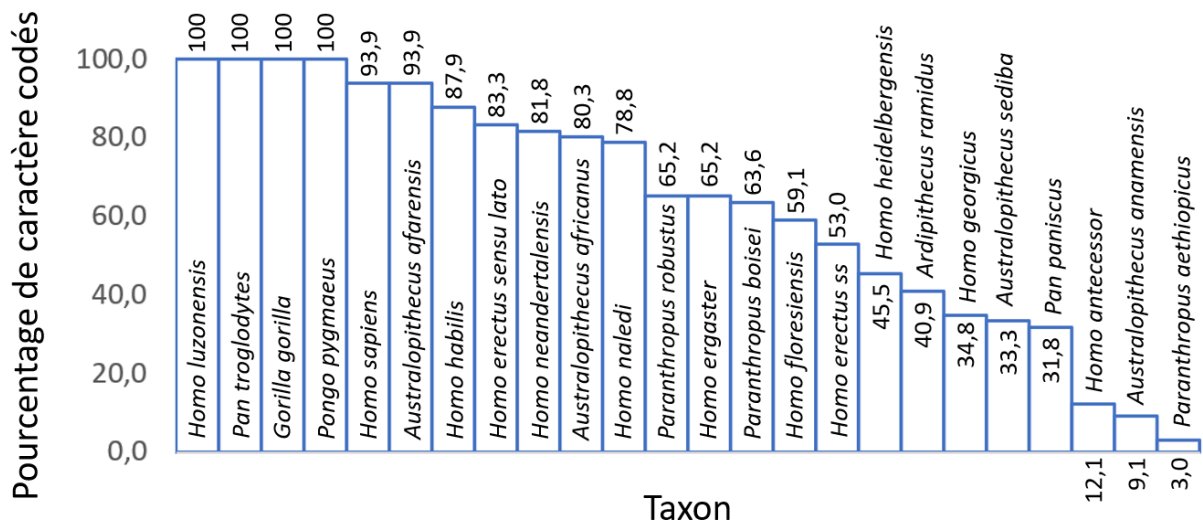


Figure 13 : Diagramme en bâton des pourcentages de caractères codés dans la matrice par taxon. Nombre total de caractères = 66. *P. paniscus* est mal renseigné parce qu'il est peu présent dans les collections.

A l'exception d'*Au. anamensis*, ils ont cependant tous été utilisés dans nos analyses parce que leur position phylogénétique est relativement stable dans nos analyses et identique ou proche de celle trouvée dans de précédentes études cladistiques (*H. antecessor*, *Ar. ramidus*, *P. aethiopicus*, *Au. sediba* - Strait et Grine 2004, Irish et al. 2013, Dembo et al. 2015, Strait et al. 2015, Zeitoun et al. 2016, Argue et al. 2017, Caparros et Prat 2021). *Au. anamensis* a été retiré parce qu'il est mal renseigné dans la matrice (Fig. 13) et que les tests que nous avons réalisés avec ce taxon montrent que sa position phylogénétique est très instable, donc peu informative, dans les arbres obtenus. Une analyse détaillée des synapomorphies montre que les autres taxons mal renseignés sont stables dans les analyses parce que les caractères pour lesquels ils sont définis sont des apomorphies déterminantes (par exemple : épaisseur de l'émail pour *P. aethiopicus*, forme rhomboïde de la M<sup>1</sup> pour *H. antecessor*, émail fin pour *Ar. ramidus*). Les indices de robustesse des arbres considérés sont présentés dans le tableau 4 et discutés plus bas.

Tableau 4 : Valeurs moyennes des différences de fréquences et d'indice de rétention selon les taxons présents dans la matrice, le traitement des caractères ASUDAS et l'ajout des 40 caractères supplémentaires de la matrice de Dembo et al. (2015). Les valeurs en gras sont les plus élevées. Abréviations : AGS = Moyenne des différences de fréquences (Average Group Support) après rééchantillonnage symétrique ; IR = Indice de rétention ; PI = Pondération Implicite.

	Traitement des caractères ASUDAS	40 caractères supplémentaires de Dembo et al. (2015)	Abréviation	AGS (variance / Valeur de K pour AGS maximale)	Moyenne de l'IR (variance / Valeur de K pour IR maximal)
Matrice avec <i>H. erectus sensu lato</i>	Discret	Oui	LDO	<b>41</b> (4,55 / 10)	<b>0,615</b> (10 <sup>-32</sup> / tous)
		Non	LDN	33,4 (1,76 / 3)	<b>0,619</b> (10 <sup>-5</sup> / tous sauf 1)
	De 0 à 100%	Oui	LPO	34,2 (2,64 / sans PI)	0,590 (10 <sup>-5</sup> / sans PI)
		Non	LPN	30,1 (3,9 / 3)	0,581 (10 <sup>-5</sup> / sans PI)
	De 0.000 à 65.000	Oui	LGO	34,5 (1,22 / sans PI et 20)	0,580 (10 <sup>-5</sup> / sans PI)
		Non	LGN	29,7 (4,18 / 1)	0,573 (10 <sup>-5</sup> / sans PI)
	Discret	Oui	SDO	25,8 (0,35 / 20)	<b>0,613</b> (10 <sup>-5</sup> / sans PI)

Matrice avec <i>H. erectus</i> <i>sensu stricto</i> , <i>H. ergaster</i> et <i>H. georgicus</i>	De 0 à 100%	Non	SDN	24,7 (0,26 / 1)	<b>0,615</b> ( $10^{-6}$ / sans PI)
		Oui	SPO	26,6 (0,26 / sans PI)	0,596 ( $10^{-5}$ / sans PI)
	De 0.000 à 65.000	Non	SPN	25,3 (0,21 / 2)	0,571 ( $10^{-4}$ / sans PI et 50)
		Oui	SGO	26,7 (1,12 / sans PI)	0,584 ( $10^{-5}$ / sans PI)
		Non	SGN	25,5 (0,17 / 2)	0,565 ( $10^{-4}$ / sans PI, 20 et 50)

## Pondération implicite contre l'homoplasie

La pondération implicite contre l'homoplasie appliquée au jeu de données d'Argue et al. (2017) ne modifie pas la position d'*H. floresiensis*, qui reste groupe frère d'*H. habilis*, et donne parfois un genre *Homo* paraphylétique, qu'on retrouve aussi sans pondération implicite avec les différences de fréquence après rééchantillonnage symétrique, une méthode que les auteurs n'ont pas utilisée (Annexes Fig. 48 à 51).

Dans nos analyses effectuées sur la matrice constituée pour ce travail, la pondération implicite place régulièrement *H. luzonensis* en position basale au genre *Homo* (Fig. 14, 15 et voir les exemples d'arbres en Fig. 18, 21 et 23) plutôt qu'en position basale aux hominines (Fig. 16).

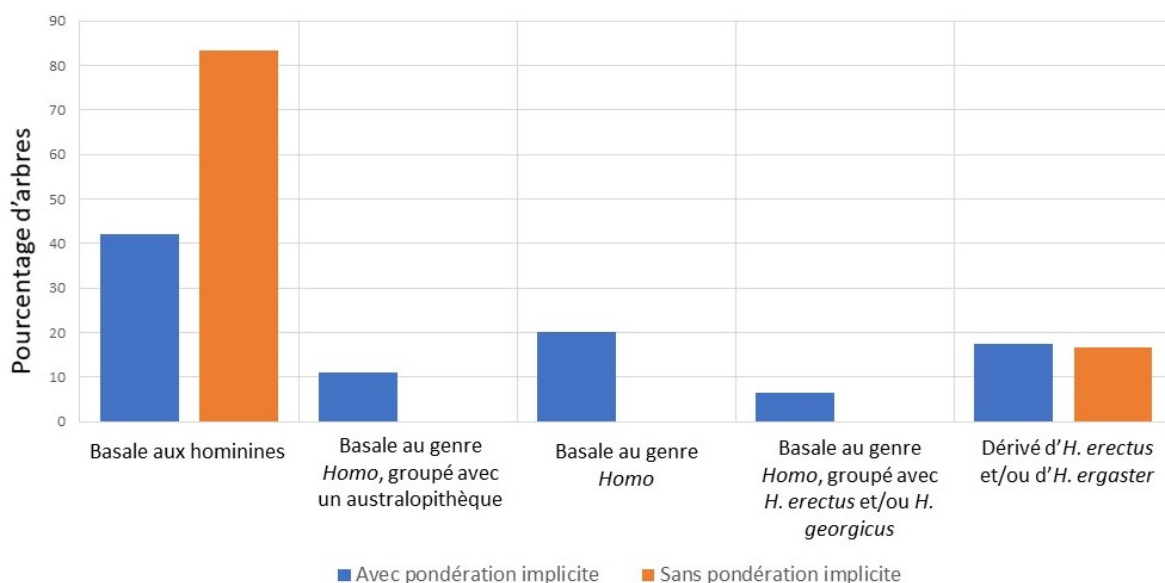


Figure 14 : Diagramme en bâton des pourcentages d'arbres obtenus selon la position d'*H. luzonensis* avec ou sans pondération implicite. Nombre total d'arbres = 287. Ce nombre a été obtenu en sommant les 3 méthodes d'analyse utilisées (1. arbre le plus parcimonieux et indices de Bremer, 2. consensus de la majorité des 12 premiers arbres au moins et 3. moyenne des différences de fréquence) pour les différentes pondérations implicites utilisées ( $K = 1$  jusqu'à  $K = 50$ , ainsi que sans pondération implicite) et pour les 12 matrices construites (voir Annexes Tab. 3 à 14).

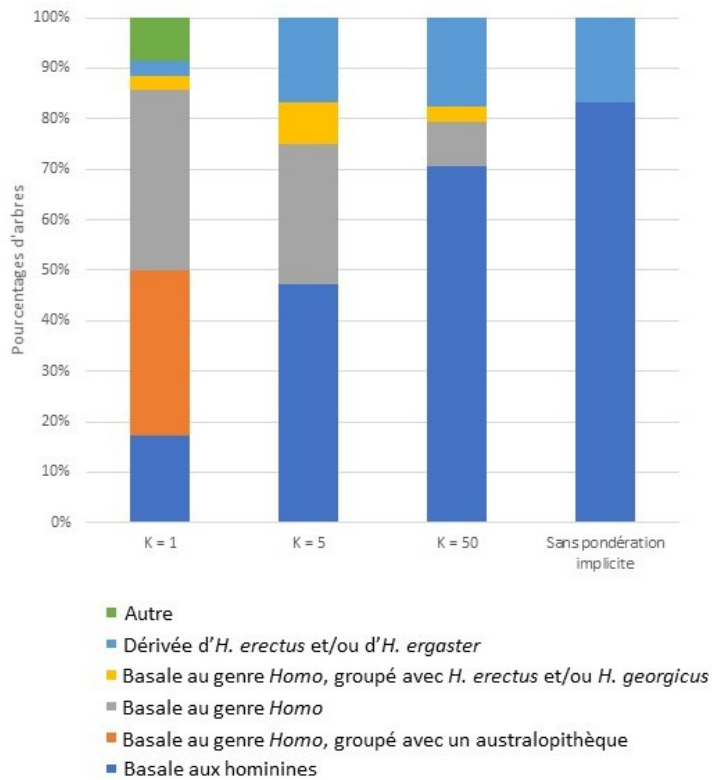


Figure 15 : Histogramme des pourcentages des différentes topologies d'arbres en fonction de la valeur de la constante  $K$  de la pondération implicite. Nombre total d'arbres = 141.

position étant parfois plus dérivée et parfois plus basale par rapport à celle obtenue sans pondération implicite.

La présence ou l'absence de pondération implicite ne change pas la position d'*H. floresiensis* dans nos arbres (Annexes Tab. 3 à 14). Ce dernier est toujours positionné dans un groupe avec *H. sapiens*, *H. antecessor*, *H. heidelbergensis* et *H. neanderthalensis* (voir Fig. 16, 18, 20, 21 et 23 pour des exemples d'arbres).

Comme attendu, plus la pondération implicite est faible (plus la constante  $K$  augmente) et plus on tend vers la topologie sans cette pondération (Fig. 15 et 16, annexes Tab. 3 à 14). Cependant, la pondération implicite place *H. luzonensis* en position plus basale dans les cas où il se trouvait en position dérivée par rapport à *H. erectus sl* sans cette pondération. Alors qu'on pouvait s'attendre à ce que la pondération implicite donne une position plus dérivée aux taxons insulaires, elle semble plutôt donner une position convergente quelle que soit la matrice, cette

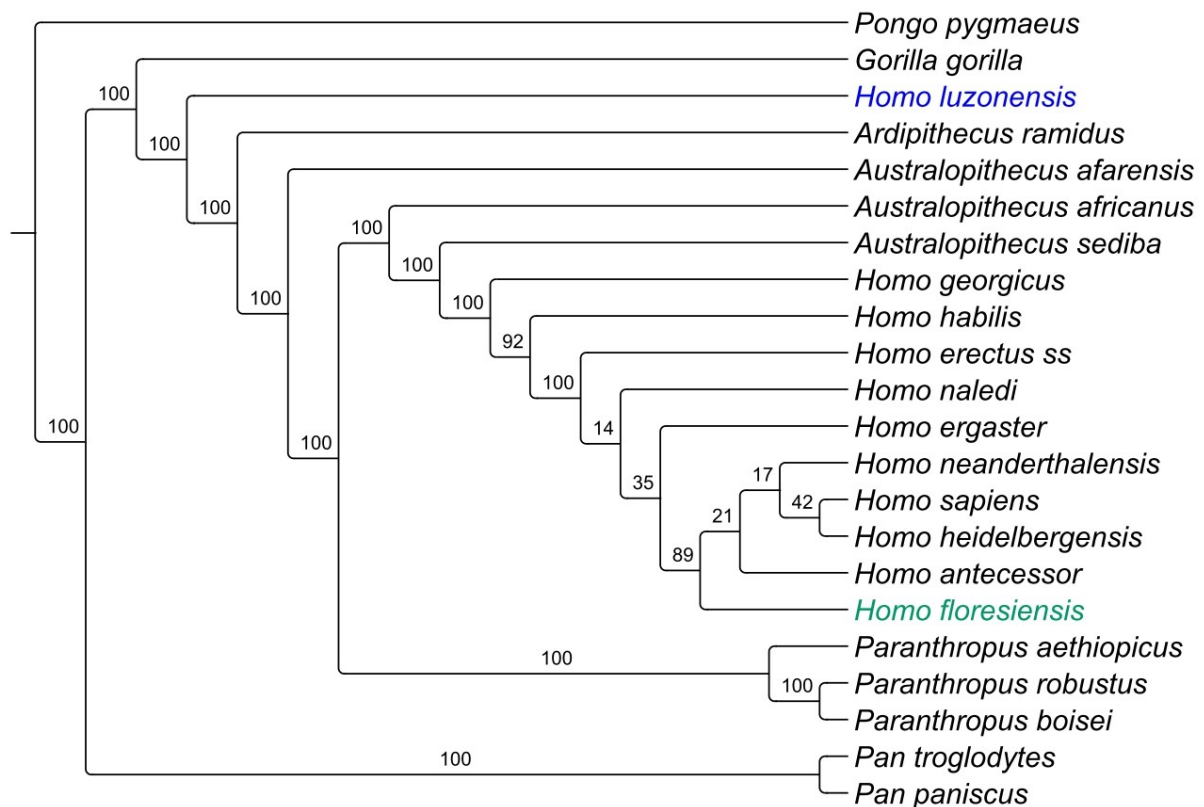


Figure 16 : Différences de fréquences après rééchantillonnage symétrique pour la matrice SGO traitée avec pondération implicite ( $K = 20$ ). Calcul effectué sur l'arbre le plus parcimonieux et les 27 plus courts suivants.

### Caractères supplémentaires de Dembo et al. (2015)

Les 40 caractères supplémentaires issus de la matrice de Dembo et al. (2015) ont permis de mieux résoudre la position d'*Au. sediba*, qui est un taxon mal renseigné dans notre matrice (Fig. 16, 17 et voir les exemples d'arbres Fig. 20 à 23). Pour la matrice où *H. erectus ss*, *H. ergaster* et *H. georgicus* sont considérés comme 3 taxons différents, les caractères supplémentaires permettent d'obtenir des arbres beaucoup mieux résolus : *Ar. ramidus* se place en position plus basale et *H. georgicus* se retrouve au sein du genre *Homo* (Fig. 17 et pour des exemples d'arbres Fig. 16, 18 et 20 à 23). Néanmoins, *H. erectus ss* conserve parfois une position très basale, bien que moins fréquemment (Fig. 17). De façon générale, l'ajout de ces caractères permet donc d'obtenir des arbres où les espèces peu renseignées dans notre matrice trouvent leur place « habituelle » (Fig. 17, Wood 1992, Strait et Grine 2004, Irish et al. 2013, Dembo et al. 2015, Strait et al. 2015, Zeitoun et al. 2016, Argue et al. 2017, Caparros et Prat 2021).

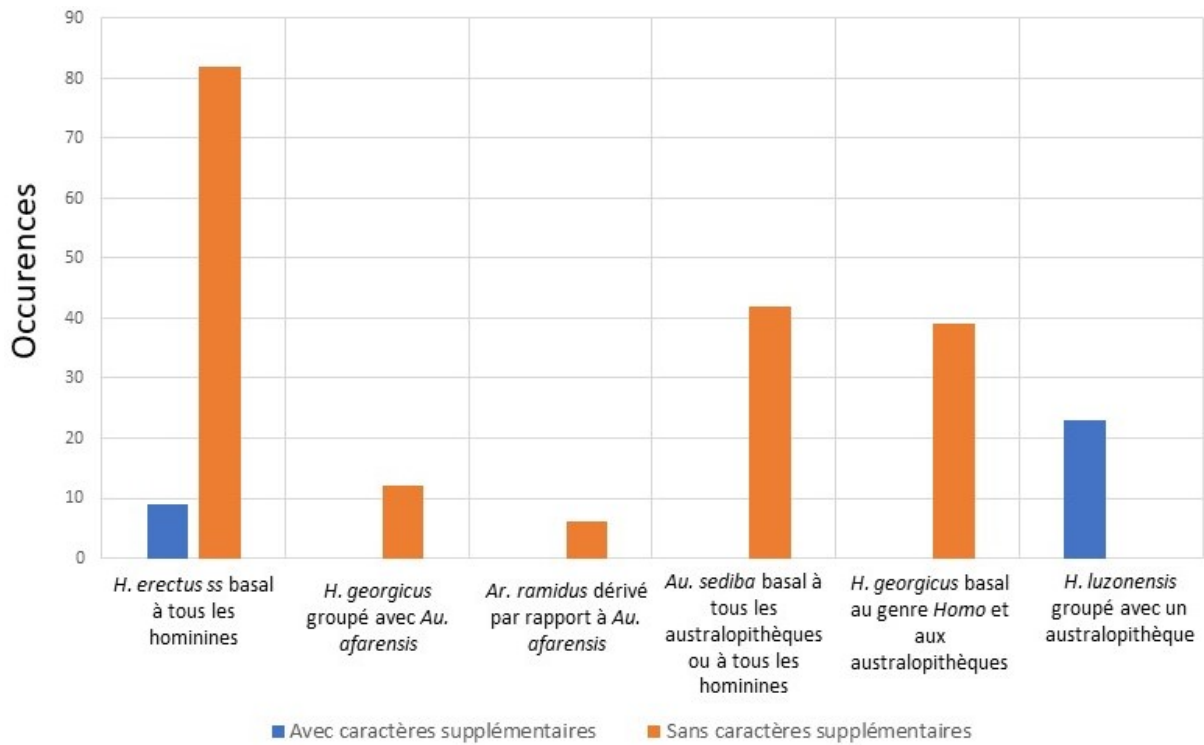


Figure 17 : Diagramme en bâton du nombre d'arbres montrant l'effet de l'ajout des 40 premiers caractères de la matrice de Dembo et al. (2015) sur diverses positions inattendues pour certains taxons et sur le groupement d'*H. luzonensis* avec un australopithèque. Nombre total d'arbres = 213.

