



## Bulletins et mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris

19 (3-4) | 2007  
2007(3-4)

---

# Nouvelles données sur les caractéristiques morphologiques immatures du crâne chez les *Homo erectus* asiatiques

*New data on the juvenile morphological characteristics of the skull in Asian  
Homo erectus*

A. Balzeau

---



### Édition électronique

URL : <http://journals.openedition.org/bmsap/4893>  
ISSN : 1777-5469

### Éditeur

Société d'Anthropologie de Paris

### Édition imprimée

Date de publication : 1 décembre 2007  
Pagination : 169-185  
ISSN : 0037-8984

### Référence électronique

A. Balzeau, « Nouvelles données sur les caractéristiques morphologiques immatures du crâne chez les *Homo erectus* asiatiques », *Bulletins et mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris* [En ligne], 19 (3-4) | 2007, mis en ligne le 24 janvier 2011, consulté le 04 mai 2019. URL : <http://journals.openedition.org/bmsap/4893>

---

## NOUVELLES DONNÉES SUR LES CARACTÉRISTIQUES MORPHOLOGIQUES IMMATURES DU CRÂNE CHEZ LES *HOMO ERECTUS* ASIATIQUES

### NEW DATA ON THE JUVENILE MORPHOLOGICAL CHARACTERISTICS OF THE SKULL IN ASIAN *HOMO ERECTUS*

Antoine BALZEAU<sup>1</sup>

#### RÉSUMÉ

L'identification des spécimens immatures au sein de l'enregistrement fossile est primordial, aussi bien dans la perspective de déterminer la variabilité adulte des différents taxons, que pour aborder leurs caractéristiques ontogénétiques et phylogénétiques. En ce qui concerne les fossiles asiatiques attribués à *Homo erectus*, seulement quelques restes crâniens d'individus immatures ont été mis au jour et ces spécimens se distribuent sur une très grande période chronologique. Dans ce contexte, l'objectif de cette étude est, d'une part, de tester la validité des caractères généralement employés pour estimer le stade de développement de ces fossiles ; d'autre part, d'apporter des nouvelles données à notre connaissance des caractéristiques morphologiques immatures du squelette céphalique pour l'espèce *Homo erectus*. L'utilisation des standards de croissance définis chez l'Homme moderne n'apparaît pas appropriée pour étudier la croissance chez *Homo erectus* et les critères fréquemment utilisés pour discuter du stade de développement chez cette espèce fossile s'avèrent peu significatifs. En effet, les composantes osseuses internes se dissocient précocement et l'épaisseur crânienne peut atteindre la variabilité adulte à un stade de développement immature chez les fossiles asiatiques. Par ailleurs, les variations de forme et de conformation de l'endocrâne entre les spécimens non adultes et adultes chez *Homo erectus* suivraient une trajectoire différente de celle qui s'observe au cours de la croissance et du développement chez les Hommes modernes.

*Mots-clés* : *Homo erectus*, Indonésie, caractéristiques immatures, croissance, développement.

#### ABSTRACT

*It is critical to be able to recognize the juvenile specimens within the fossil record in order to determine the adult variability of the different taxa and to approach their ontogenetic and phylogenetic characteristics. Nevertheless, with regard to the Asian fossils assigned to Homo erectus, few cranial remains of juvenile individuals have been unearthed. Furthermore, these individuals are spread over a large chronological duration. Our purpose is to test the validity of the features generally used to estimate the developmental age of these fossils and to convey new information about the juvenile features of the cephalic skeleton in the species Homo erectus. Our results illustrate that growth standards defined for modern humans are not suitable to study the growth and development in Homo erectus. Moreover, the criteria frequently used to determine the development stage in Homo erectus would be barely meaningful. We show that the internal components of the cranial vault*

---

1. UMR 5198, USM 204, Équipe de Paléontologie Humaine, Département de Préhistoire du Muséum national d'histoire naturelle, Musée de l'Homme, 17 Place du Trocadéro, 75016 Paris, France, email : abalzeau@mnhn.f

would differentiate at an early developmental age, as shown by the Mojokerto child. Similarly, cranial vault thickness would come within the adult range of variation early during growth, as shown for the frontal squama by Ngandong 2. The thickness of the frontal superstructures and of the occipital torus would increase later, but before the adult stage. This modification concerns all the internal components of the bone and principally the diploic layer. Moreover, our results suggest that the growth and development of the *Homo erectus* brain were different from those of modern humans. The transition from the endocranial shape of Mojokerto to the adult morphology for *Homo erectus* corresponds to a relative development of the frontal lobes, associated with an antero-posterior extension of the cerebral structures. Finally, the globularity of the brain and of the skull would persist late during the ontogenetic history in *Homo erectus*. The disappearance of these features would be due to an antero-posterior relative elongation of the endocranium and of the cranial vault, as well as anterior enlargement of the frontal superstructures and posterior enlargement of the occipital superstructures.

Keywords: *Homo erectus*, Indonesia, immature characteristics, growth, development.

## INTRODUCTION

Il est nécessaire de pouvoir reconnaître les spécimens immatures parmi le matériel disponible pour une espèce fossile, à la fois pour apprécier ses caractéristiques ontogénétiques, mais aussi afin de déterminer sa variabilité adulte et traiter de son statut phylogénétique. De nombreux travaux ont ainsi eu pour objectif de reconnaître les individus immatures chez les représentants asiatiques d'*Homo erectus* et de discuter des caractéristiques de la croissance chez cette espèce fossile (e.g. Black 1931 ; Dubois 1936 ; Von Koenigswald 1940 ; Weidenreich 1943, 1951 ; Jacob 1967 ; Riscutia 1975 ; Santa Luca 1980 ; Begun, Walker 1993 ; Smith 1993 ; Antón, Franzen 1997 ; Antón 1997, 1999, 2002 ; Clegg, Aiello 1999 ; Coqueugniot *et al.* 2001, 2004 ; Dean *et al.* 2001 ; Antón, Leigh 2003 ; Krovitz *et al.* 2003 ; Zihlman *et al.* 2004 ; Balzeau *et al.* 2005 ; Leigh 2006 ; Hublin, Coqueugniot 2006).

Le premier caractère utilisé pour déterminer les spécimens non-adultes aura été l'état de synostose des sutures. Weidenreich (1943, 1951) considérait que le rythme de croissance chez *Homo erectus* était plus rapide que chez l'Homme moderne et que des sutures fermées caractériseraient un adulte. Weidenreich attribuait donc à un stade subadulte les individus dont les sutures ne sont pas fusionnées ; il reconnaissait ainsi 11 fossiles asiatiques comme non-adultes : six indonésiens (Mojokerto, Sangiran 3, Ngandong 2, 5, 8 et 9) et cinq chinois (Ckn.E 1.PA.16 (III), G 2.PA.23 (IV), I 2.PA.326 (VII), J 1.PA.95 (VIII) et J 4.PA.315 (IX)). Plusieurs études ont été menées en excluant ces spécimens ou en supportant leur attribution à un stade de développement précoce (e.g. Oakley *et al.* 1975 ; Santa Luca 1980 ; Rightmire 1990 ; Kennedy 1991 ; Bräuer, Mbua 1992 ; Wu, Poirier

1995). En corollaire, la fermeture des sutures a été utilisée pour proposer un stade adulte pour certains spécimens asiatiques (e.g. Widiyanto, Grimaud-Hervé 2000 ; Arif *et al.* 2001 ; Baba *et al.* 2003).

Plus récemment, Antón suggérait l'utilisation d'autres caractères pour discuter du stade de développement chez *Homo erectus*. Il s'agissait de l'état de synostose des sutures, de leur aspect, ainsi que d'un ensemble de particularités crâniennes (Antón, Franzen 1997 ; Antón 1997, 1999, 2002). Cet auteur se basait sur les changements de forme des contours crâniens au niveau des os frontal et occipital, ainsi que sur l'épaisseur osseuse et la dissociation de ses composants internes. Dans le détail, les contours sagittaux des os frontal et pariétaux s'aplatiraient alors que celui de l'os occipital deviendrait plus anguleux entre les individus immatures et adultes (Antón 1997, 1999, 2002). Elle proposait aussi que « trois aspects de l'épaisseur crânienne distinguent les jeunes adultes des individus immatures chez *Homo erectus* : trois couches d'os crâniens complètement différenciées, une hypertrophie de la table externe localisée aux éminences, carènes, ou torus et des valeurs d'épaisseur absolue de la voûte dans la variabilité des *Homo erectus* adultes » (traduit d'après Antón 1999). En utilisant ces critères, Antón ne reconnaissait plus que six individus immatures parmi les fossiles asiatiques : Mojokerto, Ckn. J 1.PA.95 (VIII)/Ngandong 2, ainsi que Ngandong 8, Ckn.E 1.PA.16 (III) et J 4.PA.315 (IX) qui seraient tous trois à la transition subadulte/adulte. Toutefois, le choix des caractères employés et l'acceptation de leur possible valeur discriminante en fonction du stade de développement reposaient sur deux hypothèses proposées antérieurement. La première est que les superstructures crâniennes chez les adultes *Homo erectus* seraient des épaississements localisés de la table externe et du diploë,

alors que les tables osseuses se dissocieraient pendant l'enfance et l'adolescence (e.g. Weidenreich 1940, 1943 ; Hublin 1978, 1986, 1991 ; Kennedy 1991 ; Bartsiokas 2002 ; Bräuer *et al.* 2003). La seconde est que cette espèce fossile serait caractérisée par une épaisseur crânienne importante (e.g. Weidenreich 1943 ; Le Gros Clark 1964 ; Hublin 1978 ; Andrews 1984 ; Wood 1984 ; Rightmire 1990 ; Kennedy 1991 ; Gauld 1996 ; Antón 2003).

