

Bulletins et mémoires
de la
Société d'Anthropologie de Paris

Bulletins et mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris

20 (1-2) | 2008
2008(1-2)

Diversité taxonomique des Hominidés fossiles en Asie : de nouvelles méthodes pour une vieille question

Taxonomic diversity of fossil Hominids In Asia: new methods for an old debate

S. Bouée et F. Détroit



Édition électronique

URL : <http://journals.openedition.org/bmsap/6017>
ISSN : 1777-5469

Éditeur

Société d'Anthropologie de Paris

Édition imprimée

Date de publication : 1 juin 2008
ISSN : 0037-8984

Référence électronique

S. Bouée et F. Détroit, « Diversité taxonomique des Hominidés fossiles en Asie : de nouvelles méthodes pour une vieille question », *Bulletins et mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris* [En ligne], 20 (1-2) | 2008, mis en ligne le 24 avril 2009, consulté le 22 avril 2019. URL : <http://journals.openedition.org/bmsap/6017>

DIVERSITÉ TAXONOMIQUE DES HOMINIDÉS FOSSILES EN ASIE : DE NOUVELLES MÉTHODES POUR UNE VIEILLE QUESTION

TAXONOMIC DIVERSITY OF FOSSIL HOMINIDS IN ASIA: NEW METHODS FOR AN OLD DEBATE

Stéphane BOUÉE¹, Florent DÉTROIT¹

RÉSUMÉ

Les objectifs de cette étude sont de déterminer si les fossiles d'Hominidés retrouvés en Asie du Sud-Est représentent un ou plusieurs taxons, d'identifier ceux-ci, de mesurer les distances entre ces taxons et de les comparer à celles existant entre des espèces et sous-espèces actuelles phylogénétiquement proches (grands singes).

Pour cela, nous avons utilisé les nouvelles méthodes de morphométrie géométrique. Vingt points repères tridimensionnels ont été numérisés sur un échantillon de 110 crânes : 18 spécimens fossiles issus d'Asie et datés de 6000 à 1 150 000 ans, 31 spécimens d'*Homo sapiens* actuels, 31 spécimens de chimpanzés et 30 spécimens de gorilles. La méthode Procruste a été appliquée afin de séparer la variable taille des variables de conformation.

Nous avons utilisé une nouvelle méthode originale en trois étapes, dans une démarche logique et objective. 1) La variabilité globale des quatre groupes a été explorée avec différents indices (variance, distances euclidiennes et de Manhattan). 2) Afin de s'affranchir des regroupement arbitraires de fossiles dans des catégories taxonomiques pré-établies, des analyses en composantes principales (ACP) et de classification (*Neighbor Joining* et UPGMA) ont permis d'identifier des sous-groupes au sein des quatre groupes (fossiles, *H. sapiens*, chimpanzés et gorilles). 3) Enfin, les distances de Mahalanobis entre ces différents sous-groupes ont été mesurées et comparées entre elles.

Les résultats montrent que la variabilité globale des fossiles est significativement supérieure à celle des *H. sapiens*. Elle est également supérieure, mais de manière non significative, à celle des chimpanzés d'une part et des gorilles d'autre part. Les méthodes de classification et d'ACP ont permis d'identifier deux groupes au sein de l'échantillon des fossiles : un groupe d'affinité *H. erectus* et un autre d'affinité *H. sapiens*. La plus grande distance de Mahalanobis est observée entre les gorilles et les *H. sapiens*, puis entre les chimpanzés et les *H. sapiens*. Suit la distance entre les chimpanzés et les gorilles, qui est très proche de celle entre les *H. sapiens* actuels et les *H. erectus*. Cette dernière est proche de la distance entre les *H. sapiens* fossiles et les *H. erectus*. En revanche, la distance entre les *H. sapiens* fossiles et actuels est nettement inférieure et est comparable aux distances observées entre les différents sous-groupes identifiés au sein des *H. sapiens* actuels, des chimpanzés et des gorilles.

Cette nouvelle méthode originale a permis de conclure que les fossiles étudiés appartiennent bien à deux taxons différents. Le premier (les *H. sapiens* fossiles) peut être considéré comme appartenant au même taxon que celui des hommes actuels. Le deuxième appartient à un taxon différent.

Mots-clés : Asie, *Homo erectus*, morphométrie géométrique, phylogénie, méthodes phénétiques, variabilité.

1. Département de préhistoire du Muséum national d'histoire naturelle, Institut de paléontologie humaine, 1 rue René Panhard, 75013 Paris, France, e-mail : esbouee@wanadoo.fr

ABSTRACT

The objectives of this study were to determine whether the fossils discovered in Asia belong to one or several taxa, to identify them and to compare the distances between them to the distances between actual groups and species of anthropoids.

For this purpose, we have used new geometric morphometric methods. Twenty three dimensional landmarks were digitized on 110 skulls: 18 fossils from Asia dated between 1,150,000 years and 6,000 BC, 31 modern *Homo sapiens*, 31 chimpanzees and 30 gorillas. Landmarks were registered by Generalized Procrustes Analysis.

We used a logical and objective method with three steps. 1) The taxa variabilities were explored by using several distance indices (variance, Euclidean and Manhattan distances). 2) We have chosen not to arbitrarily group fossils in established taxonomic categories: Principal component analysis (PCA) and hierarchical classification methods (UPGMA and NJ) were applied to identify subgroups for each of the four taxa. Finally, Mahalanobis distances between identified groups and subgroups were calculated and compared between each other.

The overall variability was larger for the fossil group than for any of the three actual species, although the difference was statistically significant only for the comparison to the modern *H. sapiens*. Classification and PCA analysis identified two subgroups within the fossil group: one with an *H. sapiens* affinity and the other with an *H. erectus* affinity. The Mahalanobis distances were ordered as follows (decreasing order): gorilla/modern *H. sapiens*, chimpanzee/modern *H. sapiens*, chimpanzee/gorilla which was very similar to the distance between modern *H. sapiens* and *H. erectus*. This last distance was similar to the one between fossil *H. sapiens* and *H. erectus*. Distances between modern and fossil *H. sapiens* and between subgroups of actual species were similar and less than the preceding ones.

We finally concluded that the fossils belong to two different taxa. The first (fossil *H. sapiens*) belongs to the same taxon as modern *H. sapiens* and the second, *H. erectus*, is different.

Keywords: Asia, *Homo erectus*, geometric morphometrics, phylogeny, phenetic, variability.

INTRODUCTION

La classification des représentants de la lignée humaine est un sujet âprement discuté depuis que l'homme a réalisé que sa propre espèce avait des ancêtres. Concernant les deux derniers millions d'années, deux théories principales s'affrontent (Braüer 1992 ; Wolpoff 2000). Certains auteurs (*lumpers*) considèrent qu'une seule lignée taxonomique a évolué sur les deux derniers millions d'années et que l'espèce humaine actuelle est issue de l'évolution progressive de tous les fossiles identifiés sur cette période. Il s'agit du modèle multirégional. Cette position est devenue difficilement tenable au vu de l'unité taxonomique des hommes modernes. La position de ses défenseurs s'est donc modifiée. Les lignées géographiquement séparées, mais temporellement concomitantes, seraient restées interfécondes. Des flux génétiques auraient donc permis de garder une certaine unité et empêché toute spéciation de type allopatrique. D'autres auteurs (*splitters*) considèrent au contraire que les fossiles identifiés sur ces deux derniers millions

d'années appartiennent à des lignées différentes, dont une seule a conduit à l'espèce humaine actuelle, alors que les autres ont disparu. C'est le modèle avec remplacement, autrement nommé « *out of Africa* ». Celui-ci postule que l'homme moderne serait issu d'une population africaine ancestrale qui aurait colonisé le monde voilà 100 000 ans environ.

Si l'absence de filiation directe entre l'Homme de Néanderthal et l'*Homo sapiens* actuel semble aujourd'hui consensuelle, la question reste débattue en ce qui concerne l'Asie ou l'attribution taxonomique de certains fossiles est très discutée de par leurs associations de caractères morphologiques en mosaïque (Hublin 1986 ; Rightmire 1986 ; Turner, Chamberlain 1989 ; Braüer 1990 ; Braüer, Mbua 1992 ; Wolpoff 2000 ; Wolpoff *et al.* 2001 ; Braüer 2002 ; Déroit 2002a).

Certains fossiles asiatiques restent débattus quant à leur appartenance au taxon *Homo sapiens* ou *Homo erectus*. Certains auteurs attribuent les spécimens de Ngandong à *Homo erectus* (Braüer, Mbua 1992), lorsque d'autres estiment qu'ils appartiennent au taxon *Homo*

sapiens (Storm 1998). La position d'autres spécimens tels que Dali est également discutée (Détroit 2002a, b). Ces incertitudes sont un des arguments des multirégionalistes pour expliquer un gradualisme entre des formes avancées d'*Homo erectus* et anciennes d'*Homo sapiens* (Wolpoff 2000 ; Wolpoff *et al.* 2001).

Les méthodes d'analyse phénetique ont été utilisées en paléontologie humaine dans l'objectif de mesurer la variabilité des regroupements de fossiles et de la comparer à celle d'espèces actuelles (Kramer *et al.* 1995 ; Donnelly, Kramer 1999 ; Kramer, Konigsberg 1999 ; Aiello *et al.* 2000 ; Harvati 2003b ; Harvati *et al.* 2004). Un certain nombre de ces travaux se sont intéressés au cas de l'Asie (Kramer 1993 ; Kramer, Donnelly 1998). Ceux-ci étaient plutôt en faveur d'une continuité phylogénétique entre les spécimens de type *H. erectus* et ceux de type *H. sapiens* archaïques, car ces analyses concluaient à un regroupement de ces fossiles dans une même espèce. Des travaux plus récents sont toutefois en désaccord avec ces résultats et identifient les taxons *Homo sapiens* et *Homo erectus* comme étant clairement séparés l'un de l'autre tout en constituant chacun un groupe homogène de fossiles (Zeitoun 1996 ; Caparros 1998 ; Détroit 2002b ; Bruner 2004 ; Bruner *et al.* 2004).

