

VALÉRY ZEITOUN

RÉVISION DE L'ESPÈCE
HOMO ERECTUS (DUBOIS, 1893)

UTILISATION DES DONNÉES MORPHOLOGIQUES ET
MÉTRIQUES EN CLADISTIQUE,
RECONSIDÉRATION DU CAS *HOMO ERECTUS*

REAPPRAISAL OF THE SPECIES
HOMO ERECTUS (DUBOIS, 1893)

USE OF MORPHOLOGIC AND METRIC DATA IN
CLADISTIC INVESTIGATION OF THE CASE OF *HOMO ERECTUS*

TABLE DES MATIÈRES

INDEX DES FIGURES ET ANNEXES	7
AVANT PROPOS	11
RESUMÉ	13
SUMMARY	17
I. — INTRODUCTION	21
II. — LES DIFFÉRENTES ACCEPTIONS DE <i>HOMO ERECTUS</i>	23
1. — LES <i>HOMO ERECTUS</i>	23
2. — LES CARACTÈRES DE <i>HOMO ERECTUS</i>	24
3. — LA POSITION INCERTAINE DE <i>HOMO ERECTUS</i> DANS LA CLASSIFICATION ET SON STATUT TAXINOMIQUE IMPRÉCIS	25
4. — L'ORIGINE DES CONFLITS	27
4.1 — MÉTHODES ET APPROCHES	27
4.2 — ESPÈCES ET TAXONS	28
4.3 — LES CARACTÈRES ÉTUDIÉS	30
III. — MATÉRIEL ET MÉTHODE D'ANALYSE	31
1. — LA CLADISTIQUE	31
1.1 — LE PRINCIPE	32
1.2 — LA MÉTHODE	32
1.3 — LES CRITÈRES	32
2. — LE MATÉRIEL	34
3. — LISTE DES SPÉCIMENS FOSSILES	35
4. — BILAN DES SYNONYMIES	46

IV. — L'ANALYSE INFORMATISÉE	49
1. — LE LOGICIEL DE PARCIMONIE	49
1.1. — LE CODAGE DES CARACTÈRES	50
1.2. — LES OPTIONS DE TRAITEMENT	50
2. — LES DONNÉES MORPHOLOGIQUES	52
3. — DESCRIPTION DES CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES	52
3.1. — L'OS FRONTAL (CARACTÈRES 1 À 25)	52
3.2. — L'OS PARIÉTAL (CARACTÈRES 26 À 41)	65
3.3. — L'OS OCCIPITAL (CARACTÈRES 42 À 61)	71
3.4. — L'OS TEMPORAL (CARACTÈRES 62 À 123)	81
4. — LES CARACTÈRES NON TRAITÉS	105
4.1. — LA CAPACITÉ CRÂNIENNE	105
4.2. — L'ÉPAISSEUR DES OS DE LA VOÛTE CRÂNIENNE	106
4.3. — SÉPARATION ENTRE L'INION ET L'ENDINION	107
V. — LES DONNÉES MÉTRIQUES	109
1. — LES POINTS DE RÉFÉRENCES	110
2. — TRAITEMENT PRÉALABLE DES DONNÉES MÉTRIQUES	111
3. — LES INDICES MÉTRIQUES	112
4. — MODE DE SÉLECTION DES INDICES SERVANT À CONSTITUER LA MATRICE	113
5. — LE CODAGE DES INDICES MÉTRIQUES	115
6. — LE TRAITEMENT DE LA VARIABILITÉ	117
7. — LA MATRICE DES DONNÉES	118
VI. — RÉSULTATS DE L'ANALYSE	119
1. — CARACTÉRISTIQUES GÉNÉRALES DES DIFFÉRENTES ANALYSES	119
2. — RATIONALISATION DES DONNÉES PAR L'OBSERVATION DE L'ONTOGÈNESE	120
2.1. — LES CARACTÈRES MÉTRIQUES ET LE PROBLÈME DE LA PONDÉRATION DES TRANSFORMATIONS	120
2.2. — ANALYSE DU CLADOGRAMME	122
2.3. — RAPPEL	123
2.4. — LES « NŒUDS DU PROBLÈME »	124
VII. — PROPOSITIONS PHYLOGÉNÉTIQUES	137
BILAN ET DIAGNOSE D' <i>HOMO ERECTUS</i>	140

VIII. — DISCUSSION	143
1. — LES CONCEPTS DE L'ESPÈCE	143
2. — LA SPÉCIATION	144
3. — PROPOSITIONS PHYLOGÉNÉTIQUES ET TAXINOMIQUES	146
4. — LES DONNÉES CHRONOLOGIQUES	149
5. — COMPARAISON DES RÉSULTATS AVEC LES TRAVAUX ANTÉRIEURS	154
IX. — CONCLUSION	155
BIBLIOGRAPHIE	159
ANNEXE 1. — VALEURS DES INDICES DANS LA POPULATION DE RÉFÉRENCE consulter: http://www.ivry.cnrs.fr/deh/zeitoun/zeitoun.htm	
ANNEXE 2. — INTERVALLES DE DÉFINITION DES ÉTATS DES CARACTÈRES MÉTRIQUES consulter: http://www.ivry.cnrs.fr/deh/zeitoun/zeitoun.htm	
ANNEXE 3. — MATRICE COMPLÈTE DES DONNÉES	187
ANNEXE 4. — LISTE DES CHANGEMENTS D'ÉTATS DE CARACTÈRE AUX DIFFÉ- RENTS NŒUDS : DIAGNOSE DES DIFFÉRENTS TAXONS consulter: http://www.ivry.cnrs.fr/deh/zeitoun/zeitoun.htm	
ANNEXE 5. — LISTE DES CHANGEMENTS D'ÉTATS DE CARACTÈRE AUX DIFFÉRENTS NŒUDS : DIAGNOSE DES NOUVELLES ESPÈCES DÉCRITES	198

INDEX DES FIGURES

Figure 1. — Règle de Nelson	33
Figure 2. — Expression des états de caractère	50
Figure 3. — Vue antérieure de l'orbite gauche de Ngandong VI — Caractère 1. Fusion des <i>arcus superciliaris</i> — Caractère 3. — Relief important du bord supérieur des <i>arcus superciliaris</i>	53
Figure 4. — Vue antérieure de l'orbite gauche de Ngandong XII — Caractère 2. — Degré de fermeture du <i>sulcus supraorbitalis</i>	55
Figure 5. — Vue supérieure du bord frontal de Ngandong XII — Caractère 5. — Existence d'une dépression postorbitaire latérale	55
Figure 6. — Dessin du bord frontal de Ngandong VII, de Jebel Irhoud 1 et de KNMER 406 — Caractère 9. — Position de la glabella par rapport au bord frontal en <i>norma verticalis</i>	57
Figure 7. — Dessin du bord frontal de OH 9 — Caractère 10. — Existence d'une microdépression de la zone glabellaire	57
Figure 8a. — Bord frontal de Bodo 1 et de <i>Sinanthropus pekinensis</i> 12 — Caractère 11. — Continuité du <i>torus supraorbitalis</i>	58
Figure 8b. — Bord frontal de <i>Sinanthropus pekinensis</i> 12	58
Figure 9. — Dessin explicatif des mesures d'épaisseur de l'orbite — Caractère 12. — Épaisseur de l'orbite	59
Figure 10. — Trigone orbitaire gauche de KNMER 3733 — Caractère 15. — Existence d'un tubercule au point <i>frontotemporale</i>	61
Figure 11. — Vue supérieure de Ngandong XII — Caractère 21. — Existence d'une éminence bregmatique	63
Figure 12a. — Vue supérieure du trigone orbitaire gauche de KNMER 1813 — Caractère 25. — Existence d'une dépression supratrigonale	64
Figure 12b. — Vue supérieure du trigone orbitaire de Ngandong VI	64
Figure 13. — Vue supérieure de Sangiran 38 — Caractère 32. — Saillie de la bande temporale — Caractère 33. — Largeur de la bande temporale	68
Figure 14. — Vue latérale de Broken Hill 1 — Caractère 34. — Décrochement de la bande temporale au niveau du <i>stephanion</i>	68

Figure 15. — Dessin explicatif des différences entre processus astériaque et tubercule supramastoïde postérieur d'après Hublin (1978a)	
— Caractère 36. — Existence d'un processus astériaque	
— Caractère 75. — Existence d'un tubercule supramastoïde postérieur	69
Figure 16. — Vue inféro-postérieure latérale de La Chapelle-aux-Saints	
— Caractère 37. — Existence d'une dépression astériaque	70
Figure 17. — Vue inféro-postérieure latérale de OH 9	
— Caractère 37. — Existence d'une dépression astériaque	
— Caractère 39. — Existence d'un <i>tuber angularis</i>	70
Figure 18a. — Vue postérieure de Sangiran 38	
— Caractère 47. — Étalement latéral du <i>torus occipitalis</i>	74
Figure 18b. — Vue postérieure de Sangiran 10	
— Caractère 47. — Étalement latéral du <i>torus occipitalis</i>	74
Figure 19. — Vue postérieure de Sangiran 12	
— Caractère 51. — Continuité du <i>sulcus occipitalis</i> sur la totalité de l'écaille occipitale ..	76
Figure 20. — Dessin explicatif de la différence d'un chignon occipital et d'un chignon occipital en « coin »	
— Caractère 53. — Existence d'un chignon occipital	76
Figure 21. — Vue postérieure de Ngandong VII	
— Caractères 54 et 56. — Développement de la <i>protuberantia occipitalis externa</i> et concavité sus-jacente	77
Figure 22. — Vue postérieure de Ngandong VII	
— Caractère 55. — Développement du <i>tuberculum linearum</i>	78
Figure 23. — Vue inférieure de Ngandong I	
— Caractère 57. — Existence d'une <i>crista occipitalis externa</i>	78
Figure 24. — Vue inférieure de KNMER 3733	
— Caractère 60. — Existence d'un <i>processus retromastoideus</i>	80
Figure 25a. — Vue latérale gauche de La Chapelle-aux-Saints	
— Caractère 67. — Angulation entre la racine du <i>processus zygomaticus</i> de l'os temporal et la <i>crista supramastoidea</i>	83
Figure 25b. — Vue latérale droite de KNMER 3733	
— Caractère 67. — Angulation entre la racine du <i>processus zygomaticus</i> de l'os temporal et la <i>crista supramastoidea</i>	83
Figure 26. — Vue inférolatérale de Ngandong XII	
— Caractère 69. — Existence d'un <i>tuberculum supramastoideum anterius</i>	85
Figure 27. — Vue latérale de Sangiran 12	
— Caractère 72. — Fermeture postérieure du sillon susmastoïdien	85

Figure 28a. — Vue latérale gauche de Sangiran 26	
— Caractère 73. — Importance de l'espace susmastoïdien	86
Figure 28b. — Vue latérale droite de Sambungmachan 1	
— Caractère 73. — Importance de l'espace susmastoïdien	86
Figure 29. — Vue inférieure de l'os temporal de Ngandong XII	
— Caractère 77. — Existence d'une <i>spina suprameatum</i>	
— Caractère 89. — Importance de l'espace existant entre le tympanal et la partie antérieure du processus mastoïde	88
Figure 30. — Vue latérale du méat auditif externe de Sangiran 2	
— Caractère 78. — Forme du méat auditif externe	89
Figure 31. — Vue inférieure de la <i>fossa mandibularis</i> d'un gorille	
— caractère 81. — Contribution du <i>processus postglenoidalis</i> au mur postérieur de la <i>fossa mandibularis</i>	90
Figure 32. — Vue inférieure de la <i>fossa mandibularis</i> de Ngandong XII	
— Caractère 88. — Existence d'un <i>tuberculum anterius fossae</i>	92
Figure 33. — Vue postérieure de Ngandong XII	
— Caractère 98. — Importance de l'éminence juxtamastoïdienne de Rouvière	95
Figure 34. — Schéma descriptif de la fissure de Glaser	96
Figure 35a. — Vue inférieure du tympanal de Ngandong VII	
— Caractère 102. — Importance du renforcement existant entre le tympanal et la formation entoglénoïde	98
Figure 35b. — Vue inférieure du tympanal de La Chapelle-aux-Saints	
— Caractère 102. — Importance du renforcement existant entre le tympanal et la formation entoglénoïde	98
Figure 36. — Vue inférieure de la <i>fossa mandibularis</i> de Sterkfontein 5	
— Caractère 120. — Étalement transversal du <i>processus postglenoidalis</i>	104
Figure 37. — Dessin : mode de détermination des points A, P et S sur l'os temporal	109
Figure 38. — Dessin : position des points crâniens de référence	110
Figure 39. — Redondance apparente de l'information et contrôle <i>a posteriori</i> de la liaison entre caractères	112
Figure 40. — Critère de sélection des indices	114
Figure 41. — Exemple de codage d'un indice	116
Figure 42. — Le cladogramme	121
Figure 43. — Schéma explicatif du nombre de caractères non ambigus pour les différentes options (Acctran, Deltran et Minf)	123
Figure 44. — Cladogramme restreint aux spécimens les plus complets avec désignation du nombre de synapomorphies les plus robustes	138

Figure 45. — Cladogramme avec indication des spécimen-types	139
Figure 46. — Première hypothèse taxinomique	147
Figure 47. — Seconde hypothèse taxinomique	148
Figure 48. — Position chronologique de la structure phylogénétique issue de l'analyse	151
Figure 49. — Confrontation des données environnementales et de la proposition phylogénétique	153

AVANT PROPOS

Je tiens à remercier le Professeur Yves Coppens de son support constant tout au long de mes recherches. Il aura permis la publication de cet ouvrage élaboré et conduit à son terme grâce au soutien de Véronique Barriel (Service de Systématique Moléculaire du Muséum National d'Histoire Naturelle), Pascal Tassy (Laboratoire de Paléontologie du Muséum National d'Histoire Naturelle) et Anne-Marie Tillier (UMR 5809 du CNRS). Cet ouvrage est en partie le fruit du travail entrepris dans le cadre de l'école doctorale du Laboratoire d'Anthropologie de l'Université de Bordeaux I, sous la direction du Professeur Bernard Vandermeersch et ayant conduit au mémoire de thèse intitulé Cladistique et Paléoanthropologie : le cas *Homo erectus*.

Le Professeur Téuku Jacob m'a très chaleureusement accueilli dans son Laboratoire à Yogyakarta et m'a permis d'étudier l'ensemble des spécimens fossiles des collections du Laboratorium Bio dan Paleo Antropologi, Universitas Gadjah Mada qui sont présentés dans ce volume. Le Professeur Sastrohamidjojo Sartono m'a toujours fait profiter de son enthousiasme et m'a ouvert les portes des Instituts de Bandung.

Les Professeurs Bernard Wood (Department of Anthropology, George Washington University), Alan Mann (Department of Anthropology, University of Pennsylvania) et Jan Jelinek (Moravske Muzeum) m'ont fait part de son avis sur ce travail. John de Vos (Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, Leiden), Jens Lorenz Franzen (Forschung Institut Senckenberg, Francfort), Fachroel Aziz (Geological Research and Development Centre, Bandung) et Jean-jacques Hublin (EP 1781 du CNRS) m'ont permis d'étudier les fossiles originaux confiés à leur soin.

Grâce à leur accueil, Madame Marie-Antoinette De Lumley (UMR 6569 du CNRS) et Monsieur Henry De Lumley (Laboratoire de préhistoire du Muséum National d'Histoire Naturelle) m'ont permis d'étendre l'étude présentée dans cet ouvrage à la quasi totalité des fossiles attribués à *Homo erectus*. Dominique Grimaud-Hervé et Maryse Tavoso ont largement contribué à faciliter mes séjours dans les laboratoires d'Anthropologie de l'Institut de Paléontologie Humaine et de l'Université d'Aix-Marseille. C'est par leur accueil et leur soutien au Laboratoire de Stratigraphie des Bassins Sédimentaires de l'Université Pierre et Marie Curie, que Maurice Renard, Alain Person et Daniel Ambroise ont permis la réalisation du manuscrit initial de cet ouvrage. Par leurs conseils scientifiques, Daniel Goujet (Laboratoire de Paléontologie du Muséum National d'Histoire Naturelle), Michel Baylac (Laboratoire d'Entomologie du Muséum National d'Histoire Naturelle) et Pascal Picq (Chaire de Paléoanthropologie du Collège de France) ont contribué à la réflexion présentée dans ce travail.

Le service commun de Systématique Moléculaire du Muséum National d'Histoire Naturelle, en la personne de Guillaume Lecointre et de Simon Tillier, a largement participé à l'aboutissement de ce travail en me permettant d'accéder au logiciel PAUP.

Simone Jousse, Mya Pereira, Philippe Mennequier et Francis Renoult ont collaboré à ce travail en facilitant l'accès des collections actuelles au Musée de l'Homme et au Laboratoire d'Anatomie Comparée du Muséum National d'Histoire Naturelle. Pascal Murail m'a toujours aidé et en toutes circonstances de son esprit combatif. Stéphane Hua, Takashi Nara et Jaroslav Bruzek ont amicalement contribué à ma recherche bibliographique.

Je remercie encore mes amis et collègues indonésiens Harry Widiyanto, Ganung Anggraini, Agus Suprijo, Agung Widiyanto, Johan Arif, Himawan, Ildrem Syafri et Hubert Forestier pour leur support lors de mes séjours à Yogyakarta, Surabaya et à Bandung. Ces remerciements seraient incomplets sans la mention du soutien de la fondation BLEUSTEIN-BLANCHET pour la Vocation et de la fondation FYSSSEN dans le financement de ce travail. Je remercie également Herbert Thomas et l'équipe de l'UPR2147 pour leur soutien dans la phase finale d'élaboration de cet ouvrage.

RÉSUMÉ

L'hypodigme de *Homo erectus* est un problème qui restait non résolu. Les désaccords étaient davantage fondés sur la chronologie que sur la morphologie, une méthodologie ne reposant ni sur la similitude globale ni sur la position chronologique a été nécessaire pour clarifier les questions taxinomiques. Ainsi a-t-il été entrepris d'identifier des caractères apomorphiques pour *Homo erectus*. La première étape consiste à rechercher des critères permettant de définir l'espèce comme un clade ou un grade; c'est-à-dire une unité monophylétique ou comme un niveau évolutif archaïque de l'espèce *Homo sapiens*. La reconstruction du patron évolutif devant être ensuite confronté avec des données indépendantes (datation, biogéographie) afin de permettre de restituer un scénario évolutif cohérent.

Selon plusieurs auteurs (Stringer, 1984; Hublin, 1986; Kennedy, 1991; Brauer et Mbua, 1992) l'existence de caractère apomorphe pour *Homo erectus* n'est pas démontrée. Un réexamen de la *calvaria* des hommes fossiles a été réalisé ici sous l'abord de la cladistique pour définir le niveau taxinomique et phylogénétique de l'espèce *Homo erectus* (Dubois, 1893). Des caractères morphologiques et des données métriques originales ont été proposées quand dans le même temps une analyse et un contrôle des données publiées ont été réalisées.

Dans le but d'utiliser le maximum de l'information disponible dans l'étude phylogénétique des fossiles au niveau individuel, une technique de codage inédite a été élaborée afin de permettre l'intégration des données continues en cladistique. L'objectif avoué était de pouvoir comparer les individus un à un quand ce sont des spécimens et non des populations qui sont effectivement les objets de l'étude paléanthropologique.

Il n'y a pas de raison de décider *a priori* que des caractères ne sont pas utiles pour distinguer différents groupes de taxon. Aussi les caractères tant métriques que morphologiques ont ils été traités. Les caractères morphologiques peuvent décrire soit la position soit la taille d'un élément relativement à un autre. Ils peuvent être l'objet d'une définition plus ou moins complexe d'éléments. Il est alors possible d'affirmer si cette définition du caractère est présente ou absente. Lorsque des points homologues existent, il est préférable de réaliser une mesure. Non que celle-ci soit plus objective qu'une description relative la taille ou à la position, mais elle est plus aisément reproductible et plusieurs états de caractère sont alors décelables. Cela permet de montrer où les dimensions les plus pertinentes sont localisées (un ensemble peut être divisé en plusieurs sous-ensembles et l'intensité de l'expression d'un caractère peut changer au sein du sous-ensemble). Avant de prendre des mesures et de calculer des indices il faut cependant s'assurer que les points de références sont des points anatomiques homologues.

Les méthodes statistiques ou les analyses descriptives (analyse des correspondances, analyses factorielles) sont fondées sur la comparaison d'individus et de paramètres liés à un barycentre obtenu par le calcul des valeurs propres de chaque individu de l'étude. L'utilisation de telles méthodes constitue un exercice de la similitude globale des phénéticiens, puisque ils expriment cette similitude à partir de critères générés par le poids de l'ensemble des individus étudiés. Une autre approche est plus typologique et répond sans inférer de résultat préalable à une recherche selon une démarche agnostique.

La méthode proposée ici est inspirée du « *weighting coding* » de Thiele (1993), mais appliqué au niveau individuel. La technique utilise un standard indépendant de l'ensemble des spécimens pris en compte. Ignorant quels sont les paramètres discriminants permettant une reconstruction

phylogénétique, toutes les mesures réalisables entre points homologues ont été effectués. Ainsi chaque mesure peut être mis en relation avec les autres (si ce n'était pas le cas, il faudrait s'interroger sur la fausse précision de certains points crâniométriques). L'ensemble des mesures a été réalisé pour calculer deux sortes d'indices :

- type I (arc AB - corde AB) / corde AB
- type II corde AB / corde CD.

Les indices sont des données continues qui peuvent être transcrites dans une matrice afin d'être employés pour une analyse cladistique. Avant d'exposer la technique de codage, les propriétés mathématiques liées à l'utilisation des indices doivent être discutées. Les indices sont des données relatives qui sont assez indépendantes de la taille globale (Olivier, 1974). Ils donnent des indications sur la taille relative. Ainsi, même si les valeurs affines et non-affines des mesures ne peuvent être distinguées par l'utilisation d'indices (voir Bookstein, 1978), l'effet de la taille globale est amoindri.

Une analyse est réalisée pour sélectionner les indices discriminants permettant de grouper ou de séparer les différents individus. Les paramètres communs à l'ensemble des spécimens ne sont pas retenus car des individus et non des groupes constitués *a priori* sont pris en compte puisque le sujet de l'étude est de déterminer l'appartenance taxinomique et la position phylogénétique des spécimens. Seuls les indices situés en dehors du champ de variation de la population de référence sont retenus. Ainsi pour chaque indice, quand il y a superposition entre population de référence et l'ensemble des spécimens pris en compte, l'indice est considéré comme exempt de toute signification phylogénétique du moins au sein du groupe étudié. Quand il y a une différence entre tout ou partie des spécimens et la population standard, les différences sont utilisées pour déterminer des classes de valeurs. A partir d'une valeur extrême (maximum ou minimum) pour le standard, des intervalles ayant une amplitude d'un écart type sont utilisés pour définir la valeur de la classe. L'utilisation d'un standard relie cette technique à une «combination coding». Un groupe d'individus sera défini par un espace égale à un seul écart type de la population de référence. Ainsi, le nombre réel de groupes doit être mis en exergue mais en fin d'analyse, ce qui apparaît comme étant en fait des sous-groupes peuvent être réunis *a posteriori*. Au contraire l'utilisation d'une amplitude de deux écarts-types a tendance à regrouper outre mesure les individus. Le procédé employé ici pour définir des classes n'est qu'empirique et un contrôle de la validité du nombre d'états de caractères définis *a posteriori* est possible ici aussi.

Il y a peu de fossiles attribués à *Homo erectus* dont la face soit préservée. Davantage de mandibules sont affiliés à *Homo erectus*, mais elles sont isolées. La définition classique de *Homo erectus* est principalement basée sur les caractères de la *calvaria*. La plupart des autres fragments anatomiques sont attribués à *Homo erectus* sur des critères chronologiques plutôt que morphologiques. Soixante six spécimens parmi lesquels *Paranthropus boisei*, *Australopithecus africanus*, *Pan troglodytes*, *Gorilla gorilla* et des hommes modernes permettent d'établir des classes correspondant aux états de caractères pour les données métriques.

Six cent treize mesures ont été réalisées pour un crâne complet. Deux mille deux cent soixante quatre indices ont été calculés à partir de ces données. Par comparaison du standard et de l'ensemble des spécimens pris en compte, il n'est pas possible de distinguer les hommes modernes de ceux-ci (Singes, Australopithecins et *Homo*) pour 1919 paramètres. Les distinctions ne sont possibles que pour 345 paramètres. Les caractères morphologiques étudiés sont 123, réunis à partir de la littérature anthropologique et d'observations personnelles. L'analyse anatomique des spécimens conduit à prendre en compte un nombre inégal de critères pour chaque os du crâne (182 pour le frontal, 25 morphologiques et 157 métriques ; 67 pour le pariétal, 16 et 51 ; 159 pour le temporal, 62 et 97 ; 60

pour l'occipital, 20 et 40). Ce fait est dû au nombre inégal de points homologues présents pour chaque type d'os, à la complexité de chaque partie anatomique et à la sélection des paramètres les plus discriminants en comparaison de l'homme moderne.

L'illustration du procédé suivi a été appliquée à un échantillon restreint à 35 spécimens permettant de mieux traiter le cas de *Homo erectus*.

Le choix de ces spécimens a été guidé par trois types de considérations :

- *Homo erectus* et les spécimens attribués à *Homo erectus* offrant le plus d'informations anatomiques ;
- les taxons affiliés à *Homo habilis* d'une part et les *Homo sapiens* archaïques d'autre part dans la mesure où les trois taxons ne sont pas clairement distincts ;
- quelques fossiles très incomplets mais situés au coeur de nombreux débats ont été ajoutés aux spécimens préalablement retenus.

Un codage mixte des états de caractères a été appliqué aux 35 spécimens ainsi définis. C'est-à-dire que des caractères à états multiples ont été traités de manière ordonnée et d'autres de manière non-ordonnée. Le choix de l'option du traitement des caractères à états multiples (ordonnés ou non ordonnés) est basé sur des observations d'individus d'âge varié tant pour la morphologie que pour les indices métriques rapportés. En ce qui concerne la morphologie, ce sont de jeunes individus de *Pan troglodytes*, *Gorilla gorilla* et *Homo sapiens sapiens* qui ont été étudiés. Il n'y a pas de problème majeur de reconnaissance taxinomique pour ces individus. Pour ce qui est des données métriques, quand il a été possible de déterminer un gradient et une polarité des valeurs des indices au cours du développement individuel, un agencement graduel a été transcrit par un codage ordonné alors qu'un agencement non graduel suppose qu'une valeur n'est pas forcément située avant une autre et qu'en conséquence, l'indice doit être traité de manière non ordonnée.

L'analyse révèle que parmi les 345 indices métriques utilisés, 62 peuvent être polarisés en fonction de l'âge individuel et par conséquent codés de manière ordonnée.

De ce thesaurus de données anatomiques est issu un arbre unique. Son homoplasie est forte mais du fait de l'importante quantité d'information prise en compte, il peut être considéré comme une hypothèse phylogénétique préliminaire valable. Cet arbre montre un clade qui unit le spécimen-type de *Homo erectus* et divers spécimens permettant de proposer un hypodigme pour cette espèce. Celui-ci est principalement indonésien avec toutefois le spécimen africain KNMWT 15 000 qui en est le plus ancien représentant. Ainsi *Homo erectus* est bien une espèce mais son hypodigme est quelque peu différent de celui habituellement proposé par les différents auteurs. Cette espèce est très proche de la souche commune d'avec *Homo sapiens* mais est caractérisée par quelques autapomorphies correspondant ainsi à la définition d'un plésion.

Il y a deux clades principaux. Le premier regroupe les spécimens africains autour du spécimen de Broken Hill (*Homo rhodesiensis* Woodward 1921) avec les spécimens asiatiques proches de la série de Ngandong (*Homo soloensis* Openoorth 1932), l'ensemble pouvant être nommé *Homo heidelbergensis*, Schoetensack, 1908. Le second clade principal rassemble l'homme moderne, des *Homo sapiens* archaïques et la lignée néandertalienne. Mais ces deux clades majeurs peuvent être réunis et nommé *Homo sapiens* suivant en cela l'avis de Tobias (1985) qui utilise préférentiellement les trinômes *Homo sapiens soloensis* pour la série de Ngandong et *Homo sapiens rhodesiensis* pour Broken Hill. Selon ce schéma, *Homo sapiens* serait un taxon fort ancien comme en attestent de récentes découvertes de terrain (Bermudez de Castro *et al.*, 1997 ; Gibbons, 1997 ; Abbate *et al.*, 1998) avec concomitamment une interrogation nouvelle quand au(x) taxon(s) ayant colonisé l'ancien monde. Avec un rebondissement nouveau grâce aux découvertes récentes de Dmanisi (Gabunia *et al.*, 1999a et b).

Nonobstant, le résultat le plus robuste de l'analyse est l'existence d'une séquence paraphylétique pour *Homo habilis* qui peut, comme l'ont proposé plusieurs auteurs (Stringer, 1986; Groves, 1989; Wood, 1994; Strait *et al.*, 1997) être constitué de plusieurs espèces. Au moins quatre espèces peuvent être reconnues : *Homo rudolfensis* (Alexeev, 1978) pour KNMER 1470 et *Homo ergaster* Groves et Mazak 1975 pour KNMER 1813 d'après Groves, 1989 (p. 239). Les spécimens KNMER 3883 et KNMER 3773 ayant le même niveau taxinomique, ils doivent être élevés à ce même rang.

Quand le patron phylogénétique est placé dans son cadre chronologique, il semble qu'une radiation se soit produite en Afrique de l'est déclenchée par un changement climato-tectonique majeur entre 2,8 Ma. et 2,4 Ma. Ce fait est en accord avec un modèle théorique qui met en avant l'influence et la concordance de l'environnement sur l'évolution des hominidés (Coppens, 1975; Stanley, 1992; De Menocal et Bloemendal, 1995; Vrba, 1996).

SUMMARY

REAPPRAISAL OF THE SPECIES *HOMO ERECTUS* (DUBOIS, 1893) USE OF MORPHOLOGIC AND METRIC DATA IN CLADISTIC INVESTIGATION OF THE CASE OF *HOMO ERECTUS*

The hypodigm for *Homo erectus* is a problem which remains unresolved. Most disagreements are based on chronological rather than morphological data. A methodology based neither on simple global similarity nor on chronological position is required to clarify taxonomical questions. Therefore the identification of apomorphic features for *Homo erectus* has to be tried. The first step is to seek criteria allowing to define this species as a clade or as a grade; *id est* as a monophyletic unit or as an archaic evolutionary step of the species *Homo sapiens*. The reconstruction of this evolutionary pattern should be matched with other data (dating, biogeography) to allow to reconstruct a real evolutionary synopsis.

According to several authors (Stringer, 1984; Hublin, 1986; Kennedy, 1991; Brauer and Mbua, 1992) the existence of autapomorphic features for *Homo erectus* is not proved. Nevertheless, a re-examination of the *calvaria* of human fossils is made in the light of cladistics to define the taxonomic and the phylogenetic ranks of the species *Homo erectus* (Dubois, 1893). New morphological features and unpublished metrical data are proposed at the same time that an analysis and a control of published morphological data were made.

In the aim of using most of the information in phylogenic study about fossils at individual level, a coding methodology is proposed which allows to use continuous data in cladistics. The purpose of this new coding proposal is to be useful in paleoanthropology where most of the time the studied material is individuals and not populations.

There is no reason to decide first that continuous characters are not useful to discriminate among groups of taxa. Morphological features can describe either the position or the size of an element next to another. They can cause a more specific and more complex definition, a precise combination of elements. It is then possible to assert, whether this definition of the feature is respected or not, that the feature is present or absent. When, for instance, the upper part of an anatomical area is larger than its lower part, to evaluate this criterion, it is better to use an index calculated from homologous points which relate to these both parts. This process allows a better definition of the states of the features. It shows where the most revealing dimensions are located (a set can be divided in many subsets and the intensity of a feature's expression can change among the subset). Before taking measures and calculating indices, reference points must be guaranteed to be anatomically homologous.

Statistical methods or descriptive analysis (correspondence analysis, factor analysis) are based on comparisons of individuals and parameters in relation to a barycenter obtained by the calculation of each specimen's own values. The use of these methods of analysis constitutes an exercise of the pheneticians "total morphological pattern", since they express a global similarity from the criterions generated by the global weight of the individuals who have been studied. Another approach is more typological.

The method proposed in this book is influenced by the gap coding proposed by Thiele (1993), but applied at individual level. The method use a standard which is independent of all specimens taken into account as an average. Ignoring which of the most discriminant parameters allow the reconstruction of phylogeny, all the measurements existing between every reference points are taken into account. Thus each measure can be connected to another (if it cannot, then the “false” precision of some craniometric points should be questioned). The complete data are used to calculate indices. Two sorts of indices are proposed to be kept :

- type I $(\text{arc AB} - \text{chord AB}) / \text{chord AB}$
- type II $\text{chord AB} / \text{chord CD}$.

The indices are continuous metrical data which must be transcribed in a matrix to be used in a cladistic analysis. Before explaining the coding method, mathematical properties linked to the index must be discussed. Indices are relative data. They are relatively independent from the global size (Olivier, 1974). They give indications on relative size. Thus, even if the affine or non-affine values of the measures cannot be distinguished by the use of simple indices (see Bookstein, 1978) the global size effect is weakened. Concerning the rigorous use of index, arguments on the rules which are to be adopted are still published (Atchley *et al.*, 1976; Atchley et Anderson, 1978 *versus* Albrecht, 1978; Dodson, 1978; Hills, 1978). Those arguments have revealed that the index formulation in logarithmic form usually allows to use them without any problem in the sight of the Laplace-Gauss law. So for a given feature, if the normality is not respected in the reference set then it is not taken into account.

An analysis is realized to select the discriminant index, those allowing the grouping or the splitting of different individuals. The common parameters to all the specimens are not required to distinguish the specimens. Individuals instead of a *priori* constituted sets of individuals are taken into account since the subject of the study is to determine the taxonomic belonging and the phylogenetic position of the specimens. Only indices outside the variation of the reference population are kept as discriminant. Thus, for each index when there is a superposition between the reference population and the several specimens taken into account, the index is considered as free from any phylogenetic significance at least within the defined group. When there is different values between specimens and the standard, the differences are used to determine classes. From the extreme value observed (maximum or minimum) for the standard, gaps with an amplitude of one standard deviations are used to define the class. The use of a standard connects this method to the combination coding. A group of individuals will be defined by a space equal to only one standard deviation of the standard population. So the number of real groups should be emphasized but in the end of the analysis such “real” - subgroups- can be linked. To the contrary, use of a double standard deviation space to define individuals group tend to lump “real” subgroups. The process uses to define class for grouping is not founded on any theoretical a priori. It is only a mathematic way to lump specimens in groups.

There isn't numerous specimens with preserved face which are affiliated to *Homo erectus*. Further more mandibles are affiliated to *Homo erectus*, but there are isolated. Classical definition of *Homo erectus* is mainly founded on feature from the calvaria. Most of the other anatomical fragments are allocated to *Homo erectus* according to their dating not to their morphology. Sixty six specimens within *Panathropus boisei*, *Australopithecus africanus*, *Pan troglodytes*, *Gorilla gorilla* species and modern humans allowed to establish classes corresponding to characters states for metrical data.

Six hundred and thirteen measurements are taken for a complete skull. Two thousand two hundred and sixty four indices are calculated from these data. By comparison of the standard and the whole specimens taken into account, it is not possible to distinguish modern humans from them (Apes,

Australopithecine and *Homo*) for 1919 parameters. Distinctions are able for only 345 parameters. Morphological characters sum 123, collected according to anthropological literature and personal observations. The anatomical analysis of the specimens leads to consider unequal number of criteria for each bone of the skull (182 criteria for the frontal bone, 25 morphological data and 157 metrical data; 67 for the parietal bone, 16 and 51; 159 for the temporal bone, 62 and 97; 60 for the occipital bone, 20 and 40). This fact is due to the unequal number of homologous reference points present on each bone, to the difference of the complexity of each anatomical part and to the selection of the most discriminant parameters compared to modern humans taken as reference.

The main illustration of the exposed process is proposed for a sample restricted to 35 specimens dealing with the case of *Homo erectus*.

The choice of the specimens is guided by three main considerations:

- *Homo erectus* and specimens affiliated to *Homo erectus* offering the largest amount of available information;
- taxa affiliated to *Homo habilis* on the one hand and archaic *Homo sapiens* on the other hand have been taken into account since the limits between the three taxa are not sharply cut.
- a few fragmentary specimens, situated in the heart of numerous discussions taken from literature, have been added to the previously chosen specimens.

A mixed coding of the states of characters is applied to the 35 specimens so defined. That is to say that some characters with multiple states are treated as ordinate and some others are treated non ordinate. The choice is based on ontogenetic considerations.

The choice of the option for the treatment of character of multiple state (ordinate or non ordinate) is based on morphological observations and on an analysis on metrical indices. On the subject of morphological data it consists in observing *Pan troglodytes*, *Gorilla gorilla* and *Homo sapiens sapiens* immature individuals. There is no major problems in recognizing immature individuals in those taxa. On the subject of metrical data, the study of modern human immature specimens was realized to determine the putative polarity of indices. When it was possible to follow an ontogenetic development of the states of character, it had been verified if it was gradual and consequently if it was marked by a polarization. In that case, it implied that states of characters had to be ordinate. In the opposite case, there was no reason to suppose that a given state of character was an obligatory intermediate passage to go from one state to another. Indeed if one considers that an index can follow a linear evolution only, one passes over the heterochrony of the development of anatomical elements. Therefore, the evolution of the whole indices has been observed on several modern human immature individuals whose ages were known to verify whether the development's heterochrony was the rule.

The analysis reveals that among 345 metrical indices used for this work, 62 can be polarized. Thus they were coded in an ordinate way. Other indices do not follow a linear progression according to individual age. Development's heterochrony is verified by 82,2% of the index.

From this complete set of anatomical data, a unique tree is found. The homoplasy is very high but, because of the great number of data, this tree can be used as a good preliminary phylogenetic hypothesis. It shows a clade which includes the type-specimen of *Homo erectus* with a group of specimens which can be considered as the hypodigm. It is mainly made of Indonesian fossils and of the African KNMWT 15000 which is the oldest. Finally, *Homo erectus* exists as a species but its hypodigm is quite different than the one usually assessed by authors. The species is very close to the founder but is characterized by a few autapomorphies indeed corresponding to a plesion.

There is also two main following clades. The first one is grouping African specimens around Broken Hill (*Homo rhodesiensis* Woodward 1921) together with Asian specimens around Ngandong (*Homo soloensis* Openoorth, 1932), both could be grouped as *Homo heidelbergensis*, Schoetensack, 1908. The second clade put together modern human, archaic *Homo sapiens* and the Neandertalian lineage. But the both clades can be joined as a unique one called *Homo sapiens* according to Tobias (1985) who used *Homo sapiens soloensis* for the series of Ngandong and the more common name *Homo sapiens rhodesiensis* for Broken Hill. By this way, *Homo sapiens* will be an old species as recent accounts are assessing (Bermudez de Castro *et al.*, 1997; Gibbons, 1997; Abbate *et al.*, 1998).

The more robust result of the analysis is the onset of a paraphyletic grade for *Homo habilis* which can be, as proposed by (Stringer, 1986; Groves, 1989; Wood, 1994; Strait *et al.*, 1997) made from several species. At least four species can be recognized: *Homo rudolfensis* (Alexeev, 1978) for KNMER 1470 and *Homo ergaster* Groves and Mazak 1975 for KNMER 1813 according to Groves, 1989 (p. 239). KNMER 3883 and KNMER 3773 have the same taxonomical level and should be named. When the phylogenetic pattern is reconsidered in a chronostratigraphic frame, it seems that a “boom” of speciation is happened in east Africa triggered by major climato-tectonic shift around 2,8 Ma. to 2,4 Ma. This fact is in accordance with theoretical model dealing with influence of environment on hominid evolution (Coppens, 1975; Stanley, 1992; De Menocal and Bloemendal, 1995; Vrba, 1996) and called *turnover pulse hypothesis* by Vrba (1989). Indeed, it seems that environmental events which improved bovids (Vrba, 1980) and also apes (Delson, 1985) can as well concern humans.

I. — INTRODUCTION

L'intérêt majeur des paléoanthropologues réside dans la compréhension des mécanismes évolutifs ayant conduit à l'avènement de notre espèce. Dans cette quête de nos origines, les nombreuses recherches de ces dernières années se sont efforcées de cerner la variabilité qui pouvait exister parmi les différents groupes d'hommes fossiles. Or, la définition de ces groupes (leur position taxinomique) et la structure de parenté qui les lie (leur relation phylogénétique) ne sont pas clairement établies. La résolution de ces deux questions est un préliminaire indispensable avant d'aller plus avant dans la recherche et la compréhension des mécanismes évolutifs. Cet ouvrage propose d'étudier le cas de *Homo erectus* (Dubois, 1893) dont la position phylogénétique et le statut taxinomique restent flous malgré les nombreux travaux qui tentent de distinguer ce taxon de formes archaïques de *Homo sapiens*.

Si le *tempo* de sa dispersion n'est ni consensuel, ni très clairement défini, *Homo erectus* reste à ce jour le premier taxon du genre *Homo* attesté hors du berceau africain. Son étude présente donc un intérêt indéniable quant à l'évolution humaine et comme le souligne Howells (1980), son rôle dans l'avènement de *Homo sapiens* est sans aucun doute, un des sujets majeurs concernant les hominidés pléistocènes. Selon Piveteau (1982), le statut biologique de *Homo erectus* a évolué en fonction des découvertes mais plus encore en fonction des paradigmes scientifiques. Son étude présente donc un aspect épistémologique supplémentaire qu'il est intéressant d'évoquer. Le grand nombre de controverses sur le choix des critères et sur les méthodes qu'il convient d'employer pour reconnaître l'espèce, ainsi que la pluralité des interprétations issues des données (divergences dans les observations, désaccords sur les positions stratigraphiques), confèrent à *Homo erectus* un statut de groupe fossile à la fois composite et mal défini. Les différentes méthodes de reconstruction phylogénétique, qui reposent sur des conceptions différentes voire contradictoires, et les arguments d'autorité, qui ne sont pas rares, ont également contribué à semer la confusion. Un des objectifs de cet ouvrage est l'analyse des relations de parenté et du statut taxinomique des spécimens fossiles qui sont rapportés à l'espèce *Homo erectus* par les différents auteurs. Deux questions liées sont ainsi abordées :

- quel est le statut taxinomique de *Homo erectus* ?
- quelle est sa position phylogénétique ?

Pour répondre à ces questions, une étude de la *calvaria* a été effectuée. En effet, cette portion anatomique, la mieux conservée et la mieux représentée, permet de comparer un plus grand nombre de fossiles et est porteuse d'un grand nombre de caractères anatomiques réputés diagnostiques. Après révision des caractères décrits par les auteurs et la recherche exploratoire de nouveaux caractères, une analyse cladistique a été mise en œuvre sur l'ensemble des données métriques et morphologiques collectées.

II. — LES DIFFÉRENTES ACCEPTIONS DE *HOMO ERECTUS*

1. — LES *HOMO ERECTUS*

C'est vers la fin du XIX^e siècle que les premiers restes de *Homo erectus* furent mis au jour en Asie. En 1890, Dubois découvrait un petit fragment de mandibule à Kedung Brubus (Java) et en 1891, il exhumaient la calotte crânienne de Trinil, le fameux pithécantrophe, des berges de la rivière Solo à Java central.

Dans les années 1920, les sinanthropes sont découverts en Chine près de Pékin. Ensuite, dans les années 1930, avec les travaux de von Koenigswald, le dôme volcanique de Sangiran (Java) se révèle être très riche en fossiles humains également rapportés à *Homo erectus*.

En Afrique, et selon Rightmire (1990), la première preuve péremptoire de la présence de *Homo erectus* est la découverte des mandibules d'*Atlanthropus mauritanicus* Arambourg, 1954. Peu de temps après, en 1960, L.S.B. Leakey découvrait le spécimen « OH9 » à Olduvai, en Tanzanie.

Depuis les années 1970 et jusqu'à nos jours, de nombreux fossiles attribués à *Homo erectus*, ont été recueillis principalement en Afrique de l'est, en Chine et en Indonésie. Le sujet le plus exceptionnel, représenté par l'ensemble du squelette, provient des berges de Nariokotome au Kenya (Brown *et al.*, 1985 ; Walker et Leakey, 1994).

Suivant un tableau synthétique brossé par Howell (1991), l'apparition de *Homo erectus* se situerait il y a environ 1,9 million d'années en Afrique de l'est d'après les fouilles de l'est Turkana et d'Olduvai. Ensuite, *Homo erectus* se répand et se développe en Asie. Cependant, des données radiochronologiques contradictoires situent les plus vieux *Homo erectus* en Indonésie (Jacob et Curtis, 1971 ; Swisher *et al.*, 1994). Les derniers représentants seraient les fossiles indonésiens du site de Ngandong, dont l'âge est estimé aux alentours de 300 000 ans, mais certains travaux indiquent que ces fossiles seraient beaucoup plus récents : 25 000 ans (Swischer *et al.*, 1996).

La présence de *Homo erectus* en Europe est très controversée (Tillier et Vandermeersch, 1982 ; Wood, 1991 ; Tillier, 1995) même si la découverte (Dzaparidze *et al.*, 1989) du site géorgien de Dmanisi (pourtant bien en Asie) et la chronologie ancienne attribuée aux fossiles d'Atapuerca (Carbonell *et al.*, 1995) ont relancé le débat (voir plus particulièrement Tillier, 1995).

En fait, ce sont les tentatives de rationalisation de Dobzhansky (1944) et l'arbitrage de Mayr (1950) qui ont conduit les auteurs (Campbell, 1965 ; Howell, 1978) à regrouper les taxons *Anthropithecus erectus* Dubois 1892, *Pithecanthropus erectus* Dubois 1893,

Sinanthropus pekinensis Black 1927, *Homo (Javanthropus) soloensis* Oppenoorth 1932, *Telanthropus capensis* Broom et Robinson 1949, *Sinanthropus officinalis* von Koenigswald 1953, *Atlanthropus mauritanicus* Arambourg 1954, *Homo leakeyi* Heberer 1963 et *Tchadanthropus uxoris* Coppens 1965 sous la dénomination *Homo erectus*. Cette nouvelle dénomination a été retenue lors du symposium de Wartenstein en 1962 dont les actes ont été publiés en 1963 par Washburn.

Depuis les travaux de Mayr (*op. cit.*) et Dobzhansky (*op. cit.*), les hommes fossiles différents de *Homo erectus* ont été le plus souvent rapportés à des sous-espèces de *Homo sapiens* (voir Campbell 1963 et 1972). A l'opposé, comme le souligne Howells (1980), tout fossile pléistocène qui ne pouvait pas être rangé sous la dénomination *Homo habilis* ni affilié à *Homo sapiens* a généralement été considéré comme un *Homo erectus*.

Ainsi au fil des années, l'espèce *Homo erectus* est apparue comme le refuge des « laissés pour compte » de la taxinomie pour la lignée humaine.

2. — LES CARACTÈRES DE *HOMO ERECTUS*

En dépit de la diagnose de *Homo erectus* proposée par Howell en 1978 qui intègre les fossiles africains, Howells (1980) souligne que, pour des raisons historiques liées aux premières découvertes de terrain, l'hypodigme de *Homo erectus* et la description des caractères supposés diagnostiques de l'espèce reposent toujours, en majorité, sur les individus asiatiques (voir également Wood, 1984).

Un portrait de la *calvaria* de *Homo erectus* se résume par une liste de caractères assez généraux retenus par la plupart des auteurs :

- Crâne long et bas, avec petite capacité crânienne ($700 < < 1250 \text{ cm}^3$);
- Hauteur de la voûte modérée;
- Largeur maximale du crâne située à la partie inférieure de l'os temporal;
- Largeur maximale bipariétale en position basse;
- Arrière du crâne très pincé;
- Présence d'une carène sagittale bordée de dépressions ou méplats parasagittaux;
- Parois crâniennes épaisses.

Pour l'os frontal :

- Frontal bas et peu convexe;
- Torus sus-orbitaire développé et souvent séparé de l'écaïlle par un sillon supra-toral;
- Constriction post-orbitaire prononcée;
- Arcades sourcilières épaisses;
- Absence de bosse frontale.

Pour l'os pariétal :

- Os pariétal aplati et rectangulaire;

- Parois pariétales convergeant vers le haut;
- Crêtes temporales marquées se terminant par un « *torus angularis* »;
- Absence de bosse pariétale.

Pour l'os temporal :

- Écaïlle temporale basse;
- Crêtes mastoïdiennes et sus-mastoïdiennes jointives;
- Processus mastoïde généralement petit, orienté mésialement;
- Os tympanique épais;
- Angle important entre le tympanique et le pétreux;
- Incisure mastoïdienne très large avec éminence juxta-mastoïdienne peu développée.

Pour l'os occipital :

- Écaïlle occipitale très large et basse;
- Planum occipital plus court que le planum nuchal;
- Présence d'un torus occipital net avec sillon supra-toral;
- Coïncidence de l'*inion* et de l'*opisthokranion*;
- *Inion* bien séparé de l'*endinion*;
- Présence d'une crête occipito-mastoïdienne.

Cette liste constitue un tableau rapide qui permet de fixer les idées. Pour l'analyse proposée dans cet ouvrage, les listes de caractères plus détaillées issues des différents travaux et monographies ont été reprises en détail.

Bien que la présente étude se restreigne à une fraction anatomique du squelette crânien, la *calvaria*, aucun des caractères portés par les spécimens étudiés ne seront négligés *a priori*. Comme la plupart des caractères décrits par les auteurs est prise en compte, les résultats obtenus constituent certainement une base pour établir l'hypodigme de l'espèce *Homo erectus* si tant est que cette espèce existe.

3. — LA POSITION INCERTAINE DE *HOMO ERECTUS* DANS LA CLASSIFICATION ET SON STATUT TAXINOMIQUE IMPRÉCIS

Les premières publications de Dubois (en particulier Dubois, 1896) affirmaient que le *Pithecanthropus erectus* (dont le nom est inspiré du *Pithecanthropus alalus* conçu par Haeckel en 1866), était une forme intermédiaire entre le singe et l'homme, conformément à la théorie de l'évolution (Darwin, 1871). Depuis, sa position phylogénétique a changé à la lumière des découvertes des australopithécins et de l'espèce *Homo habilis* Leakey Tobias et Napier, 1964. Plusieurs diagnoses, ou plus exactement, plusieurs listes de

caractères, ont été proposées (Arambourg, 1957; Le Gros Clark, 1964; Howell, 1978; Howells 1966 et 1980) pour décrire l'espèce.

Dans le cadre d'une vision gradualiste globale inspirée en anthropologie par Schwalbe (1904) et développée par Arambourg (1958), Tobias et von Koenigswald (1964) situent *Homo erectus* dans un deuxième stade évolutif entre *Homo habilis* et *Homo sapiens*. Même si, dès 1966, L.S.B Leakey envisage une lignée *Homo habilis* / *Homo sapiens* disjointe de *Homo erectus*, l'idée d'un deuxième stade évolutif est le paradigme qui domine aujourd'hui encore. Un effort récent de démonstration d'une réalité du gradualisme phylogénétique dans le genre *Homo* peut d'ailleurs être perçu dans le travail de Cronin *et al.* (1981).

Une période davantage influencée par le modèle des équilibres ponctués proposé par Eldredge et Gould (1972), a vu le débat s'orienter sur le statut de *Homo erectus* comme espèce ou comme sous-espèce de *Homo sapiens*. Certains auteurs s'interrogent sur l'existence même de l'espèce *Homo erectus* (Robinson, 1967; Thoma, 1973; Jelinek, 1978 et 1981). Peu après cette phase de discussion et jusque récemment, une vision statique de l'espèce (Rightmire, 1991) s'est opposée à une vue évolutive multirégionale (Wolpoff, 1991). Il n'en demeure pas moins que dans les années 1980, l'école cladiste, commence à influencer l'anthropologie. Ainsi la discussion des diagnoses fondées sur ce qui est en fait le « *total morphological pattern* » des phénéticiens (voir les diagnoses proposées par Le Gros Clark, 1964 et Howell, 1978) est peu à peu remplacée par une discussion sur la valeur et la polarité des caractères observés et permettant de constituer un hypodigme (l'ensemble des spécimens attribués à une espèce selon la définition de Simpson, 1961).

Dans une seconde étape plus récente encore, les discussions reposant sur les caractères dérivés exclusifs sont suivies de la présentation de cladogrammes (c'est-à-dire d'hypothèses phylogénétiques). Ainsi, des auteurs influencés par l'approche cladiste (Santa-Luca, 1980; Andrews, 1984, Stringer, 1984; Wood, 1984; Hublin, 1986) proposent des listes de caractères dérivés et propres à *Homo erectus* et tentent de préciser à la fois le statut taxinomique et la position phylogénétique de l'espèce *Homo erectus* ou des hommes antérieurement classés sous cette appellation. Dans cette période récente, Stringer (1991) conclut que *Homo erectus* est plutôt une « *tendance évolutive* » qu'une espèce. Ce taxon ne serait peut-être pas une espèce mais un « *morphograde* » pour Stringer (1984) et Hublin (1986) ou bien encore un « *chronograde* » pour Wolpoff *et al.* (1994). Selon ces schémas, il conviendrait donc de le subordonner à l'espèce *Homo sapiens* (Hublin, 1991). Par ailleurs, Stringer (1984) et Andrews (1984) distinguent les spécimens asiatiques qui seuls, constitueraient un véritable taxon d'ordre spécifique (un point de vue opposé est retenu par Brauer en 1990 mais déjà présent chez Jacob en 1976). Enfin, pour Rightmire (1984) l'espèce *Homo erectus* est authentique même si aucune preuve ne peut en être apportée. C'est même une paléoespèce véritable plutôt qu'un grade arbitraire ou une étape dans l'évolution d'une lignée selon ce même auteur dans une étude ultérieure (Rightmire, 1990).

4. — L'ORIGINE DES CONFLITS

Barriel (1991 et 1994) a souligné que les contradictions quant à la reconstruction de la phylogénie ont trois sources principales :

- la diversité des méthodologies et des approches utilisées ;
- le choix des espèces et des taxons ;
- le choix des caractères.

Pour discerner l'apport relatif de ces trois sources et ne pas les mélanger, il convient d'appliquer une méthode explicite et réfutable qui énonce des critères de choix précis pour définir tant les caractères que les espèces. Cette méthode doit également être applicable à des spécimens sans négliger la variabilité individuelle.

La définition de *Homo erectus* peut reposer sur des caractères généraux ou sur la présence ou l'absence de caractères morphologiques. Mais les paléanthropologues sont surtout sensibles aux arguments stratigraphiques (Murril, 1981; Vandermeersch, 1989; Sartono, 1991a; Pope, 1992). Leur mode de raisonnement principal peut être rapproché de la stratophénétique de Gingerich (1977 et 1979).

Le souhait délibéré de cet ouvrage est de mettre en avant que le critère chronologique n'est pas un critère prioritaire de reconstruction de la phylogénie, et que c'est le schéma de parenté entre les hommes fossiles construit à partir des seuls caractères morphologiques ou morphométriques qui commande la compréhension des mécanismes évolutifs.

4.1 — Méthodes et approches

Par la méthode inductive il est possible de déduire des lois générales à partir de faits particuliers. Des observations répétées permettent ainsi l'émission de prévisions qui, confirmées, deviennent des théories. La vérité de la loi générale se juge alors au nombre d'observations qui viennent la confirmer. En revanche, avec la méthode hypothético-déductive (Popper, 1973 et 1978), les théories qui sont proposées sont réfutables. La connaissance progresse par la modification d'une connaissance antérieure, par altération ou par rejet. Le contre-exemple ruine la théorie.

Les connaissances phylogénétiques ont principalement évolué par accumulation de faits particuliers conformément à la méthode inductive. La plupart du temps les fossiles sont regroupés en fonction de leur similitude globale. Les ressemblances sont de nature morphologique ou issues de calculs conduits à partir des données métriques. Or, la similitude n'est pas une donnée, c'est une interprétation et les trois principales écoles de systématique se caractérisent par leurs différentes conceptualisations de la similitude (Tassy, 1986; Matile *et al.*, 1987).

La systématique évolutionniste classique associée aux œuvres de Huxley (1940, 1957, 1958), Mayr (1950, 1981, 1986) et Simpson (1951, 1961) se fonde sur la généalogie, mais aussi sur la ressemblance. Le grade, stade de progrès et unité anagénétique pour Huxley

(1958), a un rôle primordial pour l'établissement de la classification. La divergence morphologique, l'appartenance à une niche adaptative, la richesse en espèces et le fait que les groupes classifiés comprennent des taxons qui descendent d'un même ancêtre sans forcément en comprendre *tous* les descendants constituent les règles de la classification.

La systématique phénétique fondée par Cain (1954), Sokal et Sneath (1963), Sneath et Sokal (1973) considère que la phylogénie n'est pas connaissable de manière objective. Elle considère que le degré de similitude globale permet d'établir des classifications en utilisant des techniques mathématiques. La signification évolutive des caractères phénotypiques n'est pas considérée.

La systématique phylogénétique ou *cladistique* fondée par Hennig (1950, 1966), tend à se fonder uniquement sur la généalogie des espèces. Sa démarche prend en compte la signification évolutive des caractères afin d'identifier des lignées monophylétiques, ou clades.

L'analyse cladistique est fondée sur l'éclatement du concept de similitude. La ressemblance peut être le fait de trois processus :

- une ressemblance résultant d'un phénomène d'homoplasie (convergence et réversion) ;
- une ressemblance due au partage de caractères plésiomorphes (proches de l'état initial) ;
- une ressemblance due au partage de caractères apomorphes (éloignés de l'état initial) qui témoignent d'affinités propres aux membres du groupe.

4.2 — Espèces et taxons

La nature du matériel d'étude choisi pose problème. Celui-ci est d'autant plus délicat à résoudre que le thème de l'étude réside justement dans la détermination de la nature du matériel pris en compte. Comment constituer une phylogénie à partir d'espèces définies préalablement si le but de l'analyse est de reconnaître ces espèces et leurs parentés ?

La définition et la limite de l'espèce ou du taxon qui constitue l'objet d'étude doivent être cernées correctement et deux stratégies opposées existent ; l'une est typologique, l'autre est « *populationnelle* » (néologisme couramment employé en anthropologie) et se résout par des approches statistiques.

Dans le cadre d'une étude anthropologique qui utilise les concepts de la cladistique, Wood (1984) précise que la détection des autapomorphies chez *Homo erectus* est sensible à la moindre modification des hypodigmes de *Homo sapiens* et de *Homo erectus*. En effet, considérons deux hypodigmes A^* et B^* constitués *a priori* tels que :

$A^* = (A_1, A_2, A_3, \dots, A_i \text{ et } B_x)$ et $B^* = (B_1, B_2, B_3, \dots, B_j)$. Si les taxons « B » se caractérisent par un caractère dérivé exclusif « b », cet état ne peut pas apparaître comme une autapomorphie car le taxon B_x est arbitrairement inclus dans l'hypodigme A^* . Cet exemple montre qu'il est erroné de vouloir reconstruire une phylogénie à partir d'hypodigmes arbitraires. Il montre aussi que la qualité autapomorphe d'un caractère ne peut être décidée avant de mettre en pratique une analyse cladistique à partir de l'ensemble des caractères dont on dispose.

Suivant Tattersall (1986), l'étude ostéologique, et donc paléontologique, tend généralement à sous-estimer le nombre d'espèces. Selon cet auteur, Il n'est pas même certain que, si des mécanismes évolutifs se produisent, ils soient suffisamment « *visibles* » ou « *lisibles* » pour pouvoir être utilisés en taxinomie (Tattersall fait ici allusion à l'anagénèse et aux limites arbitraires nécessaires pour définir des espèces). Pour Tattersall les bonds évolutifs (l'apparition ou la perte de caractères) sont les marqueurs les plus fiables de la spéciation. Ainsi, pour Tattersall, il est plus productif d'affirmer l'existence de plusieurs espèces quand plusieurs morphes sont reconnaissables.

Des anthropologues se veulent plus proches de la « *réalité biologique* » en adoptant un point de vue « *populationnel* » (suivant en cela Mayr, mais qui, faut-il le rappeler, travaillait sur des populations néontologiques). Ainsi, selon Maureille (1994), pendant longtemps les paléoanthropologues ont atténué la variabilité des spécimens fossiles pour les rapprocher d'un « *type* » conçu à partir d'un individu tenu pour représentatif de la population. Et, à cause de la faiblesse de l'échantillon fossile, la morphologie de chaque spécimen autorisait la création d'une sous-espèce, d'une espèce voire d'un genre nouveau. Ainsi, selon Maureille, l'analyse typologique aurait engendré l'impossibilité de toute étude phylogénétique par la multiplication des taxons.

Certes, depuis l'origine de l'anatomie comparée, et notamment selon Geoffroy de Saint-Hilaire (1818), le critère de reconnaissance de l'espèce est typologique, mais Maureille (1994) confond le « *type* » dans son acception légale (holotype) qui sert de référence historique pour l'enregistrement de la nomenclature binomiale et le type morphologique. Il est clair que l'espèce étant formée de populations plus ou moins variables, elle ne peut se ramener à un spécimen unique. En paléontologie, l'hypodigme est le plus couramment utilisé pour définir une espèce dans sa globalité.

La méthode d'analyse est importante car la vision « *populationnelle* » qui consiste à étudier un ensemble phénotypique de caractères ne permet pas forcément de mesurer le degré de relation phylogénétique. Dans la mouvance de Nelson et Platnick (1981), il ne sera pas possible d'échapper à une classification typologique puisque fondée sur une analyse de caractères. Cette approche est contestée par les écoles de systématique (voir Mayr, 1974 et 1981) qui s'occupent des populations actuelles composant les espèces et non les espèces elles-mêmes.

Il faut garder à l'esprit que la multiplicité des taxons initiaux, telle qu'elle est décrite par Tattersall (1986) qui ne fait que reprendre la définition de l'espèce dans son acception hennigienne, n'est qu'une stratégie de recherche. En effet, le paléoanthropologue prétend étudier l'espèce or la seule réalité tangible à laquelle il soit confronté, ce sont les spécimens. Ce n'est qu'après analyse qu'il lui est possible de les regrouper ou non. Aussi, dans l'étude présentée dans cet ouvrage, le parti a été pris de considérer chaque spécimen comme une unité taxinomique opérationnelle. Son rang taxinomique est *a priori* inconnu puisque cette connaissance est justement l'objet de l'étude. Le domaine d'investigation de l'étude étant limité aux hominés, ce sont les travaux antérieurs des auteurs qui guident le choix des spécimens à prendre en considération.

4.3 — Les caractères étudiés

Les caractères diagnostiques sont ceux qui permettent de différencier deux taxons ou ceux qui indiquent que deux taxons concordent mais diffèrent d'un troisième. La signification et la nature des caractères doivent être recherchées dans la comparaison interspécifique. Il est important de déterminer si les caractères sont *homologues* ou *homoplastiques*. Selon les concepts évolutionnistes, l'homologie est la similitude héritée d'un ancêtre commun alors que l'homoplasie n'est pas héritée d'un ancêtre commun (Simpson, 1961). Le critère de reconnaissance de l'homologie est morphologique. Il repose sur les connaissances paléontologiques et surtout embryologiques. Deux caractères sont alors dits homologues s'ils représentent des stades différents d'une même série de transformation. Pour de telles séries le terme *morphocline*, proposé par Maslin (1952) est devenu usuel. Il existe différents types d'homoplasie :

— la *convergence* est l'apparition de caractères similaires indépendamment dans plusieurs lignées (cas d'adaptation au milieu). On parle de parallélisme lorsque la convergence touche des taxons peu éloignés phylogénétiquement,

— la *réversion* est le retour à un état morphologique semblable à celui de l'état initial après une série de transformations.

Dans les travaux qui traitent de l'affinité des taxons du genre *Homo*, l'invocation du phénomène d'homoplasie permet souvent de soutenir toute hypothèse phylogénétique envisageable. Or, il n'existe qu'un seul arbre reliant différentes unités évolutives passées ou actuelles : c'est l'arbre évolutif, celui qui raconte l'histoire de la descendance (Tassy, 1991). L'origine d'interprétations conflictuelles des données de source différente tient dans la détection et l'explication du couple homologie / homoplasie. L'homoplasie affecte les données de toute origine (Patterson, 1988) mais la cladistique peut la quantifier.

Pour citer un exemple concernant *Homo erectus*, Wood (1991) a insisté sur le rôle du choix des caractères en revenant sur les 121 caractères crâniens énoncés par Weidenreich (1943) pour définir *Sinanthropus pekinensis* Black 1927. Ainsi cette liste ne serait pas une diagnose car plusieurs caractères sont communs à *Homo sapiens* (*Homo sapiens sapiens* et *Homo sapiens neanderthalensis*). Mais c'est également le cas des diagnoses de *Homo erectus* énoncées dans les travaux de Le Gros Clark (1964), Howell (1978) et Howells (1966 et 1980). En cladistique, la liste des caractères autapomorphiques d'un taxon constitue une diagnose robuste.

Les caractères étudiés dans cet ouvrage sont issus de la littérature anthropologique qui traite plus spécifiquement de *Homo erectus*. Une révision de ces caractères et le contrôle de leur présence sur les spécimens ont été effectués. Des données métriques inédites ont également été recueillies sur ces spécimens. Selon une démarche agnostive et exploratoire, il n'a pas été fait de sélection *a priori* des caractères. Tous les caractères sont valables du point de vue de la systématique. Le pattern obtenu *a posteriori* — le cladogramme — fournira les éléments de réponse même s'il ne s'agit que d'hypothèse phylogénétique.

III. — MATÉRIEL ET MÉTHODE D'ANALYSE

Bien que ni le statut, ni la phylogénie de *Homo erectus* ne donne lieu à un consensus, de nombreux travaux s'orientent vers l'étude des processus évolutifs entre *Homo erectus* et *Homo sapiens*. La majeure partie des études anthropologiques concernant *Homo erectus* privilégie le processus («*process*») à la structure de parenté («*pattern*»). Ce faisant, l'anthropologue se comporte comme un voyageur qui veut lire la carte d'un itinéraire de randonnée. Mais cette lecture nécessite que la carte existe, que l'itinéraire existe, c'est-à-dire que les étapes soient connues et que les chemins qui relient les étapes soient réellement tracés au sol dans la nature. Dans cet ouvrage, il est proposé de recentrer les études anatomiques dans le cadre de la biosystématique grâce à la cladistique. Cette méthode s'est imposée car elle permet d'éliminer des classifications phylogénétiques les taxons qui ne correspondent pas à des regroupements naturels. Les regroupements retenus par la cladistique sont ceux qui contiennent tous les descendants d'une espèce ancestrale (= clade). Les groupes d'êtres vivants qui partagent un niveau évolutif (= grades) général sans pour autant être étroitement apparentés sont rejetés.

Il faut noter que Mayr, lui-même, reconnaît la cladistique comme le seul moyen rationnel de construction de la phylogénie (Mayr, 1986), même s'il n'admet pas que la classification doit en être le seul et exact reflet.

1. — LA CLADISTIQUE

La systématique phylogénétique (ou cladistique) fondée par Hennig (1950, 1966) tend à se fonder uniquement sur la généalogie des espèces. Sa démarche prend en compte la signification évolutive des caractères afin d'établir des groupes monophylétiques, ou clades. Elle est fondée sur la théorie de la modification des caractères au cours de la descendance si bien que tous les organismes à reproduction sexuée ont une seule histoire généalogique : une phylogénie. Les caractères sont transmis d'une espèce ancestrale à ses espèces-filles et donc, ces dernières portent des caractères signes de leur commune ascendance. La modification de certains caractères ancestraux donne aux lignées des attributs qui leur sont propres. Lorsqu'une espèce s'est divisée, ses caractères propres ont été transmis à ses descendants avec ou sans modification. Ainsi un groupe d'espèces étroitement apparentées présente une répartition en mosaïque des états primitifs et évolués des caractères. C'est l'évolution en mosaïque définie par De Beer (1954) ou hétérobathmie de Hennig (1966). Les définitions des différents termes propres à la cladistique ou à ses concepts ne sont pas tous rappelés dans cet ouvrage. Les lecteurs sont renvoyés aux travaux de Wiley (1978), Wiley *et al.* (1991), Darlu et Tassy (1993) et Tassy (1994). Seuls quelques rappels sont indiqués ici.

1.1 — Le principe

Du point de vue de la transformation des caractères au cours de l'évolution, le caractère proche de l'état initial est un caractère *plésiomorphe*. Le caractère éloigné de l'état initial est un caractère *apomorphe*. Le partage d'une plésiomorphie par deux taxons est une *symplesiomorphie*. Le partage d'une apomorphie est une *synapomorphie*. Lorsqu'une apomorphie est l'exclusivité d'un taxon, on parle d'*autapomorphie*. L'important pour qu'un caractère soit une apomorphie, est le niveau précis auquel il apparaît pour la première fois dans la séquence généalogique et non dans la séquence géologique.

Le principe fondamental de la cladistique est que la synapomorphie seule permet de poser une hypothèse de proche parenté. Les symplesiomorphies ne peuvent servir à former des groupes monophylétiques.

Un groupe est *monophylétique* s'il comprend l'espèce ancestrale de ce groupe et tous ses descendants. Le critère de reconnaissance en est l'identification d'au moins un caractère apomorphe partagé par les membres du groupe et hérité de son espèce ancestrale. Pour les tenants de la cladistique, un taxon de rang supraspécifique devrait toujours être monophylétique. Les groupes dont les membres ne partagent que des caractères plésiomorphes sont dits *paraphylétiques*. Il faut bien garder à l'esprit qu'un caractère, ou plus précisément un état de caractère, n'est dérivé ou primitif que par rapport à un autre. Un caractère A qui s'exprime selon trois états ordonnés tels que : $\Delta \Rightarrow O \Rightarrow \square$ dans ce cas « O » est primitif par rapport à « \square » et « O » est dérivé par rapport à « Δ ».

1.2 — La méthode

L'analyse des caractères consiste à reconstituer les séries de transformation de caractères homologues. Une fois les clines reconnus, il convient de déterminer leur polarité. Un *cline* est une séquence linéaire de caractères dérivant directement l'un de l'autre, la *séquence* étant une série évolutive ordonnée.

Le but de l'analyse phylogénétique est la construction d'un schéma relationnel qui ne soit pas arbitraire, qui doit pouvoir être soumis à réfutation par introduction de nouveaux caractères et / ou nouveaux taxons. L'arbre le plus court est celui qui permet de contrôler la réfutabilité (méthode dite de parcimonie). L'analyse cladistique est une méthode qui prétend ne faire appel à aucun modèle préalable sur le processus évolutif. Les vitesses évolutives différentielles n'influent pas sur le principe de l'analyse.

1.3 — Les critères

En cladistique, les relations de parenté sont établies sur la séquence des synapomorphies correspondant au degré d'ancienneté de l'ancêtre commun (ancienneté non directement stratigraphique). Au niveau spécifique, les hypothèses sont énoncées comme suit :

— deux espèces sont plus étroitement apparentées entre elles qu'avec une troisième si elles ont une espèce ancestrale commune qui n'est pas en même temps celle de la troisième.

Ce type de parenté s'exprime sous forme d'un cladogramme. Le cladogramme est l'image d'une structure, et non d'un processus. Les bifurcations d'un cladogramme représentent le nombre minimum d'événements de spéciation nécessaires pour rendre compte de la structure observée. Le partage de caractères dérivés permet la construction du cladogramme. Comment polariser les séries de transformation ?

Les critères sont les suivants :

— *Le critère ontogénétiq ue*. C'est Haeckel (1866) qui interpréta dans une perspective d'évolution la « loi » de précédence ontogénétiq ue énoncée par von Baer (1828). Ce qui apparaît d'abord dans l'ontogénèse est primitif. Des exceptions à la loi de récapitulation de Haeckel sont mises en avant par de Beer (1930, 1958) et Gould (1977). Mais, redéfinie au niveau du caractère et non des organismes tout entiers (Nelson, 1973 et 1978), cette règle garde tout son intérêt phylogénétiq ue. La formulation de Nelson est la suivante : étant donné la transformation ontogénétiq ue d'un caractère depuis un état plus général vers un état moins général, l'état plus général est primitif et l'état moins général est évolué. Autrement dit, et pour reprendre les termes de Tassy (1994), la comparaison de deux espèces X et Y dont l'une (X) montre la transformation ontogénétiq ue d'un caractère $a \rightarrow b$ et l'autre (Y) qui ne donne pas de transformation $a \rightarrow a$. L'état a, compté deux fois (le plus général) est plésiomorphe, et l'état b compté une fois (le moins général) est apomorphe. L'affirmation revient à dire que l'ontogénie du caractère — de a vers b — récapitule la phylogénie puisque a est plésiomorphe et b apomorphe (Figure 1).

La règle de Nelson se fonde sur des ontogénies continues et ne doit être comprise que comme une stratégie de recherche et non comme une loi biologique (Tassy, 1994).