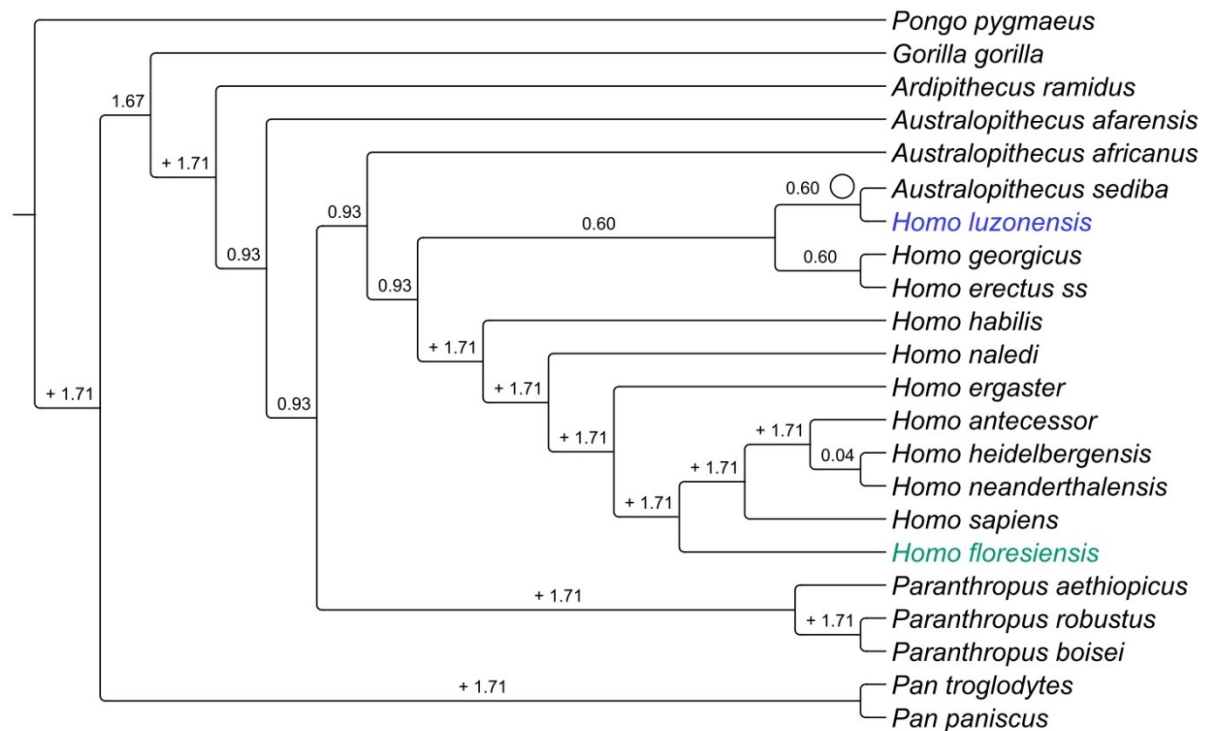


Figure 18 : Indices de Bremer pour la matrice SDO traitée avec pondération implicite ( $K = 1$ ). Calcul effectué sur l'arbre le plus parcimonieux et les 11 plus courts suivants. Les + signifient que dans tous les arbres analysés, aucun ne montre un nœud différent, et donc que l'indice de Bremer pour ce nœud est supérieur au nombre de pas surnuméraire fixé comme seuil. Le rond vide symbolise la synapomorphie suivante : convexité dorso-plantaire de la facette proximale du 3<sup>ème</sup> métatarsien.

Une autre différence notable entre les analyses avec et sans ces caractères supplémentaires est qu'*H. luzonensis* forme un groupe avec un australopithèque (*Au. africanus* ou *Au. sediba*) pour quelques analyses effectuées avec la pondération implicite et avec les caractères supplémentaires (Fig. 15 et 18, Annexes Tab. 5, 7, 9, 11 et 13), ce qui n'arrive jamais avec la matrice ne comportant pas les caractères supplémentaires de Dembo et al (2015) (Fig. 17, Annexes Tab. 3, 4, 6, 8, 10, 12 et 14).

### Caractères ASUDAS discrets ou continus

Les arbres obtenus quand les caractères ASUDAS sont traités comme continus ou quand ils sont traités comme discrets ont pour différence principale que dans le second cas *H. luzonensis* se trouve en position dérivée par rapport à *H. erectus*, dans un groupe formé par tous les hominines datés de moins d'1 Ma (à l'exception d'*H. naledi*, Fig. 19 et 20).

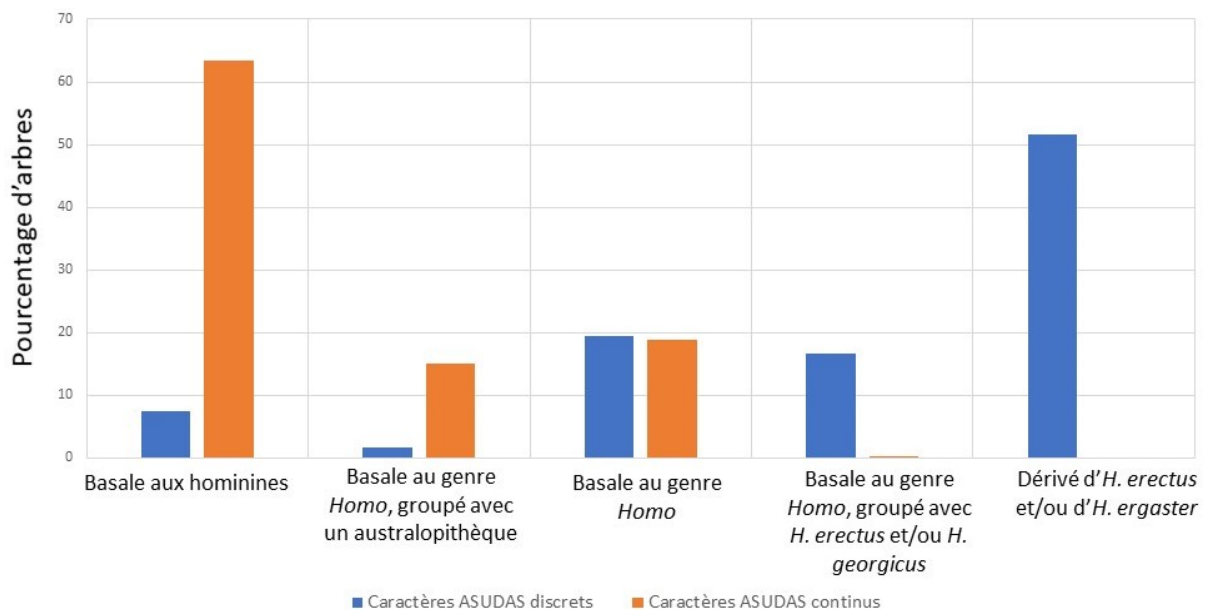


Figure 19 : Diagramme en bâton des pourcentages d'arbres en fonction de la position d'*H. luzonensis* avec des caractères ASUDAS traités de façon discrète ou continue. Nombre total d'arbres : 265.



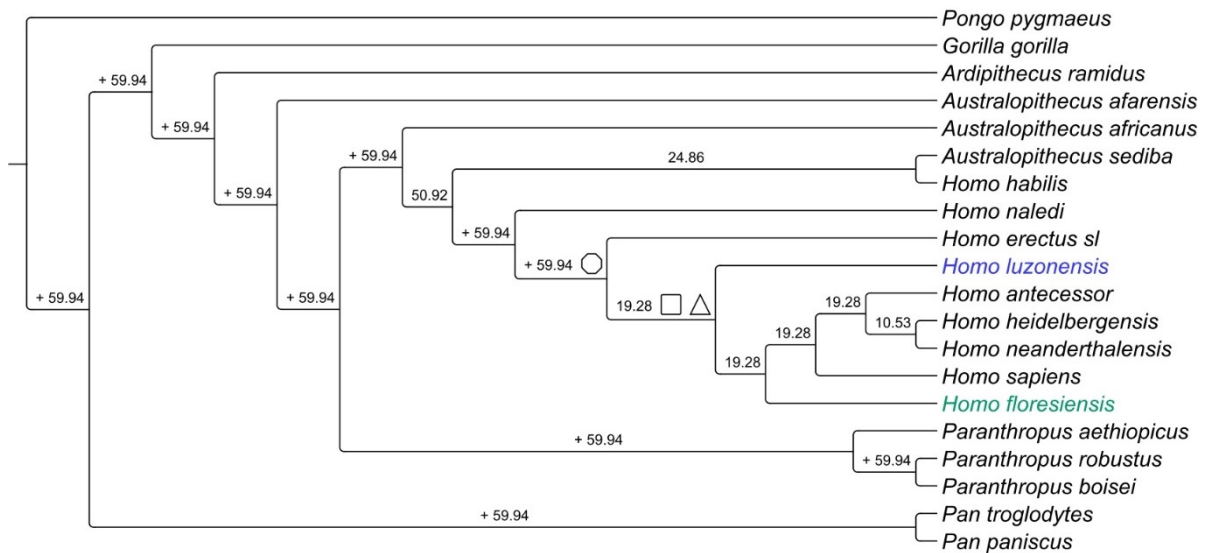


Figure 20 : Indices de Bremer pour la matrice LDO traitée sans pondération implicite. Calcul effectué sur l'arbre le plus parcimonieux et les 24 plus courts suivants. Les + signifient que dans tous les arbres analysés, aucun ne montre un nœud différent, et donc que l'indice de Bremer pour ce nœud est supérieur au nombre de pas surnuméraire fixé comme seuil. L'hexagone vide symbolise la synapomorphie suivante : aire de la surface occlusale de la  $M^1$  plus grande que celle de la  $M^3$ . Les carré et triangle vides symbolisent les synapomorphies suivantes : bord dorsal plat des phalanges intermédiaires de pied et crêtes accessoires distales absentes ou faiblement développées sur la  $P^3$ .

Alors qu'on pouvait s'attendre à des arbres moins bien résolus dans le cas où les caractères ASUDAS sont discrétisés, on voit qu'il n'en est rien (Tab. 4, Fig. 20 et 21). Toujours dans le cas où les caractères ASUDAS sont discrétisés, l'analyse avec *H. erectus sl* (Fig. 20) est une des rares où l'on retrouve la même conformation des arbres avec et sans pondération implicite, même quand la pondération implicite est très forte ( $K = 1$  ou 2, Annexes Tab. 3 et 4).

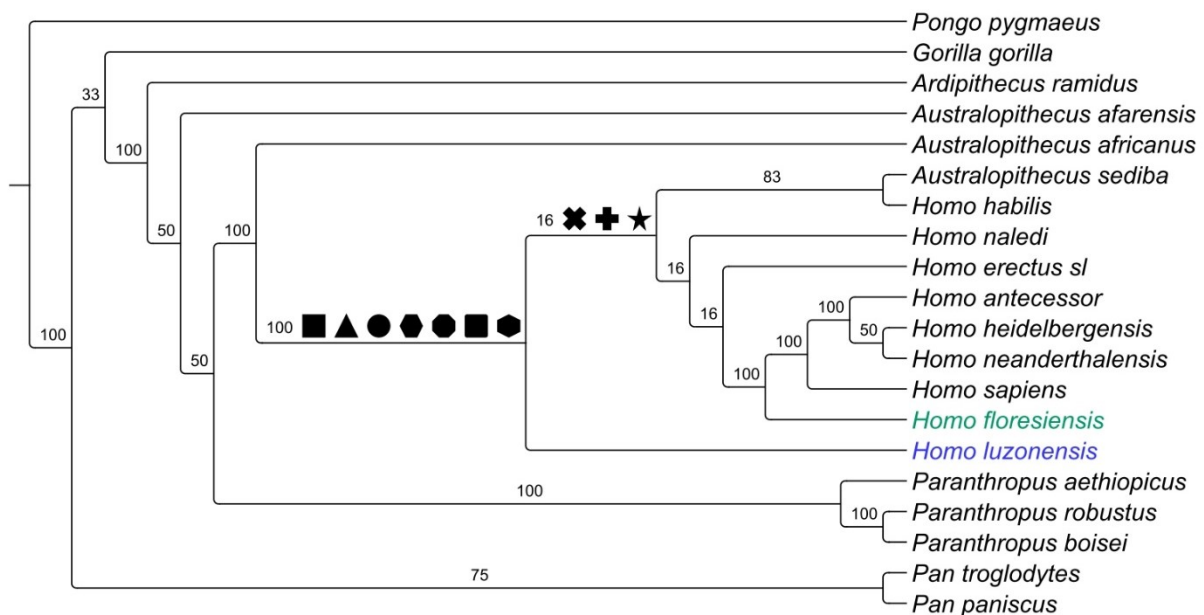


Figure 21 : Différences de fréquence après rééchantillonnage symétrique pour la matrice LDO traitée avec pondération implicite ( $K = 1$ ). Calcul effectué sur l'arbre le plus parcimonieux et les 23 plus courts suivants. Les carrés, hexagones, octogone, triangle et ellipse remplis correspondent aux synapomorphies suivantes : bords dorsaux plats des phalanges intermédiaires de pied et du 3<sup>ème</sup> métatarsien, hauteur dorso-palmaire de la base de la phalange distale de main réduite par

rapport à sa longueur proximo-distale, réduction des dimensions de la cuspide de Carabelli sur la  $M^3$ , réduction de la 5<sup>ème</sup> cuspide sur la  $M^2$  et la  $M^3$  et réduction de la 6<sup>ème</sup> cuspide sur la  $M^3$ . Les croix, plus et étoile remplis correspondent aux synapomorphies suivantes : incurvation réduite du bord dorsal des phalanges proximales de pied, « rainures buccales » réduites, et une excroissance en partie proximo-dorsale de la phalange intermédiaire de main réduite.

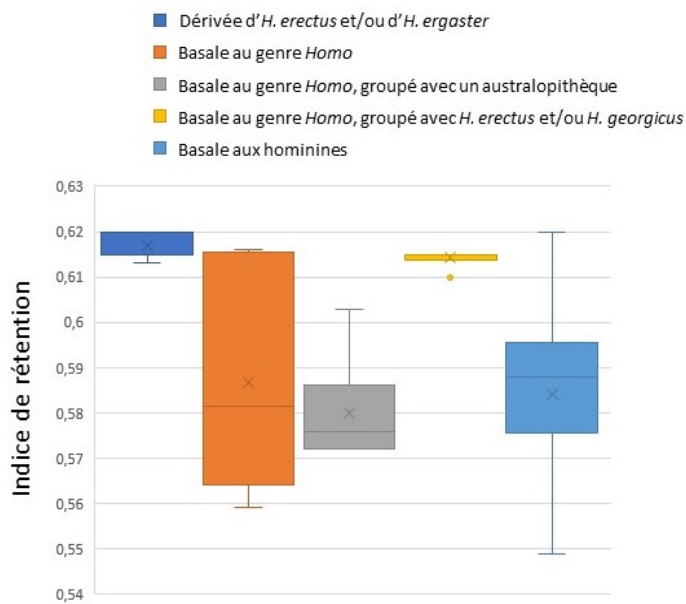


Figure 22 : Boîte à moustache des valeurs d'indices de rétention en fonction de la position d'*H. luzonensis* dans les arbres obtenus.  
Nombre total d'arbres : = 96.

En outre, ce sont pour ces arbres que l'on atteint les valeurs de différences de fréquence les plus hautes, combinées à des indices de rétention élevés (Tab. 4). Le principe de congruence (Strait et Grine 2004, Darlu et al. 2019, p.72-73) indique que la discrétisation des caractères ASUDAS, et par extension l'hypothèse phylogénétique qu'elle propose (Fig. 22), est la mieux soutenue.

### *Homo erectus sensu stricto*, *H. ergaster* et *H. georgicus* ou *Homo erectus sensu lato*

La matrice comportant les taxons *H. erectus ss*, *H. ergaster* et *H. georgicus* donne des arbres avec certains taxons dans des positions aberrantes, ce qui n'est pas le cas des arbres obtenus avec la matrice comportant uniquement *H. erectus sl* (toutes les positions aberrantes reportées dans la figure 15 sont issues d'une matrice avec *H. erectus ss*, *H. ergaster* et *H. georgicus*, voir aussi Fig. 23).

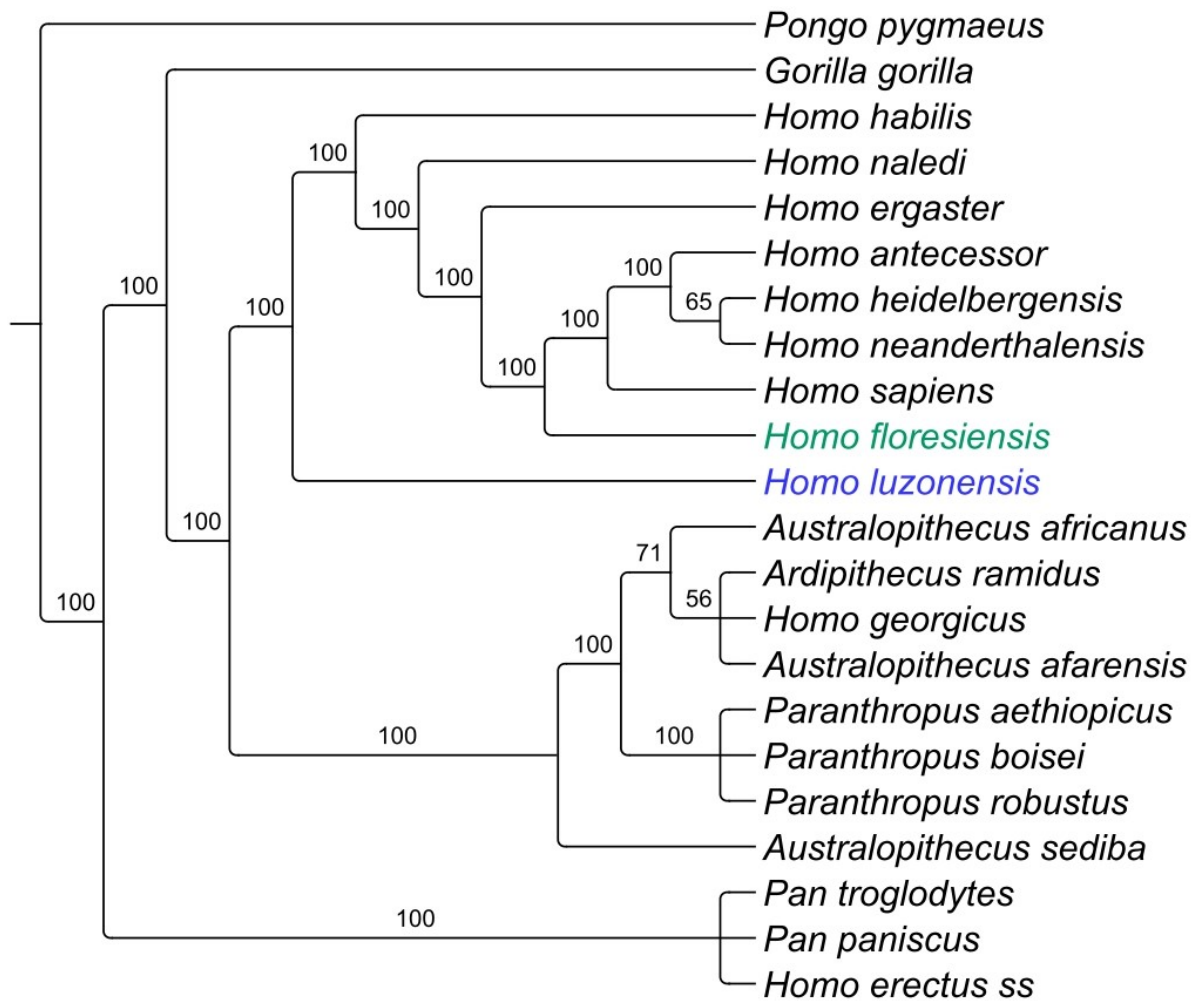


Figure 23 : Consensus à la majorité des arbres obtenus avec la matrice SDN traitée avec pondération implicite ( $K = 3$ ). Calcul effectué sur l'arbre le plus parcimonieux et les 31 plus courts suivants.

En effet, *H. erectus ss* occupe souvent une position basale à tous les hominines alors qu'*H. georgicus* se retrouve régulièrement parmi les australopithèques (Fig. 23). Par ailleurs, *H. ergaster* se retrouve parfois en position ancestrale par rapport à *H. habilis* (Annexe Fig. 53), alors qu'il est à la fois morphologiquement et chronologiquement considéré comme dérivé par rapport à *H. habilis* (Strait et al. 2015, Caparros et Prat 2021). Avec cette matrice, *Ar. ramidus* est parfois aussi trouvé dans une position très dérivée (Fig. 15 et 21, Annexe Fig. 52), ce qui va à l'encontre des hypothèses sur sa position basale parmi les hominines (White et al. 1994, Strait et Grine 2004, White et al. 2009, Mongle et al. 2019). Ces incongruences s'expliquent probablement par le fait que les 3 taxons *H. erectus ss*, *H. ergaster* et *H. georgicus* sont mal renseignés dans notre matrice (Fig. 11) et que l'abondance de taxons mal renseignés tend à augmenter encore l'instabilité de ces taxons (Argue et al. 2017). Ces 3 taxons sont par ailleurs renseignés de façon hétérogène puisque qu'*H. erectus ss* n'a aucun reste postcrânien associé (Antón 2003) alors que le taxon *H. erectus sl* qui les regroupe est plutôt bien renseigné dans l'ensemble (Tab. 1 et Fig. 11).