Les analyses phénetiques ont récemment connu un bouleversement avec la morphométrie géométrique (Rohlf, Marcus 1993). Plusieurs méthodes ont été mises au point et permettent de prendre en compte les caractères géométriques étudiés de façon beaucoup plus rigoureuse et précise. L'effet de taille isométrique est individualisé et peut être analysé comme une variable propre, séparément des variables de conformation, caractérisant la géométrie des structures étudiées. Les structures anatomiques ainsi décomposées peuvent ensuite être reconstruites et comparées après que les analyses et modélisations aient été réalisées. Certains travaux utilisant les méthodes de morphométrie géométrique se sont axés sur l'étude des différences de conformation entre des groupes de fossiles établis a priori (Lockwood *et al.* 2002 ; Frieß 2003 ; Harvati 2003b ; Bruner 2004 ; Bruner *et al.* 2004). D'autres études ont démontré l'intérêt de la morphométrie géométrique dans le but d'identifier des taxons au sein des Hominidés fossiles (Aiello *et al.* 2000 ; Détroit 2002b ; Harvati 2003a).

Nous envisageons dans ce travail exploratoire une nouvelle méthode comportant trois étapes analytiques successives qui permettraient de caractériser au mieux les individus fossiles en ce qui concerne la question du nombre et de l'identification des taxons auxquels ils appartiennent.

Nous nous intéressons plus particulièrement aux fossiles découverts en Asie du Sud-Est dans le dernier million d'années et en particulier à la question de la « transition » *H. erectus*-*H. sapiens*.

OBJECTIFS

Les objectifs de cette étude sont :

- de savoir si des restes d'Hominidés fossiles retrouvés en Asie du Sud-Est représentent un ou plusieurs taxons ;

Puis, au cas où l'on conclurait à la présence de plusieurs taxons :

- d'identifier les taxons dans lesquels il serait possible de classer les fossiles ;
- de mesurer les distances entre ces différents taxons et de comparer ces distances à celles existant entre des espèces et sous-espèces actuelles phylogénétiquement proches (grands singes).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Principes

Ce travail constitue une phase exploratoire destinée à tester une nouvelle méthode visant à identifier et caractériser le ou les taxons auxquels appartiennent des spécimens fossiles.

L'échantillon d'Hominidés fossiles comporte des individus découverts en Asie dont certains sont attribués au taxon *Homo erectus* et d'autres à *Homo sapiens*. Ceux-ci ont été regroupés et considérés comme un ensemble de sujets dont une première série d'analyses doit déterminer s'ils appartiennent à un ou plusieurs taxons.

Pour cela, la variabilité de ce groupe d'Hominidés est successivement comparée à celle d'espèces proches : chimpanzés, gorilles et homme actuel. Au cas où cette variabilité serait significativement supérieure à celles d'un taxon proche (groupe contrôle), nous concluons alors à la présence de plusieurs taxons dans cet échantillon.

Une analyse exploratoire a ensuite pour but de déterminer combien de taxons sont présents et quels sont les individus attribuables à tel ou tel taxon. Des tests statistiques sont réalisés afin d'étudier la consistance des regroupements ainsi effectués.

Par la suite nous explorons les distances entre les groupes ainsi déterminés. Ces distances sont comparées à celles existant entre des taxons actuels pour lesquels

on connaît l'appartenance à des sous-espèces, espèces ou genres différents.

Au total ces analyses nous permettent d'appréhender l'existence ou non de différents taxons dans l'échantillon des fossiles (classiquement deux : *H. erectus* et *H. sapiens*), ainsi que l'importance des distances entre ces taxons.

Les tests statistiques utilisés sont non paramétriques et reposent sur des méthodes de rééchantillonnages (Edgington 1995). Ceci permet de s'affranchir de l'hypothèse de normalité des données et de prendre en compte des petits nombres d'individus, notamment parmi les fossiles.

Matériel

Le nombre et la caractérisation (sexe, origine géographique, spécification taxonomique) des spécimens étudiés sont restreints du fait du caractère exploratoire de notre travail.

Les taxons suivants ont été pris en compte :

– les Hominidés fossiles découverts en Asie représentent le groupe testé (dans lequel sont regroupés les individus classiquement attribués à *H. erectus* et à *H. sapiens*). Les moulages de 18 individus ont été numérisés et analysés (tabl. I). Tous proviennent des collections du Muséum national d'histoire naturelle

| Spécimen | Site | Pays | Partie anatomique | Attribution taxonomique | Datation (milliers d'années) |
|-----------------|-------------|------------------|---------------------------|-------------------------|------------------------------|
| Cohuna | Cohuna | Australie | Crâne + face | <i>H. sapiens</i> | 8 |
| Keilor | Keilor | Australie | Crâne + face | <i>H. sapiens</i> | 12 |
| Kow Swamp 1 | Kow Swamp | Australie | Calotte incomplète + face | <i>H. sapiens</i> | 9-10 |
| Wajak | Wajak | Indonésie | Crâne + face | <i>H. sapiens</i> | 6-8 |
| Ngandong 6 | Ngandong | Indonésie (Java) | Calotte incomplète | ? | 27-100 |
| Ngandong 7 | Ngandong | Indonésie (Java) | Calotte | ? | 27-100 |
| Ngandong 12 | Ngandong | Indonésie (Java) | Calotte incomplète | ? | 27-100 |
| Sangiran 17 | Sangiran | Indonésie (Java) | Calotte + face | <i>H. erectus</i> | 800 |
| Lang Cuom 12 | Lang Cuom | Vietnam | Calotte | <i>H. sapiens</i> | 6 |
| Lang Cuom x | Lang Cuom | Vietnam | Calotte | <i>H. sapiens</i> | 6 |
| Upper cave 101 | Zhoukoudian | Chine | Crâne + face | <i>H. sapiens</i> | 20-30 |
| Upper cave 103 | Zhoukoudian | Chine | Crâne + face | <i>H. sapiens</i> | 20-30 |
| Dali | Dali | Chine | Calotte | ? | 180-350 |
| Hexian | Hexian | Chine | Calotte | ? | 200-400 |
| Zhoukoudian III | Zhoukoudian | Chine | Calotte | <i>H. erectus</i> | 250-500 |
| Zhoukoudian XI | Zhoukoudian | Chine | Calotte | <i>H. erectus</i> | 250-500 |
| Zhoukoudian XII | Zhoukoudian | Chine | Calotte | <i>H. erectus</i> | 250-500 |
| Lantian | Lantian | Chine | Crâne + face | <i>H. erectus</i> | 750-1150* |

* <http://www-personal.une.edu.au/~pbrown3/gongwang.html>, consulté le 11 juillet 2008.

Tabl. I - Spécimens fossiles utilisés pour les analyses (Anton 2002 ; Dutour et al. 2005).

Table I—Fossil specimens analyzed in the study (Anton 2002; Dutour et al. 2005).

(MNHN), conservées à l'Institut de Paléontologie Humaine (IPH) ;

– les espèces « contrôle » suivantes (*tabl. II*) :

* chimpanzés (*Pan troglodytes*) : 31 individus ont été numérisés et pris en compte dans les analyses. Huit proviennent des collections de l'IPH (MNHN) et 23 des collections du Laboratoire d'Anatomie Comparée du MNHN ;

* gorilles (*Gorilla Gorilla*) : 30 individus ont été numérisés et pris en compte dans les analyses. Tous proviennent des collections du Laboratoire d'Anatomie Comparée (MNHN) ;

* l'homme actuel (*H. sapiens*) : 31 individus ont été numérisés et pris en compte dans les analyses. Tous proviennent de l'IPH (MNHN).

| Spécimen | Origine géographique | Sexe | | |
|-----------------------------|----------------------|-------|----------|----|
| | | Mâles | Femelles | ? |
| <i>Pan troglodytes</i> * ** | Afrique | 9 | 6 | 16 |
| <i>Gorilla</i> ** | Afrique | 16 | 14 | 0 |
| <i>Homo sapiens</i> * | Europe | | | 7 |
| <i>Homo sapiens</i> * | Asie | | | 6 |
| <i>Homo sapiens</i> * | Afrique | | | 8 |
| <i>Homo sapiens</i> * | Océanie | | | 5 |
| <i>Homo sapiens</i> * | Amérique du Sud | | | 5 |

* Laboratoire d'Anatomie Comparée du Muséum national d'histoire naturelle

** Institut de Paléontologie Humaine (Muséum national d'histoire naturelle)

Tabl. II - Specimens actuels utilisés pour les analyses.

Table II—Modern specimens used for the analyses.

Acquisition des données

Les crânes ont été numérisés avec un microscribe® : les coordonnées de 20 points repères ont été acquises en trois dimensions (*tabl. III*). Nous avons en particulier sélectionné des points repères identifiés comme ayant un signal permettant de discriminer des populations actuelles d'*Homo sapiens* dans le travail d'Harvati (2006).

Ensuite, les paramètres de taille et de conformation ont été séparés en utilisant la méthode GPA (*generalized Procruste analysis*) de Rohlf (1990) et un raffinement méthodologique développé par Bookstein (1991), les *partial warps*, afin de tenir compte d'éventuelles différences entre les résultats obtenus avec ces deux méthodes.

La taille centroïde est définie par la racine carrée de la somme des carrés des écarts entre chacun des points et leur centre de gravité. Les coordonnées sont alors ajustées sur cette taille et l'on obtient ainsi une variable représentant la taille et 3*p variables représentées par les trois coordonnées des p points repères. Il reste enfin à opérer des translations et des rotations des crânes les uns

par rapport aux autres afin de les centrer les uns par rapport aux autres. Ceci est effectué par itérations successives, dont le critère d'ajustement est la somme des carrés des écarts entre chaque paire de points des individus et un individu moyen calculé sur l'ensemble de l'échantillon.