Parmi les fossiles analysés dans notre étude, deux sont interprétés comme immatures par la communauté scientifique : la calvaria de Mojokerto (e.g. Antón 1997 ; Coqueugniot *et al.* 2004 ; Balzeau *et al.* 2005) et l'os frontal Ngandong 2 (e.g. Antón 1999). Pour Von Koenigswald (1940), Mojokerto avait environ cinq ans à sa mort. D'autres études ont opté pour une estimation plus faible, entre deux ans et demi et trois ans et demi pour Risçutia (1975) d'après la comparaison du volume endocrânien avec la valeur hypothétique à l'âge adulte. Antón (1997) a proposé un stade compris entre quatre et six ans par la comparaison de la base et de la voûte du crâne avec *Homo erectus*, des Néandertaliens et *Homo sapiens*. Enfin, un âge entre zéro et un an et demi a été estimé à partir d'une comparaison statistique avec l'Homme moderne sur la morphologie tympanale et la présence de la fontanelle antérieure (Coqueugniot *et al.* 2001, 2004). Par ailleurs, l'attribution du fossile de Mojokerto à l'espèce *Homo erectus* est supportée par ses caractéristiques morphologiques crâniennes (e.g. Antón 1997) et endocrâniennes (Balzeau *et al.* 2005). Ngandong 2 serait à un stade de développement compris entre six et onze ans (Antón 1999). Par contre, Sambungmacan 3 a été considéré comme adulte (Broadfield *et al.* 2001 ; Delson *et al.* 2001 ; Márquez *et al.* 2001 ; Antón *et al.* 2002). Néanmoins d'après nos analyses antérieures (Balzeau 2005 ; Balzeau *et al.* 2002a), les superstructures osseuses de Sambungmacan 3 sont peu développées, l'os occipital n'a pas d'angulation marquée et l'os frontal a une courbure prononcée, relativement similaire à celle de Ngandong 2. Sambungmacan 3 a aussi une hauteur relative de l'endocrâne et du crâne plus importante que les fossiles asiatiques contemporains. Cette globularité pourrait être liée à son âge et/ou à son sexe ou encore aux dimensions faibles de son crâne par rapport aux fossiles adultes de Ngandong et Sambungmacan. Ces informations permettent de suggérer que Sambungmacan 3 n'était pas adulte et que ses faibles dimensions crâniennes et endocrâniennes sont liées au fait que cet individu n'avait pas terminé sa croissance à l'instant de son décès. Ce spécimen est donc envisagé dans cette étude comme étant

à la transition subadulte/adulte. Il serait donc à un stade de développement équivalent à celui de Ckn.E 1.PA.16 (III). Ainsi, les fossiles asiatiques étudiés dans ce travail se distribuent selon un stade de développement croissant dans l'ordre Mojokerto, Ngandong 2, Sambungmacan 3.

Le matériel d'étude disponible est trop réduit pour discuter dans le détail des phénomènes ontogénétiques chez *Homo erectus*. De plus, les transformations au cours de la croissance ne peuvent être analysées précisément car ces fossiles ont une grande différence d'âge absolu.

Au sujet de Mojokerto, Swisher et collaborateurs (1994) ont proposé un âge de  $1,81 \pm 0,04$  Ma par datation absolue d'échantillons provenant du site de découverte, mais de l'horizon sous-jacent et de la matrice sédimentaire contenue à l'intérieur du crâne. Cependant, aucune certitude n'est établie au sujet de la contemporanéité des éléments volcaniques datés et du fossile. Bien que la position stratigraphique du spécimen semble connue, le sédiment volcanique a pu être remanié lors de l'érosion du volcan, ou du niveau stratigraphique sous-jacent en contexte fluvatile, et pourrait ainsi être plus ancien. L'étude paléomagnétique de sédiments volcaniques montre que la couche est certainement antérieure à la limite Brunhes/Matuyama (0,78 Ma ; Sémah 1986). Le contexte géologique de cette découverte correspondrait à une plaine deltaïque. Le sédiment serait d'origine fluvatile et caractéristique de courants de haute énergie (Huffman *et al.* 2006). Ainsi, l'environnement dynamique et la nature géologique des sédiments se prêtent mal à une datation absolue. En résumé, il est sûr que l'âge absolu du fossile de Mojokerto est limité au-dessus par la transition Brunhes/Matuyama (0,78 Ma) et au-dessous par l'émergence dans cette région des dépôts continentaux (~1,81 Ma).

En ce qui concerne les fossiles de Ngandong et Sambungmacan, les données de terrain ne permettent pas de relier les niveaux fossilifères de ces gisements à des couches, ailleurs dans l'île, dont les âges auraient été identifiés ; même si une stratigraphie a été décrite à Sambungmacan. Lors d'une première analyse, des ossements collectés à Ngandong, dans la terrasse alluviale où se trouvaient les fossiles humains, ont été datés (par U/Th) entre 80 000 et 100 000 ans (Bartstra *et al.* 1988). Par la suite, Swisher et collaborateurs (1996) ont effectué des datations sur des dents de bovidés des sites de Ngandong et Sambungmacan en utilisant la technique de résonance de spin électronique (ESR) et celles fondées sur les déséquilibres dans les familles de l'uranium (U/Th). Ces auteurs proposent des âges EU (intégration

précoce de l'uranium, c'est-à-dire un système fermé) et LU (incorporation continue et donc un système ouvert) compris entre  $27\,000 \pm 2\,000$  ans et  $53\,300 \pm 4\,000$  ans. Des réserves ont été émises pour ces valeurs (Grün, Thorne 1997). Tout d'abord les prélèvements ne proviennent pas forcément des couches fossilifères dont ont été extraits les crânes. Il n'est pas démontré que les dents datées, prélevées récemment sur le site de Ngandong ou issues des collections, se situaient à l'origine à proximité des crânes. De plus, l'état de conservation des restes humains diffère de celui de la faune dans ce gisement. Cela pourrait être dû à un remaniement des pièces anthropologiques (Santa Luca 1980). Il serait alors difficile de déterminer l'âge de ces pièces à partir de celui des restes fauniques. À Sambungmacan, la position du premier crâne dans la stratigraphie est incertaine. Il pourrait provenir de deux couches conglomératiques distinctes. La contemporanéité de ce spécimen avec la dent étudiée par Swisher n'est donc pas prouvée. Enfin, il n'y a aucune information sur la position stratigraphique précise de Sambungmacan 3. Une datation directe, non destructive, par spectrométrie gamma des restes humains, permettrait de s'affranchir des problèmes liés à la stratigraphie. En effet, ce type de méthode s'applique directement sur le fossile dont l'âge est recherché. Une étude de ce type a été réalisée sur Ngandong 1, Ngandong 7 et Sambungmacan 1. Les résultats indiquent des âges compris entre 40 000 et 70 000 ans (Yokoyama *et al.* 2008). D'un point de vue anthropologique, les fossiles de Ngandong et de Sambungmacan sont généralement considérés comme un groupe particulier et relativement homogène morphologiquement au sein de l'espèce *Homo erectus* (e.g. Santa Luca 1980 ; Grimaud-Hervé 1986, 1997 ; Zeitoun 2000 ; Détroit 2002 ; Balzeau *et al.* 2002b, 2003 ; Kidder, Durband 2004 ; Balzeau, Grimaud-Hervé 2006 ; Durband 2006).

Nous étudions ici un ensemble de caractères crâniens internes, en ce qui concerne l'épaisseur osseuse et sa composition interne, ainsi que la morphologie et la conformation de l'endocrâne, chez des fossiles asiatiques adultes et immatures ainsi que sur des échantillons de comparaison d'Hommes anatomiquement modernes. Les objectifs de cette étude sont, d'une part, de tester la validité des caractères généralement employés pour estimer le stade de développement chez les fossiles asiatiques attribués à *Homo erectus* et, d'autre part, d'apporter de nouvelles données à notre connaissance des caractéristiques immatures du squelette céphalique de l'espèce et de discuter de leurs possibles modifications vers une morphologie adulte.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

### Matériel

Différentes informations morphologiques et métriques ont été acquises sur les fossiles originaux ou sur des moulages de spécimens asiatiques attribués à *Homo erectus*, leur endocrâne et des données scano-graphiques (CT).

Dans le détail, le matériel d'étude pour l'analyse de l'épaisseur crânienne et sa composition interne comprend sept fossiles : Mojokerto, Ngandong 1, 2, 7 et 12, Sambungmacan 1 et 3. L'échantillon de comparaison est composé de 12 individus adultes des gisements épipaléolithiques d'Afrique du nord d'Afalou Bou Rhummel et de Taforalt, de deux individus immatures du site de Taforalt (à un stade de développement situé autour de l'éruption de la première molaire) et de 19 enfants actuels âgés d'un an et demi à 13 ans (collection Bosma ; Shapiro, Richtsmeier 1997). Les Hommes d'Afalou Bou Rhummel et Taforalt sont reconnus comme étant particulièrement robustes (e.g. Ferembach 1962 ; Lahr 1994 ; Lahr, Wright 1996 ; Balzeau, Badawi-Fayad 2005). Ce matériel de comparaison est donc adapté à l'analyse des caractéristiques de la composition osseuse interne lorsque l'épaisseur crânienne est importante. Les données pour l'épaisseur crânienne chez *Homo erectus* sont comparées en particulier entre des individus immatures et adultes au sein de l'échantillon de spécimens des sites de Ngandong et Sambungmacan.

Le matériel d'étude pour l'analyse de la morphologie et de la conformation de l'endocrâne comprend quant à lui 14 fossiles asiatiques : Mojokerto, Trinil 2, Sangiran 2 et 17, Ckn.E 1.PA.16 et L 3.PA.100, Ngandong 1, 5, 6, 7, 11 et 12, Sambungmacan 1 et 3. L'échantillon de comparaison est composé des moulages endocrâniens physiques de 30 Hommes modernes adultes actuels d'origine géographique inconnue (collection du Musée de l'Homme, MNHN) et de 19 endocrânes virtuels obtenus à partir de données CT pour des enfants actuels âgés d'un an et demi à 13 ans (collection Bosma ; Shapiro, Richtsmeier 1997). Les caractéristiques immatures de l'endocrâne chez *Homo erectus* sont discutées en considérant les différences entre la morphologie de Sambungmacan 3 et Mojokerto, et respectivement celle des individus adultes de Ngandong-Sambungmacan et de Sangiran-Trinil. En effet, les individus Trinil 2, Sangiran 2 et 17 sont les spécimens existants les plus proches géographiquement et chronologiquement de Mojokerto, ce qui en fait le matériel de comparaison



disponible le plus adapté. Les spécimens indonésiens plus anciens comme Sangiran 27 et 31, qui pourraient avoir  $1,66 \pm 0,04$  Ma (Swisher *et al.* 1994), ou Sangiran 4 sont trop déformés ou incomplets pour que la morphologie de l'ensemble de leur endocrâne puisse être étudiée.

### Méthodes

L'acquisition des données CT a été effectuée au service de neuro-imagerie du Centre Hospitalier National d'Ophtalmologie des Quinze-Vingts à Paris, avec un scanner General Electric High Speed HAS ou Light Speed<sup>16</sup>. Les paramètres d'acquisition utilisés dépendent de l'état de minéralisation et de la taille des spécimens. Ils sont compris entre : 100-120 kV, 90-250 mA, 0,3-1 mm d'épaisseur de coupe, avec une possible épaisseur de reconstruction de 0,3-0,4 mm, champs de vue de 23-25 cm, et taille de pixel de 0,45-0,59 mm avec une matrice de 512\*512 pixels (cf. Badawi-Fayad *et al.* 2005 pour le détail du protocole d'acquisition). Les données CT n'ont pas d'artefact notable, bien que certains individus

soient très minéralisés. Par ailleurs, les valeurs de densité pour chacun des fossiles sont comprises dans la variation couverte par le scanner, il n'y a ainsi pas d'artefact de dépassement de l'échelle. Cette caractéristique est importante dans la perspective de la quantification de l'épaisseur des parois osseuses.

