



GASPARD GUIPERT, BERTRAND MAFART

EVOLUTION DE L'OS FRONTAL D'HOMO HEIDELBERGENSIS ET HOMO NEANDERTHALENSIS ET COMPARAISON AVEC L'HOMME MODERNE

RÉSUMÉ: Avant *Homo neanderthalensis* différents types d'hominidés occupèrent l'Europe dont *Homo heidelbergensis*. L'objet de cette étude était de rechercher par une analyse morphométrique du frontal les variations entre ces deux espèces d'une part, et entre ces espèces et l'Homme moderne d'autre part. L'étude a porté sur 36 frontaux d'hommes fossiles européens (10 *Homo heidelbergensis*, 26 *Homo neanderthalensis*) et un échantillon de 60 individus modernes d'une nécropole historique française. Deux méthodes ont été associées: une étude métrique et des superimpositions Procustes. Un aplatissement et élargissement de l'écaïlle frontale et un arrondissement des cavités orbitaires chez *Homo neanderthalensis* par rapport à *Homo heidelbergensis* ont été mis en évidence. Cette étude ne permet pas de trancher entre cladogenèse ou anagenèse lors de la transition *Homo heidelbergensis* – *Homo neanderthalensis* en Europe, mais démontre une nette différence dans le plan d'organisation de l'os frontal entre ces espèces et entre ces espèces fossiles et l'Homme moderne.

MOTS CLÉS: Os frontal – *Homo heidelbergensis* – Europe – *Homo neanderthalensis* – Analyses Procustes

ABSTRACT: Before *Homo neanderthalensis* various types of hominids occupied Europe, *Homo heidelbergensis* being one of them. We focused on examining the morphometric differences of the frontal bone between these two fossil hominid species on the one hand, and these species and the Modern Man on the other hand. The study population consisted of 36 European fossil hominids (10 *Homo heidelbergensis*, 26 *Homo neanderthalensis*) and a sample of 60 modern crania from a French historical necropolis. Metric methods and Procustes superimpositions were associated. A flatness and widening of the frontal scale and a district of the orbital cavities in *Homo neanderthalensis* compared to *Homo heidelbergensis* were highlighted. This study does not settle the matter of cladogenesis vs anagenesis between *Homo heidelbergensis* – *Homo neanderthalensis*, but suggests a clear difference of the morphological organization of the frontal bone in these species and in these hominids fossils as compared to Modern Man.

KEY WORDS: Frontal bone – *Homo heidelbergensis* – Europe – *Homo neanderthalensis* – Procustes analysis

INTRODUCTION

Au cours des dernières années, l'os frontal a été l'objet d'un regain d'intérêt dans les travaux scientifiques (Semendeferi

et al. 1997, Bookstein *et al.* 1999, Nambiar *et al.* 1999, Sladek *et al.* 2002, Baaten *et al.* 2003). Os de transition entre la face et le neurocrâne, le frontal protège la zone antérieure du cerveau qui n'en est séparé que par les

méninges. Les aires corticales frontales sont essentielles pour les processus cognitifs humains et notamment pour le comportement social, la personnalité, le langage et l'abstraction (Lewin 1984, Habib *et al.* 2000). L'étude de l'évolution morphologique de l'os frontal chez les hommes fossiles présente donc un grand intérêt phylogénique. Cependant, la morphologie de la face exocrânienne de l'os frontal ne peut être assimilée à celle de la face endocrânienne dont la concavité n'aurait que peu varié entre les espèces humaines fossiles (Bookstein *et al.* 1999). L'évolution du frontal s'inscrit dans la dynamique de l'évolution générale du crâne dont il est une composante indissociable même si son analyse comme os isolé est d'un grand apport.

Le développement continu des techniques d'analyse tridimensionnelle à partir notamment de coupes de scanners médicaux (Zollikofer 2002, Mafart 2002, Mafart *et al.* 2004), et des méthodes de superimposition Procuste, est à l'origine de nouvelles approches méthodologiques en paléanthropologie. Elles permettent des localisations spatiales des points de repères et des analyses morphométriques à partir d'images virtuelles.

La plupart des travaux antérieurs utilisant des méthodes d'analyses tridimensionnelles sont basés sur un nombre réduit de points craniologiques. Ainsi, le frontal est analysé dans le plan sagittal à partir de 3 points (bregma, glabelle, nasion) associés à trois autres points sagittaux extra frontaux: l'opisthion, l'inion, le lambda (Millet 2000, Penin *et al.* 2002). Lorsqu'un plus grand nombre de points sont utilisés, permettant par exemple la modélisation de la courbure de l'écaïlle frontale, les effectifs étudiés sont réduits et/ou les fossiles étudiés sont dispersés dans le temps et l'espace (*Australopithecus*, *Homo habilis*, *Homo erectus* asiatiques...) (Bookstein *et al.* 1999, Detroit 2000). D'autres travaux méthodologiquement comparables ont concerné des primates non humains (Penin, Baylac 1999).

Les caractéristiques morphologiques de l'os frontal d'*Homo neanderthalensis* ont été analysées dans de nombreux travaux (Heim 1986); l'analyse de l'évolution ontogénique du crâne et donc du frontal de ces hommes fossiles a bénéficié de l'apport de l'imagerie 3D (Ponce de Leon, Zollikofer 2001) mais peu de travaux furent entrepris d'un point de vue de dynamique évolutive.

L'analyse d'un os isolé est certes réducteur par rapport à une analyse morphométrique crânienne complète mais présente plusieurs avantages attestés par des travaux récents (Harvati 2002). Le nombre de crânes complets d'hommes fossiles du Pléistocène est réduit. Lorsqu'ils sont conservés, la plupart ont subi des fracturations et des déformations dans les sédiments et ont dû faire l'objet de reconstitution. Le caractère robuste de l'os frontal en fait un des os les mieux conservés. Enfin, cet os protège des aires cérébrales dont les fonctions ont joué un rôle déterminant dans l'évolution cognitive du genre *Homo*.