## Méthodes privilégiées

D'un point de vue général, les arbres montrant la phylogénie la mieux résolue sont ceux où les caractères ASUDAS sont discrétisés et où *H. erectus* est traité comme un taxon eurasiatique et africain (*H. erectus sl* – LDO, au format .tnt en annexes, et LDN). Ces arbres présentent par ailleurs les valeurs les plus élevées de moyenne des différences de fréquences et d'indices de rétention (Tab. 4). Les analyses combinant des caractères ASUDAS continus, une pondération implicite, un taxon *H. erectus sl* et les caractères provenant de Dembo et al. (2015) (Fig. 11, 12, 15 et 17 – LPO et LGO) affichent également une phylogénie bien résolue, et des valeurs de différences de fréquence relativement hautes (Tab. 4). Ce sont donc les résultats des analyses effectuées selon ces scénarios (matrices et méthodes) que nous allons principalement aborder dans la discussion.

## Discussion

### Qualité de la matrice

Dans l'ensemble, les phylogénies obtenues sont proches de celles trouvées par d'autres auteurs au moyen d'analyses cladistiques (Strait et Grine 2004, Irish et al. 2013, Zeitoun et al. 2016, Argue et al. 2017) ou bayésiennes (Dembo et al. 2015). Notre matrice taxons-caractères, avec les options de traitement des caractères choisies, permet d'extraire un signal phylogénétique qui semble pertinent.

Dans toutes les études susmentionnées, le genre *Homo* est monophylétique (voir cependant Wood et Collard 1999), avec *H. habilis* et *H. naledi* partageant les positions les plus basales, avant *H. erectus sl*. Les paranthropes sont également plus proches entre eux que des autres hominines. *Ar. ramidus* se retrouve en position basale à tous les autres hominines inclus dans notre analyse (genres *Australopithecus*, *Paranthropus* et *Homo*). Tous ces résultats sont également retrouvés dans nos analyses (Fig. 18, 20 et 21).

La position d'*Au. sediba* formant un groupe avec *H. habilis* (Fig. 20 et 21) est également celle trouvée par Dembo et al. (2015) mais pas par Irish et al. (2013), qui obtient un groupe très stable composé d'*Au. sediba* et d'*Au. africanus*. Notons néanmoins que cette dernière analyse ne repose que sur 22 caractères dentaires contre plus de 300 caractères crânio-dentaires et postcrâniens pour la matrice de Dembo et al. (2015). Caparros et Prat (2021) trouvent une association entre *H. naledi* et *Au. sediba*.

La position d'*H. floresiensis* dans nos analyses, dérivée par rapport à *H. erectus sl* et correspondant au groupe frère d'*H. sapiens*, *H. antecessor*, *H. heidelbergensis* et *H. neanderthalensis* (Fig. 16, 18, 20, 21 et 23), est conforme à l'hypothèse que les *H. erectus* asiatiques sont les ancêtres d'*H. floresiensis* (Falk et al. 2005, Zeitoun et al. 2016, Diniz-Filho et Raia 2017). Les raisons de cette position dérivée par rapport à celle trouvée dans d'autres analyses (Argue et al. 2009, 2017, Dembo et al. 2015, Caparros et Prat 2021) sont discutées plus loin.

Les positions trouvées pour *Au. afarensis* et *Au. africanus* dans nos analyses sont observées par ailleurs. En effet, Dembo et al. (2015) trouvent une position ancestrale au genre *Homo* pour *Au. africanus* alors qu'*Au. afarensis* se trouve en position basale de tous les australopithèques, paranthropes et représentants du genre *Homo*, comme dans la majorité de nos arbres (Fig. 16, 18, 20 et 21). D'autres analyses trouvent les mêmes positions pour ces deux australopithèques (Wood 1992, Berger et al. 2010), confirmant le statut paraphylétique du genre *Australopithecus*. Si toutes les études réalisées soutiennent, à notre connaissance, la paraphylie des australopithèques, certaines d'entre elles trouvent en revanche une position plus basale à *Au. africanus* (Strait et Grine 2004, Strait et al. 2015, Caparros et Prat 2021).

Enfin, le gorille se retrouve plus proche des hominines que le chimpanzé, contrairement au consensus actuel, établi entre autre à partir d'études moléculaires (Collard et Wood 2000, Enard et Pääbo 2004, Strait et Grine 2004, Bradley 2008, Lehtonen et al. 2011). Si Collard et Wood (2000) ont mis en évidence la difficulté à reconstituer les relations phylogénétiques des grands singes entre eux à partir de matrices de caractères crânio-dentaires, Strait et Grine (2004) ont résolu ce problème apparent par l'ajout de fossiles dans leur matrice. Mais les relations de parenté entre grands singes sont encore remises en cause dans certains travaux, notamment à partir d'analyses morphologiques, qui suggèrent une trichotomie entre les hominines, les chimpanzés et les gorilles, une plus grande proximité entre gorilles et hominines ou encore entre gorilles et chimpanzés (voir par exemple Schwartz et Grehan 2009, Senut 2010, Lehtonen et al. 2011). Ainsi, si la position obtenue pour le gorille est probablement incorrecte, nous ne sommes pas les seuls à rencontrer ce cas de figure.

Par ailleurs, le fait que la matrice supplémentaire (issue de Dembo et al. 2015) ne change pas la position des taxons qui sont bien renseignés dans la matrice (Fig. 13 et 17) montre que notre matrice se suffit à elle-même pour reconstituer des relations phylogénétiques cohérentes et bien supportées. Ce constat encourage à la prise en compte des caractères postcrâniens, et plus

particulièrement des pieds et des mains, dans les études phylogénétiques portant sur les hominines fossiles.

L'ensemble de ces observations confirment le potentiel de notre jeu de données à reconstituer les parentés entre hominines, et par conséquent celles d'*H. luzonensis* avec les autres espèces.

### Hypothèses sur la position phylogénétique d'*H. luzonensis*

Nos résultats indiquent trois hypothèses principales sur la position phylogénétique d'*H. luzonensis* :

- Basale à tous les hominines : dans les arbres sans pondération implicite (hormis les matrices LDO et LDN – Fig. 16).
- Basale au genre *Homo*, parfois associé avec *Au. sediba*, *Au. africanus*, *H. erectus ss* et / ou *H. georgicus* : dans les arbres avec pondération implicite (Fig. 18, 21 et 23).
- Dérivée par rapport à *H. erectus sl* ou à *H. ergaster*, dans un groupe avec *H. floresiensis*, *H. sapiens*, *H. antecessor*, *H. heidelbergensis* et *H. neanderthalensis* : dans les arbres sans pondération implicite, avec les caractères ASUDAS discrets et *H. erectus sl* principalement (LDO, au format .tnt en annexes et LDN, Fig. 20).

#### Hypothèse 1 : *H. luzonensis* en position basale à tous les hominines

Cette hypothèse phylogénétique peut s'expliquer par une résurgence de caractères chez *H. luzonensis* due à des pressions de sélection particulières en contexte insulaire (Ostende 2018). Dans cette hypothèse, ce cas ne refléterait pas la position réelle d'*H. luzonensis*, sauf à considérer que les hominines sont sortis d'Asie il y a plus de 4 millions d'années ou qu'ils ont émergé en Asie, des hypothèses considérées aujourd'hui comme très peu probables (Prat 2018).

#### Hypothèse 2 : *H. luzonensis* en position au genre *Homo*, parfois associé à *Au. sediba*, *Au. africanus*, *H. erectus ss* et / ou *H. georgicus*

Cette 2<sup>ème</sup> hypothèse impliquerait une sortie d'Afrique soit d'une forme du genre *Homo* plus archaïque qu'*H. habilis*, soit d'un australopithèque. Il pourrait également s'expliquer par un

biais intrinsèque à l'analyse cladistique (Van der Geer 2005, Ostende 2018). Pour discuter ces hypothèses, nous allons nous pencher sur les implications évolutives de cette position.

Le clade *Au. sediba* – *H. luzonensis*, en position basale au genre *Homo* (Fig. 16), est supporté par une seule synapomorphie : la convexité dorso-plantaire de la facette proximale du métatarsien. Cette convexité a été identifiée sur un 4<sup>ème</sup> métatarsien d'*Au. sediba*, dont on n'a pas retrouvé de 3<sup>ème</sup> métatarsien (DeSilva et al. 2013), et sur un 3<sup>ème</sup> métatarsien pour *H. luzonensis* (Détroit et al. 2019). Il nous a semblé judicieux de faire un caractère « convexité dorso-plantaire de la facette proximale des métatarsiens » plutôt que seulement du 3<sup>ème</sup> métatarsien, parce que cette convexité est également présente sur les 3<sup>ème</sup>, 4<sup>ème</sup> et 5<sup>ème</sup> métatarsiens chez certains grands singes, rendant ainsi possible le « *midtarsal break* » (DeSilva 2010). Le « *midtarsal break* » est une inflexion au milieu du pied qui rend le grimper plus efficace mais la bipédie – et notamment la course - moins aisée, dans la mesure où le pied n'est pas rigide dans son ensemble (DeSilva 2010).

Le clade *Au. africanus* – *H. luzonensis* n'est soutenu par aucun caractère discret. Ces deux taxons se retrouvent frères dans certains arbres parce qu'ils partagent des caractères ancestraux (présence de fortes « rainures buccales » sur les prémolaires, convexité du bord dorsal de la phalange proximale de pied en vue latérale et zones d'insertions pour les gaines des muscles fléchisseurs des orteils fortement développées) et que les caractères de Dembo et al. (2015) rapprochent *Au. africanus* du genre *Homo* (Dembo et al. (2015) trouvent une position basale au genre *Homo* pour *Au. africanus*).

Les arbres où *H. luzonensis* se retrouve dans cette position basale au genre *Homo* mettent en évidence de nombreuses synapomorphies partagées par *H. luzonensis* et les représentants du genre *Homo* : des bords dorsaux plats pour les phalanges intermédiaires de pied et le 3<sup>ème</sup> métatarsien, une hauteur dorso-palmaire de la base de la phalange distale de main réduite par rapport à sa longueur proximo-distale, une réduction des dimensions de la cuspide de Carabelli sur la M<sup>3</sup>, une réduction des dimensions de la 5<sup>ème</sup> cuspide sur la M<sup>2</sup> et la M<sup>3</sup> et une réduction des dimensions de la 6<sup>ème</sup> cuspide sur la M<sup>3</sup> (Fig. 21). Ces arbres montrent également des synapomorphies pour le genre *Homo* excluant *H. luzonensis* : une incurvation réduite du bord dorsal des phalanges proximales de pied, des « rainures buccales » réduites, et une excroissance en partie proximo-dorsale de la phalange intermédiaire de main réduite (Fig. 21). Par ailleurs, la faible incurvation du bord dorsal des phalanges proximales de pied et la réduction des insertions des gaines pour les muscles fléchisseurs des pieds et des mains sont observées chez tous les représentants du genre *Homo* à l'exception d'*H. luzonensis* et *H. habilis*. De façon

générale, *H. luzonensis* se rapproche plus des australopithèques sur les caractères postcrâniens (Fig. 24). Ces caractères sont présents sous des états différents chez les grands singes non-humains et les australopithèques par rapport aux représentants du genre *Homo* à l'exclusion d'*H. luzonensis* : les premiers cités ont des phalanges courbées et de fortes insertions pour les gaines des muscles fléchisseurs des pieds et des mains. Ces états de caractères ont probablement une forte composante fonctionnelle, puisqu'ils sont généralement interprétés comme reflétant une adaptation à l'arboricole chez les australopithèques et les grands singes de façon générale (Susman et al. 1984, Harcourt-Smith et Aiello 2004, McNutt et al. 2018, voir Ward (2002) à propos de l'interprétation de ces caractères comme une rétention non fonctionnelle). Cette interprétation est renforcée par la présence de nombreux caractères associés à ceux précités chez *Au. africanus* et *Au. afarensis*, comme l'absence de voûte plantaire longitudinal sur le pied (Berillon 1998) ou l'extension de la tubérosité naviculaire (Harcourt-Smith 2003), qui semblent eux aussi être des adaptations à l'arboricole.

Le rôle des adaptations fonctionnelles pour reconstituer une phylogénie est débattu (Tattersall et Eldredge 1977, Szalay 1981, Darlu et al. 2019, p.152-153). Pour certains chercheurs, elles sont moins susceptibles de porter un signal phylogénétique, parce qu'elles sont fortement soumises à des pressions de sélections abiotiques (Tattersall et Edlredge 1977, Darlu et al. 2019, p.152-153 – voir aussi « Discussion : Pressions de sélection en contexte insulaire »). Pour d'autres, les caractères ayant un aspect fonctionnel connu sont les plus adéquats pour reconstituer l'histoire d'une espèce précisément parce qu'on peut interpréter leur rôle, et qu'on est donc en mesure d'estimer leur « importance » et donc si ce sont de « bons » caractères ou non (Szalay 1981). Szalay (1981) suggère même que les caractères les mieux interprétés fonctionnellement sont les seuls qui devraient être pris en compte quand on cherche à reconstituer une histoire évolutive, se situant donc à l'opposé de l'approche cladistique post-hénigienne, qui commence par créer une matrice en s'affranchissant autant que possible d'*a priori* sur les caractères puis qui essaie, le cas échéant, de donner une explication fonctionnelle aux résultats (Tattersall et Eldredge 1977). Nous avons dans ce mémoire tenté de prendre en compte un point de vue autant que l'autre pour la discussion des résultats obtenus.

Les caractères dentaires sont considérés comme montrant un signal phylogénétique robuste et peu influencé par l'aspect fonctionnel de l'anatomie dans un cadre phylogénétique relativement restreint comme celui des hominines (Gómez-Robles et Polly 2012). Or, les caractères dentaires rapprochent *H. luzonensis* du genre *Homo*.



Cette position basale au genre *Homo* pour *H. luzonensis* n'est apparue que 2 fois quand les caractères ASUDAS ont été discrétisés, alors que nous avons vu que dans ce dernier cas, les phylogénies obtenues sont les plus stables (Tab. 4) et les plus concordantes avec celles obtenues dans d'autres analyses (Strait et Grine 2004, Irish et al. 2013, Dembo et al. 2015, Zeitoun et al. 2016, Argue et al. 2017, Caparros et Prat 2021). Cette position se retrouve plus souvent quand la pondération contre l'homoplasie est forte, parce que les caractères situant *H. luzonensis* à la base du genre *Homo* ont alors une pondération relativement plus forte. En effet, *H. luzonensis* a alors les caractères « australopithèques » d'adaptation à l'arboricole (Fig. 24), qui sont perdus dans le reste du genre *Homo*, mais montre aussi des caractères propres au genre *Homo* (voir plus haut et Fig. 25). Les caractères encore plus dérivés chez *H. luzonensis* (i.e. partagés avec *H. erectus* et des hominines plus récents) sont moins nombreux, et leur poids trop faible ne va donc pas fournir à *H. luzonensis* une position dérivée. En somme, une forte pondération implicite tend à faire une comparaison numérique chez *H. luzonensis* du nombre de caractères dérivés d'*H. erectus* avec ceux concordant avec une position basale au genre *Homo*.

Ce constat montre un biais majeur de cette méthode, puisque qu'un arbre doit avant tout dépendre de la hiérarchisation des caractères : les caractères dérivés sont les plus importants dans la reconstruction de la phylogénie, parce que les simplésiomorphies ne sont particulières à aucun taxon (Fig. 24 – Darlu et al. 2019, p.46). En effet, des caractères dérivés partagés sont les témoins d'une évolution commune, alors que des caractères ancestraux ne témoignent que d'une rétention et non d'un nouveau pas évolutionnaire.

La pondération implicite défavorise les caractères les plus homoplastiques dans la recherche d'arbre et a donc comme effet d'empêcher ou de minimiser grandement la construction d'hypothèses ne favorisant pas les réversions. Pourtant, les contextes insulaires semblent fortement favoriser les réversions (voir « Discussion : Pressions de sélection en contexte insulaire » – Hooijer 1954, Van der Geer 2005, Ostende 2018). Il ne semble donc pas pertinent d'appliquer la pondération implicite de Goloboff et al. (2008) à des taxons insulaires.

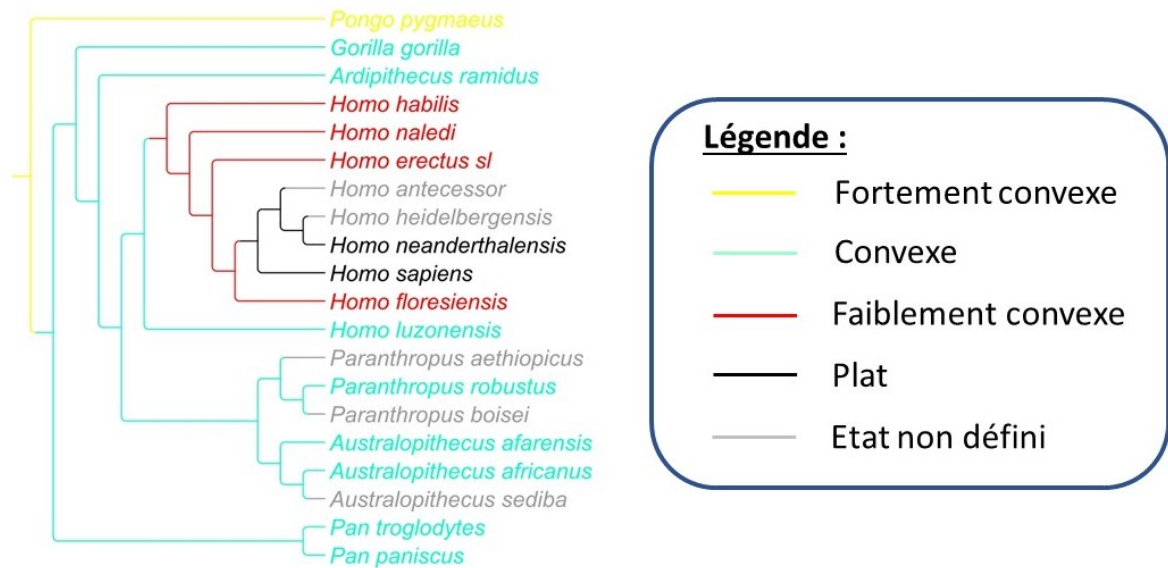


Figure 24 : Répartition des états de caractère de la courbure du bord dorsal en vue médiale de la phalange proximale de pied sur un arbre obtenu avec pondération implicite où *H. luzonensis* se retrouve en position basale du genre *Homo*.

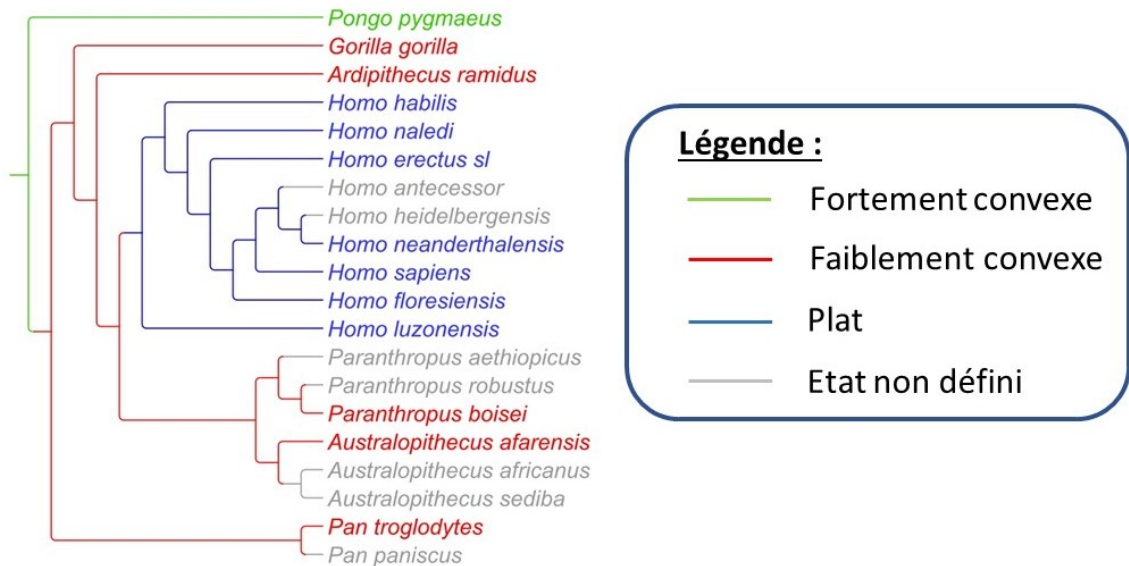


Figure 25 : Répartition des états de caractère de la courbure de la face dorsale en vue médiale du 3<sup>ème</sup> métatarsien sur un arbre obtenu avec pondération implicite où *H. luzonensis* se retrouve en position basale du genre *Homo*.