Nous avons développé un protocole spécifique pour quantifier l'épaisseur crânienne et sa composition interne à partir des données d'imagerie (fig. 1A). La description complète de la méthode et de ses applications se trouvent dans Balzeau 2006 et 2007. Le plan sagittal médian est utilisé car il est aisément reproductible sur les spécimens fossiles et le matériel de comparaison. De plus, il recoupe l'épaisseur crânienne perpendiculairement sur toute son extension, condition indispensable pour une analyse quantitative juste et répétitive. La segmentation des données est effectuée manuellement (Balzeau 2005) pour isoler précisément les contours externes de la voûte crânienne, ainsi que les deux interfaces entre les tables denses et les structures diploïques. Enfin, les données d'épaisseur sont acquises au niveau de 60 points repères, perpendiculairement à la surface endocrânienne, sur

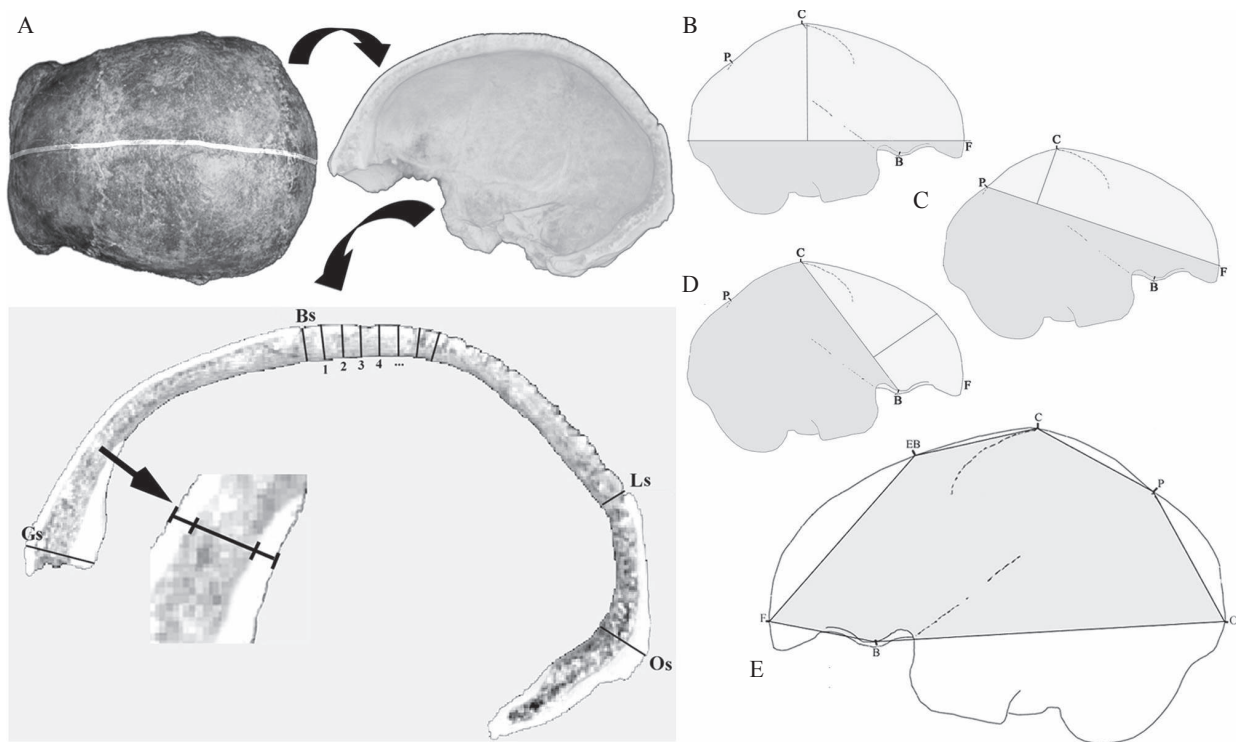


Fig. 1 - Illustration sur Sambungmacan 3 des caractères internes étudiés : épaisseur osseuse et sa composition interne (A), indices endocrâniens H/Lme (B), Hc/Lfp (C) et Hfal/Lbc (D) et positions des repères pour l'analyse en morphométrie géométrique (E).

Fig. 1—Illustration on Sambungmacan 3 of the studied internal features: cranial vault thickness and internal bone composition (A), endocranial ratios H/Lme (B), Hc/Lfp (C) and Hfal/Lbc (D) and position of the landmarks for the analyse in geometric morphometrics (E).

l'ensemble du plan d'analyse. Dans le détail, quatre points sont définis sur la surface crânienne externe et servent de repères pour la détermination des autres mesures (fig. 1A) : la glabelle sagittale (notée Gs), le bregma sagittal (Bs), le lambda sagittal (Ls) et la protubérance occipitale externe sagittale (Os). Puis, sont considérées les cordes comprises entre les extensions internes de ces points, ces dernières étant définies perpendiculairement à la surface endocrânienne. Ces cordes sont divisées en segments égaux et l'épaisseur est mesurée à chaque intervalle. Gs-Bs et Bs-Ls sont divisées en 20, Ls-Os en 15 alors que la distance entre la projection interne de Os et le foramen magnum est séparée en 5. En ce qui concerne les logiciels utilisés, les processus de reformatage mutiplanaire pour définir le plan sagittal médian, de segmentation pour délimiter exactement les différentes interfaces et de reconstruction 3D, ainsi que les analyses métriques et l'obtention des illustrations, ont été effectués avec les logiciels Mimics 7.1 et ArteCore 1 (NESPOS, <https://www.nespos.org/>).

La morphologie et la conformation de l'endocrâne ont été caractérisées par le biais d'analyses métriques et en morphométrie géométrique. Des mesures ont été prises sur des projections bidimensionnelles d'endocrânes en vue latérale et effectuées bilatéralement. Les données graphiques proviennent soit d'une acquisition au pantographe à partir du moulage physique, soit de reconstructions 3D virtuelles représentées latéralement en projection sur un plan 2D. Les prises de mesures au pied à coulisse ou à l'aide des logiciels d'imagerie ont été reproduites trois fois et effectuées au demi-millimètre. Des indices ont été caractérisés à partir de mesures linéaires classiques : H/Lme met en rapport la hauteur la plus importante de l'endocrâne sur sa longueur maximale (fig. 1B) ; Hc/Lfp correspond à la hauteur relative de l'intersection des sillons centraux (C) sur l'axe fronto-pariétal (Lfp), soit l'extension verticale par rapport à cet axe du point le plus postérieur des lobes frontaux (fig. 1C) ; Hfal/Lbc caractérise le développement du contour externe du lobe frontal par rapport à la dimension entre le point le plus inférieur de l'aire de Broca et la jonction des sillons centraux (Lbc) (fig. 1D). Ces indices définissent la hauteur relative de l'endocrâne et en particulier celle des lobes frontaux, par rapport à des dimensions maximales qui caractérisent sa morphologie générale (la longueur de l'endocrâne) ou celle des différentes régions (respectivement le complexe fronto-pariétal et les lobes frontaux). Un indice de circularité sagittale de l'endocrâne a été défini pour caractériser la position relative des lobes

frontaux, pariétaux et occipitaux en projection latérale. Le triangle compris entre trois points (le plus antérieur de l'endocrâne F, l'extrémité supérieure des sillons centraux C et celle des scissures perpendiculaires P) est inscrit dans un cercle dont le rayon est calculé. Ce dernier est mis en relation avec la hauteur maximale de l'endocrâne au-dessus de sa longueur maximale pour donner la valeur pour l'indice de circularité. Pour l'ensemble de ces données métriques relatives, sont données les valeurs individuelles pour les spécimens fossiles immatures et les valeurs moyennes, d'écart-types et pour V\* pour les différents échantillons de comparaison. Le paramètre V\* est un coefficient de variation avec une correction pour tenir compte de la petite taille des échantillons. Il est calculé selon la formule  $V^* = (1+1/4)*CV$  (Sokal, Braumann 1980 ; Wood, Lieberman 2001).

L'endocrâne est un ensemble anatomique qui se prête mal aux méthodes de morphométrie géométrique en raison de la difficulté d'y déterminer des points morphologiques reproductibles. En effet, peu de points triples sont reconnaissables alors que les points construits ont une signification morphologique peu évidente et que leur homologie est discutable en raison de la complexité de forme de l'endocrâne. Dans ce contexte, six points repères définis en vue latérale ont été sélectionnés (fig. 1E). Trois sont des repères anatomiques, trois des points construits correspondant à des extrémités de structures anatomiques, donc de type I, de type II ou III (Bookstein 1991 ; O'Higgins 2000). Il s'agit de EB (endobregma), C (intersection supérieure des sillons centraux) et P (extrémité supérieure de la scissure perpendiculaire), d'une part ; et des points les plus antérieur (F) et postérieur (O) de l'endocrâne et de B (point de l'aire de Broca le plus éloigné de l'axe fronto-pariétal), d'autre part. C marque la transition entre les lobes frontaux et pariétaux postérieurement et supérieurement ; P celle entre les lobes pariétaux et les lobes occipitaux. L'endobregma peut être mis en rapport avec le bregma crânien externe. Les trois derniers points décrivent l'extension de l'endocrâne antérieurement (F), inférieurement (B) et postérieurement (O). Les points difficiles à localiser, rarement conservés ont été exclus (e.g. le point inférieur du bec encéphalique, des repères situés sur le *sulcus lateralis*, de la base de l'endocrâne ou la position projetée du sinus latéral). Les vues latérales gauches, plus nombreuses, ont été utilisées. Nous n'avons pas exploité de vue latérale droite par symétrie car il existe des différences métriques bilatérales qui peuvent être reliées à une asymétrie directionnelle (Balzeau 2005). Le logiciel tpsDIG 1.31 (Rohlf 2001) a été utilisé pour

enregistrer les coordonnées des points repères utilisés. Le logiciel tpsRelw 1.42 (Rohlf 2005) a permis d'effectuer la superposition Procrustes à partir de l'ensemble des données.