— *Le critère de comparaison extra-groupe* repose sur le principe de parcimonie. Si un caractère homologue observé dans le groupe étudié est également rencontré à l'extérieur du groupe, il est plésiomorphe (Wiley, 1978 ; Wiley *et al.*, 1991 ; Darlu et Tassy, 1993).

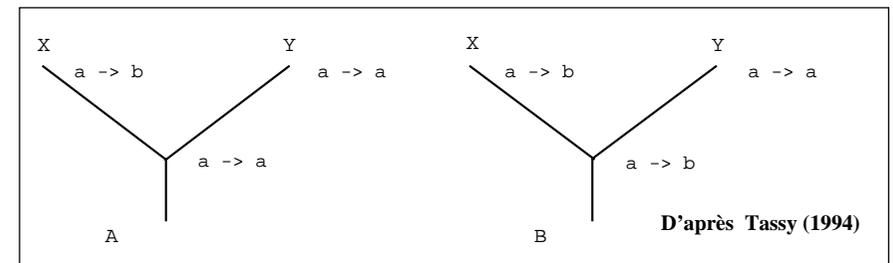


Figure 1. — A : la transformation ontogénétiq ue $a \rightarrow b$ observée chez X compte pour un pas évolutif à partir de l'état ancestral a. B : la transformation ontogénétiq ue $a \rightarrow b$ (un pas) est inférée chez l'ancêtre et l'absence de transformation observée chez Y est tenue pour une perte (un pas). L'hypothèse B (deux pas) est moins parcimonieuse que l'hypothèse A. La solution la plus parcimonieuse (A) implique que a est primitif et b est dérivé (« règle de Nelson »).

— Le troisième critère, *le critère de précedence géologique ou paléontologique* est en fait accessoire car la cladistique considère la chronologie comme un facteur de l'évolution et non comme un critère d'inférence d'histoire évolutive (Hennig, 1966). C'est-à-dire que, pour paraphraser Weidenreich (1943), il n'est certainement pas permis de considérer une forme comme primitive uniquement parce qu'elle est géologiquement plus ancienne qu'une autre ni qu'elle dût être considérée comme dérivée parce que plus récente. Cette vue souvent décriée, a ainsi été mise en pratique bien avant son énoncé par l'inventeur de la cladistique. Le principe est d'ailleurs d'un emploi courant en paléontologie depuis Schaeffer *et al.* (1972), y compris dans le domaine de la paléoanthropologie non cladiste (voir Pilbeam p. 425 et Johanson p. 433 *in* Beden *et al.*, 1985).

2. — LE MATÉRIEL

Les caractères retenus pour cette étude sont des caractères ostéologiques propres à la *calvaria* qui est la partie anatomique du crâne la plus souvent conservée pour les spécimens affiliés à *Homo erectus*. Il faut également rappeler ici que le spécimen-type de *Homo erectus*, Trinil 2 n'est constitué que d'une *calva*.

Pour des raisons d'accessibilité restreinte au matériel, une série de crânes dayaks masculins (N=30, Musée de l'Homme à Paris) est prise comme échantillon de référence pour les *Homo sapiens sapiens*. Ce choix limité est lié à la fois au nombre considérable de paramètres retenus pour chaque crâne et au temps nécessaire pour les collecter. La croissance féminine étant atteinte plus rapidement au cours du développement individuel, les crânes masculins présentent une palette d'expression plus forte des caractères morphologiques. L'origine géographique de la série de référence est à rattacher à l'habitude des anthropologues de comparer hommes fossiles et actuels dans un cadre régional circonscrit (l'Indonésie en ce qui concerne ce travail). L'existence d'aucune continuité régionale entre *Homo erectus* et *Homo sapiens* n'est pour autant admise *a priori*.

Deux groupes de crânes fossiles sont également retenus comme des représentants potentiels de l'espèce *Homo sapiens* : ce sont des néandertaliens [*Homo sapiens neanderthalensis* (King, 1864)] et des spécimens de position taxinomique incertaine attribués à des *Homo sapiens* dits « archaïques ».

Les références extra-groupes sont des gorilles [*Gorilla gorilla* (Savage et Wyman, 1847)], des chimpanzés [*Pan troglodytes* (Blumenbach, 1799)], et deux spécimens complets (Sts 5 et KNMER 406) rapportés respectivement aux australopithécins [*Australopithecus africanus* (Dart, 1925) et *Paranthropus boisei* (Leakey, 1959)]. Les grands singes (11 *Pan troglodytes* et 10 *Gorilla gorilla*) qui ont été étudiés proviennent du Laboratoire d'Anatomie Comparée du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris.

L'objectif est de classer les spécimens fossiles dans le cadre de la systématique. Les indications taxinomiques portées dans le descriptif des spécimens n'ont pas été prises en compte *a priori*. Chaque spécimen est considéré isolément. Il y a en tout 66 unités

taxinomiques opérationnelles. Celles-ci sont : 63 spécimens et 30 hommes modernes, 10 gorilles adultes et 11 chimpanzés adultes.

Comme il n'existe pas de critère distinctif au sein des hommes modernes ni au sein des gorilles ou des chimpanzés, une seule unité opérationnelle est retenue pour l'homme moderne, une pour le chimpanzé et une pour le gorille soit 3 unités et donc 66 au total.

La liste des spécimens étudiés est présentée par ordre de zone géographique. Des individus immatures (homme moderne, gorille et chimpanzé) ont été étudiés dans la recherche de la polarisation des états de caractères mais ne figurent pas dans la liste. Les spécimens fossiles immatures sont signalés par un symbole : « ° ».

3. — LISTE DES SPÉCIMENS FOSSILES

L'importance inégale des études proposées par les différents auteurs et la nature même des spécimens fossiles ne permettent pas de rendre homogène la description des informations recueillies pour les spécimens étudiés. En effet, certains fossiles ont suscité plus d'intérêt que d'autres. Plusieurs d'entre eux ont un statut taxinomique accepté par l'ensemble des anthropologues et n'ont ainsi pas donné lieu à de nombreuses discussions. Pour d'autres en revanche, le débat est encore âpre et de nombreuses opinions s'affrontent. C'est également le cas quand la position stratigraphique exacte des fossiles n'est pas connue et que plusieurs méthodes de datation (le plus souvent inconnues à l'époque de la découverte) ont été mises en œuvre depuis.

Dans le cas des spécimens indonésiens, un intérêt particulier a été porté à la stratigraphie des sites car ces fossiles sont réputés ne pas être bien datés. Or, de nombreux travaux, certes contradictoires, existent et précisent quelle est la position chronologique relative des fossiles indonésiens. Les données stratigraphiques récentes qui permettent de situer chronologiquement les fossiles chinois ont également été reportées.

Sterkfontein 5 (Afrique du Sud) : Ce *calvarium* est celui d'un *Australopithecus africanus* (Dart, 1925) découvert dans la vallée de Sterkfontein (Transvaal) dans le niveau 4 du « Type Site » par Broom en 1947. Les données géomorphologiques donnent un âge de 3,3 Ma (Partridge, 1973), alors que les données fauniques le situe entre 2,7 et 2,2 Ma (Johanson et Edey, 1983).

Saldanha 1 (Afrique du Sud) : Ce spécimen est représenté par une *calva* mise au jour dans la province du Cap par Singer en 1953. Ce spécimen n'est pas daté. Il est rapproché à la fois de Broken Hill (Kabwe), de la série de Ngandong et des spécimens de Zhoukoudian par Singer (1958). Il est assigné à *Homo sapiens rhodesiensis* (Woodward, 1921) par Campbell (1963).

Broken Hill 1 (Kabwe) (Zambie) : Découvert en 1921 par T. Zwigelaar, ce *calvarium* est situé chronologiquement dans une période définie comme un « Middle Stone Age »

post-Acheuléen par Oakley (1960). Pour Vrba (1982) le spécimen appartient au moins au stade isotopique 9, alors que Partridge (1982) le situe à la fin du stade isotopique 7 ou au début du stade isotopique 6. Day (1986) le situe à la fin du stade isotopique 6 ou dans un stade plus vieux encore.

Ce fossile est décrit comme *Homo sapiens rhodesiensis* (Woodward, 1921) par Howell (1980). Il avait été rebaptisé *Cyphanthropus rhodesiensis* par Pycraft en 1928. Rapproché des spécimens de Ngandong par Weidenreich (1943), il est considéré par Rightmire (1986a) comme un *Homo sapiens*. En 1990, Rightmire va plus avant et propose qu'avec Arago, Petralona et Ndutu, il fasse partie d'un ensemble de *Homo sapiens* archaïques qui peuvent être dénommés *Homo heidelbergensis* Schoetensack, 1908.

OH 9 (Tanzanie) : Ce spécimen a été découvert en surface sur le «*Member I*» du site «*Louis Leakey Korongo*» (Leakey, 1971). Cette *calvaria* incomplète est supposée appartenir à la partie supérieure du «*Member II*» dont le sommet est datée de 1,2 à 1,15 Ma. par Leakey et Hay, (1982). Décrit comme un *Homo erectus* par Howell (1978) et Rightmire (1979), il correspond au type de *Homo leakeyi* Heberer, 1963. Selon Maier et Nkini (1985) ce spécimen est bien un *Homo erectus*.

Ndutu 1 (Tanzanie) : La datation indirecte d'un tuf, similaire aux couches supérieures de Masek, auquel cette *calvaria* très incomplète est supposée appartenir, donne un âge d'environ 400 000 ans selon Clarke (1990). Pour Mturi (1976) un âge plus ancien, proche de 600 à 500 000 ans est proposé. Selon Rightmire (1986a) il appartient à la fin du Pléistocène moyen et n'est pas plus vieux que le sommet du «*Masek Bed*». Selon Bräuer (1991) ce fossile est contemporain de Bodo et du stade isotopique 11. Il a d'abord été retenu comme un *Homo erectus* par Clarke (1976). Il est interprété comme un pont entre *Homo habilis* Leakey, Tobias et Napier, 1964 et *Homo sapiens* par cet auteur en 1990 alors que Rightmire (1983 et 1986a), le considère comme un *Homo sapiens*.

LH 18 (Tanzanie) : Mise au jour sur le site de Laetoli, cette *calvaria* est datée par la méthode U-Th entre 90 et 129 000 ans (Bräuer, 1989) en fonction de sa position stratigraphique relative aux «*Ndutu Beds*» de «*l'Olduvai Gorge*». Le spécimen est décrit comme un *Homo sapiens* ayant des affinités avec *Homo erectus* par Day *et al.* (1980). Il est défini comme un *Homo sapiens* archaïque par Bräuer et Leakey (1986), et Bräuer et Rimbach (1990).

KNMER 406 (Kenya) : Ce *calvarium* est celui d'un *Australopithecus boisei* qui a été découvert par M.G. et R.E.F Leakey en 1978 dans l'aire 10 de la zone d'Ileret dans le «*KBS Member*» de la «*Koobi Fora Formation*», sous le complexe Okote. Soit une date de 1,65-1,7 Ma. (Wood, 1991). Chamberlain et Wood (1987) et Wood (1992b) conservent l'attribution de ce fossile au genre *Paranthropus*.

KNMER 1470 (Kenya) : Ce *calvarium* provient de l'aire 131 de Koobi Fora, à 35,5 mètres sous le tuf KBS du «*Lower Member*» qui était daté de 2,6 Ma. par les radio-isotopes (Fitch et Miller, 1970) et de 2,7 à 3 Ma. par les données paléomagnétiques (Brock

et Isaac, 1974). Pour Wood (1991) ce spécimen appartient au «*Upper Burgi Member*» de la «*Koobi Fora Formation*» sous le tuf KBS daté seulement de 1,88 à 1,9 Ma. Récemment Fitch *et al.* (1996) datent également ce spécimen entre 1,9 et 2,5 Ma. Pour Leakey (1973a), Day *et al.* (1975) et Wood (1991) le spécimen appartient à une espèce indéterminée du genre *Homo*. C'est un *Homo habilis* pour Howell (1978), White et Kimbel (1981), Tobias (1983) et Johanson *et al.* (1987). Il est distingué des spécimens OH 24 et KNMER 1813, considérés comme des formes plus archaïques de *Homo habilis* par Leakey *et al.* (1978). Pour Groves (1989) il est attribué à l'espèce *Homo rudolfensis* Alexeev, 1986.

KNMER 1813 (Kenya) : La faible capacité crânienne de ce spécimen l'a relégué à un stade primitif. Initialement décrit comme *Australopithecus* (Leakey, 1974), ce fossile est rapproché de *Australopithecus africanus* par Walker et Leakey (1978). Ce *calvarium* incomplet est attribué à *Homo habilis* par Howell (1978), White *et al.* (1981), Tobias (1983). Pour Groves et Mazak (1975) c'est soit un *Homo habilis* soit un *Homo ergaster* Groves et Mazak, 1975. En 1989, Groves en fait le paratype de *Homo ergaster*. Un éventuel rapprochement de *Homo erectus* est évoqué par Hublin (1983), Wood (1984) et Stringer (1984). Finalement il est répertorié comme une espèce indéterminée du genre *Homo* par Wood (1991). Une étude récente (Liebermann *et al.*, 1996) interprète ce spécimen comme un *Homo habilis sensus stricto*.

Ce fossile provient du «*Upper Burgi Member*» de la «*Koobi Fora Formation*» sous le tuf KBS daté de 1,88-1,9 Ma. par Feibel *et al.* (1989). Des datations complémentaires et concordantes ont été proposées dans Isaac *et al.* (1971), Maglio (1971), Vondra *et al.* (1971), Brock et Isaac (1974) et Fitch *et al.* (1974).

KNMER 3733 (Kenya) : Ce *calvarium* a été découvert dans l'aire 104 de Koobi Fora, entre les tufs KBS et Koobi Fora/BBS. Le Tuf KBS sus-jacent suppose une date de 1,78 Ma. (Wood, 1991).

Ce spécimen est présenté comme un *Homo erectus* avancé par Leakey et Walker (1976) et confirmé comme tel dans Walker et Leakey (1978) puis Walker (1981). Coppens (1983) et Tobias (1978 et 1991) adoptent cette idée.

Selon Howell (1978), Rightmire (1979 et 1984) et Bilsborough (1983), il est tout à fait comparable aux sinanthropes alors que pour Wood (1984), Stringer (1984), Andrews (1984) et Groves (1989), ce fossile présente une nette distinction anatomique avec les fossiles d'Asie. Bilsborough et Wood (1986) et Groves (1989) lui assignent même une probable affinité avec *Homo ergaster*. Wood (1991) le classe comme une espèce du genre *Homo* ayant des affinités avec *Homo erectus*. Clarke (1990) et Wood (1992a) le rapprochent de *Homo ergaster* Groves et Mazak, 1975.

KNMER 3883 (Kenya) : *Calvarium* mis au jour dans l'aire 1/1A d'Ileret, ce spécimen appartient au «*Okote Member*» de la «*Koobi Fora Formation*» soit une date de 1,5-1,65 Ma. selon Wood (1991).

Ce spécimen est proche de KNMER 3733 pour Picq (1983) et Rightmire (1984). Il est retenu comme une espèce du genre *Homo* ayant des affinités avec *Homo erectus* par

Wood (1991). Clarke (1990) et Wood (1992a) le rapproche de *Homo ergaster* Groves et Mazak, 1975.

KNMWT 15000 ° (Kenya) : Découvert à l'ouest du lac Turkana, sur la rive est d'un petit ruisseau au sud de Nariokotome, ce squelette presque complet se situe à la partie la plus inférieure du «*Natoo Member*» qui est daté de 1,53 Ma. pour Walker et Leakey (1994), soit une estimation de 1,6 Ma. pour Brown *et al.* (1985).

Il est supposé être une forme juvénile de KNMER 3733, considéré comme un *Homo erectus* pour Leakey et Walker (1976 et 1985). Wood (1992a) le rapproche, avec KNMER 3733 et KNMER 3883, de *Homo ergaster* Groves et Mazak, 1975.

Eliye Springs 1 (Kenya) : Selon Bräuer (1989), il n'existe aucune donnée stratigraphique concernant ce *calvarium* érodé antérieurement dans sa portion faciale. Pour Bräuer et Leakey (1986) c'est un *Homo sapiens* archaïque «*récent*».

Bodo 1 (Éthiopie) : Ce spécimen se réduit à une face et à une partie antérieure de la *calvaria*. La position stratigraphique de ce spécimen, correspond à la limite «*Middle et Upper Middle Pléistocène*» selon Bräuer (1984). Cet auteur se réfère au stade isotopique 11 (Bräuer, 1989). Rightmire (1986b) le reconnaît comme un *Homo sapiens*.

Omo Kibish 2 (Éthiopie) : Cette *calvaria* a été trouvée hors contexte stratigraphique dans le sud ouest de l'Éthiopie à proximité de la rivière Omo. Pour Stringer (1978) Omo 2 est proche de Saccopastore, Ngandong et Broken Hill. Howell (1978) insiste sur la distinction avec *Homo erectus* et *Homo rhodesiensis* et conclue que c'est un *Homo sapiens* proche des hommes modernes. Pour Day et Stringer (1982 et 1991), ce n'est pas un *Homo sapiens* moderne et il peut être assigné à une forme transitionnelle entre *Homo erectus* et *Homo sapiens*. Il est considéré comme un *Homo sapiens* archaïque pour Bräuer et Leakey (1986). Pour Rightmire (1983) c'est un *Homo sapiens* précoce car certains caractères le rapprochent de Ndutu et de Broken Hill.

Salé 1 (Maroc) : Ce *calvarium* décrit comme celui d'un pithécantrophe évolué (Jaeger, 1973) a été mis au jour dans des niveaux attribués au Téniftien (Jaeger, 1975). Une datation récente par E.S.R., réalisée sur de l'émail dentaire provenant du même niveau que le *calvarium*, donne un résultat de l'ordre de 420 000 ans (Hublin, 1991). Rapporté à *Homo erectus* évolué pour Jaeger (1975), Hublin (1985) le rapproche plus volontiers des *Homo sapiens* en insistant sur l'existence de marque pathologique sur l'écaille occipitale.

Jebel Irhoud 1 (Maroc) : Découvert dans une mine de barytine à l'ouest du Maroc, près de Safi, ce *calvarium* fossile à d'abord été décrit comme étant celui d'un néandertalien par Ennouchi (1962). C'est un *Homo sapiens* qui ne figure pas sur la lignée néandertalienne pour Howells (1973a) et Hublin (1989). Selon Hublin (1991) il serait contemporain du stade isotopique 6.

Devil's Tower ° (Gibraltar) : Dans une grotte de Gibraltar, plusieurs éléments anatomiques du *calvarium* ont été découverts dans un niveau moustérien et reconnus

comme appartenant à un même individu par Garrod (1928). Selon Dean *et al.* (1986) par corrélation avec une grotte voisine, l'occupation moustérienne serait contemporaine du stade isotopique 5. Cet individu immature est considéré comme un néandertalien (Tillier, 1988).

Arago (France) : Découverts dans les Pyrénées orientales, dans la grotte de l'Arago sur le site de Tautavel, les deux spécimens étudiés **Arago XXI** et **Arago XLVII** sont associés au complexe faunique adénien correspondant aux stades isotopiques 9 et 10 (Chaline, 1985) soit un âge de 350 000 ans. Pour de Lumley *et al.* (1984) l'âge estimé de la base de l'ensemble III dont sont issus ces fossiles est estimé à 450 000 ans, soit au stade isotopique 12.

Arago XXI est un frontal et une face associés aux *Homo erectus* (Lumley et Lumley, 1971), aux anté-néandertaliens (Lumley, 1976) puis aux pré-néandertaliens (Vandermeersch, 1982b). Il conserve des «*traits erectoïdes*» pour Vlcek (1986). Pour Spitery (1982) il s'agit d'un *Homo erectus*.

Arago XLVII est un pariétal attribué à *Homo erectus* par Grimaud (1982). Les deux parties anatomiques sont le plus souvent décrites comme un ensemble. Ainsi, cet ensemble est plus proche des *Homo sapiens* précoces que des *Homo erectus* de Chine pour Wu et Wu (1982). En (1985) de Lumley et Sonakia parlent de *Homo erectus* évolué. *Ces deux éléments anatomiques ont été associés pour l'analyse.*

La Chapelle-aux-Saints (France) : Découvert en 1908, en Corrèze dans la petite grotte de la Bouffia Bonneval dans la région de Brive. Le *cranium* étudié est celui d'un squelette complet de *Homo sapiens neanderthalensis* qui est associé à la culture du Moustérien type Quina par Vandermeersch (1965). Une datation E.S.R. donne un âge de 44 à 60 000 ans (Mellars, 1986 ; Raynal, 1990).

La Ferrassie 1 (France) : Découvert en Dordogne dans le grand abri de La Ferrassie, ce squelette est défini comme celui d'un néandertalien par Heim (1976). Une datation réalisée par thermoluminescence sur des silex provenant des niveaux C–D définis par Peyrony, indique une date de 72 000 ans (Mellars, 1986).

La Quina H5 (France) : Découvert en Charente, dans la station amont du site, ce *cranium* est celui d'un spécimen néandertalien qui est assigné au Würm I-II (Vandermeersch, 1965). En 1976, il est attribué au Würm II par cet auteur. Une série de mesures par thermoluminescence indique une date de l'ordre de 65 000 ans pour les silex associés à cet individu (Mellars, 1986).

Swanscombe (Grande-Bretagne) : Découverte dans le Kent au sud de la Tamise, cette *calvaria* est datée de l'interglaciaire d'Holstein d'après la stratigraphie rapportée par Dines (1964). Successivement dénommé *Homo marstoni* Paterson, 1940, *Homo swanscombensis* Kennard, 1942, il est l'holotype de *Homo sapiens proto-sapiens* Montandon, 1943 car les nomenclatures qui précèdent ne sont pas conformes. Il est tenu pour être à la base de la divergence *Homo neanderthalensis* King, 1864 et *Homo sapiens* par Weiner et Campbell

(1964). D'après Vandermeersch (1982b), Hublin et Tillier (1991), c'est un pré-néandertalien.

Spy 1 (Belgique) : Ce *cranium* a été découvert dans le niveau d'une grotte contenant une industrie lithique définie comme un Moustérien de type Quina (Bordes, 1959). Une faune du Würm ancien est associée au niveau stratigraphique de ce spécimen néandertalien (Stringer *et al.*, 1984).

Engis 2° (Belgique) : Découvert en 1829 dans une grotte de la Province de Liège, ce *calvarium* immature est la plus vieille découverte de fossile humain. Le remplissage archéologique de la grotte est mal connu mais cet individu juvénile est rapporté aux niveaux moustériens par Stringer *et al.* (1984). C'est un représentant de la lignée néandertalienne pour Tillier (1983).

Monte Circeo 1 (Italie) : Découvert en surface, dans une salle de la grotte du site de Guattari, ce *calvarium* néandertalien est associé à une industrie de type Moustérien de faciès Pontinien, soit une période correspondant à la fin du Würm I ou au début du Würm II (Blanc, 1939). Les datations réalisées par E.S.R. sur la calcite ou la faune donnent un âge minimum situé entre 50 et 60 000 ans (Grün et Stringer, 1991).

Velika Pecina° (Croatie) : Cet individu immature est représenté par une écaille frontale qui fût mise au jour près de la ville de Gornec sur la Ravna Gora vers Varazdin. Elle est issue d'un niveau protoaurignacien dont l'âge est supérieur au niveau sus-jacent daté de 38 500 ans (Smith, 1976).

C'est un néandertalien pour Mann et Trinkaus (1974), alors qu'il est plus proche des hommes modernes du paléolithique supérieur pour Smith (1976).

Petralona 1 (Grèce) : Découvert en Macédoine, ce *calvarium* est décrit comme un néandertalien (Kokkoros et Kanellis, 1960; Poulianos, 1967; Bonis et Melentis 1982, 1991). En revanche, pour Hemmer (1975) et Stringer (1983), c'est un *Homo erectus*. Selon Kurten et Poulianos (1977) la faune associée au spécimen appartient au Holsteinien (Mindel-Riss). Des datations obtenues par E.S.R. à partir de la calcite recouvrant le crâne donnent un âge minimum compris entre 160 et 240 000 ans (Hennig *et al.*, 1981).

Zuttiyeh (Proche-Orient) : Découvert dans la grotte de Mugharet el Zuttiyeh, l'âge estimé de ce fossile se situe entre 200 et 250 000 ans d'après Bar Yosef et Vandermeersch (1993). Selon Vandermeersch (1981) c'est un *Homo sapiens* et plus précisément un *Homo sapiens sapiens* en 1982 (Vandermeersch, 1982a p. 298). Sohn et Wolpoff (1993) mettent en avant des ressemblances avec les sinanthropes. Pour ces auteurs ce n'est pas un néandertalien mais ce n'est pas pour autant un homme moderne.

Skhul V (Proche-Orient) : Ce *cranium* est celui d'un individu découvert sur le site de Mugharet-es-Skhul. Il est localisé chronologiquement dans la période pluvieuse précédant la période humide de « Tabun B ». La couche B du site dont est issu ce spécimen renfermait une industrie lithique de faciès levalloisien (Boutié, 1979). Des essais de datation par

E.S.R. donne une marge allant de 66 à 113 000 ans (Stringer *et al.*, 1989). Par thermoluminescence, Mercier *et al.* (1993) situent la couche B entre 101 et 137 000 ans alors qu'une étude antérieure donnait une marge plus grande (30 à 210 000 ans d'après Mercier, 1992). Indiqué comme un hybride possible de néandertalien et d'homme moderne, ce spécimen a été rapproché des hommes modernes par Howell (1956) et Vandermeersch (1981). D'après l'étude de Bräuer et Rimbach (1990), ce *cranium* présenterait quelques affinités avec les néandertaliens.

Amud 1 (Proche-Orient) : Découverte dans une grotte, la sépulture de cet individu est située au sommet du membre B1 de la stratigraphie du site (Chinzei, 1970). Ce niveau est attribué à une période comprise entre Würm ancien et Würm récent. Ce niveau a été daté par E.S.R. entre 38 et 54 000 ans (Grün et Stringer, 1991). Des dates plus récentes obtenues par thermo-luminescence (Valadas *in* Rak *et al.*, 1994) indiquent un âge compris entre 50 et 60 000 ans pour les niveaux sous-jacents de la sépulture. Pour Suzuki (1970) cet individu est un néandertalien.

Shanidar 5 (Iraq) : Composé d'un temporal, d'un fragment de pariétal et de la face, ce spécimen iraquien est associé au niveau D du site dans la reprise des travaux de Stewart (1959) et Solecki (1960) réalisée par Trinkaus (1983, 1991). Ce spécimen néandertalien est associé au stade isotopique 4.

Teshik Tash° (Ouzbékistan) : Selon Bordes (1955), les niveaux de la grotte où a été exhumé le squelette de cet enfant sont contemporains de l'interglaciaire Würm I / Würm II. Pour Weidenreich (1945) ce spécimen était une forme intermédiaire des néandertaliens et des hommes modernes. Pour Gremiatskij (1949) et pour Tillier (1988) c'est bien un néandertalien.

Narmada (Inde) : Découvert dans la moyenne vallée de la Narmada dans le site de Hathnora (Madhya Pradesh), cet hémicalvarium est situé dans le Pléistocène supérieur par Biswas et Dasarma dans de Lumley et Sonokia (1985) ou dans le Pléistocène moyen selon ces derniers auteurs. Mais selon Kennedy *et al.* (1991) par suite d'un déplacement du spécimen avant son dépôt, son âge serait plus ancien que celui du niveau dont il est issu.

D'après Lumley M.A. de et Sonakia A. (1985) ce spécimen est un *Homo erectus* évolué. Selon Sonakia (1985) ce spécimen est nommé *Homo erectus narmadaensis* Sonakia, 1984.

Sinanthropus (Chine) : Le site de Zhoukoudian, Province de Hopei, au nord de Pékin, a livré plusieurs dizaines de restes humains. Les spécimens étudiés sont les *calvariae* les plus complètes décrites par Black (1930 et 1934) et Weidenreich (1943).

Des travaux récents permettent d'attribuer une datation aux différents niveaux dont sont issus les spécimens. Par la méthode Ur-Th, Liu (1983) indique que les couches 1 et 2 se situent entre 230 et 250 000 ans, la couche 7 entre 370 et 400 ans, les couches 8-9 vers 420 000 ans. Par la méthode des traces de fission, la couche 10 est datée de 460 000

ans. Enfin, la couche 12 est plus vieille que 500 000 ans mais antérieure à 730 000 ans selon les indications paléomagnétiques.

Sinanthropus III a été découvert dans le locus E, dans un recoin abrité de la grotte inférieure est de la « Lower Fissure ». Ce spécimen est représenté par un *calvarium*. C'est le plus ancien du site selon Pope (1992). D'après Wu et Dong (1983) c'est la couche 10 qui est présumée avoir contenu le spécimen le plus ancien soit un âge de 460 000 ans.

Sinanthropus X (calvaria) et **Sinanthropus XI (calvaria)** proviennent des couches 8-9, **Sinanthropus XII (calvaria)** de la couche 9 d'après Pope (1992). Les spécimens de Zoukhoudian sont connus comme des *Sinanthropus pekinensis* Black, 1927. Cette nomenclature a été proposée à partir d'une unique dent par Black puis étendu à la *calvaria* du spécimen **Sinanthropus III**.

Dali (Chine) : Mis au jour dans Province de Shaanxi sur la troisième terrasse de la rivière Luo, le *calvarium* de Dali est issu de la base des niveaux du Pléistocène moyen récent, juste sur la discordance qui définit le début du Pléistocène inférieur récent (Li, 1983). Le niveau contenant le spécimen est contemporain des stades isotopiques 6-7, soit autour de 300 000 ans pour Wang (1985). Pour Wu (1991) ce spécimen est plus récent (190 à 230 000 ans).

Le spécimen est un *Homo sapiens daliensis* Wu, 1981 pour Zhou et Wang (1982). C'est une forme transitionnelle entre *Homo erectus* et *Homo sapiens* selon Wu (1983). Il est considéré comme un *Homo erectus* évolué par de Lumley et Sonakia (1985). Ce fossile est également considéré comme un *Homo sapiens* prémoderne par Pope (1992).

Maba (Chine) : Découvert dans la Province de Guangdong, ce *calvarium* incomplet est associé à une faune datée d'environ 130 000 ans (Wu, 1991). Pour Pope (1992) ce fossile appartient plutôt au milieu du stade isotopique 5 et est considéré comme un *Homo sapiens* prémoderne. Pour Zhou et Wang (1982) et Wu (1983) c'est un *Homo sapiens* précoce.

Sangiran (Indonésie) : Le site de Sangiran est un ancien dôme volcanique ayant livré de nombreux spécimens fossiles humains. À l'exception du spécimen Sangiran 4 qui est issu de la formation de Pucangan, les spécimens de Sangiran étudiés dans ce travail appartiennent à la formation de Kabuh.

Suivant Sémah *et al.* (1992) la base de Motopuro, qui correspond au sommet de la formation de Kabuh est datée de 250 000 ans. La base de la formation de Kabuh correspond au sommet du Grenzbank ancien de 700 à 800 000 ans car selon les études paléomagnétiques de Sémah (1986), la formation de Pucangan sous-jacente est située entre les événements magnétiques d'Olduvai et Matuyama/Brunhes (0,73 Ma.). Selon Hyodo *et al.* (1993) la formation de Kabuh est datée entre 0,97 Ma. et 0,73 Ma. La brèche volcanique à la base de la formation de Pucangan est elle datée de 1,6 à 1,7 Ma. par Sémah *et al.* (1992). Ces données concordent avec les résultats de Ithara *et al.* (1985a et b), pour qui le Grenzbank est daté entre 0,9 et 0,73 Ma. et les datations par trace de fission de Suzuki *et al.* (1985) pour qui la couche fossilifère de Pucangan a un âge de $1,16 \pm 0,24$ Ma.

Sangiran 2 : Cette *calvaria* a été découverte en 1937 par von Koenigswald. Selon la stratigraphie établie par De Terra dans Van Heekeren (1972), ce spécimen provient des couches de Trinil de la formation de Kabuh. Pour Sartono (1982) les fossiles de Sangiran de la formation de Kabuh sont plus jeunes que 0,73 Ma. Pour de Vos *et al.* (1982) ce spécimen provient du Grenzbank et est synchrone de la biozone de Trinil. C'est un *Pithecanthropus erectus* pour von Koenigswald (1940) et un *Pithecanthropus erectus sensu stricto* pour Weidenreich (1945). Selon Jacob (1980) ce spécimen est un *Pithecanthropus erectus* alors que selon Sartono (1976) c'est un *Homo palaeojavanicus sangiransis*. En 1982 Sartono le considère comme un *Homo erectus* archaïque.

Sangiran 3 : Cette *calva* incomplète a été mise au jour dans les niveaux de Kabuh. Elle n'est donc pas plus ancienne que 0,73 (Sartono, 1982). Pour Jacob (1980) il proviendrait de la partie la plus supérieure de la formation de Kabuh. En revanche, selon de Vos *et al.* (1982), ce spécimen est contemporain de la biozone de Kedung Brudus. En d'autres termes et selon Leinders *et al.* (1985), il a un âge de 0,8 Ma. C'est un *Pithecanthropus erectus* pour von Koenigswald (1940) et un *Pithecanthropus erectus sensu stricto* pour Weidenreich (1945). Selon Sartono (1982), c'est un *Homo erectus* archaïque.

Sangiran 4 : Mise au jour au cours des fouilles de 1938-39 de Von Koenigswald dans les couches de Djetis de la formation Pucangan, cette portion postérieure de *calvaria* est très probablement datée entre 0,73 Ma. et 1,6 Ma. selon Sartono (1982). Elle est voisine de 0,9 Ma. pour Matsu'ura *et al.* (1992). Ce spécimen est désigné comme *Pithecanthropus modjokertensis* par von Koenigswald en 1940, et comme *Pithecanthropus robustus* par Weidenreich en 1945. Jacob (1980) conserve la dénomination de von Koenigswald alors que Sartono (1982) propose le trinôme *Homo palaeojavanicus robustus*.

Sangiran 10 ° : Découvert en 1963 par Jacob près d'une dépendance de la rivière Tjemoro, cette *calva* d'un individu jeune adulte (Jacob, 1967a) provient des mêmes niveaux que Sangiran 2 (Sartono, 1964). C'est un *Pithecanthropus erectus* pour von Koenigswald (1968, 1973 et 1975) et un *Homo erectus* archaïque pour Sartono (1982), Grimaud et Jacob (1983).

Sangiran 12 : Découvert en 1965 par Sartono, cette *calvaria* érodée antérieurement provient du niveau de Trinil de la formation de Kabuh (Sartono, 1968). Selon de Vos *et al.* (1982), ce spécimen est contemporain de la biozone de Kedung Brudus, ce qui correspond à un âge de 0,8 Ma. d'après les travaux de Leinders *et al.* (1985). Il est nommé *Pithecanthropus erectus* par Jacob (1980) et *Homo palaeojavanicus robustus* par Sartono (1982).

Sangiran 17 : Mis au jour sur la rive sud du ruisseau de Putjung tributaire de la rivière Tjemoro, ce *calvarium* presque complet est attribué au niveau de Trinil de la formation de Kabuh par Sartono (1971). Ce spécimen est contemporain de la biozone de Kedung Brudus selon de Vos *et al.* (1982) ce qui correspond à un âge de 0,8 Ma. selon Leinders *et al.* (1985). Jacob (1980) le situe à la partie moyenne de la formation de Kabuh. Il serait donc

daté de 830 000 ans au moins selon l'âge attribué à la partie moyenne de la formation de Kabuh par Jacob (1977). Il est daté d'environ 0,6-0,7 Ma. par Sartono (1982) et est plus proche de 0,78 Ma. selon Mastu'ura *et al.* (1992). C'est un *Pithecanthropus erectus* pour von Koenigswald et un *Homo erectus* tardif pour Sartono (1982). Jacob (1980) le considère comme un *Pithecanthropus soloensis*.

Sangiran 26 : Ce temporal provient de la formation de Kabuh dans le dôme de Sangiran. Il est rapproché de Sangiran 17 par Widiyanto (1993). Selon Jacob (1982) ces deux spécimens appartiennent au même niveau stratigraphique, dans le milieu de la formation de Kabuh.

Sangiran 38 : Cette *calva* est issue des niveaux de la formation de Kabuh sur le site de Sangiran. D'après Widiyanto (1993), ce spécimen est rapporté au spécimen Sangiran 12, ou bien à un spécimen du groupe de « *Trinil-Sangiran* », défini par cet auteur, mais qui se rapprocherait cependant des formes plus robustes telles que Sangiran 4.

Trinil 2 (Java) : Découvert à Trinil sur les berges de la rivière Solo dans un méandre recoupant la série stratigraphique de Kendeng, cette *calva* est celle du *Pithecanthropus erectus* Dubois 1893. Son interprétation a été très controversée par les anthropologues de l'époque jusqu'à l'observation de ce matériel par Weidenreich en 1922. Les dépôts dont est issu ce spécimen doivent être plus jeunes que 0,73 Ma. d'après Sartono (1982) qui le classe comme *Homo erectus* archaïque.

Modjokerto^o (Java) : Découvert dans le village de Sumber Tengah au nord de Pening au nord est de Modjokerto, cette *calvaria* appartient à la formation de Pucangan pour Duyfjes (1936) et von Koenigswald (1940). Des datations indirectes donnent un âge très ancien à cet individu. Jacob et Curtis (1971) proposent une date de 1,9 Ma. Plus récemment, Swisher *et al.* (1994) indiquent une date ancienne de 1,81 Ma. Selon Sartono (1982), à Pening, les argiles noires de Pucangan appartiennent à la paléozone de Matuyama et par conséquent, le fossile n'est pas plus vieux que 0,73 Ma. Selon de Vos *et al.* (1982) la faune associée à ce spécimen appartient à la biozone de Kedung Brudus et est plus jeune que celle du site de Trinil. Ce spécimen immature est nommé *Homo modjokertensis* par von Koenigswald en 1936. Il est considéré comme une forme plus archaïque que *Pithecanthropus erectus* par von Koenigswald (1940).

Sambungmahan 1 (Java) : Découverte à l'est de Sragen dans les sédiments de la rivière Solo, cette *calvaria* provient de la couche inférieure de Kabuh (Jacob, 1984). Selon cet auteur cette *calvaria* a un âge de 0,9 Ma. En revanche, pour Sémah *et al.* (1980) son âge est postérieur à la limite Matuyama / Brunhes. Le niveau stratigraphique dans lequel ce spécimen a été trouvé ne correspond donc pas à la séquence Jaramillo plus ancienne (Sémah, 1986). Une datation récente obtenue par spectrométrie Gamma (Yokoyama *in* Widiyanto, 1993) donne une date supérieure à 300 000 ans.

Jacob (1976) considère cet individu comme un possible intermédiaire de *Pithecanthropus erectus* et *Pithecanthropus soloensis*. C'est également une forme intermédiaire

entre les formes de Sangiran et celles de Ngandong pour Wolpoff (1991). Ce spécimen représente un *Homo erectus* évolué pour de Lumley et Sonakia (1985).

Ngandong (Java) : Plusieurs individus proviennent des sédiments situés à 20 mètres au dessus du niveau actuel des berges de la rivière Solo (Oppenoorth, 1932). Une stratigraphie du site est proposée dans Sartono (1976). Des datations réalisées à partir de la faune trouvée dans la même série alluviale sont de l'ordre de 80 à 100 000 ans pour Bartstra *et al.* (1988). Pour ces auteurs les crânes fossiles de Ngandong sont « en place ». En revanche, pour de Terra (1943) il est très probable que les ossements aient été charriés depuis des niveaux plus anciens. Selon de Vos *et al.* (1993) la faune de Ngandong se serait éteinte au Pléistocène moyen.

Pour Jacob (1984) les spécimens de Ngandong ont un âge de 250 000 ans et selon Sémah *et al.* (1993), un âge de l'ordre de 300 000 ans a été obtenu par spectrométrie gamma. Des travaux récents (Swisher *et al.*, 1996) font état d'un âge considérablement plus récent : 25 000 ans.

Ngandong VII et **Ngandong XII** sont des *calvariae* presque complètes. **Ngandong I**, **Ngandong III**, **Ngandong VI**, **Ngandong X** et **Ngandong XI** sont des *calvariae* très incomplètes. **Ngandong V** est une *calva* et **Ngandong II^o** est l'échelle frontale d'un individu immature.

Ces spécimens constituent l'holotype de *Homo (Javanthropus) soloensis* Openoorth, 1932. Dans une communication qui dénie l'attribution des découvertes de von Koenigswald à *Pithecanthropus erectus*, Dubois (1940) emploie le trinôme *Homo sapiens soloensis* pour les spécimens de Ngandong. Ce sont des *Homo erectus* pour Santa Luca (1980), des *Homo erectus* tardifs pour Sartono (1982) et des *Homo erectus* évolués pour de Lumley et Sonakia (1985).

Ngawi (Java) : Trouvé dans les alluvions de la rivière Solo, ce *calvarium* complet n'a pas de position stratigraphique précise (Sartono, 1991b). Selon Widiyanto (1993) ce spécimen se rapproche morphologiquement des individus de Sambungmahan et de Ngandong.

WHL50 (Australie) : Cette *calva* a été découverte dans la région des Lacs Willandra. C'est celle d'un *Homo sapiens* précoce pour Habgood (1989b) et Wolpoff (1991). Elle est datée au environ de 50 000 ans par Thorne et Wolpoff (1992) alors que pour Bräuer (1989) il n'a que 25 000 ans.

L'étude proposée ici n'est pas exhaustive. Le moindre nombre des spécimens pris en compte est principalement dû à l'inaccessibilité des fossiles. Par ailleurs, des craniums déformés pour des raisons taphonomiques tels que Steinheim ou Hexian n'ont pas permis une observation ou des prises de mesure qui soient le reflêt de la réalité. Les fossiles tels que celui de Bilzingsleben trop incomplet ne permettent pas non plus de prendre de mesures ni de faire suffisamment d'observations (voir *infra*, le problème de gestion des données manquantes).

4. — BILAN DES SYNONYMIES

Si l'on se réfère à l'hypodigme proposé par Howell en 1978 pour définir l'espèce *Homo erectus* (Dubois, 1893) ainsi qu'à l'attribution taxinomique la plus couramment admise pour les fossiles découverts ou décrits depuis 1978, la synonymie est la suivante :

Anthropopithecus erectus Dubois, 1892⁽¹⁾
Pithecanthropus erectus Dubois, 1894,
Sinanthropus pekinensis Black, 1927,
Homo (Javanthropus) soloensis Oppenoorth, 1932,
Homo modjokertensis von Koenigswald, 1936,
Pithecanthropus modjokertensis von Koenigswald, 1940,
Pithecanthropus robustus Weidenreich, 1945
Telanthropus capensis Broom et Robinson, 1949,
Sinanthropus officinalis von Koenigswald, 1953,
Atlanthropus mauritanicus Arambourg, 1954,
Homo leakeyi Heberer, 1963,
Sinanthropus lantianensis Woo, 1964
Tchadanthropus uxoris Coppens, 1965
Homo ergaster Groves et Mazak, 1975

Mais, l'ensemble de ces dénomination n'est pas retenu actuellement par les différents auteurs, et, selon Liptak (1969), c'est au cours du symposium de Wartenstein en 1962 (publié en 1963 : « *Classification and human evolution* », Washburn S.L. (Ed.) Chicago Aldin Publishing Company.) qu'il a été reconnu que dans la sous-famille des Homininae, il n'y avait que plus qu'un seul genre, si bien que les genres *Telanthropus*, *Pithecanthropus*, *Sinanthropus* et *Atlanthropus* étaient abandonnés au profit de *Homo*. Ce symposium cautionnait les recommandations de Mayr (1950) qui préconisait de réduire à deux espèces : *Homo erectus* et *Homo sapiens* les plus récents hominidés situés « après » les australopithécins.

Au cours de ce symposium, plusieurs sous-espèces ont été proposées en remplacement des noms espèces dont le genre été abandonné. Ainsi selon un découpage *chronologique* proposé par Campbell (1963), la synonymie de *Homo erectus* serait la suivante :

Homo erectus erectus (Dubois, 1892)⁽¹⁾
Homo erectus pekinensis (Black et Zdansky, 1927)
Homo erectus mauritanicus (Arambourg, 1954)

Selon Campbell (*op. cit.*) la création de la sous-espèce *Homo erectus heidelbergensis* (Schoetensack, 1908) n'est pas justifiée car, malgré sa morphologie très particulière, ce spécimen est une mandibule unique. Selon le Code, le refus de Campbell concernant la mandibule de Mauer (type de *Homo heidelbergensis* Schoetensack, 1908) n'est pas recevable.

Il est à noter par ailleurs, que le trinôme *Homo sapiens soloensis* (Oppenoorth, 1932) retenu par Campbell exclut les fossiles de Ngandong du taxon *Homo erectus*. Ce fait est critiqué par Jacob (1976) et Santa Luca (1980). Les auteurs n'ont d'ailleurs généralement pas suivis la recommandation de Campbell. Cependant Stringer (1987) écarte la série de Ngandong de l'unité taxinomique opérationnelle correspondant aux *Homo erectus* asiatiques de son analyse.

D'autres termes ont été proposés dans la littérature anthropologique. Ainsi, Sartono a rebaptisé les fossiles déjà décrits en multipliant les trinômes.

Homo erectus ngandongensis Sartono, 1975
Homo palaeojavanicus sangiransis Sartono, 1976
Homo palaeojavanicus robustus Sartono, 1982

Le trinôme *Homo sapiens erectus* a été proposé par Jelinek en 1978, considérant que *Homo erectus* n'était pas une espèce.

En 1980, Howells propose une revue des trinômes les plus couramment admis.

Homo erectus erectus (Dubois, 1894)
Homo erectus pekinensis (Black, 1927)
Homo erectus modjokertensis (von Koenigswald, 1936),
Homo erectus mauritanicus (Arambourg, 1954),
Homo erectus leakeyi (Heberer, 1963),
Homo erectus ngandongensis Sartono, 1975
Homo erectus yanoumensis Li, Chien, Ma, Pu, Hsing et Chu, 1977
Homo erectus bilzingslebensis Vlcek, 1978
Homo erectus tautavelensis de Lumley et de Lumley, 1979

Le spécimen de la Narmada, affilié à *Homo erectus*, a été nommé conformément au Code : *Homo erectus narmadaensis* Sonakia, 1984.

En 1990, Clarke affirme que *Homo mauritanicus* (Arambourg, 1954) est une espèce dont le nom ne répond pas à l'article 13 du Code.

1. La publication originale où une calotte crânienne provenant de Java est décrite, sans confusion possible de spécimen, date du troisième trimestre 1892 mais n'est effectivement publiée qu'en 1893 (J. De Vos, communication personnelle). Conformément aux recommandations du Code qui s'applique aux descriptions antérieures au XX^e siècle, le binôme devrait donc être *Homo erectus* (Dubois, 1893)

IV. — L'ANALYSE INFORMATISÉE

1. — LE LOGICIEL DE PARCIMONIE

Pour l'analyse des données le logiciel d'analyse cladistique de parcimonie PAUP version 3.1s (*Phylogenetic Analysis Using Parsimony*) a été utilisé (Swofford, 1993). Ce logiciel permet de comparer plusieurs hypothèses phylogénétiques et de sélectionner rapidement la plus parcimonieuse en nombre de pas (longueur du cladogramme) c'est-à-dire en maximisant le nombre de synapomorphies. La solidité de l'arbre est estimée par l'indice de cohérence (IC) et l'indice de rétention (IR) (Farris, 1989 et 1991). L'indice de cohérence mesure le rapport entre l'ajustement idéal des données et l'ajustement réel. Ainsi pour un caractère k , son amplitude r est la différence entre le plus grand et le plus petit nombre d'états du caractère. L'amplitude R de l'ensemble des caractères de la matrice est $R = \sum k r(k)$

L'indice de cohérence est alors le rapport de R sur la longueur effective L de l'arbre [$IC = R / L$]. Un indice de cohérence de 1 signifie que l'arbre considéré ne présente pas d'homoplasie. L'indice de cohérence est d'autant meilleur que les autapomorphies sont plus nombreuses.

L'indice de rétention tient compte du nombre maximum de transformations requis par les données (G = nombre de pas nécessaires si tous les changements d'états ne survenaient que le long des branches terminales) [$IR = (G - L) / (G - R)$].

Dans le traitement phylogénétique informatisé, les logiciels de parcimonie estiment les états des caractères aux nœuds (synapomorphies / homoplasies), et expriment les longueurs des branches en fonction du nombre de caractères dérivés propres à ces branches. Ainsi, l'analyse de parcimonie correspond exactement à l'analyse phylogénétique de Hennig selon Tassy (1991) et Barriel (1994).

Rares sont les auteurs qui ont mis en œuvre une analyse cladistique informatisée à propos des hominidés. Ce faisant, Chamberlain et Wood (1987) affirment que la fiabilité des résultats obtenus dans plusieurs analyses cladistiques est influencée par le choix des caractères et le choix de la composition des unités taxonomiques opérationnelles, ce qui va de soit. Il convient donc, dès à présent, de préciser que l'analyse cladistique n'est rien d'autre que l'analyse de N caractères et de n taxons et qu'elle ne dit rien sur les autres caractères ni les autres taxons. Par ailleurs, les réserves de Chamberlain et Wood peuvent être surmontées d'une part en prenant pour unité taxonomique opérationnelle le spécimen fossile unique dont l'attribution taxonomique est recherchée et d'autre part, en prenant en compte toute l'information disponible ; c'est-à-dire sans préjuger du rôle plus ou moins significatif ou discriminant de tel ou tel caractère d'un point de vue phylogénétique. En d'autres termes, considérer comme Hennig, qu'il n'y a pas de raison de rejeter un caractère *a priori*.

1.1. — Le codage des caractères

Dans le cas où un caractère comporte deux états de transformation, par exemple *a* et *b*, il suffit d'un codage binaire (0,1). L'enracinement de l'arbre à l'aide des extra-groupes indique le sens du morphocline $0 \rightarrow 1$ ou $1 \rightarrow 0$. L'absence d'information dans un taxon est codée « ? ». Le programme PAUP analyse directement les caractères à états multiples (0, 1, 2, 3). Dans l'étude présentée ici, n'ont été rencontré que ces deux cas de figure simples. Le recours à l'informatique, avec son codage alpha-numérique des caractères, nécessite une analyse préalable rigoureuse des caractères.

1.2. — Les options de traitement

Les options du traitement informatique de la matrice qui vont être choisies pour l'analyse des caractères est présentée brièvement. Des informations plus amples sur les analyses de parcimonie sont lisibles en français dans l'ouvrage de Darlu et Tassy (1993).

Le traitement ordonné et non ordonné des caractères à états multiples

Une option permet de traiter tout ou partie des caractères à états multiples de manière ordonnée ou non ordonnée. Quand un caractère est traité ordonné, le nombre de pas entre deux états est égal à la valeur absolue de leur différence arithmétique. Pour une série ordonnée linéaire (*a - b - c - d*) il faut trois pas (trois changements évolutifs) pour passer de l'état « *a* » à l'état « *d* » et inversement. Dans ce cas, on introduit, en amont de l'analyse, une hypothèse phylogénétique préalable. C'est l'approche la plus commune dans le cadre de l'analyse des données morphologiques (Figure 2).

En revanche, quand le caractère est traité comme non ordonné, n'importe quel état est considéré comme séparé des autres par un pas unique, ce qui n'impose pas d'état

intermédiaire arbitraire (parcimonie dite de Fitch) (Fitch, 1971), mais ce qui implique que les états ne sont pas liés de façon hiérarchique. C'est en quelque sorte une « hypothèse phylogénétique nulle ». Cependant si une information existe qui permette de choisir entre ces deux modes de traitement, elle doit être prise en compte.

L'optimisation des transformations

Pour une même topologie, des distributions différentes de caractères peuvent être compatibles. Dans ce cas certaines options maximisent les réversions (option ACCTRAN = « *accelerated transformation* » de PAUP) alors que d'autres maximisent les convergences (option DELTRAN = « *delayed transformation* » de PAUP) (Swofford, 1993). Ces options n'influent ni sur la longueur ni sur la topologie de l'arbre mais jouent sur l'état des caractères aux nœuds. Ceux-ci peuvent donc être discutés *a posteriori*. Il est possible d'utiliser également l'option MINF (Swofford, 1993) qui force les changements au nœud de base extra-groupe / « *ingroup* » et déplace les transformations vers les branches terminales. Elle maximise les autapomorphies afin de ne pas augmenter le nombre des synapomorphies aux nœuds internes de « *l'ingroup* ».

La pondération

L'option par défaut donne le même poids à tous les caractères, mais il est possible d'affecter un poids à certains caractères et à certaines transformations. Pondérer revient à introduire des hypothèses supplémentaires. Considérant qu'il n'y a pas de critère permettant de privilégier tel ou tel caractère, l'option par défaut a été retenue.

Le traitement des données manquantes

Dans la matrice de caractères les données manquantes sont indiquées par des « ? ». L'optimisation de ces « ? » est effectuée *a posteriori* en fonction du cladogramme obtenu à partir de l'ensemble des caractères.

Dans certains cas, il n'est pas possible d'exprimer une information parce que celle-ci est dépendante de l'existence d'un autre caractère. Ainsi, la continuité de deux structures est subordonnée à l'existence des deux structures. Dans ce cas un « ? » indique que l'état de caractère ne peut être exprimé. Mais l'utilisation du « ? » est également une stratégie de codage qui a été mise en œuvre selon le principe énoncé dans (Barriel et Tassy, 1994), voir l'énoncé des caractères 94 à 97.

L'enracinement

Dans les analyses proposées dans cet ouvrage, l'enracinement des arbres utilise le critère des extra-groupes.

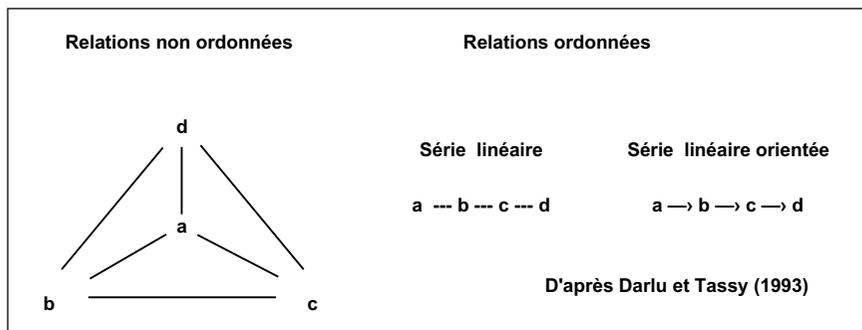


Figure 2. — Si un caractère A s'exprime selon quatre états : a, b, c et d (c'est un caractère à états multiples). Si chaque état peut se transformer directement en tout autre état, chaque transformation ne compte que pour un pas. On parle alors de série non ordonnée (ou non additive). Dans le cas où la série de transformation est linéaire, on parle de transformation ordonnée (ou additive), dans ce second cas la transformation peut être orientée ou non.

2. — LES DONNÉES MORPHOLOGIQUES

Les données morphologiques sont de deux ordres. Les caractères morphologiques peuvent être des descriptions relatives soit à la position, soit à la taille d'un élément vis-à-vis d'un autre. Ils peuvent encore donner lieu à une définition plus particulière et plus complexe, à une combinaison précise d'éléments. Ensuite il est possible d'affirmer, selon que cette définition du caractère est respectée ou non, que le caractère est présent ou absent. En revanche, quand par exemple, des auteurs indiquent que la partie supérieure de l'écaille occipitale est plus étendue que la partie inférieure, pour évaluer ce critère, le caractère n'est pas traité selon un intitulé tel que : la partie supérieure de l'écaille est plus grande que la partie inférieure — oui / non —. Dans ce cas il est préférable d'utiliser les indices qui ont été calculés à partir de points crâniométriques et qui mettent en relation les parties supérieure et inférieure de l'écaille occipitale. Le caractère est alors décrit dans le cadre des « données métriques ». En fait, lorsque des points homologues sont identifiables une mesure semble plus appropriée qu'une observation relative à la taille ou à la position des objets. La subjectivité n'est pas moindre avec une mesure, mais par ce procédé la reproductibilité de l'observation est plus grande. Il convient alors de ne pas utiliser le caractère deux fois en le codant à la fois dans la rubrique « métrique » et dans la rubrique « morphologie ».

3. — DESCRIPTION DES CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES

D'une manière globale, les données traitées dans une rubrique « morphologie » expriment un paramètre de forme. Alors que les caractères regroupés dans la rubrique « métrique » rendent davantage compte des différences de formats des structures anatomiques. Ainsi, une structure anatomique dont la forme « triangulaire » évolue vers une forme « rectangulaire » puis vers une forme « polygonale » sera décrite dans la rubrique « données morphologiques ». En revanche pour cette même structure, la taille pourra être appréciée par un indice calculé à partir de points homologues (homologie primaire ou homologie anatomique).

Un bilan basé sur l'observation anatomique et des informations recueillies dans la littérature conduit à proposer une liste d'états de caractères susceptibles de rendre compte des relations phylogénétiques entre spécimens affiliés à *Homo erectus*. Au total 123 caractères morphologiques ont été analysés qui se répartissent ainsi : 25 caractères pour le frontal, 16 caractères pour le pariétal, 20 pour l'occipital et 62 caractères pour le temporal.

3.1. — L'os frontal (caractères 1 à 25)

Le torus sus-orbitaire est une structure complexe définie à l'origine par Schwalbe (1901). Trois éléments un *arcus supraciliaris* et un *arcus supraorbitalis* séparés par un

sulcus supraorbitalis permettent de définir sa présence. Cunningham (1908) ajoute le *trigonum supraorbitale* à ces trois éléments. Santa Luca (1980) introduit le terme de *torus glabellaris* pour décrire la partie médiane de l'arcade orbitaire. Suzuki (1970) et Nara (1994), ont défini une typologie pour décrire l'évolution des différents complexes anatomiques de la région sus-orbitaire. Spitz (1982 et 1985) décrit une typologie différente qui s'attache davantage à décrire les relations entre *sulcus supraorbitalis* et *sulcus postorbitalis*. Cette typologie et les observations précédentes peuvent être découpées selon une vue dans le plan horizontal puis selon une autre dans le plan frontal. Par ailleurs, Smith et Raynard (1980) ont déterminé trois distances permettant d'apprécier la variation d'épaisseur de la partie sus-orbitaire.

Pour décrire l'arcade orbitaire, plusieurs points de vue relatifs aux travaux de ces auteurs sont considérés.

— *Caractère 1* : Fusion des arcs superciliaires (*arcus superciliaris*) au niveau glabellaire.

Codage : 2 états, voir figure 3, a)

- 0. — les deux *arcus superciliaris* non fusionnés.
- 1. — fusion des deux *arcus superciliaris* à leurs portions médiales.



Figure 3. — Orbite gauche de Ngandong VI.

- a) Caractère 1 état 1 : Fusion médiale des *arcus superciliaris*.
- b) Caractère 3 état 1 : Relief du bord supérieur de l'*arcus superciliaris*.

— *Caractère 2* : Degré de fermeture du *sulcus supraorbitalis*

Codage : 3 états, voir figure 4

0. – *sulcus supraorbitalis* absent du fait de la fusion totale entre *arcus superciliaris* et *arcus supraorbitalis*.
1. – *sulcus supraorbitalis* présent mais avec fusion incomplète des *arcus superciliaris* et *arcus supraorbitalis*.
2. – *sulcus supraorbitalis* présent avec absence de fusion entre *arcus superciliaris* et *arcus supraorbitalis*.

— *Caractère 3* : Importance du relief du bord supérieur de l'arc superciliaire (*arcus superciliaris*)

Codage : 2 états, voir figure 3, b)

0. – relief faible ou absent.
1. – relief important faisant saillie supérieurement.

— *Caractère 4* : Continuité du sillon post-orbitaire (*sulcus postorbitalis*)

Weidenreich (1943) décrit un sillon supra-toral présent chez les spécimens de Ngandong XII avec une atténuation dans la région glabellaire. Ce sillon est absent chez les pithécantropes selon cet auteur. En 1951, Weidenreich ne parle plus d'atténuation dans la région glabellaire mais d'une dépression triangulaire médiane qui marque la séparation d'un torus originellement uniforme dans la série de Ngandong.

Il est préférable de parler d'un sillon post-orbitaire et non d'un sillon post-toral. En effet, il n'y a toujours de torus post-orbitaire.

Codage : 3 états

0. – *sulcus postorbitalis* absent du fait de la continuité entre l'écaille frontale et le complexe supra-orbitaire.
1. – *sulcus postorbitalis* présent mais incomplet par interruption de la zone médiale.
2. – *sulcus postorbitalis* présent et complet d'un bord à l'autre.

— *Caractère 5* : Existence d'une dépression postorbitaire latérale

Codage : 2 états, voir figure 5

0. – absence de dépression à la partie latérale du *sulcus postorbitalis*.
1. – existence d'une dépression à la partie latérale du *sulcus postorbitalis*.

— *Caractère 6* : Forme d'ensemble du bord frontal en *norma facialis*

Howells (1980) insiste sur le fait qu'une forme linéaire de l'ensemble du bord frontal en *norma facialis* et en *norma verticalis* caractérise les *Homo erectus* alors que les deux conditions ne sont pas réunies pour les fossiles de la série de Ngandong.



Figure 4. — Orbite gauche de Ngandong XII.
Caractère 2 état 1 : Fusion incomplète de l'*arcus superciliaris* et de l'*arcus supraorbitalis*.

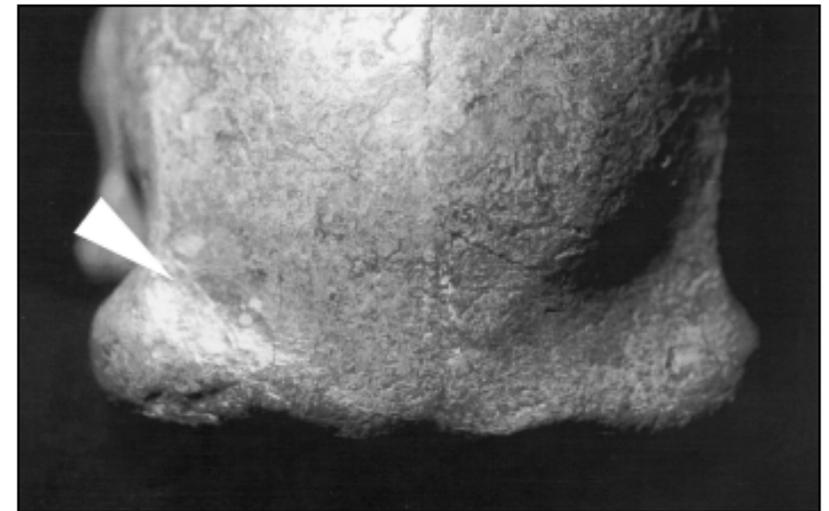


Figure 5. — Bord frontal de Ngandong XII.
Caractère 5 état 1 : Dépression postorbitaire.

Hublin (1986) insiste sur la variabilité de la rectitude du bord frontal au sein des séries d'hommes fossiles. Des études distinctes des variations de cet élément selon les deux plans anatomiques ont donc été effectuées.

Codage : 2 états

- 0. – contour rectiligne du bord frontal en *norma facialis*.
- 1. – contour convexe en haut du bord frontal en *norma facialis*.

— *Caractère 7* : Existence d'une dépression glabellaire en *norma facialis*. (cette dépression n'est pas liée à l'existence d'un *torus supraorbitalis*)

Codage : 2 états

- 0. – absence de dépression glabellaire sur le bord frontal en *norma facialis*.
- 1. – présence d'une dépression glabellaire sur le bord frontal en *norma facialis*.

— *Caractère 8* : Forme d'ensemble du bord frontal supérieur en *norma facialis*

Weidenreich (1951) montre un gradient évolutif du bord frontal supérieur depuis les grands singes jusqu'à l'homme moderne. D'une forme rectiligne en *norma verticalis*, le bord frontal deviendrait de plus en plus courbe. Mais, Stringer (1984) émet des réserves quant à la signification phylogénétique de la rectitude du bord frontal en vue antérieure et supérieure. Hublin (1986) ajoute que la forme du bord frontal est variable chez *Homo erectus*.

Deux états ont été reconnus pour décrire le bord frontal en *norma verticalis*.

Codage : 2 états

- 0. – contour rectiligne du bord frontal en *norma facialis*.
- 1. – contour convexe en haut du bord frontal en *norma facialis*.

— *Caractère 9* : Position de la zone glabellaire par rapport au bord frontal en *norma verticalis*

Pour Weidenreich (1943) l'avancée glabellaire n'est pas présente chez tous les sinanthropes. La zone glabellaire peut présenter une variation dans le tracé du bord frontal. Cette zone peut alors être en avant ou en retrait du bord frontal. Elle peut également ne présenter aucune modification par rapport au tracé du bord frontal.

Codage : 3 états, voir figure 6

- 0. – zone glabellaire en retrait.
- 1. – zone glabellaire sans avancée ni retrait.
- 2. – zone glabellaire en avant du bord frontal.

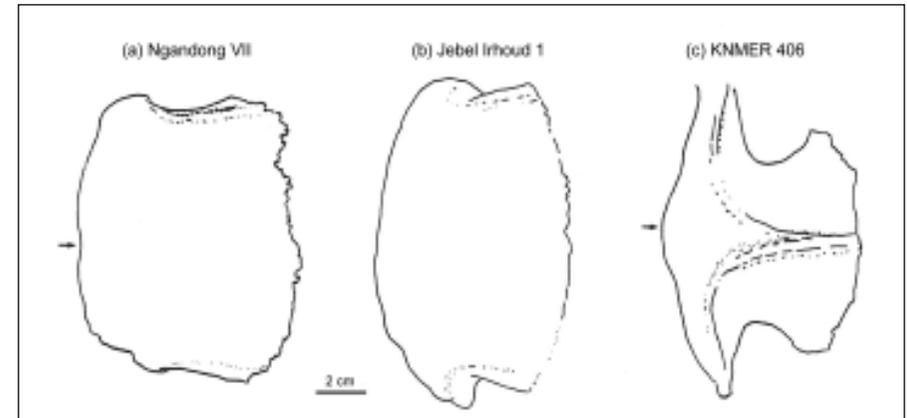


Figure 6. — Position de la zone glabellaire par rapport au bord frontal en *Norma verticalis*.
(a) en retrait, caractère 9 état 0 ; (b) sans avancée ni retrait, caractère 9 état 1 ;
et (c) avancée glabellaire, caractère 9 état 2.

— *Caractère 10* : Existence d'une « microdépression » de la zone glabellaire en *norma verticalis*

Sous le terme de microdépression, est décrit l'existence d'une petite dépression glabellaire qui, la plupart du temps, est associée à une avancée majeure de l'ensemble de la région glabellaire.

Codage : 2 états, voir figure 7

- 0. – absence de microdépression de la zone glabellaire.
- 1. – présence de microdépression de la zone glabellaire.
- ? – indétermination liée à l'état « 0 » du caractère 9.

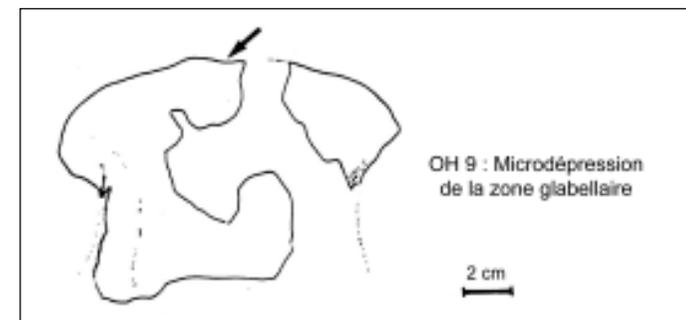


Figure 7. — Dessin du bord frontal de OH 9.
Caractère 10 : Existence d'une microdépression de la zone glabellaire



Figure 8a. — Bord frontal de Bodo 1.
Caractère 11 état 1: Existence de deux torus «mono-orbitaires».

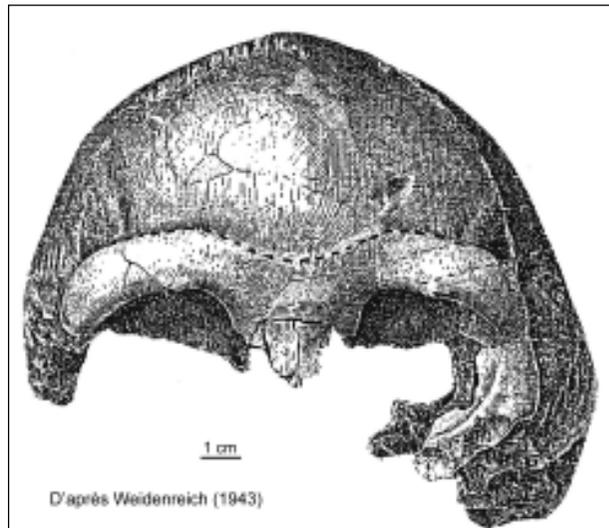


Figure 8b. — Vue faciale
de *Sinanthropus*
pekinensis XII.
Caractère 11 état 2:
Présence d'un torus «bi-
orbitaire» continu.

— *Caractère 11*: Continuité du *torus supraorbitalis*

MacIntosh et Larnach (1972) et Stringer (1984) insistent sur l'indivision du torus. Weidenreich (1943) décrit des bourrelets supra-orbitaires reliés par un torus glabellaire robuste d'où un torus frontal continu unique.

Codage: 3 états, voir figures 8a-b

0. — *torus supraorbitalis* absent.
1. — *torus supraorbitalis* incomplet, interrompu dans la zone médiane. Il existe deux torus «mono-orbitaires» distincts.
2. — *torus supraorbitalis* présent et complet d'un bord à l'autre. Il existe un torus «bi-orbitaire» unique.

— *Caractère 12*: Type de l'arcade orbitaire

Smith et Ranyard (1980) ont décrit trois segments (médial, milieu de l'orbite et latéral) pour définir l'épaisseur de l'arcade orbitaire. Weidenreich précise que chez les sinanthropes, le segment médial est le plus développé.

Soit (a) le segment médial, (b) le segment central de l'arcade orbitaire et (c) le segment latéral, il existe, chez les spécimens étudiés, quatre états définis selon l'importance relative de ces segments.

Codage: 4 états, voir figure 9

0. — type G: où (a) > (b), (b) < (c) et (a) < (c).
1. — type P: où (a) > (b), (b) < (c) et (a) > (c).
2. — type A: où (a) < (b), (b) > (c) et (a) > (c).
3. — type M: où (a) > (b), (b) > (c) et (a) > (c).

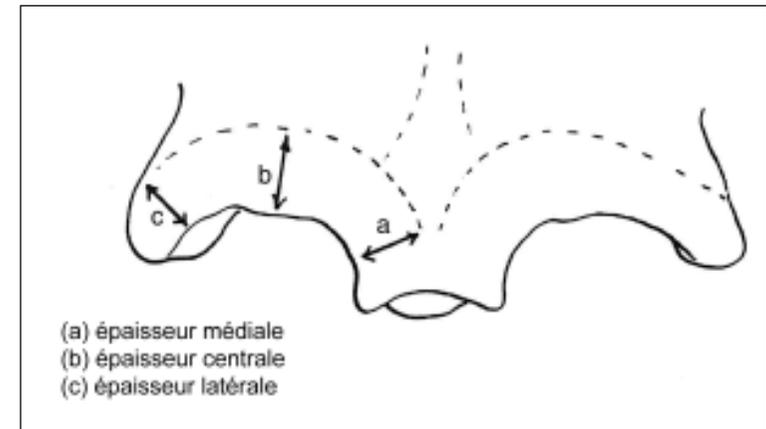


Figure 9. — Caractère 12: Position des segments médial, central et latéral sur l'arcade orbitaire.

— *Caractère 13*: Largeur de la bande temporale (espace entre *linea temporalis superior* et *linea temporalis inferior*; Grimaud, 1982) sur l'os frontal

Le développement de la crête temporale (partie antérieure de la bande temporale) sur l'os frontal est pris en compte par Bräuer et Leakey (1986) à propos des *Homo sapiens* archaïques africains.

Codage: 2 états.

- 0. – la bande temporale est étroite sur le frontal.
- 1. – la bande temporale est large sur le frontal.

— *Caractère 14*: Saillie de la bande temporale sur l'os frontal

La bande temporale est considérée par Rightmire (1984) comme un caractère dont la variation de forme présente un grand intérêt.

Codage: 2 états.

- 0. – la bande temporale est peu saillante.
- 1. – la bande temporale est très saillante.

— *Caractère 15*: Existence d'un tubercule au point *frontotemporale*

Pendant l'étude des crânes fossiles, l'existence inconstante d'un petit tubercule se situant sur la crête latérale du frontal, au point *frontotemporale* a été observée.

Codage: 2 états, voir figure 10

- 0. – il n'existe pas de tubercule au point *frontotemporale*.
- 1. – il existe un tubercule au *frontotemporale*.

— *Caractère 16*: Existence d'une crête métopique (portion frontale de la crête sagittale)

Cette structure est visible chez les grands singes et chez certains spécimens attribués au genre *Australopithecus*.