Hypothèse 3 : *H. luzonensis* en position dérivée par rapport à *H. erectus sl* ou à *H. ergaster*, dans un groupe avec *H. floresiensis*, *H. sapiens*, *H. antecessor*, *H. heidelbergensis* et *H. neanderthalensis*

La 3<sup>ème</sup> hypothèse va dans le sens d'une origine d'*H. luzonensis* à partir d'une population d'*H. erectus ss*. Dans ce cas de figure, *H. luzonensis*, *H. floresiensis*, *H. sapiens*, *H. antecessor*, *H. heidelbergensis* et *H. neanderthalensis* se retrouvent au sein d'un même clade (Fig. 26). Cette hypothèse est, en premier lieu, fortement soutenue par le partage de caractères dérivés (Fig. 26), qu'on ne peut pas ici expliquer par une réversion de caractères, puisque toutes les espèces en

question sont datées de moins de 900 ka (Falguères et al. 1999, Wagner et al. 2010, Arsuaga et al. 2014, Sutikna et al. 2016, Hublin et al. 2017, Détroit et al. 2019). Les membres de ce clade partagent plusieurs synapomorphies : un bord dorsal plat des phalanges intermédiaires de pied et des crêtes accessoires distales absentes ou faiblement développées sur la P<sup>3</sup>. Ils partagent par ailleurs avec *H. erectus sl* une aire de la surface occlusale de la M<sup>1</sup> plus grande que celle de la M<sup>3</sup>.

Si la qualité du signal phylogénétique fourni par certains caractères ASUDAS a été remis en question (Dahlberg 1963, Townsend et al. 1986, Ortiz et al. 2017) car ils semblent soumis à la sélection naturelle et seraient donc de mauvais témoins d'une évolution neutre (Rathmann et Reyes-Centeno 2020), ce n'est pas le cas des caractères dérivés partagés soutenant la 3<sup>ème</sup> hypothèse.

Les indicateurs de la robustesse de l'arbre désignent la topologie où *H. luzonensis* est dérivé d'*H. erectus sl* comme la plus fortement soutenue (Tab. 3, Fig. 22 et 26). Les indices de rétention montrent que l'autre topologie qui est fortement soutenue est celle où *H. erectus* et *H. luzonensis* se retrouvent dans le même groupe, à la base du genre *Homo* (Fig. 22), une topologie qui concorde également avec l'hypothèse dont nous discutons.

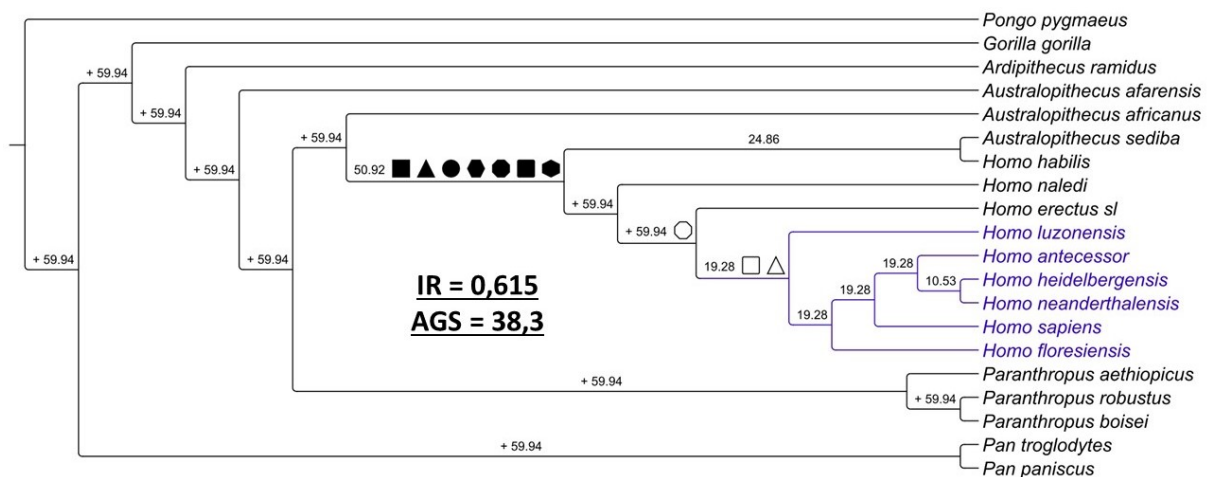


Figure 26 : Arbre résumant les synapomorphies et indices de robustesse de la 3<sup>ème</sup> hypothèse. Indices de Bremer pour la matrice LDO traités sans pondération implicite. Calcul effectué sur l'arbre le plus parcimonieux et les 24 plus courts suivants. Les + signifient que dans tous les arbres analysés, aucun ne montre un nœud différent, et donc que l'indice de Bremer pour ce nœud est supérieur au nombre de pas surnuméraire fixé comme seuil. L'hexagone vide symbolise la synapomorphie suivante : aire de la surface occlusale de la M<sup>1</sup> plus grande que celle de la M<sup>3</sup>. Les carré et triangle vides symbolisent les synapomorphies suivantes : bord dorsal plat des phalanges intermédiaires de pied et crêtes accessoires distales absentes ou faiblement développées sur la P<sup>3</sup>. Les carrés, hexagones, octogone, triangle et ellipse remplis correspondent aux synapomorphies suivantes : bords dorsaux plats des phalanges intermédiaires de pied et du 3<sup>ème</sup> métatarsien, hauteur dorso-palmaire de la base de la phalange distale de main réduite par rapport à sa longueur proximo-distale, réduction des dimensions de la cuspide de Carabelli sur la M<sup>3</sup>, réduction de la 5<sup>ème</sup> cuspide sur la M<sup>2</sup> et la M<sup>3</sup> et réduction de la 6<sup>ème</sup> cuspide sur la M<sup>3</sup>. Les croix, plus et étoile remplis correspondent aux synapomorphies suivantes : incurvation réduite du bord dorsal des phalanges proximales de pied, « rainures buccales » réduites, et une excroissance en partie proximo-dorsale de la phalange intermédiaire de main réduite. Abréviations : IR = Indice de rétention ; AGS = Moyenne des différences de fréquences après rééchantillonnage symétrique.

L'hypothèse d'un ancêtre *H. erectus* a par ailleurs été retenue par de nombreux chercheurs pour l'origine d'*H. floresiensis* (Van Heteren 2008, 2012, Kaifu et al. 2011, 2015, Zeitoun et al. 2016, Diniz-Filho et Raia 2017). Cette espèce présente aussi des caractères ancestraux par rapport à *H. erectus ss* et des caractères plus dérivés par rapport à ce dernier. Néanmoins, sa place ne varie pas comme celle d'*H. luzonensis* dans nos arbres, puisqu'il se retrouve systématiquement avec les autres représentants du genre *Homo*, et souvent proche d'*H. sapiens* et d'autres hominines ayant vécu il y a moins d'un million d'années (*H. antecessor*, *H. heidelbergensis* et *H. neanderthalensis*). Nous n'avons pas de raisons de penser *a priori* que cette position plus dérivée pour *H. floresiensis* que pour *H. luzonensis* s'explique par une évolution en contexte insulaire indépendamment des *H. erectus ss* plus longue pour ce dernier, dans la mesure où des sites de plus de 700 000 ans ont été trouvés sur les deux îles qui ont fourni les restes de ces espèces (Fig. 1 - Brumm et al. 2010, Van den Bergh et al. 2016a, Ingicco et al. 2018).

La matrice taxons-caractères a été construite en premier lieu pour mettre en évidence les caractères particuliers à ou discriminants pour *H. luzonensis* (bien que nous ayons tenté d'être le plus exhaustifs possibles sur chaque élément anatomique), ce qui peut expliquer qu'*H. floresiensis* présente dans nos résultats une position si peu basale en comparaison d'autres études phylogénétiques (Argue et al. 2009, 2017). De plus, de nombreux caractères primitifs présents chez *H. floresiensis* ne sont pas représentés dans notre matrice parce que les parties anatomiques concernées n'ont pas été retrouvées pour *H. luzonensis* (par exemple : canines – Kaifu et al. 2015a – crâne – Kaifu et al. 2011, Zeitoun et al. 2016 – prémolaires mandibulaires et proportions des membres supérieurs et inférieurs – Morwood et al. 2005 *etc.*) alors que pour les éléments connus chez *H. luzonensis* et inclus dans notre matrice, *H. floresiensis* tend à présenter une morphologie plus dérivée (par exemple : prémolaires supérieures – Kaifu et al. 2015a, phalanges intermédiaires de main – Larson et al. 2009 – dimensions dentaires – Kaifu et al. 2015a *etc.*)

En dehors des adaptations insulaires et dans un contexte phylogénétique plus large, plusieurs études ontogénétiques ont mis en évidence la possibilité d'expression d'un caractère plus de 10 millions d'années après sa disparition dans le registre fossile grâce à des chemins développementaux sous-jacents conservés par les organismes en question (Collin et Miglietta 2008). Ces réversions se sont manifestées chez des animaux (salamandres, mollusques) ayant des temps de génération plus court que les hominines, et donc une évolution génétique *a priori* plus rapide (Thomas et al. 2010), et sur des durées supérieures à celles évoquées ici (3 millions

d'années pour les traits rappelant les australopithèques, 7 / 8 millions d'années au maximum pour la courbure en vue latérale ou médiale de la facette proximale du 3<sup>ème</sup> métatarsien). La réapparition de traits évoquant les australopithèques chez *H. luzonensis* ne nécessite donc pas que les deux soient très proches phylogénétiquement.

Au sein même des hominines, l'acquisition par convergence de caractères liés à des adaptations à la bipédie a été mise en évidence (Prabhat et al. 2021). Comme nous l'avons vu précédemment, *Au. africanus* et *Au. sediba* sont souvent proches du genre *Homo* dans les analyses phylogénétiques, voire à l'intérieur de ce dernier, alors qu'*Au. afarensis* trouve une position plus basale dans l'arbre des hominines. Or, *Au. afarensis* montre, par le développement de solides surfaces articulaires dans le membre inférieur, une adaptation poussée à la bipédie que n'ont pas *Au. sediba* ni *Au. africanus* (Prabhat et al. 2021). Ces caractères propres aux bipèdes ont ensuite été acquis chez *H. erectus sl.* Il y a donc bien eu une convergence évolutive impliquant le comportement locomoteur (Prabhat et al. 2021) à plus d'un million d'années d'intervalle, un point que nous allons discuter pour *H. luzonensis* (voir « Discussion : Pressions de sélection en contexte insulaire).

Nous allons maintenant voir si les caractères observés chez *H. luzonensis* peuvent s'expliquer par une évolution insulaire et / ou d'autres contraintes environnementales.

## Pressions de sélection en contexte insulaire

### Réduction des dimensions corporelles

La plus connue des adaptations à la vie insulaire est le nanisme ou le gigantisme insulaire : une diminution de taille est enregistrée pour les taxons dépassant quelques kilogrammes, alors qu'une augmentation est susceptible de se produire pour les petites espèces (Van Valen 1973, Sondaar 1994, Benítez-López et al. 2021). Bromham et Cardillo (2007) ont montré que cet effet s'observe chez les primates. De surcroît, leur étude montre que la diminution de taille d'*H. floresiensis* par rapport à *H. erectus ss* est équivalente à celle observée pour les primates étudiés, qui n'ont pourtant connu une isolation du continent que depuis le dernier maximum glaciaire, démontrant que le nanisme insulaire se manifeste sur des durées très courtes (Bromham et Cardillo 2007). Ces observations sont corroborées par une étude modélisant le nombre de générations nécessaires pour passer de la stature d'*H. erectus ss* à celle d'*H. floresiensis*, en tenant compte des effets démographiques, de la plasticité phénotypique et des pressions de sélection insulaires (Diniz-Filho et al. 2019). Les auteurs de ce travail trouvent que seulement

2 250 à 10 125 ans auraient été nécessaires pour qu'*H. floresiensis* « obtienne » sa stature à partir d'un ancêtre *H. erectus* ss.

La situation est quelque peu différente pour *H. luzonensis*, pour qui nous n'avons pas encore d'estimation de masse et de stature fiable. Un travail sur la relation entre dimensions dentaires et taille corporelle chez les hominidés et les hominines n'a pas permis de déterminer ces paramètres chez *H. luzonensis* avec un niveau de confiance suffisant (Gousset 2020). Par ailleurs, Sondaar (1994) met en évidence que certains taxons insulaires ont une relation allométrique entre les dimensions dentaires et corporelles différente de celle que l'on observe chez leurs proches parents continentaux, confirmant que l'estimation de la taille corporelle d'*H. luzonensis* n'est pas triviale. Si l'ensemble de ces observations nous invitent à considérer avec précaution toute estimation précise de la stature et de la masse d'*H. luzonensis*, les dimensions très réduites de sa dentition et des os postcrâniens mis au jour indiquent que ce dernier était probablement un exemple de nanisme insulaire.

L'amplitude du nanisme ou du gigantisme insulaire dépend de la taille de l'île et du climat. En effet, ces deux paramètres influencent la disponibilité en ressources sur l'île : si la superficie de l'île est faible et / ou que le climat engendre une faible production primaire, alors les ressources sont plus rares (Benítez-López et al. 2021). En conséquence, on peut s'attendre à un phénomène de nanisme amplifié par la faible superficie de l'île et / ou la faible production primaire parce que les individus aux demandes énergétiques les plus faibles (*i.e.* les plus petits) seront favorisés dans ces environnements (Benítez-López et al. 2021). Benítez-López et al. (2021) ont par ailleurs mis en évidence que les climats les plus chauds augmentent les effets du nanisme insulaire, probablement pour optimiser l'évacuation de la chaleur, tandis que Lomolino et al. (2012) ne trouvent pas d'effet du climat sur les grands mammifères. Si l'île de Luçon a une superficie relativement élevée (elle est 6 fois supérieure à celle de l'île de Florès), les températures élevées sur l'île ont pu augmenter les effets du nanisme. En effet, l'environnement de forêt tropicale, présent sur l'île de Luçon, est connu pour favoriser la diminution de la stature chez *H. sapiens* (Perry et Dominy 2009, Venkataraman et al. 2018). A titre d'exemple, les populations pygmées vivant dans les forêts tropicales africaines connaissent une réduction de leur stature jusqu'à 17 cm en comparaison de leurs plus proches voisins (Bailey 1991). Divers facteurs sont invoqués et débattus pour expliquer cette diminution de stature : adaptation à un milieu pauvre en ressources alimentaires, thermorégulation, adaptation au déplacement dans un milieu fermé ou encore adaptation à une durée de vie réduite (Perry et Dominy 2009). Perry et Dominy (2009) suggèrent d'ailleurs un parallélisme entre l'environnement de forêt tropicale et

celui insulaire : ils présentent tous deux une faible disponibilité en ressources nutritives. L'effet combiné des pressions de sélection dues à l'insularité et de celles dues à l'évolution dans un environnement de forêt tropicale expliquent très probablement les petites dimensions potentielles d'*H. luzonensis*, les proportions d'un mécanisme par rapport à l'autre restant à déterminer.

Si l'on compare les isolements insulaires d'*H. floresiensis* et d'*H. luzonensis*, on peut dire que la superficie environ 6 fois inférieure de l'île de Florès par rapport à celle du Luçon devrait induire un effet plus important du nanisme insulaire sur *H. floresiensis*. Au contraire, le couvert végétal de forêt tropicale sur l'île de Luçon plus important qu'à Florès (voir plus loin) a dû augmenter les pressions de sélection vers le nanisme chez *H. luzonensis*.

#### Adaptations locomotrices

En plus des changements de masse et de stature, Sondaar (1994) a mis en évidence que la mastication et la locomotion sont les fonctions les plus affectées par l'évolution en contexte insulaire. Puisqu'*H. luzonensis* n'a livré que des restes directement associés à ces deux fonctions, il est particulièrement important de discuter les interprétations évolutives des résultats de nos analyses cladistiques.

*H. floresiensis* présente des adaptations fonctionnelles à la vie insulaire. Entre autre, ses pieds sont particulièrement longs par rapport à sa stature et présentent des proportions tarse / métatarse atypiques dans le genre *Homo* (Jungers et al. 2009a). Ces caractéristiques indiquent un pied adapté à une bipédie sur des substrats meubles ou accidentés mais pas à la course, qui n'était peut-être pas un grand besoin étant donnée l'absence de prédateurs sur l'île (Van Heteren 2012). La « perte » d'adaptations liées à une course rapide est observée chez d'autres mammifères insulaires (Sondaar 1991, Caloi et Palombo 1995, Köhler et Moyà-Solà 2001). A titre d'exemple, *Myotragus*, un genre de bovidés fossiles ayant vécu entre le Miocène et le début de l'Holocène sur les îles Baléares, montre des adaptations fonctionnelles lui permettant d'évoluer sur des terrains montagneux, au détriment d'adaptations à la course, non nécessaires en l'absence de carnivores (Köhler et Moyà-Solà 2001). Chez *H. luzonensis*, la facette proximale du 3<sup>ème</sup> métatarsien est dorso-plantairement convexe, alors qu'elle est plate chez *H. sapiens* (Détroit et al. 2019). Ce dernier état de caractère est considéré comme une adaptation à la course d'endurance chez le genre *Homo* (Bramble et Lieberman 2004) alors que la convexité, particulièrement observée chez les cercopithécoïdes pour le 3<sup>ème</sup> métatarsien, induit

une grande mobilité du pied (DeSilva et al. 2019). Ainsi, la convexité identifiée chez *H. luzonensis* est potentiellement liée au « *midtarsal break* », qui diminue les capacités à la course par une réduction de la rigidité du pied, qui entraîne elle-même une propulsion moins efficace (DeSilva 2010). Si cette convexité de la facette proximale du 3<sup>ème</sup> métatarsien n'est qu'un des éléments composant le « *midtarsal break* », et pas le plus important (DeSilva 2010), l'absence de cette adaptation pourrait s'expliquer de la même façon que les caractéristiques du pied d'*H. floresiensis*, à savoir une perte d'adaptation pour la course, au profit d'autres modes de locomotion (voir plus loin) ou d'un investissement énergétique plus important dans d'autres secteurs. De la même façon, la réduction de la hauteur de la base du 3<sup>ème</sup> métatarsien est typique des grands singes, mais n'est pas observée chez les hominines (à l'exception d'*H. naledi* et d'*H. neanderthalensis* et du pied d'OH 8 dans une moindre mesure – DeSilva et al. 2019). Une base haute induit un pied plus rigide et donc une meilleure propulsion (DeSilva et al. 2019). De même que le caractère précédent, la réduction de la hauteur dorso-plantaire observée chez *H. luzonensis* pourrait donc refléter une perte d'adaptation à la course liée au contexte insulaire.

La combinaison chez *H. luzonensis* de nombreux caractères habituellement liés à l'arboricolie (courbure de la phalange proximale de pied et de la phalange intermédiaire de main, fort développement des insertions des gaines pour les muscles fléchisseurs des pieds et des mains, convexité dorso-plantaire de la facette proximale du 3<sup>ème</sup> métatarsien – Susman et al. 1984, Harcourt-Smith et Aiello 2004, DeSilva 2010, Détroit et al. 2019) laisse imaginer que son répertoire locomoteur différait substantiellement de celui de ses contemporains du genre *Homo* qui étaient bipèdes stricts et avec des aptitudes à la course d'endurance (Bramble et Lieberman 2004, Harcourt-Smith et Aiello 2004, Hatala et al. 2016). Néanmoins, toutes les adaptations liées à l'arboricolie présentes chez les grands singes ne se retrouvent pas chez *H. luzonensis*. A titre d'exemple, il n'a pas d'encoches médiales et latérales visibles sur la facette proximale du 3<sup>ème</sup> métatarsien, qui servent à laisser passer de forts ligaments, utiles pour une forte préhension (Lovejoy et al. 2009a). Il semble donc qu'*H. luzonensis*, au même titre que les australopithèques (Green et Alemseged 2012, Rein et al. 2017) ou *H. naledi* (Harcourt-Smith et al. 2015, Feuerriegel et al. 2017), ne montre pas une adaptation à un mode locomoteur unique ou très majoritaire, mais plutôt une combinaison d'adaptations à la bipédie et à l'arboricolie.