L'analyse par GPA a été réalisée avec l'environnement statistique R© version 2.4.1 (R Development Core Team 2006) et le package *shapes* de Dryden (2006). Les objets ont été projetés dans un espace euclidien tangent à l'espace de Kendall en utilisant l'option « *approx tangent = FALSE* » de la fonction GPA du package *shapes*. Les *partial warps* ont été calculées avec les modules *simpleThreeD* et *ThreeDPCA6* du logiciel IMP de HD Sheets.

Bookstein (1991) décrit trois types de points en morphométrie géométrique selon la précision de leur définition topologique. Les points de type 1 sont parfaitement définis par des structures anatomiques telles que des intersections de sutures osseuses. Ceux du type 3 sont définis par des caractéristiques locales telles que l'extrémité d'une courbure ou la localisation la plus distante d'une autre structure. Les points de type 2 ont une définition intermédiaire et sont, par exemple, l'extrémité

d'une structure osseuse. La plupart des points que nous avons pris en compte sont du type 1 ou 2 mais certains sont du type 3 (*tabl. III*).

Les spécimens fossiles sur lesquels nous avons travaillé sont parcellaires et présentent des points manquants. Or les analyses que nous effectuons imposent de n'avoir aucune observation manquante. Ce problème a été contourné de la façon suivante en deux phases successives :

– d'abord en faisant un compromis entre le nombre de fossiles disponibles et le nombre de points pris en compte. Nous avons numérisé 40 points repères sur 25 spécimens, mais seuls 18 fossiles et 20 points repères ont été finalement retenus pour les analyses afin que chaque spécimen comporte tous les points médians et au moins un des deux points symétriques ;

– nous avons ensuite reconstitué les points symétriques manquants avec leur homologue controlatéral.

Pour cela, le symétrique de chaque crâne a été calculé en remplaçant l'une des trois coordonnées de chaque point par son négatif. Puis les paires de crânes symétriques ainsi obtenues ont été superposées selon la méthode des moindres carrés (GPA). L'individu consensus a été calculé sans ajustement sur la taille centroïde et nous avons ensuite travaillé sur ces individus consensus. Cette procédure a été réalisée pour les 20 points repères, sur les 18 fossiles et également sur les hommes actuels et les grands singes afin que les données soient comparables. Les calculs ont été effectués avec le logiciel Morpheus© (Slice 1998).

Tous les points symétriques sont ainsi des points reconstitués comme étant les points moyens entre les deux points symétriques. Cette procédure est habituellement utilisée lors d'analyses sur des points symétriques sur des fossiles (Baab 2008 ; Gonzalez-Jose *et al.* 2008).

| Nom du point | Numéro | Description du point | Type |
|------------------|----------|---|------|
| Euryon | 1 et 2 | Point marquant la largeur crânienne maximale, sur le pariétal ou le temporal | 3 |
| Opisthocranion | 3 | Point de l'occipital marquant la longueur crânienne maximale (depuis la glabelle) sur le plan sagittal | 3 |
| Inion | 4 | Point de rencontre des lignes nuchales supérieures sur le plan sagittal | 1 |
| Astérion | 5 et 6 | Point triple à l'intersection des sutures pariéto-temporale et lambdoïde | 1 |
| Mastoidal | 7 et 8 | Point marquant l'extrémité du processus mastoïdien | 2 |
| Porion | 9 et 10 | Point situé sur le toit du méat auditif, à la verticale de l'ouverture de celui-ci | 3 |
| Lambda | 11 | Point triple à la rencontre des sutures sagittale et lambdoïde, sur le plan sagittal | 1 |
| Bregma | 12 | Point triple à la rencontre des sutures coronale et sagittale, sur le plan sagittal | 1 |
| Frontotemporal | 13 et 14 | Point marquant la largeur frontale minimale, sur la ligne d'insertion du muscle temporal | 3 |
| Supraglabellaire | 15 | Point d'inflexion maximale du sulcus post-orbitaire, sur le plan sagittal | 2 |
| Glabelle | 16 | Point médian le plus saillant au-dessus de la suture naso-frontale entre les arcades orbitaires | 2 |
| Stéphanion | 17 et 18 | Point d'intersection entre la ligne supérieure d'insertion du muscle temporal et de la suture coronale (supra-stéphanion) | 1 |
| Coronion | 19 et 20 | Point de la suture coronale marquant la largeur crânienne maximale à ce niveau | 3 |

Tabl. III - Points repères utilisés.

Table III—Landmarks used for the analysis.

Analyses

Les fossiles constituent-ils un ou plusieurs taxons ?

Les analyses suivantes ont été réalisées avec le logiciel R© (R Development Core Team 2006) et les packages *shapes* de Dryden (2006), *ape* de Paradis *et al.* (2006) et *cluster* de Maechler *et al.* (2005).

Plusieurs méthodes ont été utilisées :

- pour chacun des groupes étudiés les distances euclidiennes ont été calculées entre toutes les paires d'individus (*H. sapiens* actuels, chimpanzés, gorilles et Hominidés fossiles). Puis la moyenne de ces distances par groupe a été calculée. Ensuite, nous avons calculé la différence entre la distance moyenne des fossiles et celle de chacun des trois groupes témoins. Un résultat supérieur à zéro est en faveur d'une variabilité supérieure dans le groupe des fossiles, comparativement à celle du groupe témoin ;

- la même procédure a été effectuée en utilisant la distance de Manhattan ;

- la somme des variances (trace de la matrice de variance-covariance) a été calculée pour chacun des groupes, puis les différences entre le résultat obtenu pour le groupe fossile et chacun des trois autres (*H. sapiens* actuels, chimpanzés et gorilles) ont été calculées.

La significativité statistique des différences obtenues a été testée de la façon suivante. Les individus appartenant à chacun des deux groupes testés (fossiles et groupe contrôle) ont été mélangés puis ré-attribués aléatoirement à deux groupes fictifs comprenant les mêmes nombres d'individus que ceux d'origine. Cette procédure a été répétée un grand nombre de fois (10 000) afin d'obtenir une densité de probabilité des différences calculées (l'espérance de la moyenne de cette densité de probabilité est égale à 0). Chaque différence entre les deux groupes réels a été confrontée à la densité de probabilité des différences ainsi obtenue.

Ces calculs ont été réalisés sur les résidus Procruste issus de l'analyse par GPA, ainsi que sur les *partial warps* de Bookstein (1991).

Détermination du nombre de taxons

La deuxième étape a consisté à déterminer :

- le nombre de taxons présents ;
- les individus attribuables à chaque taxon.

Pour cela, plusieurs analyses ont été réalisées :

- des analyses en composantes principales (ACP) ont porté sur les *partial warps* de Bookstein. La distribution

des individus sur les axes principaux de l'ACP permet de visualiser l'existence ou non de groupes d'individus. Cette méthode est toutefois limitée par l'interprétation subjective des graphiques représentant les axes principaux visualisés deux par deux ;

- des analyses de classification hiérarchique ont été utilisées à partir des *partial warps* de Bookstein : l'UPGMA (*Unweight Pair Group Method with Arithmetic mean*) et le *Neighbor Joining* (NJ). Cependant, ces analyses ne comportent pas de critères permettant d'estimer de combien de groupes homogènes est constitué l'échantillon des spécimens. Pour remédier à cela, nous avons examiné les longueurs des branches des arbres reconstitués. Afin de déterminer si une branche est courte ou longue, nous avons utilisé une méthode de rééchantillonnage aléatoire. Les points repères des spécimens ont été aléatoirement mélangés et ré-attribués à des individus hypothétiques (chimères). Cette procédure a été répétée 1000 fois. Pour chaque groupe ainsi constitué, une analyse par UPGMA et NJ a été faite. Ces individus étant des chimères reconstituées aléatoirement, les résultats des analyses conduisent à des phénogrammes aléatoires dans lesquels les branches ne conduisent à aucun cluster de sujets. Toutes les longueurs de branches de tous les arbres ainsi reconstitués ont été comparées à celles du phénogramme obtenu sur les données réelles initiales. Sur ce phénogramme, nous avons considéré qu'une branche isole un cluster si sa longueur excède le 95^e percentile de l'ensemble des longueurs des branches calculées sur les phénogrammes aléatoires. Les branches dont la longueur est significativement supérieure ($p < 0,05\%$) à celles obtenues sur des individus chimériques sont délimitées par les nœuds numérotés.

Analyse de la distance entre les taxons identifiés

À l'issue des analyses précédentes nous avons obtenu plusieurs groupes homogènes de fossiles. Nous avons ensuite calculé les distances de Mahalanobis entre ces groupes en tenant compte de la correction du biais rapporté par Marcus (Marcus 1993).

RÉSULTATS

Les fossiles constituent-ils un ou plusieurs taxons ?

La figure 1 rapporte la somme des variances des résidus Procruste de conformation pour les taxons étudiés. Nous avons rajouté un groupe composite de comparaison

comprenant les chimpanzés et les hommes actuels afin de s'assurer que la variabilité de ce groupe est bien supérieure à celle des autres taxons, ce qui est vérifié.

Mis à part ce groupe de comparaison, celui comprenant les Hominidés fossiles a la variabilité la plus importante. Les autres groupes sont, par ordre d'importance de leur variabilité, les chimpanzés, les gorilles et enfin les hommes actuels qui présentent la variabilité la plus faible. Ces résultats sont retrouvés quels que soient la méthode employée (GPA ou *partial warps*) et le critère de variabilité utilisé (somme des variances, distances euclidiennes ou de Manhattan).