Codage: 2 états.

- 0. – il n'existe pas de crête métopique constituée par la fusion des lignes temporales.
- 1. – il existe une crête métopique constituée par la fusion des lignes temporales.

— *Caractère 17*: Existence d'un tubercule supraglabellaire médio-sagittal à la jonction du sillon postorbitaire (*sulcus postorbitale*) et l'écaille frontale (*squama frontalis*)

Lors de l'étude des *calvariae* des spécimens néandertaliens, il est apparu que presque tous possédaient une saillie sphérique à la jonction médio-sagittale du *sulcus postorbitale* et de la *squama frontalis*. Ce tubercule est très facilement décelable au toucher. Il n'a pas été possible de réaliser de cliché photographique pour montrer cet élément anatomique.

Codage: 2 états.

- 0. – il n'existe pas de tubercule supraglabellaire.
- 1. – il existe un tubercule supraglabellaire.

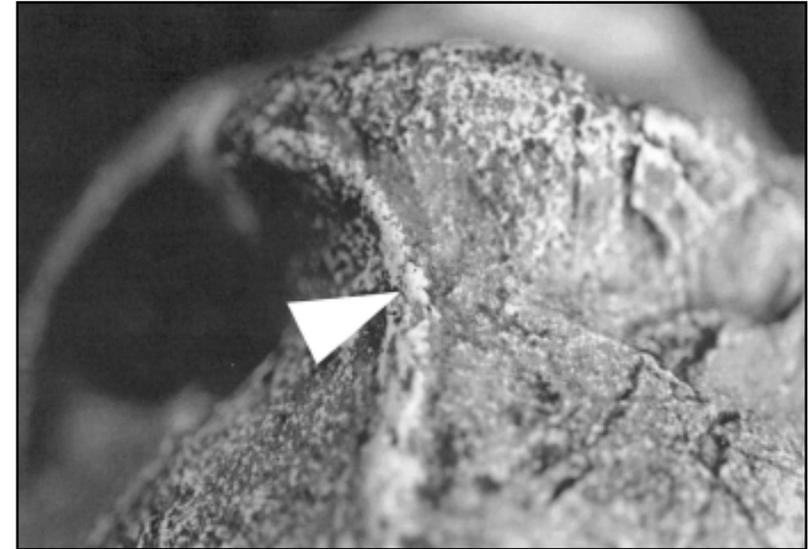


Figure 10. — Trigone orbitaire gauche de KNMER 3733.
Caractère 15 état 1: Présence d'un tubercule au point *frontotemporale*.

— *Caractère 18*: Type de carène métopique

L'existence d'une carène métopique est considérée comme un caractère propre de *Homo erectus* par Andrews (1984). Cependant, Bräuer et Mbua (1992) émettent l'hypothèse qu'un début de carène métopique est présent dans la portion bregmatique de l'écaille de Sterkfontein 5 et un développement moindre existerait sur le spécimen KNMER 1813. Santa Luca (1980) décrit une carène métopique qui peut être, ou non, jointive avec une éminence bregmatique chez *Homo erectus*. Suivant Weidenreich (1951) il existe une diminution graduelle en hauteur puis une disparition totale de la carène métopique vers l'éminence bregmatique parmi les fossiles de Ngandong.

La carène métopique a donc été définie par sa présence, son intensité, mais également par la position qu'elle occupe sur l'écaille frontale.

L'écaille frontale a ainsi été divisée en quarts égaux depuis le *supraglabellare* jusqu'au *bregma*. L'étude de spécimens fossiles juvéniles montre un gradient défini selon quatre états différents lorsque la carène métopique est présente. L'âge individuel supposé des spécimens fossiles juvéniles a été utilisé pour établir le gradient des états de caractère de 0 à 4 sans que cet ordre soit utilisé pour contraindre l'analyse ultérieure.

Codage: 5 états

- 0. – il n'existe pas de carène métopique.
- 1. – une carène est présente uniquement sur la moitié postérieure.

2. – une carène est présente sur l'ensemble de l'écaille frontale.
3. – une carène est présente uniquement sur les trois quarts antérieurs de l'écaille frontale.
4. – une carène est présente uniquement sur les deuxième et troisième quarts de l'écaille frontale.

— *Caractère 19*: Importance du relief de la carène métopique

L'existence d'une proéminence métopique est considérée comme un caractère propre à *Homo erectus* par Hublin (1986).

Codage: 2 états.

0. – la carène métopique est peu développée.
1. – la carène métopique a un fort relief.
- ? – indétermination liée à l'état «0» du caractère 18.

— *Caractère 20*: Développement antéro-postérieur de la carène métopique

L'observation du matériel fossile révèle l'existence d'une distinction quant à l'évolution de la largeur de la carène métopique.

Codage: 2 états.

0. – les bords latéraux de la carène métopique sont *quasi* parallèles.
1. – la carène métopique s'élargit et s'aplanit vers l'arrière.
- ? – indétermination liée à l'état «0» du caractère 18.

— *Caractère 21*: Existence d'une éminence bregmatique

L'existence d'une éminence bregmatique est tenue pour être un caractère propre à *Homo erectus* par Hublin (1986). Stringer (1984) associe l'éminence bregmatique, le renfort coronal, la carène métopique et la carène sagittale dans un ensemble caractéristique de la morphologie de *Homo erectus*. Différentes formes de l'éminence bregmatique, liées aux structures adjacentes sont décrites par Santa Luca (1980).

Codage: 2 états, voir figure 11

0. – absence d'éminence bregmatique.
1. – présence d'une éminence bregmatique.

— *Caractère 22*: Existence d'un renfort coronal supérieur

Suivant Santa Luca (1980) le renfort coronal, l'épaississement de l'os au niveau de la suture coronale, est plus ou moins étendu latéralement. Ce caractère est propre à *Homo erectus* selon Stringer (1984) et Hublin (1986). Cette structure est à rapprocher de l'existence d'une éminence bregmatique en forme de croix (Santa Luca, 1980).

Codage: 3 états.

0. – absence de renfort coronal.
1. – existence d'un renfort coronal à la partie supérieure de l'écaille.

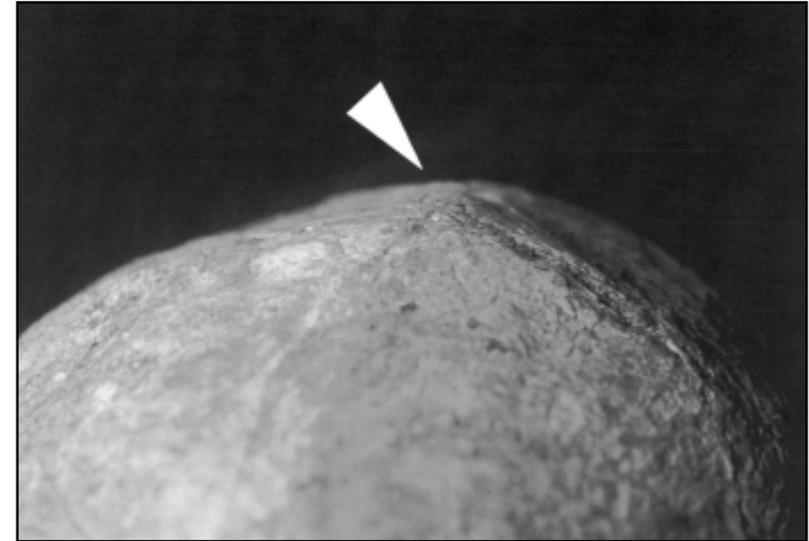


Figure 11. — Vue supérieure de Ngandong XII.
Caractère 21 état 1: Eminence bregmatique.

2. – existence d'un renfort coronal à la partie supérieure qui se poursuit vers le bord latéral de l'écaille.

— *Caractère 23*: Existence d'une dépression précoronale

Codage: 3 états.

0. – absence de perturbation dans la convexité de l'écaille frontale.
1. – existence d'un méplat précoronal.
2. – existence d'une dépression précoronale.

— *Caractère 24*: Existence d'une bosse frontale (*tuber frontale*)

Codage: 4 états.

0. – absence de bosse frontale bien individualisée.
1. – existence d'une bosse frontale bien individualisée, décalée médialement.
2. – existence d'une bosse frontale bien individualisée et centrée sur la moitié latérale de l'écaille.
3. – existence d'une bosse frontale bien individualisée, décalée latéralement.



Figure 12a. — Vue supérieure du trigone orbitaire gauche de KNMER 1813.
Caractère 25 état 1, dépression supratrigonale.



Figure 12b. — Vue supérieure du trigone orbitaire gauche de Ngandong VI.
Caractère 25 état 1 : Dépression supratrigonale.

— *Caractère 25* : Existence d'une dépression supratrigonale

L'existence de très petites dépressions sur les bords médiaux de la partie antérieure des lignes temporales est avancée par Day *et al.*, (1976) dans la description du frontal de KNMER 1813. L'étude du matériel fossile indique que cette morphologie existe également sur d'autres spécimens.

Codage : 2 états, voir figure 12

- 0. – absence de dépression supratrigonale.
- 1. – existence d'une dépression supratrigonale.

3.2. — L'os pariétal (caractères 26 à 41)

— *Caractère 26* : Existence d'une crête sagittale

Cette structure correspond au relief des lignes temporales sur le pariétal. Elle est visible chez les grands singes et chez certains spécimens attribués au genre *Australopithecus*.

Codage : 2 états.

- 0. – absence de crête sagittale.
- 1. – présence d'une crête sagittale.

— *Caractère 27* : Existence d'une carène sagittale sur la moitié antérieure de l'arc *bregma-lambda*

Le développement de la carène sagittale est variable (Santa Luca, 1980). La carène peut être circonscrite à la région bregmatique (Bräuer et Mbua, 1992). Elle est tenue pour être une particularité des *Homo erectus* par Andrews (1984). Cet élément anatomique était déjà cité par Weidenreich (1943) comme une spécificité des sinanthropes.

Codage : 4 états.

- 0. – absence de carène sagittale.
- 1. – existence d'une carène sagittale uniquement sur la partie antérieure de la moitié antérieure de l'arc *bregma-lambda*.
- 2. – existence d'une carène sagittale uniquement sur la partie postérieure de la moitié antérieure de l'arc *bregma-lambda*.
- 3. – existence d'une carène sagittale sur l'ensemble de la moitié antérieure de l'arc *bregma-lambda*.
- ? – indétermination liée à l'état « 0 » du caractère 26.

— *Caractère 28* : Existence d'une dépression obélique (sur le troisième quart de l'arc *bregma-lambda*)

Weidenreich (1943) ne fait pas de distinction entre dépression obélique et dépression prélambdaudatque, mais il semble intéressant de suivre l'évolution séparée de ces structures. D'autre part, il n'est pas impossible que l'expression de la carène sagittale sur le troisième

quart des pariétaux empêche l'observation d'une dépression. À l'inverse, l'existence d'une dépression peut oblitérer l'expression de la carène sagittale sur le troisième quart des pariétaux. Une définition de trois états relativement aux structures anatomiques qui peuvent se trouver sur le troisième quart de l'arc *bregma-lambda* est donnée ici.

Codage : 3 états.

- 0. – existence d'une carène sagittale sur le troisième quart de l'arc *bregma-lambda*.
- 1. – absence de carène sagittale sur le troisième quart de l'arc *bregma-lambda*.
- 2. – existence d'une dépression obélique sur le troisième quart de l'arc *bregma-lambda*.

— *Caractère 29*: Existence d'une dépression prélambdaïque (sur le dernier quart de l'arc *bregma-lambda*)

Une absence de carène est décrite sur le dernier quart de l'arc *bregma-lambda* des spécimens Sangiran 12 et Sangiran 17 (Sartono et Grimaud, 1983). Le méplat qui est parfois décrit (Grimaud, 1982 et Grimaud et Jacob, 1983) dans cette partie anatomique correspond très certainement à une absence locale de carène.

Codage : 3 états.

- 0. – existence d'une carène sagittale sur le dernier quart sagittal de l'arc *bregma-lambda*.
- 1. – absence de carène sagittale sur le dernier quart sagittal de l'arc *bregma-lambda*.
- 2. – existence d'une dépression prélambdaïque sur le dernier quart sagittal de l'arc *bregma-lambda*.

— *Caractère 30*: Importance de la carène sagittale

Codage : 2 états.

- 0. – existence d'une carène sagittale peu développée.
- 1. – existence d'une carène sagittale forte.
- ? – indétermination liée à l'état « 1 » du caractère 26.
- ? – indétermination liée à l'état « 0 » du caractère 27.
- ? – indétermination liée aux états « 1 » ou « 2 » du caractère 28.

— *Caractère 31*: Existence d'une dépression postcoronale

Observées par Weidenreich (1943), les variations d'expression de la dépression postcoronale sont décrites parmi les différents spécimens de la lignée humaine étudiés par Grimaud (1982). Un méplat et non une dépression est décrit sur certains fossiles (Grimaud et Jacob, 1983; Sartono et Grimaud, 1983).

Codage : 3 états.

- 0. – absence de perturbation dans la convexité de l'écaille pariétale postérieurement à la suture coronale.

- 1. – existence d'un méplat postcoronal.
- 2. – existence d'une dépression postcoronale.

— *Caractère 32*: Saillie de la bande temporale (espace entre *linea temporalis superior* et *linea temporalis inferior*; Grimaud, 1982)

La bande temporale correspond à l'espace contenu entre les *linea temporale inferior* et *linea temporalis superior*. Elle correspond à la zone d'insertion de la face profonde de l'aponévrose temporale. Les variations de position, de relief ainsi que l'existence d'un décrochement au *stephanion* de ces éléments au sein des hominoïdes, sont décrites par Grimaud (1982). Weidenreich (1951) souligne une différence entre les sinanthropes, où la ligne temporale atteint le *tuber parietalis*, et les spécimens de Ngandong où elle est légèrement en dessous. Pour Grimaud (1982) les lignes temporales sont proéminentes chez les *Homo erectus* (voir également Grimaud, 1986).

Codage : 3 états, voir figure 13 et 14

- 0. – lignes temporales peu à pas visibles.
- 1. – lignes temporales nettes mais peu saillantes.
- 2. – lignes temporales saillantes.

— *Caractère 33*: Largeur de la bande temporale sur l'os pariétal

Codage : 2 états, voir figures 13 et 14, a)

- 0. – la bande temporale est large sur le pariétal.
- 1. – la bande temporale est étroite sur le pariétal.

— *Caractère 34*: Existence d'un décrochement de la bande temporale au niveau du *stephanion*

Codage : 2 états, voir figure 14, b)

- 0. – absence de décrochement entre le frontal et le pariétal.
- 1. – présence d'un décrochement entre le frontal et le pariétal.

— *Caractère 35*: Hauteur de la ligne temporale sur l'os pariétal

Codage : 2 états.

- 0. – la ligne temporale est en position haute sur le pariétal en *norma lateralis*.
- 1. – la ligne temporale est en position basse sur le pariétal en *norma lateralis*.

— *Caractère 36*: Existence d'un *processus asteriacus*

Sur le segment postéro-inférieur de la *sutura lambdoidea*, l'os peut s'épaissir et constituer une saillie bien circonscrite qui correspond au *processus asteriacus* de Haferland (Hublin, 1978a). Jacob (1967b) parle d'un processus astériaque décrit par Weidenreich, mais il s'agit du *torus angularis* défini par cet auteur.

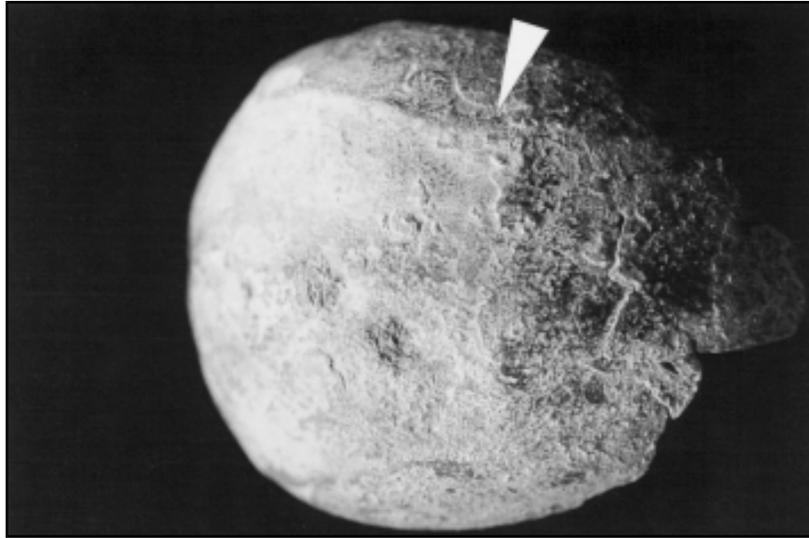


Figure 13. — Vue supérieure de Sangiran 38.
Caractère 32 état 2 : Bande temporale saillante et Caractère 33 état 1 : Bande temporale étroite.

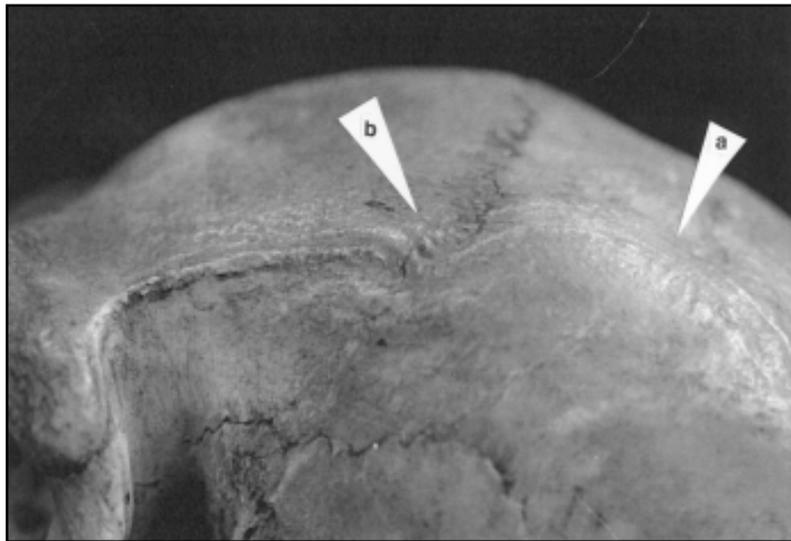


Figure 14. — Vue latérale de Broken Hill 1.
a) Caractère 33 état 0 : Bande temporale large.
b) Caractère 34 état 1 : Décrochement de la bande temporale au *stephanion*.

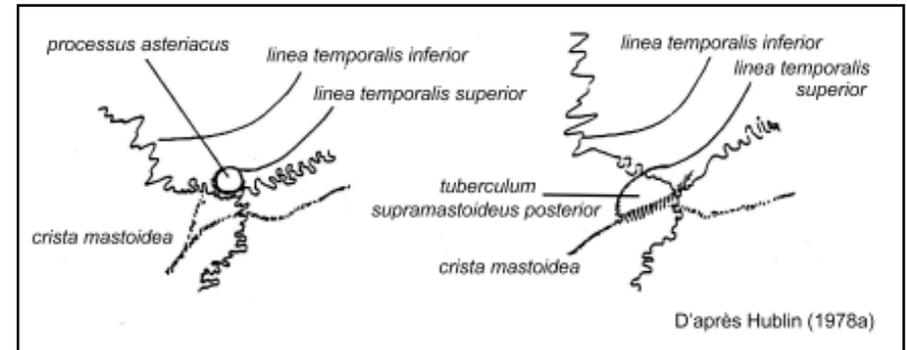


Figure 15. — a) Caractère 36 état 1 : Processus astériaque.
b) Caractère 75 état 1 : Tubercule sus-mastoïdien postérieur.
Le processus astériaque est une élévation circonscrite du segment inférieur de la ligne temporale supérieure sur l'os pariétal. Le tubercule sus-mastoïdien postérieur est situé sur le temporal ou à cheval sur la suture pariéto-mastoïdienne.

Codage : 2 états, voir figure 15

- 0. – absence de *processus asteriacus*.
- 1. – présence d'un *processus asteriacus*.

— Caractère 37 : Existence d'une dépression astériaque

Pour qu'une dépression astériaque soit présente, il faut qu'une dépression centrée sur l'*asterion* déborde à la fois sur le pariétal, l'occipital et le temporal.

Codage : 2 états, voir figure 16 et 17, b)

- 0. – absence de dépression astériaque.
- 1. – présence d'une dépression astériaque.

— Caractère 38 : Existence d'une bosse pariétale (*tuber parietale*)

Weidenreich (1943) mentionne qu'il existe une différence d'expression du *tuber parietale* entre les néandertaliens et les sinanthropes. L'analyse de cette structure effectuée par Grimaud (1982) montre une variation de l'expression et une position plus ou moins décalée latéralement des *tuber parietale*. À la vue des résultats de cet auteur, il n'y a pas de *tuber parietale* chez les australopithecins ni chez *Homo habilis*. Pour Grimaud (1986) le *tuber parietale* des *Homo erectus* est aplati.

Codage : 3 états.

- 0. – absence de bosse pariétale bien individualisée.
- 1. – existence d'une bosse pariétale bien individualisée centrée.
- 2. – existence d'une bosse pariétale bien individualisée, décalée latéralement.

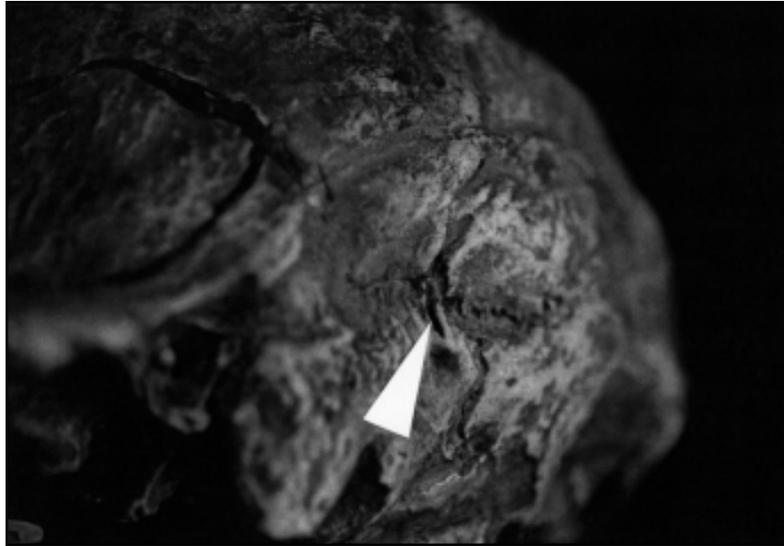


Figure 16. — Vue latérale de La Chapelle-aux-Saints.
Caractère 37 état 1 : Existence d'une dépression astériaque.

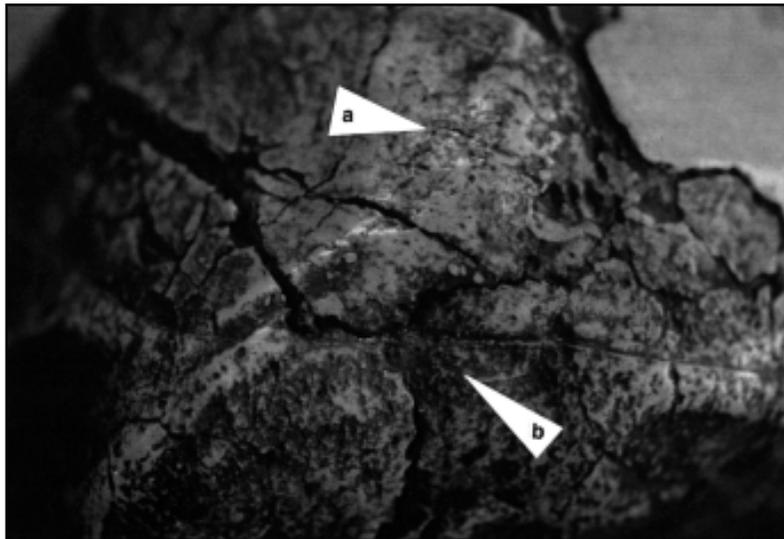


Figure 17. — Vue latérale de OH 9.
a) Caractère 39 état 1 : Existence d'un *tuber angularis*.
b) Caractère 37 état 1 : Dépression astériaque.

— *Caractère 39* : Existence d'un « *tuber angularis* » (et non « *torus angularis* »)

Il existe plusieurs acceptions du complexe anatomique nommé « *torus angularis* ». Décrit par Weidenreich (1943), le *torus angularis parietalis* est un bombement arrondi particulier qui émerge au dessus de la surface externe du pariétal, à l'angle entre les sutures lambdoïde et pariéto-mastoïde. Pour Santa Luca (1980) c'est une tumescence plate à la partie supérieure de la ligne temporale supérieure. Selon Grimaud (1986) cette structure est constante sur les fossiles de Java. Pour Andrews (1984) et pour Hublin (1986) le *torus angularis* est un caractère typique des *Homo erectus*. Ce complexe anatomique a été décomposé en élément qu'il était possible d'observer isolément sur les spécimens.

Le « *tuber angularis* » est un épaissement de l'os qui se situe à l'angle postéro-inférieur du pariétal. Plusieurs structures sont reconnues ici qui renforcent ou non la tubérosité. Toutes ne sont pas associées sur les différents fossiles étudiés.

Codage : 2 états, voir figure 17, a)

- 0. — absence de tubérosité dans la zone postérieure du pariétal, là où les deux lignes temporales se rejoignent antérieurement après une courbure vers l'avant.
- 1. — présence d'une tubérosité dans la zone postérieure du pariétal, là où les deux lignes temporales se rejoignent antérieurement après une courbure vers l'avant.

— *Caractère 40* : Existence d'une dépression postérieure soulignant la ligne temporale supérieure dans la partie inféro-postérieure du pariétal

Décrite par Grimaud (1982) pour Ngandong I et par Sartono et Grimaud (1983) pour Sangiran 17, une telle dépression peut correspondre à la structure particulière énoncée par Bräuer et Mbua (1992) sur l'ensemble de la partie postérieure du pariétal.

Codage : 2 états.

- 0. — absence de dépression soulignant la ligne temporale supérieure.
- 1. — présence d'une dépression soulignant la ligne temporale supérieure.

— *Caractère 41* : Existence d'une dépression entre les deux lignes temporales dans la partie inféro-postérieure du pariétal

Codage : 2 états.

- 0. — absence de dépression entre les lignes temporales inférieure et supérieure.
- 1. — présence de dépression entre les lignes temporales inférieure et supérieure.

3.3. — L'os occipital (caractères 42 à 61)

Plusieurs éléments anatomiques concernant l'occipital ont été distingués. En effet, un fort *torus occipitalis* transverse, bordé par un *sulcus supratralis* continu et plus développé médialement, joignant à la fois les *torus angularis*, les crêtes supramastoïdes ainsi que les crêtes occipito-mastoïdes, est retenu comme une apomorphie de *Homo erectus* par Hublin (1986). Or, plusieurs de ces structures peuvent exister séparément sur les divers spécimens. Le complexe anatomique a donc été décomposé en éléments constitutifs distincts.

— *Caractère 42* : Courbure de la partie supérieure de l'écaïlle occipitale (*planum occipitale*) en *norma lateralis*

Pour définir la limite entre partie supérieure et partie inférieure de l'écaïlle occipitale (*squama occipitalis*), il s'agit de s'entendre sur la définition de l'*inion* ; c'est la définition donnée par Hublin (1978a et c) qui est retenue ici.

L'*inion* est le point qui se trouve à la réunion des deux *lineae nuchae superiores* dans le plan médio-sagittal. Il se place sur le *tuberculum linearum* : soit sur une rugosité qui se trouve à l'emplacement de celui-ci, soit sur la réunion de la *protuberantia occipitalis externa* et du *tuberculum*. Dans le cas où les *lineae nuchae superiores* sont si faiblement développées qu'elles n'atteignent pas le plan médio-sagittal, il faut les prolonger artificiellement suivant leur direction et placer l'*inion* à leur point de rencontre. Les *lineae nuchae supremae* et la *protuberantia occipitalis externa* qu'elles forment ne sont prises en considération pour la détermination de l'*inion* que dans le cas d'une fusion avec le *tuberculum linearum*. Il n'est pas recommandé pour la détermination de l'*inion* d'utiliser la *protuberantia occipitalis interna*, ou *endinion*. Si la surface entre les *lineae nuchae superiores* et *supremae* forme un bourrelet transversal plus ou moins fort, l'*inion* se trouve alors, d'après la définition ci-dessus, toujours au bord inférieur de ce bourrelet, c'est-à-dire au niveau des *lineae nuchae superiores*. Ce point ne doit jamais être placé à l'extrémité inférieure d'une *protuberantia occipitalis externa* en forme de baguette.

Codage : 2 états.

- 0. – *planum occipitale* plan ou légèrement concave postérieurement.
- 1. – *planum occipitale* convexe postérieurement.

— *Caractère 43* : Forme de la partie supérieure de l'écaïlle occipitale en *norma occipitalis*

Codage : 2 états.

- 0. – écaïlle supérieure de l'occipital de forme pentagonale à arrondie en *norma occipitalis*.
- 1. – écaïlle supérieure de l'occipital de forme triangulaire en *norma occipitalis*.

— *Caractère 44* : Courbure de la partie inférieure de l'écaïlle inférieure en *norma lateralis*

Codage : 2 états.

- 0. – écaïlle inférieure de l'occipital convexe postérieurement en *norma lateralis*.
- 1. – écaïlle inférieure de l'occipital plane ou légèrement concave postérieurement en *norma lateralis*.

— *Caractère 45* : Forme du *torus occipitalis* en *norma occipitalis*

Selon Weidenreich (1940) le *torus occipitalis* est composé d'une section centrale et de deux bras résultants d'une bifurcation à proximité de la suture lambdoïde. Santa Luca (1980) reprend les mêmes éléments descriptifs. Selon Weidenreich (1951), le *torus occipitalis* des fossiles de Ngandong diffère de celui de *Sinanthropus* et de *Pithecanthropus* où il est transverse et est séparé de l'écaïlle par un sillon supratoral. Hublin (1978a) s'est

particulièrement intéressé à la nature de cette structure anatomique et à sa variation, et a insisté sur son importance phylogénétique.

Codage : 4 états.

- 0. – absence de *torus occipitalis*.
- 1. – existence d'un *torus occipitalis* convexe en haut en *norma occipitalis*.
- 2. – existence d'un *torus occipitalis* rectiligne en *norma occipitalis*.
- 3. – existence d'un *torus occipitalis* concave vers le haut en *norma occipitalis*.

— *Caractère 46* : Importance du *torus occipitalis*

Codage : 2 états.

- 0. – *torus occipitalis* peu ou pas saillant.
- 1. – *torus occipitalis* très saillant.
- ? – indétermination liée à l'état « 0 » du caractère 45.

— *Caractère 47* : Talement latéral du *torus occipitalis*

Pour Mac Intosh et Larnach (1972) le *torus occipitalis* a la forme d'un monticule médian ou d'une ride étendue latéralement jusqu'à la crête mastoïdienne ou à la ride occipito-mastoïdienne.

Codage : 2 états. voir figures 18a et b.

- 0. – *torus occipitalis* médian.
- 1. – *torus occipitalis* transverse.
- ? – indétermination liée à l'état « 0 » du caractère 45.

— *Caractère 48* : Continuité du *torus occipitalis* avec la *crista supramastoïde*.

Codage : 2 états.

- 0. – *torus occipitalis* sans lien direct avec la *crista supramastoïde*.
- 1. – *torus occipitalis* continu avec la *crista supramastoïde*.
- ? – indétermination liée à l'état « 0 » du caractère 45.
- ? – indétermination liée à l'état « 0 » du caractère 47.

— *Caractère 49* : Continuité du *torus occipitalis* avec la *crista mastoïde*

La liaison entre *torus occipitalis* et la *crista mastoïde* est indiquée par Weidenreich (1940 et 1943). Elle concerne les grands singes et les *Homo erectus* connus à l'époque. Selon Spitory (1985) l'absence de liaison entre *torus occipitalis* et *crista mastoïde* distingue les *Australopithecus africanus* des pongidés.

Codage : 2 états.

- 0. – *torus occipitalis* sans lien direct avec la *crista mastoïde*.
- 1. – *torus occipitalis* continu avec la *crista mastoïde*.
- ? – indétermination liée à l'état « 0 » du caractère 45.
- ? – indétermination liée à l'état « 0 » du caractère 47.



Figure 18a. — Vue postérieure de Sangiran 38.
Caractère 47 état 0: *torus occipitalis* limité latéralement.

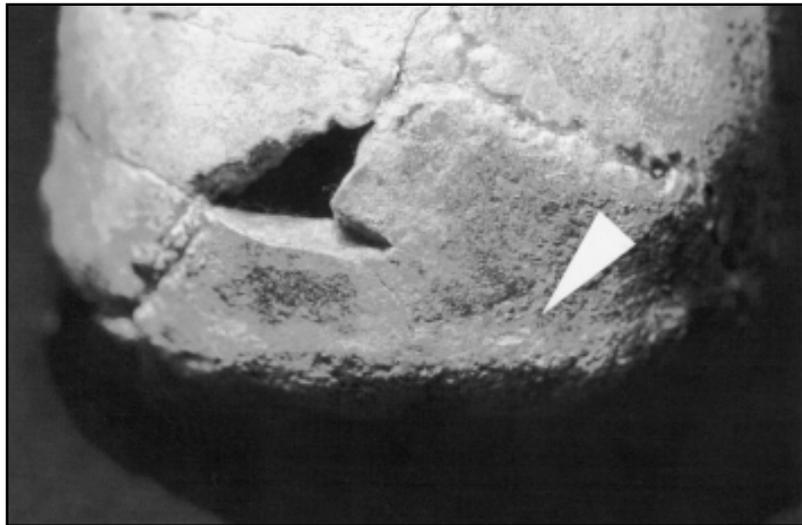


Figure 18b. — Vue postérieure de Sangiran 10.
Caractère 47 état 1: *torus occipitalis* transverse.

— *Caractère 50*: Continuité du *torus occipitalis* avec la ligne temporale supérieure

Codage: 2 états.

- 0. — *torus occipitalis* sans lien direct avec la ligne temporale supérieure.
- 1. — *torus occipitalis* continu avec la ligne temporale supérieure.
- ? — indétermination liée à l'état « 0 » du caractère 45.
- ? — indétermination liée à l'état « 0 » du caractère 47.

— *Caractère 51*: Continuité du *sulcus occipitalis* sur la totalité de l'écaïlle occipitale supérieure

Un *sulcus supratoralis* est présent chez les *Homo erectus* (Mac Intosh et Larnach, 1972). Pour ne pas présumer de l'existence ou de l'absence d'un torus occipital, il sera fait mention ici de *sulcus occipitalis*.

Codage: 3 états, voir figure 19

- 0. — absence de *sulcus occipitalis*.
- 1. — il existe un *sulcus occipitalis* discontinu qui s'efface latéro-médialement.
- 2. — il existe un *sulcus occipitalis* continu transverse.

— *Caractère 52*: Existence de dépressions occipitales latérales sur le *sulcus occipitalis*

Des dépressions latérales existent au dessus du torus occipital chez certains spécimens de Ngandong (Weidenreich, 1951).

Codage: 2 états.

- 0. — dépression latérale absente.
- 1. — dépression latérale présente.

— *Caractère 53*: Existence d'un chignon occipital

Le chignon occipital est un terme utilisé par Boule (1911-13) et redéfini par Ducros (1967). Son expression est quantifiée par des mesures dont la mise en œuvre est délicate. Une approche morphologique plus typologique est retenue, ainsi : le chignon existe quand il y a un changement de courbure entre l'ensemble de la voûte et l'occipital, indépendamment de l'existence d'une dépression prélambda affectant les pariétaux. Un chignon occipital aigu est défini par l'existence, en *norma lateralis*, d'un angle aigu entre le bord supérieur de l'écaïlle occipitale et la suture occipito-pariétale. En revanche, le chignon est dit « *en coin* » lorsqu'il existe un angle supplémentaire affectant le bord supérieur de l'écaïlle occipitale.

Codage: 3 états, voir figure 20

- 0. — absence de chignon occipital.
- 1. — présence d'un chignon occipital aigu.
- 2. — présence d'un chignon occipital « *en coin* ».

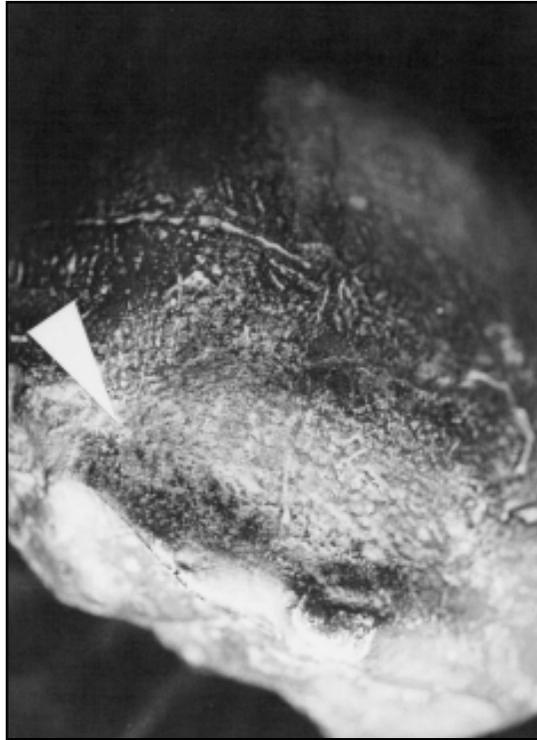


Figure 19. — Vue postérieure de Sangiran 12.
Caractère 51 état 2:
sulcus occipitalis continu sur l'ensemble de l'écaïlle occipitale.

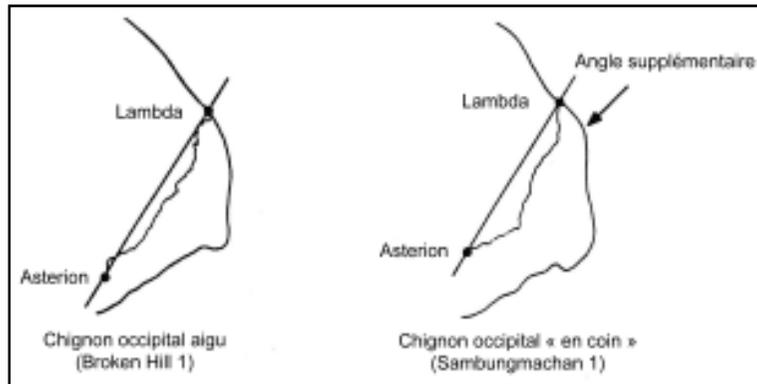


Figure 20. — Typologie du chignon occipital relativement au plan asterion-lambda – asterion.

Caractère 53 état 1 : Présence d'un chignon occipital aigu.
Caractère 53 état 2 : Présence d'un chignon occipital « en coin ».



Figure 21. — Vue postérieure de Ngandong VII.
Caractère 54 état 1, a) développement de la protubérance occipitale externe.
Caractère 56 état 1, b) concavité supérieure de la protubérance occipitale externe.

— *Caractère 54*: développement de la protubérance occipitale externe (*protuberantia occipitalis externa*).

Selon l'acception de Hublin (1978a), la *protuberantia occipitalis externa* est constituée par la réunion des *linea nuchae suprema*. L'absence de *protuberantia occipitalis externa* est tenue pour être un trait propre aux *Homo erectus* par Mac Intosh et Larnach (1972) mais pas pour Hublin (1986).

Codage: 2 états, voir figure 21, a)

- 0. – absence de protubérance occipitale externe.
- 1. – présence d'une protubérance occipitale externe.

— *Caractère 55*: Développement du *tuberculum linearum*

Le *tuberculum linearum* est le relief situé à la jonction des *linea nuchae superior* et de la *crista occipitalis* (Hublin, 1978a). Un fort *tuberculum linearum* n'est pas retenu comme un trait diagnostique de *Homo erectus* par Hublin (1986).

Codage: 3 états, voir figure 22

- 0. – absence de *tuberculum linearum*.
- 1. – présence d'un *tuberculum linearum* de relief modéré.
- 2. – présence d'un *tuberculum linearum* de fort relief.

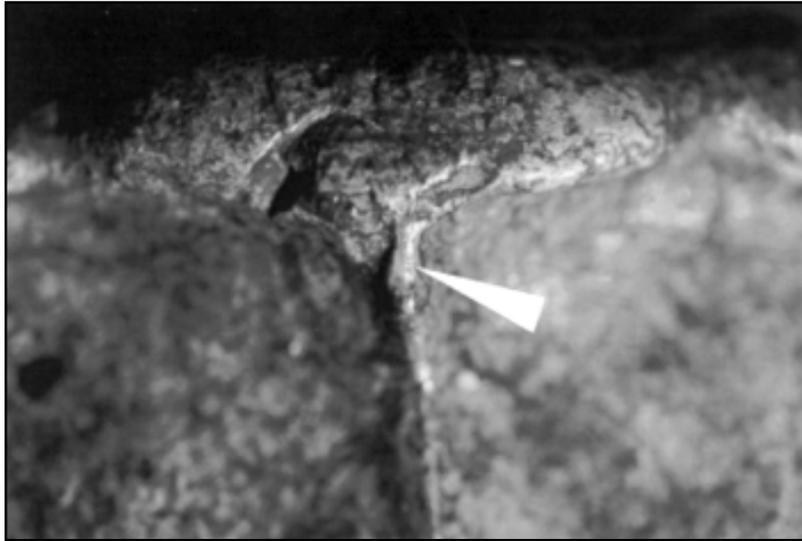


Figure 22. — Vue postérieure de Ngandong VII.
Caractère 55 état 2: *tuberculum linearum* développé.

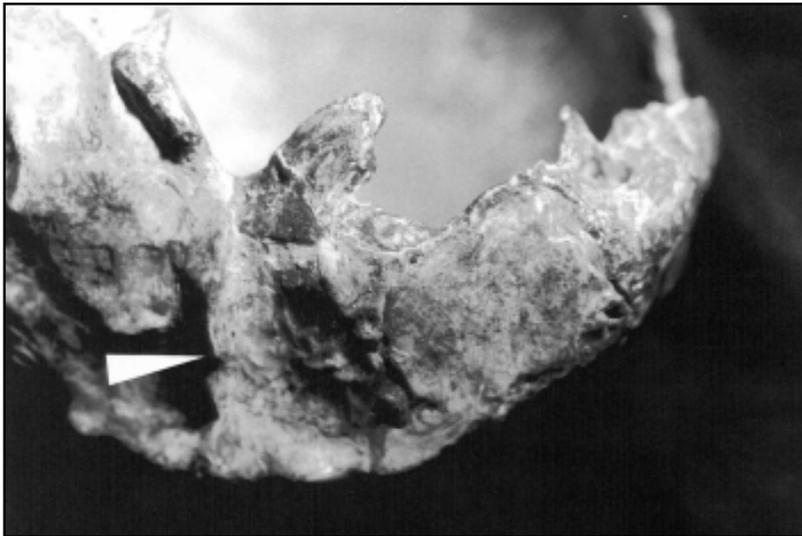


Figure 23. — Vue inférieure de Ngandong I.
Caractère 57 état 1: Existence d'une *crista occipitalis externa*.

— *Caractère 56*: existence d'une concavité médiale du bourrelet occipital susjacent au *tuberculum linearum* en *norma occipitalis*

Une variation de cette structure est évoquée brièvement par Weidenreich (1951).

Codage: 2 états, voir figure 21, b)

- 0. – absence de dépression au dessus du *tuberculum linearum*.
- 1. – présence d'une dépression au dessus du *tuberculum linearum*.
- ? – indétermination liée à l'état « 0 » du caractère 55.

— *Caractère 57*: existence d'une crête occipitale externe (*crista occipitalis externa*)

La *crista occipitalis externa* est un relief relatif à la profondeur des insertions des muscles grands complexes et petits droits (Hublin, 1978a). Cette structure est retenue comme une propriété des *Homo erectus* par Mac Intosh et Larnach (1972).

Codage: 2 états, voir figure 23

- 0. – absence de crête occipitale externe.
- 1. – présence d'une crête occipitale externe.

— *Caractère 58*: Forme de la fosse sus-iniaque

L'existence d'une fosse sus-iniaque, décrite par Fraipont et Lohest en 1887, est définie par Hublin (1978a) comme la dépression située au dessus de l'*inion*, au dessus des lignes courbes occipitales suprêmes. Nara (1994) adopte une échelle typologique pour en décrire l'évolution chez les néandertaliens.

Les présentes observations ont conduit à décrire plusieurs formes de dépressions sus-iniaques selon qu'elles soient étendues latéralement (de forme grossièrement rectangulaire) ou plus courtes (de forme grossièrement triangulaire) ou bien que la convergence des bords latéraux de ces fosses soit dirigée vers le haut ou vers le bas.

Codage: 4 états.

- 0. – absence de fosse sus-iniaque.
- 1. – présence d'une fosse sus-iniaque aussi haute que large.
- 2. – présence d'une fosse sus-iniaque plus large que haute.
- 3. – présence d'une fosse sus-iniaque très large par rapport à la hauteur.

— *Caractère 59*: Forme des parois latérales de la fosse sus-iniaque

Codage: 3 états.

- 0. – les parois latérales de la fosse sus-iniaque convergent en haut.
- 1. – les parois latérales de la fosse sus-iniaque sont parallèles ou en arc.
- 2. – les parois latérales de la fosse sus-iniaque divergent en haut.
- ? – indétermination liée à l'état « 0 » du caractère 58.

— *Caractère 60* : Existence d'un processus rétromastoïdien (*processus retromastoideus* de Waldeyer 1909)

Située à mi-chemin entre l'*inion* et le processus mastoïde, cette tubérosité est décrite par Weidenreich (1951) à propos des spécimens de Ngandong. Hublin (1978a) précise que ce relief est situé au point de rencontre de la *linea nuchae superior* et de la branche secondaire postéro-supérieure de la *linea nuchae inferior*.

Codage : 2 états, voir figure 24

- 0. – absence de processus rétromastoïdien.
- 1. – présence d'un processus rétromastoïdien fort.

— *Caractère 61* : Existence d'une *crista occipitomastoidea*

La *crista occipitomastoidea* définie en premier lieu par Weidenreich (1940) est en fait, selon Hublin (1978a) un bourrelet formé de la réunion de la *linea m. obliquus capitis superior* et des lèvres médiales occipitales et latérales de l'éminence juxtamastoïdienne. Cette structure est considérée comme un caractère propre à *Homo erectus* par Mac Intosh et Larnach (1972) ainsi que par Hublin (1986).

Codage : 2 états.

- 0. – absence de *crista occipitomastoidea*.
- 1. – présence d'une *crista occipitomastoidea*.

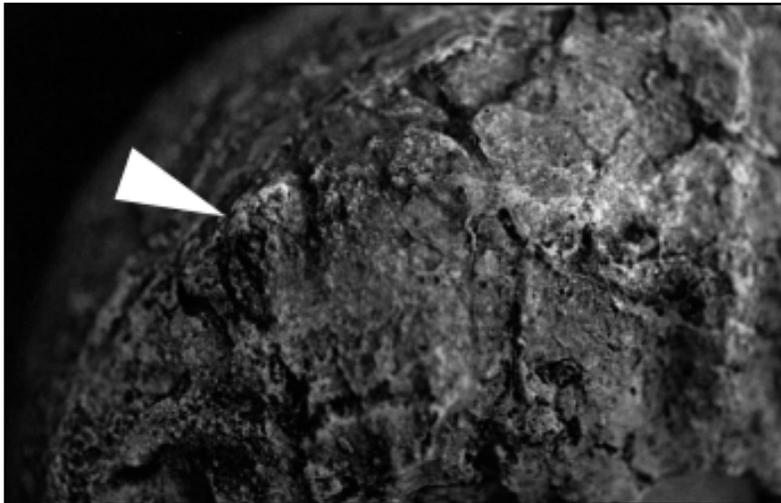


Figure 24. — Vue inférieure de KNMER 3733.
Caractère 60 état 1 : *processus retromastoideus*.

3.4. — L'os temporal (caractères 62 à 123)

— *Caractère 62* : hauteur de l'écaille temporale sur la voûte crânienne

Les variations de hauteur de l'écaille temporale sont décrites dans les études de Grimaud (1982) et Stringer (1984). Les *Homo erectus* sont généralement (Stringer, 1984 ; Hublin, 1986) considérés comme ayant une écaille temporale basse, mais c'est également le cas des grands singes.

Codage : 2 états.

- 0. – écaille du temporal en position haute.
- 1. – écaille du temporal en position basse.

— *Caractère 63* : Forme de l'écaille temporale

Pour Weidenreich (1943) l'écaille a la forme d'un triangle chez les sinanthropes. La forme triangulaire est effectivement fréquente parmi les spécimens attribués à *Homo erectus* dans l'étude menée par Elyaqine (1995).

Codage : 2 états.

- 0. – écaille du temporal de forme arrondie ou polygonale.
- 1. – écaille du temporal de forme triangulaire.

— *Caractère 64* : Forme du bord antérieur de l'écaille temporale

Selon Weidenreich (1951), la rectitude du bord antérieur de l'écaille temporale concourt à marquer la forme triangle de l'écaille temporale. L'observation montre que ce caractère n'était pas forcément lié à une forme triangulaire.

Codage : 2 états.

- 0. – bord antérieur de l'écaille du temporal de forme arrondie ou sinueuse.
- 1. – bord antérieur de l'écaille du temporal rectiligne.

— *Caractère 65* : Forme du bord supérieur de l'écaille temporale

Concernant la série de Ngandong, Santa Luca (1980) critique les propos de Weidenreich (1951) selon lesquels le bord supérieur de l'écaille temporale est rectiligne et non courbe comme chez l'homme moderne. Pour Hublin (1986) la rectitude du bord supérieur de l'écaille temporale n'est pas propre à *Homo erectus*.

Codage : 2 états.

- 0. – bord supérieur de l'écaille du temporal de forme arrondie ou sinueuse.
- 1. – bord supérieur de l'écaille du temporal rectiligne.

— *Caractère 66* : Importance de la *crista supramastoidea* au niveau du *porion*

Au cours de cette étude, il est apparu que la *crista supramastoidea* était importante au niveau du *porion* sur certains spécimens fossiles alors que chez l'homme moderne ce n'était pas le cas.

Codage : 2 états.

- 0. – *crista supramastoidea* faible au niveau du *porion*.
- 1. – forte *crista supramastoidea* au niveau du *porion*.

— *Caractère 67* : Continuité et angulation de la *crista supramastoidea* avec la racine du processus zygomatic (*processus zygomaticus ossis temporalis*)

Depuis la première description de Boule (1911-1913), et selon une étude plus récente (Stringer *et al.*, 1984), la position du méat auditif externe par rapport à l'arcade zygomatic est tenu pour être une autapomorphie néandertalienne. Nara (1994) a montré qu'il existait des variations de ce caractère parmi les *Homo sapiens*, y compris chez les néandertaliens. Cette étude révèle l'existence d'un décalage (d'un angle obtu) entre le segment porté par la *crista supramastoidea* et l'axe principal générateur de la racine du *processus zygomaticus* de l'os temporal. Pour Santa Luca (1980) la continuité de ces deux structures, bien que variable, est souvent présente chez les spécimens de Ngandong.

Codage : 2 états, voir figure 25

- 0. – la *crista supramastoidea* est en décalage avec le processus zygomatic.
- 1. – la *crista supramastoidea* est en continuité avec le processus zygomatic.

— *Caractère 68* : Continuité de la *crista supramastoidea* avec la ligne temporale inférieure (*linea temporalis inferior*)

Weidenreich (1951) indique que dans la série de Ngandong comme chez les sinanthropes, la *crista supramastoidea* se termine abruptement. Qu'elle est sans lien directe avec le torus occipital ni avec le *torus angularis* du pariétal. La variation de ce caractère est également évoquée par Grimaud (1982).

Santa Luca (1980) indique que la *crista supramastoidea* peut être continue avec la *linea temporalis inferior*.

Codage : 2 états.

- 0. – la *crista supramastoidea* est sans lien direct avec la ligne temporale inférieure.
- 1. – la *crista supramastoidea* est en continuité avec la ligne temporale inférieure.

— *Caractère 69* : Existence d'un tubercule sus-mastoïdien antérieur (*tuberculum supramastoideum anterius*)

Hublin (1978a) a mis en avant que la *crista supramastoidea* pouvait présenter un tubercule qui s'arrête brusquement à la *sutura squamosa*.

Codage : 2 états, voir figure 26

- 0. – absence de tubercule sus-mastoïdien antérieur.
- 1. – présence d'un tubercule sus-mastoïdien antérieur.

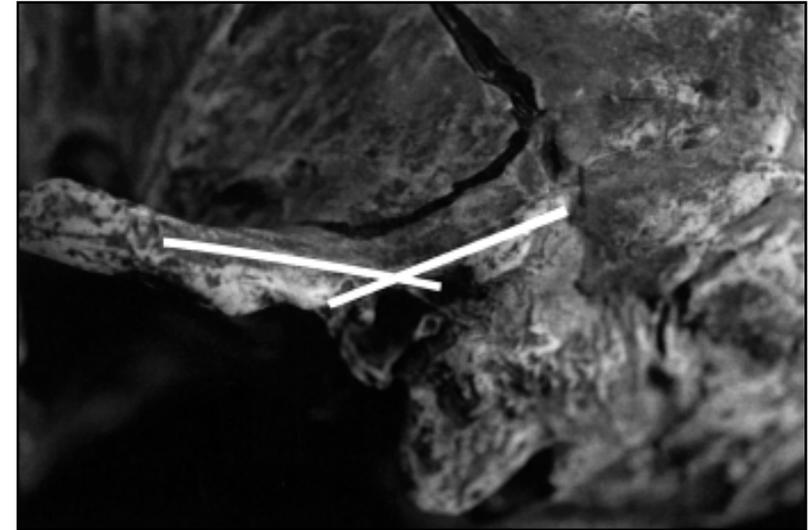


Figure 25a. — Vue latérale gauche de La Chapelle-aux-Saints.
Caractère 67 état 0 : Décalage entre l'axe de la racine du processus zygomatic et la *crista supramastoidea*.

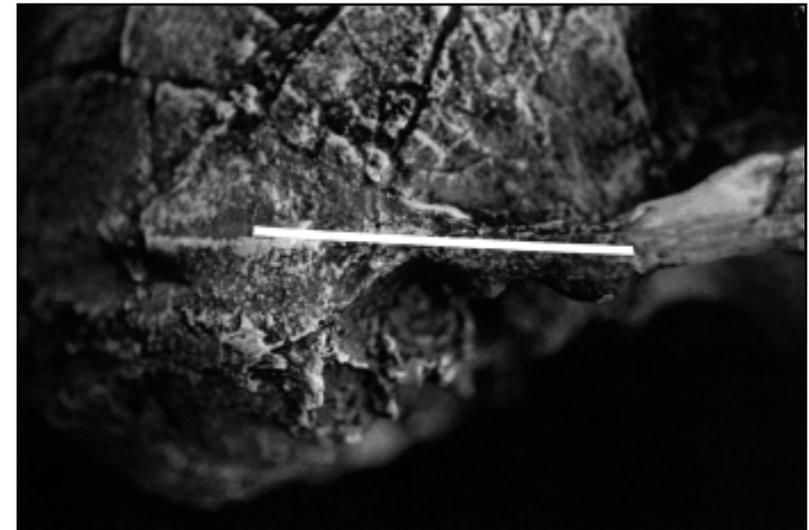


Figure 25b. — Vue latérale droite de KNMER 3733.
Caractère 67 état 1 : Continuité de l'axe générateur de la racine du processus zygomatic et de la *crista supramastoidea*.

— *Caractère 70* : Importance de la *crista mastoidea*

Dans son étude, Hublin (1978a) montre que la *crista mastoidea* peut être très saillante. En 1986, il affirme cependant que ce trait n'est pas propre aux *Homo erectus*.

Codage : 2 états.

- 0. – une *crista mastoidea* peu saillante existe.
- 1. – une forte *crista mastoidea* existe.

— *Caractère 71* : Continuité de la *crista mastoidea* avec la ligne temporale supérieure (*linea temporalis inferior*)

Codage : 2 états.

- 0. – la *crista mastoidea* est sans lien direct avec la ligne temporale supérieure.
- 1. – la *crista mastoidea* est en continuité avec la ligne temporale supérieure.

— *Caractère 72* : Ouverture postérieure de l'espace sus-mastoïdien entre la *crista mastoidea* et la *crista supramastoidea*

Stringer (1984) considère qu'une union antérieure de la *crista mastoidea* et de la *crista supramastoidea* existe chez les *Homo erectus*. Cela suppose une ouverture postérieure et une fermeture antérieure du *sulcus supramastoideus*.

Codage : 2 états, voir figure 27

- 0. – contact postérieur entre la *crista mastoidea* et la *crista supramastoidea* conduisant à l'absence d'un sillon sus-mastoïdien ouvert.
- 1. – présence entre la *crista mastoidea* et la *crista supramastoidea* d'un espace continu ouvert postérieurement.

— *Caractère 73* : Importance de l'espace sus-mastoïdien entre la *crista mastoidea* et la *crista supramastoidea*

Santa Luca (1980) évoque une variabilité de la largeur du *sulcus supramastoidea* entre les fossiles de Ngandong et de Sangiran. Pour Weidenreich (1943) la *crista mastoidea*, la *crista supramastoidea* et l'espace sus-mastoïdien sont développés chez les sinanthropes alors que ce sillon n'existe ni à Ngandong ni chez les sinanthropes d'après ce qu'il écrit en 1951. Hublin (1986) estime que la plus ou moins grande réduction du *sulcus supramastoidea* ne peut être retenue comme un trait diagnostique de *Homo erectus*.

Codage : 3 états, voir figure 28

- 0. – la *crista mastoidea* et la *crista supramastoidea* sont accolées.
- 1. – présence d'un espace sus-mastoïdien étroit entre la *crista mastoidea* et la *crista supramastoidea*.

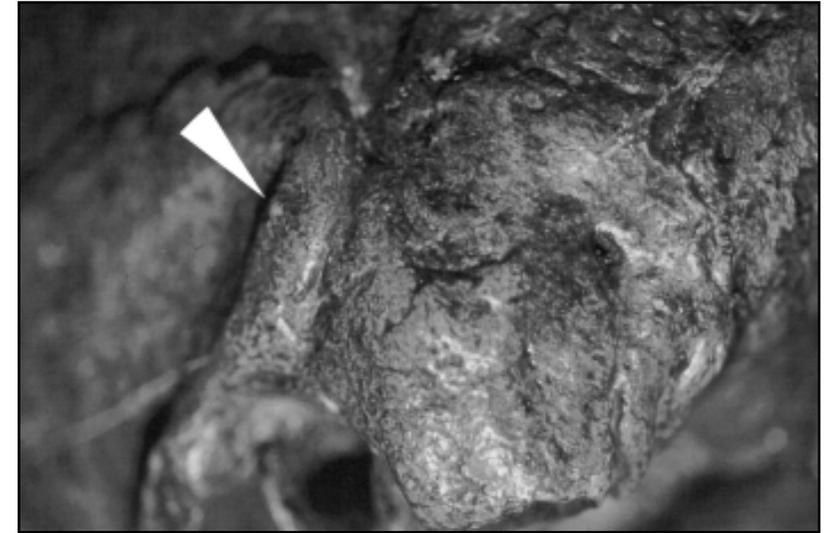


Figure 26. — Vue inférolatérale de Ngandong XII.
Caractère 69 état 1 : *tuberculum supramastoideum anterius*.

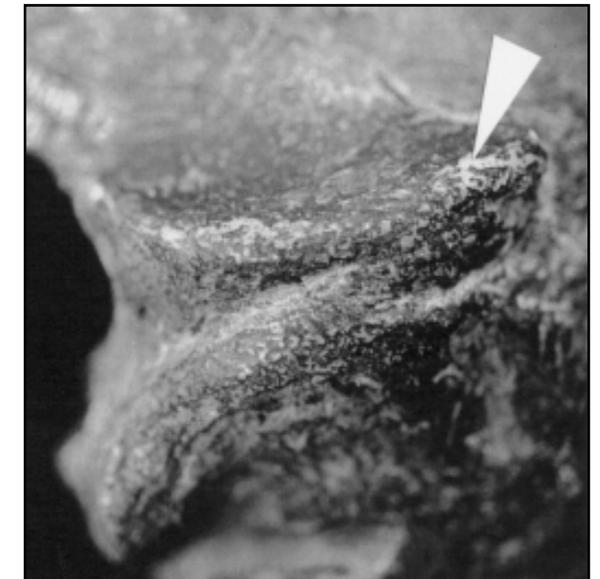


Figure 27. — Vue latérale de Sangiran 12.
Caractère 72 état 0 : Fermeture postérieure de l'espace sus-mastoïdien.



Figure 28a. — Vue latérale de Sangiran 26.
Caractère 73 état 1 : Espace sus-mastoïdien étroit.

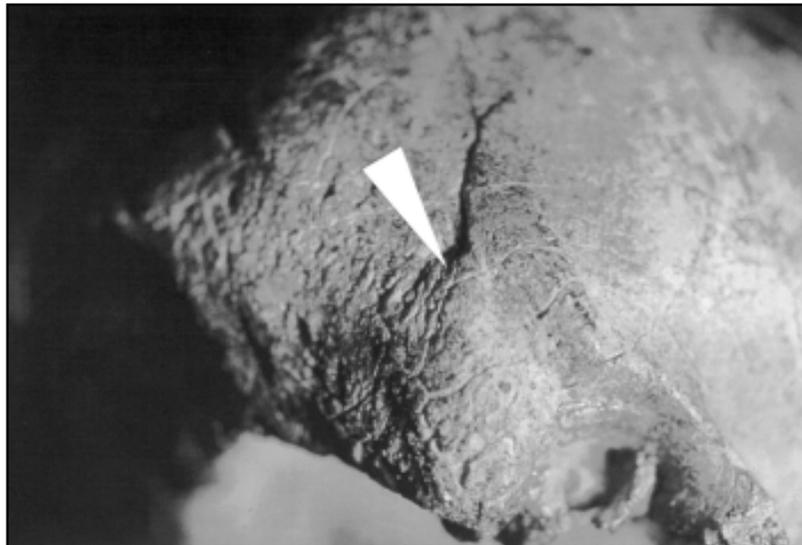


Figure 28b. — Vue latérale droite de Sambungmachan 1.
Caractère 73 état 2 : Espace sus-mastoïdien large.

2. – présence d'un large espace sus-mastoïdien entre la *crista mastoidea* et la *crista supramastoidea*.

— *Caractère 74* : Convergence vers l'avant de la *crista mastoidea* et de la *crista supramastoidea*

Considérant plus particulièrement le *cranium* de La Quina H5, Hublin (1978b) a montré que les néandertaliens présentent généralement une convergence vers l'avant des crêtes mastoïde et supra-mastoïde.

Codage : 3 états.

0. – la *crista mastoidea* et la *crista supramastoidea* sont divergentes vers l'avant.

1. – la *crista mastoidea* et la *crista supramastoidea* sont parallèles.

2. – la *crista mastoidea* et la *crista supramastoidea* sont convergentes vers l'avant.

— *Caractère 75* : Existence d'un tubercule sus-mastoïdien postérieur (*tuberculum supramastoideus posterior*)

Le *tuberculum supramastoideus posterior* est un tubercule situé plus bas que le *processus asteriacus* décrit par Hublin (1978a). Il se situe sur l'os temporal ou bien il est à cheval sur la suture pariéto-mastoïdienne.

Codage : 2 états, voir figure 15.

0. – absence de tubercule sus-mastoïdien postérieur.

1. – présence d'un tubercule sus-mastoïdien postérieur.

— *Caractère 76* : Existence d'un tubercule prémastoïde (*tuberculum mastoideum anterius*)

Hublin (1978b) décrit, chez les néandertaliens, un tubercule (*tuberculum mastoideum anterius*) en arrière du méat auditif externe, au point où la crête mastoïde bifurque vers le bas. L'existence de ce caractère est également citée par Santa Luca (1978). Elyaqnine (1995) a confirmé que cette structure était assez fréquemment observée chez les néandertaliens.

Codage : 2 états.

0. – absence de tubercule prémastoïde.

1. – présence d'un tubercule prémastoïde.

— *Caractère 77* : Existence d'une épine supraméatale (*spina suprameatum*)

L'épine supraméatale est absente chez les sinanthropes. Cependant sur certains crânes, il est possible d'en observer un stade vestigial (Weidenreich, 1943). Il faut noter que Weidenreich ne précise pas sur lesquels. Quand un stade vestigial existe, il est considéré ici que la *spina suprameatum* existe. Mac Intosh et Larnach (1972) parlent d'un « *tegmen suprameatal* », caractéristique des *Homo erectus*. Ce caractère n'est pas retenu comme une apomorphie des *Homo erectus* par Hublin (1986) alors qu'il figure dans la diagnose

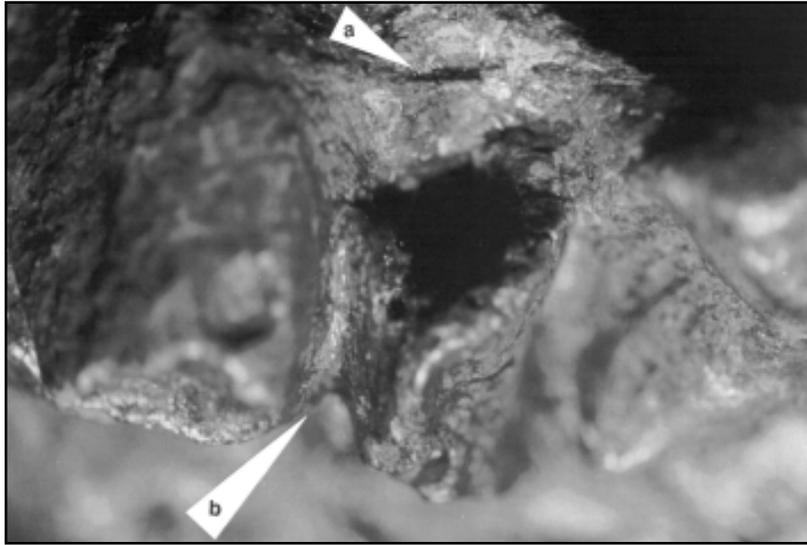


Figure 29. — Vue inférieure du temporal de Ngandong XII.
 a) Caractère 77 état 1 : Existence d'une *spina suprameatum*.
 b) Caractère 89 état 1 : existence d'une fente entre le tympanal et la partie antérieure du processus mastoïde.

de l'espèce selon Howells (1980) et que pour Jacob (1984) c'est un critère de reconnaissance de *Homo erectus*.

Codage : 2 états, voir figure 29, a)

- 0. – absence d'épine supraméatale.
- 1. – présence d'une épine supraméatale.

— *Caractère 78*: Forme du méat auditif externe en *norma lateralis*

Les formes elliptiques orientées horizontalement du méat auditif externe prévalent chez les sinanthropes selon Weidenreich (1943). La forme elliptique est également présente chez Sangiran 4 alors qu'une forme circulaire existe chez Sangiran 2 (Weidenreich, 1951). Elyaqine (1995) a également pris en compte la variabilité de ce caractère chez les *Homo sapiens* et les *Homo erectus*. Selon cet auteur, ce n'est pas un critère très pertinent.

Codage : 2 états, voir figure 30

- 0. – section tympanale arrondie.
- 1. – section tympanale ellipsoïde ou ovoïde.

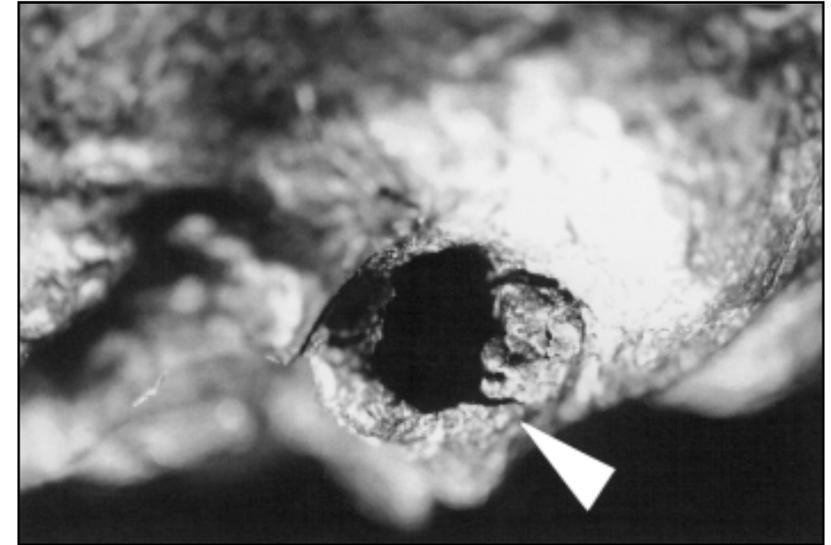


Figure 30. — Vue latérale de Sangiran 2.
 Caractère 78 état 0: Forme arrondie du méat auditif externe.

— *Caractère 79*: Orientation du grand axe de la section latérale du méat auditif externe en *norma lateralis*

Selon Stringer (1984), le grand axe de la section latérale du tympanal est majoritairement orienté verticalement en *norma lateralis* chez les *Homo erectus*.

Codage : 3 états.

- 0. – grand axe orienté obliquement de haut en bas vers l'avant en *norma lateralis*.
- 1. – grand axe orienté verticalement en *norma lateralis*.
- 2. – grand axe orienté obliquement de haut en bas vers l'arrière en *norma lateralis*.

— *Caractère 80*: Epaisseur du tympanal en *norma lateralis*

Le tympanal est décrit comme très différent en forme, épaisseur et position de chez l'homme moderne. Il est plus horizontal chez les sinanthropes selon Weidenreich (1943). L'épaisseur du tympanal est mesurée sur le périmètre osseux autour du méat auditif externe. Classiquement une mesure est prise verticalement à la partie inférieure et une autre antérieurement dans un plan vertical. Il n'est fait ici appel qu'à une estimation telle que l'épaisseur généralement observée chez l'homme moderne est faible et que celle observée chez les gorilles est forte.

Codage : 2 états.

- 0. – faible épaisseur.
- 1. – épaisseur importante.

— *Caractère 81* : Contribution du tympanal à la paroi postérieure de la fosse mandibulaire

Codage : 2 états, voir figure 31, a)

- 0. – le *processus postglenoidalis* contribue fortement au mur postérieur de la fosse mandibulaire.
- 1. – le tympanal contribue, presque exclusivement, au mur postérieur de la fosse mandibulaire.
- ? – indétermination liée à l'état «0» du caractère 119.

— *Caractère 82* : Convexité de la paroi postérieure de la fosse mandibulaire

La partie de la plaque tympanique qui contribue à la paroi postérieure de la cavité glénoïde du temporal est soit plane soit plus ou moins convexe chez le sinanthrope alors qu'elle est concave chez l'homme moderne selon Weidenreich (1943).



Figure 31. — Vue inférieure de la *fossa mandibularis* d'un gorille.
 a) Caractère 81 état 0 : Contribution du *processus postglenoidalis* au mur postérieur de la *fossa mandibularis*.
 b) Caractère 111 état 0 / Caractère 120 état 2 : Saillie et étirement antéro-postérieur importants de la formation entoglénoïdale

Codage : 2 états.

- 0. – la paroi du mur postérieur de la fosse mandibulaire est plane à concave vers l'avant en *norma lateralis*.
- 1. – la paroi du mur postérieur de la fosse mandibulaire est convexe vers l'avant en *norma lateralis*.

— *Caractère 83* : Détachement du processus mastoïde par rapport à la base du crâne

Le détachement du processus mastoïde par rapport à la base du crâne plus que la taille du processus mastoïde lui-même, est tenu pour un caractère propre aux néandertaliens. L'observation du matériel permet de voir que ce caractère existe ailleurs.

Codage : 2 états.

- 0. – en *norma lateralis*, le processus mastoïde ne ressort pas du volume constitué par la base du crâne.
- 1. – en *norma lateralis*, le processus mastoïde se détache nettement de la base du crâne.

— *Caractère 84* : Importance du processus mastoïde

Pour Santa Luca (1980) les fossiles de Sangiran ont un processus mastoïde peu développé. Chez les *Homo erectus*, le processus mastoïde est petit à très petit pour Mac Intosh et Larnach (1972). Delson *et al.* (1977) retiennent ce caractère comme une autapomorphie de *Homo erectus*.

Codage : 2 états.

- 0. – en *norma lateralis*, le processus mastoïde est peu développé en volume.
- 1. – en *norma lateralis*, le processus mastoïde est massif.

— *Caractère 85* : Développement du *tuberculum articulare*

Selon Weidenreich (1943) il n'y a pas de réel tubercule articulaire chez les sinanthropes mais un plan préglénoïde, alors que pour la série de Ngandong il existe un tubercule et une fosse profonde et étroite. Pour Weidenreich, l'absence de tubercule n'est pas primitive et la disparition du tubercule est un trait dérivé chez les gorilles et les chimpanzés.