## RÉSULTATS

### L'état de synostose des sutures

Les sutures coronale, sagittale et lambdoïde, ainsi que la fontanelle antérieure, sont visibles sur les données CT de Mojokerto. Ces sutures sont larges et ont de nombreuses interdigitations (Balzeau *et al.* 2005). D'après l'examen des données CT de Sambungmacan 3, ses sutures sont ouvertes sur la surface externe et variablement sur l'interne. Trois états de fermeture s'observent dans l'épaisseur de l'os. Les sutures coronale et sagittale sont ouvertes sur la surface externe et se prolongent intérieurement dans la table externe. Elles constituent aussi une fine dépression sur la surface endocrânienne, alors que le diploë n'en a pas de trace. Les sutures temporo-pariétales et occipito-mastoïdiennes sont visibles sur les données d'imagerie à travers toute l'épaisseur osseuse. La suture coronale se poursuit parfois dans le diploë. Globalement, les sutures de cet individu sont plus ouvertes que chez les fossiles adultes de Ngandong ou Sambungmacan 1.

### L'épaisseur crânienne et sa composition interne

En ce qui concerne la dissociation des tables osseuses, elles sont variablement distinctes en fonction de la région crânienne chez Mojokerto. Selon l'épaisseur osseuse, le diploë est plus ou moins développé. Il est ainsi le plus épais dans la région de la crête occipitale interne. Pour l'os frontal, la disposition de la table interne est fortement liée au relief des empreintes cérébrales. L'épaisseur osseuse est alors plus ou moins importante et c'est celle du diploë qui varie, alors que l'épaisseur des tables denses demeure constante. Dans l'ensemble, les tables denses et les structures diploïques sont clairement dissociées chez ce jeune spécimen d'*Homo erectus*. L'épaisseur de ces structures internes n'a néanmoins pu être quantifiée en raison de leur finesse et de la définition des données d'imagerie pour ce fossile. Par ailleurs, chez l'enfant actuel le plus jeune de l'échantillon de comparaison, âgé de 18 mois, l'épaisseur crânienne varie entre 5,8 et 6,7 mm dans la partie post-glabellaire et entre 3 et 5 mm pour l'écaïlle osseuse dans le plan sagittal médian. L'épaisseur

de la voûte est donc réduite dans cette région du crâne, alors que les tables osseuses sont déterminables, ainsi que dans certaines parties des os pariétaux et occipital.

Pour la distribution des tables osseuses au niveau des os frontal et occipital dans le plan sagittal médian, les fossiles de Ngandong et Sambungmacan étudiés ont une variabilité assez restreinte et un schéma semblable. Pour l'os frontal, la variation d'épaisseur pour la table interne est similaire chez les individus immatures et adultes. Cette couche osseuse est plus épaisse dans la région glabellaire (entre 2,5 mm pour Ngandong 7 et 4,1 mm pour Sambungmacan 3), selon le développement de la crête frontale interne. Puis, son épaisseur diminue et est constante à partir de la seconde moitié de l'os, avec des valeurs faibles (entre 1,5 mm pour Sambungmacan 3 et 3 mm pour Ngandong 12), qui entrent dans la variation des Hommes anatomiquement modernes adultes d'Afalou Bou Rummel et Taforalt (2,1 mm en moyenne, N = 12, écart-type = 0,48 mm). De même, le diploë est plus épais dans la partie antérieure de l'os frontal que dans sa partie médiane chez les fossiles asiatiques. Les valeurs d'épaisseur sont plus élevées à proximité du bregma. Le diploë est le plus épais chez Sambungmacan 3 (6,7 mm en moyenne pour l'ensemble de l'os frontal) et Ngandong 2 (5 mm en moyenne pour l'écaïlle de l'os frontal), un peu moins chez Ngandong 7 (4,6 mm en moyenne pour l'os frontal). Chez Ngandong 12, son épaisseur (3,4 mm en moyenne pour l'os frontal) est comparable à celles des tables denses. Les Hommes modernes adultes ont une valeur moyenne de 4,8 mm (N = 12, écart-type = 1,45 mm) pour l'épaisseur du diploë sur l'écaïlle de l'os frontal. La table externe chez les fossiles asiatiques est un peu plus fine au niveau du torus que dans la moitié postérieure de l'os, où son épaisseur est constante. Ngandong 2 a les valeurs d'épaisseur les plus faibles (1,6 mm en moyenne pour l'écaïlle de l'os frontal) devant Ngandong 7, Sambungmacan 3 et Ngandong 12 (respectivement 2,5 mm, 2,8 mm et 3,3 mm en moyenne pour l'os frontal). Ces valeurs d'épaisseur de la table externe sont proches de la moyenne pour les Hommes modernes adultes qui est de 2,5 mm pour l'ensemble de l'os frontal (N = 12, écart-type = 0,61 mm). Pour l'os occipital, les deux crânes asiatiques analysables ont une variation similaire des tables osseuses et des dimensions proches, toujours comprises dans la variabilité des Hommes modernes. La table externe est un peu plus épaisse chez Sambungmacan 3 (3,3 mm en moyenne pour le plan occipital) et le diploë l'est plus chez Ngandong 7 (8,7 mm en moyenne pour la moitié postérieure du plan occipital, contre 6,4 mm pour cette zone chez Sambungmacan 3).



Ngandong 7 a aussi une épaisseur osseuse totale plus importante (12,5 mm en moyenne pour le plan occipital, contre 10,5 mm chez Sambungmacan 3). L'épaisseur de la table interne est constante sur le plan occipital, autour de 1,6 mm pour Sambungmacan 3 et de 2,5 mm pour Ngandong 7. Le diploë est bien représenté avec une hausse de son épaisseur au bombement antérieur de l'os, d'après les résultats sur Sambungmacan 3, puis une seconde, importante, dans la région du torus. L'épaisseur de la table externe est constante dans la moitié antérieure de l'os et en hausse marquée près de la protubérance occipitale externe, puis en arrière. Ces variations d'épaisseur suivent celles observées chez les Hommes modernes (Balzeau 2006), avec une participation plus réduite de la table externe, en particulier dans la région du torus occipital (respectivement 3,5 mm pour Ngandong 7 et 3,8 mm pour Sambungmacan 3, contre 4,3 mm en moyenne pour les Hommes modernes adultes,  $N = 12$ , écart-type = 2,2 mm).

Le tableau I donne des dimensions moyennes d'épaisseur pour les fossiles asiatiques immatures et adultes ainsi que pour les Hommes modernes d'Afalou Bou Rhummel et Taforalt. Elles concernent les quatre premiers repères de l'os frontal (entre la glabellule et le sulcus supratotal, noté Ns-4) et les 15 points suivants sur

cet os (soit l'écaille osseuse, 5-Bs) le long du plan sagittal médian. La quantification de l'épaisseur crânienne sur une zone assez étendue et en plusieurs points permet de limiter l'influence de potentielles sources d'erreur liées à une mesure en une seule localisation (cf. Balzeau 2006, 2007) et est nettement plus informative des caractéristiques d'épaisseur crânienne d'un individu. Chez les Hommes modernes, les immatures (autour de l'éruption de  $M^1$ ) ont des valeurs d'épaisseur inférieures aux minimales des adultes, aussi bien dans la région post-glabellaire (respectivement 6,7 et 8,6 mm contre 11,1 mm comme minimale pour les adultes) que pour l'écaille osseuse (5,6 et 6 mm contre 7,5 mm comme minimale et près de 10 mm en moyenne). Chez les fossiles, Ngandong 2 a une valeur moyenne pour l'épaisseur de la partie antérieure de l'os frontal inférieure à celles des adultes (12,7 mm contre entre 13,1 et 22 mm). Cependant, avec 12,7 mm, il ne se situe pas très loin de l'épaisseur quantifiée chez Ngandong 7 (13,1 mm). Pour l'écaille de l'os frontal, Ngandong 2 a une épaisseur moyenne dans la variabilité des adultes (8,3 mm contre entre 7,9 et 8,8 mm). Sambungmacan 3 a des valeurs parmi les plus élevées pour l'épaisseur de la région du torus frontal (18,8 mm) et la plus importante pour l'épaisseur de l'écaille osseuse (10,2 mm).

Épaisseur (en mm)	Ns-4	5-Bs	Afalou-Taforalt			
				Ns-4	5-Bs	
Ngandong 7	13,1	8,4	Adultes	min	11,1	7,5
Ngandong 12	14,9	8,8		moyenne	17,3	9,8
Sambungmacan 1	22	7,9		max	21,9	12,7
Ngandong 2	12,7	8,3	imm.		6,7	5,6
Sambungmacan 3	18,8	10,2	imm.		8,6	6,0

Tabl. I - Épaisseur moyenne (en mm) de l'os frontal dans le plan sagittal médian au niveau des superstructures (notée Ns-4) et de l'écaille (notée 5-Bs) chez les fossiles de Ngandong et Sambungmacan et les Hommes modernes d'Afalou Bou Rhummel et Taforalt (valeurs minimale, moyenne et maximale pour les adultes,  $N = 12$ , et valeurs individuelles pour deux immatures notés imm.).

Table I—Mean value of the thickness (in mm) of the frontal bone in the midsagittal plane in the area of the superstructures (Ns-4) and of the squama (5-Bs) for Ngandong and Sambungmacan Homo erectus, anatomically modern Homo sapiens from Afalou Bou Rhummel and Taforalt (minimal, mean and maximal values for the adults,  $N = 12$ , and individual values for two juveniles, noted imm.).

### La morphologie de l'endocrâne

Un ensemble de données relatives a été quantifié pour l'endocrâne (*tabl. II*). Afin de discuter de la variation entre les individus non-adultes et adultes chez les fossiles asiatiques, Mojokerto est comparé à Trinil 2, Sangiran 2 et 17 (notés Sangiran-Trinil dans le *tabl. II*) et Sambungmacan 3 à Ngandong 1, 6, 7, 11, 12 et Sambungmacan 1 (notés Ngandong dans le *tabl. II*). Chez les Hommes modernes, la variation pour l'échantillon d'individus immatures est assez similaire à celle observée chez les adultes. Par ailleurs, les échantillons d'adultes fossiles ont une variation, caractérisée par le paramètre  $V^*$ , à peine plus réduite que celle des Hommes modernes pour la majorité des variables (à l'exception de H/Lme pour le groupe Sangiran/Trinil et de l'indice de circularité pour celui de Ngandong). Ainsi, malgré le faible nombre de spécimens fossiles adultes disponibles, la variation au sein de ces groupes n'est pas notablement différente de celle observée pour les échantillons de comparaison d'Hommes modernes. Dans l'ensemble, Mojokerto a des valeurs proches des Hommes modernes et distinctes des fossiles de Sangiran-Trinil (*tabl. II*). Son endocrâne est caractérisé par une globularité marquée en vue latérale. En effet, par rapport aux fossiles adultes, il est haut par rapport à sa longueur (H/Lme), l'intersection

des sillons centraux est haute et antérieure (Hc/Lfp) alors que la scissure perpendiculaire se situe plus en arrière et plus bas (Position C/Lfp). Les lobes frontaux sont bombés et projetés vers l'avant et le bas. L'indice de circularité confirme ces résultats, la position relative des repères pour Mojokerto est similaire à celle des Hommes modernes. Sambungmacan 3 est quant à lui relativement plus haut que les adultes de Ngandong pour son vertex (*tabl. II*, H/Lme), ainsi que pour l'extrémité postérieure des sillons centraux (Hc/Lfp). Pour l'indice de circularité sagittale, Sambungmacan 3 a une valeur (123,9) très inférieure à celle des fossiles adultes de Ngandong (moyenne de 150,4). Ceci est lié à l'importante hauteur de cet endocrâne alors qu'il partage avec ces hominins la position reculée de l'extrémité supérieure du sillon central, mise en évidence par l'indice de position de C (75,6 pour Sambungmacan 3 et 75,5 en moyenne pour les endocrânes de Ngandong, alors que la moyenne pour les fossiles de Sangiran et Trinil est de 71 ; celle des fossiles de Zhoukoudian étant de 71,3 d'après Balzeau 2005). Cependant, au contraire de Mojokerto, l'endocrâne de Sambungmacan 3 a des dimensions relatives distinctes de celles des Hommes modernes et proches des fossiles adultes de Ngandong, groupe avec lequel il partage le plus de similarités morphologiques crâniennes et endocrâniennes (Balzeau 2005 ; Balzeau *et al.* 2002a).