Nous avons ensuite testé la significativité des différences observées entre les variabilités de ces groupes. Quels que soient l'indice choisi (somme des variances, moyenne des distances euclidiennes ou de Manhattan) et la méthode (GPA ou *partial warps*), la variabilité des fossiles est significativement supérieure à celle des *H. sapiens*.

La même analyse a été réalisée en comparant les fossiles aux chimpanzés et aux gorilles. La variabilité des fossiles est toujours supérieure à celle des chimpanzés et des gorilles mais les résultats des tests statistiques ne sont plus significatifs.

Nous avons également réalisé ces comparaisons entre les taxons « contrôle » (hommes actuels *versus* chimpanzés, hommes actuels *versus* gorilles et gorilles *versus* chimpanzés). La variabilité des gorilles et celle des chimpanzés sont significativement supérieures à celle des hommes actuels dans tous les cas. Ces différences sont toutes statistiquement significatives ($p < 0,05$), sauf en utilisant la distance de Manhattan sur les résidus Procruste. La variabilité des chimpanzés est toujours supérieure à celle des gorilles mais jamais de façon significative.

Finalement nous avons considéré que la variabilité des Hominidés fossiles était suffisamment importante pour poursuivre les analyses, afin de déterminer le nombre de taxons compris dans ce groupe.

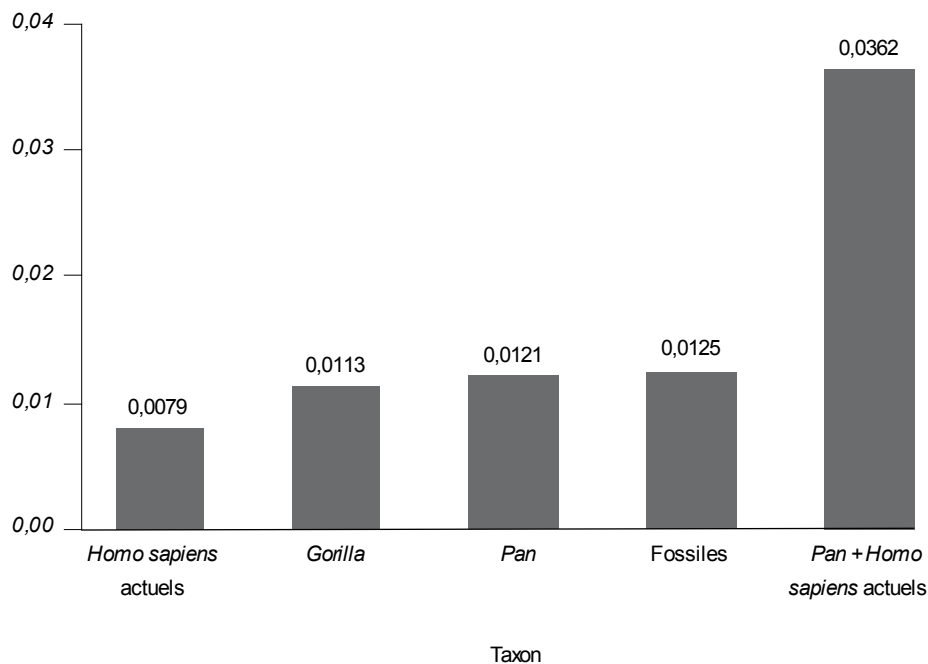


Fig. 1 - Sommes des variances des variables obtenues après analyse de type GPA des groupes étudiés (les fossiles sont les 18 spécimens fossiles et les autres taxons sont les spécimens appartenant aux taxons actuels : Homo sapiens actuels, Pan et Gorilla).

Fig. 1—Amount of variance in the shape data obtained from the GPA on the studied groups.

Détermination du nombre de taxons

Une analyse en composantes principales a été réalisée sur les 53 variables correspondant aux *partial warps* de Bookstein. La représentation graphique des individus selon les deux premières composantes est rapportée dans la figure 2. Celles-ci représentent 56,4 % de la variance totale des 53 variables.

On distingue clairement deux groupes de sujets selon leur position sur le premier axe :

– le premier groupe comprend les spécimens Zhoukoudian III, XI, XII, Ngandong 6, 7 et 12, Sangiran 17, Dali, Hexian et Lantian qui se situent au niveau des valeurs positives du premier axe ;

– le deuxième groupe comprend les spécimens Zhoukoudian 101, 103, Lang Cuom x et 12, Kow Swamp, Cohuna, Keilor et Wadjak 1, au niveau des valeurs négatives du premier axe.

Le premier groupe est donc constitué des spécimens généralement attribués au taxon *H. erectus*, ainsi que des sujets dont le statut taxonomique est sujet à discussion (Dali et Ngandong). Le second groupe comporte les spécimens habituellement attribués au taxon *H. sapiens*.

Les deux types d'analyse de classifications NJ et UPGMA ont été réalisés sur les *partial warps* de Bookstein (fig. 3). Les branches dont la longueur est significativement supérieure ($p < 0,05$ %) à celles obtenues sur des individus chimériques sont délimitées par les nœuds numérotés (cf. Matériel et méthodes).

Avec l'analyse par NJ, les branches significatives sont les suivantes : 4-10 (longueur = 11,7), 3-4 (11,3) et 2-11 (9,8).

On distingue deux principaux groupes ayant la même composition que ceux identifiés lors de l'ACP (fig. 2).

On distingue par ailleurs un sous-groupe parmi les *H. erectus* composé des individus Zhoukoudian III, XI et Ngandong 6. On distingue également un sous-groupe parmi les *H. sapiens*, composé de deux individus : Kow Swamp et Cohuna.

Avec l'UPGMA, les branches significatives sont : 4-5 (19,4), 14-15 (11,3), 2-3 (9,8), 2-12 (8,8), 10-11 (7,9) et 3-4 (7,8). Bien que les branches significatives soient plus nombreuses, on observe ici aussi une segmentation entre les deux groupes identifiés par les deux autres méthodes.

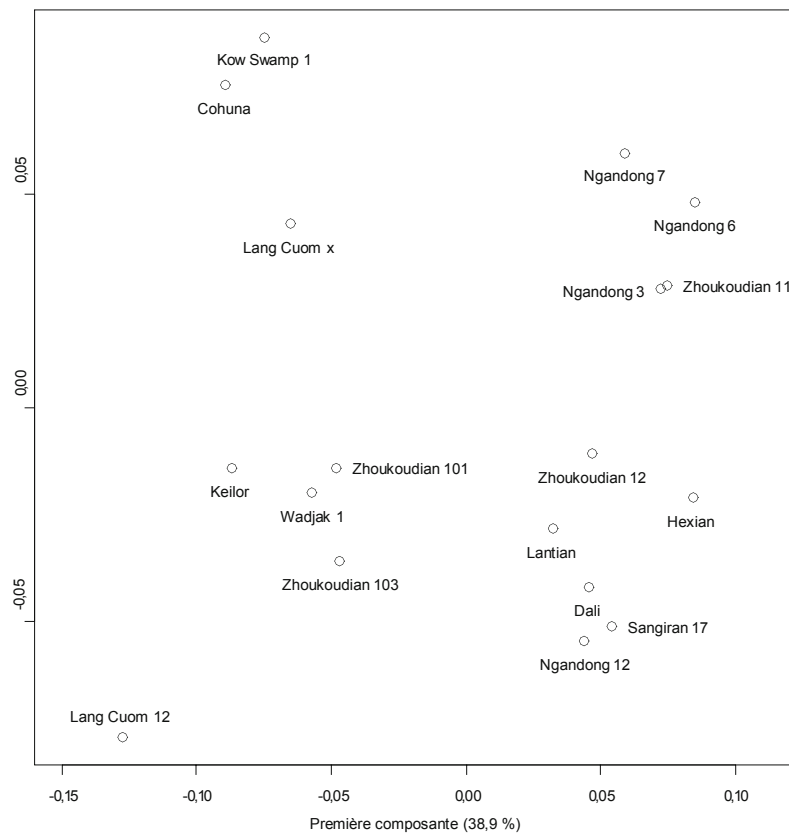


Fig. 2 - Représentation des deux premiers axes de l'ACP réalisée sur les *partial warps* des fossiles.

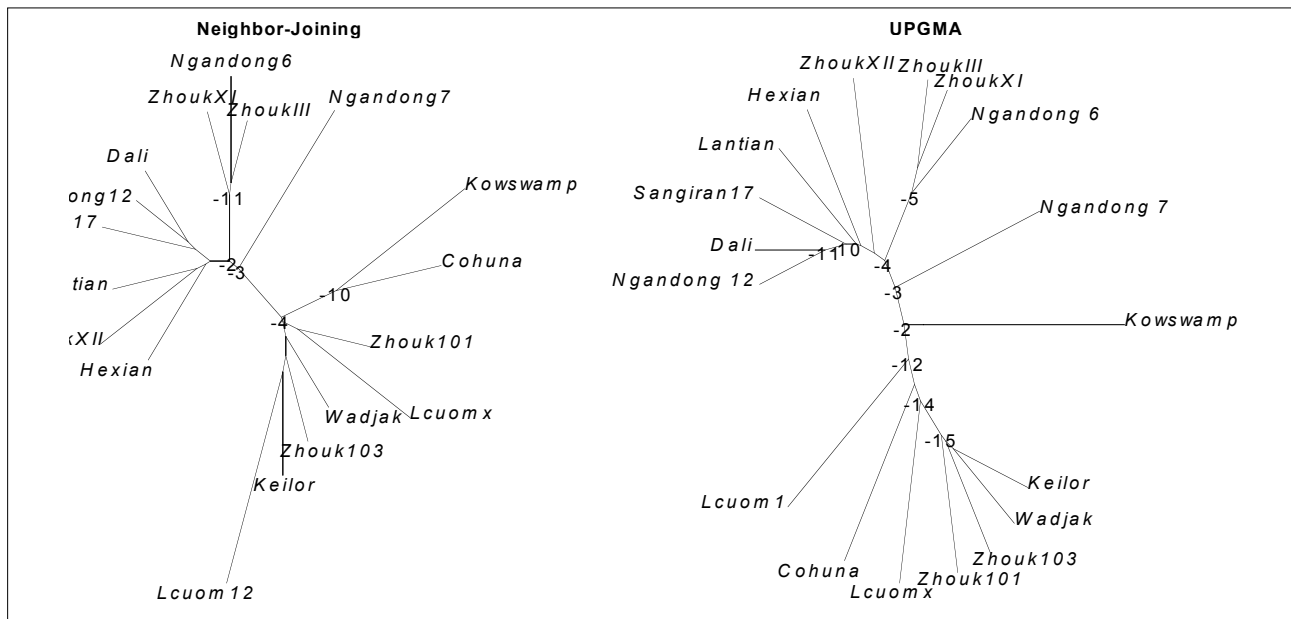
Fig. 2—Principal components analysis, fossil positions on PCs 1 and 2 (analysis on the *partial warps*).