Codage : 2 états.

- 0. – en *norma basilaris*, le *tuberculum articulare* est peu développé en surface.
- 1. – en *norma basilaris*, le *tuberculum articulare* occupe une surface importante.

— *Caractère 86* : Saillie du *tuberculum articulare*

Suivant Picq (1983), la saillie du *tuberculum articulare* suit un gradient. Elle est peu importante depuis les grands singes, les australopithécins et les *Homo habilis* jusqu'aux *Homo erectus* et aux hommes modernes chez qui elle est la plus importante.

Codage : 2 états.

- 0. – en *norma basilaris*, le *tuberculum articulare* est peu ou pas saillant.
- 1. – en *norma basilaris*, le *tuberculum articulare* est saillant.

— *Caractère 87*: Existence d'un plan sous temporal étendu

Codage : 2 états.

- 0. – il n'existe pas de plan sous temporal qui précède la surface articulaire de la cavité glénoïde du temporal.
- 1. – il existe un plan sous temporal qui prolonge la surface articulaire de la cavité glénoïde du temporal.

— *Caractère 88*: Existence d'un tubercule préglénoïde (*tuberculum anterius fossae mandibularis*)

Sur certains spécimens fossiles humains asiatiques et africains, à l'avant de la *fossa mandibularis*, un petit tubercule (*tuberculum anterius fossae mandibularis*.) existe à la limite antérieure de l'emprise de la capsule glénoïde de l'articulation temporo-mandibulaire, sur le *tuber articulare*.

Codage : 2 états, voir figure 32

- 0. – il n'existe pas de tubercule sur le *tuberculum articulare* dans l'emprise de la surface articulaire de la cavité glénoïde du temporal.

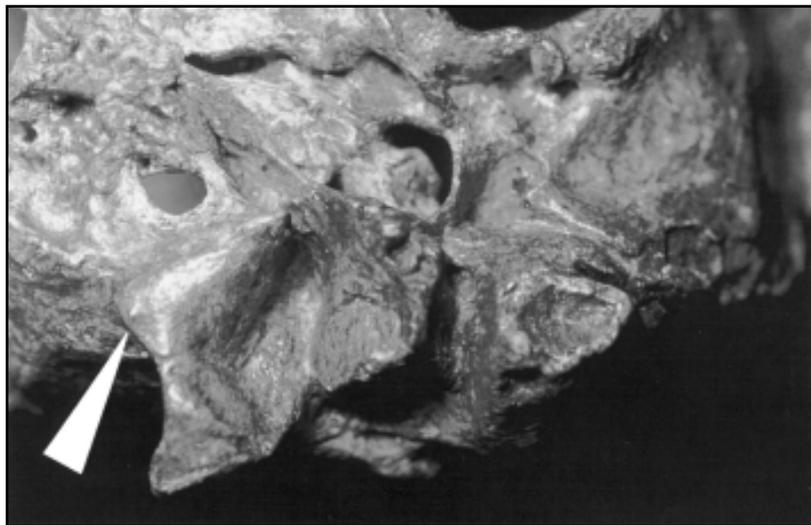


Figure 32. — Vue inférieure de la *fossa mandibularis* de Ngandong XII. Caractère 88 état 1 : Existence d'un *tuberculum anterius fossae mandibularis*.

- 1. – il existe un tubercule sur le *tuberculum articulare* dans l'emprise de la surface articulaire de la cavité glénoïde du temporal, à sa partie antérieure.

— *Caractère 89*: Importance de l'espace existant entre le tympanal et la partie antérieure du processus mastoïde

Comme chez l'homme moderne, et à l'opposé des *Homo erectus*, il existe une fusion de la plaque tympanique et de la partie antérieure du processus mastoïde sur le spécimen de Broken Hill (Santa Luca, 1980). Plusieurs auteurs (Andrews, 1984 ; Stringer, 1984 ; Hublin, 1986 ; Rightmire, 1986 et Turner et Chamberlain, 1989) considèrent qu'une profonde fissure caractérise les *Homo erectus*. Pour Kennedy (1991) ce caractère n'est pas propre aux *Homo erectus* puisqu'il existe chez les grands singes et chez certains néandertaliens. Ce que confirme en partie les observations réalisées dans ce travail.

Codage : 3 état voir figure 29, b) page 88

- 0. – la partie postérieure du tympanal est accolée à la partie antérieure du processus mastoïde.
- 1. – il existe une fente entre la partie postérieure du tympanal et la partie antérieure du processus mastoïde.
- 2. – il existe un espace relativement important entre la partie postérieure du tympanal et la partie antérieure du processus mastoïde.

— *Caractère 90*: Longueur sagittale de la fosse mandibulaire

Weidenreich (1943) établit une liste de paramètres permettant de décrire longueur, largeur et profondeur de la *fossa mandibularis*. Picq (1983) a montré que plusieurs éléments anatomiques de l'articulation temporo-mandibulaire varient entre grands singes et hominins. Ce travail orienté initialement vers une tentative d'explication morpho-fonctionnelle, propose l'existence d'un gradient évolutif.

En effet, à partir de la position phylogénétique présumée des spécimens africains et asiatiques et de leur situation stratigraphique respective, Picq décrit un mécanisme évolutif graduel pour certaines structures anatomiques de l'articulation temporo-mandibulaire. Les différents éléments anatomiques décrits sont repris isolément pour les tester.

Codage : 2 états.

- 0. – *fossa mandibularis* courte.
- 1. – *fossa mandibularis* longue.

— *Caractère 91*: Profondeur verticale de la fosse mandibulaire

Black (1931) a établi que la *fossa mandibularis* était très profonde sur *Sinanthropus III*. Weidenreich (1951) étend cette observation à la série de Ngandong.

Codage : 2 états.

- 0. – *fossa mandibularis* peu profonde.
- 1. – *fossa mandibularis* profonde.

— *Caractère 92* : Importance de la pente postérieure du *tuberculum articulare* par rapport à l'articulation temporo-mandibulaire.

Codage : 3 états.

0. – la pente postérieure du *tuberculum articulare* est courte par rapport à l'articulation temporo-mandibulaire.
1. – la pente postérieure du *tuberculum articulare* est moyenne par rapport à l'articulation temporo-mandibulaire.
2. – la pente postérieure du *tuberculum articulare* est grande à très grande par rapport à l'articulation temporo-mandibulaire.

— *Caractère 93* : Orientation du processus mastoïde

Selon le travail effectué par Elyaqine (1995), il apparaît que pour l'ensemble des spécimens de *Homo sapiens* et *Homo erectus*, le processus mastoïde est très majoritairement orientée médialement.

Codage : 2 états.

0. – le processus mastoïde n'est pas orienté vers l'intérieur.
1. – le processus mastoïde est orienté vers l'intérieur.

— *Caractère 94* : Profondeur de l'*incisura mastoidea*

La profondeur, la largeur, la longueur et la forme de la section de l'*incisura mastoidea* ont été décrites par Weidenreich (1943 et 1951). Ces paramètres ont été discutés par Santa Luca (1980). Pour Mac Intosh et Larnach (1972) l'*incisura mastoidea* est large chez les *Homo erectus*.

Codage : 3 états.

0. – absence d'*incisura mastoidea*.
1. – il existe une *incisura mastoidea* peu profonde.
2. – il existe une *incisura mastoidea* profonde.

— *Caractère 95* : Longueur antéro-postérieure de l'*incisura mastoidea*

Codage : 2 états.

0. – *incisura mastoidea* courte.
1. – *incisura mastoidea* longue.
- ? – indétermination liée à l'état «0» du caractère 94.

— *Caractère 96* : Largeur médio-latérale de l'*incisura mastoidea*

Codage : 2 états.

0. – *incisura mastoidea* étroite.
1. – *incisura mastoidea* large.
- ? – indétermination liée à l'état «0» du caractère 94.

— *Caractère 97* : Forme de la section transversale de l'*incisura mastoidea*

Il est apparu que la forme de la section de l'incisure mastoïdienne systématiquement décrite dans l'étude de Hublin (1978a) pouvait rendre compte du groupement de certains spécimens. Trois formes différentes de la section de l'*incisura mastoidea* sont décrites ici.

Codage : 3 états.

0. – *incisura mastoidea* de section ronde.
1. – section de l'*incisura mastoidea* en «U».
2. – section de l'*incisura mastoidea* en «V».
- ? – indétermination liée à l'état «0» du caractère 94.

— *Caractère 98* : Importance de l'éminence juxtamastoïdienne de Rouvière

Les variations de cette structure ont été étudiées et décrites par Weidenreich (1951) et Jacob (1965) sous le terme de crête paramastoïde. Pour Mac Intosh et Larnach (1972) l'éminence juxtamastoïdienne de Rouvière est absente chez les *Homo erectus*.

Codage : 3 états, voir figure 33

0. – absence d'éminence juxtamastoïdienne de Rouvière.
1. – présence d'une éminence juxtamastoïdienne de Rouvière peu importante.
2. – présence d'une éminence juxtamastoïdienne de Rouvière importante.

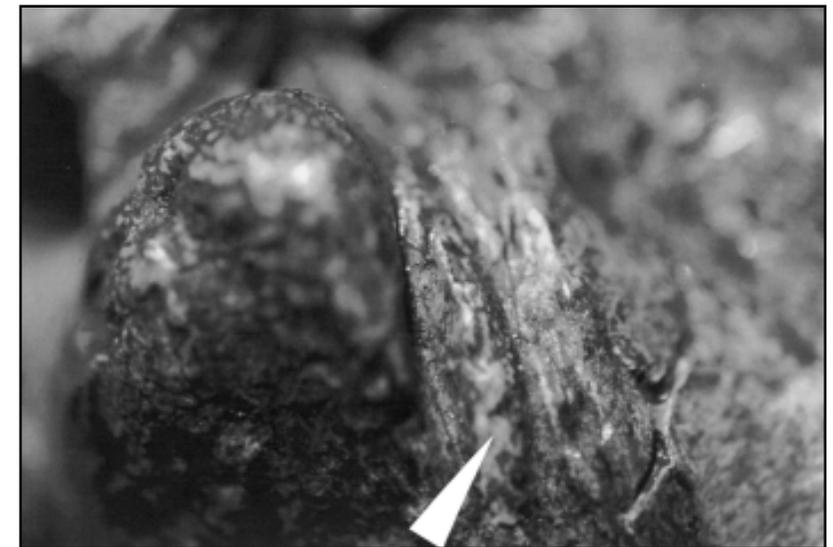


Figure 33. — Vue postérieure de Ngandong XII.
Caractère 98 état 2 : Éminence juxtamastoïdienne de Rouvière importante.

— *Caractère 99*: Importance de la fissure de Glaser (*fissura glaseri*)

Lorsqu'il n'y a pas de fissure de Glaser, le tympanal et le squamosal sont joints par une soudure osseuse. Une invagination au niveau de cette soudure constitue une fissure de Glaser large. Par une sorte d'enroulement et par rapprochement du tympanal et du squamosal un accolement se produit en laissant un espace étroit: la fissure de Glaser.

Codage: 3 états, voir figure 34

- 0. – absence de fissure de Glaser.
- 1. – présence d'une fissure de Glaser large.
- 2. – présence d'une fissure de Glaser étroite.

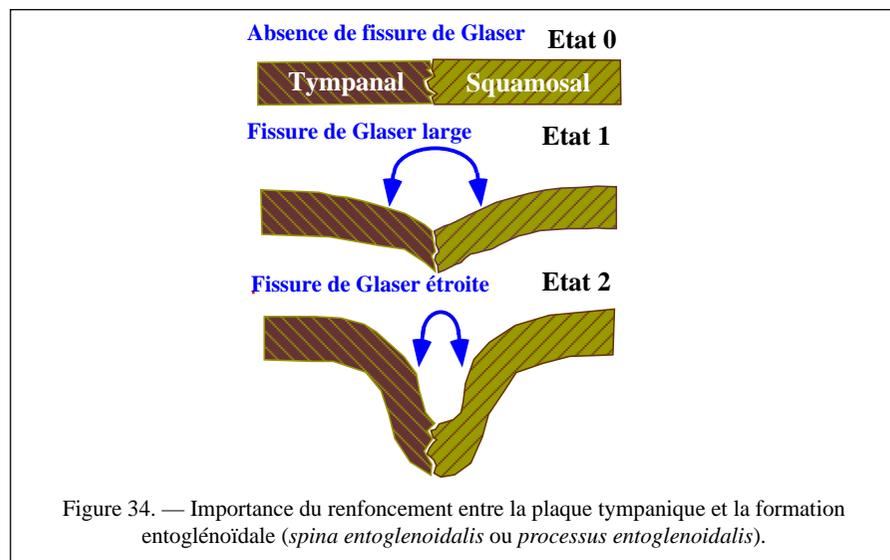
— *Caractère 100*: Profondeur de la fissure de Glaser (*fissura glaseri*)

Codage: 2 états.

- 0. – présence d'une fissure de Glaser peu profonde.
- 1. – présence d'une fissure de Glaser profonde.
- ? – indétermination liée à l'état «0» caractère 99.

— *Caractère 101*: Division de la fissure de Glaser (*fissura glaseri*)

Picq (1983) met en avant que l'homme moderne se distingue par l'existence d'une éminence étroite du toit du rocher entre le tympanal et le squamosal. Le *tegmen tympani* divise ainsi la partie médiane de la fissure de Glaser.



Codage: 2 états.

- 0. – absence d'un prolongement du *tegmen tympani* divisant la partie médiane de la fissure de Glaser.
- 1. – présence d'un prolongement du *tegmen tympani* divisant la partie médiane de la fissure de Glaser.
- ? – indétermination liée à l'état «0» caractère 99.

— *Caractère 102*: Importance du renforcement entre la plaque tympanique et la formation entoglénoïdale (*spina entoglenoidalis* ou *processus entoglenoidalis*)

La formation entoglénoïde est un terme employé ici pour ne pas présumer de l'existence d'une *spina entoglenoidalis* plutôt que d'un *processus entoglenoidalis*. Elyaqine (1995) a mis au point une typologie pour décrire les variations de cette structure. La présence et l'expression du renforcement entre la plaque tympanique et la formation entoglénoïdale sont décrites chez les sinanthropes (Weidenreich, 1943). Rightmire (1984) tient le renforcement entre la plaque tympanique et la formation entoglénoïdale comme un caractère commun aux *Homo erectus* asiatiques et africains. Pour Andrews (1984), c'est une autapomorphie de *Homo erectus*, mais Tobias (1965) l'observe sur le spécimen OH 24 qu'il interprète comme un *Homo habilis*. Kennedy (1991) affirme que ce renforcement existe chez les néandertaliens. Le travail de Elyaqine (1995) et les observations réalisées ici confirment ce fait. Bräuer et Mbua (1992, p,103 et 104) illustrent parfaitement les variations de cette structure anatomique.

Codage: 3 états, voir figures 29 et 35

- 0. – plaque tympanique et formation entoglénoïde (*spina entoglenoidalis* ou *processus entoglenoidalis*) sont collées.
- 1. – existence d'une fente entre la plaque tympanique et la formation entoglénoïde (*spina entoglenoidalis* ou *processus entoglenoidalis*).
- 2. – existence d'un espace entre la plaque tympanique et la formation entoglénoïde (*spina entoglenoidalis* ou *processus entoglenoidalis*).

— *Caractère 103*: Obliquité du mur antérieur de la *fossa mandibularis*

Codage: 3 états.

- 0. – le mur antérieur de la *fossa mandibularis* est presque horizontal.
- 1. – le mur antérieur de la *fossa mandibularis* est oblique.
- 2. – le mur antérieur de la *fossa mandibularis* est presque vertical.

— *Caractère 104*: Importance relative de la formation entoglénoïdale par rapport au *tuberculum zygomaticum anterior*

La formation entoglénoïdale est, dans la série de Ngandong, (Weidenreich, 1951) plus développée encore que chez l'homme moderne. Le *tuberculum zygomaticum anterior* décrit par Picq (1983) correspond au *processus ectoglenoidalis* de Weidenreich (1943).



Figure 35a. — Vue inférieure du tympanal de Ngandong VII.
Caractère 102 état 1 : Fente entre la plaque tympanique et la formation entoglénoïde.

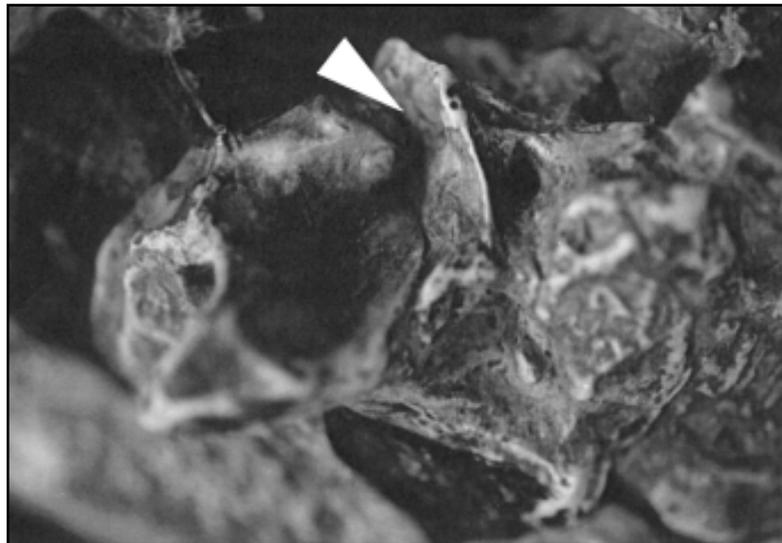


Figure 35b. — Vue inférieure du tympanal de La Chapelle-aux-Saints.
Caractère 102 état 2 : Espace entre la plaque tympanique et la formation entoglénoïde.

Codage : 4 états.

0. – la formation entoglénoïdale est très importante par rapport au *tuberculum zygomaticum anterior*.
1. – la formation entoglénoïdale est grande par rapport au *tuberculum zygomaticum anterior*.
2. – la formation entoglénoïdale est sensiblement de même taille que le *tuberculum zygomaticum anterior*.
3. – la formation entoglénoïdale est petite par rapport au *tuberculum zygomaticum anterior*.

— Caractère 105 : Position sagittale relative de la formation entoglénoïdale par rapport au *tuberculum zygomaticum anterior*

Picq (1983) a comparé la taille et la position du processus entoglénoïde et du tubercule zygomatique antérieur chez les hominoïdes. Ainsi, chez l'homme moderne la *spina entoglenoidalis* est postérieure à l'axe transverse du *tuberculum zygomaticum anterior*. Chez les australopithécins, le *processus entoglenoidalis* est reculé par rapport à la structure qui correspond au *tuberculum zygomaticum anterior*.

Elyaqine (1995) a évoqué la difficulté d'utiliser des mesures métriques pour décrire les structures du temporal au niveau de l'articulation temporo-mandibulaire faute de pouvoir prendre des mesures entre des points homologues. Pour cet auteur, les repères sont peu fiables et nécessitent de prendre en considération des projections dans des plans difficilement reproductibles compte tenu de l'état fragmenté des fossiles. Par ailleurs, il faut reconnaître que les notions relatives, nécessaires d'emploi pour décrire les structures anatomiques entre elles, limitent la possibilité de réutilisation de certains caractères. Du moins donnent elles libre cours à la subjectivité des auteurs. Mais les descriptions formulées ici sont reprises de travaux antérieurs et sont relativement conformes aux auteurs qui en sont à l'origine.

Codage : 4 états.

0. – la formation entoglénoïdale est au même niveau que le *tuberculum zygomaticum anterior*.
1. – la formation entoglénoïdale est postérieure au *tuberculum zygomaticum anterior*.
2. – la formation entoglénoïdale est très postérieure au *tuberculum zygomaticum anterior*.

— Caractère 106 : Taille relative de la formation entoglénoïdale et du *tuberculum zygomaticum anterior* par rapport à l'ensemble du *tuberculum articulare*

Codage : 3 états.

0. – la formation entoglénoïdale et le *tuberculum zygomaticum anterior* sont grands à très grands par rapport à l'ensemble du *tuberculum articulare*.

1. – la formation entoglénoïdale et le *tuberculum zygomaticum anterior* sont moyennement grands par rapport à l'ensemble du *tuberculum articulare*.
2. – la formation entoglénoïdale et le *tuberculum zygomaticum anterior* sont petits par rapport à l'ensemble du *tuberculum articulare*.

— *Caractère 107*: Position sagittale relative de la formation entoglénoïdale et du *tuberculum zygomaticum anterior* par rapport à la *fossa mandibularis*

Codage: 3 états.

0. – la formation entoglénoïdale et le *tuberculum zygomaticum anterior* sont médians par rapport à l'ensemble du *tuberculum articulare*.
1. – la formation entoglénoïdale et le *tuberculum zygomaticum anterior* sont antérieurs par rapport à l'ensemble du *tuberculum articulare*.
2. – la formation entoglénoïdale et le *tuberculum zygomaticum anterior* sont très antérieurs par rapport à l'ensemble du *tuberculum articulare*.

— *Caractère 108*: Convexité antéro-postérieure du *tuberculum articulare*

Suivant Picq (1983) la convexité antéro-postérieure est faible chez l'homme moderne alors qu'elle est très marquée par les grands singes.

Codage: 3 états.

0. – le *tuberculum articulare* a un profil plan en *norma lateralis*.
1. – le *tuberculum articulare* a un profil arrondi de grand rayon en *norma lateralis*.
2. – le *tuberculum articulare* a un profil arrondi de petit rayon en *norma lateralis*.

— *Caractère 109*: Concavité transverse inférieure du *tuberculum articulare*

La concavité transverse inférieure marque le plus souvent le *tuberculum articulare* chez l'homme moderne. Une étude comparative des hominidés africains et asiatiques proposée par Picq (1983) met en évidence une variation de la concavité. Rightmire (1984) signale que la concavité du *tuberculum articulare* du spécimen KNMER 3733 est plus importante que celle du spécimen KNMER 3883.

Codage: 3 états.

0. – le *tuberculum articulare* a un profil plan en *norma frontalis*.
1. – le *tuberculum articulare* a un profil arrondi de grand rayon en *norma frontalis*.
2. – le *tuberculum articulare* a un profil arrondi de petit rayon en *norma frontalis*.

— *Caractère 110*: Forme du bord postérieur du *tuberculum articulare*

Codage: 3 états.

0. – le bord postérieur du *tuberculum articulare* a un profil sub-rectiligne en *norma basilaris*.

1. – le bord postérieur du *tuberculum articulare* a un profil en arc en *norma basilaris*.
2. – le bord postérieur du *tuberculum articulare* a un profil sigmoïde en *norma basilaris*.

— *Caractère 111*: Intégration de la formation entoglénoïdale (*spina entoglenoidalis* ou *processus entoglenoidalis*) dans le *tuberculum articulare*

Codage: 2 états. voir figure 31, b) page 88

0. – la formation entoglénoïdale est un relief distinct du *tuberculum articulare*.
1. – la formation entoglénoïdale est intégrée dans le *tuberculum articulare*.

— *Caractère 112*: Continuité de la pente postérieure du *tuberculum articulare* et du plan sous-temporal

La transition entre la pente postérieure du *tuberculum articulare* et du plan sous-temporal a été décrite par Picq (1983). Ainsi, une continuité entre le *tuberculum articulare* et le plan sous-temporal existe chez les grands singes, les australopithèques et les *Homo habilis*. Une rupture existe chez *Homo erectus* et *Homo sapiens*, mais cette rupture de pente varie. Ainsi la rupture de pente est plus forte sur KNMER 3883 que sur 3733 pour Rightmire (1984).

Codage: 2 états.

0. – il existe une continuité entre la pente postérieure du *tuberculum articulare* et le plan sous-temporal.
1. – il existe une rupture entre la pente postérieure du *tuberculum articulare* et le plan sous-temporal.

— *Caractère 113*: Ampleur de la fosse mandibulaire.

Codage: 4 états.

0. – *fossa mandibularis* très ample.
1. – *fossa mandibularis* ample.
2. – *fossa mandibularis* de taille moyenne.
3. – *fossa mandibularis* de petite taille.

— *Caractère 114*: Concavité antéro-postérieure de la fosse mandibulaire

Codage: 3 états.

0. – la cavité antéro-postérieure de la *fossa mandibularis* a un très grand rayon de courbure ou est plane.
1. – la cavité antéro-postérieure de la *fossa mandibularis* est arrondie.
2. – la cavité antéro-postérieure de la *fossa mandibularis* est de forme arrondie « pincée ».

— *Caractère 115*: Existence d'une crête ectoglénoïde (*crista ectoglenoïdalis*) sur le bord latérale de la *fossa mandibularis*

Picq (1983) nomme *crista ectoglenoïdalis* une crête qui, chez l'homme moderne, part du *processus postglenoïdalis* pour rejoindre le *tuberculum zygomaticum anterior*. Cette structure est inexistante chez les grands singes.

Codage: 2 états.

0. – il n'existe pas de crête ectoglénoïde sur le bord latérale de la *fossa mandibularis*.
1. – il existe une crête ectoglénoïde sur le bord latérale de la *fossa mandibularis*.

— *Caractère 116*: Importance de la formation entoglénoïdale (*spina entoglenoïdalis* ou *processus entoglenoïdalis*) par rapport à la bordure sphénoïde

Pour Weidenreich (1943), le *processus entoglenoïdalis* n'est pas un véritable processus mais une pente escarpée, entièrement construite par le squamosal. Pour Mac Intosh et Larnach (1972) le *processus entoglenoïdalis* est formé par le squamosal seul chez les *Homo erectus*.

Codage: 3 états.

0. – la formation entoglénoïdale est de taille supérieure à la bordure du sphénoïde
1. – la formation entoglénoïdale est de taille équivalente à la bordure du sphénoïde.
2. – la formation entoglénoïdale est de taille inférieure à la bordure du sphénoïde.

— *Caractère 117*: Saillie de la formation entoglénoïdale

Selon Picq (1983), le *processus entoglenoïdalis* est fort chez les grands singes, il est modeste chez les australopithécinés et très saillant chez les *Homo habilis* alors qu'il est peu saillant chez les *Homo erectus* africains.

Codage: 2 états. voir figure 31, b) page 90

0. – la formation entoglénoïdale est très saillante.
1. – la formation entoglénoïdale n'est pas saillante.

— *Caractère 118*: Étalement sagittal de la formation entoglénoïdale

Codage: 5 états, voir figure 31, b) page 90

0. – la formation entoglénoïdale est très étendue vers l'arrière.
1. – la formation entoglénoïdale est moyennement étendue vers l'arrière.
2. – la formation entoglénoïdale est peu étendue vers l'arrière.
3. – la formation entoglénoïdale se présente sous forme d'un tubercule.
4. – la formation entoglénoïdale n'est pas étendue vers l'arrière mais ne se présente pas sous forme d'un tubercule.

— *Caractère 119*: Importance du *processus postglenoïdalis*

Le *processus postglenoïdalis* correspond à la lamelle pré-tympanique de Vallois décrite chez les néandertaliens (Picq, 1983).

Il n'y a pas de réel *processus postglenoïdalis* chez les sinanthropes, Trinil 2 et les spécimens de Ngandong, en revanche il est développé sur Broken Hill selon Weidenreich (1943 et 1951). Selon Elyaqine (1995) le *processus postglenoïdalis* existe chez les spécimens de Ngandong mais est déjeté latéralement. Selon Rightmire (1984), il existe un *processus postglenoïdalis* de petite taille sur KNMER 3733.

Codage: 4 états.

0. – le *processus postglenoïdalis* n'existe pas.
1. – le *processus postglenoïdalis* est de petite taille.
2. – le *processus postglenoïdalis* est moyen.
3. – le *processus postglenoïdalis* est de grande taille.

— *Caractère 120*: Étalement transversal du *processus postglenoïdalis*

L'étirement transversal du *processus postglenoïdalis* est important chez l'homme moderne où il occupe 50% de la longueur transversale de la fosse mandibulaire (Picq, 1983).

Codage: 4 états, voir figures 31, b) page 90, et 36

0. – l'étirement transversal du *processus postglenoïdalis* est faible à très faible.
1. – l'étirement transversal du *processus postglenoïdalis* est moyen.
2. – l'étirement transversal du *processus postglenoïdalis* est grand
3. – l'étirement transversal du *processus postglenoïdalis* est très important.

— *Caractère 121*: Décalage latéral du *processus postglenoïdalis* par rapport à l'extrémité latérale du tympanal

Le *processus postglenoïdalis* est dépassé latéralement par le tympanique chez *Gorilla* alors que ce n'est pas le cas pour *Pan* (Picq, 1983). Il est cependant déjeté latéralement chez les australopithécinés et les *Homo erectus* africains.

Codage: 3 états.

0. – le *processus postglenoïdalis* ne déborde pas latéralement de l'extrémité latérale du tympanal.
1. – le *processus postglenoïdalis* déborde latéralement de l'extrémité latérale du tympanal.
- ? – indétermination liée à l'état « 0 » du caractère 119.

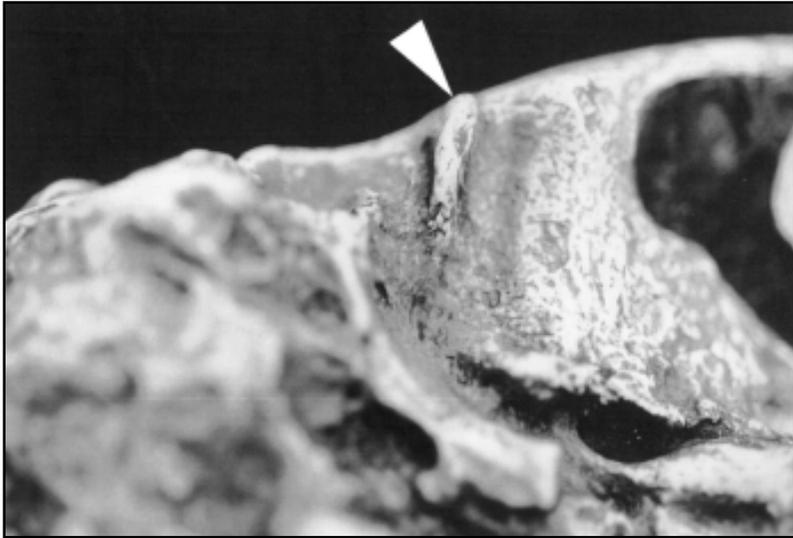


Figure 36. — Vue inférieure de la *fossa mandibularis* de Sterkfontein 5.
Caractère 120 état 2 : Étalement transversal du *processus postglenoidalis*.

— *Caractère 122* : Forme du *processus postglenoidalis* en *norma frontalis*

Chez l'homme moderne, la forme du *processus postglenoidalis* est triangulaire en *norma frontalis* et *lateralis* (Picq, 1983).

Codage : 3 états.

- 0. – le *processus postglenoidalis* est de forme triangulaire.
- 1. – le *processus postglenoidalis* est de forme arrondie.
- 2. – le *processus postglenoidalis* est de forme plane.
- ? – indétermination liée à l'état «0» du caractère 119.

— *Caractère 123* : Forme du *processus postglenoidalis* en *norma lateralis*

Codage : 3 états.

- 0. – le *processus postglenoidalis* est de forme triangulaire.
- 1. – le *processus postglenoidalis* est de forme arrondie.
- 2. – le *processus postglenoidalis* est de forme plane.
- ? – indétermination liée à l'état «0» du caractère 119.

4. — LES CARACTÈRES NON TRAITÉS

Les trois caractères très discutés dans la littérature concernant *Homo erectus* n'ont pas été pris en compte. Ces points ont été porteurs de controverses importantes quant au statut et à la définition de *Homo erectus* par les différents auteurs.

4.1. — La capacité crânienne

La littérature anthropologique s'est particulièrement attachée à décrire l'évolution de la capacité crânienne (Weideneich, 1941 ; Tobias, 1971 ; Lestrel et Read, 1973 ; Pilbeam et Gould, 1974 ; Holloway, 1975, 1979, 1981 et 1983 ; Lestrel 1975 ; Wolpoff, 1980 ; Henneberg, 1987 ; Leigh, 1992 et de nombreux autres auteurs). La tendance générale affirme une augmentation du volume crânien au cours du temps. Ainsi, Henneberg (1987) étudiant la capacité crânienne des hominidés dans leur globalité en fonction de leur datation présumée et indépendamment de leur appartenance phylogénétique supposée, conclue que l'évolution de la capacité encéphalique est graduelle et suit une croissance exponentielle au cours des temps géologiques. L'étude de Leigh (1992) sur l'évolution de la capacité crânienne chez les *Homo erectus* et les *Homo sapiens* anciens révèle que les résultats phylogénétiques sont fonction de la chronologie retenue, de la constitution des hypodigmes et des méthodes analytiques employées. Ce dernier point indique effectivement que les données crâniométriques sont sujettes à variation selon la technique utilisée pour restituer un volume encéphalique incomplet comme c'est le cas sur la plupart des fossiles.

L'étude de Miller (1991) indique quant à elle que la taille du cerveau et sa variabilité ne semblent pas être opérationnelles pour distinguer si des spécimens habituellement inclus en une espèce unique appartiennent en fait à plusieurs espèces. Cet auteur ajoute lui aussi que pour les échantillons paléontologiques les variations géographiques, chronologiques, sexuelles, le choix même des échantillons et des techniques de mesure anéantissent l'interprétation phylogénétique des capacités volumétriques. Holloway (1983), grand spécialiste de l'étude de la capacité crânienne et du développement cérébral, écrit pour sa part que les études qui se concentrent uniquement sur le volume cérébral aboutissent facilement des conclusions trompeuses ou erronées concernant les processus et le mode de l'évolution humaine (gradualisme et / ou équilibre ponctué). En fait, l'enregistrement fossile ne suggérerait aucune hypothèse de développement évolutif linéaire qui soit consensuelle. Et, ajoute-t-il, aucun hominidé précoce ne peut être placé dans une séquence anagénétique simple. Par ailleurs, Holloway est très sceptique sur les tests permettant de valider les relations allométriques entre capacités cérébrales et volumes corporels. Ce dernier point est repris dans l'argumentation de Kennedy (1991) tout en précisant que, pour ce qui est du volume cérébral, il y a de nombreux recouvrements entre spécimens attribués à des espèces voire à des genres différents.

En conclusion, des valeurs mesurées ou estimées de capacité crânienne semblent non informatives du point de vue de la systématique phylogénétique, mais le point principal n'ayant pas permis de retenir la capacité crânienne dans cette étude est l'impossibilité de

réaliser de manière standard et reproductible une mesure valable pour une part importante des spécimens pris en compte.

4.2. — L'épaisseur des os de la voûte crânienne

Un point particulier observé par Weidenreich (1943) et repris par de nombreux auteurs concernant *Homo erectus* est l'épaisseur des os de la voûte crânienne. Différentes limites métriques ont été proposées (Day et Stringer, 1982; Andrews, 1984; Stringer, 1984; Wood, 1984, Hublin 1978a et 1989; voir également Brown, 1994 pour un point de vue particulier). Les auteurs sont souvent en désaccord, mais la plupart du temps, ils ne parlent pas des mêmes choses. Les valeurs comparées ne sont pas prises à partir de points homologues. Les comparaisons portent sur des moyennes rapportées à des groupes formés *a priori*, groupes qui ne comprennent pas les mêmes individus d'une étude à l'autre. Ainsi, lorsque Bräuer et Mbua (1992) analysent les variations d'épaisseur du pariétal et du temporal par une série de points de références relativement bien définis, ce sont des groupes d'*Homo erectus* africains, d'*Homo erectus* asiatiques ou d'*Homo sapiens* archaïques chinois ou africains qui sont comparés. Les données individuelles ne sont pas lisibles.

Quand bien même l'ensemble de ces données serait accessible pour la voûte crânienne, Hublin (1978a) a montré l'importance de reconnaître si la plus grande épaisseur affecte la table externe de l'os ou bien la diploé. Pour utiliser ce critère de différenciation anatomique, il convient d'utiliser un outil qui permette de faire cette distinction. Hublin (1989) a mis en œuvre un mode opératoire par tomographie qui permet la résolution de ce problème. Les résultats d'études réalisées dans ce sens (Gauld, 1989) sont cités par Kennedy (1991) sans qu'il soit cependant possible d'en juger. En effet, les résultats rapportés par Kennedy (1991) vont beaucoup plus loin que ceux qu'il est possible de lire en réalité dans le texte à la source. Le travail cité est très largement extrapolé voire enjolivé. Les résultats présumés de Gauld et une étude qui ne tient pas compte des différences d'épaisseur entre diploé et table externe sont cependant utilisés par Kennedy pour infirmer l'hypothèse d'Hublin (1986) qui avance que l'expression d'ensemble des super-structures osseuses crâniennes serait due à un accroissement général de l'os chez les *Homo erectus*.

Ainsi, l'étude de la variation de l'épaisseur des os de la voûte en plusieurs points homologues restent à faire avec des outils adaptés (scannographie de l'ensemble des crânes fossiles). Ces outils n'ont pas été accessibles pour la réalisation de ce travail.

Il faut cependant mentionner l'étude de Brown (1994) fondée sur l'observation de plusieurs populations d'hommes modernes qui conclue qu'il n'est pas possible de distinguer *Homo erectus* d'*Homo sapiens* à partir de l'épaisseur de la voûte crânienne, infirmant ainsi l'hypothèse initiale de Weidenreich.

4.3. — Séparation entre l'*inion* et l'*endinion*

Dépendant de l'épaisseur de l'os, la séparation entre *inion* et *endinion* est un point souvent discuté à propos d'*Homo erectus*. L'*inion* est classiquement situé au dessus de l'*endinion* chez les *Homo erectus* alors que ces deux points coïncident chez l'homme moderne (Weidenreich, 1940, 1943 voir également Andrews, 1984; Stringer, 1984 et Turner et Chamberlain, 1989). Mais Hublin (1978c) a montré que l'acception de l'*inion* variait selon les auteurs. Par ailleurs l'*endinion* n'est pas toujours bien défini même si Weidenreich (1951) précise quelle en est son acception. Dans les travaux ultérieurs, les définitions de l'*inion* et de l'*endinion* ne sont que rarement explicitées et les techniques de mesures entre ces deux points ne sont pas indiquées non plus. Il n'est pas possible de savoir si la différence a été prise par projection ou par différence à partir d'un autre point crâniométrique. Bräuer (1990) a mis en avant les problèmes inhérents aux différentes techniques employées pour évaluer l'*inion* et l'*endinion*. L'utilisation des mesures entre *inion* et *endinion* déjà publiées est donc d'un emploi peu sûr. La méthode utilisée et décrite par Kennedy (1991) a le mérite d'être claire et d'être de réalisation relativement aisée, mais les spécimens fossiles dont l'*opisthion* est absent sont écartés de son étude. Pour pallier cet inconvénient, Bräuer et Mbua (1992) proposent eux, une mesure sur un des points du bord de rupture de la pièce. Pour des raisons techniques identiques aux deux exemples précédents, le test des implications phylogénétiques de la variation de la distance *inion -endinion* reste à être mis en œuvre.

V. — LES DONNÉES MÉTRIQUES

Traitant de matériel fossile qui de manière intrinsèque ne permet l'accès qu'à une faible portion de l'information biologique, il s'agit d'optimiser l'information disponible. Il est donc utile de prendre en compte les données métriques. Il paraît par ailleurs utile, autant que faire se peut, d'intégrer la variabilité quand on essaye d'établir une classification ou de reconstituer une phylogénie. Parler de variabilité ou de polymorphisme suppose la connaissance des limites du groupe étudié or la définition du groupe est justement un des objets de l'étude. Aussi, dans le but de ne pas présumer des résultats taxinomiques de l'analyse, il a été choisi de traiter les spécimens, réalité tangible, de manière isolée et selon une démarche agnostique.

Le seul échantillon qui puisse répondre à la définition statistique de population dans ce travail est celui constitué par les hommes modernes. Cette population standard dont la variabilité est quantifiable, est la meilleure qui puisse être utilisée dans le cadre d'un travail au sein du genre *Homo*. Une étude davantage centrée sur le genre *Australopithecus* aurait sans doute nécessité de prendre plusieurs standards (hommes modernes, gorilles et chimpanzés) de manière indépendante ou non.

Les données métriques doivent présenter certaines propriétés mathématiques pour pouvoir être traitées avec les outils statistiques adéquats. Bien que les effectifs très faibles rencontrés dans les études de fossiles ne permettent pas toujours d'appliquer des règles statistiques, des tableaux de chiffres fleurissent dans la plupart des ouvrages. Les données métriques sont d'un emploi peu fréquent en cladistique. Elles ont nécessité un traitement

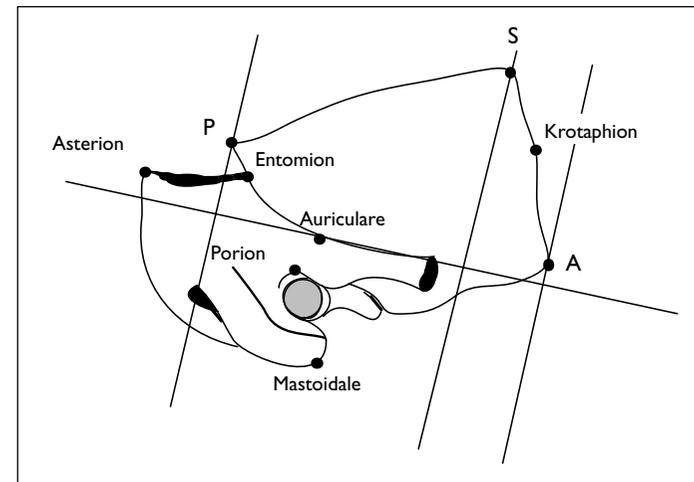


Figure 37. — Détermination des points A, P et S sur le temporal.

et un codage appropriés pour pouvoir être intégrées dans une analyse informatisée qui traite simultanément données métriques et morphologiques. Les différentes étapes conduisant à ce traitement préalable sont décrites ici.

1. — LES POINTS DE RÉFÉRENCES

Howells (1969) signalait que les mesures prises ne devaient pas l'être pour suivre des traditions mais pour essayer de répondre à des questions précises. Il a donc été entrepris de prendre l'ensemble des mesures possibles dans l'optique de déceler quelles étaient celles qui pouvaient servir à établir une phylogénie *a posteriori*.

La définition précise des points crâniométriques énoncés par Martin et Saller (1959) et Howells (1973b) a été reprise. Les points triples et les points d'intersection sont les mieux définis. Les points définis par projection dans un plan sont moins rigoureusement obtenus et ne sont pas toujours applicables. Ainsi en est-il de l'utilisation du plan de Francfort sur de nombreux fossiles incomplets.

La recherche phylogénétique nécessitant de pouvoir prendre en compte un maximum de fossiles, des repères qui permettent de prendre des mesures sur des os isolés ont été

choisis. Ainsi, des points de repère sur le temporal ont été choisis qui ne sont pas liés à l'existence du plan de Francfort (voir figure 37).

Les points crâniométriques retenus pour l'étude sont les points homologues classiques de la calvaria auxquels s'ajoutent les quatre points suivants :

Supra-stephanion (Sst.) : point d'intersection de la suture coronale et de la *linea temporalis superior* ce point est préféré au *stephanion* car comme le fait remarquer Grimaud (1982) la *linea temporalis superior* est toujours plus visible que la *linea temporalis inferior*.

Trois points supplémentaires sont définis sur l'os temporal.

S. — Considérant l'os temporal en *Norma lateralis*, l'axe parallèle à l'allongement antéro-postérieur du *processus zygomaticus* de l'os frontal et passant par l'*auriculare* détermine la base d'un repère horizontal. Le point «S» est le point le plus supérieur de l'écaïlle situé sur un segment de droite perpendiculaire au repère horizontal.

P. — Considérant l'os temporal en *Norma lateralis*, l'axe parallèle à l'allongement antéro-postérieur du *processus zygomaticus axis frontalis* et passant par l'*auriculare* détermine la base d'un repère horizontal. Le point «P» est le point le plus postérieur de l'écaïlle situé sur un segment de droite perpendiculaire au repère horizontal.

A. — Considérant l'os temporal en *Norma lateralis*, l'axe parallèle à l'allongement antéro-postérieur du *processus zygomaticus axis frontalis* et passant par l'*auriculare* détermine la base d'un repère horizontal. Le point «A» est le point le plus antérieur de l'écaïlle situé sur un segment de droite perpendiculaire au repère horizontal.

Le reste des points homologues utiles à la prise de mesures aussi exhaustive que possible est indiqué sur la figure 38. En adaptant les mesures aux problèmes posés, les préceptes de Howells (1969, 1973b) ont été suivis.

2. — Traitement préalable des données métriques

Dans un premier temps l'ensemble des cordes et des arcs existant entre tous les points de référence a été pris en compte. Au total, 613 prises de mesures ont été réalisées sur chaque crâne complet ; 154 sur l'os frontal seul, 84 pour le pariétal seul, 72 pour le temporal seul, 51 pour l'occipital seul et 252 mesures concernent la *calvaria* dans son ensemble.

Un paramètre (une corde ou un arc) moyen est calculé à partir des données bilatérales pour chaque os et pour chaque individu. L'ensemble des données ainsi moyennées est utilisé pour calculer des indices.

Deux types d'indices ont été retenus. L'un est censé rendre compte du bombement ou du relief relatif d'un segment :

$$\text{type I : } (\text{arc } AB - \text{corde } AB) / \text{corde } AB ;$$

l'autre prend en compte le rapport de deux segments :

$$\text{type II : } \text{corde } AB / \text{corde } CD.$$

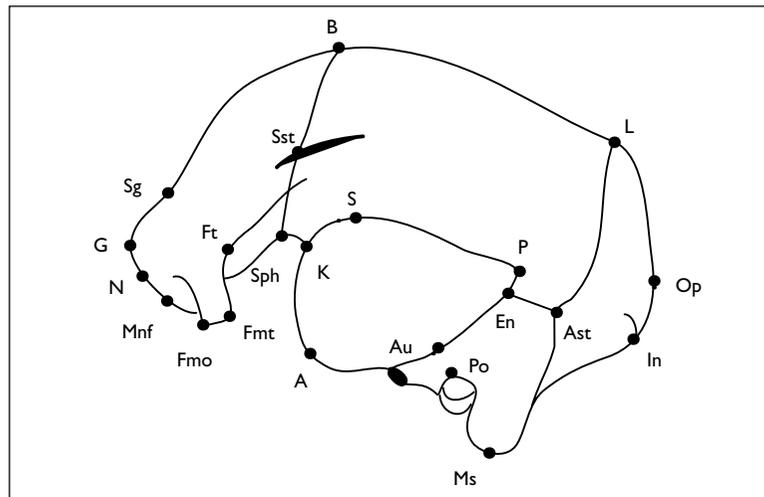


Figure 38. — Position des points crâniens.

G : glabella, Sg : supraglabellare, B : bregma, L : lambda, Op : opisthokranion, In : inion, Sst : suprastephanion, Sph : sphenion, K : krotaphion, Ast : asterion, En : entomion, Au : auriculare, Po : porion, Ft : frontotemporale, N : nasion, Mnf : maxillonasofrontal, Ms : mastoïdeale, Fmo : frontomale orbitale, A : point antérieur de l'écaïlle temporale,

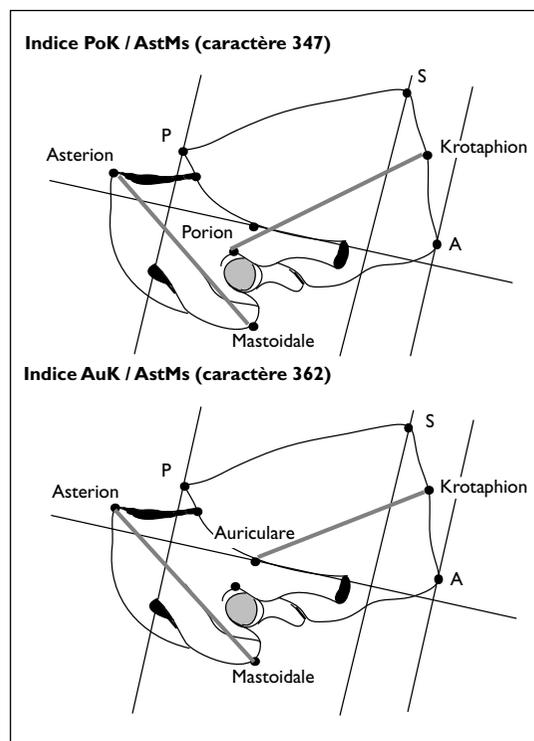
P : point postérieur de l'écaïlle temporale, S : point supérieur de l'écaïlle temporale.

En tenant compte des données bilatérales réduites à un seul paramètre et pris sur des os isolés, 2264 indices ont été calculés par individu complet, soit pour 30 hommes modernes, 11 chimpanzés, 10 gorilles et quelques uns des 63 spécimens fossiles. Des individus immatures supplémentaires (6 hommes modernes d'âge individuel connu) ont servi pour le codage des caractères métriques dans un stade ultérieur de l'analyse.

3. — LES INDICES MÉTRIQUES

Lestrel (1989) et Falsetti *et al.* (1993) ont mis en avant la nécessité de distinguer les deux aspects de la morphométrie, la taille absolue et les différences dues à la forme seule. Ils préconisent ainsi l'emploi des indices. Les indices sont en effet des données relativement indépendantes du format global (Olivier, 1974; Mosiman et James, 1979; Darroch et Mosiman, 1985). Il est vrai que les composantes affines et non-affines ne peuvent être ainsi distinguées, mais Bookstein (1978) précise que l'effet du format global est tout de même amoindri. Une présentation simple des techniques mathématiques de représentation de ces formes existe dans l'étude de Read (1990). La présente étude n'a pas poussé aussi loin les possibilités techniques de description des formes. Celles-ci sont prises en compte séparément dans la rubrique morphologique décrite précédemment.

Figure 39. — Indépendance des caractères malgré la redondance apparente des indices. Changement synchrone d'état de caractère pour les deux caractères 347 et 362 : 0=>2 au nœud entre 67 et Sts5 et 0=>1 au nœud entre 62 et KNMER 1813. En revanche, le caractère 362 évolue de 0=>1 alors qu'il n'y a pas de changement pour le caractère 347 au nœud entre 47 et Sambungmachan.



Tous les indices ont été recueillis dans un but exploratoire. Les corrélations pouvant exister ou la redondance de l'information sous-jacente à cette propriété sont traitées *a posteriori* à l'issue de l'analyse. La vérification est faite en suivant s'il existe ou non des transformations simultanées des états de caractère pour les données métriques à chaque nœud du ou des cladogrammes obtenus (voir figure 39).

Ainsi dans ce cas précis, la proximité du *Porion* et de l'*Auriculare*, pourrait laisser penser qu'il y a redondance de l'information dans les caractères 347 et 362. Or, après analyse, si les changements d'état de ces deux caractères sont identiques à deux endroits, ces deux caractères diffèrent à un troisième nœud, signe d'une information non redondante et d'une indépendance pour ces deux caractères.

Concernant l'emploi rigoureux des indices le lecteur est renvoyé aux arguments débattus par Atchley *et al.* (1976), Atchley et Anderson (1978), Albrecht (1978), Dodson (1978) et Hills (1978) dont il ressort que l'emploi de la fonction logarithmique est recommandée pour traiter les indices. Un test préalable de conformité à la loi normale permet cependant de s'affranchir de la contrainte de cet emploi formel complexe. Complexe puisque tout simplement la moyenne des logarithmes ne correspond pas au logarithme de la moyenne. La répartition des valeurs de chaque indice est donc testée pour la population des hommes modernes pris comme standard de référence.

Les mesures angulaires ont été abandonnées car elles sont liées à des référentiels plans particuliers (fréquemment inutilisables sur les pièces anatomiques fossiles isolées ou incomplètes). D'autre part le traitement rigoureux des données angulaires nécessite des conversions. Pour le traitement statistique de ce type de donnée (indices et valeurs angulaires) plusieurs propriétés doivent être vérifiées avant d'appliquer les règles qui conviennent.

Cette conformité étant faite, une analyse préliminaire a été conduite pour mettre en avant quels sont les indices les plus discriminants.

4. — MODE DE SÉLECTION DES INDICES SERVANT À CONSTITUER LA MATRICE

Il s'agit de déterminer sans *a priori* quels sont les indices qui sont utiles et significatifs en terme de phylogénie. C'est-à-dire les plus discriminants permettant de séparer tout ou partie des spécimens pris en compte.

La comparaison du standard (une population « naturelle ») à l'ensemble des spécimens (population uniquement dans son acception statistique) sert au rejet des paramètres. Ainsi par superposition, si les valeurs sont identiques, elles sont interprétées comme le partage d'un caractère primitif qui n'a donc pas valeur phylogénétique. Seuls sont conservés les paramètres enclins à marquer une différence entre le standard et tout ou partie des spécimens. Ainsi, pour 1919 des 2262 indices établis à partir de la seule *calvaria*, il n'est pas possible de distinguer des grands singes, des australopithécins et des hommes fossiles

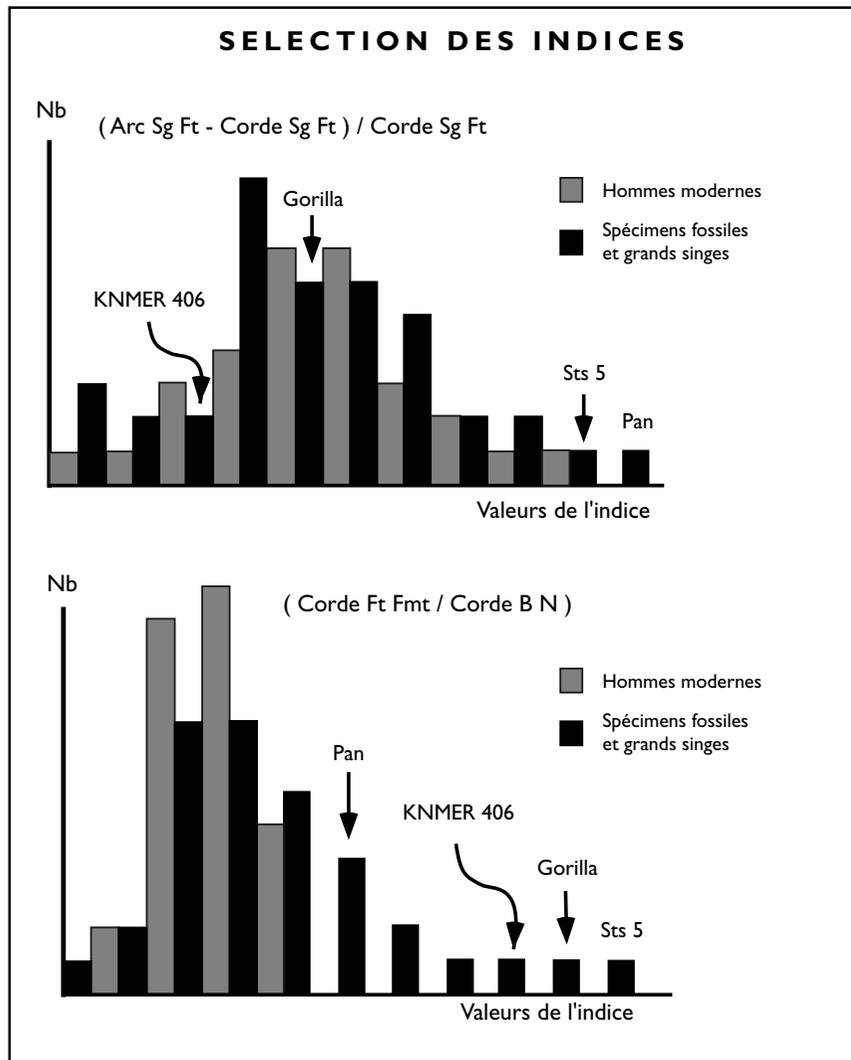


Figure 40. — Exemple d'indice non retenu : Exemple d'indice permettant de distinguer les spécimens fossiles et les grands singes de la population de référence.

de différents niveaux taxinomiques, d'une unique population d'hommes modernes. Seuls 345 indices permettent une telle distinction entre tout ou partie de cette population, soit 84,8 % de caractère en commun (Figure 40).

Aucune analyse descriptive n'a été réalisée (analyse des correspondances ou analyse factorielle) à partir des données métriques recueillies. Par ces méthodes d'analyse, les données étant décrites par rapport au barycentre de l'ensemble de l'échantillon, cela n'aurait constitué qu'un exercice du « *total morphological pattern* » des phénéticiens. Par ailleurs, les données manquantes n'auraient pas pu être prises en compte et il aurait fallu trouver un mode de quantification pour transformer les données morphologiques en données quantitatives continues afin de les intégrer à l'analyse. Il faut noter que pour leur part, dans leur étude métrique relative à la phylogénie des premiers hominidés, Chamberlain et Wood (1987) utilisent la formule de Kazmierczak. Ce qui revient à faire une analyse des corrélations (D. Ambroise, communication personnelle).

L'approche statistique ou plus exactement l'approche mettant en œuvre une analyse descriptive est l'objet d'un autre travail menant à une analyse phénétique. Le propos de cette étude n'est pas uniquement de classer les spécimens fossiles, qui plus est selon leur similitude globale, mais davantage de déceler leur phylogénie. La classification n'est en définitive qu'une étape ultérieure. Les premiers résultats permettent d'estimer (84,8 %) la part de la symplesiomorphie au sein des données métriques. L'objectif est de produire une classification des spécimens fossiles attribués à *Homo erectus* ou à *Homo sapiens* « archaïque », il s'agit donc de travailler sur les critères qui permettent de différencier les différents spécimens. Ces critères sont à rechercher dans les 15,2 % de caractères métriques qui restent et qui sont énoncés en annexe 1. Si la *calvaria* apparaît ainsi comme quantitativement un complexe anatomique relativement peu propice à la distinction anatomique au sein des hominidés, il convient tout de même de tenter de mettre à profit l'information discriminante qu'elle porte. Il s'agit maintenant de coder cette information.

5. — LE CODAGE DES INDICES MÉTRIQUES

En cladistique, la gestion des données se fait par la constitution et la résolution de matrice d'états de caractères. De fait, seules des données discontinues peuvent être prises en compte au niveau du codage de l'information. Se pose donc le problème de l'utilisation des données métriques, ou plus généralement des données continues, puis de leur codage. Il s'agit donc de traiter du problème du passage des données continues aux données discontinues (Zeitoun, 1996, 1999).

Plusieurs techniques ont déjà été proposées pour tenter de résoudre ce problème en cladistique (Mickevich et Johnson, 1976 ; Almeida et Bisby, 1985 ; Archie, 1985 ; Chapill, 1989 ; Thiele 1993 ; Strait *et al.*, 1996). Ces techniques présentent chacune des avantages et des inconvénients à titres divers et pour lesquels il serait trop long d'en faire ici l'exégèse. Leur inconvénient principal, excepté pour Strait *et al.* (1996) qui proposent une solution,

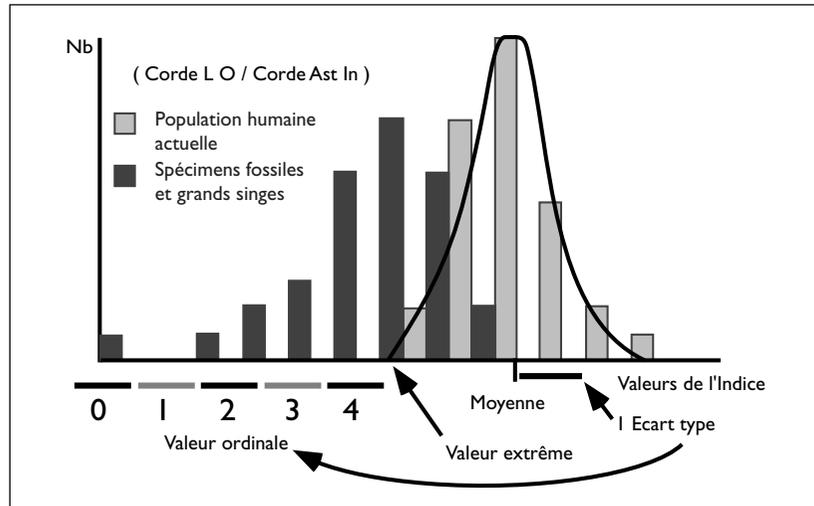


Figure 41. — Mode de codage des indices métriques. À partir de l'écart-type d'une population actuelle est défini l'amplitude de la valeur d'un état de caractère. Ainsi, il est possible de passer de données continues à des classes d'où une échelle discontinue. Les classes sont définies en dehors des limites extrêmes du standard avec une amplitude de deux écarts-types. Dans le cas de la figure, à partir du minimum sont décomptés cinq états (de 0 à 4). Le codage pour les spécimens inclus dans le domaine de variation du standard étant alors 5.

demeure de n'être applicable que sur des groupes constitués *a priori*. Or, il est clair qu'en utilisant de tels groupes la taxinomie est prédéfinie. La recherche d'une phylogénie devenant ainsi conjecturale. C'est notamment le cas pour le « *combination coding* » mis en œuvre par Chamberlain et Wood (1987).

La technique exposée ici vise à intégrer le domaine de variation de la population standard, en l'occurrence l'homme moderne. Ainsi, pour un indice donné, la valeur d'un écart type calculé au sein du standard va servir de jalon pour quantifier la valeur de l'amplitude d'un état de caractère. Tout spécimen pour lequel la valeur de l'indice est incluse dans le domaine de variation du standard se verra attribué une valeur identique à celle de l'homme moderne. L'attribution du score et son décompte, pour un indice donné, se fait à partir de la valeur extrême (minimale ou maximale selon le cas) rencontrée pour le standard (Figure 41). Cette démarche permet de disjoindre des groupes de spécimens ou des spécimens isolés pour chaque paramètres métriques et ce, de manière à écarter ce qui est sans équivoque : l'appartenance à la population servant de modèle et dont on sait ce qu'elle est. Ce qui n'est pas le cas des spécimens fossiles dont on ignore *a priori* ce qu'ils sont puisque c'est justement le but final de la recherche. Cependant, il existe toujours un niveau où l'on est obligé d'effectuer un choix arbitraire qui fait qu'aucune technique n'est universelle. Ainsi en est-il du choix de l'amplitude d'un état de caractère ici égale à

un écart-type. Mais, ce choix énoncé permet d'intégrer la variabilité des hommes modernes et s'il ne relève que d'une décision pragmatique, celle-ci est reproductible et réfutable.

Il ne s'agit ici que d'une stratégie de recherche qui permet de révéler tout paramètre distinct de celui observé chez l'homme moderne dont la variabilité est quantifiable. Une méthode préconisée par Simons et Pilbeam (1965), pour qui la distinction entre espèces fossiles doit être de même amplitude que celle qui existe entre espèces vivantes entre elles ne semble pas correctement fondée. Car, selon ce postulat, il faudrait, par exemple, prendre les écarts entre *Pan troglodytes* et *Homo sapiens* actuels pour déterminer l'espace dans lequel doivent se situer les fossiles. Cela infère, de fait, que l'évolution est graduelle pour l'ensemble des caractères et qu'aucun écart n'est possible pour les fossiles.

Les intervalles qui définissent les limites entre états de caractère sont indiqués en annexe 2.

6. — LE TRAITEMENT DE LA VARIABILITÉ

Il paraît utile, autant que faire se peut, d'intégrer la variabilité quand on essaie d'établir une classification ou de reconstituer une phylogénie. Il n'en reste pas moins que parler de variabilité ou de polymorphisme suppose la connaissance des limites du groupe étudié or la définition du groupe est justement un des objets de l'étude. L'étude de la variabilité n'en demeure pas pour autant négligeable. Elle a conduit Mac Intosh et Larnach (1972) à rattacher *Homo sapiens* et *Homo erectus* en montrant la rétention de caractères « *erectus* » chez des aborigènes d'Australie. Si cette rétention ou cette continuité, qui peuvent être régionales, sont contestées ailleurs par Groves (1989) et Habgood (1989a), il est clair que des espèces définies sur les bases de limites arbitraires ne peuvent être employées dans un débat sur leur déroulement chronologique ou leur mode d'évolution, sauf à admettre la légitimité d'un raisonnement circulaire.

Selon Habgood (1989a), la cladistique ne prend pas en considération la variabilité individuelle et il tient la phénétique pour une méthode plus appropriée pour en rendre compte. Mais dans cette optique, il n'est pas possible de savoir si les « *clusters* » phénétiques obtenus sont ou ne sont pas des entités phylogénétiques. Bräuer et Mbua (1992) exposent que la cladistique n'atteint pas la variabilité et qu'elle est inopérante pour la réalité phénotypique. Cette objection tombe avec le traitement des données métriques tel qu'il est proposé ici.

Dans l'approche évolutionniste ou phénétique, il est courant d'utiliser des coefficients de variation (CV) pour vérifier si les hypodigmes constitués *a priori* renferment plus d'une espèce. Cope et Lacy (1992) expliquent clairement quels sont les problèmes et les préalables inhérents à l'utilisation des coefficients de variation habituellement employés pour affirmer la diversité des échantillons fossiles. La première limite est liée à la nécessité d'utiliser un standard dont l'estimation repose sur l'ensemble des individus pris en compte. La deuxième limite est due à l'intervalle de confiance des coefficients de variabilité qui

concernent des échantillons fossiles de faible effectif. Dans ce cas l'intervalle de confiance d'une référence monospécifique récente est presque toujours recouvert. Ce que confirme *pro parte* Miller (1991) dans une application des coefficients de variabilité à l'étude de la capacité crânienne des hominidés en paléontologie. Miller (1991) montre que cette approche «*populationnelle*» est inadaptée pour les taxons fossiles qui sont faiblement représentés. En effet, les coefficients de variation sont très dépendants de la composition des échantillons ; ils ne permettent pas, par exemple, de distinguer les hominoïdes fossiles, *Gorilla gorilla*, *Pan troglodytes*, *Pan paniscus* ni *Homo sapiens sapiens*.

Plus généralement, il est reproché à la cladistique de ne pas prendre en compte la variabilité morphologique des différents individus. Elle est suspectée de simplification dans un but de classification (Kennedy, 1991). Cette accusation vaut pour toutes les méthodes qui analysent des groupes taxinomiques constitués *a priori*. Ce qui n'est pas le cas dans cet ouvrage.

7. — LA MATRICE DES DONNÉES

Le problème à résoudre se résume à deux questions :

Qu'en est il de l'existence phylogénétique du taxon *Homo erectus* ?

Quelle est la robustesse du résultat obtenu ?

Dans la matrice des caractères ne figure qu'une seule unité opérationnelle pour l'homme moderne. En fait cette unité opérationnelle regroupe 30 unités opérationnelles identiques, soit 30 individus pour lesquels aucun polymorphisme n'a été relevé compte tenu des définitions des caractères morphologiques. Pour ce qui est des états de caractère concernant les données numériques, les différences individuelles sont «*gommées*» dans la mesure où ce sont les moyennes des données métriques calculées à partir de ces 30 individus qui servent à déterminer un standard (voir figures 40 et 41).

Les données métriques et morphologiques rendent compte d'informations complémentaires. La redondance de l'information a été évitée en choisissant de privilégier les données métriques lorsque des points homologues permettaient une prise de mesure. Dans ces conditions, il n'y a pas de raison ni de critère de choix préalable qui permettent de pondérer les données métriques par rapport aux données morphologiques. Chaque caractère doit être considéré comme potentiellement porteur d'autant d'information qu'un autre. Une analyse simultanée des deux types d'information est réalisée.

VI. — RÉSULTATS DE L'ANALYSE

Les cladogrammes obtenus à partir de l'ensemble des spécimens étudiés, puis ceux excluant les individus immatures seront évoqués en premier lieu. Enfin une discussion plus approfondie des résultats phylogénétiques issus de l'analyse d'un échantillon plus spécifiquement orienté vers *Homo erectus* sera présentée.

1. — CARACTÉRISTIQUES GÉNÉRALES DE L'ANALYSE

Dans l'ensemble des analyses mises en œuvre le critère des extra-groupes a été utilisé pour enraciner l'arbre. Quatre taxons ont servi d'extra-groupe. Ce sont *Gorilla gorilla*, *Pan troglodytes*, et deux spécimens complets KNMER 406 (généralement attribué à *Australopithecus boisei* parfois à *Paranthropus boisei*) et Sterkfontein 5 (généralement attribué à *Australopithecus africanus*).

Les données morphologiques et métriques sont regroupées dans une matrice unique. La matrice complète des données concerne 66 taxons terminaux et 468 caractères. Les caractères morphologiques sont au nombre de 123. Parmi ces derniers, 72 sont binaires soit 58,5 %. Les données métriques sont au nombre de 345. Il y en a 49 qui sont binaires soit 20,8 %. Au total, 25,8 % des caractères sont binaires, les autres présentent des états multiples.

La recherche de l'arbre minimal est résolue par la comparaison d'un grand nombre d'arbres. D'après Darlu et Tassy (1993), à partir de n taxons terminaux, $(2n-3)!/(2^{n-2}(n-2)!)^2$ arbres dichotomiques peuvent être construits, ainsi pour 10 taxons cela fait 34 459 425 arbres possibles. Les algorithmes de recherche de l'arbre le plus court agglomèrent les taxons terminaux les uns aux autres de telle façon qu'à chaque insertion d'un taxon supplémentaire, le schéma exprime le nombre de pas minimal nécessaire pour rendre compte de la distribution des caractères. Ainsi, la longueur minimale finale ou globale, ne dépend pas que des relations locales entre taxons terminaux, mais de toutes les relations possibles entre les taxons terminaux. Un nombre élevé de taxons rend donc très vite astronomique l'opération de recherche de l'arbre le plus court. Les résultats présentés dans ce travail sont tous issus d'une recherche heuristique. En effet, le nombre de spécimens étudiés (supérieur à 20) est trop élevé pour qu'une recherche exhaustive soit menée dans des temps raisonnables. Un algorithme heuristique est un algorithme qui donne une solution sans assurer que la solution est optimale. Les algorithmes dits «*d'addition pas-à-pas*» agglomèrent deux taxons terminaux à la racine puis insèrent un troisième taxon terminal. L'arbre le plus parcimonieux obtenu après insertion de ce troisième taxon est conservé et

les taxons suivants sont insérés à leur tour. Cependant, ce procédé pas-à-pas est sensible à l'ordre d'introduction des taxons.

Pour pallier cette difficulté, il existe plusieurs stratégies heuristiques dites « *de réarrangement des branches* ». L'amélioration d'un arbre initial est alors opérée par déplacement des branches. Si un réarrangement donne un arbre plus court ce dernier devient le sujet d'un nouveau réarrangement. À force de réarrangement l'arbre minimal peut être trouvé.

Quatre options de recherche heuristique sont proposées par le logiciel PAUP, elles sont indiquées par les acronymes suivant: <General>, <Starting trees>, <Stepwise addition> et <Branch swapping>. Chacune de ces options a été appliquée plusieurs fois. Les résultats obtenus ont toujours été identiques quelle que soit l'option utilisée.

2. — RATIONALISATION DES DONNÉES PAR L'OBSERVATION DE L'ONTOGÉNÈSE

Les informations ontogénétiques sont les indicateurs les plus fiables de la polarité des caractères selon Nelson (1978). Cependant, comme l'indiquent Chamberlain et Wood (1987) ces informations ne sont pas employées dans les analyses anthropologiques qui utilisent des logiciels d'analyse cladistique. Lors de l'élaboration de cet ouvrage, il a effectivement été constaté qu'en anthropologie des caractères sont considérés comme primitifs uniquement parce qu'ils sont observés sur des taxons réputés plus anciens comme c'est le cas du renforcement existant entre la formation entoglénoïde et le tympanal qui est observé sur des « *early Homo* » ou des australopithèques (voir Kennedy, 1991 et Bräuer et Mbua, 1992). Selon les principes et les pratiques énoncés plus haut, il n'est pas question de polariser *a priori* les séquences d'états de caractère sauf à induire un résultat attendu avant même la réalisation de l'analyse

Il s'agit maintenant de définir *Homo erectus* pour répondre aux objectifs de ce travail. Les spécimens offrant le plus d'information, c'est-à-dire les plus complets, sont donc requis. Un intérêt plus particulier a été porté aux taxons affiliés à *Homo habilis* d'une part et aux *Homo sapiens* archaïques d'autre part. Enfin quelques spécimens incomplets, mais situés au cœur des nombreuses discussions relevées dans la littérature, ont été adjoints aux spécimens précédemment choisis. Dans le cas du site de l'Arago, les deux spécimens Arago XXI (frontal) et Arago XLVII (pariétal) ont été regroupés en une unité taxinomique opérationnelle unique (Arago XXI / XLVII). Pour les 35 spécimens ainsi définis, un codage « *mixte* » des états de caractères a été appliqué. C'est-à-dire que certains caractères à états multiples sont ordonnés et d'autres sont non ordonnés. Ce choix suppose des hypothèses phylogénétiques préalables, celles-ci étant guidées par des considérations ontogénétiques.