L'objectif était d'analyser l'apparition des caractères autapomorphiques du frontal néandertalien par comparaison aux *Homo heidelbergensis*, avec un référentiel anatomique moderne en analysant la variation morphologique de la zone

orbitaire et de l'écaïlle dans un premier temps entre ces espèces, puis entre ces espèces et l'Homme moderne (i) par une méthode métrique et (ii) par une méthode Procuste.

MATÉRIEL

L'étude a été réalisée sur les moulages de 10 os frontaux d'*Homo heidelbergensis* d'Europe et du Moyen-Orient datant de moins de 200 000 ans BP, 26 *Homo neanderthalensis* de la même aire géographique (Table 1). L'échantillon moderne est constitué de 60 crânes complets d'adultes du cimetière historique de Notre-Dame-du-Bourg, à Digne, daté du 11^{ème} au 18^{ème} siècles, France (Alpes-de-Haute-Provence). Il comprend 30 hommes et 30 femmes (détermination du sexe selon Bruzek 2002) exempts de pathologies crâniennes macroscopiquement décelables.

MÉTHODE

Méthode métrique directe

Les mesures ont été prises avec un pied à coulisse électronique de 300 mm avec une précision de ± 0.04 mm. Nous avons utilisé un craniophore cubique ainsi qu'un dioptographe pour tracer les profils, contours et angles, puis pour relever les coordonnées spatiales des points structures anatomiques.

Les caractères métriques étudiés (Martin, Saller 1957) sont les suivants: M9: largeur frontale minimale; M10: largeur frontale maximale; M10b: diamètre bistéphanique St-St; M26: arc frontal Na-B; M26(2): arc frontal Sg-Na; M29: corde frontale Na-B; M29(2): corde frontale Sg-Na; M43: largeur biorbitaire externe Fmt-Fmt; M43': largeur maximale de la crête crânio-faciale; M43(1): largeur biorbitaire interne Fmo-Fmo; M50: largeur antérieure inter-orbitaire MF-MF; MCI: épaisseur moyenne des extrémités internes droite et gauche de la crête crânio-faciale; MCA: moyenne droite et gauche de l'épaisseur minimale de la crête crânio-faciale; MCE: épaisseur moyenne des extrémités externes droite et gauche de la crête crânio-faciale (Paturet 1951); MP: moyenne de la corde Fmo-Fmt sur la face latérale des processus zygomatiques gauche et droit; I12a: indice stéphanique de Martin (M9/M10b) $\times 100$; I22: indice de courbure ou courbure frontale de Martin (M29/M26) $\times 100$; I72': variante de l'indice de contraction post-orbitaire de Martin (M9/M43') $\times 100$; M32(5): angle de la courbure frontale Na-F-B (en $^\circ$).

L'analyse statistique a associé la comparaison des moyennes et l'analyse de leur variance par un test ANOVA (Table 4) avec un seuil conventionnel de significativité de 0.05. En cas de différence significative globale entre les trois échantillons, des tests de Bonferroni par couple ont été effectués pour identifier les échantillons qui diffèrent significativement au même seuil de 0.05.

Étude Procuste

L'étude Procuste a été réalisée à partir de 11 points de

TABLE 1. Individus étudiés; soulignés, individus étudiés en *norma lateralis*; en gras, ceux étudiés en *norma lateralis* et en *norma frontalis*.

<i>Homo heidelbergensis</i> :		
Allemagne	Bilzingsleben parts B1 and B2; <u>Steinheim</u>	
Espagne	Sima de los Huesos 4 and 5	
France	Arago XXI ; La Chaise S16; La Chaise DB 17b	
Grèce	<u>Petralona</u>	
Israël	Tabun C1 ; <u>Zuttiyeh 1</u>	
<i>Homo neanderthalensis</i> :		
Allemagne	Ehringsdorf; Neanderthal	
Belgique	<u>Spy I</u> and II	
Croatie	<u>Krapina 3 cranium C</u> , 4, 20 Pa.4, 15; Vindija VI 202, 255, 261	
France	Fontéchevade H2-E1; Le Moustier; <u>La Quina H5</u> ; La Chapelle-aux-Saints ; <u>La Ferrassie 1</u> ; St Césaire 1	
Gibraltar	Gibraltar 1	
Irak	Shanidar 1, 4, 5	
Israël	Amud 1	
Italie	Saccopastore I and II; <u>Circeo 1</u>	
Slovaquie	Šala 1	

TABLE 2. Définitions et abréviations des points anatomiques utilisés en vue latérale.

1	Bregma: point de rencontre des sutures coronales et sagittale	B
2	Point le plus haut de l'écaille entre B et Na	F
3	Point supraglabellaire: point le plus profond de la fosse supraglabellaire dans le plan sagittal	Sg
4	Point le plus haut de la crête crânio-faciale par rapport au segment B-Na	
5	Glabelle: point proéminent entre les torus orbitaires dans le plan sagittal	Gl
6	Nasion: point de rencontre des sutures nasales et frontales	Na
7	Point orbitaire supérieur	
8	Point orbitaire fronto-malaire: point le plus interne de la suture fronto-malaire sur le bord latéral du processus zygomatique	Fmo
9	Point temporal fronto-malaire: point le plus externe de la suture fronto-malaire sur le bord latéral du processus zygomatique	Fmt
10	Sphénion: point de rencontre du frontal, du pariétal et du sphénoïde	Sphn
11	Stéphanion: point de rencontre de la ligne temporale supérieure avec la suture coronale	St

TABLE 3. Définitions et abréviations des points anatomiques utilisés en vue frontale.