Nous avons finalement choisi de segmenter les Hominidés fossiles en deux groupes :

– le premier groupe comprend les spécimens Zhoukoudian III, XI, XII, Ngandong 6, 7 et 12, Sangiran 17, Dali, Hexian et Lantian ;

– le deuxième groupe comprend les spécimens Zhoukoudian 101, 103, Lang Cuom x et 12, Kow Swamp, Cohuna, Keilor et Wadjak 1.

Par convention, nous nommerons désormais ce premier groupe *H. erectus* et le second groupe « *H. sapiens* fossiles ».



Les nœuds numérotés délimitent les branches dont la longueur est supérieure au 95^e percentile de branches observées sur 1000 analyses identiques mais réalisées sur des individus composés de combinaisons aléatoires des points (cf. Matériel et méthodes)

Fig. 3 - Phénogrammes des fossiles.

Fig. 3—Phenograms of the fossils.

Analyse de la distance entre les taxons étudiés

Fossiles

Variable taille

Les tailles centroïdes des deux groupes de fossiles identifiés (367,3 pour les *H. erectus* et 368,6 pour les *H. sapiens* fossiles) ne sont statistiquement pas différentes ($p = 0,8$).

Variables forme

En ce qui concerne la variable forme, la différence entre les deux groupes de fossiles identifiés est statistiquement significative ($p < 0,0001$).

Les différences de conformation associées à la première composante séparant les individus de type *H. erectus* et ceux du groupe *H. sapiens* fossiles sont illustrées dans la figure 4.

En comparaison avec le groupe de type *H. erectus*, on observe pour celui de type *H. sapiens* fossiles :

- une augmentation de la hauteur du crâne :
 - * le bregma est plus haut, ainsi que les euryons ;
 - * les porions et mastoïdaux sont plus bas ;
 - * inion et opisthocranion sont plus éloignés l'un de l'autre.

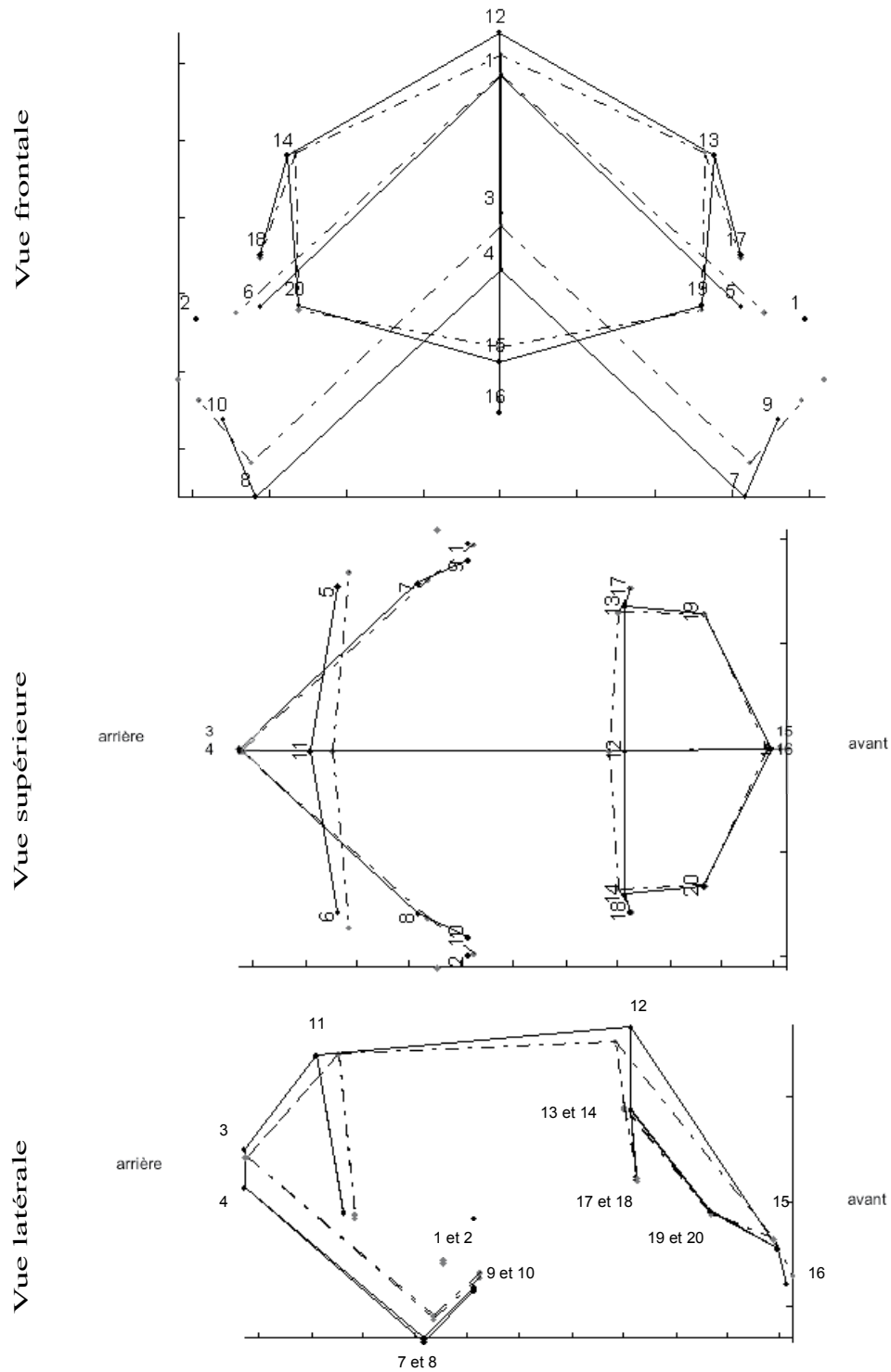


Fig. 4 - Différences de conformation associées à la première composante principale de l'ACP sur les 18 spécimens fossiles : individu de type H. sapiens en traits pleins (points noirs) et de type H. erectus en pointillés (points gris).

Fig. 4—First principal component superimposed, mean configuration of fossils (black dots and black lines), fossil H. sapiens and fossil H. erectus (grey dots and dotted lines).

– une diminution générale de la largeur du crâne : les points droits et gauches des euryons, porions, mastoïdaux et frontotemporaux sont plus rapprochés ;

– un allongement de la voûte se répercutant notamment au niveau du pariétal (lambda et bregma sont plus éloignés).

Le point dont l'amplitude de la modification est la plus importante est l'euryon, qui passe d'une position basse, postérieure et externe pour le groupe de type *H. erectus* à une position plus haute, antérieure et interne pour le groupe *H. sapiens*.

La même série d'analyses a été réalisée sur les *H. sapiens* actuels, les chimpanzés et les gorilles.

H. sapiens actuels

Les *H. sapiens* actuels ont ainsi été partitionnés en trois groupes :

– un groupe de quatre individus : trois d'origine asiatique et un d'origine américaine ;

– un groupe de 17 individus : six d'origine africaine, un européen, trois américains, deux asiatiques et cinq océaniens ;

– un groupe de 10 individus : deux africains, six européens, un asiatique et un américain.

Variable taille

Il existe une différence statistiquement significative entre la variable de taille du deuxième (367,4) et du troisième groupe (351,4). En revanche, les moyennes des tailles centroïdes entre le premier (360,2) et le deuxième et entre le premier et le troisième groupe ne sont statistiquement pas différentes.

Variables forme

L'analyse de variance montre que les différences entre chacune des trois paires possibles de ces trois groupes sont toutes statistiquement significatives ($p < 0,05$).

Pan

Les chimpanzés ont été partitionnés en trois groupes de respectivement 22, six et trois individus.

Variable taille

Les tailles centroïdes entre les trois groupes identifiés ne sont statistiquement pas différentes.

Variables forme

Les différences entre chacune des trois paires possibles de ces trois groupes sont toutes statistiquement significatives ($p < 0,05$).

Gorilla

Les analyses ont identifiés deux groupes de gorilles : un groupe de mâles et un groupe de femelles, ce qui était attendu compte tenu du fort dimorphisme sexuel dans cette espèce.

Variable taille

Il existe une différence statistiquement significative entre les tailles centroïdes des groupes de mâles (324,9) et de femelles (282).

Variables forme

La différence de forme entre ces deux groupes est statistiquement significative ($p < 0,05$).

Comparaisons intertaxons portant sur les variables de forme

Le tableau IV rapporte les distances de Mahalanobis entre les groupes et taxons identifiés, les densités de probabilité et les intervalles de confiance à 95 % obtenues par *bootstrap* de ces distances.

Les distances les plus importantes sont observées entre les gorilles et les hommes actuels (2,87), entre les chimpanzés et les hommes actuels (2,25), puis entre les gorilles et les chimpanzés (1,34). Cette dernière distance est néanmoins très proche (légèrement inférieure) de celle existant entre les *H. erectus* et les *H. sapiens* actuels (1,36). Les distances les plus faibles sont celles entre les différents sous-groupes d'hommes actuels, de gorilles et de chimpanzés (entre 0,5 et 0,71).