2.1. — Les caractères métriques et le problème de la pondération des transformations

Le choix de l'option de traitement (ordonné ou non ordonné) des caractères à états multiples repose sur des observations anatomiques et sur un travail d'analyse effectué sur les indices métriques. Dans le cas des données morphologiques cela a tout simplement consisté à observer des individus immatures de *Pan troglodytes*, *Gorilla gorilla* et *Homo sapiens sapiens*. Pour ces taxons il n'y a pas de problème majeur de reconnaissance des individus immatures.

L'hétérochronie du développement

Des portions anatomiques peuvent se développer plus vite que d'autres au cours de l'ontogénèse. Du moins, leur croissance peut s'exprimer de manière plus ou moins importante en hauteur, en largeur ou en longueur. Quand il a été possible de suivre un

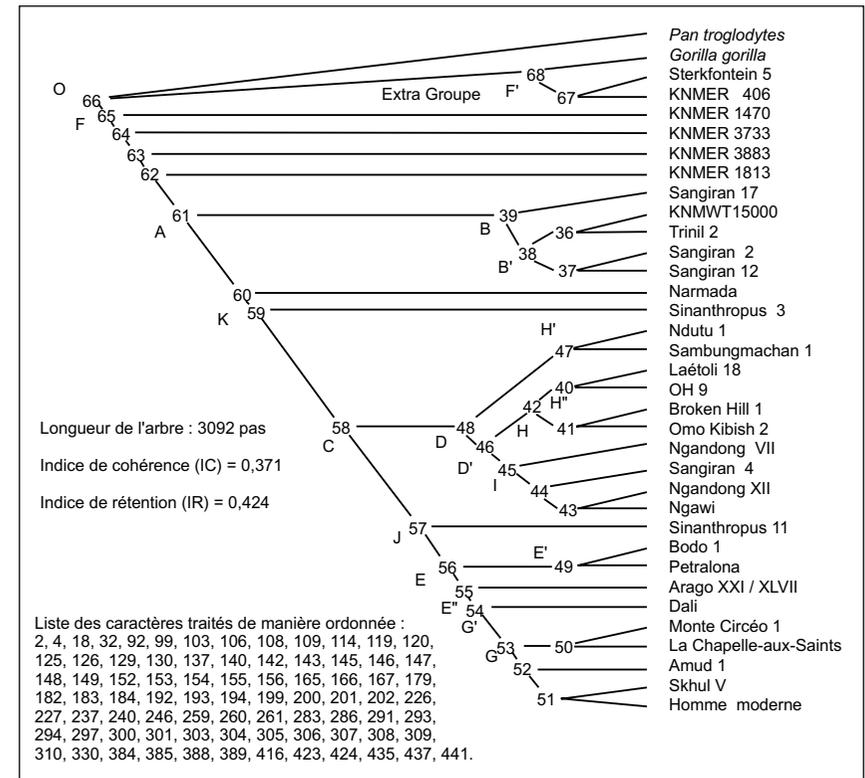


Figure 42. — Cladogramme obtenu à partir de 35 taxons et 468 caractères. Les lettres et les chiffres indiquent les différents nœuds discutés dans le texte.

développement ontogénétique des états de caractère, il a été vérifié que celui-ci était graduel ou non et par conséquent, s'il était marqué par une polarisation. Dans ce cas, cela impliquait que les états de caractères devaient être ordonnés. Dans le cas contraire, il n'y a pas de raison de supposer qu'un état de caractère donné soit un passage intermédiaire obligatoire pour aller d'un état à un autre. En effet, considérer qu'un indice ne peut suivre qu'une évolution linéaire suppose de passer sous silence l'hétérochronie du développement des éléments anatomiques. Pour le crâne, cette considération nierait le développement saltatoire du squelette (Lampl, 1993). Pour les données métriques, en général, cela revient à adopter une vision gradualiste qui infère une forte hypothèse phylogénétique *a priori*. Or, les indices tels qu'ils ont été définis plus haut, rendent compte de proportions relatives entre points homologues. Aussi, pour vérifier si l'hétérochronie du développement était la règle, l'évolution de l'ensemble des indices a été suivie sur des individus immatures d'hommes modernes d'âges connus.

Il ressort de cette analyse succincte que sur les 345 indices métriques retenus pour l'analyse, 67 peuvent être polarisés. Les autres indices ne suivent pas une progression linéaire en fonction de l'âge individuel. Les 67 caractères qui peuvent être orientés sont donc nécessairement ordonnés. L'hétérochronie de développement est soutenue par 82,2 % des indices. Le résultat de cette approche va à l'encontre de Løvtrup (1989) pour qui c'est une erreur de considérer l'hétérochronie comme agent évolutif important. Pour cet auteur, le mécanisme le plus significatif de l'évolution étant la déviation entraînant des changements au cours de l'ontogenèse précoce et subterminale. Par ailleurs, 13 caractères morphologiques ont été ordonnés conformément à des observations réalisées sur des individus immatures, soit un total de 80 caractères traités de manières ordonnées. Le fait de coder les caractères des manières ordonnées n'infère pas pour autant de fixer une polarité de la séquence. Cette polarité ne sera déterminée qu'une fois l'analyse conduite à son terme.

2.2. — Analyse du cladogramme

Le cladogramme indiqué par la figure 42 est issu de l'analyse d'une matrice de 35 taxons terminaux et 468 caractères. Un arbre unique est ressorti de l'analyse. Le nombre de pas de cet arbre est 3092. Son indice de cohérence n'est pas très fort (IC = 0,371), l'indice de rétention lui est supérieur (IR = 0,424). Le fait principal est le constat d'un haut niveau d'homoplasie.

Les spécimens kenyans classiquement attribués à *Homo habilis* ou aux *Homo erectus* africains se retrouvent isolés. Ils sont séparés les uns des autres et constituent une séquence paraphylétique à la base du genre *Homo*. Cette séquence paraphylétique (nœuds 65, 64, 63 et 62) est soutenue par le plus grand nombre de caractères ; ce sont les nœuds les plus robustes (voir figure 44). Pour les autres spécimens pris en compte trois groupes principaux se démarquent de l'ensemble.

1. Un premier clade associé : Trinil 2, les fossiles de Sangiran et KNMWT 15000 (nœud A).

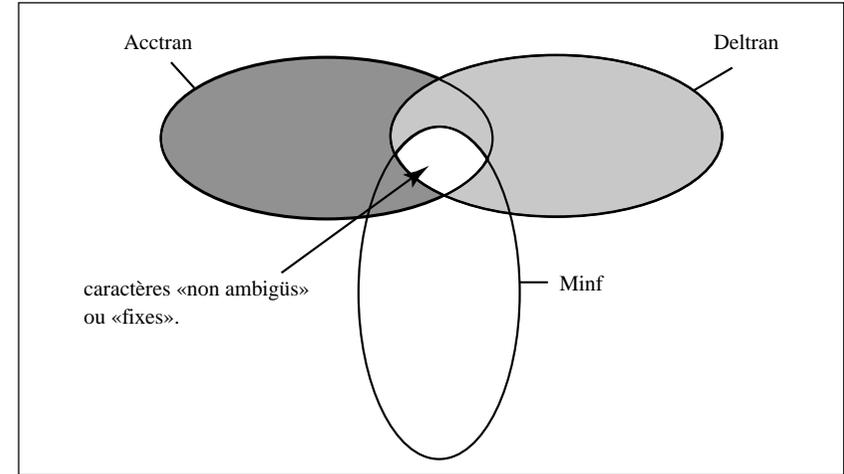


Figure 43. — Schéma explicatif du nombre de caractères non ambigus pour les différentes options (Acctran, Deltran et Minf).

2. Un deuxième clade principal, groupe-frère du précédent si l'on néglige deux individus isolés (Narmada et Sinanthropus 3), réunit deux clades principaux (nœud K). Le premier clade (nœud J) peut rapidement être associé aux *Homo sapiens*. En effet, il regroupe les hommes modernes, les néandertaliens et des spécimens classiquement rapprochés des *Homo sapiens* archaïques. Le deuxième clade (nœud D) peut à son tour être divisé en deux clades. L'un représente les hommes fossiles africains associés à Broken Hill (nœud H), l'autre est formé par les hommes fossiles qui se rapportent à la série de Ngandong (nœud I).

La numérotation informatique est conservée dans la discussion qui suit afin de pouvoir être vérifiée et suivie à chaque étape et notamment dans le descriptif des diagnoses (voir annexe 4). La validité d'une nomenclature systématique sera discutée plus loin.

2.3. — Rappel

Selon les options de traitement proposées par le logiciel PAUP, les transformations sont différemment optimisées. Ainsi pour une même topologie, avec des homoplasies différentes, les réversions sont maximisées par l'option <Acctran> alors que ce sont les convergences qui sont maximisées par l'option <Deltran>. L'option <Minf> quant à elle, force les changements au nœud de base extra-groupe / « *ingroup* » et déplace les transformations vers les branches terminales (Swofford, 1985). Ce faisant, cette option maximise les autapomorphies afin de ne pas augmenter le nombre des synapomorphies

aux nœuds internes de «*l'ingroup*». Ainsi, un nombre variable (dépendant de l'option choisie dans le logiciel PAUP: <DELTRAN>, <ACCTRAN> ou <MINF>) d'états de caractère soutient les différents nœuds. Mais ces différences ne changent pas la topologie du cladogramme.

En règle générale, il est préférable d'utiliser l'option <Minf> car c'est celle qui implique le moins d'ambiguïté aux nœuds internes. Or, ces nœuds sont les plus intéressants pour l'étude présente puisqu'ils sont supposés permettre la distinction entre des clades «*Homo erectus*» et «*Homo sapiens*».

2.4. — Les «nœuds du problème»

Les caractères dits «fixes», ou «non ambigu» selon Tassy (1990), sont ceux qui sont présents pour les trois options <ACCTRAN>, <DELTRAN> et <MINF> du logiciel PAUP (Figure 43). Pour une lecture plus simple des commentaires, une double appellation a été conservée pour les différents nœuds; une lettre désigne les nœuds mais conservent également la numérotation issue du listing informatique. Ainsi, à tout moment il est possible de passer d'une numérotation à l'autre. Dans la diagnose des nœuds, l'état du caractère est précisé entre parenthèses et un astérisque indique que le caractère a été traité de manière ordonnée. L'indice de cohérence de chaque caractère est indiqué entre crochets. Cet indice de cohérence permet de juger de la robustesse du caractère dans l'arbre. (c'est-à-dire de la fiabilité de l'information liée à la distribution de ses différents états dans l'arbre).

2.4.1 Le nœud A (nœud 61)

Pour chacune des descriptions, sont cités dans l'ordre: la liste des états de caractères fixes qui soutiennent le nœud, puis le reliquat des états de caractères propres à l'option «Minf».

Le nœud A est soutenu par respectivement 58, 36 et 32 apomorphies pour les options Acctran, Deltran et Minf. il est soutenu par 22 caractères «fixes», communs aux trois options.

Les caractères fixes :

— Les caractères non homoplastiques :

21(1) présence d'une éminence bregmatique [IC=0,250], 112(1) rupture de pente marquée entre le plan sous temporal et le *tuberculum articulare* [IC=0,200], 115(1) existence d'une crête ectoglénoïde [IC=0,250], 119(2)* *processus postglenoidalis* moyen [IC=0,182], 142(0)* SstB/SstG [IC=0,571], 143(0)* SstB/SstN [IC=1,000], 146(1)* SstB/SphSg [IC=0,444], 156(1)* SstB/FmtN [IC=0,714], 180(0) FtB/SstSg [IC=0,222], 188(3) FtSg/SphG [IC=0,375], 238(0) FtFmt/BN [IC=0,667], 240(1)* FtFmt/BSg [IC=0,600].

— Les caractères homoplastiques :

Certains états de caractères apparaissent par convergence :

27(3) existence d'une carène sagittale sur l'ensemble de la moitié antérieure de l'arc *Bregma-Lambda* [IC=0,375] et 298(2)LSst/SstAst avec *Pan troglodytes* [IC=0,400], 72(0) espace susmastoidien fermé postérieurement [IC=0,143] et 291(1) *BL/SstAst [IC=0,214] avec *Pan troglodytes* et *Gorilla gorilla*, 45(2) existence d'un *torus occipitalis* rectiligne en *norma occipitalis* avec les *Australopithecus* [IC=0,250], 33(0) bande temporale large sur le pariétal avec KNMER 1470 [IC=0,111], 294(0)* BLKEn avec Sterkfontein 5 et KNMER 1470 [IC=0,500],

295(3)BL/KAst avec *Gorilla gorilla* et KNMER 1470 [IC=0,375].

Certains états de caractères apparaissent par réversion :

74(0) divergence postéro-antérieure de l'espace susmastoidien [IC=0,286], 191(2) FtB/FmtG [IC=0,500].

Les caractères qui sont propres à l'option Minf :

— Les caractères non homoplastiques :

190(4) FtB/FmtSg [IC=0,500], 193(1)* FtB/FmtN [IC=0,571], 297(0)* LSst/SstEn [IC=0,333], 354(1) EnAu/AstMs [IC=0,286].

— Les caractères homoplastiques :

Certains états de caractères apparaissent par convergence :

257(4)StFmt/StFt avec *Pan troglodytes* [IC=0,286], 70(1) forte *crista mastoidea* avec *Gorilla gorilla* et KNMER 406 [IC=0,125], 80(1) épaisseur importante du tympanal avec KNMER 406 et KNMER 3733 [IC=0,125], 87 (1) un plan sous temporal prolonge la surface articulaire de la cavité glénoïde avec *Pan troglodytes*, Sterkfontein 5 et KNMER 1470 [IC=0,100].

Certains états de caractères apparaissent par réversion :

196(2) FmtB/FmtSg [IC=0,286], 235(0) FtFmt/SstFt [IC=0,500].

2.4.2 Le nœud B (nœud 39)

Le nœud B est soutenu par respectivement 39, 18 et 17 apomorphies pour les options Acctran, Deltran et Minf. il est soutenu par 10 caractères «fixes», communs aux trois options.

Les caractères fixes :

— Les caractères non homoplastiques :

236(2) FtFmt/SphFt [IC=0,600], 342(2) EnPo/AuP [IC=0,400], 399(2) EnS/AuS [IC=0,600].

— Les caractères homoplastiques :

Certains états de caractères apparaissent par convergence :

120(1)* faible étirement transversal du processus postglenoidalis [IC=0,231] et 397(0) EnS/AstA avec *Pan troglodytes* [IC=0,200], 463(1) AstOp/MsOp avec *Gorilla gorilla* [IC=0,333], 384(1)* EnPo/PPo avec *Gorilla gorilla* et KNMER 3883 [IC=0,286], 132(1) BSg avec *Pan troglodytes* et KNMER 3733 [IC=0,167], 130(1)* BFt avec les *Australopithecus* [IC=0,200], 88(1) existence d'un tubercule préglénoïde avec KNMER 3883 [IC=0,167].

Les caractères propres à l'option Minf :

— Les caractères non homoplastiques :

13(1) bande temporale large sur le frontal [IC=0,125], 302(4) LSst/KAst [IC=0,667], 458(0) AstIn/OOp [IC=0,400], 460(1) AstO/OOp [IC=0,667].

— Les caractères homoplastiques :

Certains états de caractères apparaissent par réversion :

25(0) absence de dépression supratrigonale [IC=0,111], 50(1) torus occipitalis continu avec la *linea temporalis superior* [IC=0,167], 331(0) Bast/LSph [IC=0,250].

2.4.3 Le nœud C (nœud 58)

Le nœud C est soutenu par respectivement 42, 17 et 28 apomorphies pour les options Acctran, Deltran et Minf. il est soutenu par 12 caractères « fixes », communs aux trois options.

Les caractères fixes :

— Les caractères non homoplastiques :

116(2) formation entoglénoïde de taille inférieure à la bordure du sphénoïde [IC=0,333], 148(1)* SstB/SphN [IC=0,625], 167(1)* SphB/SstN [IC=0,364], 299(0) LSst/SphEn [IC=0,545].

— Les caractères homoplastiques :

Certains états de caractères apparaissent par convergence :

40(1) une dépression souligne la *linea temporalis superior* dans la partie inféro-postérieure du pariétal avec KNMER 406 et Sangiran 17 [IC=0,167], 172(4) SphB/FmtN avec KNMER 1813 [IC=0,462], 187(3) FtB/SphN avec KNMER 3733 [IC=0,625], 223(5) biFt/biFmt avec Sangiran 17 [IC=0,833], 292(3) BL/SphN avec Sterkfontein, KNMER 1470 et le nœud B' (nœud 38) [IC=0,333], 395(0) EnS/AstMs avec Sterkfontein 5, KNMER 3883 et KNMWT 15000 [IC=0,286], 397(0) EnS/AstA avec *Pan troglodytes* et le nœud B (nœud 39) [IC=0,200]

Un état de caractère apparaît par réversion :

357(2) EnAu/AstMs [IC=0,286].

Les caractères qui sont propres à l'option Minf :

— Les caractères non homoplastiques :

147(1)* SstB/SphG [IC=0,556], 156(0)* SstB/FmtN [IC=0,714], 217(5) biSst/biFmo [IC=0,800], 239 (0) FtFmt/BG [IC=0,444].

— Les caractères homoplastiques :

Certains états de caractères apparaissent par convergence :

107(1) la formation entoglénoïdale et le *tuberculum zygomaticum articulare* sont antérieurs par rapport à l'ensemble du *tuberculum articulare* avec le nœud F (=nœud 64) [IC=0,200], 127(0) biSst avec 3883 [IC=0,250], 166(1) *SphB/SstG avec 1813 [IC=0,235], 305(4) LSst/KAst avec le nœud 39 [IC=0,665], 284(3) BAst avec le nœud B' (=nœud 38) [IC=0,300], 326(3) BAst/KEen avec Sterkfontein 5 et le nœud B' (=nœud 38) [IC=0,250], 436(4) LAst/AstIn avec Sterkfontein 5 [IC=0,400]

Certains états de caractères apparaissent par réversion :

72(1) espace susmastoidien ouvert postérieurement [IC=0,143], 269(2) SgG/SgN [IC=0,300], 328(0) LAst/LSst [IC=0,250].

2.4.4 Le nœud D (nœud 48).

Le nœud D est soutenu par respectivement 31, 17 et 17 apomorphies pour les options Acctran, Deltran et Minf. il est soutenu par 6 caractères « fixes », communs aux trois options.

Les caractères fixes :

— Le caractère non homoplastique :

154(0)* SstB/FmtSg [IC=0,750].

— Les caractères non homoplastiques :

Certains états de caractères apparaissent par convergence :

462(3) AstOp/OOp avec *Pan troglodytes* [IC=0,500], 130(1) BFt avec les *Australopithecus* et le nœud B (=nœud 39) [IC=0,200], 369(2) PoK/EnS avec les *Australopithecus* et Narmada [IC=0,429].

Certains états de caractères apparaissent par réversion :

73(2) large espace susmastoidien [IC=0,200], 229(1) SphFt/SstFt [IC=0,400].

Les caractères qui sont propres à l'option Minf :

— Le caractère non homoplastique :

377(4) AstK/AstMs [IC=0,571].

— Les caractères non homoplastiques :

Certains états de caractères apparaissent par convergence :

24(1) bosse frontale décalée médialement avec *Sinanthropus* 3 [IC=0,300], 160(1) SphB/SphSg avec KNMER 1470 et *Sinanthropus* 3 [IC=0,250], 197(0) FmtB/FmtG avec KNMER 1813 [IC=0,333], 204(0) FmtB/SphSg avec KNMER 1813 et *Sinanthropus* 3 [IC=0,250], 205(1) FmtB/SphG avec Sterkfontein 5 et *Sinanthropus* 3 [IC=0,333], 210(1) FmtB/FtN avec Sangiran 17 [IC=0,333], 270(0) AuK/APo avec KNMER 3733 et *Sinanthropus* 3 [IC=0,429], 460(1) AstO/OOp avec le nœud B (=nœud 39) [IC=0,667], 461(2) AstO/MsOp avec *Pan troglodytes* [IC=0,333].

2.4.5 Le nœud E (nœud 56)

Le nœud E est soutenu par respectivement 37, 25 et 25 apomorphies pour les options Acctran, Deltran et Minf. Il est supporté par 12 caractères «fixes», communs aux trois options.

Les caractères fixes :

— Le caractère non homoplastique :

453(5) LO/AstO [IC=0,385].

— Les caractères homoplastiques :

Certains états de caractères apparaissent par convergence :

11(1) *torus supraorbitalis* incomplet avec KNMER 1813 et Ngandong XII [IC=0,333], 65(0) bord supérieur du temporal non rectiligne avec KNMER 1470, les nœuds H' et H'' (=nœuds 47 et 41) [IC=0,200], 82(0) la paroi du mur postérieur de la cavité glénoïde planoconcave vers l'avant en *norma lateralis* avec les *Australopithecus* [IC=0,167], 298(0)* LSst/KEen avec les nœuds B' et I (=nœuds 38 et 45) [IC=0,267], 317(0) BAsT/LEn avec *Gorilla gorilla* [IC=0,500].

Certains états de caractères apparaissent par réversion :

5(0) absence de dépression à la partie latérale du *sulcus postorbitalis* [IC=0,111], 22(0) absence de renfort coronal [IC=0,200], 25(0) absence de dépression supratrigonale [IC=0,111], 98(0) absence d'éminence juxtamastoïdienne [IC=0,167], 137(1)* GFt [IC=0,182], 200(0)* FmtB/SstG [IC=0,222].

Les caractères qui sont propres à l'option Minf :

— Les caractères non homoplastiques :

59(0) les parois latérales de la fosse sus-orbitaire convergent en haut [IC=0,667], 210(2) FmtB/FtN [IC=0,333], 224(4) biFt/biFmo [IC=0,800], 361(3) AuK/AstPo [IC=1,000], 428(0) biAu/AuBAu [IC=0,286].

— Les caractères homoplastiques :

Certains états de caractères apparaissent par convergence :

136(1) SgFmt avec *Pan troglodytes*, *Gorilla gorilla* et *Sinanthropus* 3 [IC=0,267], 194(0)* FtSg/FmtN [IC=0,625], 201(0)* FmtB/StN avec *Pan troglodytes*, Sterkfontein 5 et KNMER 1470 [IC=0,222], 431(2) LAsT avec KNMER 1470 et *Sinanthropus* 3 [IC=0,222], 442(0) LAsT/OOp avec *Gorilla gorilla* et le nœud B' (=nœud 38) [IC=0,500], 458(0) AstIn/OOp avec le nœud B (=nœud 39) [IC=0,400].

Certains états de caractères apparaissent par réversion :

102(0) accolement de la plaque tympanique et la formation entoglénoïde [IC=0,222], 356(2) EnAu/AuMs [IC=0,250].

2.4.6 Le nœud F (=nœud 64)

Le nœud F est soutenu par respectivement 60,47 et 41 apomorphies pour les options Acctran, Deltran et Minf. Il est soutenu par 25 caractères «fixes», communs aux trois options.

Les caractères fixes :

— Les caractères non homoplastiques :

3(1) relief important du bord supérieur de l'*arcus superciliaris* [IC=0,167], 62(0) écaille temporale haute [IC=0,111], 143(3)* SstB/SstN [IC=1,000], 146(2)* SstB/SphSg [IC=0,444], 147(3)* SstB/SphG [IC=0,556], 148(3)* SstB/SphN [IC=0,625], 152(1)* SstB/FtG [IC=1,000], 153(2)* SstB/FtN [IC=0,571], 154(2)* SstB/FmtSg [IC=0,750], 156(3)* SstB/FmtN [IC=0,714], 177(3) FtB/FtN [IC=0,300], 183(0)* FtSg/SstG [IC=0,667], 191(1) FtB/FmtG [IC=0,500], 193(2)* FtB/FmtN [IC=0,571], 208(1) FmtB/FtSg [IC=0,429], 212(0) FmtSg/FtN [IC=1,000], 223(3) biFt/biFmt [IC=0,833], 229(0) SphFt/SstFt [IC=0,400], 247(0) SstFt/SstSph [IC=0,667], 260(2)* SstFmt/BG [IC=1,000], 305(0)* SstSph/LAsT [IC=0,750], 324(1) BAsT/SstAsT [IC=0,333].

— Les caractères homoplastiques :

Certains états de caractères apparaissent par convergence :

330(0)* LAsT/SstEn avec *Gorilla gorilla* [IC=0,500], 121(1) le *processus postglenoidalis* débordé latéralement de l'extrémité latérale du tympanal [IC=0,286] et

280(1)FtFmo/FtFmt [IC=0,500] avec les *Australopithecus*, 308(0)* SstSph/SstAst avec Sterkfontein 5 [IC=0,500].

Les caractères qui sont propres à l'option Minf:

— Les caractères non homoplastiques :

5(1) existence d'une dépression à la partie latérale du *sulcus postorbitalis* [IC=0,111], 107(1) la formation entoglénoïdale et le *tuberculum zygomaticum anterior* sont antérieurs par rapport à l'ensemble du *tuberculum articulare* [IC=0,200], 124(1) biMnf [IC=0,429], 151(4) SstB/FtSg [IC=0,429], 211(0) FmtSg/FtG [IC=1,000], 214(3) biSst/biSph [IC=0,800], 216(3) biSst/biFmt [IC=0,667], 220(5) biSph/biFmt [IC=1,000], 230(0) SphFt/BN [IC=0,444], 233(0) SphFt/GN [IC=0,714], 235(2) FtFmt/SstFt [IC=0,500], 323(2) BAsT/SstEn [IC=0,667], 433(5) LAsT/LIn [IC=0,250].

— Le caractère homoplastique :

Un seul état de caractère apparait par convergence :

176(3) FtG/FtB avec *Gorilla gorilla* [IC=0,400].

2.4.7 Le nœud G (=nœud 53)

Le nœud G est soutenu par respectivement 38, 22 et 21 apomorphies pour les options Acctran, Deltran et Minf. Il est soutenu par 13 caractères «fixes», communs aux trois options.

Les caractères fixes :

— Le caractère non homoplastique :

98(0) absence d'éminence juxtamastoïdienne de Rouvière [IC=0,222].

— Les caractères non homoplastiques :

Certains états de caractères apparaissent par convergence :

51(0) absence de *sulcus occipitalis* avec *Gorilla gorilla*, KNMER 1470, KNMER 3733, KNMWT 15000 et le nœud D' (=nœud 46) [IC=0,182], 55(0) absence de *tuberculum linearum* avec *Australopithecus*, Sangiran 2, KNMWT 15000 et *Sinanthropus* 11 [IC=0,182], 89(0) tympanal accolé à l'apophyse mastoïde avec *Australopithecus*, KNMER 3883, Sangiran 17, Narmada et le nœud H (=nœud 42) [IC=0,286], 105(1) formation entoglénoïdale postérieure au *tuberculum zygomaticum anterior* avec Sterkfontein 5, Narmada et le nœud H' (=nœud 47) [IC=0,222], 140(2)* Nft avec KNMER 1813 et Ngandong7 [IC=0,200], 218(3) biSt/biMnf avec le nœud 42 [IC=0,400], 455(4) LO/InMs avec KNMER 1813 et Nduu [IC=0,429], 456(5) LO/OMs avec KNMER 1813, Ngawi et Nduu [IC=0,500].

Certains états de caractères apparaissent par réversion :

11(2) *torus supraorbitalis* complet [IC=0,333], 39(0) absence de *tuber angularis* [IC=0,143], 40(0) absence de dépression soulignant la *linea temporalis superior* dans la partie inféro-postérieure du pariétal [IC=0,167], 60(0) absence de processus retromastoïdien [IC=0,100].

Les caractères qui sont propres à l'option Minf:

— Les caractères homoplastiques :

Certains états de caractères apparaissent par convergence :

166(0)* SphB/StG avec *Pan troglodytes*, KNMER 3733, Ngandong VII et Arago [IC=0,235], 182(0)* FtB/StN avec Arago [IC=0,444], 434(1) LAsT/LO avec Nduu et le nœud I (=nœud 45) [IC=0,300].

Certains états de caractères apparaissent par réversion :

80(0) faible épaisseur du tympanal [IC=0,125], 95(0) *incisura mastoïdea* courte [IC=0,167], 113(1) *fossa mandibularis* ample [IC=0,231], 136(0) SgFmt [IC=0,267].

2.4.8 Le nœud H (=nœud 42)

Le nœud H est soutenu par respectivement 65, 22 et 27 apomorphies pour les options Acctran, Deltran et Minf. Il est soutenu par 12 caractères «fixes», communs aux trois options.

Les caractères fixes :

— Le caractère non homoplastique :

374(6) AstK/EnMs [IC=0,667].

— Les caractères homoplastiques :

Certains états de caractères apparaissent par convergence :

1(1) fusion médiale des deux *arcus superciliaris* avec *Pan troglodytes*, *Gorilla gorilla*, KNMER 3883 et le nœud E' (=nœud 49) [IC=0,167], 28(2) existence d'une dépression obélique avec KNMER 406 [IC=0,167], 89(0) tympanal accolé à l'apophyse mastoïde avec *Australopithecus*, KNMER 3883 et Narmada [IC=0,286], 388(2)* EnMs/AstAu avec *Pan troglodytes*, KNMER 1813 et *Sinanthropus* 11 [IC=0,429], 391(0) EnMs/AstS avec *Pan troglodytes* et *Sinanthropus* 3 [IC=0,333].

Certains états de caractères apparaissent par réversion :

52(0) absence de dépression occipitale latérale [IC=0,125], 90(1) *fossa mandibularis* longue [IC=0,250], 173(2) SphSg/FmtG [IC=0,333], 174(1) SphSg/FmtN [IC=0,500], 194(1)* FtSg/FmtN [IC=0,625].

Les caractères qui sont propres à l'option Minf :

— Les caractères non homoplastiques :

178(2) FtSg/FtG [IC=0,556], 218(3) biSst/biMnf [IC=0,400], 268(0) SgG/BG [IC=0,300], 351(1) EnAu/EnMs [IC=0,400].

— Les caractères homoplastiques :

Certains états de caractères apparaissent par convergence :

108(1)* *tuberculum articulare* à grand rayon de courbure en *norma lateralis* avec *Australopithecus* [IC=0,133], 294(0)* BL/SstAst avec KNMWT 15000 et Sangiran 2 [IC=0,214], 431(2) LAst avec Sinanthropus 3, Sambungmachan et le nœud E (=nœud 56) [IC=0,222], 432(1) OpIn avec KNMER 3883 et Nduu [IC=0,500], 452(6) LO/AstIn avec Nduu [IC=0,417].

Certains états de caractères apparaissent par réversion :

24(0) absence de bosse frontale bien individualisée [IC=0,300], 113(1) *fossa mandibularis* ample [IC=0,231], 172(2) SphB/FmtN [IC=0,462], 185(2) FtB/SstN [IC=0,333], 193(2)* FtB/FmtN [IC=0,571], 196(1) FmtB/FmtSg [IC=0,286].

2.4.9 Le nœud I (=nœud 45)

Le nœud I est soutenu par respectivement 43, 30 et 30 apomorphies pour les options Acctran, Deltran et Minf. Il est soutenu par 12 caractères «fixes», communs aux trois options.

Les caractères fixes :

— Le caractère non homoplastique :

403(2) EnS/APo [IC=0,429].

— Les caractères homoplastiques :

Certains états de caractères apparaissent par convergence :

171(4) SphB/FmtG avec *Pan troglodytes* [IC=0,545], 230(1) SphFt/BN avec KNMER 3733 et Sinanthropus 3 [IC=0,444], 442(2) LAst/OOp avec Sterkfontein 5 [IC=0,500], 443(3) LAst/MsOp avec KNMER 1813 [IC=0,500], 468(0) LIn/LOp avec le nœud F' (=nœud 68) et KNMER 3883 [IC=0,250], 284(1) BAsT avec KNMER 3733 [IC=0,300].

Certains états de caractères apparaissent par réversion :

62(1) écaille temporale basse [IC=0,111], 200(0)* FmtB/StG [IC=0,222], 245(0) SstFt/SphFt [IC=0,200], 435(2)* LAst/LMs [IC=0,222], 459(1) AstIn/MsOp [IC=0,600].

Les caractères qui sont propres à l'option Minf :

— Les caractères homoplastiques :

Certains états de caractères apparaissent par convergence : 106(2)* formation entoglénoïde et *tuberculum zygomaticum anterior* petits par rapport au *tuberculum articulare* avec KNMER 1470, KNMER 1813 et Sinanthropus 3 [IC=0,154], 109(2)* profil arrondi du *tuberculum articulare* en *norma frontalis* avec KNMER 1470 et Narmada [IC=0,154], 118(4) la formation entoglénoïde n'est pas étendue antéro-postérieurement avec KNMER 406, KNMER 3883 et le nœud J (nœud 57) [IC=0,333], 178(4) FtSg/FtG avec le nœud G' (=nœud 54) [IC=0,556], 194(0)* FtSg/FmtN avec le nœud E (=nœud 56) [IC=0,625], 197(3) FmtB/FmtG avec KNMER 1470 [IC=0,333], 218(2) biSst/biMnf avec KNMER 3883 et le nœud E » (=nœud 55) [IC=0,400], 231(1) SphFt/BG avec KNMER 3733, Sinanthropus 3 et Sinanthropus 11 [IC=0,375], 237(2)* FtFmt/SstSph avec *Australopithecus*, KNMER 3733, KNMER 3883, KNMWT 15000 et Sinanthropus 3 [IC=0,214], 269(0) SgG/SgN avec Laetoli H18 [IC=0,300], 301(0)* LSt/KEen avec les nœuds B' et E (=nœuds 38 et 56) [IC=0,267], 434(1) LAst/LO avec Sangiran 17 et le nœud G (nœud 53) [IC=0,300], 458(1) AstIn/OOp avec *Gorilla gorilla* et Sterkfontein 5 [IC=0,400].

Certains états de caractères apparaissent par réversion :

3(0) absence de relief du bord supérieur des *arcus superciliaris* [IC=0,167], 33(1) bande temporale étroite sur le pariétal [IC=0,111], 124(1) biMnf [IC=0,429], 265(2) SstFmt/SgG [IC=0,308], 380(2) AstK/AstMs [IC=0,571].

2.4.10 Le nœud J (=nœud 57)

Le nœud J est soutenu par respectivement 49, 40 et 38 apomorphies pour les options Acctran, Deltran et Minf. Il est soutenu par 31 caractères «fixes», communs aux trois options.

Les caractères fixes :

— Les caractères non homoplastiques :

348(0) PoK/AuS [IC=1,000], 349(0) PoK/AuA [IC=0,400], 350(0) PoK/APo [IC=1,000], 358(0) AuK/EnS [IC=0,667], 360(2) AuK/AstAu [IC=1,000], 363(3) AuK/AuMs [IC=0,500], 383(0) AstK/APo [IC=0,800], 366(2) AuK/APo [IC=1,000], 380(0) AstK/AuA [IC=1,000].

— Les caractères homoplastiques :

Certains états de caractères apparaissent par convergence :

285(2) LSst avec Sterkfontein 5, KNMER 3883, KNMWT 15000 et KNMER 1813 [IC=0,333], 332(1) EnAu/PoMs avec Narmada [IC=0,500], 333(1) EnAu/SPo avec KNMER 1470 et Sangiran 17 [IC=0,429], 337(1) EnPo/AstAu avec KNMER 406 et

Sangiran 17 [IC=0,500], 338(0) EnPo/AstPo [IC=0,571] et 342(0) EnPo/AuP [IC=0,400] avec KNMER 1813, 345(1) PoK/AstAu avec *Australopithecus* [IC=0,500], 351(2) EnAu/EnMs [IC=0,400] et 365(1) AuK/SPo [IC=0,667] avec *Pan troglodytes*, 357(1) EnAu/AuS avec *Gorilla gorilla* et Ndutu [IC=0,500], 372(0) AstK/EnAu avec *Pan troglodytes* et *Gorilla gorilla* [IC=0,333], 373(0) AstK/EnPo [IC=0,500], 374(0) AstK/EnMs [IC=0,667], 378(0) AstK/AuS [IC=0,500], 379(0) AstK/AuP [IC=0,667] et 381(1) AstK/SPo [IC=0,600] avec *Gorilla gorilla*, 375(0) AstK/EnS avec *Pan troglodytes*, *Gorilla gorilla* et OH9 [IC=0,250], 376(0) AstK/EnA avec le nœud F' (=nœud 68) [IC=0,600], 382(0) AstK/PPo avec *Gorilla gorilla* et Narmada [IC=0,500].

Certains états de caractères apparaissent par réversion :

336(1) EnAu/PMs [IC=0,400], 353(1) EnAu/AstPo [IC=0,444], 355(2) EnAu/AstA [IC=0,400].

Les caractères qui sont propres à l'option Minf :

— Les caractères non homoplastiques :

190(5) FtB/FmtSg [IC=0,500], 377(1) AstK/AstMs [IC=0,571].

— Les caractères homoplastiques :

Certains états de caractères apparaissent par convergence :

49(0) *torus occipitalis* sans lien direct avec la *crista mastoidea* avec Sterkfontein 5, KNMER 3883 et *Sinanthropus* 3 [IC=0,167], 118(4) la formation entoglénoïde n'est pas étendue antéro-postérieurement avec KNMER 406 et le nœud I (=nœud 45) [IC=0,333], 265(2) SgN/BSg avec *Gorilla gorilla* et le nœud I (=nœud 45) [IC=0,308], 362(1) AuK/AstMs avec KNMER 1813 et Sambungmachan [IC=0,500], 461(0) AstO/MsOp avec KNMER 1813 et Sangiran 12 [IC=0,333].

2.4.11 Le nœud K (=nœud 59)

Le nœud K est soutenu par respectivement 18, 30 et 9 apomorphies pour les options Acctran, Deltran et Minf. Il est soutenu par 8 caractères «fixes», communs aux trois options.

Les caractères fixes :

— Les caractères homoplastiques :

53(2) présence d'un chignon occipital «*en coin*» [IC=0,154], 114(2)* cavité antéro-postérieure de la *fossa mandibularis* de forme pincée [IC=0,200].

— Les caractères non homoplastiques :

Certains états de caractères apparaissent par convergence :

14(1) la bande temporale est saillante sur l'os frontal [IC=0,111] et 15(1) existence d'un tubercule au *frontotemporale* [IC=0,111] avec KNMER 3733 et KNMER 3883, 22(1) existence d'un renfort coronal à la partie supérieure de l'écaille avec *Pan troglodytes*, Trinil 2 et Sangiran 2 [IC=0,200], 98(2) éminence juxtamastoïdienne de Rouvière importante avec KNMER 1813 [IC=0,222], 113(2) *fossa mandibularis* de taille moyenne avec KNMER 1470 [IC=0,231].

Un seul état de caractères apparaît par réversion :

104(2) formation entoglénoïdale sensiblement de même taille que le *tuberculum zygomaticum anterior* [IC=0,300].

Un caractère est propre à l'option Minf :

— Le caractère non homoplastique :

106(1)* formation entoglénoïde et *tuberculum zygomaticum anterior* sont de taille moyenne par rapport à l'ensemble du *tuberculum articulare* [IC=0,154].

L'ensemble des changements d'états de caractères aux différents nœuds sont réunis en annexe 4.

À l'issue de cette description des caractères et de leurs états aux différents nœuds du cladogramme, il ressort que ce sont surtout les données métriques qui soutiennent les clades. Cela rend l'expression de toute diagnose délicate. Par ailleurs, l'arbre présenté est très fragile (IC = 0,371 et IR = 0,424).

Le logiciel PAUP permet une pondération des caractères à partir des indices de cohérences obtenus sur le cladogramme pour chacun des caractères. Ce procédé permet de conforter les résultats. En effectuant une telle pondération des caractères, un arbre de topologie identique est obtenu avec de meilleurs indices (IC=0,488 et IR=0,516). Ce résultat n'est pas trop mauvais si l'on se souvient que ce sont des spécimens qui ont été étudiés.

VII. — PROPOSITIONS PHYLOGÉNÉTIQUES

Remarque préliminaire : Dans les descriptions des nœuds, l'indice de cohérence rattaché à chaque caractère indique la fiabilité du caractère pour la totalité de l'arbre et non uniquement au nœud discuté. Ainsi, un mauvais indice de cohérence signifie que le caractère ne permet pas de tirer de conclusion phylogénétique précise dans l'arbre. La prise en compte du nombre de synapomorphies non ambiguës permet de concevoir un phylogramme à partir des groupements les plus robustes ainsi repérés (Figure 44).

Pour reprendre l'objection de Mayr (1974 et 1986) quant à l'adoption d'une classification fondée sur la cladistique, Habgood (1989a) précise que celle-ci est instable parce que l'introduction d'un unique caractère ou une nouvelle découverte entraîne des changements dans le cladogramme. Certes cela pose un problème d'écriture pour énoncer le nom des espèces. Mais, les réserves faites sont plutôt un gage de qualité scientifique face à des paradigmes rigides et conservateurs. Une classification ne doit pas être un meuble étrié dans les tiroirs duquel il faut entasser à tout prix les nouveaux fossiles. Au contraire, il faut pouvoir adapter l'agencement du meuble en fonction des nouvelles découvertes.

Pour transcrire le cladogramme dans la classification, du moins pour le rendre explicite à ce niveau de l'analyse et tout en tenant compte de la fiabilité relative des différents nœuds, une première étape consiste à repérer où se situent les spécimens-types dans chaque clade. Leurs noms sont ensuite utilisés pour qualifier l'espèce qui correspond au groupement (Figure 45).

Dans le genre *Homo*, qui est « l'ingroup » de cette étude, et si une formulation globale est retenue, il est possible de reconnaître un grade « *Homo habilis* » correspondant à la séquence paraphylétique située entre les nœuds O et A (=nœuds 65 et 62).

En effet, KNMER 1470 et KNMER 1813 sont tenus pour être des *Homo habilis* par de nombreux auteurs (Howell, 1978 ; White *et al.*, 1981 ; Tobias, 1983). Mais, dans cette perspective, il y a contradiction avec l'affiliation classique de KNMER 3733 et KNMER 3883 aux *Homo erectus* africains puisqu'ils sont clairement distincts à la base du cladogramme.

Le clade soutenu par le nœud B (=nœud 39) inclut le spécimen Trinil 2 qui est l'holotype de *Homo erectus* (Dubois, 1893). Ce clade se rapporte donc à cette espèce. Cette décision n'est pas extravagante puisque l'ensemble des spécimens qui composent ce clade ont tous été attribués à *Homo erectus* par différents auteurs. Par référence au cladogramme « pondéré » (Figure 44), ce clade est très proche de la souche (c'est-à-dire qu'il est peu éloigné du clade A =nœud 61).

Le clade J (=nœud 57) n'associe presque uniquement des *Homo sapiens* : des *Homo sapiens* « archaïques », *Homo sapiens daliensis* Wu, 1981, *Homo sapiens sapiens*, *Homo sapiens neanderthalensis* (King, 1864) ainsi que le spécimen Sinanthropus 11. Ce clade pourrait donc être affilié à l'espèce *Homo sapiens*.

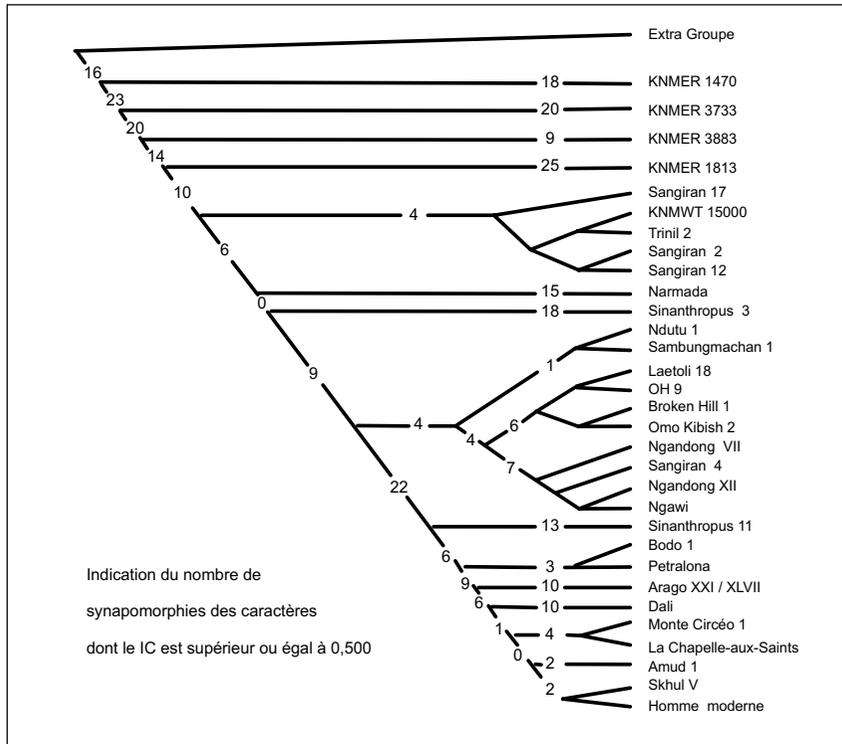


Figure 44. — Cladogramme restreint aux spécimens les plus complets avec désignation du nombre de synapomorphies les plus robustes.

Le clade H (=nœud 42) regroupe des spécimens africains autour du spécimen Broken Hill 1 qui est l'holotype de *Homo rhodesiensis* (Woodward, 1921).

Le clade I (=nœud 45) est le groupe-frère du précédent. Il regroupe exclusivement des fossiles indonésiens et contient l'holotype de *Homo (Javanthropus) soloensis* Openoorth, 1932.

Ces deux clades et leur groupe-frère (le clade H' = nœud 47) sont réunis en un clade D (= nœud 48). Or, dans la hiérarchie du cladogramme, le clade D est de même rang que le clade J (=nœud 57) qui a été décrit comme celui ne comprenant presque que des *Homo sapiens*. Il se pose donc le problème de la conformité des rangs taxinomiques et des clades de même niveau.

Un mode de résolution de la non-congruence de la hiérarchie du cladogramme et de l'affiliation taxinomique consiste à considérer, comme la plupart des auteurs, l'hypodigme

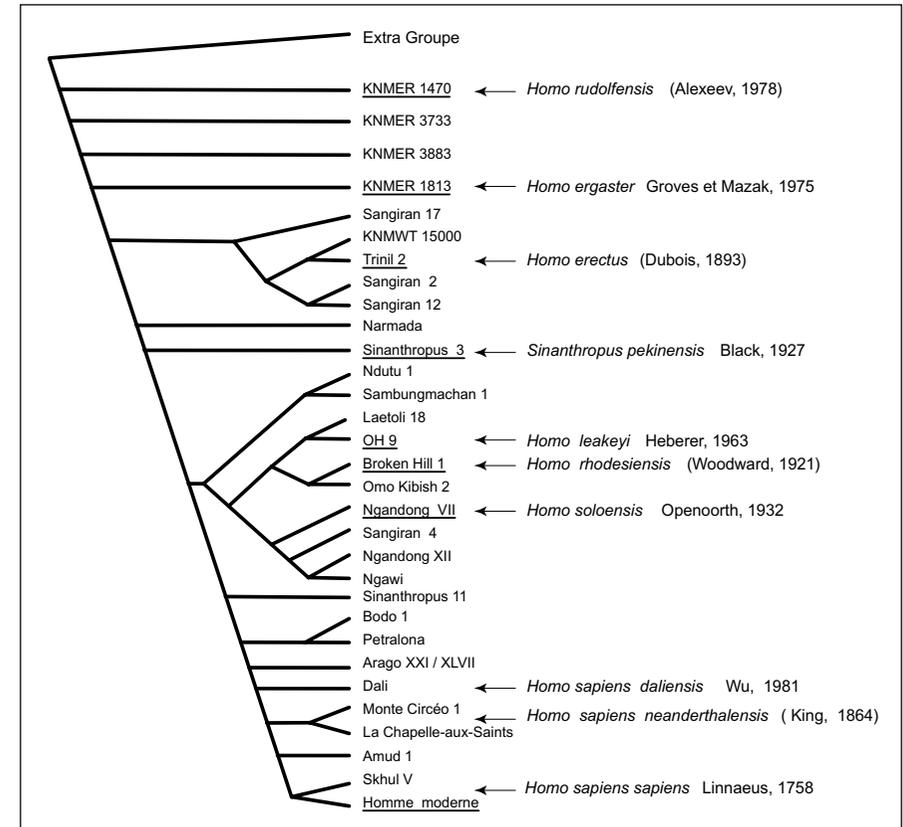


Figure 45. — Cladogramme avec indication des spécimen-types.

de *Homo sapiens* proposé par Howell (1978). Ainsi, la *calvaria* de Broken Hill serait l'holotype de *Homo sapiens rhodesiensis* (Woodward, 1921). Le cas des spécimens de Ngandong, c'est-à-dire de *Homo (Javanthropus) soloensis* Openoorth, 1932 est un peu plus délicat mais n'est pas insoluble. En effet, en 1940, Dubois utilise le trinôme *Homo sapiens soloensis* à leur sujet. Cette dénomination a ensuite été adoptée au Symposium de Wartenstein en 1962 (Campbell, 1963). En 1980, Howells précise que l'usage de ce trinôme (qui exclut les spécimens de Ngandong de l'espèce *Homo erectus*) a déjà été critiqué par Jacob en 1978 et, dès 1976, ce même auteur rapprochait la série de Ngandong de l'association faite par Weidenreich (1943) entre les sinanthropes et les pithécantropes, c'est-à-dire des *Homo erectus* connus à cette époque. En 1980, Santa Luca confirmait cette opinion, et, de fait, le trinôme *Homo sapiens soloensis* n'a pas souvent été utilisé si ce n'est par Tobias (1985). Il faut cependant noter que Stringer (1987) exclut la série de

Ngandong du groupe des *Homo erectus* asiatiques qu'il utilise dans son analyse cladistique. Pour l'étude présentée ici, l'assignation de la *calvaria* de Broken Hill et des spécimens de Ngandong à l'espèce *Homo sapiens* semble plus simple car, dans ce cas, le clade C (=nœud 58) correspond à l'espèce *Homo sapiens*.

Le cas des spécimens de Ndutu et Sambungmachan est résolu facilement si l'on se souvient que la quantité d'information (le nombre de caractères qu'il a été possible d'observer) est peu élevée. C'est un peu comme si, par manque d'information suffisante, ces spécimens se retrouvaient rattachés au clade D (=nœud 48) faute de pouvoir être situés dans le clade H (=nœud 42) ou bien dans le clade I (=nœud 45). Il doit également être précisé que le nœud J (=nœud 57) est l'un des plus solides du cladogramme et, si l'on regarde la robustesse du clade D (=nœud 48) sur le phylogramme, on constate que ce dernier est proche de la souche (c'est-à-dire du nœud C (=nœud 58)).

Selon cette hypothèse de découpage taxinomique : un clade correspondant à *Homo erectus* au nœud A (=nœud 39) et un clade correspondant à *Homo sapiens* au nœud C (=nœud 58), le cas des sinanthropes est particulier. En effet, si le spécimen Sinanthropus 11 peut être inclus dans le clade correspondant à *Homo sapiens* (c'est-à-dire le nœud C = nœud 58), le spécimen Sinanthropus 3 en est exclu. Or, il n'a jamais été écrit, semble-t-il, qu'il existait une différence taxinomique parmi les spécimens de Zhoukoudian si ce n'est pour les individus de la grotte supérieure. Les quelques différences morphologiques sont attribuées à la variabilité individuelle. Ainsi Sinanthropus 3 a une position phylogénétique intermédiaire entre le clade correspondant à *Homo erectus* et le clade correspondant à *Homo sapiens*. Cette position phylogénétique n'est pas extravagante si, à l'instar des stratopénéthiciens, la seule dimension chronologique du site de Zhoukoudian est prise en compte. En effet, le spécimen Sinanthropus 3 est le *calvarium* le plus ancien du site d'après Pope (1992).

BILAN ET DIAGNOSE DE *HOMO ERECTUS*

Le clade B correspondant à *Homo erectus sensu stricto* (Figure 42, page 121) est soutenu par respectivement 39, 18 et 17 apomorphies pour les options Acctran, Deltran et Minf. Parmi ces caractères 10 sont « fixes », c'est-à-dire communs aux trois options. Il est donc proposé de donner une liste un peu plus explicite des caractères qui définissent *Homo erectus* dans le cladogramme. La diagnose de l'espèce selon le concept hennigien de l'espèce est la liste des synapomorphies caractérisant le clade considéré.

Remarque : les caractères métriques, constituent la majeure partie des caractères retenus au nœud de ce clade. Pour tenter d'exprimer certains de ces caractères métriques, il faut graduer ces paramètres avec une échelle plus globale établie pour l'ensemble des hominidés étudiés.

Le frontal :

236(2) FtFmt est très légèrement supérieur à SphFt, ce qui correspond à une expression moyenne du caractère au sein des hominidés ; cela correspond à une constriction post-orbitaire telle que le triangle (Fmt, Ft, Sph) soit isocèle [IC=0,600] ; 32(1) BSG, le profil sagittal de l'écaïlle frontale est plutôt proéminent [IC=0,167],

130(1)* BFt, l'écaïlle frontale est plutôt proéminente en section oblique [IC=0,200],
13(1) bande temporale large sur le frontal [IC=0,125],
25(0) absence de dépression supratrigonale [IC=0,111].

Le pariétal :

302(4) LSst/KAst est très faible et même LSst<KAst, c'est-à-dire que la longueur moyenne supérieure du pariétal est inférieure à la longueur inférieure du pariétal, soit environ 90% [IC=0,667],

331(0) BAst/LSph est très faible, BAst ne représente que les deux tiers de LSph, c'est-à-dire que le pariétal est plutôt trapu [IC=0,250].

Le temporal :

342(2) EnPo représente plus de 100% de AuP [IC=0,400],

399(2) EnS fait environ 1,6 fois la dimension de AuS, c'est-à-dire que l'écaïlle du temporal est plutôt allongée et aplatie [IC=0,600],

120(1)* faible étirement transversal du *processus postglenoidalis* [IC=0,231],

397(0) EnS/AstA est petit, < à 0,77, c'est-à-dire que le bord postérosupérieur de l'écaïlle temporale est courte par rapport à l'ensemble du temporal [IC=0,200],

84(1)* EnPo/PPo est moyen et l'*entomion* a tendance à être confondu avec le point le plus postérieur de l'écaïlle temporale [IC=0,286], 88(1) existence d'un tubercule préglénoïde [IC=0,167].

L'occipital :

463(1) AstOp/MsOp plutôt petit environ 0,74, l'apophyse mastoïde n'est pas très saillante [IC=0,333],

458(0) AstIn/OOp faible < 1,18 [IC=0,400],

460(1) AstO/OOp est faible, c'est-à-dire que la largeur inférieure de l'écaïlle occipitale est peu importante par rapport au développement postérieur de l'occipital [IC=0,667].

50(1) *torus occipitalis* continu avec la *linea temporalis superior* [IC=0,167].

Il faut noter que seulement 4 des 17 caractères présentent un indice de cohérence supérieur ou égal à 0,500. Si les liens phylogénétiques entre chaque unité taxinomique opérationnelle (chaque spécimen dans le cas présent) sont lisibles sur le cladogramme issu de l'analyse (Figure 44, page 138), il s'agit, dans un deuxième temps, de choisir quel est le statut taxinomique des clades dont la constitution a été discutée dans les paragraphes précédents. Des binômes spécifiques ou des trinômes ont été utilisés pour nommer les clades reconnaissables sur le cladogramme issu de l'analyse. Cette démarche s'est voulue

illustratrice mais, il s'agit maintenant de discuter de la signification taxinomique des clades.

En effet, dans le cas présent il s'agit notamment de savoir si la distinction est de l'ordre de l'espèce ou de la sous espèce. Plusieurs principes peuvent être appliqués, et plusieurs niveaux de lectures sont possibles sur le cladogramme présenté figure 45, page 139.

VIII. — DISCUSSION

Il n'existe qu'un seul arbre reliant les différentes unités évolutives passées ou actuelles : c'est l'arbre évolutif qui raconte l'histoire de la descendance. L'ambition de la reconstruction phylogénétique est de distinguer cet arbre « *réel* » parmi l'ensemble des arbres que l'on peut théoriquement reconstruire à partir des différentes unités évolutives observées (Darlu et Tassy, 1993). Si en conclusion d'une analyse de caractères, l'information contenue dans le cladogramme est suffisante, on est contraint d'écrire une classification pour des raisons de communication et de compréhension. Plusieurs classifications cladistiques sont possibles à partir d'un seul cladogramme (Tassy, 1988). En effet, le statut taxinomique de chaque groupement phylogénétique peut être discuté selon plusieurs concepts.

1. — LES CONCEPTS DE L'ESPÈCE

En accord avec Kimbel (1991), le « *pattern* » de la phylogenèse des hominidés est considéré comme la base sans laquelle il est impossible d'apporter de réponse significative pour aborder les questions concernant le *tempo* et le mode d'évolution des hominidés. En revanche, à l'inverse de Kimbel, il n'est pas retenu ici que le débat à propos du statut des hominidés éteints soit dû, en premier lieu, à l'absence de concept clairement défini de l'espèce. Comme cela vient d'être montré, il est possible d'établir des liens phylogénétiques entre des taxons terminaux qui sont des spécimens, même si l'indice de cohérence de l'arbre est bas et que beaucoup de cladistes seraient prêts à admettre que le signal phylogénétique qu'il transmet est flou du fait de cette forte homoplasie. Les résultats phylogénétiques présentés plus haut ne sont cependant pas sans lien, ni même en désaccord complet avec ce qui est communément admis en anthropologie.

La détermination exacte de l'objet d'étude constitue un préliminaire indispensable à toute recherche et Matile *et al.* (1987) précisent que l'espèce est une catégorie et un objet d'étude dont l'analyse des attributs phénotypiques n'entre pas dans la définition biologique. En effet, la plupart des biologistes acceptent le concept d'évolution, mais, en réalité il n'est pas possible d'observer une espèce évolutive ni d'expérimenter sur elle. Au mieux, ne dispose-t-on que de fragments de populations (ceci est d'autant plus vrai que l'on travaille dans le domaine de la paléontologie). Ce n'est que par hypothèse que l'on pose que ces fragments sont représentatifs d'une espèce. Le problème de l'espèce incombe en grande partie à ce qu'elle est tenue pour être une unité évolutive objective.

L'espèce n'est en réalité qu'une construction mentale et de ce fait elle suit diverses définitions. À ce sujet, Kimbel (1991) constate que les paléoanthropologues — comme les paléontologues en général — ont tendance à considérer l'espèce comme une unité

évolutive fondamentale. Ce faisant, cet auteur commente le fait que les paléanthropologues sont davantage enclins à reconnaître des espèces dans le Pléistocène inférieur que dans le Pléistocène supérieur ou moyen. Dans ces périodes plus récentes, les paléanthropologues admettent plus volontiers que les différentes unités reconnues au sein du genre *Homo* se situent à un rang infraspécifique. La formulation des différents concepts de l'espèce et de la sous-espèce ne donneront pas lieu à une discussion ici. Les lecteurs sont invités à prendre connaissance des différences entre concepts typologique, morphologique, biologique et évolutif énoncés dans les ouvrages de Rosen (1984), Mayr (1957 et 1969), Eldredge et Gould (1972), Simpson (1961), Wiley (1978) et Hennig (1966). En revanche, il apparaît utile de développer ici quelques notions relatives au concept de spéciation.

2. — LA SPÉCIATION

Par définition, la spéciation est liée à l'isolement génétique de la nouvelle espèce, ou des nouvelles espèces. Il s'agit d'un processus irréversible. L'étude de la variation au sein d'une population, ou entre populations réellement ou potentiellement interfécondes, est celle d'un processus par définition réversible. Dépourvu de dimensions historiques, *ce processus ne peut donc relever de la systématique phylogénétique*. Ce point est la pierre d'achoppement de ce travail car, bien que parti d'un principe qui niait l'interfécondité *a priori*, et faute de pouvoir prouver son existence parmi les fossiles, des portions du cladogramme relèvent de relations entre individus vraisemblablement interféconds. La cladogénèse est un processus par lequel une espèce ancestrale se divise en deux espèces filles. La spéciation anagénétique (= spéciation phylogénétique) est généralement retenue comme l'apparition d'une nouvelle espèce par évolution lente de l'espèce-mère, sans subdivision et sans que la limite entre les deux « espèces » puisse être déterminée. La systématique phylogénétique ne reconnaît pas le statut de spéciation pour une telle transformation continue. En effet, selon Simpson (1961), il n'y a pas de moyen non arbitraire de subdiviser une lignée continue. L'espèce elle-même est un agrégat de populations qui, de taille fort variable selon les espèces, correspondent au mieux aux sous-espèces des nomenclatures zoologiques. En général, les populations ne sont pas génétiquement isolées et leurs relations sont le plus souvent de forme réticulaire et pas seulement hiérarchique. Dans la mesure où la population est l'unité évolutive (l'objet des mécanismes évolutifs), l'espèce est un taxon comme les autres. Les relations infraspécifiques sont dénommées *tokogéniques* par Hennig. Les relations entre taxons terminaux ne sont alors pas nécessairement hiérarchiques.

Sur un plan plus général, qu'il est proposé de reprendre ici, au niveau de l'espèce, Tassy (1991) précise les avantages et les limites de l'emploi de la méthode cladistique. Ainsi, si le concept de phylogénie se conçoit comme l'histoire des ruptures dans les « pools » génétiques et l'apparition de nouveaux « pools » isolés entre populations, alors il faut effectivement plutôt parler de tokogénie intraspécifique. Le système phylogénétique

a pour but d'émettre des hypothèses de parenté entre unités vues comme des ensembles reconnaissables, isolés et fermés. Ces unités peuvent être des espèces mais pas forcément identiques aux unités évolutives. *L'unité sur laquelle s'expriment les mécanismes évolutifs est la population éventuellement réduite à quelques individus et non nécessairement isolée d'autres populations de l'espèce*. Les plus petits ensembles fermés ne correspondent pas nécessairement à l'espèce dans son acception biologique. L'analyse réalisée dans cet ouvrage retient des taxons terminaux de niveau spécifique ou infraspécifique et apporte des résultats contradictoires aux propos de Wolpoff *et al.* (1988) qui considèrent que la cladistique ne peut s'appliquer quand la comparaison porte sur des niveaux infraspécifiques.

La première étape consiste à déterminer quels sont les spécimens qui se regroupent en unités évolutives et il semble que la tokogénie peut être hiérarchique jusqu'à un certain niveau. Le problème réside dans la reconnaissance de ce niveau. Mais, il est difficile de mettre en évidence le niveau où les relations phylogénétiques sont effectivement réticulées. On peut penser, qu'en paléontologie, la stratégie de recherche la plus appropriée, c'est-à-dire la moins arbitraire car n'inférant pas de résultat au préalable, est celle qui considère chaque spécimen comme unique objet d'étude. Le problème de reconnaissance du rang taxinomique est le même que celui de la composition de l'hypodigme des espèces. C'est-à-dire qu'il existe un niveau où les limites sont forcément définies arbitrairement. La seule recommandation quant au choix de ces limites arbitraires est que les critères de reconnaissance de ces limites soient énoncés et clairement définis.

Dans une perspective phylogénétique et dans un contexte historique, l'espèce est l'élément de l'arbre phylogénétique situé entre deux spéciations. Le « time-bio-species » de Bonde (1981) est un « pool » génétique borné historiquement par deux ruptures. Cette définition résout le dilemme entre espèce biologique achronique et espèce chronologique dans la mesure où les deux définitions répondent à celle de « pool » génétique fermé. Dans ce cas l'espèce chronologique n'obéit qu'à l'hypothèse de succession des spéciations du systématique. Le statut particulier des populations allopatriques a conduit Nelson et Platnick (1981) à considérer l'espèce comme le plus petit ensemble identifiable d'organismes qui se reproduisent entre eux ayant un ensemble unique de caractères. De fait la sous-espèce est comprise comme l'espèce et les unités évolutives, les populations, acquièrent le statut formel des taxons terminaux. Mais en définitive, ce qui importe, c'est que les caractères distinctifs soient fixés dans les taxons terminaux. Même si les caractères sont polymorphes, une telle exigence est acceptable dès lors qu'une explication évolutive de ce polymorphisme est possible. Et, selon Darlu et Tassy (1993), une hiérarchie, une histoire peut émerger de l'étude des variations du polymorphisme. L'écart existant entre chacun des nœuds du cladogramme détermine, selon le concept de Hennig, une unité évolutive définie qui peut être une espèce. Dans cet ouvrage, une nomenclature qui reprend les termes spécifiques ou infraspécifiques de la littérature anthropologique est utilisée. Même si cette proposition ne convient pas dans tous les cas, il faut garder à l'esprit que ce qui importe c'est l'histoire des relations de parenté. À l'extrême, un couple unique d'individus peut générer un nouveau clade, le reste ne constitue qu'un étiquetage de ces entités.

3. — PROPOSITIONS PHYLOGÉNÉTIQUES ET TAXINOMIQUES

Un point important réside dans la transmission de l'information phylogénétique au moyen des codes nomenclaturaux et celle-ci se trouve aux nœuds. Il s'agit donc de nommer les nœuds. Dans le cas précis de l'analyse présentée, l'information se situe dans le genre *Homo* et les spécimens sont des individus qu'il s'agit de regrouper en populations, sous-espèces ou espèces. D'un point de vue formel, la description d'ensembles monophylétiques propre à la cladistique est difficilement transmissible à l'aide de la nomenclature linnéenne. Pour ce qui est de la position taxinomique des clades obtenus sur le cladogramme, les intitulés des différents auteurs sont indiqués et discutés. Mais, avant tout, il faut rappeler que ce cladogramme est fragile et est inapte, à lui seul, à soutenir une nouvelle classification. En effet, toute classification proposée à partir de ce cladogramme suppose que la phylogenèse des parties anatomiques autres que la *calvaria* (seule partie anatomique ayant été étudiée) soit congruente avec les résultats présentés. Le cladogramme n'est donc qu'une hypothèse qu'il conviendra de tester par l'introduction de nouveaux taxons et caractères (dentaires, mandibulaires, faciaux et post-crâniens).

En règle générale, la subordination des groupes-frères est fondée sur les organismes vivants et les taxons terminaux sont des groupes monophylétiques. Selon Tassy (1988), deux problèmes se posent :

- selon la hiérarchie hennigienne, les groupes-frères doivent avoir le même rang taxinomique. Or, le grand nombre de groupes monophylétiques déborde les possibilités de la nomenclature linnéenne ;
- l'inclusion des fossiles dans une classification stable fondée sur les organismes vivants suppose d'employer des méthodes qui ne sont pas des subordinations *sensu stricto*.

Pour résoudre ces problèmes, Tassy (1988) préconise l'emploi de deux catégories le « plésion » et le « groupe souche ». Selon Patterson et Rosen (1977), le plésion est le groupe-frère « plésiomorphe » de tout groupe fossile et vivant qui lui succède. Le plésion ne doit posséder aucune des autapomorphies du groupe-frère suivant mais doit être caractérisé par au moins une autapomorphie. Ce dernier point différencie le plésion du « groupe-souche » défini par Hennig (Tassy, 1988).

À partir du cladogramme « pondéré » (Figure 44, page 138), deux hypothèses sont proposées (Figures 46 et 47). Ces deux hypothèses utilisent une écriture correspondant aux binômes spécifiques ou aux trinômes sous-spécifiques et constituent une séquence nominale à l'intérieur du genre *Homo*. Le résultat le plus robuste de cette analyse demeure la présence d'une séquence paraphylétique pour décrire le grade *Homo habilis* en amont de *Homo erectus*. *Homo habilis sensu lato* se composerait ainsi de plusieurs éléments comme cela est désormais rapporté par certains auteurs (Groves, 1989; Wood, 1994; Strait *et al.*, 1997). Quatre espèces sont identifiables puisque les quatre spécimens décrits

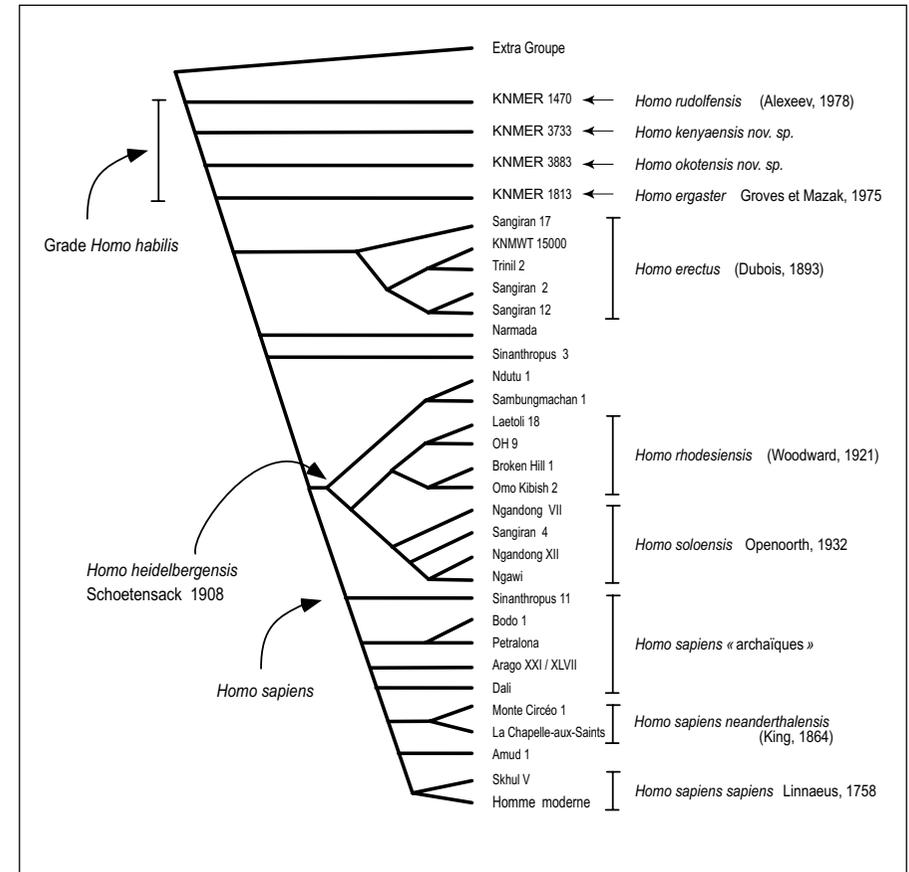


Figure 46. — Première proposition phylogénétique.

ici ont le même niveau taxinomique or, deux d'entre eux ont une attribution spécifique : *Homo rudolfensis* (Alexeev, 1978) pour le spécimen KNMER 1470 et *Homo ergaster* Groves et Mazak 1975 pour KNMER 1813 selon Groves, 1989 (p. 239). Bien qu'inédit, le résultat de l'analyse exposé ici s'accorde avec l'avis de Lieberman *et al.*, (1996) qui considèrent KNMER 1813 comme appartenant à une lignée pouvant être le groupe frère de *Homo erectus* et celui de Stringer (1986 p. 290) qui, discutant sur l'appartenance taxinomique de ces fossiles, écrit qu'une radiation peut avoir existé au début de la lignée humaine avec au moins trois espèces plio-pléistocène de « early » *Homo* (voir également Wood, 1985 p. 213). Ne resterait donc qu'à nommer les deux taxons intermédiaires KNMER 3883 et KNMER 3773.

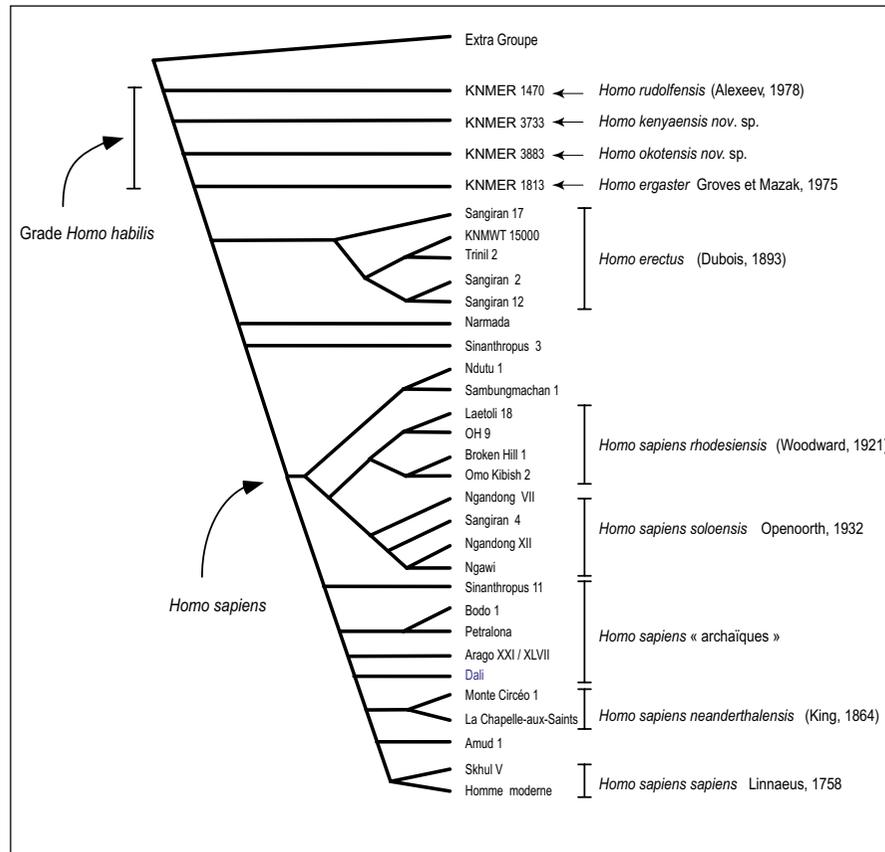


Figure 47. — Seconde proposition phylogénétique.