	Mojokerto	Sangiran-Trinil (N = 3)	Sambungmacan 3	Ngandong (N = 5-6)	Hommes modernes immatures (N = 19)	Hommes modernes adultes (N = 30)
H/Lme	44,2	> 37,2 (0,8 ; 2,9)	40,2	> 35 (1,6 ; 5,3)	43,9 (2,4 ; 5,8)	< 46,3 (3,3 ; 7,4)
Hc/Lfp	31,5	> 23,5 (1,9 ; 10,8)	24,9	> 22 (1,6 ; 8,7)	32,4 (2,9 ; 9,4)	< 33,9 (3,4 ; 10,4)
PositionC/Lfp	68,7	< 71 (1,7 ; 3,2)	75,6	= 75,5 (3,1 ; 4,9)	65,6 (3,4 ; 5,5)	< 69 (4,0 ; 6)
Circularité	110,8	< 144,7 (8,8 ; 8,1)	123,9	< 150,4 (6,1 ; 4,9)	116,9 (7,5 ; 6,8)	> 108,1 (9,1 ; 8,7)

*Tabl. II - Indices endocrâniens pour Mojokerto et Sambungmacan 3, variation par rapport aux fossiles de Sangiran-Trinil et de Ngandong respectivement (valeur moyenne, entre parenthèses : écart-type et  $V^*$  coefficient de variation corrigé pour de petits échantillons) et comparaison avec la variation entre immatures et adultes chez les Hommes modernes (moyenne, écart-type,  $V^*$ ).*

*H/Lme : hauteur sur longueur maximale de l'endocrâne, Hc/Lfp : hauteur de l'intersection des sillons centraux sur l'axe fronto-pariétal, Hfal/Lbc : hauteur du contour externe des lobes frontaux sur distance entre le point inférieur de l'aire de Broca et la jonction des sillons centraux, l'indice de circularité sagittale caractérise la position relative des lobes frontaux, pariétaux et occipitaux en projection latérale.*

*Table II—Relative metric data for the endocranial morphology, comparisons between Mojokerto (individual data) and Sangiran-Trinil fossils (mean values, SD and  $V^*$  coefficient of variation with correction for small sample size) and between Sambungmacan 3 (individual data) and Ngandong fossils (mean values, SD and  $V^*$ ); variation between juveniles and adults modern humans (mean values, SD and  $V^*$ );*

*H/Lme: ratio of maximal endocranial height to its maximal length, Hc/Lfp: ratio of height of the intersection of the central sulci to the fronto-parietal length, Hfal/Lbc: ratio of height of the outline of the frontal lobes to the distance between the most inferior point of the Broca's area and the intersection of the central sulci, "l'indice de circularité sagittale" characterises the relative position of the frontal, parietal and occipital lobes in lateral projection.*

Pour l'analyse en morphométrie géométrique de l'endocrâne, la figure 2 illustre la projection des individus selon les deux premières composantes de l'analyse en composantes principales effectuée sur les résidus de la superposition Procrustes. Ce plan exprime 60 % de la variance totale, 38,1 % pour la première composante et 21,9 % pour la seconde. La séparation chez l'Homme moderne entre les individus immatures (représentés par des carrés gris sur la fig. 2) et adultes (carrés noirs) s'effectue principalement selon la seconde composante. La forte hétérogénéité chez *Homo erectus* s'exprime surtout selon la composante 2, alors que la première distingue ces

fossiles d'*Homo sapiens*. Sambungmacan 3 (noté S sur la fig. 2) se situe au sein de la distribution des fossiles de Ngandong, tandis que Mojokerto (noté M) est dans la distribution des Hommes modernes. L'axe 2 rapproche ce dernier fossile des Hommes modernes immatures. L'endocrâne de Mojokerto a ainsi une conformation générale similaire à celle d'*Homo sapiens*, distincte de celle des fossiles asiatiques adultes et qui est caractérisée par une compression relative des points antérieurs par rapport à l'Homme moderne adulte et une globularité nettement plus importante que les fossiles (fig. 2).

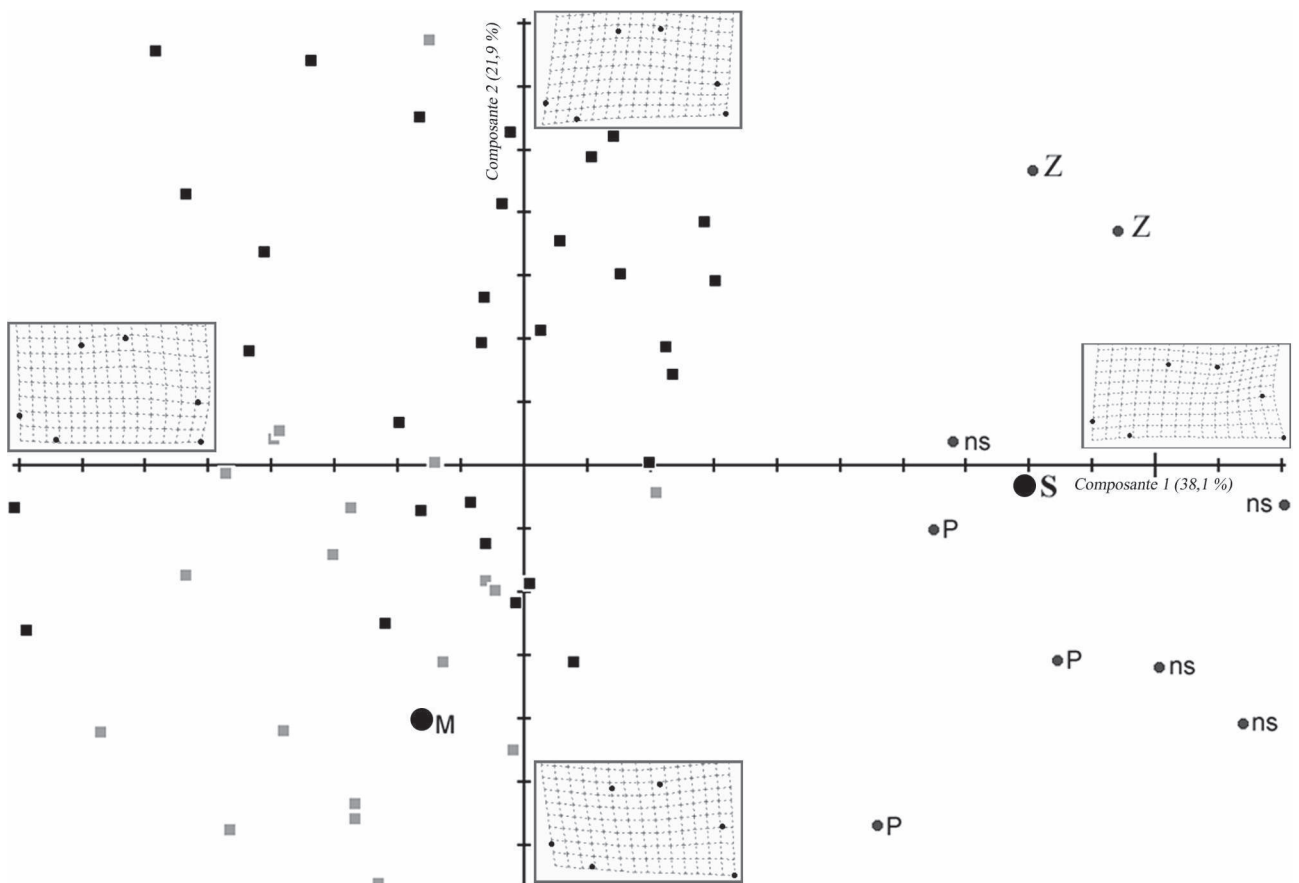


Fig. 2 - Projections des individus sur le plan défini par les deux premières composantes principales de l'ACP effectuée sur les résidus de la superposition Procrustes et illustration des déformations associées selon ces composantes pour l'endocrâne (Hommes modernes : carrés gris, immatures ; noirs, adultes ; fossiles : ronds et Z Zhoukoudian, P Sangiran-Trinil, ns Ngandong, M Mojokerto, S Sambungmacan 3).

Fig. 2—Projection of the individuals onto the plane of the first two principal components of the PCA based on the Procrustes residuals and illustration of the deformation associated to these components (symbols signification: modern Humans: grey squares, juveniles; black, adults; fossils: circles and Z for Zhoukoudian, P for Sangiran-Trinil, ns for Ngandong, M for Mojokerto, S for Sambungmacan 3).

## DISCUSSION

**Caractères utilisés pour reconnaître les immatures chez les fossiles asiatiques**

Les méthodes d'estimation de l'âge individuel à partir de l'oblitération des sutures demeurent discutées pour l'Homme moderne (*e.g.* Masset 1971 ; Fazekas, Kosa 1978 ; Ferembach 1983 ; Hershkovitz *et al.* 1997 ; Scheuer, Black 2000 ; Smith 2004). D'après les indications disponibles, en particulier pour Mojokerto (Balzeau *et al.* 2005), il semble peu convaincant d'appliquer les standards de croissance de fermeture des sutures définis chez les Hommes modernes pour discuter de l'âge individuel des spécimens attribués à *Homo erectus*. Par ailleurs, alors qu'une synostose complète des sutures indique très vraisemblablement qu'un individu est mature, leur ouverture plus ou moins importante ne devrait pas permettre de se prononcer sur le stade de développement d'un homininé fossile.