La distance entre les *H. sapiens* fossiles et actuels (0,59) est comparable à celles existant entre des sous-groupes de chimpanzés, de gorilles et d'hommes actuels (entre 0,5 et 0,71). En revanche, la distance entre les *H. sapiens* fossiles et les *H. erectus* est nettement supérieure (1,07) et l'intervalle de confiance à 95 % de cette distance ne recouvre pas ceux des distances entre les sous-groupes de chimpanzés, de gorilles et d'hommes actuels.

| Groupes comparés | Moyenne | Intervalle de confiance à 95 % | |
|--|---------|--------------------------------|-------------------|
| | | Limite inférieure | Limite supérieure |
| <i>Gorilla/Homo sapiens</i> actuels | 3,00 | 2,94 | 3,06 |
| <i>Homo sapiens</i> actuels/ <i>Pan</i> | 2,36 | 2,28 | 2,44 |
| <i>Gorilla/Pan</i> | 1,34 | 1,16 | 1,52 |
| Fossiles de type <i>H. sapiens</i> /fossiles de type <i>H. erectus</i> | 1,07 | 0,96 | 1,19 |
| Fossiles de type <i>H. sapiens</i> / <i>Homo sapiens</i> actuels | 0,59 | 0,46 | 0,71 |
| <i>Homo sapiens</i> actuels/fossiles de type <i>H. erectus</i> | 1,36 | 1,27 | 1,44 |
| <i>Homo sapiens</i> actuels groupe 1/groupe 2 | 0,60 | 0,50 | 0,70 |
| <i>Homo sapiens</i> actuels groupe 1/groupe 3 | 0,62 | 0,52 | 0,73 |
| <i>Homo sapiens</i> actuels groupe 2/groupe 3 | 0,50 | 0,38 | 0,61 |
| <i>Pan</i> groupe 1/groupe 2 | 0,57 | 0,44 | 0,70 |
| <i>Pan</i> groupe 1/groupe 3 | 0,44 | 0,33 | 0,63 |
| <i>Pan</i> groupe 2/groupe 3 | 0,70 | 0,56 | 0,85 |
| <i>Gorilla</i> groupe 1/groupe 2 | 0,71 | 0,58 | 0,82 |

Tabl. IV - Distances de Mahalanobis entre les groupes identifiés.

Table IV—Mahalanobis distances between the identified groups.

DISCUSSION

Cette étude avait pour but d'explorer la variabilité d'un échantillon d'Hominidés fossiles afin de déterminer si ceux-ci peuvent être segmentés en plusieurs groupes et de comparer les distances entre ces groupes à celles existant entre des populations et espèces actuelles connues. Ces fossiles ont été découverts en Asie et datés d'environ 1 150 000 à 6000 ans.

Synthèse des résultats

Les résultats de notre travail montrent que :

– la diversité au sein des fossiles est significativement supérieure à celle de l'échantillon des *H. sapiens* actuels. Cette différence est statistiquement significative.

La diversité au sein des fossiles est également supérieure à celle de l'échantillon des chimpanzés et à celle de l'échantillon des gorilles, mais les différences ne sont pas statistiquement significatives ;

– les méthodes de classification et l'ACP segmentent l'échantillon de fossiles en deux groupes et les résultats des différentes méthodes utilisées concordent ;

– la distance entre le groupe des fossiles de type *H. sapiens* et l'échantillon des *H. sapiens* actuels est faible et similaire aux distances observées au sein des taxons actuels : 1) entre les trois sous-groupes identifiés dans l'échantillon des *H. sapiens* actuels, 2) entre les sous-groupes identifiés au sein des chimpanzés et 3) entre les deux sous-groupes de gorilles, mâles et femelles ;

– la distance entre le groupe de fossiles de type *H. erectus* et celui de type *H. sapiens* fossiles est

significativement supérieure à celles observées entre les sous-groupes identifiés au sein des taxons actuels.

On peut donc en conclure que les fossiles considérés appartiennent bien à deux taxons différents. Le premier (que nous avons nommé *H. sapiens* fossiles) peut être considéré comme appartenant au même taxon que celui des hommes actuels. Le second appartient à un taxon différent (de type *H. erectus*).

Mise en perspective avec les travaux antérieurs

Selon le modèle multirégional, un processus d'évolution graduelle et continue permettrait de passer progressivement de formes d'*Homo erectus* à des formes d'*Homo sapiens* d'abord archaïques puis modernes, dans chaque région, grâce à un brassage génétique ininterrompu (Wolpoff 2000).

Certains fossiles chinois et indonésiens sont très discutés car ils présentent une morphologie en mosaïque. Ils montrent des caractères ancestraux (développement des reliefs sus-orbitaires, frontal fuyant...) associés à des traits anatomiques nettement plus dérivés (capacité crânienne importante, architecture de la voûte crânienne proche de celle des *Homo sapiens*) (Déroit 2002b).

Pour l'Indonésie, les nombreux spécimens de la série de Ngandong (Weidenreich 1951 ; Santa Luca 1980) ainsi que trois calottes crâniennes de Sambungmacan et celle de Ngawi sont également interprétés par certains comme des fossiles de transition entre les *Homo erectus* classiques locaux (du dôme de Sangiran notamment) et les *Homo sapiens* anatomiquement modernes de la région (Thorne, Wolpoff 1981). Notre travail attribue quant à lui les individus de Ngandong au taxon *Homo erectus*.

Pour certains chercheurs, tels que Thorne et Wolpoff, il est possible de voir, comme l'avait énoncé Weidenreich (1947), la persistance de caractères anatomiques régionaux depuis les *Homo erectus* jusqu'aux *Homo sapiens*, en passant par des formes intermédiaires (Wolpoff *et al.* 2001).

Les travaux précédents ont été discutés par des études récentes reposant sur des analyses cladistiques et phénétiques, dont certaines utilisent les méthodes de morphométrie géométrique.

Caparros (1998) a étudié la présence de 50 caractères morphologiques, essentiellement crâniens, sur 59 fossiles d'*H. habilis* aux *H. sapiens* anatomiquement modernes. On observe dans les résultats une remarquable homogénéité des *H. erectus* asiatiques qui apparaissent

comme un groupe monophylétique, dont la branche basale est relativement longue.

Zeitoun (1996, 2000) a pris en compte des caractères qualitatifs et quantitatifs dans des analyses cladistiques. Les variables quantitatives ont été discrétisées en leur attribuant une valeur ordinale. Cet auteur a pu ainsi reconstituer des arbres phylogénétiques qui montrent clairement que certains individus, habituellement attribués à *H. erectus* (Sangiran 2, 12, 17, Trinil 2 et KNMWT 15000), se situent sur une branche monophylétique. Une autre branche monophylétique est constituée d'individus attribués au taxon *H. sapiens*.

Dans les travaux réalisés par Bilsborough et Wood (1986, 1988), utilisant des méthodes de morphométrie classique, les distances les plus importantes sont celles observées entre les taxons *H. habilis* et *H. erectus*. Le taxon se rapprochant le plus des *H. sapiens* est celui des *H. erectus* asiatiques, puis celui des *H. erectus* africains et enfin celui des Néanderthaliens. Par ailleurs, les *H. erectus* africains (KNM-ER 3733, 3883 et OH9) sont aussi distants des *H. erectus* asiatiques que ceux-ci le sont des *H. sapiens* actuels.

Le travail réalisé par Déroit (2002b) utilise la morphométrie géométrique et identifie sur l'ACP une séparation nette entre deux groupes de spécimens : le premier groupe comprend les *H. sapiens* modernes et archaïques asiatiques et le second les *H. erectus* indonésiens et chinois et les spécimens africains plus anciens (*H. ergaster* et *habilis*).

Les analyses de morphométrie géométrique utilisées par Bruner ont été faites en deux dimensions (Bruner 2004 ; Bruner *et al.* 2004). L'auteur a néanmoins réalisé des analyses phénétiques de type UPGMA qui ont permis d'identifier des groupes homogènes et nettement séparés entre eux : des *H. sapiens* fossiles européens d'une part et un groupe de Néanderthaliens et d'*H. erectus* (Trinil 2, Sangiran, Salé, Zhoukoudian III, X et XII et Arago) d'autre part. Ce second groupe était lui-même segmenté en deux sous-groupes (*H. erectus* et Néanderthaliens).

Les résultats de notre travail sont en faveur d'une séparation taxonomique entre deux groupes de fossiles : certains de type *H. erectus* et d'autres de type *H. sapiens*.