1	Bregma (1)	B
2	Stéphanion (2)	St
3	Point où l'arête latérale se projette sur la crête crânio-faciale (2)	
4	Point où le bord de la facette temporale du frontal se projette sur la crête crânio-faciale (2)	
5	Point intermédiaire correspondant au changement d'orientation de la courbure de la crête crânio-faciale sur son bord extérieur (2)	
6	Le point le plus externe de la crête crânio-faciale (2)	
7	Point fronto-malaire temporal (2)	Fmt
8	Point fronto-malaire orbitaire (2)	Fmo
9	Point correspondant au changement d'orientation de l'arc externe (2)	
10	Point orbitaire supérieur (2)	
11	Point correspondant au changement d'orientation de l'arc interne (2)	
12	Point fronto-maxillaire (2)	MF
13	Point correspondant au premier tiers de la corde (dans le plan vertical) MF-Na (2)	
14	Point correspondant au deuxième tiers de la corde (dans le plan vertical) MF-Na (2)	
15	Nasion (1)	Na
16	Point inférieur de la fosse supraglabellaire dans le plan vertical (1)	
17	Point correspondant au changement d'orientation de la partie interne de la crête crânio-faciale (2)	
18	Plus haut point de la crête crânio-faciale (2)	

repères en *norma lateralis* (Table 2) et 33 points en *norma frontalis* (15 avec leur symétrie et 3 points uniques; Table 3). Trois logiciels ont été utilisés sous Windows 2000®: APS, ConcatX, DigitX (Penin 2001a,b,c).

Les points analysés ont été enregistrés dans un plan cartésien avec DigitX à partir des profils crâniens préalablement numérisés. Deux groupes ont été établis (5 *Homo heidelbergensis*; 10 *Homo neanderthalensis*) avec ConcatX de manière à les comparer en utilisant APS. La première étape a consisté à superposer l'ensemble des individus appartenant aux deux groupes. Les résultats de cette superimposition (résidus Procrustes) ont été utilisés comme base pour l'analyse intergroupe. Nous avons ensuite comparé la moyenne des deux populations grâce aux vecteurs représentant les changements de conformation entre les deux groupes. Le même type d'analyse fut réalisé successivement pour les deux populations fossiles comparées aux individus modernes.

RÉSULTATS

Mesures métriques et statistiques (Table 4)

Analyse des différences de moyenne. Sur les 19 moyennes testées avec ANOVA, 14 montrent une différence de moyenne statistiquement significative ($p < 5\%$) entre les trois populations. Cependant, le test de Bonferroni n'objective pas de différences significatives ($p < 5\%$) entre les moyennes des *Homo heidelbergensis* et des *Homo neanderthalensis*, excepté pour la corde frontale (M29), l'indice de courbure (I22) et l'indice de contraction post-orbitaire (I72'). Il ne s'agit donc que de tendances pour les autres caractères. En particulier, les valeurs de la largeur frontale maximale (M10) et de l'arc frontal (M26) ne présentent pas de différence de variance statistiquement significative. A l'exception du diamètre bistéphanique, de la corde frontale (M29) et de l'indice de courbure (I22), les populations fossiles présentent systématiquement des moyennes significativement différentes de celles des Hommes modernes.

La zone sus-orbitaire et les orbites. Par comparaison aux *Homo heidelbergensis*, la moyenne de l'épaisseur minimale de la crête crânio-faciale (MCA) d'*Homo neanderthalensis* est moindre tandis que les épaisseurs moyennes des extrémités internes droite et gauche de la crête crânio-faciale sont plus fortes (MCI et MCE). La zone sous-orbitaire néandertalienne est donc moins épaisse au milieu des arcades. En parallèle, les largeurs [biorbitaire (M43), maximum (M43'), interne (M43 (1))] dans cette région ont tendance à être plus faibles sans que cela ne soit statistiquement significatif (Test de Bonferroni, $p = 0,149$, $p = 0,141$ et $p = 0,546$). En conséquence, la largeur de la cavité orbitaire tend à diminuer (M43; Moyenne *Homo heidelbergensis* = 123,2 mm; Moyenne Néandertalien = 118,8 mm), en dépit de la réduction de l'espace inter-orbitaire M50 (valeur de M50 à opposer à M43(1), même si aucune d'entre elles ne sont significatives). La largeur

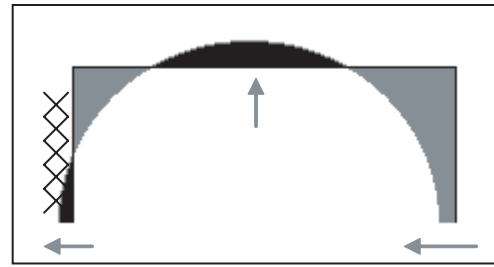


FIGURE 1. Modifications de la cavité orbitaire gauche durant la néandertalisation; hachuré: espace inter-orbitaire; rectangle: contour des *Homo heidelbergensis*; hémisphère: contour des *Homo neanderthalensis*.

de l'arête au niveau de la jonction fronto-malaire (MP) tend à diminuer ($p = 0,429$) (Figure 1).

L'écaille. L'élargissement de l'écaille frontale est analysé grâce aux largeurs M9, M10 et M10b et à l'indice I12a (divergence de l'écaille). L'os frontal néandertalien diverge plus postérieurement que celui des *Homo heidelbergensis* en raison d'une moindre proportion de la largeur frontale (M9) comparée au diamètre bistéphanique (M10b). Cette croissance chez les Néandertaliens de la valeur de M9, associée à la réduction de la largeur maximale de la crête crânio-faciale (M43'), contribue à limiter l'aspect de la constriction post-orbitaire, comme l'indique l'accroissement de la valeur de la variante de l'indice de contraction post-orbitaire de Martin (I72'; $p < 10^{-4}$). Dans la population historique, M9 est plus faible mais avec une largeur M10 forte, formant ainsi une écaille très divergente (*Homo neanderthalensis*: M9 = 107,2 mm, M10b = 116,3 mm, gain = +9,1 mm; Modernes: M9 = 97,0 mm, M10b = 120,4, gain = +13,4 mm).