Le premier caractère utilisé par Antón (Antón 1997, 1999, 2002 ; Antón, Franzen 1997) au sujet des structures osseuses pour reconnaître les spécimens immatures parmi les fossiles asiatiques est la dissociation des tables osseuses dans l'épaisseur crânienne. Sans qu'elle soit considérée par l'auteur comme totalement discriminante, l'absence de ces couches serait un indicateur pour exclure la possibilité d'un stade adulte (Antón, comm. pers.). L'approche est prudente et pourrait en effet s'appliquer à des individus dont le stade de développement est très précoce. Pourtant, ce critère a été apprécié différemment en attribuant à un stade adulte des individus pour lesquels ces trois couches osseuses sont visibles. Par ailleurs, Antón (1997) suggère que la dissociation des tables osseuses a lieu tardivement durant la croissance chez l'Homme moderne. Cependant, très peu de données sont disponibles à ce sujet dans la littérature et ce phénomène a été observé sur la plupart des enfants du matériel de comparaison dès le plus jeune âge. En ce qui concerne les fossiles, les tables osseuses sont clairement dissociées sur l'ensemble de l'os frontal immature Ngandong 2. Mojokerto, à un stade de développement encore plus précoce, a des tables denses et des structures diploïques clairement reconnaissables et distinctes sur la majeure partie de la voûte crânienne. D'après ces informations, il semble peu convaincant d'utiliser le critère de non-dissociation des tables osseuses pour reconnaître des individus immatures chez les représentants asiatiques d'*Homo erectus*. En corollaire, la présence de ces trois

couches osseuses chez un spécimen fossile ne devrait pas permettre de conclure à un stade adulte.

Un hyper-développement localisé de la table externe au niveau des superstructures crâniennes caractériserait les fossiles attribués à *Homo erectus* (Weidenreich 1943 ; Hublin 1986, 1989, 1991 ; Kennedy 1991 ; Antón 1997, 1999, 2002 ; Antón, Franzen 1997). Selon ces auteurs, les éminences métopique et bregmatique, la carène sagittale et les torus occipital transverse et angulaire se formeraient au cours de la croissance par augmentation de l'épaisseur du diploë et surtout de la table externe. Cependant, nous avons observé préalablement un même schéma de distribution des tables osseuses chez *Homo erectus* et les Hommes modernes tout au long du plan sagittal médian (Balzeau 2006). De plus, il n'y a pas de différence entre ces espèces pour l'épaisseur absolue et relative de ces composantes osseuses internes selon ce plan. Par ailleurs, les superstructures de l'os frontal sont constituées principalement par le diploë, alors que les tables denses sont fines chez les fossiles immatures et adultes ainsi que chez les Hommes modernes. De même, le plan analysé traverse les éminences métopique et bregmatique, ainsi que la carène sagittale, et le diagnostic d'une hypertrophie de la table externe dans ces régions, caractérisant l'espèce *Homo erectus*, n'est pas confirmé. Enfin, le torus occipital transverse chez les fossiles asiatiques étudiés a une constitution interne similaire à celle des structures osseuses correspondantes chez les Hommes modernes ; la table externe n'est pas plus représentée et le diploë constitue plus de 50 % de l'épaisseur de cette superstructure dans le plan d'analyse. Les modalités de formation de l'ensemble de ces structures anatomiques au cours du développement chez les fossiles asiatiques sont fonction d'un ensemble de facteurs, en particulier la notion de taille de l'ensemble de la voûte crânienne. Elles ne reposent pas sur un développement exclusif de la table externe, mais sur celui de l'ensemble des tables osseuses, comme l'illustrent les caractéristiques individuelles observées sur les spécimens immatures et adultes de Ngandong et Sambungmacan. Ainsi, le caractère proposé quant à l'hypertrophie de la table externe ne semble pas permettre de distinguer des individus immatures des adultes chez les représentants asiatiques d'*Homo erectus*.

Enfin, nos résultats illustrent que chez les *Homo erectus* de Ngandong et Sambungmacan l'écaille de l'os frontal aurait une épaisseur dans la variabilité des adultes très tôt durant la croissance et le développement, comme en témoigne Ngandong 2 (*tabl. I*), alors que les

superstructures se développeraient plus tardivement. Antón et Franzen (1997) ont noté ce chevauchement potentiel des valeurs d'épaisseur et considèrent ce critère comme utile associé aux deux autres qu'ils utilisent. Néanmoins, cette complémentarité est due à la forte corrélation de ces caractères. En effet, les tables osseuses sont mieux individualisées et plus facilement identifiables alors que les structures osseuses, et donc l'épaisseur crânienne, se développent. Ces indicateurs n'en constituent qu'un seul, lié à la robustesse de la voûte crânienne. Il est ainsi fortement affecté par d'autres facteurs, tels la variabilité individuelle et le dimorphisme sexuel. La limite entre les stades de développement ne peut être que subjective puisqu'il s'agit d'un ensemble de données continues. Ainsi, le critère de valeur d'épaisseur absolue de la voûte crânienne en dehors de la variabilité des adultes semble permettre de distinguer des individus très jeunes, comme Mojokerto, mais n'apparaît pas réellement discriminant pour des spécimens immatures à un stade de développement ultérieur.

#### **Nouvelles données sur les caractéristiques immatures chez les fossiles asiatiques**

D'après nos résultats, l'épaisseur absolue et relative de la voûte dans le plan sagittal médian suit un schéma de variation similaire chez les fossiles asiatiques adultes (données pour les fossiles de Ngandong, Sambungmacan, Zhoukoudian, cf. Balzeau 2006). En ce qui concerne les individus immatures, le diploë est développé sur l'os frontal de Ngandong 2 et Sambungmacan 3. Il représente plus de 50 % de l'épaisseur, parfois plus de 60 %, ce qui est supérieur aux valeurs des autres fossiles et à la moyenne des Hommes modernes (qui varie entre 48 et 54 % pour l'écaïlle de l'os frontal). Corrélativement, les tables denses sont un peu moins représentées alors que l'épaisseur cumulée de l'os frontal montre un recouvrement des valeurs entre les immatures et les adultes, même pour Ngandong 2. Ainsi, les variations d'épaisseur des composantes osseuses internes pour atteindre une morphologie adulte sont certainement réduites. Les tables denses doivent croître faiblement entre les stades de développement représentés par Ngandong 2 et Sambungmacan 3 et le stade adulte, en particulier dans la région supraorbitaire avec la poursuite de la formation du torus. Pour l'os occipital de Sambungmacan 3, le diploë a des valeurs d'épaisseur importantes, plus que

la moyenne des Hommes modernes, mais inférieures à celles de Ngandong 7, alors que la table externe est plus épaisse que chez ce dernier. Les différences entre Sambungmacan 3 et Ngandong 7 se situent principalement dans le développement des superstructures puisque l'épaisseur est moins importante à la protubérance occipitale externe sagittale chez Sambungmacan 3. Les éventuelles variations entre ces deux stades de développement pour les composantes osseuses internes ne pourraient être que restreintes et impliqueraient majoritairement les structures diploïques.

Dans l'ensemble, les tables osseuses se dissocient précocement (elles le sont déjà chez Mojokerto), probablement grâce en partie à un développement rapide de l'épaisseur de la voûte. En effet, l'épaisseur de l'écaïlle de l'os frontal, par exemple, atteint la variabilité des adultes précocement (cf. Ngandong 2). L'épaisseur des superstructures frontales, puis du torus occipital, augmenterait plus tardivement avant l'âge adulte.

Les caractères morphologiques observés sur l'endocrâne de Mojokerto permettent d'attribuer sans équivoque ce fossile à l'espèce *Homo erectus* (Balzeau *et al.* 2005). Cependant, cet endocrâne partage des affinités morphologiques (Balzeau *et al.* 2005), de conformation (fig. 2) et pour les données métriques relatives (tabl. II) avec *Homo sapiens*, en relation avec son stade de développement. Ceci concerne en particulier la hauteur cérébrale relative, l'enroulement des lobes frontaux, leur faible extension postérieure, le développement relatif important des lobes pariétaux et, globalement, une globularité marquée. Sambungmacan 3 a quant à lui une conformation proche des adultes de Ngandong (fig. 2), mais a néanmoins une globularité plus marquée (tabl. II).

Ces résultats indiqueraient que le passage de la conformation cérébrale de Mojokerto à celle des adultes *Homo erectus* ne pourrait s'effectuer que selon une trajectoire différente de celle observée au cours de la croissance et du développement chez l'Homme moderne. En effet, les résultats obtenus pour l'Homme moderne (fig. 2, tabl. II) illustrent une translation antérieure et postérieure des repères de l'endocrâne, qui conduit à une plus grande hauteur relative et à une globularité accentuée chez les adultes par rapport aux immatures. Au contraire, les modifications menant de la conformation de Mojokerto à un consensus adulte chez *Homo erectus* (fig. 2) correspondraient à une expansion relative des lobes frontaux par rapport au reste de l'endocrâne. Ceux-ci se développeraient à la fois vers l'avant et l'arrière et



seraient projetés vers l'avant et le bas. De plus, cette transformation morphologique s'accompagnerait d'une extension antéro-postérieure des structures cérébrales, de la contraction antéro-postérieure des lobes pariétaux et, ainsi, de l'apparition d'une morphologie plus « archaïque », du moins caractéristique des adultes chez *Homo erectus*. Par ailleurs, la globularité de l'endocrâne, s'exprimant entre autres par une hauteur du vertex et des lobes frontaux importante et donc une contraction antéro-postérieure relative en vue latérale, semble perdurer assez tardivement lors de l'histoire ontogénétique chez *Homo erectus*, comme en témoigne Sambungmacan 3. Les différences morphologiques, entre un individu ayant presque terminé sa croissance mais présentant toujours des caractéristiques immatures et les adultes de Ngandong, correspondraient à un aplatissement de la partie supérieure de l'endocrâne et à une expansion relative dans la longueur de ses régions les plus antérieure et postérieure. Cette extension antéro-postérieure de l'endocrâne constituerait ainsi le dernier changement avant d'atteindre la morphologie adulte chez *Homo erectus*.

### CONCLUSIONS

Le matériel d'étude disponible pour les spécimens fossiles asiatiques immatures est très réduit et ces individus ont une grande différence d'âge absolu, peut être plus de 1,5 million d'années. Par ailleurs, Mojokerto est le seul très jeune enfant attribué à *Homo erectus*, ce qui fait à la fois son importance, mais ce qui constitue aussi une limite analytique certaine. Pour toutes ces raisons, il n'est pas envisageable de retracer dans le détail les modalités de la croissance et du développement chez les représentants asiatiques de l'espèce *Homo erectus*.