Implications sur l'évolution de la lignée humaine en Asie

La problématique de notre travail est la question de la continuité évolutive des Hominidés ayant vécu en Asie entre le Pléistocène moyen et supérieur ou

bien le remplacement d'une population d'*H. erectus* par un autre taxon (*H. sapiens*) qui aurait migré depuis l'Afrique. Dans le premier cas, nous devrions observer une continuité de l'aspect anatomique des individus issus de cette fenêtre chronologique. Dans le second cas (remplacement), il devrait y avoir une modification rapide des caractéristiques anatomiques sur une période courte. Est-ce aussi simple ? On peut en effet imaginer la persistance d'une interfécondité entre deux populations différentes, l'une migrant d'Afrique et l'autre locale, auquel cas le remplacement de l'une par l'autre serait combiné dans une certaine mesure à un mélange entre ces deux populations. Selon l'importance de cette mixité, les modifications anatomiques seraient plus ou moins visibles. Si l'on observe une rupture franche sur les caractéristiques anatomiques des Hominidés en Asie, on peut en inférer le remplacement d'une population par une autre. En revanche, si les modifications sont moins évidentes, il devient plus difficile de conclure : mixité et/ou remplacement. L'hypothèse du remplacement rejoint le modèle des équilibres ponctués d'Eldredge et Gould (1972). Ces auteurs expliquent la succession des formes de trilobites, non par une évolution graduelle *in situ*, mais par des migrations dans un bassin marginal, où des isolats périphériques présentent une évolution rapide. Les formes résultantes prospèrent et envahissent la mer d'origine à la faveur de transgressions marines qui ont provoqué l'extinction de formes ancestrales. Maintenant, observons ce qui est connu et admis par presque tous pour le genre *Homo* depuis 2 millions d'années. Jusqu'à cette date, tous les fossiles ont été retrouvés en Afrique. Puis, on observe une dissémination progressive du genre *Homo* en Asie et en Europe. Par ailleurs, différents travaux en génétique s'accordent pour dire que la population d'origine de l'homme moderne aurait subi une réduction drastique du nombre d'individus (Cann *et al.* 1987 ; Thomson *et al.* 2000 ; Jobling *et al.* 2004). Nous retrouvons là le mécanisme évoqué par Eldredge et Gould dans le cadre des équilibres ponctués. Une population africaine aurait migré il y a 2 millions d'années et aurait ensuite évolué dans différents lieux éloignés les uns des autres. Cette dispersion géographique aurait été propice à une cladogenèse par un mécanisme de spéciation allopatrique. Les différentes populations dispersées restent interfécondes mais la distance géographique entraîne progressivement des divergences par sélection et dérive génétique. L'une des populations possède des caractéristiques lui conférant une supériorité sélective sur les autres, ce qui lui permet de les remplacer. Le modèle est similaire à celui d'Eldredge

et Gould mais les trilobites sont ici « remplacés » par le genre *Homo*.

Nos résultats sont en accord avec cette hypothèse. En effet, on observe deux groupes au sein de l'échantillon des fossiles, l'un proche de l'homme actuel et l'autre différent. Le premier groupe comprend des fossiles plus récents et le second des fossiles plus anciens. La distance observée entre les deux groupes de fossiles identifiés est supérieure à celle mesurée entre des groupes d'hommes actuels, de chimpanzés et de gorilles à un niveau infraspécifique. Elle est toutefois inférieure à celle existant entre les chimpanzés et les hommes actuels et comparable ou légèrement inférieure à celle entre les chimpanzés et les gorilles. On peut donc en déduire que le niveau taxonomique séparant ces deux groupes (*H. sapiens* fossiles et *H. erectus*) se situe entre un niveau générique et sous-spécifique.

Limites de notre travail et perspectives

Parmi les limites de notre travail, on doit insister sur l'absence de caractérisations taxonomiques infraspécifiques des chimpanzés et des gorilles. Les renseignements disponibles dans ces collections n'ont pas permis de caractériser la sous-espèce à laquelle appartiennent ces individus. Il n'a donc pas été possible de déterminer si les analyses visant à segmenter les chimpanzés et gorilles en sous-groupes permettaient de reconstituer l'appartenance taxonomique des chimpanzés. D'autres travaux ont montré la possibilité de reconstituer l'appartenance d'individus aux deux espèces, *Pan paniscus* et *Pan troglodytes*, par des calculs de distances avec la morphométrie géométrique. En revanche, ce résultat semble moins assuré au niveau de la sous-espèce (Harvati 2003a ; Millet 2003 ; Harvati *et al.* 2004). L'identification taxonomique des gorilles serait probablement fortement perturbée par le dimorphisme sexuel marqué de cette espèce. En ce qui concerne l'espèce humaine, on a vu que, grossièrement, l'origine géographique des individus pouvait être reconstituée par les méthodes de classification que nous avons utilisées. D'autres travaux sont arrivés à la même conclusion (Simonis-Sueur 2006).

L'information sur le sexe était rarement indiquée pour les chimpanzés et nous avons fait le choix de ne pas en tenir compte dans les analyses. En revanche, le fort dimorphisme sexuel des gorilles permet d'identifier le sexe des spécimens étudiés et nous a conduit à en tenir compte lors des analyses. Pour autant, il est certain que

l'influence du sexe et de l'âge, dans une moindre mesure (si l'on ne s'intéresse qu'à des sujets adultes), a une influence conséquente dans les différences de conformations entre les sujets.

Afin de pouvoir calculer la distance de Mahalanobis sans réduire la dimensionnalité de notre jeu de données, nous avons estimé la variance intra-groupe à partir de l'ensemble des taxons. Ceci suppose que les variances intra-groupes d'espèces aussi différentes que les chimpanzés, les gorilles et les hommes actuels soient identiques, ce qui est une hypothèse forte. Si celle-ci était fautive, les distances de Mahalanobis que nous avons calculées le seraient aussi. Cependant, ce qui nous importe ici est plus la comparaison des résultats entre différentes distances que l'exactitude de chaque distance. Harvati *et al.* (2005) ont montré que les distances de Mahalanobis différaient selon l'estimateur de la variance intra-groupe, mais que les comparaisons de distances n'en étaient que peu modifiées.

Les sujets de comparaison (chimpanzés, gorilles, *H. sapiens* actuels) ont vécu durant une période récente et courte (moins de deux siècles), alors que les fossiles sont répartis sur plusieurs dizaines, voire centaines, de millénaires. Or, une espèce évolue et des spécimens d'une même espèce ont une variabilité bien plus importante s'ils sont issus d'un horizon temporel large que s'ils sont contemporains. C'est pourquoi il est préférable, lors de comparaisons avec des fossiles, de choisir des groupes « contrôle » dont l'origine temporelle est relativement large, tout en étant certain qu'ils appartiennent au même taxon (Harvati 2003a). La plupart des travaux, comme le nôtre, ne prennent pas en compte cet aspect (Bilsborough, Wood 1986, 1988 ; Kramer 1993 ; Kramer, Donnelly 1998 ; Donnelly, Kramer 1999 ; Kramer, Konigsberg 1999).

Les résultats de ce travail nous confortent dans l'idée que la méthode employée peut être utilisée dans l'objectif assigné. Il convient maintenant de la développer en essayant de s'affranchir des limites citées.

Il conviendra tout d'abord d'augmenter le nombre de spécimens étudiés. Ceux-ci devront être identifiés

taxonomiquement, selon le sexe et si possible l'âge relatif. Ceci permettra d'infirmer ou de confirmer nos résultats et d'explorer l'existence ou non de sous-groupes individualisables au sein de celui des *H. erectus*.

La méthode que nous avons adoptée ne permet pas de reconstituer des arbres phylogénétiques car les variables employées sont quantitatives. Certains auteurs ont proposé de discrétiser les variables quantitatives afin de pouvoir les prendre en compte dans une analyse cladistique (Zeitoun 1996, 2000). Ceci nécessite que la distribution des variables quantitatives soit plurimodale ou de fixer des limites un peu arbitraires de *cut-off*. Un progrès a été récemment fait en permettant d'adapter la méthode cladistique à des variables quantitatives (Gonzalez-Jose *et al.* 2008 ; Goloboff *et al.* sous presse). D'autres méthodes de reconstruction phylogénétiques basées sur le maximum de vraisemblance et les méthodes bayésiennes pourraient être utilisées (voir par exemple Darlu, Tassy 1993).

Enfin, nous avons restreint cette étude à l'Asie et à la problématique de la transition entre *H. erectus* et *H. sapiens* dans cette région. À l'avenir, notre travail sera étendu en y incluant des spécimens appartenant *a priori* au genre *Homo* et découverts sur d'autres continents.

CONCLUSION

L'originalité de notre travail tient à l'utilisation de nouvelles méthodes de morphométrie géométrique afin d'aborder un problème âprement débattu. Nous avons de plus tenu à nous affranchir d'hypothèses arbitraires de regroupements d'individus dans des catégories prédéfinies. Les résultats apportent des réponses à la problématique de la continuité ou non entre *H. erectus* et *H. sapiens* en Asie et sont en faveur de la théorie du remplacement d'une population d'*H. erectus* asiatiques par une autre population migrante d'*H. sapiens*. Ils incitent à reproduire la méthode sur d'autres fossiles en enrichissant la taille et la caractérisation des échantillons, ainsi que les méthodes de reconstruction phylogénétique employées.