Les clades définis par les nœuds 65, 64, 63, 62 et 57 de la figure 42, page 121 sont les plus robustes du cladogramme. Il est donc proposé que les spécimens KNMER 3733 et KNMER 3883 aient le même rang taxinomique que KNMER 1470 et KNMER 1813.

La dénomination des espèces qui constituent le grade *Homo habilis* est alors la suivante :

- Homo rudolfensis* (Alexeev, 1978) dont le type est le spécimen KNMER 1470 ;
- Homo kenyaensis* nov. sp. dont le type est le spécimen KNMER 3733 ;
- Homo okotensis* nov. sp. dont le type est le spécimen KNMER 3883 ;
- Homo ergaster* Groves et Mazak, 1975 dont le paratype est KNMER 1813.

L'espèce *Homo erectus* (Dubois, 1893) dont le type est le spécimen de Trinil 2 est visible sur le cladogramme. Cette espèce est très proche de la souche (Figure 44, page 138) mais est caractérisée par quelques autapomorphies (Elle correspond donc à la définition d'un plésion). L'arbre montre en effet qu'un clade réunit le spécimen-type de *Homo erectus* avec un ensemble d'individus pouvant en constituer l'hypodigme. Celui-ci est essentiellement indonésien avec une probable origine africaine puisque KNMWT 15000 est le spécimen le plus ancien. Le clade correspondant à Narmada et Sinanthropus 3 est également un plésion qui peut, lui, être nommé *Homo pekinensis* (Black, 1927) selon une combinaison nouvelle mais conforme à l'abandon du terme générique *Sinanthropus*. Le type sera le spécimen Sinanthropus 3 et la diagnose de l'espèce lisible en annexe 4 au nœud correspondant.

Il existe ensuite une alternative : soit le plésion qui précède *Homo sapiens* est nommé avec un nom particulier (Figure 46) ; soit ce plésion est inféodé à *Homo sapiens* (Figure 47) et il s'agit alors de prendre en considération une distinction d'ordre sous-spécifique. Il apparaît en effet deux clades principaux, l'un regroupant des spécimens africains autour de Broken Hill (*Homo rhodesiensis* Woodward 1921) et des spécimens asiatiques autour de la série de Ngandong (*Homo soloensis* Openoorth 1932), l'ensemble complet pouvant être rapporté à l'espèce *Homo heidelbergensis*, Schoetensack, 1908, nom spécifique qui semble avoir de nouveau les faveurs des auteurs (Rightmire, 1995). Le deuxième clade quant à lui regroupe l'homme moderne, des *Homo sapiens* archaïques et la lignée néandertalienne. Mais ces deux clades peuvent sans doute être réunis et constituer déjà *Homo sapiens* puisqu'en particulier Tobias (1985) utilise le trinôme *Homo sapiens soloensis* pour la série de Ngandong avec également la dénomination *Homo sapiens rhodesiensis* pour le spécimen de Broken Hill couramment considéré comme un *Homo sapiens* « archaïque ».

Il faut noter par ailleurs que Bonde (1989) évoque le trinôme *Homo sapiens leakeyi* pour le spécimen OH9 considérant qu'il peut représenter une forme ancienne du « time-bio-species » de *Homo sapiens*. Il semble donc davantage consensuel de considérer le clade comme celui de *Homo sapiens*.

4. — LES DONNÉES CHRONOLOGIQUES

Plusieurs attitudes existent vis-à-vis de l'importance des données chronologiques dans la reconstruction phylogénétique concernant les hommes fossiles. Mais, pour la plupart des paléanthropologues la chronologie prime et est le facteur déterminant de reconnaissance des taxons et de leurs relations de parenté, donc de la phylogénie. Or, selon Chamberlain et Wood (1987) les problèmes phylogénétiques sont autant dus à la mauvaise définition des données chronologiques qu'à l'absence de consensus sur l'affinité taxinomique des spécimens fossiles. Au contraire, selon Jacob (1982) la chronométrie et la biostratigraphie sont fondamentales parce que les origines des fossiles humains dans le

temps et l'espace sont essentielles dans la construction d'hypothèses ou de théories. Jacob (1983) ajoute que le temps et l'espace sont des facteurs *sine qua non* de l'évolution.

S'il existe une grande différence entre facteur de l'évolution et critère d'inférence d'histoire évolutive, force est de constater que les auteurs confondent souvent les deux. Il s'en dégage d'ailleurs un déterminisme relativement complaisant et l'idée qu'il existe une horloge évolutive. Ainsi, faudrait-il un temps suffisamment long pour qu'une spéciation ait lieu, ou plus précisément pour qu'elle soit acceptable par les auteurs. Pour Sartono (1991a), le problème est de savoir s'il existe un rapport étroit entre caractères morphologiques et âge géologiques de *Homo erectus* qui puisse constituer une base sur laquelle établir un diagnostic différentiel. Sartono est partisan d'un découpage chronologique de *Homo erectus*. Pour cet auteur, ces subdivisions devraient obéir à des critères consensuels pour qu'ils soient applicables avec cohérence à l'ensemble des hommes fossiles. Les stratophénétiens tels que Pope sont partisans d'insérer les données du «total morphological pattern» dans un réseau chronologique. C'est-à-dire que, une fois fixée, la position stratigraphique ou chronologique des fossiles, les fossiles les plus ressemblants (en termes de similitude globale) sont associés entre eux et regroupés en lignées. La cladistique ne considère pas la chronologie comme un critère primordial d'inférence phylogénétique. Mais, Brace (1981) et Habgood (1989a) sont partisans d'utiliser celle-ci comme critère principal. Ils affirment donc que les cladistes ont des «problèmes» avec la chronologie. Ce n'est pas tant que ces auteurs réfutent des hypothèses phylogénétiques proposées par la cladistique à partir de données chronologiques contradictoires, mais plutôt une forme de procès d'intention. C'est que les stratophénétiens prennent les cladogrammes proposés non pas comme des hypothèses sur les structures de parentés, mais comme des descriptions des processus évolutifs.

La chronologie est certainement un facteur capital d'organisation et de hiérarchisation des événements phylogénétiques, et, à ce titre, le temps joue un rôle fondamental dans les interprétations dynamiques en conférant une dimension temporelle aux spéciations. Si la cladistique s'accorde avec le fait que les mécanismes évolutifs s'expriment au cours du temps, il est vrai qu'elle considère le critère de précédence géologique (paléontologique) comme un critère accessoire pour définir les relations phylogénétiques. Elle est en opposition avec l'opinion exprimée par Howells (1980) selon qui l'association de fossiles contemporains dans une espèce va de soi. Plus exactement, et notamment depuis Schaeffer *et al.* (1972), les cladistes disent que le temps ne redonne pas, en tant que tel, l'état primitif ou dérivé des caractères. Est-ce que tout animal vivant au Miocène possède des caractères tous primitifs par rapport à ceux vivant au Pliocène? Est-ce que, pour reprendre l'image de Nelson et Platnick (1981), la blatte actuelle n'a que des caractères dérivés par rapport au mammoth fossile qui a disparu? La cladistique s'oppose au point de vue des stratophénétiens qui prétendent lire l'évolution dans les couches géologiques. À la limite, si les données chronologiques ou stratigraphiques sont incontestables, le critère paléontologique validera la reconstruction phylogénétique proposée.

L'hypothèse phylogénétique issue de l'analyse réalisée dans cet ouvrage a été confrontée avec les données chronologiques les plus souvent admises par les auteurs. Sur

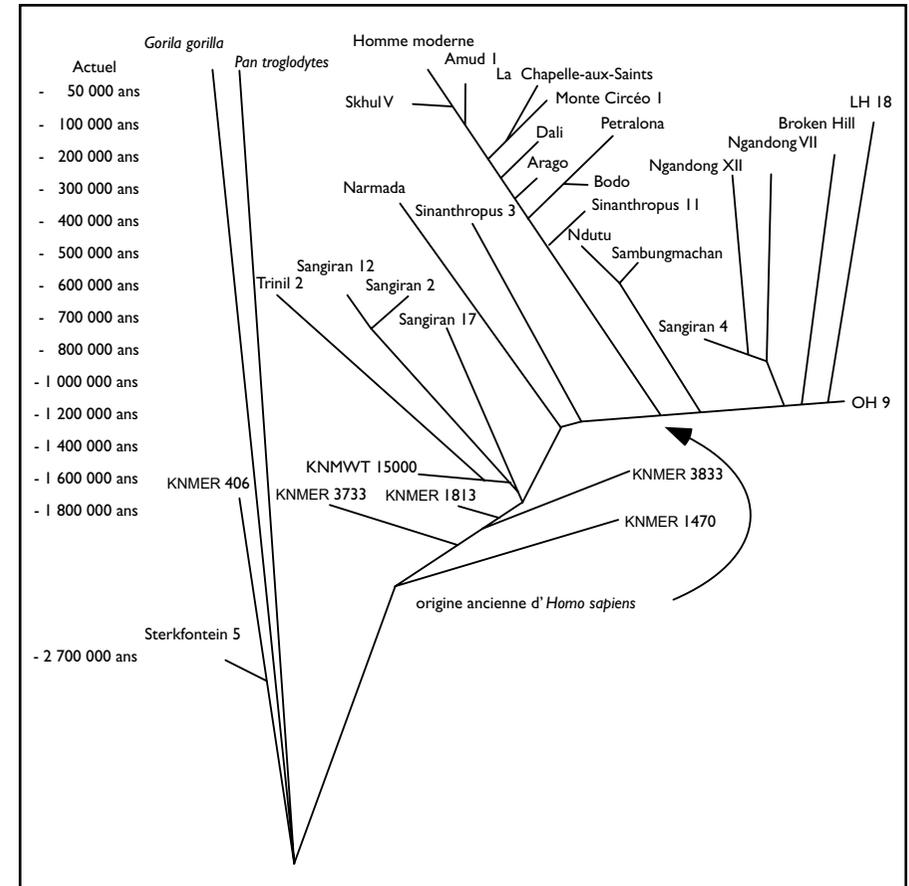


Figure 48. — Situation de la structure phylogénétique issue de l'analyse de 35 taxons et 468 caractères dans le cadre chronologique.

la figure 48, l'âge du fossile le plus ancien d'un clade détermine la position chronologique du nœud qui soutient ce clade. Ainsi, le clade correspondant à *Homo erectus* existe entre 0,6 Ma. et 1,6 Ma. d'après les datations rapportées aux spécimens qui le composent (Trinil 2 pour le plus récent et KNMWT 15000 pour le plus ancien). La spéciation de *Homo erectus* a eu lieu entre 1,6 Ma. (date attribuée au spécimen KNMWT 15000) et, au minimum, 1,9 Ma. (date qui correspond à l'âge du spécimen appartenant au clade précédent soit : KNMER 1813). Ce n'est bien sûr qu'une position minimaliste car l'ancêtre peut être bien plus ancien.

Il faut noter que la spéciation à l'origine du clade correspondant à *Homo sapiens* est très ancienne puisqu'elle repose sur l'âge présumé du spécimen «OH9» (1,2 Ma.). Or, ce spécimen a été découvert hors contexte stratigraphique. Ce n'est que par hypothèse qu'il est supposé appartenir à la partie supérieure du «Member II» dans le site «Louis Leakey Korongo» par Leakey et Hay (1982). Si l'âge stratigraphique de ce spécimen était écarté, il faudrait considérer une origine proche de celle du spécimen Sangiran 4, soit une date voisine de 0,9 Ma. Quoiqu'il en soit, il semble que l'origine de *Homo sapiens* se situe aux alentours du million d'années. Or, c'est justement ce que semblent attester de récentes découvertes de terrain (Bermudez de Castro *et al.*, 1997; Gibbons, 1997; Abbate *et al.*, 1998).

Suivant le modèle évolutif proposé par Eldredge et Gould (1972) des phases «*explosives de spéciation*» peuvent apparaître après des périodes de stases ou de grades évolutifs à l'occasion d'isollements de populations consécutifs à des changements environnementaux.

La figure 48 correspond à ce modèle précisé par Kimbel (1991) et selon lequel, à partir d'une grande variété originelle africaine orientale avec les genres *Australopithecus* et *Homo*, chaque clade produit de multiples espèces sympatriques; il y a une expansion hors d'Afrique de *Homo erectus* puis des populations allopatriques évoluent. Celui-ci est en accord avec l'interprétation d'une évolution synchrone au sein du genre *Homo* et des bovidés (Vrba, 1995) avec deux phases majeures de changements climatiques à 2,7 – 2,5 Ma. et 1,9 – 1,7 Ma., la seconde étant cependant plus faible.

La multiplication des espèces est un reproche souvent fait à la classification issue de travaux cladistiques. La comparaison de données indépendantes, anatomiques d'une part et d'autre part chronologiques et paléoenvironnementales, constitue un moyen de tester si ce n'est la validité d'un scénario évolutif, du moins sa cohérence. Les spécimens ont été placés à leurs niveaux stratigraphiques respectifs selon les datations retenues par Wood (1991) (Figure 48) et l'arbre phylogénétique a été ponctué par les événements paléoenvironnementaux connus. Les quatre espèces seraient l'expression d'une radiation s'étant produite en Afrique orientale (Figure 49). D'après (Stanley, 1992; De Menocal et Bloemendal, 1995; Vrba, 1996), il existe à l'époque plio-pleistocène un épisode de changements climatiques importants tant au niveau global qu'à l'échelle locale dans les différents bassins de l'est africain. Ainsi, une baisse majeure de la température globale s'est produite après 3,0 et jusqu'à 2,5 Ma. Vers 2,8 Ma. il y a un refroidissement globale dominé par l'influence des cycles astronomiques de 41 mille ans par rapport à ceux précédemment dominant de 23–19 mille ans. D'après les données subocéaniques d'Afrique occidentale et du golfe d'Aden, le développement du désert du Sahara et celui d'un environnement plus ouvert dans la corne de l'Afrique se sont produits vers 2,8–2,7 Ma. En Éthiopie, de forts changements de la végétation infèrent une transition de la forêt pluviale à la prairie et au désert entre 2,9 et 2,5 Ma. En Afrique du sud comme en Afrique de l'est, les assemblages fauniques de bovidés montrent de fortes modifications entre 2,7 et 2,5 Ma. et une plus faible vers 1,9 Ma. D'après l'analyse isotopique de l'oxygène nord atlantique, il apparaît que le premier horizon glaciaire majeur se soit produit vers 2,4 Ma. et a été précédé par une pulsation mineure vers 2,5 Ma. Par ailleurs, les micro mammifères

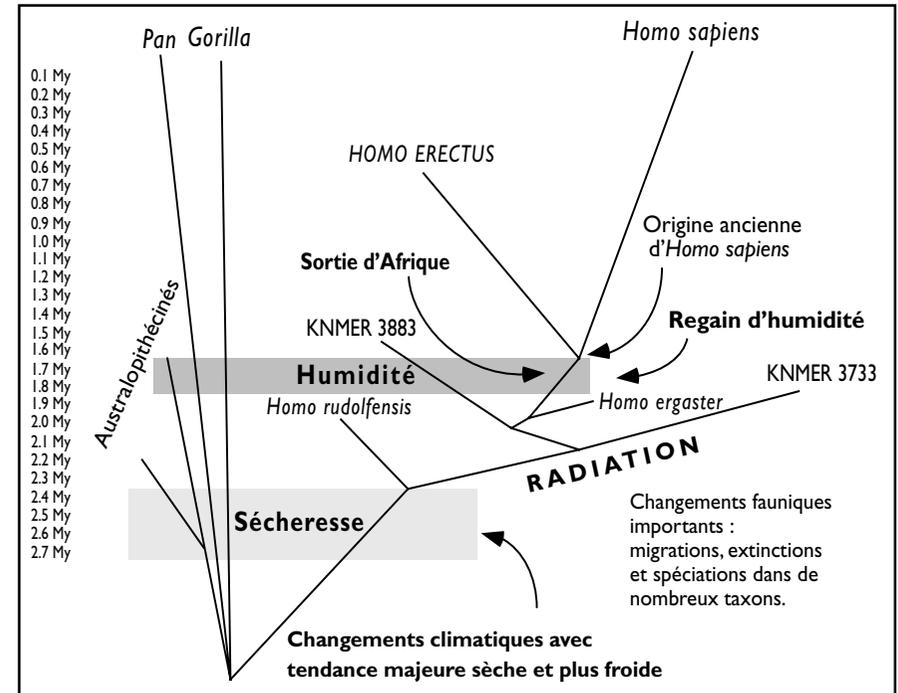


Figure 49. — Cohérence entre hypothèse phylogénétique, cadre chronologique et événements environnementaux pris en compte indépendamment.

montrent des changements notables vers 2,5 Ma. en Afrique orientale. Cette conjonction de phénomènes, dont la description est loin d'être exhaustive ici, n'est pas sans influence sur l'origine et l'évolution directe des hominidés (Coppens, 1975 et 1994).

Le phénomène de spéciation décrit ici et fondé uniquement sur une analyse morphologique et métrique de l'anatomie coïncide avec un agencement de phénomènes climatiques et tectoniques s'étant produits plus particulièrement en Afrique de l'est. Cela correspond au modèle proposé par Vrba (1989) selon lequel l'évolution des mammaliens africains s'est réalisée en pulsations concertées. C'est-à-dire que les pulsations évolutives (spéciation, changements phénotypiques, extinction) de plusieurs lignées suivent des rythmes similaires et synchrones en réponse à une même gamme d'oscillations de température, de pluviosité et du couvert végétal. Geraads (1994) précise que, pour les bovidés, la corrélation avec les fluctuations climatiques globales n'est pas directe et que les perturbations modérées doivent permettre un plus grand nombre d'espèces de coexister alors qu'une diversité spécifique serait moindre dans un environnement soit plus stable soit excessivement soumis au stress. Pour Foley (1993), à partir de l'étude des

cercopithécidés, la diversité des espèces semble liée plus fortement au nombre de cycles climatiques ou à la hauteur de l'instabilité climatique plutôt qu'à toute autre variable climatique telle que la température ou la magnitude des changements successifs. Ainsi, le changement climatique conduirait à de nouvelles pressions sélectives et à une isolation de la population. Ce qui est visible chez les bovidés existe donc également au sein des primates (Delson, 1985) et notamment dans le genre *Theropithecus* qui recouvre les mêmes domaines chronologiques, géographiques et écologiques que les hominidés. Il semble donc légitime de considérer que des causes environnementales identiques, même si elle ne sont pas énoncées ni définies précisément ici, aient été le moteur de mécanismes évolutifs similaires au sein de différentes lignées de primates. Ainsi, même si le rôle de la culture n'a pas été abordé ici, une « haute » fréquence de spéciation au sein même du genre *Homo* n'est pas si extravagante si l'on accepte que la quantité ou le taux de changement peut être particulièrement élevé pendant la phase initiale de spéciation dans des populations isolées de petite taille (Vrba, 1980 p. 66).

La sortie d'Afrique par *Homo erectus* ou par son ancêtre proche est également en concordance avec des phénomènes environnementaux ayant valeur globale. Un regain d'humidité est décrit en Afrique orientale par l'étude palynologique de Bonnefille (1995) vers 1,8 Ma., le changement global est par ailleurs attesté en Eurasie avec la disparition de *Nyctereutes*, *Gazella*, *Leptobos stenometopon*, et l'expansion massive de *Canis etruscus* en Europe, *Pachycrocuta brevirostra*, *Panthera toscana*, *Leptobos etruscus* vers 1,7 Ma. (Azzaroli *et al.*, 1988).

5. — COMPARAISON DES RÉSULTATS AVEC LES TRAVAUX ANTÉRIEURS

À plusieurs reprises, il a été répété que l'analyse présentée ici était fondée sur l'étude de spécimens et non sur celle de groupes de spécimens classés *a priori*. Cette approche originale rend impossible les comparaisons avec les autres travaux y compris avec ceux prétendument cladistes. Une telle comparaison ne constituerait en quelque sorte qu'une discussion sur des étiquettes portant le même label alors que les boîtes sur lesquelles sont collées ces étiquettes ne sont pas remplies avec les mêmes objets.

IX. — CONCLUSION

L'objectif de cet ouvrage correspond aux interrogations de S. Sartono dont les préoccupations résidaient dans la recherche des différences existant entre les différents fossiles (*Meganthropus*, *Australopithecus*, *Pithecanthropus*, *Homo*).

Sartono s'interrogeait en particulier sur l'authenticité du taxon *Homo erectus* : était-il une paléo-espèce émergeant de *Homo habilis* pour tendre vers *Homo sapiens*, c'est-à-dire une forme de transition ? Quels étaient les caractères morphologiques qui le définissaient ?

Ces questions restaient donc en suspend et, comme le soulignait Howells (1980), le rôle de *Homo erectus* dans l'avènement de *Homo sapiens* est, sans aucun doute, un des sujets majeurs concernant les hominidés pléistocènes. Le choix de l'étude du cas de *Homo erectus* (Dubois, 1893) était donc naturel.

Pour Piveteau (1982), la distinction entre *Homo erectus* et *Homo sapiens* archaïque est subjective car il est difficile de dire quand une phase de transition passe du statut d'ascendant à celui de descendant. Coppens (1987) parle de l'Homme intermédiaire pour illustrer cet état de la recherche. Pour Wood (1992b) c'est le gradualisme et « l'anagénétisme » qui impliquent les limites floues de l'espèce. Il ajoute que la reconstruction de l'histoire de la vie est le premier but de la paléontologie et, le succès n'est pas seulement le fait de la qualité des fossiles mais également celui de la rigueur méthodologique dans la reconstruction phylogénétique. Il y avait donc un problème de méthode ou plutôt de non-méthode dans les modes de résolution à adopter pour éclaircir le cas de *Homo erectus*.

Les hypothèses simples doivent précéder les hypothèses complexes ; et les discussions de la dynamique évolutive doivent être menées après que les arbres soient fondés sur le cladogramme. L'approche cladistique s'est donc imposée pour tenter de répondre aux questions posées par la position taxinomique de *Homo erectus* et sa phylogénie. Après avoir mis l'accent sur l'existence d'un grand nombre de controverses dues au choix des critères et des méthodes qu'il convient d'employer pour reconnaître l'espèce et reconstituer sa phylogénie, c'est un réexamen de la *calvaria* qui a été réalisé. En effet, cette portion anatomique permettait de comparer le plus grand nombre de fossiles (Les caractères faciaux n'ont pas été pris en compte à cause de la faible représentation de ce complexe anatomique parmi les fossiles affiliés à *Homo erectus*).

À l'issue d'une analyse et d'un contrôle des données morphologiques publiées, 123 caractères morphologiques ont pu être définis et retenus. L'étude de 345 indices métriques, calculés à partir de l'ensemble des points crâniométriques de chaque élément de la *calvaria*, a été proposée. Les données morphologiques et métriques ont été transcrites et codées en séquences d'états de caractère pour établir une matrice de 66 unités taxinomiques et 468 caractères. Ce faisant, une technique originale de codage des données continues a été adaptée au cas des spécimens isolés a été mise en œuvre. Le traitement des caractères a

été réalisé à l'aide du logiciel de cladistique PAUP (Swofford, 1993). Ensuite les hypothèses phylogénétiques obtenues ont été analysées pas à pas. Enfin, après avoir pris en compte un maximum d'informations ontogéniques et évalué l'impact du manque d'informations dû aux nombreux fossiles incomplets, une diagnose et un hypodigme pour *Homo erectus* sont proposés. Pour ce faire l'analyse a plus particulièrement été focalisée sur les fossiles les plus complets qui sont affiliés à cette espèce par les auteurs.

Il ressort de cette étude que *Homo erectus* existe en tant qu'entité taxinomique de rang spécifique. Mais son hypodigme se réduit à un nombre restreint de fossiles du site indonésien de Sangiran et au spécimen kenyan de Nariokotome. En effet, en dépit de la difficulté évoquée pour introduire un taxon dans une classification linnéenne, il se confirme que l'espèce *Homo erectus* telle qu'elle était proposée par les différents auteurs n'était qu'un groupe paraphylétique: un grade. D'après l'analyse effectuée dans cet ouvrage, *Homo erectus* est une espèce fossile très proche de la souche qui conduit aux *Homo sapiens*. Cependant des autapomorphies peuvent être discernées ce qui lui confère un statut de taxon terminal, ici de plésion. Ce faisant, la proposition taxinomique présentée dans ce travail nécessite d'introduire des plésions supplémentaires qui correspondent à *Homo pekinensis* (Black, 1927) et sans doute également *Homo heidelbergensis* Schoetensak 1908. Ce second plésion peut se décomposer en *Homo sapiens rhodesiensis* (Woodward, 1921) et *Homo sapiens soloensis* Openoorth, 1932 de rang sous-spécifique et donc se fonde dans l'espèce *Homo sapiens*. Par ailleurs, il semble nécessaire d'introduire une nouvelle dénomination pour les spécimens kenyans KNMER 3733 et KNMER 3883, soit respectivement *Homo kenyaensis* et *Homo okotensis* dont la diagnose est lisible dans la liste des caractères situés aux nœuds définissant ces deux spécimens (voir annexe V). Toutes ces propositions sont issues d'un réexamen de la *calvaria* qui constitue la partie anatomique la plus apte à la comparaison pour le matériel disponible. Si seule l'information portée par la *calvaria* est intégrée dans la matrice, toute, ou presque toute, l'information concernant cette région anatomique est prise en compte. Ainsi, même si le cladogramme sur lequel se fonde les commentaires de cette étude n'est pas très robuste, le phylogramme qui en résulte peut être considéré comme une hypothèse de travail légitime. Il doit encore être souligné que la robustesse réduite de l'hypothèse phylogénétique proposée tient au fait qu'un grand nombre de caractères, qui sont très certainement homoplastiques, ont été conservés dans l'étude dans la mesure où il n'y avait pas de raison de les écarter *a priori* de l'analyse.

Enfin, l'hypothèse phylogénétique finale proposée ne présente pas de contradiction avec les données chronologiques telles qu'elles sont admises dans la littérature anthropologique et permet de proposer un scénario cohérent. Ainsi, conformément à des données biogéographiques, elles aussi réalisées indépendamment de l'analyse taxinomique (Monahan, 1996; Reed, 1997; Spencer, 1997 et Vrba, 1996), une radiation au sein du genre *Homo* avec l'apparition des espèces *H. rudolfensis*, *H. okotensis*, *H. kenyaensis*, *H. ergaster* et *H. erectus* se serait produit après une phase d'aridification en Afrique orientale aux alentours de 2,5 Ma (Figure 49) voir également Zeitoun (2000).

D'autre part, un ancêtre de *Homo erectus*, appartenant vraisemblablement au grade *Homo habilis*, serait sorti du berceau est-africain pour conquérir tout l'ancien monde vers 1,8 Ma. quand, un nouvel épisode climatique plus humide (sans que pour autant la forêt ne regagne de terrain) s'exprime en Afrique orientale. Enfin, une des séries célèbres et historiquement importantes dans la description de *Homo erectus* (Ngandong) est considérée ici comme *Homo sapiens*. Ce qui n'est pas contradictoire avec les datations les plus récentes (Swischer *et al.*, 1996). Par ailleurs, il faut encore noter que l'origine supposée ancienne de *Homo sapiens* prévue dans cette étude est en accord avec plusieurs recherches. Tout d'abord, la découverte du crâne de Danakil (Abbate *et al.*, 1998) auquel les inventeurs assignent un âge de l'ordre du million d'années avec déjà des traits de *Homo sapiens*, et d'autre part l'âge lui aussi ancien attribué à des spécimens intermédiaires de néanderthaliens et d'hommes modernes, et donc de *Homo sapiens* à Atapuerca (Gibbons, 1997 et Bermudez de Castro *et al.*, 1997). En Géorgie avec la mandibule de Dmanisi (Gabunia et Vekua, 1995) et plus récemment avec la découverte de deux crânes très complets (Gabunia *et al.*, 1999 a et b) dont la morphologie rappelle celle des spécimens africains de KNMER 3733 mais également KNMER 1813, il est désormais permis d'envisager une sortie d'Afrique par un représentant plus rustique du genre *Homo* que ceux précédemment envisagés. Ainsi l'identité taxinomique de ces individus limitrophes de l'Europe devrait être à même de préciser qui, peut-être *Homo ergaster*, est le premier à avoir colonisé l'ancien monde à l'occasion d'un événement climatique vers 1,8 Ma en empruntant l'extension nord du rift *via* la faille du Levant. Reste toutefois à mettre à l'épreuve l'hypothèse phylogénétique proposée dans cet ouvrage par l'étude des autres parties anatomiques du squelette et, bien entendu par l'étude de nouveaux fossiles comme les derniers cités.

BIBLIOGRAPHIE

- ABBATE (E.), ALBIANELLI (A.), AZZAROLI (A.), BENVENUTI (M.), TESFAMARIAM (B.), BRUNI (P.), CIPRIANI (N.), CLARKE (R.J.), FICCARELLI (G.), MACCHIARELLI (R.), NAPOLEONE (G.), PAPINI (M.), ROOK (L.), SAGRI (M.), TECLE (T.M.), TORRE (D.), VILLA (I.), 1998. A one million year old Homo cranium from the Danakil (Afar) Depression of Eitrea. *Nature*, 393 : 458-460.
- ALBRECHT (G.H.), 1978. Some comments on the use of ratios. *Systematic Zoology*, 27 : 67-71.
- ALMEIDA (T.), BISBY (F.A.), 1985. Simple method for establishing taxonomic characters from measurement data. *Taxon*, 33 : 405-406.
- ANDREWS (P.), 1984. An alternative interpretation of characters used to define *Homo erectus*. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 69 : 167-175.
- ARAMBOURG (C.), 1957. *Les Pithecanthropiens*. In : Melanges Pittard, Chatrusse et C^{ie} (Ed.), Brive, pp. 33-41.
- ARAMBOURG (C.), 1958. Les stades évolutifs de l'humanité. *The Leech* (Raymond A. Dart commemorative Number), 28 : 106-111.
- ARCHIE (J.W.), 1985. Methods for coding variable morphological features for numerical taxonomic analysis. *Systematic Biology*, 34 : 326-345.
- ATCHLEY (W.R.), GASKINS (C.T.), ANDERSON (D.), 1976. Statistical properties of ratios. I. Empirical results. *Systematic Zoology*, 25 : 137-148.
- ATCHLEY (W.R.), ANDERSON (D.), 1978. Ratios and the statistical analysis of biological data. *Systematic Zoology*, 27 : 71-78.
- AZZAROLI (A.), DE GIULI (C.), FICCARELLI (G.), TORRE (D.), 1988. Late pliocene to early mid-pleistocene mammals in eurasia: faunal succession and dispersal events. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 66 : 77-100.
- BAER (K.E.) VON, 1828. *Über Entwicklungsgeschichte der Tiere. Beobachtung und Reflexion*. Bornträger, Königsberg, 879 p.
- BARRIEL (V.), 1991. Caractères ostéologiques et odontologiques chez les Hominoidea (Primates, mammalia) : analyse de parcimonie. *Bulletins et mémoires de la société d'Anthropologie de Paris*, 3 : 45-72.

- BARRIEL (V.), 1994. *Les relations de parenté au sein des hominoidea et la place de Pan paniscus : comparaison et analyse méthodologique des phylogénies morphologique et moléculaire*. Thèse de doctorat de l'Université Paris 6 (inédit).
- BARRIEL (V.), TASSY (P.), 1994. Characters observations and steps: comment on Lipscomb's "Parsimony, homology and the analysis of multistate characters". *Cladistics*, 9: 223-232.
- BAR-YOSEF (O.), VANDERMEERSCH (B.), 1993. Modern humans in the Levant. *Scientific American*, 286: 64-70.
- BATRSTRA (G.J.), SOEGONDHO (S.), VAN DER WIJK (A.), 1988. Ngandong man : age and artefacts. *Journal of Human Evolution*, 17: 325-337.
- BEDEN (M.), BEHRENSMEYER (A.), BOAZ (N.), BONNEVILLE (R.), BRAIN (B.), COOKE (B.), COPPENS (Y.), DESCHAMPS (R.), EISENMAN (V.), GENTRY (A.), GERAADS (D.), GEZE (R.), GUÉRIN (C.), HARRIS (J.), KOENINGUER (J.C.), LETOUZEY (R.), PETTER (G.), VINCENS (A.), VRBA (E.), 1985. L'environnement des hominidés au plio-pléistocène. In : Coppens Y., Howell (Eds.), *Colloque international juin 1981, Fondation Singer Polignac*, Masson, 648 p.
- BERMUDEZ DE CASTRO (J.M.), ARSUGA (J.L.), CARBONELL (E.), ROSAS (A.), MARTINEZ (I.), MOSQUERA (M.), 1997. A Hominid from the Lower Pleistocene of Atapuerca, Spain: Possible ancestor to Neandertals and Modern Humans. *Science*, 276: 1392-1395
- BIBERSON (P.), 1964. La place des hommes du Paléolithique marocain dans la chronologie du Pléistocène atlantique. *L'Anthropologie*, 68: 475-526.
- BILSBOROUGH (A.), 1983. The pattern of evolution within the genus *Homo*. In : Navaratnam V., Harrison R.J. (Ed.), *Progress in anatomy*, vol. 3. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 143-168.
- BILSBOROUGH (A.), WOOD (B.), 1986. The Nature, vol. origin and face of *Homo erectus*. In : Wood B., Martin L., Andrews P. (Ed.), *Major topics in primate and human evolution*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 295-316.
- BLACK (D.), 1927. On the lower molar hominid tooth from the Chou Kou Tien deposit. *Paleontologica Sinica*, serie D, 7: 1-28.
- BLACK (D.), 1930. Interim report on the skull of *Sinanthropus*. *Bulletin of the Geological Society of China*, 9: 7-23.
- BLACK (D.), 1931. On an adolescent skull of *Sinanthropus pekinensis* in comparison with an adult skull of the same species and with other hominid skulls, recent and fossil. *Palaentologica Sinica*, serie D, 7: 1-142.
- BLACK (D.), 1934. On the discovery, morphology and environment of *Sinanthropus pekinensis*. *Philosophical transactions of the Royal Society of London*, series B, 223: 57-120.

- BLANC (A.C.), 1939. L'Uomo fossile del Monte Circeo : un cranio neandertaliano delle grotta Guattari a San Felice Ciceo. *Rendiconti della R. Accademia Nazionale dei Lincei. Classe di Scienze Fisiche, Matematiche e Naturali.*, 29: 205-210.
- BONDE (N.), 1977. Cladistic classification as applied to vertebrates. In : Hecht M.K., Goody P.C., Hecht B.M. (Ed.), *Major patterns in vertebrate evolution*. Plenum Press, pp. 741-804.
- BONDE (N.), 1981. Problems of species concepts in palaeontology. In : J. Martinell (Ed.), *Internatinal Symposium on Concept and Method in Paleontology*. University of Barcelona Press, Barcelona, pp. 19-34.
- BONDE (N.), 1989. *Erectus* and *neanderthalensis* as species or subspecies of *Homo* with a model of speciation in hominids. In : Giacomo (Ed.), *Hominidae. Proceeding 2nd International Congress of Human Paleontology*. Jaca Book, Milan, pp. 205-208.
- BONIS (L.) DE, MELENTIS (J.), 1982. L'Homme de Pétralona : comparaisons avec l'Homme de Tautavel. In : Lumley de H. (Ed.), *L'Homme erectus et la place de l'Homme de Tautavel parmi les Hominidés fossiles*. 1^{er} Congrès international de Paléontologie humaine, préirage, pp. 847-873.
- BONIS (L.) DE, MELENTIS (J.), 1991. Age et position phylétique du crâne de Pétralona. In : Bonifay E., Vandermeersch B. (Eds.), *Les premiers européens*. Actes du 114^{ème} congrès des sociétés savantes de Paris. Editions du C.T.H.S., pp. 285-290.
- BOOKSTEIN (F.L.), 1978. The measurement of biological shape and shape change. *Lecture notes in biomathematics* n° 24. Levin S. (Ed.), Springer-Verlag, Berlin, 188 p.
- BORDES (F.), 1955. L'industrie moustérienne de Teshik-Tash. Affinités et âge probable. *L'Anthropologie*, 59: 354-356.
- BORDES (F.), 1959. Le contexte archéologique des Hommes du Moustier et de Spy. *L'Anthropologie*, 63: 154-157.
- BOULE (M.), 1911-1913. *L'homme fossile de La Chapelle-aux-Saints*. Masson, Paris, 459 p.
- BOUTIÉ (P.), 1979. Les gisements moustériens de Palestine. *Paléorient*, 5: 17-65.
- BRACE (L.C.), 1981. Tales of the phylogenetic woods: the evolution and significance of evolutionary trees. *American Journal of Physical Anthropology*, 56: 411-429.
- BRÄUER (G.), 1984. A craniological approach to the origin of anatomically modern *Homo sapiens* in Africa and implications for the appearance of modern Europeans. In : Smith F.H., Spencer F. (Eds.), *The origins of modern humans : a world of the fossil evidence*, A.R. Liss, New York, *pp. 327-410.

- BRÄUER (G.), 1989. The evolution of modern humans : a comparison of the african and non-african evidence. In : Mellars P., Stringer C.B. (Eds.), *The human revolution*, Edinburgh. Edinburgh University Press, pp. 123-154.
- BRÄUER (G.), 1990. The occurrence of some controversial *Homo erectus* cranial features in the Zhoukoudian and east african hominids. *Acta Anthropologica Sinica*, 9 : 352-358.
- BRÄUER (G.), 1991. L'hypothèse africaine de l'origine des hommes modernes. In : Hublin J.J., Tillier A.M. (Eds.), *Aux origines d'Homo sapiens*, Paris, Presses Universitaires de France, pp. 181-215.
- BRÄUER (G.), LEAKEY (R.E.F.), 1986. A new archaic *Homo sapiens* cranium from Eliye Springs, West Turkana, Kenya. *Zeitschrift für Morphologie und Anthropologie*, 76 : 245-252.
- BRÄUER (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.
- BRÄUER (G.), RIMBACH (K.W.), 1990. Late archaic and modern *Homo sapiens* from Europe, Africa, and Southwest Asia : craniometric comparisons and phylogenetic implications. *Journal of Human Evolution*, 19 : 789-807.
- BROCK (A.), ISAAC (G.), 1974. Paleomagnetic stratigraphy and chronology of hominid-bearing sediments east of Lake Rudolf, Kenya. *Nature*, 247 : 344-348.
- BROWN (F. H.), HARRIS (J.), LEAKEY (R.), WALKER (A.), 1985. Early *Homo erectus* skeleton from West Lake Turkana, Kenya. *Nature*, 316 : 88-792.
- BROWN (P.), 1994. Cranial vault thickness in Asian *Homo erectus* and *Homo sapiens*. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 171 : 33-46.
- BRUNDIN (L.), 1968. Application of phylogenetic principles in systematics and evolutionary theory. In : Orvig T. (Ed.), *Current problems of lower vertebrate phylogeny*, Nobel Symposium, pp. 473-495.
- CAIN (A.J.), 1954. *Animal species and their evolution*, Hutchinson and C^e, London, 276 p.
- CAMPBELL (B.G.), 1963. Quantitative taxonomy and human evolution. In : Washburn S.L. (Ed.), *Classification and human evolution*. Aldine, Chicago, pp. 50-74.
- CAMPBELL (B.G.), 1965. *The nomenclature of the Hominidae*. Royal Anthropological Institute of Great Britain and Ireland, Londres, 263 p.
- CAMPBELL (B.G.), 1972). Conceptual progress in physical anthropology : fossil man. *Annual Review of Anthropology*, 1 : 27-54.
- CARBONELL (E.), BERMUDEZ DE CASTRO (J. M.), ARSUAGA (J. L.), DIEZ (J. C.), ROSAS (A.), CUENCA-BESCOS (G.), SALA (R.), MOSQUERA (M.) ET RODRIGUEZ (X. P.), 1995. Lower pleistocene hominids and artifacts from Atapuerca TD6 (Spain). *Science*, 269 : 826-829
- CHALINE (J.), 1985. *Histoire de l'Homme et des climats au Quaternaire*. Doin, Paris, pp. 214-289.
- CHAMBERLAIN (A.), WOOD (B.A.), 1987. Early hominid phylogeny. *Journal of Human Evolution*, 16 : 119-133.
- CHAPPILL (J. A.), 1989. Quantitative characters in phylogenetic analysis. *Cladistics*, 5 : 217-234.
- CHINZEI (K.), 1970. The Amud cave site and its deposits. In : Suzuki H., Takai F. (Eds.). *The Amud man and his cave site*. University of Tokyo, Tokyo, pp. 21-52.
- CLARKE (R.J.), 1976. New cranium of *Homo erectus* from Lake Ndutu, Tanzania. *Nature*, 262 : 485-487.
- CLARKE (R.J.), 1990. The Ndutu cranium and the origin of *Homo sapiens*. *American Journal of Physical Anthropology*, 19 : 699-736.
- COPE (D.A.), LACY (M.G.), 1992. Falsification of a single hypothesis using the coefficient of variation : a simulation approach. *American Journal of Physical Anthropology*, 89 : 359-378.
- COPPENS (Y.), 1975. Evolution des hominidés et de leur environnement au cours du plio-pléistocène dans la bassevallée de l'Omo en Ethiopie. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, 281 : 1693-1696.
- COPPENS (Y.), 1983. Les Hominidés du Pliocène et du Pléistocène d'Afrique orientale et leur environnement. In : Sakka M. (Ed.), *Morphologie évolutive, morphogenèse du crâne et origine de l'homme*. Editions du C.N.R.S, pp. 185-194.
- COPPENS (Y.), 1987. Paléanthropologie et préhistoire. *Annuaire du Collège de France 1986-1987*. Résumé des cours et travaux. pp. 459-492.
- COPPENS (Y.), 1994. Une histoire des hominidés. *Pour la science*, 201 : 64-71.
- CRONIN (J.E.), BOAZ (N.T.), STRINGER (C.B.), RAK (Y.), 1981. Tempo and mode in hominid evolution. *Nature*, 292 : 113-122.
- CUNNINGHAM (D.J.), 1908. The evolution of the eyebrow region of the forehead with special reference to the excessive supraorbital development in the Neanderthal race. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, 46 : 283-311.
- DARLU (P.), TASSY (P.), 1993. *La reconstruction phylogénétique. Concepts et méthodes*. Collection biologie théorique, Masson, Paris, 273 p.

- DARROCH (J. N.), MOSIMAN (J. B.), 1985. Canonical and principal components of shape. *Biometrika*, 72 : 241-252.
- DARWIN (C.), 1871. *The descent of Man, and selection in relation to sex*. John Murray, London, 568 p.
- DAY (M.H.), 1986. *Guide to fossil Man*. 4^{ème} édition. Cassel, London, 756 p.
- DAY (M.), LEAKEY (R.E.F.), WALKER (A.C.), WOOD (B.A.), 1975. New hominids from East Rudolf, Kenya I. *American Journal of Physical Anthropology*, 42 : 461-476.
- DAY (M.H.), LEAKEY (R.E.F.), WALKER (A. C.), WOOD (B.A.), 1976. New hominids from East Turkana, Kenya II. *American Journal of Physical Anthropology*, 45 : 369-436.
- DAY (M.), LEAKEY (M.D.), MAGORI (C.), 1980. A new hominid fossil skull (L.H. 18) from the Ngaloba Beds, Laetoli, northern Tanzania. *Nature*, 284 : 55-56.
- DAY (M.), STRINGER (C.B.), 1982. A reconsideration of the Omo Kibish remains and *erectus-sapiens* transition. In : Lumley de H. (Ed.) *L'Homo erectus et la place de l'Homme de Tautavel parmi les Hominidés fossiles*. 1^{er} Congrès international de Paléontologie humaine, prétirage, pp. 814-846.
- DAY (M.H.), STRINGER (C.B.), 1991. Les restes crâniens d'Omo-Kibish et leur classification à l'intérieur du genre *Homo*. *L'Anthropologie*, 95 : 573-594.
- DEAN (C.), STRINGER (C.B.), BROMAGE (T.G.), 1986. Age at death of the Neanderthal child from Devil's Tower, Gibraltar, and the implications for studies of general growth and development in Neanderthals. *American Journal of Physical Anthropology*, 70 : 301-309.
- DE BEER (G.), 1954. Archaeopteryx and evolution. *The advancement of science*, 21 : 160-170.
- DELSON (E.), 1985. Neogene african catarrhine primates : climatic influence on evolutionary patterns. *South African Journal of Science*, 81 : 23-24.
- DELSON (E.), ELDRIDGE (N.), TATTERSALL (I.), 1977. Reconstruction of hominid phylogeny : a testable framework based on cladistic analysis. *Journal of Human Evolution*, 6 : 263-278.
- DE MENOCAL (P. B.), BLOEMENDAL (J.), 1995. Plio-pleistocene climatic variability in subtropical Africa and the paleoenvironment of hominid evolution : a combined data-model approach. In : Vrba, Denton, Partridge, Burckle (Eds.), *Paleoclimate and evolution, with emphasis on human origins*, pp. 262-288.
- DE TERRA (H.), 1943. Pleistocene geology on early man in Java. *Transactions of the American Philanthropic Society*, 32 : 437-466.
- DE VOS (J.), AZIZ (F.), SONDAAR (P.Y.), 1993. Les faunes quaternaires de Java. *Les dossiers de l'archéologie*, 184 : 56-61.
- DE VOS (J.), SARTONO (S.), HARDITJA-SASMITA (S.), SONDAAR (P.Y.), 1982. The fauna from Trinil, type locality of *Homo erectus* ; a reinterpretation. *Geologie en Mijnbouw*, 4 : 207-211.
- DINES (H.G.), 1964. The geology and archeology. In : Ovey Cameron D. (Ed.), *The Swanscombe skull. A survey of research on a Pleistocene site*. Royal Anthropological Institute of Great Britain and Ireland, pp. 5-11.
- DOBZHANSKY (TH.), 1944. On species and races of living and fossil man. *American Journal of Physical Anthropology*, 2 : 251-256.
- DODSON (P.), 1978. On the use of ratios in growth studies. *Systematic Zoology*, 27 : 62-67.
- DUBOIS (E.), 1893. Palaeontologische onderzoekingen op Java. *Verslag Mijnwezen (Batavia)*, 10 : 10-14.
- DUBOIS (E.), 1894. Palaeontologische onderzoekingen op Java. *Verslag Mijnwezen (Batavia)*, 4 : 14-18.
- DUBOIS (E.), 1896. On *Pithecanthropus erectus* form between man and the apes. *The scientific transactions of the Royal Dublin Society*, 7 : 1-18.
- DUBOIS (E.), 1940. The fossil human remains discovered in Java by Dr. G.H.R. von Koenigswald and attributed by him to *Pithecanthropus erectus*, in reality remains of *Homo sapiens soloensis*. (continuation). *Nederlandse Akademie van Wetenschappen*, 43 : 841-854.
- DUCROS (A.), 1967. Le chignon occipital, mesure sur le squelette. *L'Anthropologie*, 7 : 75-96.
- DUYFJES (J.), 1936. Zur Geologie und Stratigraphie des Kendenggebietes zwischen Trinil und Soerabaja (Java). *De Ingenieur in Nederlandsch Indië*, 8 : 136-149.
- DZAPARIDZE (V.), BOSINSKI (G.), BUGIANISVILI (T.), GABUNIA (L.), JUSTUS (A.), KLOPOTOVSKAJA (N.), KVAVADZE (E.), LORDKIPANIDZE (D.), MAJSURADZE (G.), MGELADZE (N.), NIORADZE (M.), PAVLENISVILI (E.), SCHMINCKE (H.U.), SOLOGASVILI (D.), TUSABRAMISVILI (D.), TVALCRELIDZE (M.), VEKUA (A.), 1989. Der altpaläolithische Fundplatz Dmanisi in Georgien (Kaukasus). *Jahrbuch des Römisch-Deutschen Zentralmuseums Mainz*, 67-128.
- ELDRIDGE (N.), GOULD (S.J.), 1972. Punctuated equilibria : an alternative to phyletic gradualism. In : Schopf T.J.M., (Ed.), *Models in paleontology*, Freeman Cooper and C^{ie}, San Francisco, pp. 82-115.
- ELDRIDGE (N.), CRACRAFT (J.), 1980. *Phylogenetic patterns and the evolutionary process*. Columbia University Press, New York, 645 p.

- ENNOUCHI (E.), 1962. Un Néandertalien : l'Homme du Djebel Irhoud (Maroc). *L'Anthropologie*, 66 : 279-299.
- ELYAQTINE (M.), 1995. *Variabilité et évolution de l'os temporal chez Homo sapiens, comparaison avec Homo erectus*. Thèse de l'Université de Bordeaux I (inédit).
- FALSETTI (A. B.), JUNGERS (W. L.), COLE (T. M.), 1993. Morphometrics of the callitrichid forelimb : a case study in size and shape. *International Journal of Primatology*, 14 : 551-572.
- FARRIS (J.S.), 1991. Excess homoplasy ratios. *Cladistics*, 7 : 81-91.
- FEIBEL (C.S.), BROWN (F.H.), MAC DOUGALL (I.), 1989. Stratigraphic context of fossil hominids from the Omo Group deposits : Northern Turkana Basin, Kenya and Ethiopia. *American Journal of Physical Anthropology*, 78 : 595-622.
- FITCH (W.M.), 1971. Towards defining the course of evolution minimum change for a specific tree topology. *Systematic Zoology*, 19 : 172-191.
- FITCH (F.J.), MILLER (J.A.), 1970. Radioisotopic age determination of Lake Rudolf artefact site. *Nature*, 226 : 226-228.
- FITCH (F.J.), FINDLATER (I.C.), WATKINS (R.T.), 1974. Dating the rock succession containing fossil hominids at East Rudolf, Kenya. *Nature*, 251 : 213-214.
- FITCH (F.J.), MILLER (J.A.), MITCHELL (J.G.), 1996. Dating of the KBS tuff and *Homo rudolfensis*. *Journal of Human Evolution*, 30, 277-286.
- FOLEY (R.), 1993. African terrestrial primates : the comparative evolutionary biology of Teropithecus and the Hominidae. In : Jablonski (Ed.), *Theropithecus the rise and fall of a primate genus*. N. Cambridge University Press. pp. 245-270.
- FRAIPONT (J.), LOHEST (M.), 1887. La race humaine de Néandertal ou de Canstadt en Belgique : recherches ethnographiques sur des ossements humains découverts dans les dépôts quaternaires d'une grotte à Spy et détermination de leur âge chronologique. *Archives de Biologie*, 7 : 587-757.
- GABUNIA (L.), VEKUA (A.), 1995. A Plio-Pleistocene hominid from Dmanisi, East Georgia, Caucasus. *Nature*, 373 : 509-512.
- GABUNIA (L.), JÖRIS (O.), JUSTUS (A.), LORDKIPANIDZE (D.), NIORADZE (M.), VEKUA (A.), 1999a. *Homo erectus* aux portes de l'Europe. *L'Archéologue*, 45 : 46-50.
- GABUNIA (L.), JÖRIS (O.), JUSTUS (A.), LORDKIPANIDZE (D.), NIORADZE (M.), VEKUA (A.), 1999b. 1,75 Millionen Jahre alte Homonidenfunde aus Dmanisi (Georgien, Kaukasus). *Archäologisches Korrespondenzblatt*, 29 : 451-458.
- GARROD (D.A.E.), 1928. Archaeology and Geology. In : Garrod D.A.E., Buxton L.H.D., Smith G.E., Bate D. (Ed.), *Excavation of a mousterian rock-shelter at Devil's Tower, Gibraltar*. Journal of the Royal Anthropological Institut, 58 : 34-56.
- GAULD (S.C.), 1989. Patterns of cranial bone thickness in extant hominoid species. *American Journal of Physical Anthropology*, 78 : 225
- GEOFFROY SAINT-HILAIRE (E.), 1818. *Philosophie anatomique*, Paris, 978 p.
- GERAADS (D.), 1994. Evolution of bovid diversity in the plio-pleistocene of Africa. *Historical Biology*, 7 : 221-237.
- GIBBONS (A.), 1997. A new face or human Ancestors. *Science*, 276 : 1331-1333.
- GINGERICH (P.D.) 1977. Patterns of evolution in the Mammalian fossil record. In : A. Hallam (Ed.), *Patterns of Evolution*, Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam, pp. 469-500.
- GINGERICH (P.D.), 1979. The stratophenetic approach to phylogeny reconstruction in vertebrate paleontology. In : Cracraft J., Eldredge N. (Ed.), *Phylogenetic analysis and paleontology*, Columbia University Press, New York, pp. 41-77.
- GREMIATSKIJ (M.A.), 1949. Le crâne de l'enfant néandertalien de la grotte de Teshik Tash, sud de l'Ouzbékistan. In : Gremiatskij M.A., Nesturkh N.F. (Eds.), *Teshik-Tash, l'homme paléolithique*. Moscou, Tudy. Uzb. fil. Acad. Nauk. URSS, pp. 137-180.
- GRIMAUD (D.), 1982. *Évolution du pariétal de l'Homme fossile, position de l'Homme de Tautavel parmi les hominidés*. Thèse de 3ème cycle. Muséum National d'Histoire Naturelle (inédit).
- GRIMAUD-HERVÉ (D.), 1986. The parietal bone of Indonesian *Homo erectus*. *Human Evolution*, 1 : 167-182.
- GRIMAUD (D.), JACOB (T.), 1983. Les pariétaux du Pithécantrophe Sangiran 10. *L'Anthropologie*, 87 : 469-474.
- GROVES (C.P.), 1989. *A theory of human and primate evolution*. Oxford University Press, Oxford, 402 p.
- GROVES (C.P.), MAZAK (V.), 1975. An approach to the taxonomy of the Hominidae : gracile Villafranchian hominids of Africa. *Casopis pro Mineralogii a Geologii*, 20 : 225-247.
- GRÜN (R.), STRINGER (C.B.), 1991. Electron spin resonance dating and the evolution of modern humans. *Archaeometry*, 33 : 153-199.
- HABGOOD (P.J.), 1989a. An investigation into the usefulness of a cladistic approach to the study of the origin of anatomically modern humans. *Human Evolution*, 4 : 241-252.

- HABGOOD (P.J.), 1989b. The origin of anatomically-modern humans in Australasia. In: Mellars P., Stringer C.B. (Eds.), *The human revolution*. Edinburgh University Press, Edinburgh, pp. 245-273.
- HAECKEL (E.), 1866. *Generelle Morphologie der Organismen*, G. Reimer, Berlin, 856 p.
- HAUSER (D.L.), PRESCH (W.), 1991. The effect of ordered characters on phylogenetic reconstruction. *Cladistics*, 7: 243-265.
- HEBERER (G.), 1963. Über einen neuen archanthropinen Typus aus der Oldoway-Schlucht. *Zeitschrift für Morphologie und Anthropologie*, 53: 171-177.
- HEERKEREN (H.R.) VAN, 1972. The stone age of Indonesia. *Verhandelingen van Het Koninklijk Instituut voor Taal, Land en Volkenkunde*, 61: 38-49.
- HEIM (J.L.), 1976. Les Hommes fossiles de La Ferrassie. Tome I. Le gisement, les squelettes adultes (crâne et squelette du tronc) *Archives de l'Institut de Paléontologie Humaine*, mémoire 35, Masson, Paris, 397 p.
- HEMMER (H.), 1975. Notes on the phylogenetical position of the Petralona man. *Journal of Human Evolution*, 4: 457-459.
- HENNEBERG (M.), 1987. Hominid cranial capacity change through time: a darwinian process. *Human Evolution*, 2: 213-220.
- HENNIG (W.), 1950. *Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik*, Deutscher Zentralverlag, Berlin, 676 p.
- HENNIG (W.), 1966. *Phylogenetic systematics*. University of Illinois Press, Urbana (édition 1979), 587 p.
- HENNIG (G.J.), HER (W.), WEBER (E.), XIROTIKIS (N.I.), 1981. E.S.R. dating of the fossil hominid cranium from Petralona Cave, Greece. *Nature*, 292: 533-536.
- HILLS (M.), 1978. On ratios - A response to Atchley, Gaskins, and Anderson. *Systematic Zoology*, 27: 61-62.
- HOLLOWAY (R.L.), 1975. Early hominids endocasts; volumes, morphology, and significance. In: Tuttle R.H. (Ed.), *Primate functional morphology and evolution*. Mouton, The Hague, pp. 393-416.
- HOLLOWAY (R.L.), 1979. Brain size, allometry and reorganisation, toward a synthesis, In: Hahn M.E., Jensen C., Dudek B.C. (Eds.), *Development and evolution of brain size*. New York Academic Press, pp. 59-88.
- HOLLOWAY (R.L.), 1981a. Volumetric and asymmetric determinations on recent hominid endocasts: Spy I and II, Djebel Ihroud I, and the Salè *Homo erectus* specimens, with some notes on Neandertal brain size. *American Journal of Physical Anthropology*, 55: 385-393.
- HOLLOWAY (R.L.), 1981b. The Indonesian *Homo erectus* brain endocasts revisited. *American Journal of Physical Anthropology*, 55: 215-230.
- HOLLOWAY (R.L.), 1983. Human brain evolution: a search for units, models and synthesis. *Canadian Journal of Anthropology / Revue Canadienne d'Anthropologie*, 3: 385-393.
- HOOIJER (D.), KURTEN (B.), 1984. Trinil and Kedung brubus: the Pithecanthropus-bearing and their relative age. *Annals Zoologici Fennici*, 21: 135-141.
- HOWELL (F.C.), 1956. Upper Pleistocene men of the southwest Asian Mousterian. In: Koenigswald G.H.R. (Ed.), *Hundert Jahre Neanderthaler, Neanderthal centenary*. 1856-1956. Böhlau Verlag, Köln, pp. 185-198.
- HOWELL (F.C.), 1978. Hominidae. In: Maglio V.J., Cooke H.B.S. (Eds.), *Evolution of African Mammals*. Harvard University Press, Cambridge, pp. 154-248.
- HOWELL (F.C.), 1991. Préface. In: Hublin J.J., Tillier A.M. (Eds.), *Aux origines d'Homo sapiens*. Presses Universitaires de France.
- HOWELLS (W.W.), 1975. Neanderthal man: facts and figures. In: Tuttle R.H. (Ed.), *Paleoanthropology, morphology and paleoecology*. Mouton, The Hague, pp. 389-407.
- HOWELLS (W.W.), 1966. *Homo erectus*, *Scientific American*, 215: 46-53.
- HOWELLS (W.W.), 1969. Criteria for selection of osteometric dimensions. *American Journal of Physical Anthropology*, 30: 451-458.
- HOWELLS (W.W.), 1973a. *Evolution of the genus Homo*. Adison Wesley, Reading, Masson, 468 p.
- HOWELLS (W.W.), 1973b. *Cranial variation in Man. A study by multivariate analysis of patterns of difference among recent human populations*. Peabody Museum papers, vol. 67, Peabody Museum, Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, 754 p.
- HOWELLS (W.W.), 1980. *Homo erectus* — who, when and where: a survey. *Yearbook of Physical Anthropology*, 23: 1-23.
- HRDLICKA (A.), 1926. The Rhodesian Man. *American Journal of Physical Anthropology*, 9: 173-204.
- HUBLIN (J.J.), 1978a. *Le torus occipital transverse et les structures associées: évolution dans le genre Homo*. Thèse de 3ème cycle. Université P. et M. Curie, Paris VI (inédit).

- HUBLIN (J.J.), 1978b. Quelques caractères apomorphes du crâne néandertalien et leur implication phylogénétique. *Compte Rendu de l'Académie des Science, série D*, 923-926.
- HUBLIN (J.J.), 1978c. Anatomie du centre de l'écaille de l'occipital, le problème de l'inion. *Cahiers d'Anthropologie* (Paris), 2: 65-83.
- HUBLIN (J.J.), 1983. Les superstructures occipitales chez les prédécesseurs d'*Homo erectus* en Afrique: quelques remarques sur l'origine du torus occipital transverse. *Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris*, 10: 103-112.
- HUBLIN (J.J.), 1985. Human fossils from the North African Middle Pleistocene and the origine of *Homo sapiens*. In: Liss A.R. (Ed.), *Ancestors: the hard evidence*, pp. 283-288.
- HUBLIN (J.J.), 1986. Some comments on the diagnostic features of *Homo erectus* in Fossil Man — New facts, new ideas. *Anthropos*, (Brno), 23: 175-187.
- HUBLIN (J.J.), 1989. Les origines de l'Homme moderne: Europe occidentale et Afrique du Nord. In: Chiarelli (Ed.), *Hominidae, Proceedings of the 2nd International Congress of Human Paleontology*. Editoriale Jaca Book, Milan, pp. 423-430.
- HUBLIN (J.J.), 1991. *L'émergence des Homo sapiens archaïques: Afrique du nord-ouest et Europe occidentale*. Thèse d'état. Université de Bordeaux I (inédit).
- HUBLIN (J.J.), TILLIER (A.M.), 1991. Gradualisme et rupture. In: Hublin J.J., Tillier A.M. (Eds.), *Aux origines d'Homo sapiens*. Presses Universitaire de France, Paris, pp. 291-327.
- HUXLEY (J.S.), 1940. *The new systematics*. Oxford University Press, London, 648 p.
- HUXLEY (J.S.), 1957. The three types of evolutionary process. *Nature*, 180: 454-455.
- HUXLEY (J.S.), 1958. Evolutionary processes and taxonomy with special references to grades. In: Hedberg O. (Ed.), *Systematics of today*, Uppsala Universitats Årsskrift, 6: 21-39.
- HYODO (M.), WATANABE (N.), SUNATA (W.), SUSANTO (E.E.), WAHYONO (H.), 1993. Magnetostratigraphy of hominid fossil bearing formations in Sangiran and Modjokerto, Java. *Anthropological Science*, 101: 157-186.
- ISAAC (G.L.), LEAKEY (R.E.F.), BEHRENSMEYER (A.K.), 1971. Archaeological traces of early hominid activities, east of Lake Rudolf, Kenya. *Science*, 173: 1129-1134.
- ITHARA (M.), SHIBASAKI (T.), SODIJONO, HAYASHI (T.), FURUYAMA (K.), 1985a. Outline of hominid fossil-bearing formations at Sonde, Ngandong and Kedungbrubus. *Quaternary Geology of the Hominid Fossil Bearing Formations in Java*, 11-44.

- ITHARA (M.), SODIJONO, KADAR (D.), SHIBASAKI (T.), KUMAI (H.), YOSHIKAWA (F.), AZIZ (F.), SOERADI (T.), WIKARNO, KADAR (A.P.), HASIBUAN (F.), KAGEMORI (Y.), 1985b. Geology and stratigraphy of the Sangiran area. *Quaternary Geology of the Hominid Fossil Bearing Formations in Java*, 63-67.
- JACOB (T.), 1965. The paramastoïd crest in Indonesian skulls. *Anthropologica*, n.s. 7: 239-347.
- JACOB (T.), 1967a. Recent *Pithecanthropus* finds in Indonesia. *Current Anthropology*, 8: 501- 505.
- JACOB (T.), 1967b. *The racial history of the Indonesian region*. Drukkerij Neerlandia, Utrecht, 386 p.
- JACOB (T.), 1976. Early populations in the Indonesian region. In: Kirk R.L., Thorne A.G. (Eds.), *The origins of the Australians*. Australian Institut of Aboriginal Studies, Camberra, pp. 81-93.
- JACOB (T.), 1977. Evolution of Man in southeast Asia. *Journal of the Medical Sciences*, 9: 175-186.
- JACOB (T.), 1978. The puzzle of Solo man. *Modern Quaternary Research in Southeast Asia*, 4: 31-40.
- JACOB (T.), 1980. The *Pithecanthropus* of Indonesia: phenotype, genetics and ecology. In: Königsson L.K. (Ed.), *Current arguments on early Man*. Pergamon Press, pp. 170-179.
- JACOB (T.), 1982. *Meganthropus, Pithecanthropus* and *Homo sapiens* in Indonesia: evidence and problems. Colloques internationaux du CNRS, 599: 81-84.
- JACOB (T.), 1983. Early man in Indonesia: the «defossilization» of human fossils. *Canadian Journal of Anthropology / Revue Canadienne d'Anthropologie*, 3: 191-194.
- JACOB (T.), 1984. The fossil skull cap from Sambungmachan and its implication to human evolution. *Berkala Bioanthropologi Indonesia*, 1: 19-27.
- JACOB (T.), CURTIS (G.H.), 1971. Preliminary potassium-argon dating of early man in Java. Contributions University of California. *Archeological Dating Facility*, 12: 50.
- JAEGER (J.J.), 1973. Un Pithécantrophe évolué. *La Recherche*, 39: 1006-1007.
- JAEGER (J.J.), 1975. Découverte d'un crâne d'Hominidé dans le Pléistocène moyen du Maroc. Colloque international CNRS n° 218, Paris, 4-9 juin 1973. *Problèmes actuels de Paléontologie: Evolution des Vertébrés*, 897-902.
- JELINEK (J.), 1978. Comparison of Mid-pleistocene evolutionary process in Europe and in South-East Asia. *Proc. Symp. Natur. Select. Liblice. Csav*, Prague, 251-267.

- JELINEK (J.), 1981. Was *Homo erectus* already *Homo sapiens*? In: Ferembach D. (Ed.), *Les processus de l'hominisation*, CNRS, Paris, pp. 85-89.
- JOHANSON (D.), EDEY (M.), 1983. *Lucy, une jeune femme de 3 500 000 ans*, Robert Laffont Edition, 367 p.
- JOHANSON (D.C.), MASAO (F.T.), ECK (G.G.), WHITE (T.D.), WALTER (R.C.), KIMBEL (W.H.), ASFAW (B.), MANEGA (P.), NDESSOKIA (P.), SUWA (G.), 1987. New partial skeleton of *Homo habilis* from Olduvai Gorge, Tanzania. *Nature*, 327 : 205-209.
- KENNEDY (G.E.), 1991. On the autapomorphic traits of *Homo erectus*. *Journal of Human Evolution*, 20 : 355-371.
- KENNEDY (K.A.R.), SONAKIA (A.), CHIMENT (J.), VERMA (K.K.), 1991. Is the Narmada hominid an Indian *Homo erectus*? *American Journal of Physical Anthropology*, 86 : 475-496.
- KIMBEL (W.H.), 1991. Species, species concepts and hominid evolution. *Journal of Human Evolution*, 20 : 355-371.
- KOENIGSWALD (G.H.R.) VON, 1936. Ein fossiler Hominide aus dem Altpleistocän Ostjovas. *De Ingenieur in Nederlandsch-Indië*, 8 : 149-157.
- KOENIGSWALD (G.H.R.) VON, 1940. *Neue Pithecanthropus Funde*, 1936-1938. Landsdrukkerij, Batavia, 173 p.
- KOENIGSWALD (G.H.R.) VON, 1968. Observation upon two *Pithecanthropus* mandibles from Sangiran. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen*, 71 : 99-101.
- KOENIGSWALD (G.H.R.) VON, 1973. *Australopithecus, Meganthropus and Ramapithecus*. *Journal of Human Evolution*, 2 : 487.
- KOENIGSWALD (G.H.R.) VON, 1975. Early man in Java: catalogue and problems. In: Tuttle R.H. (Ed.), *Paleontology*, pp. 303-309.
- KOKKOROS (P.), KANELIS (A.), 1960. Découverte d'un crâne d'Homme Paléolithique dans la péninsule chalcidique. *L'Anthropologie*, 64 : 438-446.
- KURTEN (B.), POULIANOS (A.N.), 1977. New stratigraphic and faunal material from Petralona cave, with special reference to the Carnivora. *Anthropos* (Athènes), 4 : 47-130.
- LAMPL (M.), 1993. Croissance saltatoire chez le nourisson. *Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris*, 5 : 53-60.
- LEAKEY (L.S.B.), 1966. *Homo habilis, Homo erectus* and the Australopithecines. *Nature*, 209 : 1279-1281.
- LEAKEY (M.D.), 1971. *Olduvai Gorge*. Excavations in Beds I and II, 1960-1963. vol. 3, Cambridge University Press, 569 p.
- LEAKEY (M.D.), HAY (R.L.), 1982. The chronological positions of the fossil hominids of Tanzania. In: Lumley de H. (Ed.), *L'Homo erectus et la place de l'Homme de Tautavel parmi les Hominidés fossiles*. Ier Congrès international de Paléontologie Humaine, pré tirage, pp. 753-765.
- LEAKEY (R.E.F.), 1973a. Evidence for an advanced Plio-Pleistocene hominid from East Rudolf, Kenya. *Nature*, 242 : 447-450.
- LEAKEY (R.E.F.), 1973b. Further evidence of Lower Pleistocene hominids from East Rudolf, North Kenya, 1973. *Nature*, 248 : 653-656.
- LEAKEY (R.E.F.), LEAKEY (M.G.), BERHENSEMEYER (A.K.), 1978. The hominid catalogue. In: Leakey M.G., Leakey R.E. (Eds.), *Koobi Fora research project, 1: The fossil hominids and an introduction to their context, 1968-1974*. Clarendon Press, Oxford, pp. 86-182.
- LEAKEY (R.E.F.), WALKER (A.C.), 1976. *Australopithecus, Homo erectus* and the single species hypothesis. *Nature*, 261 : 572-574.
- LEAKEY (R.E.F.), WALKER (A.C.), 1985. Further hominids from the Plio-pleistocene of Koobi Fora formation, Kenya. *American Journal of Physical Anthropology*, 67 : 135-163.
- LE GROS CLARK (W. E.), 1964. *The fossil evidence for human evolution*, 2^{ème} Edition, University of Chicago Press, 498 p.
- LEIGH (S.R.), 1992. Cranial evolution in *Homo erectus* and early *Homo sapiens*. *American Journal of Physical Anthropology*, 87 : 1-13.
- LEINDERS (J.J.M.), AZIZ (F.), SONDAAR (P.Y.), DE VOS (J.), 1985. The age of the hominid-bearing deposits of Java : state of the art. *Geologie en Mijnbouw*, 64 : 167-173.
- LESTREL (P.E.), 1975. Hominid brain size versus time: revised regression estimates. *Journal of Human Evolution*, 5 : 207-212.
- LESTREL (P.E.), READ (D.W.), 1973. Hominid cranial capacity versus time: a regression approach, *Journal of Human Evolution*. 2 : 405-411.
- LI (X.), 1983. Le paléolithique inférieur en Chine du Nord. *L'Anthropologie*, 87 : 185-199.
- LIU (Z.C.), 1983. Le remplissage de la grotte de l'Homme de Pékin, Choukoutien - Localité 1. *L'Anthropologie*, 87 : 163-176.
- LIPTAK (P.), 1969. On the evolutionary systematics of *Hominidae*. *Symposia Biologica Hungarica*, 8 : 107-111.

- LIEBERMAN (D.E.), WOOD (B.A.), PILBEAM (D.R.), 1996. Homoplasy and early *Homo* : an analysis of the evolutionary relationships of *H. habilis sensu stricto* and *H. rudolfensis*. *Journal of Human Evolution*, 30 : 97-120.
- LØVTRUP (S.), 1989. Recapitulation, epigenesis and heterochrony. *Géobios*, mém. spé. 12 : 269-281.
- LUMLEY (H.) DE, FOURNIER (A.), PARK (Y.C.), YOKOYAMA (Y.), DEMOUY (A.), 1984. Stratigraphie du remplissage pléistocène moyen de la Caune de l'Arago à tautavel, étude de huit carottages effectués de 1981 à 1983. *L'Anthropologie*, 88 : 5-18.
- LUMLEY (DE) (H.), LUMLEY (DE) (M.A.), 1971. Découvertes de restes humains anténéanderthaliens à la Caune de l'Arago (Tautavel, Pyrénées orientales). *Compte Rendu de l'Académie des Sciences*, série D, 272 : 1739-1742.
- LUMLEY (DE) (M.A.), 1976. Les Anté-Néandertaliens dans le sud. In : De Lumley H. (Ed.), *La préhistoire française. Civilisations paléolithiques et mésolithiques*. t. 1. Edition C.N.R.S., Paris, pp. 547-560.
- LUMLEY (DE) (M.A.), SONOKIA (A.), 1985. Contexte stratigraphique et archéologique de l'homme de la Narmada, Hathorna, Madhya Pradesh, Inde. *L'Anthropologie*, 89 : 3-12.
- MAC INTOSCH (N.W.G.), LARNACH (S.L.), 1972. The persistence of *Homo erectus* traits in Australian aboriginal crania. *Archaeology and Physical Anthropology in Oceania*, 7 : 1-7.
- MAIER (W.O.), NKINI (A.T.), 1985. The phylogenetic position of Olduvai hominid 9 especially as determined from basicranial evidence. In : Liss A.R. (Ed.), *Ancestors : the hard evidence*, pp. 249-254.
- MAGLIO (V.J.), 1971. Vertebrate faunas from Kubi Algi, koobi Fora and Ileret areas. East Rudolf, Kenya. *Nature*, 231 : 248-249.
- MANN (A.), TRINKAUS (E.), 1974. Neandertal and Neandertal-like fossils from the Upper Pleistocene. *Yearbook of Physical Anthropology*, 17 : 169-193.
- MARTIN (R.), SALLER (K.), 1959. *Lehrbuch der Anthropologie in systematischer Darstellung mit besonderer Berücksichtigung der anthropologischen Methoden*. G. Fischer Verlag, Stuttgart, 1116 p.
- MASLIN (T.P.), 1952. Morphological criteria of phyletic relationships. *Systematic Zoology*, 1 : 48-70.
- MATILE (L.), TASSY (P.), GOUJET (D.), 1987. *Introduction à la systématique zoologique*. Biosystema 1, Société française de systématique, Paris, 116 p.