Si des informations paléoenvironnementales précises manquent encore pour la période à laquelle est daté *H. luzonensis*, il semble qu'*H. floresiensis* ait évolué sur le temps long dans des environnements moins boisés que ceux d'*H. luzonensis*. *H. floresiensis* ne présente pas autant de caractères liés à des adaptations à l'arboricolie qu'*H. luzonensis* (il possède tout de



même un membre supérieur robuste et un indice intermembral identique à celui d'AL 288-1 – voir Jungers 2013). Or l'île de Luçon a aujourd'hui un couvert végétal plus dense que l'île de Florès (Telnov 2015). En effet, cette dernière connaît une alternance de saisons sèches et arides qui empêche le développement de forêts denses comme celles présentes sur l'île de Luçon (Westaway et al. 2009). Il semble que cette différence de climat était déjà présente dans le passé. De fait, l'île de Luçon a connu un environnement de forêt tropicale sèche au MIS 4 et tropicale humide au MIS 5 (Boivin et al. 2013). Dans le même temps, l'île de Florès se trouvait vraisemblablement dans une sorte de corridor de savanes s'étendant depuis le Sud-Est de la Chine jusqu'à l'Est de l'Indonésie au moins (Bird et al. 2005). Veatch et al. (2019) ont par ailleurs mis en évidence qu'*H. floresiensis* disparaît de la séquence de Liang Bua au moment où les environnements sont devenus plus fermés, des données confirmant celles de Scroxton et al. (2015) sur la tropicalisation du climat de Florès il y a 60 à 50 ka BP environ. Sur le site de Mata Menge, où une mandibule datée à 700 ka environ et décrite comme « *Homo floresiensis* – like » a été mise au jour (Van den Bergh et al. 2016a), la faune semble aussi associée à un milieu relativement ouvert (Brumm et al. 2016). La présence de caractères liés à des adaptations à l'arboricole chez *H. luzonensis* peut donc tout à fait s'expliquer par une résurgence de caractères rendant possible une locomotion différente dans un contexte environnemental favorable.

Enfin, certains caractères d'*H. luzonensis* semblent difficiles à expliquer d'un point de vue fonctionnel. La butée proximo-dorsale de la phalange intermédiaire de main n'a été identifiée chez aucun autre hominine fossile, ni aucun hominidé. Nos observations en collection n'ont pas non plus permis de l'identifier chez les gibbons. Elle ne semble donc pas liée à un comportement locomoteur particulier, que ce soit le knuckle-walking, la suspension, ou la brachiation. On ne peut non plus exclure que cette butée soit une simple excroissance, pathologique ou non. D'une manière générale, l'absence de lien entre une structure et son aspect fonctionnel peut simplement résulter de facteurs extérieurs à l'aspect purement fonctionnel de la sélection naturelle et de l'évolution, par exemple de contraintes développementales ou de la fixation aléatoire d'un allèle (Gould et Lewontin 1979, Nielsen 2009). Ces « facteurs extérieurs » sont probablement importants dans les îles, où l'effet fondateur et la dérive génétique jouent un rôle important (Barton 1996), et où une forte sélection peut intervenir sur les individus lors de la traversée du continent vers l'île, et ce sur des attributs dont les « avantages sélectifs » sont souvent difficiles à identifier (Van der Geer et al. 2011, p.23). La génération de caractères à

l'aspect fonctionnel peu évident est documentée sur les îles, à l'image des 5 cornes du cervidé *Hoplitomeryx* (Leinders 1983).

### Métissages et évolution en réseaux

Les avancées récentes en extraction d'ADN ancien (Rohland et Hofreiter 2007, Pinhasi et al. 2015) et en analyse des génomes ont permis de mettre en évidence la complexité des relations entre espèces paléontologiques. Chez les hominines, plusieurs populations ou espèces se sont métissées avec *H. sapiens* : *H. neanderthalensis* (Green et al. 2010), plusieurs groupes de Denisoviens (Jacobs et al. 2019, Teixeira et Cooper 2019), et d'autres hominines génétiquement plus éloignés de nous (Teixeira et Cooper 2019, Durvasula et Sankararaman 2020). Ces découvertes suggèrent que l'évolution des derniers hominines (au moins) s'est faite en partie sous la forme de réseaux, et donc que l'histoire évolutive d'*H. luzonensis* ne se résume potentiellement pas seulement à un long isolement depuis la séparation d'avec une unique population continentale d'origine.

L'évolution réticulée, c'est-à-dire une évolution impliquant des échanges réguliers entre populations, semble tout à fait plausible pour des populations ne vivant pas au même endroit. En effet, des déplacements entre les îles et entre les îles et le continent, même s'ils sont limités par les moyens techniques permettant le voyage en haute mer, ont lieu depuis plusieurs milliers d'années, et se sont donc potentiellement produits avant (Terrell 2004).

Plusieurs éléments indiquent que d'autres hominines étaient présents en Asie du Sud-Est insulaire en même temps qu'*H. luzonensis* et *H. floresiensis*. En effet, l'arrivée d'*H. sapiens* sur le continent Sahul (qui englobait l'Australie, la Nouvelle-Guinée et la Tasmanie – O'Connell et Allen 2004) il y a au moins 65 ka BP implique un passage par l'Asie du Sud-Est insulaire auparavant (Fig. 27 - Clarkson et al. 2017, Kealy et al. 2018, Norman et al. 2018). Si une colonisation du continent Sahul par les Philippines reste un scénario envisageable (Norman et al. 2018), l'arrivée d'*H. sapiens* en Australie (Clarkson et al. 2017) semble plutôt témoigner d'un passage par le Sud de l'Asie du Sud-Est insulaire, et potentiellement par l'île de Florès (Fig. 27 - Kealy et al. 2018, Norman et al. 2018). De surcroît, l'arrivée sur l'île de Luçon est plus facile, quelle que soit la hauteur du niveau marin au moment où elle s'est produite, en passant soit par Palawan, soit par Bornéo, mais pas depuis le Nord de la Chine puis par Taïwan (Robles 2021). Les preuves archéologiques du passage d'*H. sapiens* sur ces îles sont plus tardives que celles de son arrivée en Australie. Le plus vieux site où *H. sapiens* a été clairement

identifié dans les Philippines se trouve sur l'île de Palawan, au Sud-Ouest de l'île de Luçon (47 ± 11 ka BP découvert dans la grotte de Tabon - Détroit et al. 2004). L'occupation la plus ancienne potentiellement attribuée à *H. sapiens* sur l'île de Luçon est datée à 26,0 ka BP (Mijares 2005).

De plus, un site daté entre 118 et 194 ka BP sur l'île de Sulawesi, qui n'a jamais été rattachée au continent même aux périodes de plus bas niveau marin, a livré des outils lithiques (Fig. 27 - Van den Bergh et al. 2016b). Cette occupation est un témoignage supplémentaire de la présence d'hominines en Asie du Sud-Est insulaire avant *H. sapiens*, dont l'arrivée est plus tardive (O'Connell et al. 2018).

De récentes études génétiques indiquent une présence probable des Dénisoviens à l'Est de la ligne de Wallace, potentiellement jusqu'en Nouvelle-Guinée (Jacobs et al. 2019, Teixeira et al. 2021). Une répartition potentiellement aussi large des Dénisoviens laisse supposer qu'ils ont pu atteindre l'île de Florès ou de Luçon. Par ailleurs, Teixeira et Cooper (2019) ont mis en évidence une introgression vers les populations d'Asie du Sud-Est insulaire de deux groupes d'hominines inconnus des bases de données paléogénétiques, et apparemment aussi divergents des *H. sapiens* que le sont les Dénisoviens et *H. neanderthalensis* (Fig. 27).

Si la contemporanéité probable de différentes espèces d'hominines dans des régions proches laisse envisager de possibles métissages, d'autres éléments, d'ordre archéologique, génétique et anatomique, ne semblent pour l'heure pas indiquer d'hybridation entre *H. sapiens* et *H. luzonensis*.

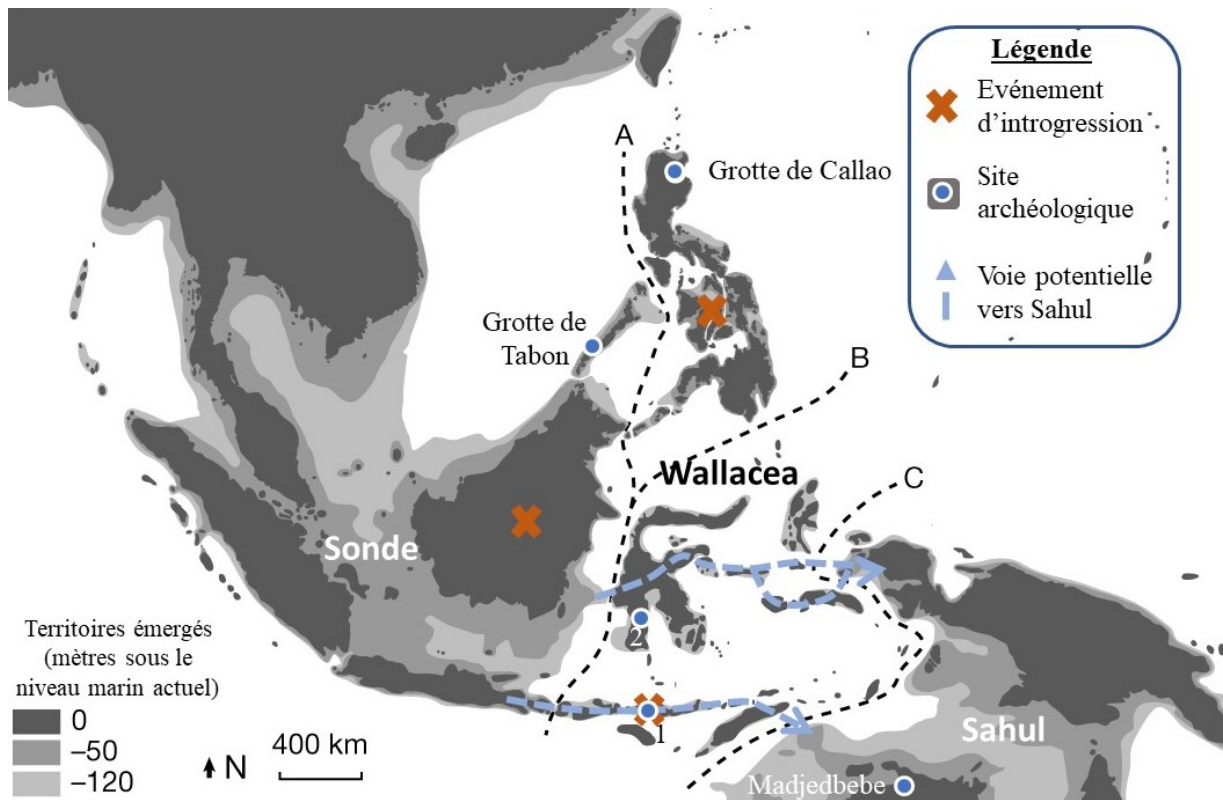


Figure 27 : Carte de la présence humaine en Asie du Sud-Est insulaire au Pléistocène supérieur. Les voies potentielles vers Sahul sont celles considérées comme les plus probables par Kealy et al. (2018). Les événements d'introgressions venant d'hominines anciens (plus ou moins proches de Dénisova, et au moins aussi éloignés de nous que les Dénisoviens) ne peuvent être précisément localisés ; les lieux reprennent ici ceux suggérés par Teixeira et Cooper (2019). Légende : 1 : Liang Bua (Florès, Indonésie) ; 2 : Talepu (Sulawesi, Indonésie).

Caparros et Prat (2021) rejettent la possibilité d'une interaction entre *H. sapiens* et *H. floresiensis* dans leur modèle d'évolution réticulée. Ce rejet se base sur les grandes différences morphologiques entre *H. floresiensis* et tous les taxons autres qu'*H. habilis*, dont il est groupe-frère dans l'analyse de Caparros et Prat (2021). Cependant, nous avons vu qu'*H. floresiensis* a probablement subi de forts changements morphologiques par rapport à son ancêtre continental, liés à son évolution en contexte insulaire, et que nos résultats (Fig. 14, 16, 18, 19 et 21) ainsi que ceux de certains auteurs penchent plutôt pour l'hypothèse d'un ancêtre *H. erectus ss* (Kaifu et al. 2011, 2015, Van Heteren 2008, 2012, Zeitoun et al. 2016, Diniz-Filho et Raia 2017). Les différences génétiques entre *H. floresiensis* et *H. luzonensis* d'un côté et *H. sapiens* de l'autre, sont, selon nos résultats (Fig. 14, 16, 18, 19 et 21) et d'autres études (Falk et al. 2005, Dembo et al. 2015, Zeitoun et al. 2016, Argue et al. 2017, Diniz-Filho et Raia 2017, Caparros et Prat 2021), plus grandes que celles entre *H. neanderthalensis* et *H. sapiens*. Or, la rareté chez les populations humaines actuelles d'allèles néandertaliens et dénisoviens dans le chromosome X ainsi que l'absence d'introgressions dans les régions du génome particulièrement exprimées au niveau des testicules ont été interprétées par certains chercheurs (Sankararaman et al. 2014, 2016) comme le début d'une barrière de spéciation. Si cette barrière de spéciation commençait

à s'installer entre *H. neanderthalensis* et Denisova d'un côté et *H. sapiens* de l'autre, on peut supposer qu'elle était nettement présente entre *H. sapiens* et les taxons insulaires précités. Par ailleurs, Teixeira et al. (2021) rejettent également l'hypothèse d'une introgression vers *H. sapiens* d'un hominine fossile plus archaïque que les Denisoviens en Asie du Sud-Est insulaire par une étude du génome des populations actuelles habitant ces régions. Leur affirmation se base sur l'absence d'un déséquilibre de liaison entre populations d'Asie du Sud-Est insulaire et populations africaines pour des séquences beaucoup plus divergentes des nôtres que celles de Néandertal ou de Denisova. Considérant que les génomes d'*H. floresiensis* et *H. luzonensis* sont supposément bien plus différents des nôtres que ceux de Denisova et Néandertal, les auteurs aboutissent à la conclusion qu'il n'y a pas eu d'événements d'introgression d'*H. luzonensis* ou d'*H. floresiensis* vers *H. sapiens*.

Enfin, des arguments d'ordre anatomique semblent exclure la possibilité qu'*H. luzonensis* soit un Denisovien. De fait, bien que l'anatomie des Denisoviens soit fort mal connue, ces derniers se distinguent notamment par des molaires de très grandes dimensions et avec une morphologie occlusale « complexe » (Sawyer et al. 2015, Chen et al. 2019), à l'opposé de ce qu'on observe chez *H. luzonensis*.

Si toute hypothèse à propos de l'influence d'*H. sapiens*, de Denisoviens ou d'autres hominines présents en Asie du Sud-Est insulaire est, étant donné l'état actuel de nos connaissances, majoritairement spéculative, des métissages pourraient expliquer la présence de caractères très dérivés chez *H. luzonensis* comme chez *H. floresiensis* (Fig. 20 et « Discussion : Hypothèses sur la position phylogénétique d'*H. luzonensis*).

## Conclusion et perspectives

Notre étude cladistique, basée sur des caractères dentaires et postcrâniens inédits et robustes phylogénétiquement apporte des résultats concordant avec ceux obtenus par d'autres chercheurs pour cette même méthode ou d'autres méthodes. Malgré les doutes de certains paléoanthropologues quant à l'utilisation de la cladistique chez les hominines (Trinkaus 1990, Hawks 2004) ou pour des taxons insulaires (Van der Geer 2005, Ostende 2018), nos analyses nous ont permis d'obtenir des hypothèses phylogénétiques dont la robustesse est confirmée par plusieurs indices (Farris 1989, Goloboff et al. 2003) et par les comparaisons effectuées avec les résultats obtenus dans d'autres études (Strait et Grine 2004, Irish et al. 2013, Dembo et al. 2015,

Strait et al. 2015, Zeitoun et al. 2016, Argue et al. 2017, Caparros et Prat 2021). Un ensemble de connaissances et données externes aux analyses nous a permis de discuter ces hypothèses et de répondre à des interrogations d'ordre phylogénétique chez les hominines en général et sur l'espèce *H. luzonensis* en particulier.

Au niveau méthodologique, l'utilisation de la pondération implicite (Goloboff 1993) ne semble pas pertinente pour des espèces insulaires dans la mesure où elle néglige les réversions qui sont fréquentes en contexte insulaire. Nos résultats indiquent aussi que l'utilisation de caractères ASUDAS est plus pertinente lorsqu'ils sont discrétisés.

Nos résultats soutiennent deux hypothèses phylogénétiques principales : 1) *H. luzonensis* est le descendant d'un australopithèque ou d'un des premiers représentants du genre *Homo* sorti précocement d'Afrique, ou 2) *H. luzonensis* descend d'un *H. erectus*. Les connaissances actuelles sur la paléanthropologie d'Asie du Sud-Est insulaire et sur les mécanismes d'évolution insulaire ainsi que les indices de robustesse des arbres utilisés dans notre étude soutiennent préférentiellement la seconde hypothèse, celle d'un ancêtre « récent » pour *H. luzonensis*, probablement un *H. erectus* ss, la piste d'une évolution en réseau restant à tester.

Cette hypothèse implique la réversion de certains caractères dans un contexte d'évolution insulaire en réponse à des contraintes environnementales particulières, une observation faite par ailleurs chez de nombreux autres animaux (Sondaar 1994). Outre une potentielle réduction de masse et de stature, *H. luzonensis* présente des adaptations locomotrices potentiellement liées à un environnement tropical, bien qu'une partie de ses caractères résulte probablement aussi de phénomènes plus aléatoires comme l'effet fondateur et la dérive génétique (Gould et Lewontin 1979).

Au niveau méthodologique, il serait intéressant de travailler plus en détail sur une pondération dépendant de la robustesse du signal phylogénétique fourni par les caractères ASUDAS, en partant des méthodes de Rathmann et Reyes-Centeno (2020) et en les adaptant à un cadre phylogénétique plus large. D'autres méthodes phylogénétiques pourraient aussi apporter des informations complémentaires quant à la position phylogénétique d'*H. luzonensis*. A ce titre, les analyses bayésiennes (Dembo et al. 2015) et les méthodes considérant des modèles d'évolution réticulée au sein des hominines (Caparros et Prat 2021) permettraient d'avoir un éclairage complémentaire. L'utilisation de modèles évolutifs réticulés semble particulièrement pertinente puisqu'ils permettraient de prendre en compte la possibilité d'hybridations, dont l'existence chez les hominines est aujourd'hui démontrée.

## Références bibliographiques

- Aiello, L.C., 2010. Five years of *Homo floresiensis*. *American Journal of Physical Anthropology* 142, 167–179.
- Alemseged, Z., Spoor, F., Kimbel, W.H., Bobe, R., Geraads, D., Reed, D., Wynn, J.G., 2006. A juvenile early hominin skeleton from Dikika, Ethiopia. *Nature* 443, 296–301.
- Antón, S.C., 2003. Natural history of *Homo erectus*. *American Journal of Physical Anthropology* 122, 126–170.
- Argue, D., Donlon, D., Groves, C., Wright, R., 2006. *Homo floresiensis*: Microcephalic, pygmoid, *Australopithecus*, or *Homo*? *Journal of Human Evolution* 51, 360–374.
- Argue, D., Groves, C.P., Lee, M.S.Y., Jungers, W.L., 2017. The affinities of *Homo floresiensis* based on phylogenetic analyses of cranial, dental, and postcranial characters. *Journal of Human Evolution* 107, 107–133.
- Argue, D., Morwood, M.J., Sutikna, T., Jatmiko, Saptomo, E.W., 2009. *Homo floresiensis*: a cladistic analysis. *Journal of Human Evolution, Paleoanthropological Research at Liang Bua, Flores, Indonesia* 57, 623–639.
- Arnedo, M.A., Oromí, P., Ribera, C., 2001. Radiation of the Spider Genus *Dysdera* (Araneae, Dysderidae) in the Canary Islands: Cladistic Assessment Based on Multiple Data Sets. *Cladistics* 17, 313–353.
- 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.
- Bailey, R.C., 1991. The comparative growth of Efe pygmies and African farmers from birth to age 5 years. *Annals of Human Biology* 18, 113–120.
- Bailey, S.E., Liu, W., 2010. A comparative dental metrical and morphological analysis of a Middle Pleistocene hominin maxilla from Chaoxian (Chaohu), China. *Quaternary International, Hominin Morphological and Behavioral Variation in Eastern Asia and Australasia: Current Perspectives* 211, 14–23.
- Bailey, S.E., Wood, B.A., 2007. Trends in postcanine occlusal morphology within the hominin clade: The case of *Paranthropus*, in: Bailey, Shara E., Hublin, J.-J. (Eds.), *Dental Perspectives on Human Evolution: State of the Art Research in Dental Paleoanthropology, Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 33–52.
- Bardin, J., Rouget, I., Cecca, F., 2017. The phylogeny of Hildoceratidae (Cephalopoda, Ammonitida) resolved by an integrated coding scheme of the conch. *Cladistics* 33, 21–40.
- Bardin, J., Rouget, I., Yacobucci, M.M., Cecca, F., 2014. Increasing the number of discrete character states for continuous characters generates well-resolved trees that do not reflect phylogeny. *Integrative Zoology* 9, 531–541.