BIBLIOGRAPHIE

- AIELLO (L.C.), COLLARD (M.), THACKERAY (J.F.), WOOD (B.A.) 2000, Assessing exact randomization-based methods for determining the taxonomic significance of variability in the human fossil record, *South African Journal of Science* 96: 179-183.
- ANTON (S.C.) 2002, Evolutionary significance of cranial variation in Asian *Homo erectus*, *American Journal of Physical Anthropology* 118: 301-323.
- BAAB (K.L.) 2008, The taxonomic implications of cranial shape variation in *Homo erectus*, *Journal of Human Evolution* 54: 827-847.
- BILSBOROUGH (A.), WOOD (B.) 1986, The nature, origin and fate of *Homo erectus*, in B.A. Wood, L. Martin, P. Andrews (eds), *Major Topics in Primate and Human Evolution*, Cambridge University Press, Cambridge, p. 295-316.
- BILSBOROUGH (A.), WOOD (B.) 1988, Cranial morphometry of early hominids: facial region, *American Journal of Physical Anthropology* 76: 61-86.
- BOOKSTEIN (F.L.) 1991, *Morphometric Tools for Landmark Data*, Cambridge University Press, Cambridge, 460 p.
- BRAÜER (G.) 1990, The occurrence of some controversial *Homo erectus* cranial features in the Zhoukoudian and East African hominids, *Acta Anthropologica Sinica* 9: 350-358.
- BRAÜER (G.) 1992, Africa's place in the evolution of *Homo sapiens*, in G. Bräuer, F.H. Smith (eds), *Continuity or Replacement: Controversies in Homo sapiens Evolution*, Balkema, Rotterdam, p. 83-98.
- BRAÜER (G.) 2002, *Homo ergaster* et son statut taxinomique, in D. Grimaud-Hervé, F. Marchal, A. Viallet, F. Détroit (éds), *Le deuxième homme en Afrique*, Errance, Paris, p. 116-123.
- BRAÜER (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.
- BRUNER (E.) 2004, Geometric morphometrics and paleoneurology: brain shape evolution of the genus *Homo*, *Journal of Human Evolution* 47: 279-303.
- BRUNER (E.), SARACINO (B.), RICCI (F.), TAFURI (M.), PASSARELO (P.), MANZI (G.) 2004, Midsagittal cranial shape variation in the genus *Homo* by geometric morphometrics, *Collegium Antropologicum* 1: 99-112.
- CANN (R.), STONEKING (M.), WILSON (A.C.) 1987, Mitochondrial DNA and human evolution, *Nature* 325: 31-36.
- CAPARROS (M.) 1998, New quantitative approaches to the study of the cranial evolution of *Homo erectus* in Java, in *Origine des peuplements et chronologie des cultures paléolithiques dans le Sud-Est asiatique*, Actes du Colloque de la Fondation Singer-Polignac, Semenanjung-Art'Com, Paris, p. 397-409.
- DARLU (P.), TASSY (P.) 1993, *La reconstruction phylogénétique : concepts et méthodes*, Masson, Paris.
- DÉTROIT (F.) 2002a, *Origine et évolution des Homo sapiens en Asie du Sud-Est : Description et analyse morphométriques de nouveaux fossiles*, Thèse de doctorat du Muséum national d'histoire naturelle, Paris.
- DÉTROIT (F.) 2002b, Origines de l'homme moderne, in D. Grimaud-Hervé, F. Marchal, A. Viallet, F. Détroit (éds), *Le deuxième homme en Afrique*, Errance, Paris, p. 133-141.
- DONNELLY (S.M.), KRAMER (A.) 1999, Testing for multiple species in fossil samples: an evaluation and comparison of tests for equal relative variation, *American Journal of Physical Anthropology* 108: 507-529.
- DRYDEN (I.) 2006, *Shapes: Statistical shape analysis*, R package version 1, 10 p.
- DUTOUR (O.), HUBLIN (J.J.), VANDERMEERSCH (B.) 2005, Origine et évolution des populations humaines, Comité des travaux historiques et scientifiques, Paris, 395 p.
- EDGINGTON (E.S.) 1995, *Randomization Tests*, CRC Press, New York.
- ELDREDGE (N.), GOULD (S.J.) 1972, Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism, in T.J.M. Schopf (ed), *Models in Paleobiology*, Freeman Cooper & Co, San Francisco, p. 82-115.
- FRIEB (M.) 2003, An application of the relative warp analysis to problems in human paleontology—with notes on raw data quality, *Image Analysis and Stereology* 22: 63-72.

- GOLOBOFF (P. A.), FARRIS (J. S.), NIXON (K.) sous presse, TNT, a free program for phylogenetic analysis, *Cladistics*.
- GONZALEZ-JOSE (R.), ESCAPA (I.), NEVES (W.A.), CUNEO (R.), PUCCIARELLI (H.M.) 2008, Cladistic analysis of continuous modularized traits provides phylogenetic signals in *Homo* evolution, *Nature* 453: 775-778.
- HARVATI (K.) 2003a, The Neanderthal taxonomic position: models of intra- and inter-specific craniofacial variation, *Journal of Human Evolution* 44: 107-132.
- HARVATI (K.) 2003b, Quantitative analysis of Neanderthal temporal bone morphology using three-dimensional geometric morphometrics, *American Journal of Physical Anthropology* 120: 323-338.
- HARVATI (K.) 2006, Human cranial anatomy and the differential preservation of population history and climate signatures, *The anatomical Record*, part A 288A: 1225-1233.
- HARVATI (K.), FROST (S.R.), McNULTY (K.P.) 2004, Neanderthal taxonomy reconsidered: Implications of 3D primate models of intra- and interspecific differences, *Proceedings of the National Academy of Sciences* 101: 1147-1152.
- HARVATI (K.), FROST (S.R.), McNULTY (K.P.) 2005, Neandertal variation and taxonomy—a reply to Ackermann (2005) and Aherm *et al.* (2005), *Journal of Human Evolution* 48: 653-660.
- HUBLIN (J.J.) 1986, Some comments on the diagnostic features of *Homo erectus*, *Anthropos* (Brno) 23: 175-187.
- JOBLING (M.A.), HURLES (M.E.), TYLER-SMITH (C.) 2004, *Human evolutionary genetics: origins, peoples and disease*, Garland Science, New York, 523 p.
- KRAMER (A.) 1993, Human taxonomic diversity in the Pleistocene: does *Homo erectus* represent multiple hominid species? *American Journal of Physical Anthropology* 91: 161-171.
- KRAMER (A.), DONNELLY (S.) 1998, Species recognition among the robust hominids from Java, in *Origine des peuplements et chronologie des cultures paléolithiques dans le Sud-Est asiatique*, Actes du Colloque de la Fondation Singer-Polignac, Semenanjung-Art'Com, Paris, p. 359-375.
- KRAMER (A.), KONIGSBERG (L.W.) 1999, Recognizing species diversity among large-bodied hominoids: a simulation test using missing data finite mixture analysis, *Journal of Human Evolution* 36: 409-421.
- KRAMER (A.), DONNELLY (S.M.), KIDDER (J.H.), OUSLEY (S.D.), OLAH (S.M.) 1995, Craniometric variation in large-bodied hominoids: Testing the single-species hypothesis for *Homo habilis*, *Journal of Human Evolution* 29: 443-462.
- LOCKWOOD (C.A.), LYNCH (J.M.), KIMBEL (W.H.) 2002, Quantifying temporal bone morphology of great apes and humans: an approach using geometric morphometrics, *Journal of Anatomy* 201: 447-464.
- MAECHLER (M.), ROUSSEEUW (P.), STRUYF (A.), HUBERT (M.) 2005, *Cluster Analysis Basics and Extensions*, Unpublished.
- MARCUS (L.F.) 1993, Some aspects of multivariate statistics for morphometrics, in L.F. Marcus, E. Bello, A. Garcia-Valdecasas (eds), *Contributions to Morphometrics*, Monografias Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid, p. 99-130.
- MILLET (J.J.) 2003, *Morphométrie comparée de l'ontogénèse crânienne des hominoides actuels et fossiles*, Thèse de doctorat du Muséum national d'histoire naturelle, Paris.
- PARADIS (E.), STRIMMER (K.), CLAUDE (J.), JOBB (G.), OPGEN-RHEIN (R.), DUTHEIL (J.), NOEL (Y.), BOLKER (B.), LEMON (J.) 2006, *Ape: Analyses of Phylogenetics and Evolution*, R package version 1, 8-4.
- R Development Core Team 2006, *R: A language and environment for statistical computing*, R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.r-project.org/>. Consulté le 21 octobre 2007.
- RIGHTMIRE (G.P.) 1986, Species recognition and *Homo erectus*, *Journal of Human Evolution* 15: 823-826.
- ROHLF (F.J.) 1990, Rotational fit (Procrustes) methods, in F.J. Rohlf, F.L. Bookstein (eds), *Proceedings of the Michigan Morphometrics Workshop*, The University of Michigan Museum of Zoology, Ann Arbor, p. 227-236.
- ROHLF (F.J.), MARCUS (L.F.) 1993, A revolution in morphometrics, *Trends in Ecology and Evolution* 8: 129-132.
- SANTA LUCA 1980, *The Ngandong fossil hominids, A comparative study of a far Eastern Homo erectus group*, Yale University Publications in Anthropology 78, 175 p.

- SIMONIS-SUEUR (C.) 2006, *Morphométrie géométrique appliquée à la compréhension de la variabilité craniofaciale des Homo sapiens adultes*, Thèse de Doctorat du Muséum national d'histoire naturelle, Paris.
- SLICE (D.) 1998, Morpheus®.
- STORM (P.) 1998, Life and death of *Homo erectus* in Australasia: an environmental approach to the fate of paleospecies, in *Origine des peuplements et chronologie des cultures paléolithiques dans le Sud-Est asiatique*, Colloque International de la Fondation Singer Polignac, Semenanjung Art' Com, Paris, p. 279-298.
- THOMSON (R.), PRITCHARD (J.K.), SHEN (P.), OEFNER (P.J.), FELDMAN (M.W.) 2000, Recent common ancestry of human Y chromosomes: evidence from DNA sequence data, *Proceedings of the National Academy of Science* 97: 7360-7365.
- THORNE (A.G.), WOLPOFF (M.H.) 1981, Regional continuity in Australasian Pleistocene hominid evolution, *American Journal of Physical Anthropology* 55: 337-349.
- TURNER (A.), CHAMBERLAIN (A.) 1989, Speciation, morphological change and the status of African *Homo erectus*, *Journal of Human Evolution* 18: 115-130.
- WEIDENREICH (F.) 1947, Facts and speculations concerning the origin of *Homo sapiens*, *American Anthropologist* 49: 187-203.
- WEIDENREICH (F.) 1951, Morphology of Solo man, *Anthropological Papers of the American Museum of Natural History* 43: 205-290.
- WOLPOFF (M.H.) 2000, Multiregional, not multiple origins, *American Journal of Physical Anthropology* 112: 129-136.
- WOLPOFF (M.H.), HAWKS (J.), FRAYER (D.W.), HUNLEY (K.) 2001, Modern human ancestry at the peripheries: a test of the replacement theory, *Science* 291: 293-297.
- ZEITOUN (V.) 1996, *Cladistique et paléoanthropologie : le cas de l'espèce Homo erectus (Dubois 1894)*, Thèse de doctorat, Université Bordeaux 1.
- 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*, n.s., 12, 1-2 : 1-200.