L'indice de courbure I22 plus grand indique un frontal néandertalien plus aplati que celui des *Homo heidelbergensis* et celui des Hommes modernes en raison d'une moindre croissance de l'arc frontal sagittal (M26) par rapport à celle de la corde (M29). L'os frontal néandertalien apparaît plus aplati que celui des individus modernes en raison de la courte corde M29 de ces derniers. La tendance croissante des valeurs de l'arc et de la corde [M26(2) et M29(2)] prises depuis le point supraglabellaire correspond à un allongement de l'écaille frontale.

Analyse par méthode Procruste. Les superimpositions des groupes d'*Homo heidelbergensis*, des Néandertaliens et des Hommes modernes isolés, ont montré une homogénéité de l'architecture frontale des individus de chaque population. Dans les trois cas, et quel que soit l'axe étudié, les nuages de points obtenus furent uniformes (représentation circulaire). Les points de repères comme le stéphanion ont présenté une plus grande variabilité (surtout chez l'Homme moderne), mais ceci semble être dû à la difficulté de marquer ce point sur certains fossiles et encore plus sur la population historique. Aucun autre point de repère étudié n'était distant de ses homologues. Les points de repère correspondant à la zone des arcades orbitaires sont relativement stables.

TABLE 4. Moyennes (en mm) pour les différentes populations étudiées et test de Bonferroni.

	M9	M10	M10b	M26	M26(2)	M29	M29(2)	M43	M43'	M43(1)	M50	MCI	MCA	MCE	MP	I 12a	I 22	I 72'	M32(5)
<i>Homo erectus</i>	105,2	118,1	113,0	120,9	84,8	106,3	80,9	123,2	124,8	111,4	27,8	17,8	11,2	10,5	11,4	93,6	86,5	82,8	139,5
Neandertalien	107,2	120,9	116,3	125,3	92,7	113,2	88,3	118,8	120,3	108,9	27,3	18,7	10,3	10,8	10,7	92,6	90,4	88,5	141,5
Homme moderne	97,0	122,1	120,4	125,8	-	111,0	-	103,0	103,2	95,5	22,1	16,2	3,5	6,6	6,8	80,7	88,3	94,0	-
Anova Test P (%)	0,0	0,305	0,018	0,318	0,005	0,025	0,006	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,039	0,0	0,347
H	-2,021		-3,27			-6,884		4,456	4,55	2,523	0,503	-0,854	0,945	-0,297	0,692	0,985	-3,917	-5,655	
M	8,122		-7,447			-4,752		20,193	21,63	15,915	5,687	1,608	7,718	3,928	4,611	12,915	-1,881	-11,183	
H	2,021		3,27			6,884		-4,456	-4,55	-2,523	-0,503	0,854	-0,945	0,297	-0,692	-0,985	3,917	5,655	
M	10,143		-4,177			2,132		15,737	17,08	13,392	5,185	2,462	6,773	4,225	3,918	11,93	2,036	-5,528	
H	-8,122		7,447			4,752		-20,193	-21,63	-15,915	-5,687	-1,608	-7,718	-3,928	-4,611	-12,915	1,881	11,183	
M	-10,143		4,177			-2,132		-15,737	-17,08	-13,392	-5,185	-2,462	-6,773	-4,225	-3,918	-11,93	-2,036	5,528	
H-N; P (%)	1,0		1,0			0,024		0,149	0,141	0,546	1,0	0,817	0,225	1,0	0,429	1,0	0,046	0,0	

Caractères étudiés:

- M9**: largeur frontale minimale;
- M10**: largeur frontale maximale;
- M10b**: diamètre bistéphanique St-St;
- M26**: arc frontal Na-B;
- M26(2)**: arc frontal Sg-Na;
- M29**: corde frontale Na-B;
- M29(2)**: corde frontale Sg-Na;
- M43**: largeur biorbitaire externe Fmt-Fmt;
- M43'**: largeur maximale de la crête crânio-faciale;
- M43(1)**: largeur biorbitaire interne Fmo-Fmo;
- M50**: largeur antérieure inter-orbitaire MF-MF;
- MCI**: épaisseur moyenne des extrémités internes droite et gauche de la crête crânio-faciale;
- MCA**: moyenne droite et gauche de l'épaisseur minimale de la crête crânio-faciale;
- MCE**: épaisseur moyenne des extrémités externes droite et gauche de la crête crânio-faciale (PATURET, 1951);
- MP**: moyenne de la corde Fmo-Fmt sur la face latérale des processus zygomatiques gauche et droit;
- I12a**: indice stéphanique de Martin (M9/M10b)x100;
- I22**: indice de courbure ou courbure frontale de Martin (M29/M26)x100;
- I72'**: variante de l'indice de contraction post-orbitaire de Martin (M9/M43')x100;
- M32(5)**: angle de la courbure frontale Na-F-B (en °)/H = *heidelbergensis*; N = *neanderthalensis*; M = moderne.

Les superpositions indiquent, pour les trois populations, un centre d'équilibre de l'os frontal se situant sagittalement dans un triangle point supraglabellaire – point fronto-temporal (largeur minimale) – point F.

Les résidus Procrustes issus de ces trois superimpositions ont ensuite été utilisés comme base pour l'analyse intergroupe. Ces ensembles furent superposés deux à deux au moyen de leur point d'équilibre. Nous avons comparé les moyennes des deux populations fossiles et des modernes grâce aux vecteurs représentant les changements de conformation entre chaque ensemble.