- Barton, N.H., 1996. Natural selection and random genetic drift as causes of evolution on islands. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 351, 785–795.
- Becerra-Valdivia, L., Higham, T., 2020. The timing and effect of the earliest human arrivals in North America. *Nature* 584, 93–97.
- Bednarik, M., 2003. Seafaring in the Pleistocene. *Cambridge Archaeological Journal* 13, 54–55.
- Benítez-López, A., Santini, L., Gallego-Zamorano, J., Milá, B., Walkden, P., Huijbregts, M.A.J., Tobias, J.A., 2021. The island rule explains consistent patterns of body size evolution in terrestrial vertebrates. *Nature Ecology & Evolution* 1–19.
- Berger, L.R., Hawks, J., de Ruiter, D.J., Churchill, S.E., Schmid, P., Delezene, L.K., Kivell, T.L., Garvin, H.M., Williams, S.A., DeSilva, J.M., Skinner, M.M., Musiba, C.M., Cameron, N., Holliday, T.W., Harcourt-Smith, W., Ackermann, R.R., Bastir, M., Bogin, B., Bolter, D., Brophy, J., Cofran, Z.D., Congdon, K.A., Deane, A.S., Dembo, M., Drapeau, M., Elliott, M.C., Feuerriegel, E.M., Garcia-Martinez, D., Green, D.J., Gurtov, A., Irish, J.D., Kruger, A., Laird, M.F., Marchi, D., Meyer, M.R., Nalla, S., Negash, E.W., Orr, C.M., Radovic, D., Schroeder, L., Scott, J.E., Throckmorton, Z., Tocheri, M.W., VanSickle, C., Walker, C.S., Wei, P., Zipfel, B., 2015. *Homo naledi*, a new species of the genus *Homo* from the Dinaledi Chamber, South Africa. *eLife* 4, e09560.
- Berger, L.R., Ruiter, D.J. de, Churchill, S.E., Schmid, P., Carlson, K.J., Dirks, P.H.G.M., Kibii, J.M., 2010. *Australopithecus sediba*: A New Species of *Homo*-Like Australopith from South Africa. *Science* 328, 195–204.
- Berillon, G., 1998. Analyse architecturale du pied de *Homo*, *Pan* et *Gorilla* : Application à l'étude des restes isolés d'hominoïdes miocènes et d'hominidés fossiles (Thèse de doctorat). Paris, Muséum national d'Histoire naturelle.
- Bird, M.I., Taylor, D., Hunt, C., 2005. Palaeoenvironments of insular Southeast Asia during the Last Glacial Period: a savanna corridor in Sundaland? *Quaternary Science Reviews* 24, 2228–2242.
- Boëda, E., Gruhn, R., Vialou, A.V., Aschero, C., Vialou, D., Pino, M., Gluchy, M., Pérez, A., Ramos, M.P., 2021. The Chiquihuite Cave, a Real Novelty? Observations about the Still-ignored South American Prehistory. *PaleoAmerica* 7, 1–7.
- Boivin, N., Fuller, D.Q., Dennell, R., Allaby, R., Petraglia, M.D., 2013. Human dispersal across diverse environments of Asia during the Upper Pleistocene. *Quaternary International, The Middle Palaeolithic in the Desert* 300, 32–47.
- Borrani, A., Savorelli, A., Masini, F., Mazza, P.P.A., 2018. The tangled cases of *Deinogalerix* (Late Miocene endemic erinaceid of Gargano) and *Galericini* (Eulipotyphla, Erinaceidae): a cladistic perspective. *Cladistics* 34, 542–561.
- Bradley, B.J., 2008. Reconstructing phylogenies and phenotypes: a molecular view of human evolution. *Journal of Anatomy* 212, 337–353.
- Bramble, D.M., Lieberman, D.E., 2004. Endurance running and the evolution of *Homo*. *Nature* 432, 345–352.
- Bremer, K., 1994. Branch Support and Tree Stability. *Cladistics* 10, 295–304.



- Bromham, L., Cardillo, M., 2007. Primates follow the ‘island rule’: implications for interpreting *Homo floresiensis*. *Biology Letters* 3, 398–400.
- Brown, P., Sutikna, T., Morwood, M.J., Soejono, R.P., Jatmiko, Wayhu Saptomo, E., Awe Due, R., 2004. A new small-bodied hominin from the Late Pleistocene of Flores, Indonesia. *Nature* 431, 1055–1061.
- Brumm, A., Jensen, G.M., van den Bergh, G.D., Morwood, M.J., Kurniawan, I., Aziz, F., Storey, M., 2010. Hominins on Flores, Indonesia, by one million years ago. *Nature* 464, 748–752.
- Brumm, A., van den Bergh, G.D., Storey, M., Kurniawan, I., Alloway, B.V., Setiawan, R., Setiyabudi, E., Grün, R., Moore, M.W., Yurnaldi, D., Puspaningrum, M.R., Wibowo, U.P., Insani, H., Sutisna, I., Westgate, J.A., Pearce, N.J.G., Duval, M., Meijer, H.J.M., Aziz, F., Sutikna, T., Kaars, S. van der, Flude, S., Morwood, M.J., 2016. Age and context of the oldest known hominin fossils from Flores. *Nature* 534, 249–253.
- Brunet, M., Guy, F., Pilbeam, D., Mackaye, H.T., Likius, A., Ahounta, D., Beauvilain, A., Blondel, C., Bocherens, H., Boisserie, J.-R., De Bonis, L., Coppens, Y., Dejax, J., Denys, C., Douring, P., Eisenmann, V., Fanone, G., Fronty, P., Geraads, D., Lehmann, T., Lihoreau, F., Louchart, A., Mahamat, A., Merceron, G., Mouchelin, G., Otero, O., Campomanes, P.P., De Leon, M.P., Rage, J.-C., Sapanet, M., Schuster, M., Sudre, J., Tassy, P., Valentin, X., Vignaud, P., Viriot, L., Zazzo, A., Zollikofer, C., 2002. A new hominid from the Upper Miocene of Chad, Central Africa. *Nature* 418, 145–151.
- Caloi, L., Palombo, M.R., 1995. Functional aspects and ecological implications in Pleistocene endemic cervids of Sardinia, Sicily and Crete. *Geobios* 28, 247–258.
- Caparros, M., Prat, S., 2021. A Phylogenetic Networks perspective on reticulate human evolution. *iScience* 102359.
- Carotenuto, F., Tsikaridze, N., Rook, L., Lordkipanidze, D., Longo, L., Condemi, S., Raia, P., 2016. Venturing out safely: The biogeography of *Homo erectus* dispersal out of Africa. *Journal of Human Evolution* 95, 1–12.
- Cauche, D., Dambricourt Malassé, A., Singh, M., Tudryn, A., Abdessadok, S., Moigne, A.-M., Voinchet, P., Gargani, J., Chapon Sao, C., Karir, B., Pal, S., 2021. Pre-Quaternary hominin settlements in Asia: Archaeology, bio-lithostratigraphy and magnetostratigraphy evidences at Masol, Siwaliks, Northwestern India. *L’Anthropologie, Hommage à Jean Combier, Paléolithique inférieur et moyen* 125, 102846.
- Cavalli-Sforza, L.L., Edwards, A.W.F., 1967. Phylogenetic analysis. Models and estimation procedures. *Am J Hum Genet* 19, 233–257.
- Chen, F., Welker, F., Shen, C.-C., Bailey, S.E., Bergmann, I., Davis, S., Xia, H., Wang, H., Fischer, R., Freidline, S.E., Yu, T.-L., Skinner, M.M., Stelzer, S., Dong, Guangrong, Fu, Q., Dong, Guanghui, Wang, J., Zhang, D., Hublin, J.-J., 2019. A late Middle Pleistocene Denisovan mandible from the Tibetan Plateau. *Nature* 569, 409–412.
- Clarkson, C., Jacobs, Z., Marwick, B., Fullagar, R., Wallis, L., Smith, M., Roberts, R.G., Hayes, E., Lowe, K., Carah, X., Florin, S.A., McNeil, J., Cox, D., Arnold, L.J., Hua, Q., Huntley, J., Brand, H.E.A., Manne, T., Fairbairn, A., Shulmeister, J., Lyle, L., Salinas, M., Page, M., Connell, K., Park, G., Norman, K., Murphy, T., Pardoe, C., 2017. Human occupation of northern Australia by 65,000 years ago. *Nature* 547, 306–310.

- Collard, M., Wood, B., 2000. How reliable are human phylogenetic hypotheses? PNAS 97, 5003–5006.
- Collin, R., Miglietta, M.P., 2008. Reversing opinions on Dollo’s Law. Trends in Ecology & Evolution 23, 602–609.
- Dahlberg, A.A., 1963. Dental evolution and culture. Human Biology 35, 237–249.
- Darlu, P., Tassy, P., D’Haese, C., Zaragüeta i Bagils, R., 2019. La reconstruction phylogénétique. Editions Matériologiques.
- Day, M.H., Leakey, R.E.F., 1974. New evidence of the genus *Homo* from East Rudolf, Kenya (III). American Journal of Physical Anthropology 41, 367–380.
- Dembo, M., Matzke, N.J., Mooers, A.Ø., Collard, M., 2015. Bayesian analysis of a morphological supermatrix sheds light on controversial fossil hominin relationships. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 282, 20150943.
- Dennell, R., Roebroeks, W., 2005. An Asian perspective on early human dispersal from Africa. Nature 438, 1099–1104.
- Dennell, R.W., Louys, J., O’Regan, H.J., Wilkinson, D.M., 2014. The origins and persistence of *Homo floresiensis* on Flores: biogeographical and ecological perspectives. Quaternary Science Reviews, Predators, Prey and Hominins - Celebrating the Scientific Career of Alan Turner (1947-2012) 96, 98–107.
- DeSilva, J., McNutt, E., Benoit, J., Zipfel, B., 2019. One small step: A review of Plio-Pleistocene hominin foot evolution. American Journal of Physical Anthropology 168, 63–140.
- DeSilva, J.M., 2010. Revisiting the “midtarsal break.” American Journal of Physical Anthropology 141, 245–258.
- DeSilva, J.M., McNutt, E., Zipfel, B., Ward, C.V., Kimbel, W.H., 2020. Associated *Australopithecus afarensis* second and third metatarsals (A.L. 333-133) from Hadar, Ethiopia. J Hum Evol 146, 102848.
- DeSilva, J.M., Holt, K.G., Churchill, S.E., Carlson, K.J., Walker, C.S., Zipfel, B., Berger, L.R., 2013. The Lower Limb and Mechanics of Walking in *Australopithecus sediba*. Science 340.
- Détroit, F., Dizon, E., Falguères, C., Hameau, S., Ronquillo, W., Sémah, F., 2004. Upper Pleistocene *Homo sapiens* from the Tabon cave (Palawan, The Philippines): description and dating of new discoveries. Comptes Rendus Palevol 3, 705–712.
- Détroit, F., Mijares, A.S., Corny, J., Daver, G., Zanolli, C., Dizon, E., Robles, E., Grün, R., Piper, P.J., 2019. A new species of *Homo* from the Late Pleistocene of the Philippines. Nature 568, 181–186.
- Diniz-Filho, J.A.F., Jardim, L., Rangel, T.F., Holden, P.B., Edwards, N.R., Hortal, J., Santos, A.M.C., Raia, P., 2019. Quantitative genetics of body size evolution on islands: an individual-based simulation approach. Biology Letters 15, 20190481.
- Diniz-Filho, J.A.F., Raia, P., 2017. Island Rule, quantitative genetics and brain–body size evolution in *Homo floresiensis*. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 284, 20171065.
- Durband, A.C., 2008. The enigma of the Sangiran 4 palate revisited. HOMO 59, 111–122.

- Durvasula, A., Sankararaman, S., 2020. Recovering signals of ghost archaic introgression in African populations. *Science Advances* 6, eaax5097.
- Enard, W., Pääbo, S., 2004. Comparative Primate Genomics. *Annual Review of Genomics and Human Genetics* 5, 351–378.
- Fala, C., 2018. Rapport de stage M1 QPB MNHN : Analyse morphométrique du troisième métatarse humain du Pléistocène supérieur de Callao, Philippines.
- Falguères, C., Bahain, J.-J., Yokoyama, Y., Arsuaga, J.L., Bermudez de Castro, J.M., Carbonell, E., Bischoff, J.L., Dolo, J.-M., 1999. Earliest humans in Europe: the age of TD6 Gran Dolina, Atapuerca, Spain. *Journal of Human Evolution* 37, 343–352.
- Falk, D., Hildebolt, C., Smith, K., Morwood, M.J., Sutikna, T., Brown, P., Jatmiko, Saptomo, E.W., Brunnsden, B., Prior, F., 2005. The Brain of LB1, *Homo floresiensis*. *Science* 308, 242–245.
- Farris, J.S., 1990. Phenetics in Camouflage. *Cladistics* 6, 91–100.
- Farris, J.S., 1989. The Retention Index and the Rescaled Consistency Index. *Cladistics* 5, 417–419.
- Feuerriegel, E.M., Green, D.J., Walker, C.S., Schmid, P., Hawks, J., Berger, L.R., Churchill, S.E., 2017. The upper limb of *Homo naledi*. *Journal of Human Evolution* 104, 155–173.
- Gabounia, L., Lumley, M.-A., Berillon, G., 2000. Morphologie et fonction du troisième métatarsien de Dmanissi, Géorgie orientale. *Early Humans at the Gates of Europe*.
- Gabunia, L., Vekua, A., Lordkipanidze, D., Swisher, C.C., Ferring, R., Justus, A., Nioradze, M., Tvalchrelidze, M., Antón, S.C., Bosinski, G., Jöris, O., Lumley, M.-A., Majsuradze, G., Mouskhelishvili, A., 2000. Earliest Pleistocene Hominid Cranial Remains from Dmanisi, Republic of Georgia: Taxonomy, Geological Setting, and Age. *Science* 288, 1019–1025.
- Garcia-Cruz, J., Sosa, V., 2006. Coding Quantitative Character Data for Phylogenetic Analysis: A Comparison of Five Methods. *Systematic Botany* 31, 302–309.
- Gingerich, P., Simons, E.L., 1977. Systematics, Phylogeny, and Evolution of Early Eocene Adapidae (Mammalia, Primates) in North America. *Contrib Mus Paleontol Univ Mich* 24.
- Giribet, G., 2007. Efficient Tree Searches with Available Algorithms. *Evol Bioinform Online* 3, 117693430700300020.
- Godinot, M., 2005. Hasard et direction en histoire évolutive. *Itp* 61, 497–514.
- Goloboff, P.A., 2014. Extended implied weighting. *Cladistics* 30, 260–272.
- Goloboff, P.A., 1993. Estimating Character Weights During Tree Search. *Cladistics* 9, 83–91.
- Goloboff, P.A., Carpenter, J.M., Arias, J.S., Esquivel, D.R.M., 2008. Weighting against homoplasy improves phylogenetic analysis of morphological data sets. *Cladistics* 24, 758–773.
- Goloboff, P.A., Catalano, S.A., 2016. TNT version 1.5, including a full implementation of phylogenetic morphometrics. *Cladistics* 32, 221–238.
- Goloboff, P.A., Farris, J.S., Källersjö, M., Oxelman, B., Ramírez, M.J., Szumik, C.A., 2003. Improvements to resampling measures of group support. *Cladistics* 19, 324–332.
- Goloboff, P.A., Mattoni, C.I., Quinteros, A.S., 2006. Continuous characters analyzed as such. *Cladistics* 22, 589–601.

- Gómez-Robles, A., Martínón-Torres, M., Bermúdez de Castro, J.M., Prado-Simón, L., Arsuaga, J.L., 2011. A geometric morphometric analysis of hominin upper premolars. Shape variation and morphological integration. *Journal of Human Evolution* 61, 688–702.
- Gómez-Robles, A., Polly, P.D., 2012. Morphological Integration in the Hominin Dentition: Evolutionary, Developmental, and Functional Factors. *Evolution* 66, 1024–1043.
- González-José, R., Escapa, I., Neves, W.A., Cúneo, R., Pucciarelli, H.M., 2008. Cladistic analysis of continuous modularized traits provides phylogenetic signals in *Homo* evolution. *Nature* 453, 775–778.
- Gould, S.J., Lewontin, R. J., 1979. The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 205, 581–598.
- Gousset, P., 2020. Rapport de stage M1 QPB MNHN : Relation entre la taille des dents et la taille du corps chez les hominidés : perspectives évolutives et application à *Homo luzonensis*.
- Green, D.J., Alemseged, Z., 2012. *Australopithecus afarensis* Scapular Ontogeny, Function, and the Role of Climbing in Human Evolution. *Science* 338, 514–517.
- Green, R.E., Krause, J., Briggs, A.W., Maricic, T., Stenzel, U., Kircher, M., Patterson, N., Li, H., Zhai, W., Fritz, M.H.-Y., Hansen, N.F., Durand, E.Y., Malaspina, A.-S., Jensen, J.D., Marques-Bonet, T., Alkan, C., Prüfer, K., Meyer, M., Burbano, H.A., Good, J.M., Schultz, R., Aximu-Petri, A., Butthof, A., Höber, B., Höffner, B., Siegemund, M., Weihmann, A., Nusbaum, C., Lander, E.S., Russ, C., Novod, N., Affourtit, J., Egholm, M., Verna, C., Rudan, P., Brajkovic, D., Kucan, Ž., Gušić, I., Doronichev, V.B., Golovanova, L.V., Lalueza-Fox, C., Rasilla, M. de la, Fortea, J., Rosas, A., Schmitz, R.W., Johnson, P.L.F., Eichler, E.E., Falush, D., Birney, E., Mullikin, J.C., Slatkin, M., Nielsen, R., Kelso, J., Lachmann, M., Reich, D., Pääbo, S., 2010. A Draft Sequence of the Neandertal Genome. *Science* 328, 710–722.
- Haile-Selassie, Y., 2001. Late Miocene hominids from the Middle Awash, Ethiopia. *Nature* 412, 178–181.
- Han, F., Bahain, J.-J., Deng, C., Boëda, É., Hou, Y., Wei, G., Huang, W., Garcia, T., Shao, Q., He, C., Falguères, C., Voinchet, P., Yin, G., 2017. The earliest evidence of hominid settlement in China: Combined electron spin resonance and uranium series (ESR/U-series) dating of mammalian fossil teeth from Longgupo cave. *Quaternary International, Quaternary Biostratigraphy in East Asia: A Multidisciplinary Research Approach on Gigantopithecus Fauna and Human Evolution* 434, 75–83.
- Harcourt-Smith, W.E.H., 2003. Form and function in the hominoid tarsal skeleton. (Doctoral). Doctoral thesis, University of London. University of London.
- Harcourt-Smith, W.E.H., Aiello, L.C., 2004. Fossils, feet and the evolution of human bipedal locomotion. *Journal of Anatomy* 204, 403–416.
- Harcourt-Smith, W.E.H., Throckmorton, Z., Congdon, K.A., Zipfel, B., Deane, A.S., Drapeau, M.S.M., Churchill, S.E., Berger, L.R., DeSilva, J.M., 2015. The foot of *Homo naledi*. *Nature Communications* 6, 8432.
- Hatala, K.G., Roach, N.T., Ostrofsky, K.R., Wunderlich, R.E., Dingwall, H.L., Villmoare, B.A., Green, D.J., Harris, J.W.K., Braun, D.R., Richmond, B.G., 2016. Footprints reveal direct evidence of group behavior and locomotion in *Homo erectus*. *Scientific Reports* 6, 28766.
- Hawks, J., 2004. How much can cladistics tell us about early hominid relationships? *American Journal of Physical Anthropology* 125, 207–219.