- MATSU'URA (S.), AZIZ (F.), WATANABE (N.), 1992. Probable chronological positions of two additional mandibule specimens of the Sangiran hominids. *Journal of the Anthropological Society of Nippon*, 100 : 154-187.
- MAUREILLE (B.), 1994. *La face chez Homo erectus et Homo sapiens : recherche sur la variabilité morphologique et métrique*. Thèse de doctorat de l'Université de Bordeaux I (inédit).
- MAYR (E.), 1950. Taxonomic categories in fossil hominids. *Cold Springs Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 25 : 109-118 ;
- MAYR (E.), 1957. Species concepts and definitions. In : Mayr E. (Ed.), *The species problem*. American Association of Advanced Science Publications, 50 : 1-22.
- MAYR (E.), 1969. *Principles of systematic zoology*. Mc Graw-Hill, New York, 431 p.
- MAYR (E.), 1974. Cladistic analysis or cladistic classification ? *Zeitschrift für zoologische Systematik und Evolutionforschung*, 2 : 94-128.
- MAYR (E.), 1981. Biological classification : toward a synthesis of opposing methodologies. *Science*, 214 : 510-516.
- MAYR (E.), 1986. La systématique évolutionniste et les quatre étapes du processus de classification. In : Tassy P. (Ed.), *L'ordre et la diversité du vivant*. Fayard, Fondation Diderot, Paris, pp. 143-160.
- MELLARS (P.), 1986. A new chronology for the French Mousterian period. *Nature*, 322 : 410-411.
- MERCIER (N.), 1992. *Apport des méthodes de datations radionucléaires à l'étude du peuplement préhistorique de l'Europe et du Proche-Orient au cours du Pléistocène supérieur*. Thèse de l'Université de Bordeaux I (inédit).
- MERCIER (N.), VALLADAS (H.), BAR-YOSSEF (O.), VANDERMEERSCH (B.), STRINGER (C.B.), JORON (J.L.), 1993. Thermoluminescence date for the mousterian burial site of Es-Skhùl, Mt. Carmel. *Journal of Archaeological Science*, 20 : 169-174 ;
- MILLER (J.A.), 1991. Does brain size variability provide evidence of multiple species in *Homo habilis* ? *American Journal of Physical Anthropology*, 84 : 385-398.
- MICKEVICH (M.F.) ET JOHNSON (M.S.), 1976. Congruence between morphological and allozyme data in evolutionary inference and character evolution. *Systematic Biology*, 25 : 260-270.
- MONAHAN (C.M.), 1996. New zooarcheological data from Bed II, Olduvai Gorge, Tanzania : implications for hominid behaviour in the early Pleistocene. *Journal of Human Evolution*, 3 : 93-128.

- MOSIMAN (J.E.), JAMES (F.C.), 1979. New statistical methods for allometry with application for Florida red-winged blackbirds. *Evolution*, 33 : 144-159.
- MURRILL (R.I.), 1981. *Petralona Man*. Thomas C.C. Publisher, 875 p.
- MTURI (A.A.), 1976. New hominid from lake Ndutu, Tanzania. *Nature*, 262 : 484-485.
- NARA (T.), 1994. *Étude de la variabilité de certains caractères métriques et morphologiques des néandertaliens*. Thèse de doctorat de l'Université de Bordeaux I (inédit).
- NELSON (G.), 1973. The higher-level phylogeny of vertebrates. *Systematic Zoology*, 22 : 87-91.
- NELSON (G.), 1978. Ontogeny, phylogeny and the biogenetic law. *Systematic Zoology*, 27 : 324-345.
- NELSON (G.), PLATNICK (N.), 1981. *Systematics and biogeography, cladistics and vicariance*. Columbia University Press, New York, 168 p.
- OAKLEY (P.), 1960. The dating of Broken Hill (Rhodesian Man). *Hundert Jahre Neanderthaler 1856-1956*, Düsseldorf, pp. 265-266.
- OLIVIER (G.), 1974. Les corrélations structurales de la voûte du crâne. *L'Anthropologie (Paris)*, 78 : 553-588.
- OPPENORTH (W.F.F.), 1932. *Homo (javanthropus) soloensis*, en Plistocene mensch van Java. *Wetenschappelijke Medische Dienst Mijnbouw Nederlandsch Indië*, 20 : 49-74.
- PARTRIDGE (T.C.), 1973. Geomorphological dating of cave openings at Makapansgat, Sterkfontein, Swartkrans and Taung. *Nature*, 246 : 75-79.
- PARTRIDGE (T.C.), 1982. The chronological positions of the fossil hominids of Southern Africa. In : Lumley H. de (Ed.), *l'Homo erectus et la place de l'Homme de Tautavel parmi les Hominidés fossiles*. 1^{er} Congrès international de Paléontologie humaine, préirage, pp. 617-675.
- PATTERSON (C.), ROSEN (D.E.), 1977. Review of Ichthyodectiform and other Mesozoic Teleostfishes and the theory and practice of classifying fossils. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 185 : 81-172.
- PICQ (P.), 1983. *L'articulation temporo-mandibulaire des Hominidés fossiles : anatomie comparée, biomécanique, évolution, biométrie*. Thèse de 3^{ème} cycle de l'Université Pierre et Marie Curie, Paris VI (inédit).
- PILBEAM (D.), GOULD (S.J.), 1974. Size and scaling in human evolution. *Science*, 186 : 892-901.

- PIVETEAU (J.), 1982. La place de l'*Homo erectus* dans le phénomène de l'hominisation. In : Lumley H. de (Ed.), *l'Homo erectus et la place de l'Homme de Tautavel parmi les Hominidés fossiles*. 1^{er} Congrès international de Paléontologie humaine, préirage, pp. 5-18.
- POPE (G.G.), CRONIN (J.E.), 1984. The Asian hominidae. *Journal of Human Evolution*, 13 : 377-396.
- POPE (G.G.), 1992. Craniofacial evidence for the origin of modern humans in China. *Yearbook of Physical Anthropology*, 35 : 243-298.
- POPPER (K.R.), 1973. *La logique de la découverte scientifique*. Payot, Paris, 668 p.
- POPPER (K.R.), 1978. *La connaissance objective*. Editions complexe, Bruxelles, 432 p.
- POULIANOS (A.N.), 1967. The place of the Petralonian man among Palaeoanthropoids. *Anthropos (Brno)*, 11 : 216-221.
- RAK (Y.), KIMBEL (W. H.), HOVERS (E.), 1994. A neandertal infant from Amud cave, Israël. *Journal of Human Evolution*, 26 : 313-321.
- RAYNAL (J.P.), 1990. Essai de datation directe. In : Raynal J.P., Pautrat Y. (Eds.), *La Chapelle-aux-Saints et la préhistoire en Corrèze*. Bordeaux, La Nef, pp. 43-46.
- READ (D.W.), 1990. From multivariate to qualitative measurement : representation of shape. *Human Evolution*, 5 : 417-429.
- REED (K.E.), 1997. Early hominid evolution and ecological change through the African Plio-Pleistocene. *Journal of Human Evolution*, 32 : 289-322.
- RIGHTMIRE (P.), 1979. Cranial remains from *Homo erectus* from bed II and IV, Olduvai Gorge, Tanzania. *American Journal of Physical Anthropology*, 51 : 99-116.
- RIGHTMIRE (P.), 1983. The lake Ndutu cranium and early *Homo sapiens* in Africa. *American Journal of Physical Anthropology*, 61 : 245-254.
- RIGHTMIRE (P.), 1984. Comparisons of *Homo erectus* from Africa and southeast Asia. *Courier Forschung Institut Senckenberg*, 69 : 83-98.
- RIGHTMIRE (P.), 1986a. Problèmes dans la classification des *Homo* du Pléistocène moyen. Les restes humains de Tautavel comparés aux Hominidés provenant du lac Ndutu et de Broken Hill. *L'Anthropologie*, 90 : 483-493.
- RIGHTMIRE (P.), 1986b. Species recognition and *Homo erectus*. *Journal of Human Evolution*, 15 : 823-826.

- RIGHTMIRE (P.), 1990. *The evolution of Homo erectus. Comparative anatomical studies of an extinct human species*, Cambridge University Press, Cambridge, 669 p.
- RIGHTMIRE (P.), 1991. L'évolution d'*Homo erectus*: stase ou gradualisme In: Hublin J.J., Tillier A.M. (Eds.), *Aux origines d'Homo sapiens*, Presse Universitaires de France, pp. 75-95.
- RIGHTMIRE (P.), 1995. Diversity within the genus Homo. In Vrba E., Denton G., Partridge T., Burckle L. (Ed) *Paleoclimate and evolution, with emphasis on human origins*. pp. 483-492.
- ROBINSON (J.T.), 1967. Variation and the taxonomy of the early hominids. *Evolutionary Biology*, 1: 69-100.
- ROSEN (D.E.), 1984. Hierarchies and history. In: Pollard J.W. (Ed.), *Evolutionary theory: paths into the future*. Wiley and sons, New York, pp. 34-47.
- SANTA LUCA (A. P.), 1978. A re-examination of presumed Neanderthal-like fossils. *Journal of Human Evolution*, 4: 619-636.
- SANTA LUCA (A.P.), 1980. *The Ngandong Fossil Hominids: a comparative study of a far eastern Homo erectus group*, Yale University Publications in Anthropology, New Haven, number 78, 223 p.
- SARTONO (S.), 1964. On a new find of another Pithecanthropus skull: an announcement. *Bulletin of the Geological Survey of Indonesia*, 1: 1-5
- SARTONO (S.), 1968. Early Man in Java: *Pithecanthropus* skull VII, a male specimen of *Pithecanthropus erectus* (I). *Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen*, Amsterdam, serie B, 71: 396-422.
- SARTONO (S.), 1971. Observations on a new skull of *Pithecanthropus erectus* (*Pithecanthropus* VIII) from Sangiran, Central Java. *Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen*, Amsterdam, serie B, 74: 185-194.
- SARTONO (S.), 1976. Genesis of the Solo terraces. *Modern Quaternary Research in Southeast Asia*, 2: 1-21.
- SARTONO (S.), 1982. Characteristics and chronology of early men in Java. In: Lumley H. de (Ed.) *l'Homo erectus et la place de l'Homme de Tautavel parmi les Hominidés fossiles*. 1^{er} Congrès international de Paléontologie humaine, pré tirage, pp. 491-541.
- SARTONO (S.), 1991a. *Homo (Pithecanthropus) erectus*: le débat sans fin. *L'Anthropologie*, 95: 123-136.
- SARTONO (S.), 1991b. New *Homo erectus* skull from Ngawi, East Java: relation to Upper Pleistocene terraces in Java. *Indo-Pacific Prehistory Association Bulletin*, 11: 14-22.
- SARTONO (S.), GRIMAUD (D.), 1983. Les parétaux des pithécanthropes Sangiran 12 et Sangiran 17. *L'Anthropologie*, 87: 475-482.
- SCHAEFFER (B.), HECHT (M.), ELDRIDGE (N.), 1972. Phylogeny and paleontology. In: Dobzhansky Th. (Ed.), *Evolutionary biology*, 6: 31-46.
- SCHWALBE (G.), 1901. Der Neanderthalschädel. *Bonner Jahrbücher, Jahrbücher des Vereins von Altertumsfreunden in Rheinlande*, 106: 1-71.
- SCHWALBE (G.), 1904. *Die Vorgeschichte des Menschen*. Braunschweig (Friedrich Vieweg), p. 273.
- SÉMAH (A.M.), SÉMAH (F.), DJUBIANTONO (T.), 1993. Les grands sites fossilifères de Java. *Les dossiers de l'archéologie*, 184: 20-25.
- SÉMAH (F.), 1986. Le peuplement ancien de Java. Ebauche d'un cadre chronologique. *L'Anthropologie*, 90: 359-400.
- SÉMAH (F.), SARTONO (S.), ZAIM (Y.), DJUBIANTONO (T.), 1980. Premiers résultats concernant l'étude paléomagnétique de la partie ouest du dôme de Sangiran (Java, Indonésie). *Compte Rendu de l'Académie des Sciences*, série D, 290: 477-480.
- SÉMAH (F.), SÉMAH (A.M.), DJUBIANTONO (T.), SIMANJUNTAK (H.T.), 1992. Did they also make tools? *Journal of Human Evolution*, 23: 439-446.
- SIMONS (E.L.), PILBEAM (D.R.), 1965. Preliminary revision of the Dryopithecinae (Pongidae, Anthroipoidea). *Folia Primatologia*, 3: 81-152.
- SIMPSON (G.G.), 1951. The species concept. *Evolution*, 5: 285-293.
- SIMPSON (G.G.), 1961. *Principles of animal taxonomy*, Columbia University Press, New York, 488 p.
- SINGER (R.), 1958. The Rhodesian, Florisbad and Saldanha skulls. In: *Hundert Jahre Neanderthaler 1856-1956*. Kemink en Zoon, Utrecht, pp. 52-62.
- SMITH (F.H.), 1976. A fossil hominid frontal from Velika Pecina (Croatia) and a consideration of Upper Pleistocene hominids from Yugoslavia. *American Journal of Physical Anthropology*, 44: 127-134.
- SMITH (F.H.), RANYARD (G.C.), 1980. Evolution of the supraorbital region in upper Pleistocene fossil hominids from south-central Europe. *American Journal of Physical Anthropology*, 53: 589-609.
- SNEATH (P.H.A.), SOKAL (R.R.), 1973. *Numerical taxonomy, the principles and practice of numerical classification*, Freeman, San Francisco, 264 p.

- SOHN (S.), WOLPOFF (M. H.), 1993. Zuttiyeh face : view from the East. *American Journal of Physical Anthropology*, 91 : 325-347.
- SOKAL (R.R.), SNEATH (P.H.A.), 1963. *Principles of numerical taxonomy*. Freeman, San Francisco, 472 p.
- SOLECKI (R.S.), 1960. Three adult Neanderthal skeletons from Shanidar, northern Iraq. *Annual Report of the Smithsonian Institution for 1959*, 603-635.
- SONOKIA (A.), 1985. Early *Homo* from Narmada valley, India. In: Liss A.R. (Ed.), *Ancestors: the hard evidence*, 334-338.
- SPENCER (L.M.), 1997. Dietary adaptations of Plio-Pleistocene Bovidae : implications for hominid habitat use. *Journal of Human Evolution*, 32 : 201-228.
- SPITERY (J.), 1982. Le frontal de l'Homme de Tautavel. In: Lumley H. de (Ed.), *l'Homo erectus et la place de l'Homme de Tautavel parmi les Hominidés fossiles*. 1^{er} Congrès international de Paléontologie humaine, pré tirage, pp. 21-61.
- SPITERY (J.), 1985. Evolution de l'os frontal chez les hominidés fossiles. *L'Anthropologie*, 89 : 63-74.
- STANLEY (S.), 1992. An ecological theory for the origin of Homo. *Paleobiology*, 18 : 237-257.
- STEWART (T.D.), 1959. The restored Shanidar 1 skull. *Annual Report of the Smithsonian Institution for 1958*, pp. 473-478.
- STRAIT (D.S.), MONIZ (M.A.), STRAIT (P. T.), 1996. Finite mixture coding : a new approach to coding continuous characters. *Systematic Biology*, 45 : 67-78.
- STRAIT (D.S.), GRINE (F.E.), MONIZ (M.A.), 1997. A reappraisal of early hominid phylogeny. *Journal of Human Evolution*, 32 : 17-82.
- STRINGER (C.B.), 1983. Some further notes on the morphology and dating of Petralona Hominid. *Journal of Human Evolution*, 12 : 731-742.
- STRINGER (C.B.), 1984. The definition of *Homo erectus* and the existence of the species in Africa and Europe. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 69 : 131-143.
- STRINGER (C.B.), 1986. The credibility of *Homo habilis*. In: Wood (Ed.), *Major Topics in Primate and Human Evolution*. Cambridge University Press, pp. 266-294.
- STRINGER (C.B.), 1987. A numerical cladistic analysis for the genus *Homo*. *Journal of Human Evolution*, 16 : 135-146.

- STRINGER (C.B.), 1991. *Homo erectus* et « *Homo sapiens* archaïque » peut-on définir *Homo erectus* ? In: Hublin J.J., Tillier A.M. (Eds.), *Aux origines d'Homo sapiens*, Presses Universitaires de France, pp. 51-74.
- STRINGER (C.B.), HUBLIN (J.J.), VANDERMEERSCH (B.), 1984. The origin of anatomically modern humans in Western Europe. In: Smith F.H., Spencer F. (Eds.), *The origins of modern humans, a world survey of the fossil evidence*, A.R. Liss, New York, pp. 51-136.
- STRINGER (C.B.), GRÜN (R.), SCHWARCZ (H.P.), GOLDBERG (P.), 1989. ESR dates for the Hominid burial site of Es Skhùl in Israël. *Nature*, 338 : 756-758.
- SUZUKI (H.), 1970. The skull of the Amud man. In: Suzuki H., Takai F. (Ed.), *The Amud Man and his cave site*. University of Tokyo, pp. 123-206.
- SUZUKI (M.), WIKARNO, BUDISANTOSO, SAEFUDIN (I.), ITHARA (M.), 1985. Fission track ages of pumice tuff, tuff layers and javites of Hominids fossil bearing formations in Sangiran area, Central Java. *Quaternary Geology of the Hominid Fossil Bearing Formations in Java* : 309-357.
- SWISHER (C.C.), CURTIS (G.H.), JACOB (T.), GETTY (A.G.), SUPRIJO (A.), WIDIASMORO, 1994. Age of the earliest known Hominids in Java, Indonesia. *Science*, 263 : 1118-1121.
- SWISHER (C.C.), RINK (W.J.), ANTON (S.C.), SCHWARCZ (H.P.), CURTIS (G.H.), SUPRIJO (A.), WIDIASMORO (1996). Latest *Homo erectus* of Java : potential contemporaneity with *Homo sapiens* in southeast Asia. *Science*, 274 : 1870-1874.
- SWOFFORD (D.L.), 1985. *PAUP. Phylogenetic Analysis Using Parsimony, version 3.1s*. Computer program distributed by the Illinois Natural History Survey. Champaign, Illinois, USA.
- SWOFFORD (D.L.), 1993. *PAUP. Phylogenetic Analysis Using Parsimony, version 3.1s*. Computer program distributed by the Illinois Natural History Survey. Champaign, Illinois, USA.
- TASSY (P.), 1986. *L'ordre et la diversité du vivant. Quel statut scientifique pour les classifications biologiques ?* Fondation Diderot, Fayard, Paris, 625 p.
- TASSY (P.), 1988. The classification of Proboscidea : how many cladistic classification ? *Cladistics*, 4 : 43-57.
- TASSY (P.), 1990. Phylogénie et classification des Proboscidea (Mammalia) : historique et actualité. *Annales de Paléontologie*, 76 : 159-224.
- TASSY (P.), 1991. *L'arbre à remonter le temps. Les rencontres de la systématique et de l'évolution*. C. Bourgois, Paris, 465 p.
- TASSY (P.), 1994. Ontogénie et analyse cladistique : Haeckel ou Nelson ? *Bulletin de la Société zoologique de France*, 119 : 149-158.

- TATTERSALL (I.), 1986. Species recognition in human paleontology. *Journal of Human Evolution*, 15 : 165-175.
- THIELE (K.), 1993. The holy grail of the perfect character : the cladistic treatment of morphometric data. *Cladistics*, 9 : 275-304.
- THOMA (A.), 1973. New evidence for the polycentric evolution of *Homo sapiens*. *Journal of Human Evolution*, 2 : 529-536.
- THORNE (A.), WOLPOFF (M.), 1992. L'évolution multirégionale de L'Homme. *Pour la Science*, 176 : 40-46.
- TILLIER (A.M.), 1983. Le crâne d'enfant d'Engis 2 : un exemple de distribution des caractères juvéniles, primitifs et néanderthaliens. *Bulletin de la société royale belge d'Anthropologie et de Préhistoire*, 94 : 51-75.
- TILLIER (A.M.), 1988. La place des restes de Devil's Tower (Gibraltar) dans l'ontogenèse des Néanderthaliens. *Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris*, 5 : 257-266.
- TILLIER (A.M.), 1995. Les plus anciens fossiles humains européens : le cas de la France. In : Bonifay E., Vandermeersch B. (Eds.), *Colloque : Les premiers européens Acte du 114ème Congrès National des Sociétés Savantes*. Edition C.P.H.S, Paris, pp. 291-297.
- TILLIER (A.M.), VANDERMEERSCH (B.), 1982. Le problème de la radiation géographique de *Homo erectus*. *Géobios*, mém. spécial 6 : 483-492.
- TOBIAS (P.V.T.), 1965. Early man in East Africa. *Science*, 149 : 22-33.
- TOBIAS (P.V.T.), 1971 *The brain in hominid evolution*. Columbia Press, New York, 254 p.
- TOBIAS (P.V.T.), 1978. The earliest Transvaal members of the genus *Homo* with another look at some problems of hominid taxonomy and systematics. *Zeitschrift für Morphologie und Anthropologie*, 69 : 225-265.
- TOBIAS (P.V.T.), 1983. Recent advances in the evolution of the hominids with special reference to brain and speech. *Pontificiae Academie Scientiarum Scripta Varia*, 50 : 85-140.
- TOBIAS (P.V.T.), 1991. *Olduvai Gorge, vol. 4*. Cambridge University Press, Cambridge, 998 p.
- TOBIAS (P.V.T.), VON KOENIGSWALD (F.), 1964. A comparison between the Olduvai hominids and those of Java and some implications for hominid phylogeny. *Nature*, 204 : 515-518.
- TRINKAUS (E.), 1983. *The Shanidar Neandertals*. Academic Press, New York, 373 p.
- TRINKAUS (E.), 1991. Les Hommes fossiles de la grotte de Shanidar, Irak : évolution et continuité parmi les hommes archaïques tardifs du Proche-Orient. *L'Anthropologie*, 95 : 535-572.
- TURNER (A.), CHAMBERLAIN (A.), 1989. Speciation, morphological change and the status of African *Homo erectus*. *Journal of Human Evolution*, 18 : 115-130.
- VANDERMEERSCH (B.), 1965. Position stratigraphique et chronologique relative des restes humains du Paléolithique moyen dans le Sud-Ouest de la France. *Annales de Paléontologie*, 51 : 69-126.
- VANDERMEERSCH (B.), 1976. Les Néandertaliens en Charente. In : de Lumley H. (Ed.) *La Préhistoire française, tome I. Civilisations paléolithiques et mésolithiques*. édition du CNRS, Paris, pp. 584-587.
- VANDERMEERSCH (B.), 1981. *Les hommes fossiles de Qafzeh (Israël)*. Cahiers de Paléontologie (Paléoanthropologie). Editions du C.N.R.S, Paris, 218 p.
- VANDERMEERSCH (B.), 1982a. The first *Homo sapiens sapiens* in the Near East. In : Ronen A. (Ed.), *The transition from lower to middle Palaeolithic and the origin of modern man*. Oxford, B.A.R., 151 : 297-299
- VANDERMEERSCH (B.), 1982b. L'Homme de Biache-Saint-Vaast : comparaison avec l'Homme de Tautavel. In : Lumley (Ed.), *L'Homo erectus et la place de l'Homme de Tautavel parmi les Hominidés fossiles*. 1^{er} Congrès international de Paléontologie humaine, préirage, pp. 894-900.
- VANDERMEERSCH (B.), 1989. L'origine de l'homme moderne : le point de vue du paléoanthropologue. In : *Hominidae. Proceedings 2nd International Congress of Human Paleontology* Jaca Book, Milan, 415-421.
- VLCEK (E.), 1986. Les anténéandertaliens en Europe centrale et leur comparaison avec l'Homme de Tautavel. *L'Anthropologie*, 90 : 503-513
- VONDRA (C.F.), JOHNSON (G.D.), BOWEN (B.E.), BEHRENSMEYER (A.K.), 1971. Preliminary stratigraphical studies of the East Rudolf Basin, Kenya. *Nature*, 231 : 245-248.
- VRBA (E.), 1980. Evolution, species and fossils : how does life evolve? *South African Journal of Science*, 76 : 61-84.
- VRBA (E.), 1982. Biostratigraphy and chronology, based particularly on *Bovidae*, of southern hominid-associated assemblages : Makapansgat, Sterkfontein, Taung, Krondraai, Swartkrans ; also Elandsfontein (Saldanha), Broken Hill (now Kabwe) and Cave of Hearsh. In : Lumley H. de (Ed.), *L'Homo erectus et la place de l'Homme de Tautavel parmi les Hominidés fossiles*. 1^{er} Congrès international de Paléontologie humaine, préirage, pp. 707-752.

- VRBA (E.), 1995. The fossil record of African Antelopes (Mammalia, Bovidae) in relation to human evolution and paleoclimate. In: Vrba E., Denton G., Partridge T., Burckle L. (Ed.), *Paleoclimate and evolution, with emphasis on human origins*. pp. 385-424.
- VRBA (E.), 1996. Climate, heterochrony and human evolution. *Journal of Anthropological Research*, 52: 1-28.
- WALKER (A.C.), 1981. The Koobi Fora and their bearing on the origins of the genus *Homo*. In: Sigmund, Cybulski J.S. (Eds.), *Homo erectus*, Papers in honor of Davidson Black, University Toronto Press, Toronto, pp. 193-215.
- WALKER (A.C.), LEAKEY (R.E.F.), 1978. The hominids of East Turkana. *Scientific American*, 239: 44-56.
- WALKER (A.C.), LEAKEY (R.E.F.), 1994. *The Nariokotome Homo erectus skeleton*. Springer Verlag, 364 p.
- WANG (D.), 1985. Découvertes récentes de restes humains fossiles en Chine. *L'Anthropologie*, 89: 135-139.
- WEIDENREICH (F.), 1940. The *torus occipitalis* and related structure and their transformations in the course of human evolution. *Bulletin of the Geological Society of China*, 19: 480-588.
- WEIDENREICH (F.), 1941. Observations on the form and proportions of the endocranial casts of *Sinanthropus pekinensis*, other hominids and great apes: a comparative study of brain size. *Palaeontologia sinica* (New series D), 7: 1-50.
- WEIDENREICH (F.), 1943. The skull of *Sinanthropus pekinensis* a comparative study. *Palaeontologia sinica* (New series D), 10: 1-484.
- WEIDENREICH (F.), 1945. The paleolithic child from Teshik-Tash cave in southern Uzbekistan (central Asia). *American Journal of Physical Anthropology*, 3: 151-162.
- WEIDENREICH (F.), 1951. Morphology of Solo man. *Anthropological Papers of the American Museum of Natural History*, 43: 205-322.
- WEINER (J.S.), CAMPBELL (B.G.), 1964. The taxonomic status of the Swanscombe skull. In: Ovey Cameron D. (Ed.), *The Swanscombe skull. A survey of research on a Pleistocene site*. Royal Anthropological Institute of Great Britain and Ireland, pp. 175-207.
- WHITE (T. D.), KIMBEL (W.H.), 1981. *Australopithecus africanus*: its phyletic position reconsidered. *South Africa Journal of Science*, 77: 445-470.
- WIDIANTO (H.), 1993. *Unité et diversité des hominidés fossiles de Java: présentation de restes humains fossiles inédits*. Thèse de doctorat du Muséum National d'Histoire Naturelle (inédit).
- WILEY (E.O.), 1978. The evolutionary species concept reconsidered. *Systematic Zoology*, 27: 17-26.
- WILEY (E.O.), SIEGEL-CAUSEY (D.), BROOKS (D.R.), FUNK (V. A.), 1991. *The complete cladist. A primer of phylogenetic procedures*. Museum of Natural History, Dyche Hall, the University of Kansas, Lawrence, Kansas, 364 p.
- WOLPOFF (M.H.), 1980. *Paleoanthropology*. Knopf, New York, 268 p.
- WOLPOFF (M.H.), 1991. *Homo erectus* et les origines de la diversité humaine. In: Hublin J.J., Tillier A.M. (Eds.), *Aux origines d'Homo sapiens*, Presses Universitaires de France, pp. 98-155.
- WOLPOFF (M. H.), SPUHLER (J.N.), SMITH (F. H.), RADOVIC (I.), POPE (G.), FRAYER (D. W.), ECKHARDT (R.), CLARK (G.), 1988. Modern human origins. *Science*, 241: 772-773.
- WOLPOFF (M. H.), THORNE (A.G.), JELINEK (J.), YINYUN (Z.), 1994. The case for sinking *Homo erectus*. 100 years of Pithecanthropus is enough! *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 171: 341-361.
- WOOD (B.A.), 1984. The origin of *Homo erectus*. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 69: 389-406.
- WOOD (B.A.), 1985. Early *Homo* in Kenya and its systematic relationships. In: Liss A.R. (Ed.), *Ancestors: the hard evidence*, pp. 206-214.
- WOOD (B.), 1991. *Koobi Fora research project*, vol. 4. Clarendon Press, Oxford, 1112 p.
- WOOD (B.A.), 1992a. Origin and evolution of the genus *Homo*. *Nature*, review article, 355: 667-669.
- WOOD (B.A.), 1992b. Early hominid species and speciation. *Journal of human Evolution*, 22: 351-365.
- WOOD (B.A.), 1994. Taxonomy and evolutionary relationships of *Homo erectus*. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 171: 159-165.
- WOODWARD (A.S.), 1921. A new cave man from Rhodesia, South Africa. *Nature*, 108: 371-372.
- WU (R.), 1983. Hominid fossils from China and their bearing on human evolution. *Canadian Journal of Anthropology / Revue Canadienne d'Anthropologie*, 3: 207-214.
- WU (R.), DONG (X.), 1983. Des fossiles d'*Homo erectus* découverts en Chine. *L'Anthropologie*, 87: 177-183.

- WU (R.), WU (X.), 1982. Comparison of Tautavel man with *Homo erectus* and early *Homo sapiens* in China. In : Lumley (Ed.), *L'Homo erectus et la place de l'Homme de Tautavel parmi les Hominidés fossiles. 1^{er} Congrès international de Paléontologie Humaine*, pré tirage, t. 2, pp. 605-616.
- WU (X.), 1991. Continuité évolutive des Hommes fossiles chinois. In : Hublin J.J., Tillier A.M. (Eds.), *Aux origines d'Homo sapiens*. Presses Universitaires de France, Paris, pp. 158-179.
- ZEITOUN (V.), 1996. Cladistique et paléanthropologie : le cas de l'espèce *Homo erectus* (Dubois, 1894). Thèse de doctorat de l'Université de Bordeaux I, 333 p.
- ZEITOUN (V.) 2000. Adéquation entre changements environnementaux et spéciation humaine au Plio-pléistocène. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, 330 : 161-166.
- ZHOU (M.), LI (Y.), WANG (L.), 1982. Chronology of the chinese fossil hominids. In : Lumley H. de (Ed.), *L'Homo erectus et la place de l'Homme de Tautavel parmi les Hominidés fossiles. 1^{er} Congrès international de Paléontologie humaine*, pré tirage, pp. 593-604.

**LES ANNEXES I - II - IV
SONT DISPONIBLES SUR INTERNET
consulter: <http://www.ivry.cnrs.fr/deh>**

ANNEXE III

**MATRICE DES ÉTATS DE CARACTÈRES POUR
LES 68 TAXONS PRIS EN COMPTE**

Il est à noter que le taxon « homme moderne » regroupe 30 individus, le taxon *Pan troglodytes* regroupe 11 individus, le taxon *Gorilla gorilla* regroupe 10 individus. Ces individus ne se distinguent pas les uns des autres au sein de leur catégorie propre et présentent tous des états de caractères identiques.

ANNEXE V.

**LISTE DES CHANGEMENTS D'ÉTATS DE
CARACTÈRE AUX DIFFÉRENTS NŒUDS :
DIAGNOSE DES NOUVELLES ESPÈCES DÉCRITES**

Caractère : n° du caractère.

Pas : nombre de pas entre les états indiqués.

IC : indice de cohérence du caractère.

Changement de l'état « 2 » du caractère à l'état « 5 » du caractère : 2→5

⇒ caractère non ambigu ou fixe.

→ caractère ambigu ou homoplastique.

Nœud 63 → KNMER 3883

Diagnose d'*Homo okotensis* nov. sp.

1	1	0,167	0	⇒	1
14	1	0,111	0	→	1
15	1	0,111	0	→	1
18	1	0,250	2	→	1
19	1	0,143	0	→	1
27	1	0,375	0	⇒	2
28	1	0,167	1	⇒	0
29	1	0,182	1	→	2
31	1	0,333	1	⇒	2
34	1	0,167	0	→	1
37	1	0,083	0	→	1
49	1	0,167	1	⇒	0
53	1	0,154	0	⇒	1
63	1	0,167	0	→	1
66	1	0,154	2	⇒	1
69	1	0,333	1	⇒	0
77	1	0,111	1	→	0
83	1	0,143	0	⇒	1
85	1	0,167	0	⇒	1
88	1	0,167	0	⇒	1
89	1	0,286	1	→	0
91	1	0,167	0	⇒	1
96	1	0,250	1	⇒	0
97	1	0,286	1	→	2
110	1	0,182	1	⇒	2
111	1	0,125	0	⇒	1
118	1	0,333	0	⇒	4
120	1	0,231	2	→	3
127	1	0,250	1	⇒	0
133	1	0,200	0	⇒	1
135	1	0,167	1	→	0
137	1	0,182	2	→	1
141	1	0,125	0	→	1
145	1	0,273	0	→	1
151	1	0,429	4	→	3
157	1	0,400	3	⇒	2
158	1	0,455	3	→	2
159	1	0,500	3	⇒	5
160	1	0,250	3	→	2
161	1	0,300	2	⇒	1

162	1	0,444	3	⇒	2
166	1	0,235	2	⇒	3
170	1	0,417	3	→	1
172	1	0,462	3	⇒	2
175	1	0,250	3	⇒	2
180	1	0,222	2	⇒	1
197	1	0,333	2	⇒	1
198	1	0,385	3	⇒	2
203	1	0,143	1	⇒	0
209	1	0,375	3	⇒	2
217	1	0,800	4	→	3
218	1	0,400	1	⇒	2
221	1	0,667	4	⇒	3
236	1	0,600	0	→	5
237	1	0,214	3	→	2
243	1	0,333	2	⇒	1
263	1	0,545	0	⇒	2
265	1	0,308	1	→	2
266	1	0,429	3	⇒	2
279	1	0,250	2	→	0
285	1	0,333	1	→	2
293	1	0,231	1	→	2
327	1	0,333	3	→	2
334	1	0,400	0	→	2
371	1	0,333	0	⇒	1
383	1	0,800	2	⇒	3
384	1	0,286	2	⇒	1
392	1	0,500	0	⇒	1
395	1	0,286	1	⇒	0
396	1	0,500	0	⇒	1
404	1	0,429	0	⇒	3
411	1	0,429	0	→	1
429	1	0,400	1	⇒	4
432	1	0,500	0	⇒	1
433	1	0,250	5	→	4
434	1	0,300	0	⇒	2
435	1	0,222	2	⇒	1
453	1	0,385	3	⇒	2
455	1	0,429	3	→	2
468	1	0,250	1	⇒	0

Caractère	Pas	IC	Changement	
Nœud 64 → KNMER 3733				
Diagnose d'<i>Homo kenyaensis</i> nov. sp.				
4	1	0,133	1	⇒ 2
8	1	0,167	1	⇒ 0
9	1	0,167	2	⇒ 0
14	1	0,111	0	→ 1
15	1	0,111	0	→ 1
18	2	0,250	2	⇒ 4
22	1	0,200	0	⇒ 2
23	1	0,182	0	⇒ 2
31	1	0,333	1	⇒ 3
32	1	0,154	1	→ 2
34	1	0,167	0	→ 1
46	1	0,125	1	⇒ 0
51	1	0,182	2	→ 0
60	1	0,100	0	→ 1
67	1	0,333	1	⇒ 0
71	1	0,167	0	⇒ 1
75	1	0,091	0	⇒ 1
77	1	0,111	1	→ 0
80	1	0,125	0	⇒ 1
84	1	0,125	1	→ 0
94	1	0,200	1	⇒ 2
109	1	0,154	1	→ 0
119	2	0,182	3	⇒ 1
123	1	0,429	0	⇒ 2
132	1	0,167	0	⇒ 1
136	1	0,267	0	→ 2
139	1	0,250	1	⇒ 3
142	1	0,571	3	⇒ 4
149	1	0,273	2	→ 3
151	1	0,429	4	→ 2
159	1	0,500	3	⇒ 0
165	1	0,333	2	⇒ 3
166	2	0,235	2	⇒ 0
167	1	0,364	2	⇒ 3
176	1	0,400	3	→ 4
181	1	0,400	2	→ 1
182	1	0,444	2	⇒ 3
187	1	0,625	4	⇒ 3
196	1	0,286	1	→ 2

Caractère	Pas	IC	Changement	
202	2	0,333	2	⇒ 0
205	1	0,333	2	→ 3
211	1	1,000	0	→ 1
214	1	0,800	3	→ 2
230	1	0,444	0	→ 1
231	1	0,375	0	→ 1
233	1	0,714	0	→ 1
235	1	0,500	2	→ 1
236	1	0,600	0	→ 5
237	1	0,214	3	→ 2
238	1	0,667	1	⇒ 3
240	1	0,600	2	→ 3
256	1	0,500	0	⇒ 2
257	1	0,286	3	→ 4
268	1	0,300	1	⇒ 0
269	1	0,300	1	→ 2
270	1	0,429	1	⇒ 0
279	1	0,250	2	→ 0
282	1	0,600	3	⇒ 1
284	1	0,300	2	→ 1
286	1	0,333	0	→ 1
289	1	0,250	1	→ 0
293	1	0,231	1	→ 2
296	1	0,667	2	⇒ 1
299	1	0,545	2	→ 4
300	1	0,375	1	⇒ 2
301	2	0,267	1	→ 3
302	1	0,667	2	⇒ 1
313	1	0,667	0	⇒ 1
314	1	0,750	0	→ 1
316	1	0,400	0	⇒ 1
322	1	0,429	3	→ 2
323	1	0,667	2	→ 1
429	1	0,400	1	⇒ 3
436	1	0,400	3	⇒ 2
437	1	0,333	1	→ 2
438	1	0,600	3	→ 2
439	1	0,300	3	→ 2
452	1	0,417	3	⇒ 5

VALÉRY ZEITOUN

RÉVISION DE L'ESPÈCE
***HOMO ERECTUS* (DUBOIS, 1893)**

ANNEXES I - II - IV
(LES ANNEXES III ET V SONT PUBLIÉES DANS LE MÉMOIRE)

UTILISATION DES DONNÉES MORPHOLOGIQUES
ET MÉTRIQUES EN CLADISTIQUE,
RECONSIDÉRATION DU CAS *HOMO ERECTUS*

REAPPRAISAL OF THE SPECIES *HOMO ERECTUS* (DUBOIS, 1893)
USE OF MORPHOLOGIC AND METRIC DATA IN CLADISTIC
INVESTIGATION OF THE CASE OF *HOMO ERECTUS*

Adresse : Chaire de Paléanthropologie, Collège de France,
3 Rue d'Ulm, 75 006 Paris.
e-mail : zeitoun@mnhn.fr

ANNEXE I

VALEUR DES INDICES DANS LA POPULATION DE RÉFÉRENCE

LES INDICES DE TYPE I (ARC - CORDE / CORDE)

$N = 30$ — μ : MOYENNE — σ : ÉCART-TYPE

Sur l'os frontal :

Indices	caractère	Minimum	$\mu - \sigma$	Moyenne	$\mu + \sigma$	Maximum
biMnf	124	1,68	2,38	2,79	3,20	3,62
biFmt	125	0,15	0,16	0,18	0,20	0,22
biFt	126	0,06	0,08	0,10	0,12	0,17
biSst	127	0,10	0,14	0,16	0,19	0,21
biSph	128	0,29	0,31	0,34	0,37	0,42
BSst	129	0,03	0,05	0,06	0,08	0,11
BFt	130	0,06	0,07	0,08	0,09	0,13
BSph	131	0,12	0,13	0,14	0,16	0,18
BSg	132	0,05	0,07	0,09	0,12	0,15
BG	133	0,07	0,09	0,11	0,12	0,15
FtFmo	134	0,06	0,10	0,13	0,16	0,2
SgSst	135	0,05	0,07	0,09	0,11	0,13
SgFmt	136	0,05	0,07	0,08	0,10	0,11
GFt	137	0,03	0,04	0,05	0,07	0,09
GSph	138	0,09	0,12	0,15	0,18	0,23
GFmt	139	0,05	0,08	0,10	0,12	0,13
NFt	140	0,04	0,05	0,07	0,09	0,11
NSst	141	0,09	0,10	0,12	0,13	0,15

Sur l'os pariétal et sur l'os temporal :

Indices	caractère	Minimum	$\mu - \sigma$	Moyenne	$\mu + \sigma$	Maximum
BL	281	0,06	0,09	0,13	0,17	0,29
BK	282	0,13	0,15	0,17	0,20	0,24
BEn	283	0,10	0,15	0,18	0,21	0,26
BAst	284	0,17	0,19	0,22	0,25	0,28
LSst	285	0,14	0,15	0,18	0,21	0,26
SstSphn	286	0,01	0,04	0,06	0,09	0,13
KAst	287	0,03	0,05	0,07	0,09	0,11

Maquette, édition et mise en page :
Georgius J.A. Koppert
Muséum National d'Histoire Naturelle
Laboratoire d'Ecologie Générale
4 Av. du petit Château
F 91800 Brunoy

Sur l'os occipital :

Indices	caractère	Minimum	$\mu-\sigma$	Moyenne	$\mu+\sigma$	Maximum
LO	429	0,12	0,14	0,17	0,20	0,24
LIn	430	0,02	0,05	0,09	0,12	0,16
LAst	431	0,03	0,07	0,09	0,11	0,17
OpIn	432	0	0,05	0,08	0,12	0,15

LES INDICES DE TYPE II (CORDE / CORDE')

N = 30 — μ : MOYENNE — σ : ÉCART-TYPE

Sur l'os frontal :

Indices	caractère	Minimum	$\mu-\sigma$	Moyenne	$\mu+\sigma$	Maximum
SstB/SstG	142	0,50	0,62	0,73	0,84	0,94
SstB/SstN	143	0,48	0,60	0,71	0,82	0,90
SstSg/SstG	144	0,85	0,91	0,93	0,96	0,98
SstSg/SstN	145	0,89	0,88	0,91	0,93	0,96
SstB/SphSg	146	0,72	0,84	0,95	1,07	1,19
SstB/SphG	147	0,71	0,84	0,96	1,08	1,18
SstB/SphN	148	0,70	0,84	0,96	1,07	1,12
SstSg/SphG	149	1,07	1,13	1,22	1,30	1,41
SstSg/SphN	150	1,08	1,14	1,24	1,34	1,47
SstB/FtSg	151	0,94	1,13	1,30	1,46	1,59
SstB/FtG	152	0,78	1,07	1,24	1,41	1,53
SstB/FtN	153	0,89	1,06	1,21	1,36	1,50
SstB/FmtSg	154	0,81	0,96	1,11	1,25	1,35
SstB/FmtG	155	0,84	1,00	1,15	1,30	1,44
SstB/FmtN	156	0,85	1,03	1,18	1,34	1,49
SstSg/FmtG	157	1,33	1,39	1,47	1,56	1,61
SstSg/FmtN	158	1,35	1,43	1,52	1,61	1,71
SstG/FmtN	159	1,44	1,54	1,63	1,73	1,83
SphB/SphSg	160	1,21	1,30	1,39	1,49	1,54
SphB/SphG	161	1,19	1,28	1,38	1,48	1,54
SphB/SphN	162	1,17	1,29	1,40	1,51	1,59
SphSg/SphG	163	0,93	0,98	0,99	1,01	1,02
SphSg/SphN	164	0,97	0,99	1,00	1,02	1,05
SphB/SstSg	165	1,02	1,07	1,14	1,20	1,24
SphB/SstG	166	0,94	1,00	1,06	1,12	1,17
SphB/SstN	167	0,89	0,97	1,02	1,08	1,15
SphB/FtSg	168	1,64	1,77	1,89	2,02	2,15

Indices	caractère	Minimum	$\mu-\sigma$	Moyenne	$\mu+\sigma$	Maximum
SphG/FtN	169	0,99	1,19	1,29	1,38	1,51
SphB/FmtSg	170	1,47	1,53	1,61	1,69	1,77
SphB/FmtG	171	1,55	1,59	1,67	1,76	1,85
SphB/FmtN	172	1,58	1,63	1,73	1,82	1,9
SphSg/FmtG	173	1,06	1,12	1,21	1,29	1,38
SphSg/FmtN	174	1,05	1,16	1,24	1,33	1,42
FtB/FtSg	175	1,62	1,76	1,90	2,04	2,16
FtB/FtG	176	1,38	1,64	1,80	1,96	2,08
FtB/FtN	177	1,38	1,63	1,77	1,91	2,08
FtSg/FtG	178	0,90	0,93	0,97	1,00	1,07
FtSg/FtN	179	0,85	0,90	0,93	0,97	1,01
FtB/SstSg	180	1,03	1,07	1,14	1,21	1,34
FtB/SstG	181	0,96	1,00	1,07	1,13	1,23
FtB/SstN	182	0,93	0,96	1,03	1,09	1,21
FtSg/SstG	183	0,47	0,52	0,56	0,61	0,65
FtSg/SstN	184	0,47	0,50	0,54	0,59	0,62
FtB/SphSg	185	1,16	1,30	1,40	1,49	1,57
FtB/SphG	186	1,14	1,29	1,38	1,48	1,56
FtB/SphN	187	1,16	1,30	1,40	1,51	1,62
FtSg/SphG	188	0,62	0,67	0,73	0,79	0,89
FtSg/SphN	189	0,62	0,68	0,74	0,81	0,9
FtB/FmtSg	190	1,41	1,52	1,61	1,70	1,8
FtB/FmtG	191	1,48	1,57	1,68	1,78	1,89
FtB/FmtN	192	1,53	1,63	1,73	1,84	1,93
FtSg/FmtG	193	0,79	0,83	0,89	0,94	1
FtSg/FmtN	194	0,82	0,86	0,91	0,96	1,03
FtG/FmtN	195	0,86	0,88	0,96	1,05	1,33
FmtB/FmtSg	196	1,75	1,81	1,89	1,97	2,04
FmtB/FmtG	197	1,84	1,88	1,96	2,05	2,16
FmtB/FmtN	198	1,86	1,93	2,02	2,12	2,22
FmtB/SstSg	199	1,24	1,27	1,33	1,40	1,52
FmtB/SstG	200	1,10	1,18	1,24	1,30	1,39
FmtB/SstN	201	1,09	1,15	1,20	1,24	1,3
FmtSg/SstG	202	0,59	0,62	0,66	0,69	0,74
FmtG/SstN	203	0,55	0,58	0,61	0,65	0,69
FmtB/SphSg	204	1,44	1,54	1,63	1,73	1,78
FmtB/SphG	205	1,42	1,51	1,61	1,70	1,75
FmtB/SphN	206	1,44	1,53	1,64	1,75	1,84
FmtG/SphN	207	0,71	0,77	0,84	0,90	0,97
FmtB/FtSg	208	1,97	2,08	2,22	2,36	2,49
FmtB/FtG	209	1,79	1,99	2,13	2,26	2,36
FmtB/FtN	210	1,80	1,95	2,07	2,18	2,33
FmtSg/FtG	211	1,01	1,07	1,13	1,19	1,22
FmtSg/FtN	212	0,97	1,03	1,10	1,16	1,22
FmtG/FtN	213	0,93	0,99	1,05	1,11	1,17
biSst/biSph	214	0,03	0,10	0,15	0,19	0,24
biSst/biFt	215	0,03	0,10	0,15	0,19	0,24

Indices	caractère	Minimum	$\mu-\sigma$	Moyenne	$\mu+\sigma$	Maximum
biSst/biFmt	216	-0,20	0	0,05	0,12	0,19
biSst/biFmo	217	-0,10	0,02	0,10	0,18	0,25
biSst/biMnf	218	0,73	0,76	0,78	0,81	0,87
biSph/biFt	219	0	0,06	0,11	0,16	0,23
biSph/biFmt	220	-0,20	-0,10	0,01	0,09	0,15
biSph/biFmo	221	-0,10	0,01	0,08	0,15	0,21
biSph/biMnf	222	0,73	0,75	0,78	0,81	0,87
biFt/biFmt	223	-0,20	-0,20	-0,10	-0,10	0
biFt/biFmo	224	-0,20	-0,10	0	0,02	0,06
biFt/biMnf	225	0,69	0,72	0,75	0,78	0,84
SstSph/BN	226	0,27	0,29	0,38	0,47	0,57
SstSph/BG	227	0,28	0,32	0,40	0,49	0,59
SstSph/BSg	228	0,31	0,35	0,44	0,53	0,63
SphFt/SstFt	229	0,36	0,47	0,58	0,68	0,82
SphFt/BN	230	0,16	0,21	0,25	0,29	0,3
SphFt/BG	231	0,17	0,22	0,26	0,30	0,32
SphFt/BSg	232	0,18	0,24	0,29	0,33	0,35
SphFt/GN	233	1,69	2,26	2,99	3,71	4,78
FtFmt/SstFmt	234	0,22	0,29	0,36	0,42	0,51
FtFmt/SstFt	235	0,24	0,36	0,47	0,58	0,75
FtFmt/SphFt	236	0,47	0,68	0,81	0,95	1,15
FtFmt/SstSph	237	0,28	0,42	0,55	0,67	0,89
FtFmt/BN	238	0,14	0,17	0,20	0,24	0,26
FtFmt/BG	239	0,15	0,17	0,21	0,25	0,27
FtFmt/BSg	240	0,17	0,20	0,24	0,27	0,3
FtFmt/SgN	241	0,59	0,76	1,15	1,53	2,54
FtFmt/GN	242	1,51	1,79	2,40	3	4,2
SstFt/SstFmt	243	0,67	0,73	0,78	0,83	0,91
SstFt/FtFmt	244	1,33	1,66	2,24	2,81	4,12
SstFt/SphFt	245	1,23	1,43	1,79	2,15	2,8
SstFt/SphFmt	246	1,23	1,53	2	2,47	3,07
SstFt/SstSph	247	0,91	1,02	1,18	1,33	1,6
SstFt/BN	248	0,30	0,36	0,44	0,51	0,59
SstFt/BG	249	0,34	0,39	0,46	0,53	0,61
SstFt/BSg	250	0,37	0,43	0,51	0,59	0,7
SstFt/SgG	251	1,69	2,97	4,33	5,70	7,06
SphFmt/SstFt	252	0,32	0,41	0,52	0,64	0,81
SphFmt/BN	253	0,16	0,19	0,23	0,27	0,3
SphFmt/BG	254	0,17	0,19	0,24	0,28	0,32
SphFmt/BSg	255	0,19	0,21	0,26	0,31	0,35
SphFmt/GN	256	1,72	2,11	2,68	3,25	3,75
SstFmt/SstFt	257	1,10	1,20	1,29	1,38	1,5
SstFmt/FtFmt	258	1,97	2,30	2,89	3,47	4,53
SstFmt/BN	259	0,44	0,50	0,57	0,64	0,7
SstFmt/BG	260	0,44	0,52	0,59	0,67	0,73
SstFmt/BSg	261	0,48	0,57	0,65	0,73	0,79
SstFmt/SgG	262	2,50	3,80	5,61	7,42	9,6

Indices	caractère	Minimum	$\mu-\sigma$	Moyenne	$\mu+\sigma$	Maximum
SgG/BSg	263	0,07	0,08	0,13	0,18	0,27
BSg/BG	264	0,81	0,88	0,91	0,94	0,95
SgN/BSg	265	0,10	0,16	0,22	0,27	0,4
BSg/BN	266	0,77	0,84	0,87	0,90	0,92
GN/SgG	267	0,10	0,47	0,83	1,20	1,65
SgG/BG	268	0,07	0,08	0,12	0,15	0,22
SgG/SgN	269	0,39	0,48	0,57	0,66	0,71
SgG/BN	270	0,06	0,08	0,11	0,15	0,21
GN/SgN	271	0,11	0,33	0,45	0,58	0,65
SstSph/SstFt	272	0,62	0,73	0,86	0,98	1,1
SstSph/SstFmo	273	0,46	0,53	0,61	0,70	0,76
SstSph/SstFmt	274	0,49	0,58	0,66	0,75	0,81
SstFt/FtFmo	275	1,03	1,47	1,98	2,50	2,46
SstFmo/SstFmt	276	1,01	1,05	1,09	1,12	1,15
SstFmo/FtFmo	277	1,74	2,18	2,72	3,27	4,09
SstFmo/FtFmt	278	2,19	2,49	3,13	3,78	4,87
SphFt/FtFmt	279	0,87	1,01	1,28	1,55	2,12
FtFmo/FtFmt	280	1,00	1,06	1,16	1,26	1,47

Sur le pariétal :

Indices	caractère	Minimum	$\mu-\sigma$	Moyenne	$\mu+\sigma$	Maximum
BL/LSph	288	0,70	0,76	0,80	0,84	0,87
BL/LK	289	0,74	0,81	0,85	0,89	0,92
BL/SstK	290	1,90	2,30	2,75	3,20	3,51
BL/SstAst	291	0,94	0,96	1,02	1,09	1,17
BL/SphEn	292	1,19	1,28	1,43	1,58	1,91
BL/SphAst	293	0,98	1,04	1,10	1,22	1,26
BL/KEen	294	1,22	1,44	1,61	1,77	1,99
BL/KAst	295	1,06	1,16	1,26	1,37	1,5
LSst/LSph	296	0,67	0,86	0,91	0,97	0,98
LSst/SstEn	297	1,22	1,31	1,42	1,52	1,7
LSst/SstAst	298	0,95	0,99	1,20	1,40	2,22
LSst/SphEn	299	1,45	1,50	1,63	1,75	1,89
LSst/SphAst	300	1,03	1,20	1,29	1,37	1,4
LSst/KEen	301	1,56	1,70	1,88	2,07	2,3
LSst/KAst	302	1,19	1,33	1,43	1,53	1,58
SstSph/LK	303	0,22	0,26	0,33	0,40	0,48
SstSph/LEen	304	0,27	0,32	0,42	0,53	0,66
SstSph/LAst	305	0,34	0,38	0,52	0,65	0,79
SstSph/StEn	306	0,34	0,39	0,47	0,54	0,63
SstSph/StAst	307	0,26	0,31	0,40	0,50	0,71
SstSph/SphEn	308	0,35	0,44	0,55	0,66	0,8

Indices	caractère	Minimum	$\mu-\sigma$	Moyenne	$\mu+\sigma$	Maximum
SstSph/KAst	309	0,34	0,38	0,48	0,58	0,7
SphK/StSph	310	0,15	0,16	0,33	0,50	0,86
LAst/KAst	311	0,78	0,85	0,94	1,02	1,08
SphK/EnAst	312	0,18	0,31	0,53	0,74	0,99
EnK/LEn	313	0,45	0,61	0,70	0,78	0,85
EnK/LAst	314	0,56	0,72	0,82	0,92	1,02
EnK/SstEn	315	0,65	0,68	0,74	0,80	0,88
EnK/SstAst	316	0,48	0,56	0,62	0,69	0,78
EnK/KAst	317	0,60	0,71	0,76	0,81	0,85
BAst/LSph	318	0,91	0,95	0,98	1,01	1,05
BAst/LK	319	0,94	0,99	1,04	1,09	1,15
BAst/LEn	320	1,24	1,32	1,39	1,45	1,48
BAst/SstSph	321	2,12	2,64	3,33	4,02	4,73
BAst/SstK	322	2,33	2,80	3,34	3,90	4,71
BAst/SstEn	323	1,31	1,38	1,49	1,61	1,89
BAst/SstAst	324	1,15	1,20	1,25	1,30	1,38
BAst/SphAst	325	1,28	1,23	1,42	1,60	2,31
BAst/KEen	326	1,45	1,74	1,99	2,25	2,76
BAst/KAst	327	1,35	1,44	1,54	1,63	1,67
LAst/LSst	328	0,57	0,60	0,66	0,72	0,91
LAst/LEn	329	0,76	0,81	0,84	0,88	0,94
LAst/SstEn	330	0,74	0,80	0,91	1,02	1,23
LAst/SphEn	331	0,90	0,95	1,07	1,18	1,41

Sur le temporel :

Indices	caractère	Minimum	$\mu-\sigma$	Moyenne	$\mu+\sigma$	Maximum
EnAu/PoMs	332	0,67	0,85	0,99	1,13	1,26
EnAu/SPo	333	0,41	0,51	0,59	0,67	0,71
EnAu/APo	334	0,48	0,60	0,71	0,83	0,9
EnAu/SMs	335	0,26	0,32	0,37	0,42	0,44
EnAu/PMs	336	0,42	0,48	0,57	0,66	0,76
EnPo/AstAu	337	0,46	0,55	0,61	0,67	0,7
EnPo/AstPo	338	0,49	0,57	0,63	0,68	0,71
EnPo/AstMs	339	0,44	0,55	0,61	0,67	0,74
EnPo/AuMs	340	0,58	0,74	0,86	0,99	1,19
EnPo/AuS	341	0,50	0,61	0,69	0,78	0,87
EnPo/AuP	342	0,70	0,78	0,90	1,02	1,21
EnPo/PoMs	343	0,67	0,88	1,03	1,18	1,47
EnPo/SPo	344	0,45	0,54	0,62	0,69	0,77
PoK/AstAu	345	0,78	0,92	1,01	1,10	1,19
PoK/AstPo	346	0,83	0,94	1,03	1,13	1,25
PoK/AstMs	347	0,81	0,91	1,00	1,10	1,19
PoK/AuS	348	0,98	1,06	1,13	1,21	1,31

Indices	caractère	Minimum	$\mu-\sigma$	Moyenne	$\mu+\sigma$	Maximum
PoK/AuA	349	0,99	1,14	1,24	1,35	1,44
PoK/APo	350	0,86	1,10	1,22	1,34	1,45
EnAu/EnMs	351	0,42	0,61	0,69	0,77	0,83
EnAu/AstAu	352	0,43	0,53	0,58	0,64	0,66
EnAu/AstPo	353	0,46	0,54	0,60	0,65	0,67
EnAu/AstMs	354	0,42	0,52	0,58	0,64	0,69
EnAu/AstA	355	0,25	0,30	0,34	0,38	0,41
EnAu/AuMs	356	0,52	0,71	0,83	0,94	1,02
EnAu/Aus	357	0,50	0,57	0,67	0,78	0,95
AuK/EnS	358	0,63	0,74	0,86	0,97	1,07
AuK/EnA	359	0,55	0,63	0,69	0,74	0,78
AuK/AstAu	360	0,62	0,83	0,92	1,02	1,14
AuK/AstPo	361	0,65	0,85	0,95	1,05	1,2
AuK/AstMs	362	0,64	0,75	0,95	1,15	1,16
AuK/AuMs	363	0,99	1,13	1,30	1,48	1,65
AuK/AuA	364	0,94	1,06	1,14	1,23	1,34
AuK/SPo	365	0,77	0,86	0,93	1,00	1,08
AuK/APo	366	0,81	1,01	1,12	1,22	1,36
PoK/EnAu	367	1,36	1,50	1,74	1,98	2,37
PoK/EnPo	368	1,39	1,45	1,66	1,86	2,27
PoK/EnS	369	0,75	0,82	0,93	1,05	1,25
PoK/EnA	370	0,62	0,69	0,74	0,80	0,85
EnK/APo	371	1,22	1,42	1,59	1,75	1,88
AstK/EnAu	372	2,26	2,58	2,95	3,33	3,89
AstK/EnPo	373	2,34	2,51	2,84	3,17	3,84
AstK/EnMs	374	1,54	1,80	2,02	2,25	2,54
AstK/EnS	375	1,23	1,41	1,60	1,78	2,06
AstK/EnA	376	1,17	1,21	1,28	1,34	1,4
AstK/AstMs	377	1,53	1,59	1,71	1,83	2,05
AstK/AuS	378	1,75	1,74	2,08	2,41	2,98
AstK/AuP	379	2,04	2,14	2,54	2,93	3,89
AstK/AuA	380	1,62	1,96	2,14	2,31	2,58
AstK/SPo	381	1,55	1,62	1,74	1,86	2,01
AstK/PPo	382	1,94	2,07	2,41	2,75	3,21
AstK/APo	383	1,60	1,91	2,09	2,26	2,4
EnPo/PPo	384	0,64	0,74	0,85	0,97	1,01
EnPo/PMs	385	0,43	0,51	0,60	0,69	0,78
EnMs/EnS	386	0,50	0,64	0,80	0,95	1,25
EnMs/EnA	387	0,51	0,57	0,65	0,73	0,84
EnMs/AstAu	388	0,71	0,77	0,86	0,94	1,11
EnMs/AstPo	389	0,70	0,78	0,88	0,97	1,11
EnMs/AstMs	390	0,69	0,77	0,85	0,93	1,04
EnMs/AstS	391	0,44	0,51	0,58	0,65	0,75
EnMs/AstP	392	0,82	1,29	1,63	1,98	2,16
EnS/AstAu	393	0,77	0,92	1,08	1,25	1,59
EnS/AstPo	394	0,87	0,96	1,12	1,28	1,68
EnS/AstMs	395	0,79	0,93	1,06	1,20	1,38

Indices	caractère	Minimum	$\mu-\sigma$	Moyenne	$\mu+\sigma$	Maximum
EnS/AstP	396	0,98	1,59	2,08	2,58	3,01
EnS/AstA	397	0,48	0,56	0,63	0,70	0,77
EnS/AuMs	398	0,98	1,32	1,54	1,75	2,09
EnS/AuS	399	0,95	1,07	1,22	1,37	1,52
EnS/AuP	400	1,15	1,38	1,61	1,83	2,08
EnS/PoMs	401	1,14	1,52	1,82	2,12	2,29
EnS/SPo	402	0,77	0,96	1,11	1,25	1,55
EnS/PPo	403	1,10	1,13	1,53	1,77	2,11
EnS/APo	404	0,86	1,14	1,32	1,51	1,62
EnS/SMs	405	0,48	0,61	0,69	0,77	0,87
EnS/PMs	406	0,80	0,90	1,06	1,23	1,54
EnA/AstAu	407	0,88	1,19	1,33	1,46	1,6
EnA/AstPo	408	0,87	1,22	1,37	1,51	1,75
EnA/AstMs	409	0,86	1,18	1,32	1,47	1,73
EnA/AstP	410	1,32	1,99	2,52	3,05	3,57
EnA/AstA	411	0,48	0,71	0,77	0,84	0,84
EnA/AuMs	412	1,25	1,63	1,88	2,12	2,46
EnA/PoMs	413	1,42	1,94	2,24	2,54	2,96
EnA/SPo	414	1,14	1,25	1,37	1,49	1,61
EnA/PPo	415	1,51	1,66	1,90	2,13	2,34
AstAu/AstMs	416	0,90	0,97	1,00	1,04	1,1
AstAu/AstS	417	0,59	0,62	0,69	0,77	0,98
AstAu/AstP	418	1,00	1,50	1,91	2,32	2,96
AstAu/AuS	419	0,95	1,03	1,15	1,27	1,51
AstAu/AuP	420	1,13	1,25	1,49	1,73	2,3
AstAu/PPo	421	1,10	1,18	1,40	1,61	1,9
AstAu/APo	422	0,80	1,07	1,21	1,36	1,57
AstAu/PMs	423	0,77	0,85	0,98	1,11	1,28
AstPo/AstMs	424	0,90	0,92	0,96	1,01	1,02
AstPo/AuP	425	1,15	1,22	1,45	1,67	2,18
AstPo/PPo	426	1,07	1,16	1,37	1,57	1,8
AstPo/APo	427	0,78	1,05	1,19	1,33	1,49
biAu/AuBAu	428	0,38	0,39	0,42	0,44	0,46

Sur l'occipital :

Indices	caractère	Minimum	$\mu-\sigma$	Moyenne	$\mu+\sigma$	Maximum
LAst/LIn	433	1,01	1,07	1,19	1,31	1,56
LAst/LO	434	0,76	0,82	0,86	0,90	0,93
LAst/LMs	435	0,60	0,63	0,66	0,69	0,71
LAst/AstIn	436	1,22	1,31	1,39	1,47	1,56
LAst/AstO	437	1,09	1,23	1,31	1,40	1,46
LAst/AstOp	438	1,07	1,11	1,18	1,24	1,36
LAst/InO	439	1,43	1,91	2,34	2,77	3,5
LAst/InMs	440	0,84	0,94	1,03	1,12	1,21
LAst/OMs	441	1,01	1,26	1,41	1,55	1,63
LAst/OOp	442	0,92	0,97	1,14	1,31	1,56
LAst/MsOp	443	0,62	0,70	0,76	0,83	0,95
LIn/LMs	444	0,41	0,50	0,56	0,61	0,69
LIn/AstIn	445	0,77	1,03	1,18	1,33	1,49
LIn/AstO	446	0,78	0,98	1,11	1,23	1,33
LIn/AstOp	447	0,69	0,87	1,00	1,13	1,4
LIn/InO	448	0,84	1,52	2,01	2,50	3,46
LIn/InMs	449	0,53	0,74	0,87	1,00	1,16
LIn/OMs	450	0,89	1,03	1,19	1,34	1,51
LIn/MsOp	451	0,48	0,56	0,64	0,73	0,81
LO/AstIn	452	1,44	1,51	1,62	1,73	1,89
LO/AstO	453	1,39	1,45	1,53	1,61	1,7
LO/InO	454	1,63	2,19	2,69	3,18	4,07
LO/InMs	455	1,03	1,09	1,20	1,30	1,48
LO/OMs	456	1,44	1,52	1,66	1,79	2,01
AstIn/AstOp	457	0,76	0,80	0,85	0,91	0,97
AstIn/OOp	458	0,66	0,70	0,82	0,94	1,16
AstIn/MsOp	459	0,48	0,51	0,55	0,59	0,65
AstO/OOp	460	0,71	0,74	0,89	1,03	1,24
AstO/MsOp	461	0,51	0,53	0,58	0,63	0,68
AstOp/OOp	462	0,82	0,87	0,96	1,05	1,21
AstOp/MsOp	463	0,57	0,61	0,64	0,67	0,71
InO/OOp	464	0,35	0,38	0,50	0,62	0,91
InO/MsOp	465	0,24	0,28	0,33	0,38	0,45
InMs/OOp	466	0,84	0,93	1,12	1,31	1,65
InMs/MsOp	467	0,35	0,62	0,73	0,83	0,95
LIn/LOp	468	1,15	1,71	2,50	3,29	4,01

ANNEXE II**INTERVALLES DE DÉFINITION DES ÉTATS DES
CARACTÈRES MÉTRIQUES**

Caractère	Indice	0	1	2	3	4	5	6	7	8
124	biMnf	<1,45	1,46 à 1,95	1,96 à 2,38	>2,38	—	—	—	—	—
125	biFmt	>0,30	0,30 à 0,25	0,24 à 0,23	0,22 à 0,14	0,15 à 0,10	<0,10	—	—	—
126	biFt	>0,05	<0,06	—	—	—	—	—	—	—
127	biSst	>0,10	<0,11	—	—	—	—	—	—	—
128	biSph	<0,40	0,40 à 0,45	>0,45	—	—	—	—	—	—
129	BSst	<0,06	>0,05	—	—	—	—	—	—	—
130	BFt	>0,05	<0,06	—	—	—	—	—	—	—
131	BSph	>0,12	0,12 à 0,06	<0,05	—	—	—	—	—	—
132	BSg	<0,05	>0,06	—	—	—	—	—	—	—
133	BG	>0,06	<0,05	—	—	—	—	—	—	—
134	FtFmo	<0,12	0,12 à 0,18	0,19 à 0,22	>0,23	—	—	—	—	—
135	SgSst	<0,06	>0,05	—	—	—	—	—	—	—
136	SgFmt	<0,10	0,10 à 0,14	0,15 à 0,18	0,19 à 0,20	0,21 à 0,25	>0,25	—	—	—
137	GfFt	>0,15	0,15 à 0,11	<0,10	—	—	—	—	—	—
138	GSph	<0,21	0,21 à 0,25	>0,25	—	—	—	—	—	—
139	GFmt	<0,13	0,13 à 0,19	0,20 à 0,25	>0,25	—	—	—	—	—
140	NfFt	>0,20	0,20 à 0,15	0,14 à 0,12	<0,11	—	—	—	—	—
141	NSst	<0,15	>0,14	—	—	—	—	—	—	—
142	SstB/SstG	>0,50	0,50 à 0,45	0,44 à 0,30	0,29 à 0,25	0,24 à 0,20	<0,19	—	—	—
143	SstB/SstN	>0,50	0,50 à 0,45	0,44 à 0,35	0,34 à 0,30	0,29 à 0,25	0,24 à 0,20	<0,19	—	—
144	SstSg/SstG	<0,75	0,75 à 0,85	>0,85	—	—	—	—	—	—
145	SstSg/SstN	>0,83	0,83 à 0,75	0,74 à 0,65	<0,65	—	—	—	—	—
146	SstB/SphSg	>0,72	0,72 à 0,65	0,64 à 0,55	0,54 à 0,35	<0,35	—	—	—	—
147	SstB/SphG	>0,71	0,71 à 0,65	0,64 à 0,55	0,54 à 0,40	0,39 à 0,25	<0,25	—	—	—
148	SstB/SphN	>0,70	0,70 à 0,65	0,64 à 0,55	0,54 à 0,40	0,39 à 0,25	<0,25	—	—	—
149	SstSg/SphG	<0,85	0,85 à 0,94	0,95 à 1,04	>1,04	—	—	—	—	—
150	SstSg/SphN	<0,85	0,85 à 0,94	0,95 à 1,04	1,05 à 1,08	>1,08	—	—	—	—
151	SstB/FtSg	<0,50	>0,49	—	—	—	—	—	—	—
152	SstB/FtG	>0,78	0,78 à 0,60	0,59 à 0,50	0,49 à 0,45	0,44 à 0,30	<0,30	—	—	—
153	SstB/FtN	>0,89	0,89 à 0,80	0,79 à 0,60	0,59 à 0,50	0,49 à 0,30	<0,30	—	—	—
154	SstB/FmtSg	>0,81	0,81 à 0,70	0,69 à 0,50	0,49 à 0,29	<0,29	—	—	—	—
155	SstB/FmtG	>0,84	0,84 à 0,75	0,74 à 0,65	0,64 à 0,55	0,54 à 0,30	<0,29	—	—	—