En *norma frontalis* (Figure 2), l'os frontal néandertalien est plus large au niveau des stéphanions et est plus bas, tout comme le bregma chez cette espèce. L'écaille apparaît plus basse et plus large que celle des *Homo heidelbergensis* étudiés. Le bord supérieur des cavités orbitaires chez les Néandertaliens est différent, celui-ci présentant une forme circulaire. Il n'y a plus de dépression glabellaire autant prononcée. L'épaisseur minimale centrale de l'arcade orbitaire des Néandertaliens est moindre que celle des *Homo heidelbergensis*. L'Homme moderne présente un aspect très différent avec un bregma plus haut que celui des deux autres, une verticalité de l'écaille entre le stéphanion (lui aussi plus élevé) et le sphénion mais possède une face moins large. L'espace inter-orbitaire est moins large tandis que les épaisseurs des différentes parties des arcades orbitaires sont moindres que dans les populations fossiles. La constriction post-orbitaire est réduite avec une continuité de l'écaille et des arcades.

En *norma lateralis*, l'os frontal néandertalien est plus allongé que celui des *Homo heidelbergensis*. Un aplatissement de l'écaille est observable, tout comme une modification du contour des orbites. L'écaille schématisée est moins courbée et se trouve plus dans la continuité du torus sus-orbitaire. La fosse supraglabellaire n'est quasiment plus distinguable par rapport à l'os frontal des *Homo heidelbergensis*. La hauteur de cette écaille a diminué, accentuant cet aspect d'allongement de l'os chez les Néandertaliens. De plus, la partie supérieure de la cavité

orbitaire est plus ouverte avec une avancée de la zone nasion – glabella et un recul des points fronto-malaires externes et internes. Le nasion est positionné plus antérieurement que chez *Homo heidelbergensis*. Chez l'individu moderne, le frontal apparaît plus compact antéro-postérieurement et plus grand que celui de ces prédécesseurs chronologiques. Le point F est plus relevé que chez les individus fossiles tandis que la dépression supra-glabellaire n'existe plus. La glabella n'est quasiment plus discernable sur une base d'écaille frontale quasiment verticale.

DISCUSSION ET CONCLUSION

Notre objectif était d'analyser les caractéristiques morphologiques de la face externe du frontal des Néandertaliens par rapport celui des *Homo heidelbergensis* d'Europe et de les comparer aux Hommes modernes, en utilisant des données issues d'une analyse métrique et de la modélisation tridimensionnelle de l'os.

Les épaisseurs de l'apophyse orbitaire externe et de la partie interne de la crête crânio-faciale sont plus grandes chez *Homo neanderthalensis*. La conjonction de cet épaissement latéral, de la réduction médiane inter-orbitaire, des variations de l'épaisseur de la crête crânio-faciale ainsi que la diminution de sa largeur, contribue à l'apparition d'une autapomorphie. Les orbites néandertaliennes sont plus arrondies au niveau frontal que celles des *Homo heidelbergensis* (Arago XXI, Petralona, Sima de los Huesos 5) ainsi que du représentant d'*Homo cepranensis* (Ascenzi *et al.* 1996). La réduction de la largeur de la crête et de la largeur biorbitaire n'est pas associée à une moindre réduction de l'espace inter-orbitaire contribuant aussi à donner un aspect arrondi au niveau du frontal. Le contour orbitaire n'est plus du tout rectangulaire, plus large que haut comme chez ces fossiles. Ces éléments plaident pour l'existence d'un lien entre la variation de l'épaisseur de l'arcade orbitaire et la modification de la forme des orbites au cours du temps.

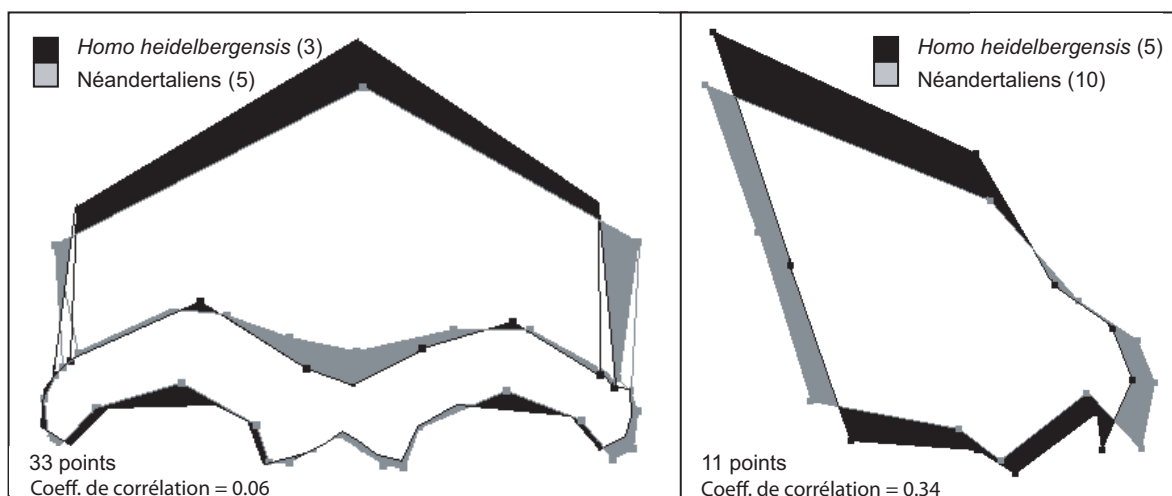


FIGURE 2. Superposition interspécifique des vecteurs dans le plan frontal et sagittal.