Nos analyses ont montré que les critères fréquemment utilisés pour discuter du stade de développement chez *Homo erectus* (e.g. Black 1931 ; Dubois 1936 ; Von Koenigswald 1940 ; Weidenreich 1943, 1951 ; Risçutia 1975 ; Santa Luca 1980 ; Begun, Walker 1993 ; Smith 1993 ; Antón 1997, 1999, 2002 ; Antón, Franzen 1997 ; Clegg, Aiello 1999 ; Coqueugniot *et al.* 2001, 2004) apparaissent peu significatifs. De plus, ces résultats permettent de conclure que l'utilisation des standards de croissance définis chez l'Homme moderne pour étudier celle d'*Homo erectus* n'est pas appropriée. D'après nos analyses et selon d'autres auteurs (e.g. Thompson, Nelson 2000 ; Dean *et al.* 2001), le développement chez cette espèce fossile s'effectuerait selon un schéma différent de celui d'*Homo sapiens*.

Dans l'ensemble, les tables osseuses se dissocient précocement, puisqu'elles le sont déjà chez un spécimen à un stade de développement précoce comme Mojokerto. Corrélativement, l'épaisseur de la voûte atteint la variabilité des adultes assez rapidement comme l'illustre, pour l'écaille de l'os frontal, Ngandong 2 par rapport aux autres fossiles de Ngandong et Sambungmacan. L'épaisseur des superstructures frontales, puis du torus occipital, augmenterait plus tardivement, mais avant le stade adulte. Ces transformations impliqueraient l'ensemble des composantes osseuses internes et en particulier les structures diploïques. Par ailleurs, les modifications menant de la conformation endocrânienne de Mojokerto à un consensus adulte chez *Homo erectus* correspondraient à un développement relatif des lobes frontaux vers l'avant et l'arrière, associé à une extension antéro-postérieure des structures cérébrales. Enfin, la globularité de l'endocrâne et du crâne persisterait tardivement dans l'histoire ontogénétique chez *Homo erectus*. La disparition de ces caractéristiques s'effectuerait à la fois par un allongement antéro-postérieur relatif de l'endocrâne et de la voûte crânienne, mais aussi par l'expansion vers l'avant des superstructures frontales et vers l'arrière des superstructures occipitales.

### Remerciements

Nous remercions, pour l'accès aux spécimens fossiles sous leur responsabilité et aux données d'imagerie correspondantes, T. Jacob et E. Indriati, Laboratoire de Bioanthropologie, Faculté de Médecine, Université Gadjah Mada, Yogyakarta, Indonésie ; H. de Lumley et F. Sémah, Département de Préhistoire du Muséum national d'histoire naturelle, Paris, France ; ainsi que J.T. Richtsmeier qui a mis à notre disposition les données CT de la collection Bosma. Les acquisitions CT des fossiles ont été réalisées grâce à E.A. Cabanis et J. Badawi-Fayad au service de Neuro-Imagerie du CHNO des Quinze-Vingts, Paris, France. Les conseils et le soutien de D. Grimaud-Hervé ont été cruciaux pour la réalisation de cette recherche. Les commentaires des deux rapporteurs de cet article ont permis d'en améliorer la forme et le contenu. Cette étude a fait l'objet d'une communication lors de la 183<sup>e</sup> réunion scientifique de la Société d'Anthropologie de Paris dans la session « Les peuplements de l'Asie ».

## BIBLIOGRAPHIE

- ANDREWS (P.) 1984, An alternative interpretation of characters used to define *Homo erectus*, *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 69: 167-175.
- ANTÓN (S.C.) 1997, Endocranial hyperostosis in Sangiran 2, Gibraltar 1, and Shanidar 5, *American Journal of Physical Anthropology* 102: 111-122.
- ANTÓN (S.C.) 1999, Cranial growth in *Homo erectus*: how credible are the Ngandong hominids? *American Journal of Physical Anthropology* 108: 223-236.
- ANTÓN (S.C.) 2002, Cranial growth in *Homo erectus*, in N. Minugh-Purvis, K.J. McNamara (eds), *Human evolution through developmental change*, Johns Hopkins University Press, Baltimore, p. 349-380.
- ANTÓN (S.C.) 2003, Natural history of *Homo erectus*, *Yearbook of Physical Anthropology* 46: 126-170.
- ANTÓN (S.C.), FRANZEN (J.L.) 1997, The occipital torus and developmental age of Sangiran 3, *Journal of Human Evolution* 33: 599-610.
- ANTÓN (S.C.), LEIGH (S.) 2003, Growth and life history in *Homo erectus*, in J.L. Thompson, G.E. Krovitz, A.J. Nelson (eds), *Patterns of growth and development in the genus Homo*, Cambridge University Press, Cambridge, p. 219-245.
- ANTÓN (S.C.), MÁRQUEZ (S.), MOWBRAY (K.) 2002, Sambungmacan 3 and cranial variation in Asian *Homo erectus*, *Journal of Human Evolution* 43: 555-562.
- ARIF (J.), BABA (H.), SUPARKA (M.E.), ZAIM (Y.), SETOGUCHI (T.) 2001, Preliminary study of *Homo erectus* Skull IX (Tjg-1993.05) from Sangiran, Central Java, Indonesia, *Bulletin of the National Sciences Museum, Tokyo*, 27 (D): 1-17.
- BABA (H.), AZIZ (F.), KAIFU (Y.), SUWA (G.), KONO (R.T.), JACOB (T.) 2003, *Homo erectus* calvarium from the Pleistocene of Java, *Science* 299: 1384-1388.
- BADAWI-FAYAD (J.), YAZBECK (C.), BALZEAU (A.), NGUYEN (T.H.), ISTOC (A.), GRIMAUD-HERVÉ (D.), CABANIS (E.A.) 2005, Multi-detector row CT scanning in Paleo-anthropology at various tube current settings and scanning mode, *Surgical and Radiological Anatomy* 275: 536-543.
- BALZEAU (A.) 2005, *Spécificités des caractères morphologiques internes du squelette céphalique chez Homo erectus*, Thèse de doctorat, Muséum national d'histoire naturelle, Paris.
- BALZEAU (A.) 2006, Are thickened cranial bones and equal participation of the three structural bone layers autapomorphic traits of *Homo erectus*? *Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris*, n.s., 18, 3-4: 145-163.
- BALZEAU (A.) 2007, Variation and characteristics of the cranial vault thickness in Krapina and Western European Neandertals, *Periodicum Biologorum* 109: 369-377.
- BALZEAU (A.), BADAWI-FAYAD (J.) 2005, La morphologie externe et interne de la région supra-orbitaire est-elle corrélée à des contraintes biomécaniques ? Analyses structurelles des populations d'*Homo sapiens* d'Afalou Bou Rhummel (Algérie) et de Taforalt (Maroc), *Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris*, n.s., 17, 3-4 : 185-197.
- BALZEAU (A.), GRIMAUD-HERVÉ (D.) 2006, Cranial base morphology and temporal bone pneumatization in Asian *Homo erectus*, *Journal of Human Evolution* 51: 350-359.
- BALZEAU (A.), GRIMAUD-HERVÉ (D.), INDRIATI (E.), JACOB (T.), SÉMAH (F.) 2002a, Étude comparative de l'endocrâne de l'*Homo erectus* Sambungmacan 3 (Java, Indonésie), *Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris*, n.s., 14 : 197-198.
- BALZEAU (A.), JACOB (T.), INDRIATI (E.) 2002b, Structures crâniennes internes de l'*Homo erectus* Sambungmacan 1 (Java, Indonésie), *Comptes Rendus Palevol* 1: 305-310.
- BALZEAU (A.), INDRIATI (E.), GRIMAUD-HERVÉ (D.), JACOB (T.) 2003, Computer tomography scanning of *Homo erectus* crania Ngandong 7 from Java: Internal structure, paleopathology and post-mortem history, *BI Ked. (Journal of the Medical Sciences)* 35: 133-140.
- BALZEAU (A.), GRIMAUD-HERVÉ (D.), JACOB (T.) 2005, Internal cranial features of the Mojokerto child fossil (East Java, Indonesia), *Journal of Human Evolution* 48: 535-553.

- BARTSIOKAS (A.) 2002, Hominid cranial bone structure: a histological study of Omo 1 specimens from Ethiopia using different microscopic techniques, *Anatomical Record* 267: 52-59.
- BARTSTRA (G.J.), SOEGONDHO (S.), VAN DER WIJK (A.) 1988, Ngandong man: age and artifacts, *Journal of Human Evolution* 17: 325-337.
- BEGUN (D.), WALKER (A.) 1993, The endocast, in A.C. Walker, R.E.F. Leakey (eds.), *The Nariokotome Homo erectus skeleton*, Springer Verlag, Berlin, p. 326-358.
- BLACK (D.) 1931, *On an adolescent skull of Sinanthropus pekinensis in comparison with an adult skull of the same species and with other hominid skulls, recent and fossil*, *Palaeontologica Sinica* D 7, p. 1-114.
- BOOKSTEIN (F.L.) 1991, *Morphometric tools for landmark data: geometry and biology*, Cambridge University Press, Cambridge.
- BRAUER (G.), MBUA (E.) 1992, *Homo erectus* features used in cladistics and their variability in Asian and African hominids, *Journal of Human Evolution* 22: 79-108.
- BRAUER (G.), GRODEN (C.), DELLING (G.), KUPCZIK (K.), MBUA (E.), SCHULTZ (M.) 2003, Pathological alterations in the archaic *Homo sapiens* cranium from Eliye Springs, Kenya, *American Journal of Physical Anthropology* 120: 200-204.
- BROADFIELD (D.C.), HOLLOWAY (R.L.), MOWBRAY (K.), SILVERS (A.), YUAN (M.S.), MÁRQUEZ (S.) 2001, Endocast of Sambungmacan 3, a new *Homo erectus* from Indonesia, *Anatomical Record* 262: 369-379.
- CLEGG (M.), AIELLO (L.) 1999, A comparison of the Nariokotome *Homo erectus* with juveniles from a modern human population, *American Journal of Physical Anthropology* 110: 81-93.
- COQUEUGNIOT (H.), JACOB (T.), HUBLIN (J.J.) 2001, Révision de l'âge individuel de l'enfant de Modjokerto (Java, Indonésie), *Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris*, n.s., 13 : 164.
- COQUEUGNIOT (H.), HUBLIN (J.J.), VEILLON (F.), HOUËT (F.), JACOB (T.) 2004, Early brain growth in *Homo erectus* and implications for cognitive ability, *Nature* 431: 299-302.
- DEAN (C.), LEAKEY (M.G.), REID (D.), SCHRENK (F.), SCHWARTZ (G.T.), STRINGER (C.), WALKER (A.) 2001, Growth processes in teeth distinguish modern humans from *Homo erectus* and earlier hominins, *Nature* 414: 628-631.
- DELSON (E.), HARVATI (K.), REDDY (D.), MARCUS (L.F.), MOWBRAY (K.), SAWYER (G.J.), JACOB (T.), MÁRQUEZ (S.) 2001, The Sambungmacan 3 calvaria: a comparative morphometric and morphological analysis, *Anatomical Record* 262: 380-397.
- DÉTROIT (F.) 2002, *Origine et évolution des Homo sapiens en Asie du Sud-Est : descriptions et analyses morphométriques de nouveaux fossiles*, Thèse de doctorat, Muséum national d'histoire naturelle, Paris.
- DUBOIS (E.) 1936, Racial identity of *Homo soloensis* Oppenoorth (including *Homo modjokertensis* von Koenigswald and *Sinanthropus pekinensis* Davidson Black), *Koninklijke Akademie van Wetenschappen te Amsterdam* 34: 1180-1185.
- DURBAND (A.C.) 2006, Craniometric variation within the Pleistocene of Java: the Ngawi 1 cranium, *Human Evolution* 21: 193-201.
- FAZEKAS (I.G.), KOSA (F.) 1978, *Forensic fetal osteology*, Akadémiai Kiadó, Budapest.
- FEREMBACH (D.) 1962, *La nécropole épipaléolithique de Taforalt (Maroc oriental)*, Édita, Casablanca.
- FEREMBACH (D.) 1983, Bilan sur la fiabilité des techniques de détermination de l'âge à partir du squelette, *Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris* 10 : 435-440.
- GAULD (S.C.) 1996, Allometric patterns of cranial bone thickness in fossil hominids, *American Journal of Physical Anthropology* 100: 411-426.
- GRIMAUD-HERVÉ (D.) 1986, The parietal bone of Indonesian *Homo erectus*, *Human Evolution* 1: 167-182.
- GRIMAUD-HERVÉ (D.) 1997, *L'évolution de l'encéphale chez l'Homo erectus et l'Homo sapiens : exemples de l'Asie et de l'Europe*, Cahiers de Paléanthropologie, CNRS, Paris.
- GRÜN (R.), THORNE (A.) 1997, Dating the Ngandong humans, *Science* 276: 1575.