- Hennig, W., 1965. Phylogenetic Systematics. *Annual Review of Entomology* 10, 97–116.
- Hooijer, D.A., 1954. Pleistocene vertebrates from Celebes: XI. Molars and a tusked mandible of *Archidiskodon celebensis* Hooijer. *Zoologische Mededelingen* 33, 103–120.
- 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.
- Ihara, Y., Ikeya, K., Nobayashi, A., Kaifu, Y., 2020. A demographic test of accidental versus intentional island colonization by Pleistocene humans. *Journal of Human Evolution* 145, 102839.
- Indriati, E., Antón, S.C., 2008. Earliest Indonesian facial and dental remains from Sangiran, Java: a description of Sangiran 27. *AS* 116, 219–229.
- Ingricco, T., van den Bergh, G.D., Jago-on, C., Bahain, J.-J., Chacón, M.G., Amano, N., Forestier, H., King, C., Manalo, K., Nomade, S., Pereira, A., Reyes, M.C., Sémah, A.-M., Shao, Q., Voinchet, P., Falguères, C., Albers, P.C.H., Lising, M., Lyras, G., Yurnaldi, D., Rochette, P., Bautista, A., de Vos, J., 2018. Earliest known hominin activity in the Philippines by 709 thousand years ago. *Nature* 557, 233–237.
- Irish, J.D., Bailey, S.E., Guatelli-Steinberg, D., Deleuzene, L.K., Berger, L.R., 2018. Ancient teeth, phenetic affinities, and African hominins: Another look at where *Homo naledi* fits in. *Journal of Human Evolution* 122, 108–123.
- Irish, J.D., Guatelli-Steinberg, D., Legge, S.S., Ruiters, D.J. de, Berger, L.R., 2013. Dental Morphology and the Phylogenetic “Place” of *Australopithecus sediba*. *Science* 340.
- Jacob, T., 1973. Palaeoanthropological discoveries in Indonesia with special reference to the finds of the last two decades. *Journal of Human Evolution* 2, 473–485.
- Jacobs, G.S., Hudjashov, G., Saag, L., Kusuma, P., Darusallam, C.C., Lawson, D.J., Mondal, M., Pagani, L., Ricaut, F.-X., Stoneking, M., Metspalu, M., Sudoyo, H., Lansing, J.S., Cox, M.P., 2019. Multiple Deeply Divergent Denisovan Ancestries in Papuans. *Cell* 177, 1010–1021.e32.
- Jungers, W.L., Harcourt-Smith, W.E.H., Wunderlich, R.E., Tocheri, M.W., Larson, S.G., Sutikna, T., Due, R.A., Morwood, M.J., 2009a. The foot of *Homo floresiensis*. *Nature* 459, 81–84.
- Jungers, W.L., Larson, S.G., Harcourt-Smith, W., Morwood, M.J., Sutikna, T., Due Awe, R., Djubiantono, T., 2009b. Descriptions of the lower limb skeleton of *Homo floresiensis*. *Journal of Human Evolution, Paleoanthropological Research at Liang Bua, Flores, Indonesia* 57, 538–554.
- Jungers, W.L., 2013. *Homo Floresiensis*, in: *A Companion to Paleoanthropology*. John Wiley & Sons, Ltd, pp. 582–598.
- Kaifu, Y., 2017. Archaic Hominin Populations in Asia before the Arrival of Modern Humans: Their Phylogeny and Implications for the “Southern Denisovans.” *Current Anthropology* 58, S418–S433.
- Kaifu, Y., Baba, H., Kurniawan, I., Sutikna, T., Saptomo, E.W., Jatmiko, Awe, R.D., Kaneko, T., Aziz, F., Djubiantono, T., 2009. Brief communication: “Pathological” deformation in the skull of LB1, the type specimen of *Homo floresiensis*. *American Journal of Physical Anthropology* 140, 177–185.

- Kaifu, Y., Baba, H., Sutikna, T., Morwood, M.J., Kubo, D., Saptomo, E.W., Jatmiko, Rokhus Due Awe, Djubiantono, T., 2011. Craniofacial morphology of *Homo floresiensis*: Description, taxonomic affinities, and evolutionary implication. *Journal of Human Evolution* 61, 644–682.
- Kaifu, Y., Kono, R.T., Sutikna, T., Saptomo, E.W., Jatmiko, Awe, R.D., 2015a. Unique Dental Morphology of *Homo floresiensis* and Its Evolutionary Implications. *PLoS ONE* 10, e0141614.
- Kaifu, Y., Kono, R.T., Sutikna, T., Saptomo, E.W., Jatmiko, Awe, R.D., Baba, H., 2015b. Descriptions of the dental remains of *Homo floresiensis*. *Anthropological Science* 123, 129–145.
- Kealy, S., Louys, J., O’Connor, S., 2018. Least-cost pathway models indicate northern human dispersal from Sunda to Sahul. *Journal of Human Evolution* 125, 59–70.
- Kinzey, W.G., 1984. The Dentition of the Pygmy Chimpanzee, *Pan paniscus*, in: Susman, R.L. (Ed.), *The Pygmy Chimpanzee: Evolutionary Biology and Behavior*, The Pygmy Chimpanzee. Springer US, Boston, MA, pp. 65–88.
- Kitching, I.J., Forey, P., Humphries, C., Williams, D., 1998. *Cladistics: The Theory and Practice of Parsimony Analysis*. Oxford University Press.
- Kivell, T.L., Deane, A.S., Tocheri, M.W., Orr, C.M., Schmid, P., Hawks, J., Berger, L.R., Churchill, S.E., 2015. The hand of *Homo naledi*. *Nature Communications* 6, 8431.
- Kivell, T.L., Kibii, J.M., Churchill, S.E., Schmid, P., Berger, L.R., 2011. *Australopithecus sediba* Hand Demonstrates Mosaic Evolution of Locomotor and Manipulative Abilities. *Science* 333, 1411–1417.
- Kluge, A.G., Farris, J.S., 1969. Quantitative Phyletics and the Evolution of Anurans. *Systematic Biology* 18, 1–32.
- Koch, N.M., Soto, I.M., Ramírez, M.J., 2015. First phylogenetic analysis of the family Neriidae (Diptera), with a study on the issue of scaling continuous characters. *Cladistics* 31, 142–165.
- Köhler, M., Moyà-Solà, S., 2001. Phalangeal Adaptations in the Fossil Insular Goat *Myotragus*. *Journal of Vertebrate Paleontology* 21, 621–624.
- Larson, S.G., Jungers, W.L., Tocheri, M.W., Orr, C.M., Morwood, M.J., Sutikna, T., Awe, R.D., Djubiantono, T., 2009. Descriptions of the upper limb skeleton of *Homo floresiensis*. *Journal of Human Evolution, Paleoanthropological Research at Liang Bua, Flores, Indonesia* 57, 555–570.
- 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.
- Leakey, M.G., Spoor, F., Brown, F.H., Gathogo, P.N., Kiarie, C., Leakey, L.N., McDougall, I., 2001. New hominin genus from eastern Africa shows diverse middle Pliocene lineages. *Nature* 410, 433–440.
- Lehtonen, S., Sääksjärvi, I.E., Ruokolainen, K., Tuomisto, H., 2011. Who is the closest extant cousin of humans? Total-evidence approach to hominid phylogenetics via simultaneous optimization. *Journal of Biogeography* 38, 805–808.
- Leinders, J., 1983. *Hoplitomerycidae* fam. nov. (Ruminantia, Mammalia) from Neogene fissure fillings in Gargano (Italy) Pt 1, *Scripta Geol.*, 70, 1-68.

- Lomolino, M.V., Sax, D.F., Palombo, M.R., Geer, A.A. van der, 2012. Of mice and mammoths: evaluations of causal explanations for body size evolution in insular mammals. *Journal of Biogeography* 39, 842–854.
- Lordkipanidze, D., Jashashvili, T., Vekua, A., de León, M.S.P., Zollikofer, C.P.E., Rightmire, G.P., Pontzer, H., Ferring, R., Oms, O., Tappen, M., Bukhsianidze, M., Agusti, J., Kahlke, R., Kiladze, G., Martinez-Navarro, B., Mouskhelishvili, A., Nioradze, M., Rook, L., 2007. Postcranial evidence from early *Homo* from Dmanisi, Georgia. *Nature* 449, 305–310.
- Lorenzo, C., Arsuaga, J.L., Carretero, J.M., 1999. Hand and foot remains from the Gran Dolina Early Pleistocene site (Sierra de Atapuerca, Spain). *Journal of Human Evolution* 37, 501–522.
- Lovejoy, C.O., Latimer, B., Suwa, G., Asfaw, B., White, T.D., 2009a. Combining Prehension and Propulsion: The Foot of *Ardipithecus ramidus*. *Science* 326, 72–72e8.
- Lovejoy, C.O., Simpson, S.W., White, T.D., Asfaw, B., Suwa, G., 2009b. Careful Climbing in the Miocene: The Forelimbs of *Ardipithecus ramidus* and Humans Are Primitive. *Science* 326, 70–70e8.
- Martinón-Torres, M., Bermudez de Castro, J.M., Gomez-Robles, A., Arsuaga, J.L., Carbonell, E., Lordkipanidze, D., Manzi, G., Margvelashvili, A., 2007. Dental evidence on the hominin dispersals during the Pleistocene. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104, 13279–13282.
- Martinón-Torres, M., Bermúdez de Castro, J.M., Gómez-Robles, A., Prado-Simón, L., Arsuaga, J.L., 2012. Morphological description and comparison of the dental remains from Atapuerca-Sima de los Huesos site (Spain). *Journal of Human Evolution* 62, 7–58.
- McNutt, E.J., Zipfel, B., DeSilva, J.M., 2018. The evolution of the human foot. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews* 27, 197–217.
- Metcalf, I., Smith, J.M.B., Morwood, M., Davidson, I., 2001. *Faunal and Floral Migration and Evolution in SE Asia-Australasia*. CRC Press.
- Mijares, A.S., Détroit, F., Piper, P., Grün, R., Bellwood, P., Aubert, M., Champion, G., Cuevas, N., De Leon, A., Dizon, E., 2010. New evidence for a 67,000-year-old human presence at Callao Cave, Luzon, Philippines. *Journal of Human Evolution* 59, 123–132.
- Mijares, S.B., 2005. *The Archaeology of Peñablanca Cave Sites, Northern Luzon, Philippines*.
- Mongle, C.S., Strait, D.S., Grine, F.E., 2019. Expanded character sampling underscores phylogenetic stability of *Ardipithecus ramidus* as a basal hominin. *Journal of Human Evolution* 131, 28–39.
- Morwood, M.J., Brown, P., Jatmiko, Sutikna, T., Wahyu Saptomo, E., Westaway, K.E., Awe Due, R., Roberts, R.G., Maeda, T., Wasisto, S., Djubiantono, T., 2005. Further evidence for small-bodied hominins from the Late Pleistocene of Flores, Indonesia. *Nature* 437, 1012–1017.
- Mounier, A., Caparros, M., 2015. Le statut phylogénétique d'*Homo heidelbergensis* – étude cladistique des hominins du Pléistocène moyen. *BMSAP* 27, 110–134.
- Musgrave, J., 1973. The phalanges of Neanderthal and Upper Paleolithic hands. *Human Evolution. Symposia of the Society for the Study of Human Biology* 11, 59–85.
- Nielsen, R., 2009. Adaptionism—30 Years After Gould and Lewontin. *Evolution* 63, 2487–2490.

- Norman, K., Inglis, J., Clarkson, C., Faith, J.T., Shulmeister, J., Harris, D., 2018. An early colonisation pathway into northwest Australia 70-60,000 years ago. *Quaternary Science Reviews* 180, 229–239.
- O’Connell, J.F., Allen, J., 2004. Dating the colonization of Sahul (Pleistocene Australia–New Guinea): a review of recent research. *Journal of Archaeological Science* 31, 835–853.
- O’Connell, J.F., Allen, J., Williams, M.A.J., Williams, A.N., Turney, C.S.M., Spooner, N.A., Kamminga, J., Brown, G., Cooper, A., 2018. When did *Homo sapiens* first reach Southeast Asia and Sahul? *PNAS* 115, 8482–8490.
- Ortiz, A., Bailey, S.E., Hublin, J.-J., Skinner, M.M., 2017. Homology, homoplasy and cusp variability at the enamel–dentine junction of hominoid molars. *Journal of Anatomy* 231, 585–599.
- Ostende, L.W. van den H., 2018. Cladistics and insular evolution, an unfortunate marriage? Another tangle in the *Deinogalerix* analysis of Borrani et al. (2017). *Cladistics* 34, 708–713.
- Pablos, A., Gómez-Olivencia, A., Maureille, B., Holliday, T.W., Madelaine, S., Trinkaus, E., Couture-Veschambre, C., 2019. Neanderthal foot remains from Regourdou 1 (Montignac-sur-Vézère, Dordogne, France). *Journal of Human Evolution* 128, 17–44.
- Perry, G.H., Dominy, N.J., 2009. Evolution of the human pygmy phenotype. *Trends in Ecology & Evolution* 24, 218–225.
- Pinhasi, R., Fernandes, D., Sirak, K., Novak, M., Connell, S., Alpaslan-Roodenberg, S., Gerritsen, F., Moiseyev, V., Gromov, A., Raczky, P., Anders, A., Pietrusewsky, M., Rollefson, G., Jovanovic, M., Trinhhoang, H., Bar-Oz, G., Oxenham, M., Matsumura, H., Hofreiter, M., 2015. Optimal Ancient DNA Yields from the Inner Ear Part of the Human Petrous Bone. *PLoS ONE* 10, e0129102.
- Ponce de León, M.S., Zollikofer, C.P.E., 2001. Neanderthal cranial ontogeny and its implications for late hominid diversity. *Nature* 412, 534–538.
- Prabhat, A.M., Miller, C.K., Prang, T.C., Spear, J., Williams, S.A., DeSilva, J.M., 2021. Homoplasy in the evolution of modern human-like joint proportions in *Australopithecus afarensis*. *eLife* 10, e65897.
- Prat, S., 2018. First hominin settlements out of Africa. Tempo and dispersal mode: Review and perspectives. *Comptes Rendus Palevol, Hominins and tools. Expansion from Africa towards Eurasia / Homininés et outils. Expansions depuis l’Afrique vers l’Eurasie* 17, 6–16.
- Prüfer, K., Racimo, F., Patterson, N., Jay, F., Sankararaman, S., Sawyer, S., Heinze, A., Renaud, G., Sudmant, P.H., de Filippo, C., Li, H., Mallick, S., Dannemann, M., Fu, Q., Kircher, M., Kuhlwilm, M., Lachmann, M., Meyer, M., Ongyerth, M., Siebauer, M., Theunert, C., Tandon, A., Moorjani, P., Pickrell, J., Mullikin, J.C., Vohr, S.H., Green, R.E., Hellmann, I., Johnson, P.L.F., Blanche, H., Cann, H., Kitzman, J.O., Shendure, J., Eichler, E.E., Lein, E.S., Bakken, T.E., Golovanova, L.V., Doronichev, V.B., Shunkov, M.V., Derevianko, A.P., Viola, B., Slatkin, M., Reich, D., Kelso, J., Pääbo, S., 2014. The complete genome sequence of a Neanderthal from the Altai Mountains. *Nature* 505, 43–49.
- Raichlen, D.A., Gordon, A.D., Harcourt-Smith, W.E.H., Foster, A.D., Jr, W.R.H., 2010. Laetoli Footprints Preserve Earliest Direct Evidence of Human-Like Bipedal Biomechanics. *PLoS ONE* 5, e9769.



- Rathmann, H., Reyes-Centeno, H., 2020. Testing the utility of dental morphological trait combinations for inferring human neutral genetic variation. *PNAS* 117, 10769–10777.
- Rathmann, H., Reyes-Centeno, H., Ghirotto, S., Creanza, N., Hanihara, T., Harvati, K., 2017. Reconstructing human population history from dental phenotypes. *Scientific Reports* 7, 12495.
- Reich, D., Green, R.E., Kircher, M., Krause, J., Patterson, N., Durand, E.Y., Viola, B., Briggs, A.W., Stenzel, U., Johnson, P.L.F., Maricic, T., Good, J.M., Marques-Bonet, T., Alkan, C., Fu, Q., Mallick, S., Li, H., Meyer, M., Eichler, E.E., Stoneking, M., Richards, M., Talamo, S., Shunkov, M.V., Derevianko, A.P., Hublin, J.-J., Kelso, J., Slatkin, M., Pääbo, S., 2010. Genetic history of an archaic hominin group from Denisova Cave in Siberia. *Nature* 468, 1053–1060.
- Rein, T.R., Harrison, T., Carlson, K.J., Harvati, K., 2017. Adaptation to suspensory locomotion in *Australopithecus sediba*. *Journal of Human Evolution* 104, 1–12.
- Richmond, B.G., 2007. Biomechanics of phalangeal curvature. *Journal of Human Evolution* 53, 678–690.
- Ricklan, D.E., 1987. Functional anatomy of the hand of *Australopithecus africanus*. *Journal of Human Evolution* 16, 643–664.
- Robles, E., 2021. Sea Levels and the Archaeology of Mindor and Palawan - Implications for Island Southeast Asia (Thèse de doctorat).
- Rohland, N., Hofreiter, M., 2007. Comparison and optimization of ancient DNA extraction. *BioTechniques* 42, 343–352.
- Ruxton, G.D., Wilkinson, D.M., 2012. Population trajectories for accidental versus planned colonisation of islands. *Journal of Human Evolution* 63, 507–511.
- Sankararaman, S., Mallick, S., Dannemann, M., Prüfer, K., Kelso, J., Pääbo, S., Patterson, N., Reich, D., 2014. The genomic landscape of Neanderthal ancestry in present-day humans. *Nature* 507, 354–357.
- Sankararaman, S., Mallick, S., Patterson, N., Reich, D., 2016. The Combined Landscape of Denisovan and Neanderthal Ancestry in Present-Day Humans. *Current Biology* 26, 1241–1247.
- Sawyer, S., Renaud, G., Viola, B., Hublin, J.-J., Gansauge, M.-T., Shunkov, M.V., Derevianko, A.P., Prüfer, K., Kelso, J., Pääbo, S., 2015. Nuclear and mitochondrial DNA sequences from two Denisovan individuals. *PNAS* 112, 15696–15700.
- Scardia, G., Parenti, F., Miggins, D.P., Gerdes, A., Araujo, A.G.M., Neves, W.A., 2019. Chronologic constraints on hominin dispersal outside Africa since 2.48 Ma from the Zarqa Valley, Jordan. *Quaternary Science Reviews* 219, 1–19.
- Schwartz, J.H., Grehan, J., 2009. Reply to “Humans as second orangutans: sense or nonsense?” *BioEssays* 31, 1263–1266.
- Scott, G.R., Irish, J.D., 2017. *Human Tooth Crown and Root Morphology*. Cambridge University Press.
- Scroxton, N., Gagan, M.K., Ayliffe, L.K., Hantoro, W.S., Hellstrom, J.C., Cheng, H., Edwards, R.L., Zhao, J.X., Suwargadi, B.W., Scott-Gagan, H., Cowley, J.A., Rifai, H., 2015. The

- Flores speleothem carbon isotope record: vegetation, volcanism and the demise of *Homo floresiensis*. AGU Fall Meeting Abstracts 31, PP31A-2203.
- Senut, B., 2010. Upper Miocene hominoid distribution and the origin of hominids revisited. *Historical Biology* 22, 260–267.
- Senut, B., Pickford, M., Gommery, D., Mein, P., Cheboi, K., Coppens, Y., 2001. First hominid from the Miocene (Lukeino Formation, Kenya). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences - Series IIA - Earth and Planetary Science* 332, 137–144.
- Shen, C., Keates, S., 2003. Current Research in Chinese Pleistocene Archaeology.
- Shipton, C., O'Connor, S., Kealy, S., 2021. The biogeographic threshold of Wallacea in human evolution. *Quaternary International* 574, 1–12.
- Simpson, S.W., Levin, N.E., Quade, J., Rogers, M.J., Semaw, S., 2019. *Ardipithecus ramidus* postcrania from the Gona Project area, Afar Regional State, Ethiopia. *Journal of Human Evolution* 129, 1–45.
- Singh, I., 1960. Variations in the metatarsal bones. *J Anat* 94, 345–350.
- Smith, T.M., Houssaye, A., Kullmer, O., Cabec, A.L., Olejniczak, A.J., Schrenk, F., Vos, J. de, Tafforeau, P., 2018. Disentangling isolated dental remains of Asian Pleistocene hominins and pongines. *PLoS ONE* 13, e0204737.
- Sondaar, P.Y., 1994. Paleocology and evolutionary patterns in horses and Island mammals. *Historical Biology* 8, 1–13.
- Sondaar, P.Y., 1991. Island mammals of the past. *Science Progress (1933- )* 75, 249–264.
- Sondaar, P.Y., Van den Bergh, G.D., Mubroto, B., Aziz, F., De Vos, H., Batu, U.L., 1994. Middle Pleistocene faunal turnover and colonization of Flores (Indonesia) by *Homo erectus*. *C. r. Acad. sci., Sér. 2, Sci. terre planet* 319, 1255–1262.
- Spoor, F., Wood, B., Zonneveld, F., 1994. Implications of early hominid labyrinthine morphology for evolution of human bipedal locomotion. *Nature* 369, 645–648.
- Strait, D., Grine, F., Fleagle, J., 2015. Analyzing Hominin Hominin Phylogeny: Cladistic Approach. pp. 1989–2014.
- Strait, D.S., Grine, F.E., 2004. Inferring hominoid and early hominid phylogeny using craniodental characters: the role of fossil taxa. *Journal of Human Evolution* 47, 399–452.
- Stringer, C.B., Humphrey, L.T., Compton, T., 1997. Cladistic analysis of dental traits in recent humans using a fossil outgroup. *Journal of Human Evolution* 32, 389–402.
- Susman, R.L., Jack T. Stern, J., Jungers, W.L., 1984. Arboreality and Bipedality in the Hadar Hominids. *FPR* 43, 113–156.
- Sutikna, T., Tocheri, M.W., Morwood, M.J., Saptomo, E.W., Jatmiko, Awe, R.D., Wasisto, S., Westaway, K.E., Aubert, M., Li, B., Zhao, J., Storey, M., Alloway, B.V., Morley, M.W., Meijer, H.J.M., van den Bergh, G.D., Grün, R., Dosseto, A., Brumm, A., Jungers, W.L., Roberts, R.G., 2016. Revised stratigraphy and chronology for *Homo floresiensis* at Liang Bua in Indonesia. *Nature* 532, 366–369.
- Szalay, F.S., 1981. Functional Analysis and the Practice of the Phylogenetic Method as Reflected by Some Mammalian Studies1. *American Zoologist* 21, 37–45.