Ainsi la zone sus-orbitaire diffère en épaisseur, largeur et profondeur chez *Homo neanderthalensis*. L'arc sus-orbitaire est moins large, plus épais sur ses bords et plus profond en son centre, dépassant celui des *Homo heidelbergensis* dans le plan sagittal. L'augmentation de la largeur de la fosse sus-orbitaire sépare d'avantage l'arc sus-orbitaire de l'écaïlle frontale. Cette avancée du torus qui a été décrit comme continu, sans dépression glabellaire chez *Homo neanderthalensis*, tout comme la forme des arcades, pourrait être liée à la modification des cavités sinusiennes et à la pneumatisation de la face (Heim 1986).

L'augmentation des valeurs moyennes de la corde (M29) et de l'arc frontal (M26), témoigne de l'allongement de l'écaïlle du frontal dans le plan sagittal, donnée confirmée par les mesures indépendantes de la section de la crête crânio-faciale et de l'avancée du nasion M29(2) et M26(2). L'allongement résulte de la conservation de l'axe oblique de la suture coronale (antéro-inférieure – postéro-supérieure). Par ailleurs, la glabelle s'avance antérieurement dans le plan sagittal, phénomène apparaissant très tôt chez *Homo neanderthalensis* (Figure 2). L'allongement de l'écaïlle semble lié à un étirement sagittal antérieur et postérieur chez les *Homo neanderthalensis* associé à un avancement de l'espace inter-orbitaire.

L'indice I22 des Néandertaliens supérieur à celui des *Homo heidelbergensis* traduit un aplatissement de l'écaïlle d'*Homo neanderthalensis* lié à une faible courbure frontale attestée par l'ouverture de l'angle M32(5), un angle Br–F–Sg s'ouvrant plus vers le bas et un angle F–Sg–plus haut point du torus s'ouvrant plus vers le haut. Le bregma et le point F sont plus bas et distants l'un de l'autre dans le plan sagittal. Ces modifications positionnelles du bregma et du point F pourraient être attribuées à une simple bascule de l'os. Mais la hausse des stéphanions et des sphénions dans ce plan suggère un deuxième mouvement de bascule de la partie inférieure de l'écaïlle suivant un axe postéro-supérieur. Proportionnellement, chez les *Homo neanderthalensis*, le frontal apparaît moins haut et plus compact entre l'écaïlle et la suture sphénoïde.

Les stéphanions se trouvent dans une position plus élevée par rapport à celle du bregma et s'éloignent l'un de l'autre dans le plan frontal (M10b), induisant une angulation différente au niveau du bregma. L'angle St–B–St' s'ouvre plus vers le bas chez les *Homo neanderthalensis* que chez *Homo heidelbergensis*, conférant un aspect plus plat et large à leur écaïlle frontale en *norma frontalis*.

Ceci illustre que, dans un contexte isolé le bregma prend des coordonnées spatiales plus basses, modifications qui sont masquées par la réorientation générale du crâne en position anatomique. Il existe un double mouvement avec dans un même temps un développement général de la partie antérieure du crâne vers l'avant et un aplatissement et un étirement en arrière du frontal qui présente ainsi un aspect plus plat.

Les écarts plus importants entre M9 et M10b amplifient la divergence de l'écaïlle (I12a). En dépit d'une augmentation en valeur absolue des largeurs maximales et minimales (ainsi

qu'au niveau des stéphanions), l'os frontal néandertalien apparaît plus divergent que celui de ses prédécesseurs.

La comparaison du frontal d'*Homo heidelbergensis* et d'*Homo neanderthalensis* (Figure 3), a montré un étirement sagittal de l'os frontal (qui est plus plat et plus large). La position plus haute des sphénions et des stéphanions, plus basse du bregma et l'accroissement de la largeur minimale, contribue à l'apparition de la platycéphalie décrite chez les Néandertaliens (Patte 1955, Heim 1986, Trinkaus, Shipman 1993).

L'os frontal néandertalien présente une mosaïque de caractères autapomorphiques et plésiomorphiques. Cette réorganisation générale pourrait être la conséquence de la torsion occipitale (Dambricourt Malasse 1998) au cours de l'ontogenèse. Du fait de sa position médiale entre la face et le neurocrâne, les modifications du frontal pourraient alors refléter l'évolution de la cinétique sphénoïdale (Dambricourt Malasse 1998, Deshayes 1994). Les modifications de l'os frontal peuvent aussi être les témoins de la modification du développement (Grimaud-Hervé 1997) avec les variations du bec encéphalique, ou simplement d'une complète réorganisation liée à un nouvel équilibre cérébral (Heim 1986). Pour d'autres auteurs, la face endocrânienne du frontal n'aurait pas évolué avec une conservation du volume et du contour (Bookstein *et al.* 1999, Semendeferi *et al.* 1997). Une analyse tridimensionnelle surfacique interne et externe de l'os frontal permettrait d'étudier plus précisément l'évolution morphologique osseuse frontale et cérébrale antérieure.

Le frontal de l'*Homo sapiens* moderne s'avère très différent dans son architecture. La réduction de l'épaisseur des structures des arcades orbitaires semble être due en partie à la modification de la cavité cérébrale (Grimaud-Hervé 1997). Notre espèce est la seule parmi les hominidés pour laquelle les lobes frontaux se situent au-dessus des cavités orbitaires (Bookstein *et al.* 1999). Tout se passe comme si la base de l'écaïlle s'était avancée au-dessus de ces cavités. Cet aspect est renforcé par la diminution de la constriction post-orbitaire (I72'). Autre point, le front moderne est bombé sagittalement, semble-t-il pour les mêmes raisons (Grimaud-Hervé 1997). Par rapport aux deux espèces fossiles, le bloc orbitaire du frontal est moins large que l'écaïlle de l'os. Les différentes mesures relevées ainsi que ces caractères, même si ils sont plus significativement différents de ceux des *Homo heidelbergensis* que de ceux des *Homo neanderthalensis* dans leur ensemble, nous font dire que si on ne peut exclure un lien de parenté entre les *Homo heidelbergensis* et les *Homo sapiens* actuels, du fait de l'écart temporel avec les fossiles analysés (Tautavel – 450 000 ans BP; Yokoyama *et al.* 1991), il ne peut y avoir de lien entre les Néandertaliens et les Hommes modernes. En effet, alors que le frontal néandertalien tend à être plus plat et plus large, celui de notre espèce subit une angulation médiane et un accroissement en hauteur accompagné d'une réduction de la profondeur de l'os. La modification des différents rapports de largeurs de la zone orbitaire contribue aussi à cette analyse.