- HERSHKOVITZ (I.), LATIMER (B.), DUTOUR (O.), JELLEMA (L.M.), WISH-BARATZ (S.), ROTHSCHILD (C.), ROTHSCHID (B.M.) 1997, Why do we fail in aging the skull from the sagittal suture? *American Journal of Physical Anthropology* 103: 393-399.
- HUBLIN (J.J.) 1978, *Le torus occipital transverse et les structures associées : Évolution dans le genre Homo*, Thèse de doctorat, Université Pierre et Marie Curie, Paris VI, Paris.
- HUBLIN (J.J.) 1986, Some comments on the diagnostic features of *Homo erectus*, *Anthropos* (Brno) 23: 175-187.
- HUBLIN (J.J.) 1989, Les origines de l'homme de type moderne : Europe occidentale et Afrique du Nord, in G. Giacobini (ed.), *Hominidae, Actes du 2<sup>e</sup> Congrès international de Paléontologie humaine (Turin)*, Jaca Book, Milan, p. 223-230.
- HUBLIN (J.J.) 1991, *L'émergence des Homo sapiens archaïques : Afrique du Nord-Ouest et Europe occidentale*, Thèse d'état, Université Bordeaux I.
- HUBLIN (J.J.), COQUEUGNIOT (H.) 2006, Absolute or proportional brain size: that is the question, A reply to Leigh's (2006) comments, *Journal of Human Evolution* 50: 109-113.
- HUFFMAN (O.F.), ZAIM (Y.), KAPPELMAN (J.), RUEZ JR. (D.R.), DE VOS (J.), RIZAL (Y.), AZIZ (F.), HERTLER (C.) 2006, Relocation of the 1936 Mojokerto skull discovery site near Perning, East Java, *Journal of Human Evolution* 50: 431-451.
- JACOB (T.) 1967, *Some problems pertaining to the racial history of the Indonesian region*, Drukkerij Neerlandia, Utrecht.
- KENNEDY (G.E.) 1991, On the autapomorphic traits of *Homo erectus*, *Journal of Human Evolution* 20: 375-412.
- KIDDER (J.H.), DURBAND (A.C.) 2004, A re-evaluation of the metric diversity within *Homo erectus*, *Journal of Human Evolution* 46: 297-313.
- KROVITZ (G.E.), THOMPSON (J.L.), NELSON (A.J.) 2003, Hominid growth and development from australopithecines to Middle Pleistocene *Homo*, in J.L. Thompson, G.E. Krovitz, A.J. Nelson (eds), *Patterns of growth and development in the genus Homo*, Cambridge University Press, Cambridge, p. 271-292.
- LAHR (M.M.) 1994, The multiregional model of modern human origins: a reassessment of its morphological basis, *Journal of Human Evolution* 26: 23-56.
- LAHR (M.M.), WRIGHT (R.V.S.) 1996, The question of robusticity and the relationship between cranial size and shape in *Homo sapiens*, *Journal of Human Evolution* 31: 157-191.
- LE GROS CLARK (W.E.) 1964, *The fossil evidence for human evolution: an introduction to the study of Paleoanthropology*, 2nd edition, University of Chicago Press, Chicago.
- LEIGH (S.) 2006, Brain ontogeny and life history in *Homo erectus*, *Journal of Human Evolution* 50: 104-108.
- MÁRQUEZ (S.), MOWBRAY (K.), SAWYER (G.J.), JACOB (T.), SILVERS (A.) 2001, New fossil hominid calvaria from Indonesia - Sambungmacan 3, *Anatomical Record* 262: 344-368.
- MASSET (C.) 1971, Erreurs systématiques dans la détermination de l'âge par les sutures crâniennes, *Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris*, série XII, 7 : 85-105.
- O'HIGGINS (P.) 2000, Quantitative approaches to the study of craniofacial growth and evolution: advances in morphometric techniques, in P. O'Higgins, M. Cohn (eds), *Development, growth and evolution, Implications for the study of the hominid skeleton*, Academic Press, London, p. 165-185.
- OAKLEY (K.P.), CAMPBELL (B.G.), MOLLESON (T.I.) 1975, *Catalogue of Fossil Hominids: part III*, British Museum, London.
- RIGHTMIRE (G.P.) 1990, *The evolution of Homo erectus: comparative anatomical studies of an extinct human species*, Cambridge University Press, New York.
- RISÇUTIA (C.) 1975, A study of the Mojokerto infant calvarium, in R.H. Tuttle (ed.), *Paleoanthropology, Morphology and Paleoecology*, Mouton, La Hague, p. 373-375.
- ROHLF (F.J.) 2001, tpsDIG 1.31, <http://life.bio.sunysb.edu/morph/morphmet/tpsdig2w32.exe>.
- ROHLF (F.J.) 2005, tpsRelw 1.42, <http://life.bio.sunysb.edu/morph/morphmet/tpsrelw32.exe>.

- SANTA LUCA (A.P.) 1980, *The Ngandong fossil hominids*, Yale University Publication in Anthropology 78, p. 1-175.
- SCHEUER (L.), BLACK (S.) 2000, *Developmental juvenile osteology*, Academic Press, San Diego.
- SÉMAH (F.) 1986, Le peuplement ancien de Java, *Chronologie, L'Anthropologie* 90 : 359-400.
- SHAPIRO (D.), RICHTSMIEIER (J.T.) 1997, Brief communication: a sample of pediatric skulls available for study, *American Journal of Physical Anthropology* 103: 415-416.
- SMITH (P.) 1993, The physiological age of KNM-WT 15000, in A.C. Walker, R.E.F. Leakey (eds), *The Nariokotome Homo erectus skeleton*, Springer Verlag, Berlin, p. 195-220.
- SMITH (S.L.) 2004, Skeletal age, dental age, and the maturation of KNM-WT 15000, *American Journal of Physical Anthropology* 125: 105-120.
- SOKAL (R.R.), BRAUMANN (C.A.) 1980, Significance tests for coefficients of variation and variability profiles, *Systematic Zoology* 29: 50-66.
- SWISHER III (C.C.), CURTIS (G.H.), JACOB (T.), GETTY (A.G.), SUPRIJO (A.), WIDIASMORO 1994, Age of the earliest known hominids in Java, Indonesia, *Science* 263: 1118-1121.
- SWISHER III (C.C.), RINK (W.J.), ANTÓN (S.C.), SCHWARCZ (H.P.), CURTIS (G.H.), SUPRIJO (A.), WIDIASMORO 1996, Latest *Homo erectus* of Java: potential contemporaneity with *Homo sapiens* in southeast Asia, *Science* 274: 1870-1874.
- THOMPSON (J.L.), NELSON (A.J.) 2000, The place of Neandertals in the evolution of hominid patterns of growth and development, *Journal of Human Evolution* 38: 475-495.
- VON KOENIGSWALD (G.H.R.) 1940, *Neue Pithecanthropus funde*, Landsdrukkerij, Batavia.
- WEIDENREICH (F.) 1940, The *torus occipitalis* and related structures and their transformations in the course of human evolution, *Bulletin of the Geological Society of China* 19: 479-559.
- WEIDENREICH (F.) 1943, *The skull of Sinanthropus pekinensis: a comparative study of a primitive hominid skull*, *Palaeontologica Sinica* D 10, p. 1-484.
- WEIDENREICH (F.) 1951, Morphology of Solo man, *Anthropological Papers of the American Museum of National History* 43: 205-290.
- WIDIANTO (H.), GRIMAUD-HERVÉ (D.) 2000, Un nouveau crâne humain fossile dans le dôme de Sangiran (Java, Indonésie), *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris, Sciences Terre et Planètes* 320 : 883-888.
- WOOD (B.) 1984, The origin of *Homo erectus*, *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 69: 389-406
- WOOD (B.), LIEBERMAN (D.E.) 2001, Craniodental variation in *Paranthropus boisei*: a developmental and functional perspective, *American Journal of Physical Anthropology* 116: 13-25.
- WU (X.), POIRIER (F.E.) 1995, *Human evolution in China*, Oxford University Press, Oxford.
- YOKOYAMA (Y.), FALGUÈRES (C.), SÉMAH (F.), JACOB (T.), GRÜN (R.) 2008, Gamma-ray spectrometric dating of late *Homo erectus* skulls from Ngandong and Sambungmacan, Central Java, Indonesia, *Journal of Human Evolution* 55: 274-277.
- ZIHLMAN (A.), BOLTER (D.), BOESCH (C.) 2004, Wild chimpanzee dentition and its implications for assessing life history in immature hominin fossils, *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)* 101: 10541-10543.
- ZEITOUN (V.) 2000, Révision de l'espèce *Homo erectus* (Dubois 1893), *Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris*, n.s., 12, 1-2 : 1-200.