- Tattersall, I., Eldredge, N., 1977. Fact, theory, and fantasy in human paleontology. *Am Sci* 65, 204–211.
- Teixeira, J.C., Cooper, A., 2019. Using hominin introgression to trace modern human dispersals. *PNAS* 116, 15327–15332.
- Teixeira, J.C., Jacobs, G.S., Stringer, C., Tuke, J., Hudjashov, G., Purnomo, G.A., Sudoyo, H., Cox, M.P., Tobler, R., Turney, C.S.M., Cooper, A., Helgen, K.M., 2021. Widespread Denisovan ancestry in Island Southeast Asia but no evidence of substantial super-archaic hominin admixture. *Nature Ecology & Evolution* 1–9.
- Telnov, D., 2015. Biodiversity, biogeography and nature conservation in Wallacea and New Guinea: Volume 2. The Entomological Society of Latvia.
- Terrell, 2004. *Voyages of Discovery: The Archaeology of Islands*. Greenwood Publishing Group.
- Thiele, K., 1993. The Holy Grail of the Perfect Character: the Cladistic Treatment of Morphometric Data. *Cladistics* 9, 275–304.
- Thomas, J.A., Welch, J.J., Lanfear, R., Bromham, L., 2010. A Generation Time Effect on the Rate of Molecular Evolution in Invertebrates. *Molecular Biology and Evolution* 27, 1173–1180.
- Tillier, A.-M., 1983. Le crâne d'enfant d'Engis2, un exemple de distribution des caractères juvéniles, primitifs et Néanderthaliens 25.
- Tocheri, M.W., 2019. Previously unknown human species found in Asia raises questions about early hominin dispersals from Africa. *Nature* 568, 176–178.
- Townsend, G., Yamada, H., Smith, P., 1986. The Metaconule in Australian Aboriginals: An Accessory Tubercle on Maxillary Molar Teeth. *Human Biology* 58, 851–862.
- Trinkaus, E., 1990. Cladistics and the hominid fossil record. *American Journal of Physical Anthropology* 83, 1–11.
- Trinkaus, E., Patel, B.A., 2016. An Early Pleistocene human pedal phalanx from Swartkrans, SKX 16699, and the antiquity of the human lateral forefoot. *Comptes Rendus Palevol* 15, 978–987.
- Turner II, C.G., Scott, G.R., Townsend, G.C., Martínón-Torres, M. (Eds.), 2018, in: *The Anthropology of Modern Human Teeth: Dental Morphology and Its Variation in Recent and Fossil Homo Sapiens*, Cambridge Studies in Biological and Evolutionary Anthropology. Cambridge University Press, Cambridge, pp. vi–vi.
- van den Bergh, G.D., Kaifu, Y., Kurniawan, I., Kono, R.T., Brumm, A., Setiyabudi, E., Aziz, F., Morwood, M.J., 2016a. *Homo floresiensis*-like fossils from the early Middle Pleistocene of Flores. *Nature* 534, 245–248.
- van den Bergh, G.D., Li, B., Brumm, A., Grün, R., Yurnaldi, D., Moore, M.W., Kurniawan, I., Setiawan, R., Aziz, F., Roberts, R.G., Suyono, Storey, M., Setiabudi, E., Morwood, M.J., 2016b. Earliest hominin occupation of Sulawesi, Indonesia. *Nature* 529, 208–211.
- Van der Geer, A.A.E., 2005. Island ruminants and parallel evolution of functional structure, in: Crégut E. (ed.), *Les ongulés holarctiques*.
- Van der Geer, A., Lyras, G., Vos, J. de, Dermitzakis, M., 2011. *Evolution of Island Mammals: Adaptation and Extinction of Placental Mammals on Islands*. John Wiley & Sons.

- Van Heteren, A.H., 2012. The hominins of Flores: Insular adaptations of the lower body. *Comptes Rendus Palevol*, Mainland and insular Asia: Current debates about first settlements L'Asie continentale et insulaire : quelques points d'actualité sur les premiers peuplements 11, 169–179.
- Van Heteren, A.H., 2008. *Homo floresiensis* as an Island form. *JVP* 5, 01–12.
- Van Valen, L., 1973. A new evolutionary law. *Evol Theory* 1, 1–30.
- Veatch, E.G., Tocheri, M.W., Sutikna, T., McGrath, K., Wahyu Saptomo, E., Jatmiko, Helgen, K.M., 2019. Temporal shifts in the distribution of murine rodent body size classes at Liang Bua (Flores, Indonesia) reveal new insights into the paleoecology of *Homo floresiensis* and associated fauna. *Journal of Human Evolution* 130, 45–60.
- Venkataraman, V.V., Yegian, A.K., Wallace, I.J., Holowka, N.B., Tacey, I., Gurven, M., Kraft, T.S., 2018. Locomotor constraints favour the evolution of the human pygmy phenotype in tropical rainforests. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 285, 20181492.
- Wagner, G.A., Krbetschek, M., Degering, D., Bahain, J.-J., Shao, Q., Falguères, C., Voinchet, P., Dolo, J.-M., Garcia, T., Rightmire, G.P., 2010. Radiometric dating of the type-site for *Homo heidelbergensis* at Mauer, Germany. *PNAS* 107, 19726–19730.
- Walker, A., Leakey, R., Leakey, R.E., 1993. The Nariokotome *Homo Erectus* Skeleton. Harvard University Press.
- Ward, C.V., 2002. Interpreting the posture and locomotion of *Australopithecus afarensis*: Where do we stand? *American Journal of Physical Anthropology* 119, 185–215.
- Ward, C.V., Kimbel, W.H., Harmon, E.H., Johanson, D.C., 2012. New postcranial fossils of *Australopithecus afarensis* from Hadar, Ethiopia (1990–2007). *Journal of Human Evolution* 63, 1–51.
- Westaway, K.E., Roberts, R.G., Sutikna, T., Morwood, M.J., Drysdale, R., Zhao, J. -x., Chivas, A.R., 2009. The evolving landscape and climate of western Flores: an environmental context for the archaeological site of Liang Bua. *Journal of Human Evolution, Paleoanthropological Research at Liang Bua, Flores, Indonesia* 57, 450–464.
- White, T.D., Asfaw, B., Beyene, Y., Haile-Selassie, Y., Lovejoy, C.O., Suwa, G., WoldeGabriel, G., 2009. *Ardipithecus ramidus* and the Paleobiology of Early Hominids. *Science* 326, 64–86.
- White, T.D., Suwa, G., Asfaw, B., 1994. *Australopithecus ramidus*, a new species of early hominid from Aramis, Ethiopia. *Nature* 371, 306–312.
- Wiens, J.J., 2003. Incomplete taxa, incomplete characters, and phylogenetic accuracy: is there a missing data problem? *Journal of Vertebrate Paleontology* 23, 297–310.
- Wiens, J.J., 2001. Character Analysis in Morphological Phylogenetics: Problems and Solutions. *Systematic Biology* 50, 689–699.
- Wiens, J.J., 1998. Does Adding Characters with Missing Data Increase or Decrease Phylogenetic Accuracy? *Systematic Biology* 47, 625–640.
- Wood, B., 1992. Early hominid species and speciation. *Journal of Human Evolution* 22, 351–365.
- Wood, B., Collard, M., 1999. The changing face of genus *Homo*. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews* 8, 195–207.

- Wood, B., Lonergan, N., 2008. The hominin fossil record: taxa, grades and clades. *Journal of Anatomy* 212, 354–376.
- Xing, S., Martínón-Torres, M., Bermúdez de Castro, J.M., 2018. The fossil teeth of the Peking Man. *Sci Rep* 8, 2066.
- Xing, S., Martínón-Torres, M., Castro, J.M.B. de, Wu, X., Liu, W., 2015. Hominin teeth from the early Late Pleistocene site of Xujiayao, Northern China. *American Journal of Physical Anthropology* 156, 224–240.
- Xing, S., Martínón-Torres, M., Castro, J.M.B. de, Zhang, Y., Fan, X., Zheng, L., Huang, W., Liu, W., 2014. Middle Pleistocene Hominin Teeth from Longtan Cave, Hexian, China. *PLoS ONE* 9, e114265.
- Xing, S., Martínón-Torres, M., Deng, C., Shao, Q., Wang, Y., Luo, Y., Zhou, X., Pan, L., Ge, J., Bermúdez de Castro, J.M., Liu, W., 2021. Early Pleistocene hominin teeth from Meipu, southern China. *Journal of Human Evolution* 151, 102924.
- Xing, S., Sun, C., Martínón-Torres, M., Bermúdez de Castro, J.M., Han, F., Zhang, Y., Liu, W., 2016. Hominin teeth from the Middle Pleistocene site of Yiyuan, Eastern China. *Journal of Human Evolution* 95, 33–54.
- Zaim, Y., Ciochon, R.L., Polanski, J.M., Grine, F.E., Bettis, E.A., Rizal, Y., Franciscus, R.G., Larick, R.R., Heizler, M., Aswan, Eaves, K.L., Marsh, H.E., 2011. New 1.5 million-year-old *Homo erectus* maxilla from Sangiran (Central Java, Indonesia). *Journal of Human Evolution* 61, 363–376.
- Zanolli, C., 2013. Additional Evidence for Morpho-Dimensional Tooth Crown Variation in a New Indonesian *H. erectus* Sample from the Sangiran Dome (Central Java). *PLoS ONE* 8, e67233.
- Zeitoun, V., 2000. Révision de l'espèce *Homo erectus* (Dubois, 1893). Utilisation des données morphologiques et métriques en cladistique, reconsidération du cas *Homo erectus*. *Bulletins et mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris* 1–200.
- Zeitoun, V., Barriel, V., Widiyanto, H., 2016. Phylogenetic analysis of the calvaria of *Homo floresiensis*. *Comptes Rendus Palevol* 15, 555–568.
- Zeitoun, V., Détroit, F., Grimaud-Hervé, D., Widiyanto, H., 2010. Solo man in question: Convergent views to split Indonesian *Homo erectus* in two categories. *Quaternary International, Oldest Human Expansions in Eurasia: Favouring and Limiting Factors* 223–224, 281–292.
- Zipfel, B., Richmond, B.G., Ward, C.V., 2020. *Hominin Postcranial Remains from Sterkfontein, South Africa, 1936-1995*. Oxford University Press.

## Table des figures

Figure 1 : Carte non-exhaustive des plus anciens sites d'occupation humaine en Eurasie continentale et en Asie du Sud-Est insulaire.....	4
Figure 2 : Schémas et photos de spécimens et de scans 3D de 3ème métatarsiens d'hominidés en vue médiale ou latérale.....	5
Figure 3 : Photos de spécimens et de scans 3D de phalanges proximales de pied d'hominidés en vue plantaire.....	6
Figure 4 : Photos de spécimens et de scans 3D de phalanges intermédiaires de pied d'hominidés en vue médiale ou latérale.....	6
Figure 5 : Photos de spécimens et de scans 3D de phalanges distales de main d'hominines en vue médiale ou latérale.....	7
Figure 6 : Photos de spécimens et de scans 3D de phalanges intermédiaires de main d'hominines en vue médiale ou latérale.....	7
Figure 7 : Photos de spécimens et de scans 3D de prémolaires et molaires d'hominidés en vue occlusale.....	8
Figure 8 : Schéma du codage des caractères ASUDAS dans notre matrice taxons-caractères	18
Figure 9 : Régression linéaire pour deux variables quantitatives de la phalange distale de main : Taille relative de la pulpe en fonction de la robustesse.....	23
Figure 10 : Schéma illustrant les 3 traitements différents des caractères ASUDAS.....	26
Figure 11 : Schéma illustrant le poids donné à chaque caractère en fonction du nombre d'état qu'il comporte, et de son éventuel redondance avec d'autres caractères (cas des caractères ASUDAS).....	27
Figure 12 : Courbe de la distorsion d'un caractère en fonction de son homoplasie dans un arbre donné pour différentes valeurs de la constante de concavité K.....	29
Figure 13 : Diagramme en bâton des pourcentages de caractères codés dans la matrice par taxon.....	33
Figure 14 : Diagramme en bâton des pourcentages d'arbres obtenus selon la position d' <i>H. luzonensis</i> avec ou sans pondération implicite.....	34
Figure 15 : Histogramme des pourcentages des différentes topologies d'arbres en fonction de la valeur de la constante K de la pondération implicite.....	35
Figure 16 : Différences de fréquences après rééchantillonnage symétrique pour la matrice SGO traitée avec pondération implicite (K = 20).....	36
Figure 17 : Diagramme en bâton du nombre d'arbres montrant l'effet de l'ajout des 40 premiers caractères de la matrice de Dembo et al. (2015) sur diverses positions inattendues pour certains taxons et sur le groupement d' <i>H. luzonensis</i> avec un australopithèque.....	37
Figure 18 : Indices de Bremer pour la matrice SDO traitée avec pondération implicite (K = 1).....	37
Figure 19 : Diagramme en bâton des pourcentages d'arbres en fonction de la position d' <i>H. luzonensis</i> avec des caractères ASUDAS traités de façon discrète ou continue.....	38
Figure 20 : Indices de Bremer pour la matrice LDO traités sans pondération implicite. Calcul effectué sur l'arbre le plus parcimonieux et les 24 plus courts suivants.....	39
Figure 21 : Différences de fréquence après rééchantillonnage symétrique pour la matrice LDO traitée avec pondération implicite (K = 1).....	39

Figure 22 : Boîte à moustache des valeurs d'indices de rétention en fonction de la position d' <i>H. luzonensis</i> dans les arbres obtenus.....	40
Figure 23 : Consensus à la majorité des arbres obtenus avec la matrice SDN traitée avec pondération implicite (K = 3).....	41
Figure 24 : Répartition des états de caractère de la courbure du bord dorsal en vue médiale de la phalange proximale de pied sur un arbre obtenu avec pondération implicite où <i>H. luzonensis</i> se retrouve en position basale du genre <i>Homo</i> .....	48
Figure 25 : Répartition des états de caractère de la courbure de la face dorsale en vue médiale du 3 <sup>ème</sup> métatarsien sur un arbre obtenu avec pondération implicite où <i>H. luzonensis</i> se retrouve en position basale du genre <i>Homo</i> .....	48
Figure 26 : Arbre résumant les synapomorphies et indices de robustesse de la 3 <sup>ème</sup> hypothèse .....	49
Figure 27 : Carte de la présence humaine en Asie du Sud-Est insulaire au Pléistocène supérieur .....	58

## Table des tableaux

Tableau 1 : Taxons utilisés pour l'analyse phylogénétique et restes anatomiques étudiés pour ces taxons .....	15
Tableau 2 : Caractères et états de caractères définis pour la matrice taxons-caractères. Y figurent également le nombre de taxons codés par caractère, la présence ou non d'un traitement ordonné du caractère, la pondération des caractères (caractères ASUDAS traités comme continus / discrétisés) et les références utilisées, que ce soit pour la définition du caractère, pour la définition des états ou pour l'attribution d'un état à un taxon. ....	19
Tableau 3 : Résultats des tests de corrélation entre divers caractères potentiellement corrélés entre eux. ....	24
Tableau 4 : Valeurs moyennes des différences de fréquences et d'indice de rétention selon les taxons présents dans la matrice, le traitement des caractères ASUDAS et l'ajout des 40 caractères supplémentaires de la matrice de Dembo et al. (2015) .....	33

## Abstract

*Homo luzonensis* is a species that lived 50 to 67 ka BP in northern Philippines, East of the Wallace line. Likely to have been isolated on an island for hundreds of thousands of years, they show both archaic features (*i.e.*, occurring in the Australopithecines) and derived characters (*i.e.*, occurring in the upper Pleistocene *Homo* species). Their archaic features could result either from a close phylogenetic relationship with the Australopithecines or the early members of the genus *Homo*. It may also result from the effects of insular evolution that favored reversals (*i.e.*, return to primitive characters), correlated with a close relationship with a more derived species as the Asian *Homo erectus*. To test these two hypotheses, we carry out a cladistic analysis based on the dental and postcranial remains of adult *H. luzonensis*. The various trees obtained indicate that both hypotheses are possible. The phylogenetic hypotheses where *H. luzonensis* is derived from *H. erectus* are supported by higher retention index and average group support after symmetric resampling. However, those where *H. luzonensis* is basal to the whole *Homo* genus are obtained using implied weighting, a method whose relevance is discussed when island taxa are analyzed. Moreover, *H. luzonensis* probably had reduced body dimensions and adaptations of his locomotor repertoire also observed in other insular mammals. Besides, the tropical forest environment present on Luzon Island seems to have favored the development of these features. Combining our results with the state of the art concerning insular evolution and the environmental context of *H. luzonensis*, we conclude that *H. luzonensis* most probably results from an insular evolution with an Asian *H. erectus* ancestor.



## Résumé

*Homo luzonensis* est une espèce ayant vécu il y a 50 à 67 ka BP dans le Nord des Philippines, à l'Est de la ligne de Wallace. Potentiellement isolée sur l'île pendant plusieurs centaines de milliers d'années, elle présente à la fois des caractères archaïques (*i.e.* présents chez les australopithèques) et dérivés (*i.e.* présents chez les représentants du genre *Homo* du Pléistocène supérieur). Ses caractères archaïques peuvent résulter soit d'une proche parenté avec des australopithèques ou des premiers représentants du genre *Homo*, soit d'une évolution dans un contexte insulaire, qui favorise les réversions (*i.e.* retour à des états de caractère primitifs), à partir d'un ancêtre *Homo erectus* asiatique. Pour tenter de trancher entre ces deux hypothèses, nous menons une étude cladistique à partir des restes dentaires et postcrâniens d'*H. luzonensis* adultes. Les divers arbres obtenus indiquent que les deux hypothèses sont plausibles. Les arbres où *H. luzonensis* est dérivé d'*H. erectus* sont soutenus par des indices de rétention et des moyennes de différences de fréquence après rééchantillonnage symétrique plus élevés. En revanche, ceux qui donnent à *H. luzonensis* une position basale au genre *Homo* sont obtenus par l'utilisation de la pondération implicite, une méthode dont nous discutons la pertinence dans le cas de la présence de taxons insulaires dans les analyses phylogénétiques. En outre, *H. luzonensis* montre des dimensions corporelles probablement réduites et des adaptations du système locomoteur observées chez d'autres mammifères insulaires. Par ailleurs, l'environnement de forêt tropicale présent sur l'île de Luçon pourrait également avoir favorisé le développement de ces caractéristiques. Grâce au croisement de nos résultats avec l'état des connaissances actuelles sur l'évolution insulaire et sur le contexte environnemental, nous concluons qu'*H. luzonensis* est probablement le résultat d'une évolution insulaire à partir d'un ancêtre *H. erectus* asiatique.