À partir de cette seule analyse du frontal de ces hommes fossiles, il est impossible de trancher entre anagenèse ou

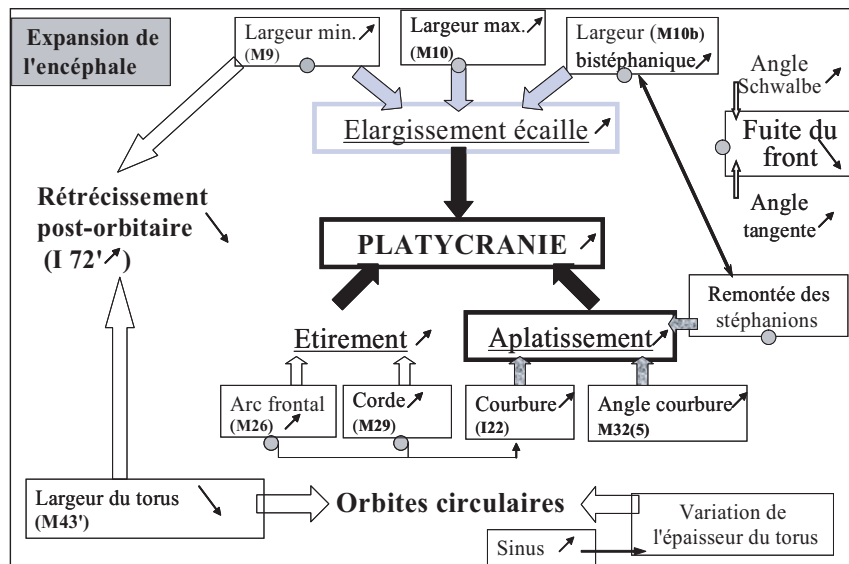


FIGURE 3. Ensemble des modifications observées sur le frontal durant le passage des *Homo heidelbergensis* aux *Homo neanderthalensis*. Les petites flèches correspondent à l'évolution du caractère (croissance ou réduction); les cercles représentent l'expansion de l'encéphale.

cladogénèse pour la spéciation d'*Homo neanderthalensis* vraisemblablement à partir de représentant d'*Homo heidelbergensis* en Europe. En revanche, il existe une différence nette entre ces deux espèces fossiles et l'Homme moderne, excluant par cela une filiation entre Néandertaliens et les *Homo sapiens* modernes. En effet, on constate entre ces deux groupes une trop grande différence d'organisation spatiale de l'os frontal. Tandis que chez les premiers l'os s'étire antéro-postérieurement, celui-ci diverge fortement et se redresse chez les autres. D'autres modifications comme la forme des arcades orbitaires et l'avancée de l'écaïlle frontale au dessus des orbites contribuent aussi à nous faire dire que les deux groupes constituent deux espèces distinctes.

Cette étude montre la complexité de la morphologie et de l'organisation de l'os frontal dans ces espèces fossiles et chez l'homme moderne et donc l'intérêt de l'analyse paléanthropologique d'os considérés isolément. Cette analyse de l'évolution des os frontaux devra être étendue aux fossiles d'*Homo erectus* asiatiques et africains et aux plus anciens fossiles d'*Homo sapiens*, avec utilisation de méthodes d'analyses tridimensionnelles surfaciques et volumiques à partir notamment d'images scannographiques médicales.

REFERENCES

- ASCENZIA., BIDDITTI U., CASSOLI P. F., SEGRE A. G., SEGRE NALDINI E., 1996: A calvarium of late *Homo erectus* from Ceprano, Italy. *J. of Hum. Evol.* 31: 409–423.
- BAATEN P. J. J., HADDAD, M. ABI-NADER, K. ABI-GHOSN A., AL-KUTOUBI A., JURJUS A. R. 2003: Incidence of metopism in the Lebanese population. *Clinical Anatomy* 16: 148–153.
- BOOKSTEIN F., SCHÄFER K., PROSSINGER H., SEIDLER H., FIEDER M., STRINGER C., WEBER G. W., ARSUAGA J.-L., SLICE D. E., ROHLF F. J., RECHEIS W., MARIAMA J., MARCUS L. F., 1999: Comparing frontal cranial profiles in archaic and modern *Homo* by morphometric analysis. *The Anatomical Record (New Anat.)* 257: 217–224.
- BRŮŽEK J., 2002: A method for visual determination of sex, using the human hip bone. *Amer. J. of Phys. Anthropol.* 117: 157–168.
- DAMBRICOURT MALASSE A., 1998: Le rôle de l'embryon dans l'évolution crânienne des *Homo neanderthalensis*. In: Association Culture & Patrimoine en Limousin (Ed.): *L'homme de la Chapelle-aux-Saints*. Pp. 33–38.
- DESHAYES M. J., 1994: *Morphogénèse crâniofaciale*. Artigraph. Real. SID distributeur, Paris. CD-ROM.
- DETROIT F., 2000: The period of transition between *Homo erectus* and *Homo sapiens* in East and Southeast Asia: New perspectives by the way of geometric morphometrics. *Acta Anthropologica Sinica* 19 suppl: 62–68.
- GRIMAUD-HERVE D., 1997: L'évolution de l'encéphale chez l'*Homo erectus* et l'*Homo sapiens*. CNRS (Eds.), Collection *Les Cahiers de Paléanthropologie*. Paris. 420 pp.
- HABIB M., JOANETTE Y., ROCH LECOUCRS A., 2000: Le cerveau humain et les origines du langage. *Médecine/sciences* 16: 171–180.
- HARVATI K., 2002: Models of shape variation between and within species and the Neanderthal taxonomic position: A 3D geometric morphometrics approach based on temporal bone morphology. In: B. Mafart, H. Delingette (Eds.): *Three-Dimensional Imaging in Paleoanthropology and Prehistoric Archaeology*. Pp. 25–30. Archaeopress, Publishers of British Archaeological Reports, Oxford.
- HEIM J.-L., 1986: Les hommes de Néandertal. In: Doin (Ed.): *L'Homme, son évolution, sa diversité. Manuel d'anthropologie physique*. Pp. 201–215. Edition du CNRS, Paris.
- LEWIN R., 1984: *Human Evolution – An Illustrated Introduction*. W. H. Freeman, New York. 208 pp.
- MAFART B., 2002: 3D Imaging in paleoanthropology and prehistoric archaeology: A new tool for old sciences or an emerging science? In: B. Mafart, H. Delingette (Eds.): *Three-Dimensional Imaging in Paleoanthropology and Prehistoric Archaeology*. Pp. 1–3. Archaeopress, Publishers of British Archaeological Reports, Oxford.

- MAFART B., GUIPERT G., LUMLEY M.-A. de, SUBSOL G., 2004: Three-dimensional computer imaging of hominid fossils: a new step in human evolution studies. *Canadian Association of Radiologists J.* 55, 4: 264–270.
- MARTIN R., SALLER K., 1957: *Lehrbuch der Anthropologie in Systematischer Darstellung mit Besonderer Berücksichtigung der Anthropologischen Methoden*. Abt 1. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart. 661 pp.
- MILLET J.-J., 2000: Analyse du champ morphologique infantile Pan et Gorilla et comparaison avec l'architecture crânienne de Homo. In: P. Andrieux, D. Hadjouis, A. Dambricourt-Malasse (Eds.): *L'identité humaine en question. Nouvelles problématiques et nouvelles technologies en Paléontologie humaine et en Paléoanthropologie*. Pp. 67–78. Artcom, Paris.
- NAMBIAR P., NAIDU M. D. K., SUBRAMANIAM K., 1999: Anatomical variability of the frontal sinuses and their application in forensic identification. *Clinical Anatomy* 12: 16–19.
- PATTE E., 1955: *Les Néanderthaliens, anatomie, physiologie, comparaisons*. Masson, Paris. 560 pp.
- PATURET G., 1951: *Ostéologie, arthrologie, myologie*. Masson (Ed.), Paris. 389 pp.
- PENIN X., 2001a: APS Version 2.3: Logiciel de superposition et d'analyse statistique disponible gratuitement sur internet: <http://www.cpod.com/monoweb/aps>.
- PENIN X., 2001b: ConcatX: Logiciel servant à créer des fichiers de données pour APS, disponible gratuitement sur internet: <http://www.cpod.com/monoweb/aps>.
- PENIN X., 2001c: DigitX Version 1.3: Logiciel de numérisation de points de repère sur des images au format JPEG, BMP ou WMF, disponible gratuitement sur internet: <http://www.cpod.com/monoweb/aps>.
- PENIN X., BAYLAC M., 1999: Comparaison tridimensionnelle des crânes de *Pan* et *Pongo* par superpositions procrustéennes. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris, Sciences de la vie* 322: 1099–1104.
- PENIN X., BERGE C., BAYLAC M., 2002: Ontogenetic study of the skull in modern humans and the common chimpanzees: Neotenic hypothesis reconsidered with a tridimensional Procrustes analysis. *Amer. J. of Phys. Anthropol.* 118: 50–62.
- PONCE DE LEON M. S., ZOLLIKOFER C. P. E., 2001: Neanderthal cranial ontogeny and its implications for late hominid diversity. *Nature* 412: 534–538.
- SEMENDEFERI K., DAMASIO H., FRANK R., van HOESEN G. W. 1997: The evolution of the frontal lobes: a volumetric analysis based on three-dimensional reconstructions of magnetic resonance scans of human and ape brains. *J. of Hum. Evol.* 32: 375–388.
- SLÁDEK V., TRINKAUS E., ŠEFČÁKOVÁ A., HALOUZKA R., 2002: Morphological affinities of the Šala 1 frontal bone. *J. of Hum. Evol.* 43: 787–815.
- TRINKAUS E., SHIPMAN P., 1993: *The Neandertals. Changing the Image of Mankind*. A. A. Knopf, New York. 430 pp.
- YOKOYAMA Y., NGUYEN H. V., FALGUERES C., BIBRON R., LEGER C., 1991: Datation directe par la spectrométrie gamma non destructive des restes humains: comparaison avec d'autres méthodes. In: CNRS (Eds.): *Datation et caractérisation des milieux pléistocènes*. Pp. 11–17. CNRS, Bordeaux.
- ZOLLIKOFER C. P. E., 2002: A computational approach to paleoanthropology. *Evol. Anthropol.* 11: 64–67.

Gaspard Guipert
Bertrand Mafart
Antenne de l'Institut de Paléontologie
humaine
UMR 5198, Département de Préhistoire du
Muséum National d'Histoire Naturelle
Géosciences de l'Environnement, Cerege
Europole Méditerranéen de l'Arbois
13545, Aix en Provence, Cedex 04, France
E-mail: gaspard_guiPERT@hotmail.com;
gaspard_guiPERT@univ.u-3mrs.fr