Caractère	Indice	0	1	2	3	4	5	6	7	8
156	SstB/FmtN	>0,85	0,85 à 0,75	0,74 à 0,65	0,64 à 0,55	0,54 à 0,35	0,35 à 0,25	<0,25	—	—
157	SstSg/FmtG	<1,00	1,00 à 1,09	1,10 à 1,19	1,20 à 1,33	>1,33	—	—	—	—
158	SstSg/FmtN	<1,05	1,05 à 1,20	1,21 à 1,30	1,31 à 1,35	>1,35	—	—	—	—
159	SstG/FmtN	<1,30	1,30 à 1,39	1,40 à 1,44	>1,44	—	—	—	—	—
160	SphB/SphSg	<1,05	1,05 à 1,14	1,15 à 1,21	<1,21	—	—	—	—	—
161	SphB/SphG	<0,95	0,95 à 1,04	1,05 à 1,19	>1,19	—	—	—	—	—
162	SphB/SphN	<0,90	0,90 à 0,99	1,00 à 1,09	1,10 à 1,17	>1,17	—	—	—	—
163	SphSg/SphG	>0,93	0,93 à 0,85	<0,85	—	—	—	—	—	—
164	SphSg/SphN	>0,97	0,97 à 0,95	0,94 à 0,85	<0,85	—	—	—	—	—
165	SphB/SstSg	>1,24	1,24 à 1,02	1,01 à 0,95	<0,95	—	—	—	—	—
166	SphB/SstG	>0,94	0,94 à 0,90	0,89 à 0,85	0,84 à 0,80	<0,80	—	—	—	—
167	SphB/SstN	>0,89	0,89 à 0,85	0,84 à 0,80	0,79 à 0,75	<0,75	—	—	—	—
168	SphB/FtSg	<2,15	2,15 à 2,60	2,61 à 3,60	>3,60	—	—	—	—	—
169	SphG/FtN	<1,51	1,51 à 1,60	>1,60	—	—	—	—	—	—
170	SphB/FmtSg	<1,05	1,05 à 1,15	1,16 à 1,25	1,26 à 1,30	1,31 à 1,47	>1,47	—	—	—
171	SphB/FmtG	<1,10	1,10 à 1,19	1,20 à 1,29	1,30 à 1,39	1,40 à 1,49	1,50 à 1,55	>1,55	—	—
172	SphB/FmtN	<1,10	1,10 à 1,19	1,20 à 1,29	1,30 à 1,39	1,40 à 1,49	1,50 à 1,58	>1,58	—	—
173	SphSg/FmtG	<0,80	0,80 à 0,94	0,95 à 1,06	>1,06	—	—	—	—	—
174	SphSg/FmtN	<0,90	0,90 à 1,05	>1,05	—	—	—	—	—	—
175	FtB/FtSg	<1,40	1,40 à 1,55	1,56 à 1,61	1,62 à 2,16	>2,16	—	—	—	—
176	FtB/FtG	<1,00	1,00 à 1,15	1,16 à 1,25	1,26 à 1,38	>1,38	—	—	—	—
177	FtB/FtN	<1,00	1,00 à 1,15	1,16 à 1,25	1,26 à 1,38	>1,38	—	—	—	—
178	FtSg/FtG	<0,55	0,55 à 0,64	0,65 à 0,74	0,75 à 0,84	0,85 à 0,90	>0,90	—	—	—
179	FtSg/FtN	>0,85	0,85 à 0,75	0,74 à 0,65	0,64 à 0,55	0,54 à 0,45	<0,45	—	—	—
180	FtB/SstSg	>1,03	1,03 à 0,95	0,94 à 0,85	<0,85	—	—	—	—	—
181	FtB/SstG	>0,96	0,96 à 0,85	0,84 à 0,75	0,74 à 0,65	<0,65	—	—	—	—
182	FtB/SstN	>0,93	0,93 à 0,85	0,84 à 0,75	0,74 à 0,65	<0,65	—	—	—	—
183	FtSg/SstG	>0,47	0,47 à 0,40	<0,40	—	—	—	—	—	—
184	FtSg/SstN	>0,47	0,47 à 0,40	<0,40	—	—	—	—	—	—
185	FtB/SphSg	>1,16	1,16 à 1,05	1,04 à 0,95	<0,95	—	—	—	—	—
186	FtB/SphG	>1,14	1,14 à 1,05	1,04 à 0,95	0,94 à 0,75	<0,75	—	—	—	—
187	FtB/SphN	>1,16	1,16 à 1,05	1,04 à 0,95	0,94 à 0,85	0,84 à 0,75	<0,75	—	—	—

Caractère	Indice	0	1	2	3	4	5	6	7	8
188	FtSg/SphG	>0,62	0,62 à 0,55	0,54 à 0,45	<0,45	-	-	-	-	-
189	FtSg/SphN	>0,62	0,62 à 0,55	0,54 à 0,45	<0,45	-	-	-	-	-
190	FtB/FmtSg	<0,90	0,90 à 1,04	1,05 à 1,14	1,15 à 1,24	1,25 à 1,34	1,35 à 1,41	>1,41	-	-
191	FtB/FmtG	<0,95	0,95 à 1,15	1,16 à 1,48	>1,48	-	-	-	-	-
192	FtB/FmtN	>1,53	1,53 à 1,35	1,34 à 1,20	1,21 à 0,95	<0,95	-	-	-	-
193	FtSg/FmtG	>0,79	0,79 à 0,75	0,74 à 0,65	0,64 à 0,55	0,54 à 0,45	<0,45	-	-	-
194	FtSg/FmtN	>0,82	0,82 à 0,75	0,74 à 0,65	0,64 à 0,55	0,54 à 0,45	<0,45	-	-	-
195	FtG/FmtN	<0,64	0,64 à 0,74	0,75 à 0,85	>0,85	-	-	-	-	-
196	FmtB/FmtSg	<1,46	1,46 à 1,55	1,56 à 1,65	1,66 à 1,75	>1,75	-	-	-	-
197	FmtB/FmtG	<1,46	1,46 à 1,55	1,56 à 1,65	1,66 à 1,75	1,76 à 1,84	>1,84	-	-	-
198	FmtB/FmtN	<1,45	1,45 à 1,56	1,55 à 1,66	1,65 à 1,76	1,75 à 1,86	-	-	-	-
199	FmtB/SstSg	>1,52	1,52 à 1,24	<1,24	-	-	-	-	-	-
200	FmtB/SstG	>1,10	1,10 à 1,05	<1,05	-	-	-	-	-	-
201	FmtB/SstN	>1,09	1,09 à 1,05	<1,05	-	-	-	-	-	-
202	FmtSg/SstG	>0,80	0,80 à 0,74	<0,74	-	-	-	-	-	-
203	FmtG/SstN	>0,69	<0,70	-	-	-	-	-	-	-
204	FmtB/SphSg	<1,44	1,44 à 1,80	>1,80	-	-	-	-	-	-
205	FmtB/SphG	<1,25	1,25 à 1,34	1,35 à 1,41	>1,42	-	-	-	-	-
206	FmtB/SphN	<1,20	1,20 à 1,34	1,35 à 1,44	>1,44	-	-	-	-	-
207	FmtG/SphN	<0,98	>0,97	-	-	-	-	-	-	-
208	FmtB/FtSg	<1,97	1,97 à 2,49	2,50 à 2,80	2,81 à 3,90	>3,90	-	-	-	-
209	FmtB/FtG	<1,65	1,65 à 1,79	>1,79	-	-	-	-	-	-
210	FmtB/FtN	<1,60	1,60 à 1,70	1,71 à 1,80	>1,80	-	-	-	-	-
211	FmtSg/FtG	<1,22	1,22 à 1,30	1,31 à 1,40	>1,40	-	-	-	-	-
212	FmtSg/FtN	<1,22	1,22 à 1,35	>1,35	-	-	-	-	-	-
213	FmtG/FtN	<1,17	1,17 à 1,25	1,26 à 1,35	1,36 à 1,45	>1,45	-	-	-	-
214	biSst/biSph	<-0,85	-0,85 à -0,50	-0,49 à -0,30	-0,29 à -0,16	>-0,15	-	-	-	-
215	biSst/biFt	<-0,50	-0,50 à -0,15	-0,14 à -0,05	>-0,05	-	-	-	-	-
216	biSst/biFmt	<-2,10	-2,10 à -1,51	-1,50 à -1,00	-0,99 à -0,35	-0,34 à -0,2	>-0,25	-	-	-
217	biSst/biFmo	<-1,75	-1,75 à -1,35	-1,34 à -0,50	-0,49 à -0,35	-0,34 à -0,2	>-0,25	-	-	-
218	biSst/biMnf	<0,50	0,50 à 0,65	0,66 à 0,73	>0,73	-	-	-	-	-
219	biSph/biFt	<0,23	0,23 à 0,30	0,31 à 0,60	>0,60	-	-	-	-	-

Caractère	Indice	0	1	2	3	4	5	6	7	8
220	biSph/biFmt	<-0,50	-0,50 à -0,41	-0,40 à -0,31	-0,30 à -0,21	>-0,21	-	-	-	-
221	biSph/biFmo	<-0,40	-0,40 à -0,25	-0,24 à -0,15	-0,14 à -0,10	>-0,10	-	-	-	-
222	biSph/biMnf	<0,65	0,65 à 0,73	>0,73	-	-	-	-	-	-
223	biFv/biFmt	<-2,60	-2,60 à -1,00	-0,99 à -0,60	-0,59 à 0,35	-0,35 à -0,2	>-0,20	-	-	-
224	biFv/biFmo	<-2,10	-2,10 à -1,00	-0,99 à -0,20	>-0,20	-	-	-	-	-
225	biFv/biMnf	<0,60	0,60 à 0,69	>0,69	-	-	-	-	-	-
226	SstSph/BN	<0,57	0,57 à 0,64	0,65 à 0,70	0,71 à 0,80	0,81 à 0,90	>0,90	-	-	-
227	SstSph/BG	<0,59	0,59 à 0,64	0,65 à 0,70	0,71 à 0,80	0,81 à 0,90	>0,90	-	-	-
228	SstSph/BSG	<0,63	0,63 à 0,90	0,91 à 1,40	>1,40	-	-	-	-	-
229	SphFv/SstFt	<0,68	0,68 à 0,80	0,81 à 0,90	0,91 à 1,00	>1,00	-	-	-	-
230	SphFv/BN	<0,30	0,30 à 0,35	0,36 à 0,50	0,51 à 0,60	>0,60	-	-	-	-
231	SphFv/BG	<0,30	0,30 à 0,35	0,36 à 0,45	>0,45	-	-	-	-	-
232	SphFv/BSG	<0,35	0,35 à 0,39	0,40 à 0,45	0,46 à 0,50	0,51 à 0,60	0,61 à 0,70	0,71 à 0,80	0,81 à 0,90	>0,90
233	SphFv/GN	<3,71	3,71 à 5,00	5,01 à 6,00	6,01 à 7,00	>7,00	-	-	-	-
234	tFmt/SstFm	<0,42	0,42 à 0,50	0,51 à 0,60	>0,60	-	-	-	-	-
235	FtFmt/SstFt	<0,58	0,58 à 0,69	0,70 à 0,79	0,80 à 0,89	0,90 à 0,99	1,00 à 1,09	>1,09	-	-
236	FtFmt/SphFt	<0,95	0,95 à 1,04	1,05 à 1,09	1,10 à 1,14	1,15 à 1,19	>1,19	-	-	-
237	FtFmt/SstSph	>0,89	0,89 à 0,80	0,79 à 0,67	<0,67	-	-	-	-	-
238	FtFmt/BN	<0,26	0,26 à 0,35	0,36 à 0,40	0,41 à 0,50	>0,50	-	-	-	-
239	FtFmt/BG	<0,25	0,25 à 0,35	0,36 à 0,45	0,46 à 0,55	>0,55	-	-	-	-
240	FtFmt/BSG	<0,30	0,30 à 0,40	0,41 à 0,50	0,51 à 0,60	0,61 à 0,70	0,71 à 0,80	>0,80	-	-
241	FtFmt/SgN	<0,76	0,76 à 1,53	1,54 à 1,90	>1,90	-	-	-	-	-
242	FtFmt/GN	<4,20	4,20 à 5,00	5,01 à 5,50	5,51 à 6,50	6,51 à 7,50	>7,50	-	-	-
243	SstFv/SstFmt	<0,55	0,55 à 0,67	0,68 à 0,83	0,84 à 0,95	>0,95	-	-	-	-
244	SstFv/FtFmt	<1,00	1,00 à 1,33	>1,33	-	-	-	-	-	-
245	SstFv/SphFt	<1,24	>1,23	-	-	-	-	-	-	-
246	SstFv/SphFmt	<1,00	1,00 à 1,09	1,10 à 1,19	1,20 à 1,29	>1,29	-	-	-	-
247	SstFv/SstSph	>1,02	0,91 à 0,86	0,85 à 0,76	0,75 à 0,70	<0,70	-	-	-	-
248	SstFv/BN	<0,60	>0,59	-	-	-	-	-	-	-
249	SstFv/BG	<0,53	0,53 à 0,60	0,61 à 0,65	>0,65	-	-	-	-	-
250	SstFv/BSG	<0,59	0,59 à 0,70	0,71 à 0,75	0,76 à 0,80	0,81 à 0,90	0,91 à 1,00	>1,00	-	-
251	SstFv/SgG	<1,30	1,30 à 1,39	1,40 à 1,49	>1,49	-	-	-	-	-

Caractère	Indice	0	1	2	3	4	5	6	7	8
252	SphFmt/SstFt	>0,90	0,90 à 0,81	<0,81	—	—	—	—	—	—
253	SphFmt/BN	<0,30	0,30 à 0,35	0,36 à 0,40	0,41 à 0,45	>0,45	—	—	—	—
254	SphFmt/BG	<0,32	0,32 à 0,35	0,36 à 0,40	0,41 à 0,45	>0,45	—	—	—	—
255	SphFmt/BSg	<0,35	0,35 à 0,40	0,41 à 0,45	0,46 à 0,50	0,51 à 0,60	0,61 à 0,70	>0,70	—	—
256	SphFmt/GN	<3,25	3,25 à 3,50	3,51 à 4,00	4,01 à 4,50	4,51 à 5,50	>5,50	—	—	—
257	SstFmt/SstFt	>1,80	1,80 à 1,75	1,74 à 1,65	1,64 à 1,50	<1,50	—	—	—	—
258	stFmt/FtFm	>0,97	1,97 à 1,85	1,84 à 1,70	1,69 à 1,50	<1,50	—	—	—	—
259	SstFmt/BN	<0,70	0,70 à 0,85	0,86 à 0,94	0,95 à 1,04	>1,04	—	—	—	—
260	SstFmt/BG	<0,67	0,67 à 0,79	0,80 à 0,89	0,90 à 0,99	>0,99	—	—	—	—
261	SstFmt/BSg	<0,79	0,79 à 0,85	0,86 à 1,05	1,06 à 1,35	1,36 à 1,50	>1,50	—	—	—
262	SstFmt/SgG	<1,60	1,60 à 2,50	>2,50	—	—	—	—	—	—
263	SgG/BSg	<0,18	0,18 à 0,29	0,30 à 0,34	0,35 à 0,39	0,40 à 0,44	0,45 à 0,49	>0,49	—	—
264	BSg/BG	<0,40	0,40 à 0,50	0,51 à 0,70	0,71 à 0,81	>0,81	—	—	—	—
265	SgN/BSg	<0,27	0,27 à 0,30	0,31 à 0,40	0,41 à 0,50	>0,50	—	—	—	—
266	BSg/BN	<0,60	0,60 à 0,69	0,66 à 0,70	0,70 à 0,77	>0,77	—	—	—	—
267	GN/SgG	<0,20	0,20 à 0,30	0,31 à 0,47	>0,47	—	—	—	—	—
268	SgG/BG	<0,22	0,22 à 0,29	0,30 à 0,39	0,40 à 0,49	>0,49	—	—	—	—
269	SgG/SgN	<0,71	0,71 à 0,80	0,81 à 0,90	>0,90	—	—	—	—	—
270	SgG/BN	<0,21	0,21 à 0,30	>0,30	—	—	—	—	—	—
271	GN/SgN	<0,20	0,20 à 0,33	>0,33	—	—	—	—	—	—
272	SstSph/SstFt	<1,10	1,10 à 1,20	1,21 à 1,30	1,31 à 1,50	>1,50	—	—	—	—
273	stSph/SstFm	<0,76	0,76 à 0,85	>0,85	—	—	—	—	—	—
274	stSph/SstFm	<0,81	0,81 à 0,85	>0,85	—	—	—	—	—	—
275	SstFt/FtFmo	<0,90	0,90 à 1,03	>1,03	—	—	—	—	—	—
276	stFmo/SstFm	<1,05	>1,04	—	—	—	—	—	—	—
277	stFmo/FtFm	<1,60	1,60 à 1,74	>1,74	—	—	—	—	—	—
278	stFmo/FtFm	<1,90	1,91 à 2,19	>2,19	—	—	—	—	—	—
279	SphFt/FtFmt	<0,90	0,90 à 1,01	>1,01	—	—	—	—	—	—
280	FtFmo/FtFmt	<0,95	0,95 à 1,06	>1,06	—	—	—	—	—	—
281	BL	<0,06	>0,05	—	—	—	—	—	—	—
282	BK	<0,06	0,06 à 0,10	0,11 à 0,13	>0,13	—	—	—	—	—
283	BEn	<0,11	>0,10	—	—	—	—	—	—	—

Caractère	Indice	0	1	2	3	4	5	6	7	8
284	BAst	<0,10	0,10 à 0,14	0,15 à 0,19	>0,19	—	—	—	—	—
285	LSst	<0,06	0,06 à 0,09	0,10 à 0,13	>0,13	—	—	—	—	—
286	SstSphn	<0,09	0,09 à 0,13	>0,13	—	—	—	—	—	—
287	KAst	<0,11	0,11 à 0,13	>0,13	—	—	—	—	—	—
288	BL/LSph	<0,70	>0,69	—	—	—	—	—	—	—
289	BL/LK	<0,74	>0,73	—	—	—	—	—	—	—
290	BL/SstK	<1,50	1,50 à 1,90	>1,90	—	—	—	—	—	—
291	BL/SstAst	<0,80	0,80 à 0,85	0,86 à 0,90	0,91 à 0,94	>0,94	—	—	—	—
292	BL/SphEn	<0,85	0,85 à 1,02	1,03 à 1,18	>1,18	—	—	—	—	—
293	BL/SphAst	>0,98	0,98 à 0,93	0,92 à 0,80	<0,80	—	—	—	—	—
294	BL/KEEn	>1,22	1,22 à 1,05	<1,05	—	—	—	—	—	—
295	BL/KAst	>1,05	1,05 à 0,96	0,95 à 0,86	<0,86	—	—	—	—	—
296	LSst/LSph	>0,80	0,80 à 0,70	<0,70	—	—	—	—	—	—
297	LSst/SstEn	>1,22	1,22 à 1,10	1,09 à 0,97	<0,97	—	—	—	—	—
298	LSst/SstAst	<0,90	0,90 à 0,95	>0,95	—	—	—	—	—	—
299	LSst/SphEn	>1,45	1,45 à 1,35	1,34 à 1,25	1,24 à 1,15	1,14 à 0,95	<0,95	—	—	—
300	LSst/SphAst	<1,03	1,03 à 0,95	0,94 à 0,85	<0,85	—	—	—	—	—
301	LSst/KEEn	<1,56	1,56 à 1,40	1,39 à 1,25	1,24 à 1,10	<1,10	—	—	—	—
302	LSst/KAst	>1,19	1,19 à 1,10	1,09 à 1,00	0,99 à 0,90	<0,90	—	—	—	—
303	SstSph/LK	<0,48	0,48 à 0,54	>0,55	—	—	—	—	—	—
304	SstSph/LEn	<0,66	0,66 à 0,77	>0,77	—	—	—	—	—	—
305	SstSph/LAst	<0,79	0,79 à 0,92	0,93 à 1,04	>1,04	—	—	—	—	—
306	SstSph/SstEn	<0,63	0,63 à 0,70	>0,70	—	—	—	—	—	—
307	stSph/SstAs	<0,71	0,71 à 0,81	>0,81	—	—	—	—	—	—
308	SstSph/SphEn	<0,81	>0,80	—	—	—	—	—	—	—
309	SstSph/KAst	<0,70	0,70 à 0,80	<0,80	—	—	—	—	—	—
310	SphK/SstSph	>0,15	<0,16	—	—	—	—	—	—	—
311	LAst/KAst	>0,78	0,78 à 0,69	<0,69	—	—	—	—	—	—
312	SphK/EnAst	<0,99	0,99 à 1,41	>1,41	—	—	—	—	—	—
313	EnK/LEn	<0,92	0,92 à 1,00	>1,00	—	—	—	—	—	—
314	EnK/LAst	<0,92	0,92 à 1,12	1,13 à 1,23	>1,23	—	—	—	—	—
315	EnK/SstEn	<0,88	0,88 à 0,94	>0,94	—	—	—	—	—	—

Caractère	Indice	0	1	2	3	4	5	6	7	8
316	EnK/SstAst	<0,78	0,78 à 0,85	>0,85	-	-	-	-	-	-
317	EnK/KAst	<0,85	0,85 à 0,90	>0,90	-	-	-	-	-	-
318	BAst/Lsph	<0,80	0,80 à 0,85	0,85 à 0,90	>0,90	-	-	-	-	-
319	BAst/LK	<0,84	0,84 à 0,89	0,90 à 0,95	>0,95	-	-	-	-	-
320	BAst/LEn	<1,24	1,24 à 1,48	1,49 à 1,55	>1,55	-	-	-	-	-
321	BAst/SstSph	<1,80	1,80 à 2,12	>2,12	-	-	-	-	-	-
322	BAst/SstK	<1,46	1,46 à 1,90	1,91 à 2,33	>2,33	-	-	-	-	-
323	BAst/SstEn	<1,20	1,21 à 1,31	>1,31	-	-	-	-	-	-
324	BAst/SstAst	<1,15	>1,14	-	-	-	-	-	-	-
325	BAst/SphAst	<0,90	0,90 à 1,09	1,10 à 1,28	>1,28	-	-	-	-	-
326	BAst/KEen	<1,20	1,20 à 1,45	1,45 à 1,74	>1,74	-	-	-	-	-
327	BAst/KAst	<1,15	1,15 à 1,24	1,25 à 1,34	>1,34	-	-	-	-	-
328	LAst/LSt	<0,72	0,72 à 0,78	0,79 à 0,85	>0,85	-	-	-	-	-
329	LAst/LEn	<0,95	>0,94	-	-	-	-	-	-	-
330	LAst/SstEn	>0,80	0,80 à 0,70	<0,70	-	-	-	-	-	-
331	LAst/SphEn	<0,66	0,66 à 0,78	0,79 à 0,90	>0,90	-	-	-	-	-
332	EnAu/PoMs	<1,26	1,26 à 1,39	1,40 à 1,53	>1,53	-	-	-	-	-
333	EnAu/SPO	<0,71	0,71 à 0,79	0,80 à 0,88	>0,88	-	-	-	-	-
334	EnAu/APo	<0,90	0,90 à 0,96	>0,96	-	-	-	-	-	-
335	EnAu/SMs	<0,44	0,44 à 0,49	0,50 à 0,61	>0,61	-	-	-	-	-
336	EnAu/PMs	<0,75	0,75 à 0,84	0,85 à 0,94	>0,94	-	-	-	-	-
337	EnPo/AstAu	<0,70	0,70 à 0,76	0,77 à 0,83	<0,83	-	-	-	-	-
338	EnPo/AstPo	<0,49	0,49 à 0,71	0,72 à 0,77	0,78 à 0,88	>0,88	-	-	-	-
339	EnPo/AstMs	<0,75	>0,74	-	-	-	-	-	-	-
340	EnPo/AuMs	<1,19	1,19 à 1,35	>1,35	-	-	-	-	-	-
341	EnPo/AuS	<0,87	0,87 à 0,96	>0,96	-	-	-	-	-	-
342	EnPo/AuP	<0,78	0,78 à 1,03	>1,03	-	-	-	-	-	-
343	EnPo/PoMs	<1,19	1,19 à 1,34	1,35 à 1,50	1,51 à 1,66	>1,66	-	-	-	-
344	EnPo/SPO	<0,77	0,77 à 0,84	0,85 à 0,92	>0,92	-	-	-	-	-
345	PoK/AstAu	<0,78	0,78 à 1,19	>1,19	-	-	-	-	-	-
346	PoK/AstPo	<0,83	0,83 à 1,25	>1,25	-	-	-	-	-	-
347	PoK/AstMs	<1,19	1,19 à 1,28	>1,28	-	-	-	-	-	-

Caractère	Indice	0	1	2	3	4	5	6	7	8
348	PoK/AuS	<0,99	>0,98	-	-	-	-	-	-	-
349	PoK/AuA	<0,88	0,89 à 0,99	>0,99	-	-	-	-	-	-
350	PoK/APo	<0,87	>0,86	-	-	-	-	-	-	-
351	EnAu/EnMs	<0,84	0,84 à 0,92	>0,92	-	-	-	-	-	-
352	EnAu/AstAu	<0,67	0,67 à 0,75	>0,75	-	-	-	-	-	-
353	EnAu/AstPo	<0,68	0,68 à 0,73	0,74 à 0,79	0,80 à 0,85	>0,85	-	-	-	-
354	EnAu/AstMs	<0,69	0,69 à 0,74	>0,74	-	-	-	-	-	-
355	EnAu/AstA	<0,41	0,41 à 0,45	>0,45	-	-	-	-	-	-
356	EnAu/AuMs	<1,02	1,02 à 1,25	>1,25	-	-	-	-	-	-
357	EnAu/AuS	<0,88	>0,87	-	-	-	-	-	-	-
358	AuK/EnS	<0,55	0,55 à 0,62	>0,62	-	-	-	-	-	-
359	AuK/EnA	<0,56	>0,57	-	-	-	-	-	-	-
360	AuK/AstAu	<1,15	>1,14	-	-	-	-	-	-	-
361	AuK/AstPo	<1,08	>1,07	-	-	-	-	-	-	-
362	AuK/AstMs	<1,16	1,16 à 1,36	>1,36	-	-	-	-	-	-
363	AuK/AuMs	<1,66	>1,65	-	-	-	-	-	-	-
364	AuK/AuA	<0,84	0,84 à 0,94	>0,94	-	-	-	-	-	-
365	AuK/SPO	<1,08	1,08 à 1,18	>1,18	-	-	-	-	-	-
366	AuK/APo	<0,82	>0,81	-	-	-	-	-	-	-
367	PoK/EnAu	<1,26	1,26 à 1,50	>1,50	-	-	-	-	-	-
368	PoK/EnPo	<1,24	1,24 à 1,45	>1,45	-	-	-	-	-	-
369	PoK/EnS	<0,64	0,64 à 0,74	>0,74	-	-	-	-	-	-
370	PoK/EnA	<0,54	0,54 à 0,59	>0,59	-	-	-	-	-	-
371	EnK/APo	<1,89	>1,88	-	-	-	-	-	-	-
372	AstK/EnAu	<2,21	2,22 à 2,57	>2,57	-	-	-	-	-	-
373	AstK/EnPo	<2,01	2,02 à 2,34	>2,34	-	-	-	-	-	-
374	AstK/EnMs	<1,53	1,54 à 2,05	2,06 à 2,27	2,28 à 2,49	2,50 à 2,72	>2,72	-	-	-
375	AstK/EnS	<1,23	>1,24	-	-	-	-	-	-	-
376	AstK/EnA	<0,95	0,96 à 1,06	1,07 à 1,17	>1,17	-	-	-	-	-
377	AstK/AstMs	<1,41	1,42 à 1,53	1,54 à 2,05	>2,05	-	-	-	-	-
378	AstK/AuS	<1,75	>1,74	-	-	-	-	-	-	-
379	AstK/AuP	<1,70	1,70 à 2,04	>2,04	-	-	-	-	-	-

Caractère	Indice	0	1	2	3	4	5	6	7	8
380	AstK/AuA	<1,45	1,46 à 1,62	>1,62	—	—	—	—	—	—
381	AstK/SPo	<1,43	1,43 à 1,55	1,56 à 2,01	2,02 à 2,13	>2,13	—	—	—	—
382	AstK/PPo	<1,94	1,94 à 2,40	2,41 à 2,74	>2,74	—	—	—	—	—
383	AstK/APo	<1,42	1,42 à 1,60	1,61 à 2,40	2,41 à 2,59	>2,59	—	—	—	—
384	EnPo/PPo	>1,08	1,08 à 1,00	<1,00	—	—	—	—	—	—
385	EnPo/PMs	<0,78	0,78 à 0,87	0,88 à 0,97	>0,97	—	—	—	—	—
386	EnMs/EnS	<0,51	>0,50	—	—	—	—	—	—	—
387	EnMs/EnA	<0,51	>0,50	—	—	—	—	—	—	—
388	EnMs/AstAu	<0,50	0,50 à 0,59	0,60 à 0,68	>0,68	—	—	—	—	—
389	EnMs/AstPo	<0,59	0,58 à 0,68	>0,68	—	—	—	—	—	—
390	EnMs/AstMs	<1,04	1,04 à 1,11	1,12 à 1,24	>1,24	—	—	—	—	—
391	EnMs/AstS	<0,44	0,44 à 0,75	>0,75	—	—	—	—	—	—
392	EnMs/AstP	<2,17	>2,16	—	—	—	—	—	—	—
393	EnS/AstAu	<1,60	>1,59	—	—	—	—	—	—	—
394	EnS/AstPo	<1,69	>1,68	—	—	—	—	—	—	—
395	EnS/AstMs	<1,38	1,39 à 1,47	1,48 à 1,62	>1,62	—	—	—	—	—
396	EnS/AstP	<3,01	3,01 à 3,58	3,59 à 4,09	>4,09	—	—	—	—	—
397	EnS/AstA	<0,77	>0,76	—	—	—	—	—	—	—
398	EnS/AuMs	<2,09	2,09 à 2,99	3,00 à 3,42	3,42 à 3,84	3,84 à 4,06	>4,06	—	—	—
399	EnS/AuS	<0,95	0,95 à 1,52	1,53 à 1,68	>1,68	—	—	—	—	—
400	EnS/AuP	<2,08	2,09 à 2,31	2,32 à 2,54	>2,54	—	—	—	—	—
401	EnS/PoMs	<2,29	2,29 à 2,49	2,50 à 2,70	2,71 à 2,91	>2,91	—	—	—	—
402	EnS/SPo	<1,55	1,55 à 1,69	>1,69	—	—	—	—	—	—
403	EnS/PPo	<2,11	2,11 à 2,35	2,36 à 2,60	>2,60	—	—	—	—	—
404	EnS/APo	<1,62	1,62 à 1,80	>1,80	—	—	—	—	—	—
405	EnS/SMs	<0,87	0,87 à 0,93	0,94 à 1,02	>1,02	—	—	—	—	—
406	EnS/PMs	<1,54	1,54 à 1,73	1,74 à 1,90	>1,90	—	—	—	—	—
407	EnA/AstAu	<1,60	1,60 à 1,86	>1,86	—	—	—	—	—	—
408	EnA/AstPo	<1,75	1,75 à 1,90	>1,90	—	—	—	—	—	—
409	EnA/AstMs	<1,75	1,75 à 1,90	>1,90	—	—	—	—	—	—
410	EnA/AstP	<3,57	3,57 à 4,10	4,11 à 5,17	>5,17	—	—	—	—	—
411	EnA/AstA	<0,84	0,84 à 0,91	0,92 à 0,99	>0,99	—	—	—	—	—

Caractère	Indice	0	1	2	3	4	5	6	7	8
412	EnA/AuMs	<2,46	2,46 à 2,70	2,71 à 2,95	>2,95	—	—	—	—	—
413	EnA/PoMs	<2,97	>2,96	—	—	—	—	—	—	—
414	EnA/SPo	<1,61	1,61 à 1,73	1,74 à 1,98	>1,98	—	—	—	—	—
415	EnA/PPo	<2,34	2,34 à 2,57	2,58 à 2,81	>2,81	—	—	—	—	—
416	AstAu/AstMs	<0,90	0,90 à 1,10	1,11 à 1,31	>1,31	—	—	—	—	—
417	AstAu/AstS	<0,60	>0,59	—	—	—	—	—	—	—
418	AstAu/AstP	<2,96	2,96 à 3,36	>3,36	—	—	—	—	—	—
419	AstAu/AuS	<0,85	0,85 à 0,95	>0,95	—	—	—	—	—	—
420	AstAu/AuP	<1,13	>1,12	—	—	—	—	—	—	—
421	AstAu/PPo	<1,10	>1,09	—	—	—	—	—	—	—
422	AstAu/APo	<0,79	0,80 à 0,93	0,94 à 1,07	>1,07	—	—	—	—	—
423	AstAu/PMs	>1,41	1,41 à 1,28	1,28 à 1,15	<1,15	—	—	—	—	—
424	AstPo/AstMs	>1,21	1,21 à 1,11	1,10 à 1,01	1,00 à 0,91	<0,91	—	—	—	—
425	AstPo/AuP	<0,92	0,92 à 1,15	>1,15	—	—	—	—	—	—
426	AstPo/PPo	<1,07	>1,06	—	—	—	—	—	—	—
427	AstPo/APo	<0,78	0,78 à 1,49	1,49 à 1,63	1,64 à 1,78	>1,78	—	—	—	—
428	biAu/AuBAu	<0,46	0,46 à 0,55	>0,55	—	—	—	—	—	—
429	LO	<0,24	0,24 à 0,30	0,31 à 0,35	0,36 à 0,40	>0,40	—	—	—	—
430	LIn	<0,16	0,16 à 0,20	0,21 à 0,25	0,26 à 0,30	>0,30	—	—	—	—
431	LAst	<0,11	0,11 à 0,15	0,16 à 0,20	>0,20	—	—	—	—	—
432	OpIn	<0,15	0,15 à 0,20	0,21 à 0,30	>0,30	—	—	—	—	—
433	LAst/LIn	>2,21	2,21 à 1,96	1,95 à 1,70	1,69 à 1,44	1,43 à 1,31	<1,31	—	—	—
434	LAst/LO	<0,93	0,93 à 1,01	1,02 à 1,10	>1,10	—	—	—	—	—
435	LAst/LMs	>0,75	0,75 à 0,71	<0,71	—	—	—	—	—	—
436	LAst/AstIn	<0,90	0,90 à 1,07	1,08 à 1,16	1,16 à 1,24	>1,24	—	—	—	—
437	LAst/AstO	>1,09	1,09 à 1,00	0,99 à 0,90	<0,90	—	—	—	—	—
438	LAst/AstOp	<0,93	0,93 à 1,00	1,01 à 1,09	>1,09	—	—	—	—	—
439	LAst/InO	<1,00	1,00 à 1,42	1,43 à 1,91	>1,91	—	—	—	—	—
440	LAst/InMs	<0,65	0,65 à 0,74	0,75 à 0,84	>0,84	—	—	—	—	—
441	LAst/OMs	<0,98	0,98 à 1,11	1,12 à 1,26	>1,26	—	—	—	—	—
442	LAst/OOp	<1,31	1,31 à 1,47	1,48 à 1,65	1,66 à 1,82	>1,82	—	—	—	—
443	LAst/MsOp	<0,62	0,62 à 0,70	0,71 à 0,83	0,84 à 0,90	>0,90	—	—	—	—

Caractère	Pas	IC	Changement	
Nœud 66 → Nœud 68				
4	1	0,133	1	→ 0
44	1	0,125	0	⇒ 1
69	1	0,333	1	⇒ 0
144	1	0,222	1	⇒ 0
145	2	0,273	0	⇒ 2
157	1	0,400	3	→ 0
158	1	0,455	4	→ 0
168	1	1,000	0	→ 2
175	1	0,250	3	⇒ 4
178	1	0,556	3	⇒ 0
179	2	0,400	1	⇒ 3
181	1	0,400	2	→ 4
182	2	0,444	2	⇒ 4
183	1	0,667	1	⇒ 2
184	1	0,667	1	⇒ 2
185	1	0,333	2	→ 1
187	1	0,625	4	⇒ 1
188	1	0,375	2	→ 0
189	1	0,429	2	→ 0
190	1	0,500	2	→ 0
191	1	0,500	2	⇒ 0
192	2	0,400	2	⇒ 4
193	2	0,571	3	⇒ 5
194	2	0,625	3	⇒ 5
195	1	0,750	2	→ 0
197	1	0,333	2	⇒ 1
198	1	0,385	3	→ 1
208	1	0,429	2	⇒ 4
211	1	1,000	2	⇒ 3
212	1	1,000	1	⇒ 2
213	1	0,571	1	→ 4
228	1	0,600	1	→ 2
234	1	0,333	1	→ 2
238	1	0,667	1	⇒ 4
239	1	0,444	2	→ 4
240	2	0,600	4	⇒ 6
243	1	0,333	2	⇒ 1
244	1	0,400	2	⇒ 1
246	1	0,333	4	⇒ 3
252	1	0,500	2	⇒ 1
253	1	0,500	0	→ 4

Caractère	Pas	IC	Changement	
254	1	0,500	0	→ 4
256	1	0,500	0	⇒ 4
257	1	0,286	3	→ 1
258	1	0,800	4	⇒ 3
259	1	1,000	2	⇒ 3
264	1	0,444	3	→ 2
266	1	0,429	3	→ 1
268	1	0,300	1	⇒ 2
277	1	0,500	2	⇒ 1
278	1	0,500	2	⇒ 0
282	1	0,600	3	⇒ 0
214	1	0,750	0	→ 1
331	1	0,667	3	→ 2
355	1	0,400	1	→ 2
360	1	1,000	0	⇒ 1
376	1	0,600	3	→ 0
407	1	1,000	0	⇒ 2
408	1	1,000	0	⇒ 2
412	1	0,750	0	→ 1
419	1	1,000	2	⇒ 1
420	1	0,500	1	⇒ 0
421	1	0,500	1	⇒ 0
425	1	1,000	2	⇒ 1
426	1	1,000	1	⇒ 0
464	1	0,667	0	→ 3
468	1	0,250	1	⇒ 0
Nœud 68 → Gorilla gorilla				
1	1	0,167	0	→ 1
6	1	0,200	1	→ 0
7	1	0,200	1	→ 0
8	1	0,167	1	→ 0
12	1	0,333	1	⇒ 0
16	1	0,500	0	→ 1
25	1	0,111	0	⇒ 1
26	1	0,500	0	→ 1
51	1	0,182	2	→ 0
66	1	0,154	1	⇒ 0
70	1	0,125	0	→ 1
72	1	0,143	1	→ 0
95	1	0,167	0	⇒ 1
104	1	0,300	2	→ 0
124	1	0,429	2	→ 0

Caractère	Pas	IC	Changement	
125	1	0,333	4	→ 5
134	1	0,286	1	⇒ 3
136	1	0,267	0	→ 1
137	1	0,182	1	→ 0
138	1	0,500	0	→ 2
139	1	0,250	1	→ 0
141	1	0,125	0	→ 1
159	1	0,500	3	⇒ 1
163	1	0,250	1	→ 2
165	1	0,333	1	→ 0
172	1	0,462	3	→ 2
173	1	0,333	2	⇒ 0
174	1	0,500	1	⇒ 0
176	1	0,400	5	⇒ 3
177	1	0,300	5	→ 2
186	1	0,500	2	→ 1
204	1	0,250	1	⇒ 2
205	1	0,333	2	→ 5
207	1	1,000	0	⇒ 1
219	1	1,000	0	→ 2
220	1	1,000	4	⇒ 0
221	1	0,667	4	⇒ 0
222	1	0,500	2	→ 0
223	1	0,833	2	→ 1
224	1	0,800	2	→ 1
225	1	0,400	2	→ 0
226	3	0,625	2	⇒ 5
227	3	0,625	2	⇒ 5
232	1	0,538	1	→ 4
233	1	0,714	3	→ 2
235	1	0,500	0	→ 4
236	1	0,600	0	⇒ 5
242	1	0,667	3	⇒ 4
247	1	0,667	1	⇒ 4
250	1	1,000	3	⇒ 4
255	1	0,700	1	→ 5
259	1	1,000	3	⇒ 4
260	1	1,000	3	⇒ 4
263	1	0,545	0	→ 3
265	1	0,308	3	⇒ 2
267	1	0,250	3	→ 2
272	1	0,750	0	→ 4
273	1	1,000	0	⇒ 1
274	1	0,667	0	→ 2

Caractère	Pas	IC	Changement	
279	1	0,250	2	⇒ 0
286	2	0,333	0	⇒ 2
288	1	0,500	1	→ 0
289	1	0,250	1	→ 0
290	1	0,286	1	→ 0
291	1	0,214	2	→ 1
295	1	0,375	1	→ 3
296	1	0,667	2	⇒ 0
297	1	0,333	2	⇒ 3
301	3	0,267	1	→ 4
303	1	0,667	1	→ 2
304	1	0,667	1	→ 2
305	1	0,750	1	→ 2
306	1	0,400	1	→ 2
307	2	0,500	0	→ 2
309	2	0,667	0	⇒ 2
315	1	0,500	0	→ 1
316	1	0,400	0	→ 2
317	1	0,400	0	⇒ 2
318	1	1,000	3	⇒ 0
319	1	0,750	3	⇒ 0
320	1	0,500	1	→ 0
325	1	0,333	2	→ 1
326	1	0,250	2	→ 0
328	1	0,250	0	⇒ 3
329	1	0,250	0	→ 1
330	1	0,500	1	⇒ 0
332	1	0,500	0	⇒ 2
333	1	0,429	0	⇒ 2
335	1	0,600	1	→ 2
337	1	0,500	0	⇒ 3
338	1	0,571	1	⇒ 4
339	1	0,200	0	→ 1
341	1	0,667	0	⇒ 1
343	1	0,833	0	⇒ 4
344	1	0,500	0	⇒ 2
352	1	0,375	1	→ 3
353	1	0,444	1	→ 4
357	1	0,500	0	⇒ 1
359	1	0,333	1	→ 0
368	1	0,500	2	→ 0
370	1	0,800	2	→ 1
372	1	0,333	1	→ 0
373	1	0,500	2	⇒ 0

Caractère	Pas	IC	Changement	
374	1	0,667	2	⇒ 0
375	1	0,250	1	→ 0
377	1	0,571	2	→ 0
378	1	0,500	1	⇒ 0
379	1	0,667	2	→ 0
380	1	1,000	2	→ 1
381	1	0,600	2	⇒ 1
382	1	0,500	1	→ 0
383	1	0,800	2	→ 1
384	1	0,286	2	⇒ 1
390	1	0,500	0	→ 2
391	1	0,333	1	⇒ 2
393	1	1,000	0	⇒ 1
398	1	0,667	0	⇒ 1
401	1	0,500	0	⇒ 1
405	1	0,500	0	⇒ 2
411	1	0,429	0	→ 3
414	1	0,750	0	⇒ 1
416	1	0,250	2	⇒ 3
422	1	1,000	3	→ 1
424	1	0,429	2	⇒ 3
435	1	0,222	2	⇒ 1
436	1	0,400	3	⇒ 0
438	1	0,600	3	→ 2
439	1	0,300	3	⇒ 0
440	1	1,000	3	→ 1
442	1	0,500	1	→ 0
443	1	0,500	2	⇒ 1
444	1	0,500	2	→ 0
452	1	0,417	3	⇒ 0
454	1	1,000	5	⇒ 0
457	1	0,600	1	⇒ 3
458	1	0,400	2	→ 1
459	1	0,600	1	→ 4
463	1	0,333	0	⇒ 1
465	1	0,750	0	→ 3
Nœud 68 → Nœud 67				
45	1	0,250	1	⇒ 2
55	1	0,182	1	⇒ 0
74	1	0,286	0	→ 1
82	1	0,167	1	⇒ 0
89	1	0,286	1	⇒ 0

Caractère	Pas	IC	Changement	
93	1	0,500	1	⇒ 0
102	1	0,222	0	⇒ 2
108	1	0,133	0	⇒ 1
113	1	0,231	0	→ 1
114	1	0,200	0	⇒ 1
121	1	0,286	0	⇒ 1
128	1	0,667	2	→ 0
130	1	0,200	0	⇒ 1
149	1	0,273	2	→ 1
166	1	0,235	2	⇒ 3
167	1	0,364	2	⇒ 3
186	1	0,500	2	→ 0
230	1	0,444	2	⇒ 3
237	1	0,214	3	⇒ 2
267	1	0,250	3	→ 0
270	1	0,429	1	⇒ 2
271	1	0,222	1	⇒ 0
272	1	0,750	0	→ 1
280	1	0,500	0	⇒ 1
320	1	0,500	1	→ 3
327	1	0,333	0	⇒ 2
345	1	0,500	0	⇒ 1
346	1	0,667	1	⇒ 2
361	1	1,000	0	⇒ 1
367	1	0,500	0	→ 2
369	1	0,429	1	⇒ 2
429	1	0,400	1	→ 0
430	1	0,286	1	→ 0
437	1	0,333	1	⇒ 0
Nœud 67 → Sterkfontein 5				
2	2	0,143	0	→ 2
3	1	0,167	0	⇒ 1
8	1	0,167	1	→ 0
12	1	0,333	1	⇒ 2
19	1	0,143	0	→ 1
23	1	0,182	0	⇒ 2
27	1	0,375	0	→ 1
36	1	0,167	0	⇒ 1
37	1	0,083	0	⇒ 1
42	1	0,200	0	⇒ 1
43	1	0,125	1	⇒ 0
49	1	0,167	1	⇒ 0

Caractère	Pas	IC	Changement	
50	1	0,167	1	⇒ 0
52	1	0,125	0	⇒ 1
53	1	0,154	0	⇒ 1
60	1	0,100	0	→ 1
68	1	0,167	0	→ 1
75	1	0,091	0	⇒ 1
79	1	0,154	2	⇒ 1
87	1	0,100	0	→ 1
97	1	0,286	0	→ 1
105	1	0,222	0	⇒ 1
110	1	0,182	0	→ 1
125	1	0,333	4	⇒ 3
131	1	0,182	0	→ 1
137	1	0,182	1	⇒ 2
140	3	0,200	0	⇒ 3
142	1	0,571	3	→ 4
143	1	1,000	4	→ 5
146	1	0,444	3	→ 4
150	1	0,400	2	→ 1
151	1	0,429	1	→ 3
152	1	1,000	2	→ 3
153	1	0,571	3	→ 4
155	1	0,500	3	→ 4
156	1	0,714	4	→ 5
159	1	0,500	3	→ 2
160	1	0,250	3	→ 1
161	1	0,300	3	→ 1
162	1	0,444	4	→ 1
164	1	0,333	3	⇒ 2
169	1	0,500	0	→ 1
170	1	0,417	2	→ 0
171	1	0,545	2	→ 1
172	1	0,462	3	→ 1
176	1	0,400	5	⇒ 2
177	1	0,300	5	→ 2
185	1	0,333	1	⇒ 0
187	1	0,625	1	⇒ 0
195	1	0,750	0	→ 1
196	1	0,286	1	⇒ 0
198	1	0,385	1	⇒ 2
201	1	0,222	1	→ 0
202	1	0,333	2	⇒ 1
205	1	0,333	2	→ 1
206	1	0,375	3	→ 2

Caractère	Pas	IC	Changement	
213	1	0,571	4	→ 3
214	1	0,800	1	→ 0
216	1	0,667	2	→ 1
217	1	0,800	4	→ 1
226	1	0,625	2	⇒ 1
227	1	0,625	2	⇒ 1
228	1	0,600	2	→ 1
229	1	0,400	1	→ 4
232	1	0,538	1	→ 5
233	1	0,714	3	→ 5
234	1	0,333	2	⇒ 3
235	1	0,500	0	→ 6
236	1	0,600	0	⇒ 3
237	2	0,214	2	⇒ 0
242	1	0,667	3	⇒ 5
244	1	0,400	1	⇒ 0
248	1	0,500	1	⇒ 0
249	1	0,750	2	⇒ 1
253	1	0,500	4	→ 2
254	1	0,500	4	→ 3
255	1	0,700	1	→ 4
258	1	0,800	3	⇒ 1
263	1	0,545	0	→ 4
275	1	1,000	3	⇒ 0
277	1	0,500	1	⇒ 0
279	1	0,250	2	⇒ 1
282	1	0,600	0	⇒ 2
284	1	0,300	0	⇒ 2
285	1	0,333	1	→ 2
292	1	0,333	1	→ 3
293	1	0,231	1	⇒ 0
294	1	0,500	1	⇒ 0
295	1	0,375	1	→ 2
298	1	0,400	1	→ 0
299	1	0,545	5	→ 1
300	1	0,375	1	→ 0
306	1	0,400	1	→ 0
308	1	0,500	1	→ 0
311	1	0,667	0	→ 2
313	1	0,667	2	⇒ 0
321	1	0,667	0	→ 2
322	1	0,429	0	→ 2
323	1	0,667	0	→ 1
326	1	0,250	2	→ 3

Caractère	Pas	IC	Changement	
330	1	0,500	1	→ 2
335	1	0,600	1	→ 0
340	1	0,500	2	→ 0
347	1	1,000	0	→ 2
352	1	0,375	1	→ 0
353	1	0,444	1	→ 0
354	1	0,286	2	→ 0
356	1	0,250	2	→ 0
362	1	0,500	0	→ 2
363	1	0,500	0	→ 1
365	1	0,667	0	⇒ 2
377	1	0,571	2	→ 3
390	1	0,500	0	→ 1
395	1	0,286	1	→ 0
399	1	0,600	1	⇒ 0
428	1	0,286	2	⇒ 1
436	1	0,400	3	⇒ 4
439	1	0,300	3	→ 2
440	1	1,000	3	→ 2
442	1	0,500	1	→ 2
450	1	0,750	4	→ 3
452	1	0,417	3	⇒ 6
453	1	0,385	3	→ 4
455	1	0,429	1	→ 2
458	1	0,400	2	→ 1
460	1	0,667	0	→ 2
462	1	0,500	0	→ 2
465	1	0,750	0	→ 1
466	1	1,000	0	→ 3
Nœud 67 → KNMER 406				
6	1	0,200	1	→ 0
7	1	0,200	1	→ 0
16	1	0,500	0	→ 1
26	1	0,500	0	→ 1
28	1	0,167	1	⇒ 2
29	1	0,182	1	→ 0
30	1	0,125	0	⇒ 1
40	1	0,167	0	⇒ 1
51	1	0,182	2	→ 1
70	1	0,125	0	→ 1
71	1	0,167	0	→ 1
73	1	0,200	2	⇒ 1

Caractère	Pas	IC	Changement	
77	1	0,111	1	⇒ 0
80	1	0,125	0	⇒ 1
83	1	0,143	0	⇒ 1
86	1	0,500	0	⇒ 1
91	1	0,167	0	⇒ 1
92	1	0,125	2	⇒ 1
94	1	0,200	1	⇒ 0
103	1	0,286	0	⇒ 1
107	1	0,200	0	⇒ 2
108	1	0,133	1	⇒ 2
109	1	0,154	0	⇒ 1
110	1	0,182	0	→ 2
111	1	0,125	0	⇒ 1
117	1	0,100	0	⇒ 1
118	1	0,333	0	⇒ 4
123	1	0,429	3	⇒ 0
125	2	0,333	4	⇒ 6
131	1	0,182	0	→ 2
139	1	0,250	1	→ 0
141	1	0,125	0	→ 1
145	1	0,273	2	⇒ 3
149	1	0,273	1	⇒ 0
150	1	0,400	2	→ 0
160	1	0,250	3	→ 0
161	1	0,300	3	→ 0
162	1	0,444	4	→ 0
163	1	0,250	1	→ 2
166	1	0,235	3	⇒ 4
167	1	0,364	3	⇒ 4
168	1	1,000	2	⇒ 3
169	1	0,500	0	→ 2
170	1	0,417	2	→ 1
171	1	0,545	2	→ 0
172	1	0,462	3	→ 0
178	1	0,556	0	⇒ 1
179	1	0,400	3	⇒ 4
180	1	0,222	2	⇒ 1
190	1	0,500	0	⇒ 1
199	1	0,250	0	⇒ 1
200	2	0,222	0	⇒ 2
201	1	0,222	1	⇒ 2
203	1	0,143	0	⇒ 1
205	1	0,333	2	→ 0
206	1	0,375	3	→ 0

Caractère	Pas	IC	Changement	
219	1	1,000	0	→ 3
220	1	1,000	4	⇒ 3
221	1	0,667	4	⇒ 2
223	1	0,833	2	→ 0
224	1	0,800	2	→ 0
229	1	0,400	1	→ 3
232	1	0,538	1	→ 6
235	1	0,500	0	→ 3
239	1	0,444	4	⇒ 3
241	1	0,222	2	⇒ 1
250	1	1,000	3	⇒ 5
255	1	0,700	1	→ 6
257	1	0,286	1	→ 3
263	1	0,545	0	→ 6
265	1	0,308	3	⇒ 4
266	1	0,429	1	→ 0
268	1	0,300	2	⇒ 3
276	1	0,250	0	⇒ 1
278	1	0,500	0	⇒ 1
283	2	0,500	0	⇒ 2
292	1	0,333	1	→ 2
311	1	0,667	0	→ 1
314	1	0,750	1	⇒ 2
316	1	0,400	0	→ 1
325	1	0,333	2	→ 4
328	1	0,250	0	→ 1
334	1	0,400	1	→ 0
337	1	0,500	0	⇒ 1
338	1	0,571	1	⇒ 2
349	1	0,400	2	→ 1
352	1	0,375	1	→ 2
353	1	0,444	1	→ 2
355	1	0,400	2	→ 0
364	1	0,200	2	→ 1
411	1	0,429	0	→ 2
422	1	1,000	3	→ 0
427	1	1,000	1	→ 0
433	1	0,250	4	⇒ 3
434	1	0,300	0	⇒ 2
442	1	0,500	1	→ 3
445	1	0,500	2	⇒ 1
446	1	0,500	3	⇒ 2
447	1	0,333	1	→ 0
453	1	0,385	3	→ 2

Caractère	Pas	IC	Changement	
457	1	0,600	1	⇒ 0
460	1	0,667	0	→ 3
462	1	0,500	0	→ 5
464	1	0,667	3	⇒ 1
Nœud 66 → <i>Pan troglodytes</i>				
1	1	0,167	0	→ 1
4	1	0,133	1	⇒ 2
20	1	0,200	1	⇒ 0
22	1	0,200	0	⇒ 1
27	1	0,375	0	→ 3
28	1	0,167	1	⇒ 0
29	1	0,182	1	→ 0
48	1	0,500	0	⇒ 1
60	1	0,100	0	→ 1
68	1	0,167	0	→ 1
72	1	0,143	1	→ 0
73	1	0,200	2	⇒ 1
78	1	0,111	0	⇒ 1
84	1	0,125	1	→ 0
87	1	0,100	0	→ 1
94	1	0,200	1	⇒ 0
104	1	0,300	2	→ 1
120	1	0,231	2	⇒ 1
125	2	0,333	4	⇒ 2
131	1	0,182	0	→ 2
132	1	0,167	0	⇒ 1
134	1	0,286	1	⇒ 2
135	1	0,167	1	⇒ 0
136	1	0,267	0	→ 1
137	1	0,182	1	→ 0
138	1	0,500	0	→ 1
149	1	0,273	2	→ 1
157	1	0,400	3	→ 1
158	1	0,455	4	→ 1
159	1	0,500	3	→ 2
165	1	0,333	1	→ 0
166	2	0,235	2	⇒ 0
167	2	0,364	2	⇒ 0
168	1	1,000	0	→ 1
169	1	0,500	0	→ 1
170	1	0,417	2	⇒ 4
171	1	0,545	2	⇒ 4

Caractère	Pas	IC	Changement	
172	1	0,462	3	→ 5
174	1	0,500	1	⇒ 2
179	1	0,400	1	⇒ 0
180	1	0,222	2	⇒ 0
181	1	0,400	2	→ 1
188	1	0,375	2	→ 1
189	1	0,429	2	→ 1
190	1	0,500	2	→ 3
195	1	0,750	2	→ 1
196	1	0,286	1	→ 3
198	1	0,385	3	→ 0
201	1	0,222	1	→ 0
213	1	0,571	1	→ 3
217	1	0,800	4	→ 2
220	1	1,000	4	⇒ 2
221	1	0,667	4	⇒ 1
226	2	0,625	2	→ 4
227	2	0,625	2	→ 4
228	1	0,600	1	→ 3
232	1	0,538	1	→ 7
233	1	0,714	3	→ 1
234	1	0,333	1	→ 0
239	1	0,444	2	→ 1
241	1	0,222	2	⇒ 1
242	1	0,667	3	⇒ 0
247	1	0,667	1	⇒ 2
249	1	0,750	2	⇒ 3
250	1	1,000	3	⇒ 6
253	1	0,500	0	→ 3
254	1	0,500	0	→ 3
255	1	0,700	1	→ 7
257	1	0,286	3	→ 4
261	1	1,000	3	⇒ 4
263	1	0,545	0	→ 5
264	1	0,444	3	→ 1
266	1	0,429	3	→ 0
271	1	0,222	1	⇒ 2
272	1	0,750	0	→ 2
273	1	1,000	0	⇒ 2
274	1	0,667	0	→ 2
283	2	0,500	0	⇒ 2
286	1	0,333	0	→ 1
288	1	0,500	1	→ 0
289	1	0,250	1	→ 0

Caractère	Pas	IC	Changement	
290	1	0,286	1	→ 0
291	1	0,214	2	→ 1
293	1	0,231	1	→ 2
294	1	0,500	1	⇒ 2
295	1	0,375	1	⇒ 0
296	1	0,667	2	⇒ 1
298	1	0,400	1	⇒ 2
300	1	0,375	1	⇒ 2
301	3	0,267	1	→ 4
302	1	0,667	2	⇒ 0
303	1	0,667	1	→ 2
304	1	0,667	1	→ 2
305	2	0,750	1	⇒ 3
306	1	0,400	1	→ 2
307	2	0,500	0	→ 2
309	1	0,667	0	→ 1
311	1	0,667	0	→ 2
314	1	0,750	0	→ 3
315	1	0,500	0	→ 1
316	1	0,400	0	→ 2
317	1	0,400	0	→ 1
218	1	1,000	3	⇒ 1
319	1	0,750	3	⇒ 1
325	1	0,333	2	→ 1
326	1	0,250	2	→ 0
330	1	0,500	1	→ 2
331	1	0,667	3	→ 0
332	1	0,500	0	⇒ 3
333	1	0,429	0	⇒ 3
334	1	0,400	1	→ 0
335	1	0,600	1	→ 3
336	1	0,400	1	⇒ 3
339	1	0,200	0	→ 1
341	1	0,667	0	⇒ 2
343	1	0,833	0	⇒ 5
344	1	0,500	0	⇒ 3
346	1	0,667	1	⇒ 0
349	1	0,400	2	→ 1
351	1	0,400	0	⇒ 2
357	1	0,500	0	⇒ 2
358	1	0,667	2	⇒ 1
359	1	0,333	1	→ 0
364	1	0,200	2	→ 1
365	1	0,667	0	⇒ 1

Caractère	Pas	IC	Changement	
368	1	0,500	2	→ 0
369	1	0,429	1	⇒ 0
370	1	0,800	2	→ 1
372	1	0,333	1	→ 0
373	1	0,500	2	⇒ 1
374	1	0,667	2	⇒ 4
375	1	0,250	1	→ 0
376	1	0,600	3	→ 2
381	1	0,600	2	⇒ 4
385	2	0,429	2	⇒ 0
387	1	0,500	1	⇒ 0
388	1	0,429	3	⇒ 2
389	1	0,333	2	⇒ 1
391	1	0,333	1	⇒ 0
397	1	0,200	1	⇒ 0
398	1	0,667	0	⇒ 2
399	1	0,600	1	⇒ 3
401	1	0,500	0	⇒ 4
402	1	1,000	0	⇒ 2
405	1	0,500	0	⇒ 3
406	1	1,000	0	⇒ 2
411	1	0,429	0	→ 1
412	1	0,750	0	→ 2
413	1	1,000	0	⇒ 1
414	1	0,750	0	⇒ 3
430	1	0,286	1	→ 3
432	1	0,500	0	⇒ 2
433	1	0,250	4	⇒ 0
436	1	0,400	3	⇒ 1
437	1	0,333	1	→ 2
438	1	0,600	3	⇒ 1
439	1	0,300	3	⇒ 1
440	1	1,000	3	→ 0
441	2	0,500	1	⇒ 3
443	1	0,500	2	⇒ 0
444	1	0,500	2	→ 0
445	1	0,500	2	⇒ 0
446	1	0,500	3	⇒ 0
447	1	0,333	1	→ 0
448	1	1,000	3	⇒ 0
449	1	1,000	1	⇒ 0
450	1	0,750	4	→ 0
451	1	1,000	2	⇒ 0
453	1	0,385	3	⇒ 1

Caractère	Pas	IC	Changement	
454	1	1,000	5	⇒ 2
456	1	0,500	3	⇒ 1
459	1	0,600	1	→ 0
460	1	0,667	0	⇒ 4
461	1	0,333	1	→ 2
462	1	0,500	0	⇒ 3
464	1	0,667	0	→ 4
465	1	0,750	0	→ 2
466	1	1,000	0	⇒ 4
Nœud 66 → Nœud 65				
12	1	0,333	1	⇒ 3
31	1	0,333	0	⇒ 1
32	1	0,154	2	→ 1
38	1	0,182	0	⇒ 2
42	1	0,200	0	⇒ 1
43	1	0,125	1	⇒ 0
50	1	0,167	1	→ 0
56	1	0,250	1	⇒ 0
66	1	0,154	1	⇒ 2
74	1	0,286	0	→ 1
79	1	0,154	2	→ 0
81	1	0,333	0	→ 1
85	1	0,167	1	⇒ 0
99	1	0,333	0	→ 1
105	1	0,222	0	→ 2
109	1	0,154	0	→ 1
110	1	0,182	0	→ 1
113	1	0,231	0	→ 1
123	1	0,429	3	⇒ 0
128	1	0,667	2	→ 0
137	1	0,182	1	→ 2
147	1	0,556	5	⇒ 4
148	1	0,625	5	⇒ 4
150	1	0,400	2	⇒ 4
161	1	0,300	3	⇒ 2
162	1	0,444	4	⇒ 3
164	1	0,333	3	→ 2
165	1	0,333	1	⇒ 2
194	1	0,625	3	⇒ 2
199	1	0,250	0	⇒ 1
203	1	0,143	0	⇒ 1
215	1	0,571	0	→ 3

Caractère	Pas	IC	Changement	
226	1	0,625	2	⇒ 1
227	1	0,625	2	⇒ 1
231	1	0,375	3	→ 0
240	2	0,600	4	⇒ 2
245	1	0,200	0	⇒ 1
261	1	1,000	3	⇒ 2
265	1	0,308	3	⇒ 0
269	1	0,300	2	→ 1
276	1	0,250	0	⇒ 1
284	1	0,300	0	→ 2
292	1	0,333	1	→ 2
299	1	0,545	5	→ 2
313	1	0,667	2	⇒ 0
321	1	0,667	0	⇒ 1
322	1	0,429	0	→ 3
327	1	0,333	0	⇒ 1
328	1	0,250	0	→ 2
340	1	0,500	2	→ 0
354	1	0,286	2	→ 0
356	1	0,250	2	→ 0
367	1	0,500	0	→ 2
385	1	0,429	2	→ 3
428	1	0,286	2	⇒ 1
441	1	0,500	1	→ 0
455	1	0,429	1	→ 3
467	1	1,000	1	→ 0

Nœud 65 → Nœud 64

2	1	0,143	0	→ 1
3	1	0,167	0	⇒ 1
5	1	0,111	0	→ 1
62	1	0,111	1	⇒ 0
107	1	0,200	0	→ 1
121	1	0,286	0	⇒ 1
124	1	0,429	2	→ 1
143	1	1,000	4	⇒ 3
146	1	0,444	3	⇒ 2
147	1	0,556	4	⇒ 3
148	1	0,625	4	⇒ 3
151	1	0,429	1	→ 4
152	1	1,000	2	⇒ 1
153	1	0,571	3	⇒ 2
154	1	0,750	3	⇒ 2

Caractère	Pas	IC	Changement	
156	1	0,714	4	⇒ 3
176	1	0,400	5	→ 3
177	1	0,300	5	⇒ 3
183	1	0,667	1	⇒ 0
191	1	0,500	2	⇒ 1
193	1	0,571	3	⇒ 2
208	1	0,429	2	⇒ 1
211	1	1,000	2	→ 0
212	1	1,000	1	⇒ 0
214	1	0,800	1	→ 3
216	1	0,667	2	→ 3
220	1	1,000	4	→ 5
223	1	0,833	2	→ 3
229	1	0,400	1	⇒ 0
230	1	0,444	2	→ 0
233	1	0,714	3	→ 0
235	1	0,500	0	→ 2
247	1	0,667	1	⇒ 0
260	1	1,000	3	⇒ 2
280	1	0,500	0	⇒ 1
305	1	0,750	1	⇒ 0
308	1	0,500	1	⇒ 0
323	1	0,667	0	→ 2
324	1	0,333	0	⇒ 1
330	1	0,500	1	⇒ 0
433	1	0,250	4	→ 5

Nœud 64 → Nœud 63

25	1	0,111	0	→ 1
52	1	0,125	0	⇒ 1
97	1	0,286	0	→ 1
99	1	0,333	1	→ 2
102	1	0,222	0	⇒ 1
103	1	0,286	0	⇒ 1
104	1	0,300	2	→ 1
117	1	0,100	0	→ 1
126	1	0,333	1	⇒ 0
131	1	0,182	0	⇒ 1
142	1	0,571	3	⇒ 2
143	1	1,000	3	⇒ 2
147	1	0,556	3	⇒ 2
148	1	0,625	3	⇒ 2
150	1	0,400	4	⇒ 3

Caractère	Pas	IC	Changement	
156	1	0,714	3	⇒ 2
158	1	0,455	4	→ 3
170	1	0,417	2	→ 3
184	1	0,667	1	⇒ 0
189	1	0,429	2	⇒ 3
195	1	0,750	2	⇒ 3
200	1	0,222	0	⇒ 1
206	1	0,375	3	→ 2
226	1	0,625	1	⇒ 0
227	1	0,625	1	⇒ 0
228	1	0,600	1	→ 0
239	1	0,444	2	→ 1
241	1	0,222	2	⇒ 1
242	1	0,667	3	⇒ 0
248	1	0,500	1	⇒ 0
249	1	0,750	2	⇒ 0
250	1	1,000	3	⇒ 0
259	1	1,000	2	⇒ 1
260	1	1,000	2	⇒ 1
265	1	0,308	0	→ 1
290	1	0,286	1	⇒ 2
297	1	0,333	2	⇒ 1
303	1	0,667	1	⇒ 0
304	1	0,667	1	⇒ 0
306	1	0,400	1	⇒ 0
321	1	0,667	1	⇒ 2
327	1	0,333	1	→ 3
334	1	0,400	1	→ 0
437	1	0,333	1	⇒ 0
457	1	0,600	1	⇒ 0

Nœud 63 → Nœud 62

39	1	0,143	0	⇒ 1
64	1	0,125	1	→ 0
73	1	0,200	2	⇒ 1
107	1	0,200	1	→ 0
114	1	0,200	0	→ 1
116	1	0,333	0	→ 1
124	1	0,429	1	→ 3
125	1	0,333	4	→ 3
139	1	0,250	1	→ 2
140	1	0,200	0	⇒ 1
142	1	0,571	2	⇒ 1

Caractère	Pas	IC	Changement	
143	1	1,000	2	⇒ 1
154	1	0,750	2	⇒ 1
155	1	0,500	3	⇒ 2
165	1	0,333	2	⇒ 1
171	1	0,545	2	→ 3
174	1	0,500	1	⇒ 3
185	1	0,333	2	→ 3
194	1	0,625	2	⇒ 1
213	1	0,571	1	⇒ 0
215	1	0,571	3	⇒ 4
222	1	0,500	2	→ 1
259	1	1,000	1	⇒ 0
260	1	1,000	1	⇒ 0
261	2	1,000	2	⇒ 0
300	1	0,375	1	⇒ 0
325	1	0,333	2	⇒ 4
336	1	0,400	1	⇒ 0
352	1	0,375	1	⇒ 0
353	1	0,444	1	⇒ 0
355	1	0,400	1	→ 0
405	1	0,500	0	→ 1
452	1	0,417	3	→ 4
456	1	0,500	3	→ 4

Nœud 62 → KNMER 1813

5	1	0,111	1	→ 0
11	1	0,333	2	⇒ 1
12	1	0,333	3	⇒ 1
18	1	0,250	2	→ 1
19	1	0,143	0	→ 1
37	1	0,083	0	→ 1
38	1	0,182	2	→ 0
44	1	0,125	0	⇒ 1
51	1	0,182	2	⇒ 1
55	1	0,182	1	→ 2
62	1	0,111	0	⇒ 1
63	1	0,167	0	→ 1
75	1	0,091	0	⇒ 1
92	2	0,125	2	⇒ 0
98	1	0,222	0	⇒ 2
99	2	0,333	2	⇒ 0
106	2	0,154	0	⇒ 2
107	1	0,200	0	→ 2

Caractère	Pas	IC	Changement	
117	1	0,100	1	→ 0
120	1	0,231	2	→ 3
135	1	0,167	1	→ 0
136	1	0,267	0	→ 3
137	1	0,182	2	→ 1
140	1	0,200	1	⇒ 2
144	1	0,222	1	→ 2
160	1	0,250	3	→ 2
163	1	0,250	1	⇒ 0
164	1	0,333	2	⇒ 1
166	1	0,235	2	⇒ 1
167	2	0,364	2	⇒ 0
170	1	0,417	3	→ 4
172	1	0,462	3	⇒ 4
173	1	0,333	2	→ 3
175	1	0,250	3	⇒ 1
176	1	0,400	3	⇒ 2
177	1	0,300	3	⇒ 2
181	1	0,400	2	⇒ 3
182	1	0,444	2	⇒ 3
185	1	0,333	3	→ 1
187	1	0,625	4	⇒ 2
192	1	0,400	2	⇒ 3
197	1	0,333	2	⇒ 0
198	1	0,385	3	⇒ 1
199	1	0,250	1	⇒ 2
200	1	0,222	1	⇒ 2
201	1	0,222	1	⇒ 2
204	1	0,250	1	→ 0
205	1	0,333	2	⇒ 0
206	1	0,375	2	→ 1
209	1	0,375	3	⇒ 0
210	1	0,333	3	→ 0
228	1	0,600	0	→ 1
229	1	0,400	0	⇒ 3
230	1	0,444	0	→ 2
231	1	0,375	0	→ 2
232	1	0,538	1	⇒ 3
233	1	0,714	0	⇒ 2
234	1	0,333	1	⇒ 2
239	1	0,444	1	→ 2
242	1	0,667	0	⇒ 1
244	1	0,400	2	⇒ 1
245	1	0,200	1	⇒ 0

Caractère	Pas	IC	Changement	
247	1	0,667	0	⇒ 2
253	1	0,500	0	⇒ 1
256	1	0,500	0	⇒ 2
258	1	0,800	4	⇒ 3
272	1	0,750	0	⇒ 2
274	1	0,667	0	⇒ 1
277	1	0,500	2	⇒ 1
278	1	0,500	2	⇒ 1
285	1	0,333	1	→ 2
293	1	0,231	1	⇒ 0
299	1	0,545	2	⇒ 3
301	2	0,267	1	→ 3
310	1	0,333	0	⇒ 1
315	1	0,500	0	⇒ 2
316	1	0,400	0	⇒ 1
317	1	0,400	0	⇒ 1
338	1	0,571	1	⇒ 0
342	1	0,400	1	⇒ 0
347	1	1,000	0	⇒ 1
362	1	0,500	0	⇒ 1
388	1	0,429	3	⇒ 2
389	1	0,333	2	⇒ 1
416	1	0,250	2	⇒ 3
423	1	0,500	2	⇒ 1
424	2	0,429	2	⇒ 0
436	1	0,400	3	⇒ 1
438	1	0,600	3	⇒ 0
443	1	0,500	2	⇒ 3
452	1	0,417	4	→ 2
453	1	0,385	3	⇒ 6
455	1	0,429	3	→ 4
456	1	0,500	4	→ 5
459	1	0,600	1	⇒ 3
461	1	0,333	1	→ 0
462	1	0,500	0	→ 5
463	1	0,333	0	⇒ 3
Nœud 62 → Nœud 61				
21	1	0,250	0	⇒ 1
27	1	0,375	0	⇒ 3
33	1	0,111	1	⇒ 0
45	1	0,250	1	⇒ 2
70	1	0,125	0	→ 1

Caractère	Pas	IC	Changement	
72	1	0,143	1	⇒ 0
74	1	0,286	1	⇒ 0
80	1	0,125	0	→ 1
87	1	0,100	0	→ 1
112	1	0,200	0	⇒ 1
115	1	0,250	0	⇒ 1
119	1	0,182	3	⇒ 2
142	1	0,571	1	⇒ 0
143	1	1,000	1	⇒ 0
146	1	0,444	2	⇒ 1
156	1	0,714	2	⇒ 1
180	1	0,222	2	⇒ 0
188	1	0,375	2	⇒ 3
190	1	0,500	2	→ 4
191	1	0,500	1	⇒ 2
193	1	0,571	2	→ 1
196	1	0,286	1	→ 2
235	1	0,500	2	→ 0
238	1	0,667	1	⇒ 0
240	1	0,600	2	⇒ 1
257	1	0,286	3	→ 4
291	1	0,214	2	⇒ 1
294	1	0,500	1	⇒ 0
295	1	0,375	1	⇒ 3
297	1	0,333	1	→ 0
298	1	0,400	1	⇒ 2
354	1	0,286	0	→ 1
Nœud 61 → Nœud 39				
13	1	0,125	0	→ 1
25	1	0,111	1	→ 0
50	1	0,167	0	→ 1
88	1	0,167	0	⇒ 1
120	1	0,231	2	⇒ 1
130	1	0,200	0	⇒ 1
132	1	0,167	0	⇒ 1
236	1	0,600	0	⇒ 2
302	1	0,667	2	→ 4
328	1	0,250	2	→ 0
342	1	0,400	1	⇒ 2
384	1	0,286	2	⇒ 1
397	1	0,200	1	⇒ 0
399	1	0,600	1	⇒ 2

Caractère	Pas	IC	Changement	
458	1	0,400	2	→ 0
460	1	0,667	0	→ 1
463	1	0,333	0	⇒ 1
Nœud 39 → Nœud 38				
31	1	0,333	1	⇒ 2
62	1	0,111	0	⇒ 1
77	1	0,111	1	→ 0
89	1	0,286	1	→ 2
114	1	0,200	1	→ 0
120	1	0,231	1	⇒ 0
225	1	0,400	2	→ 0
235	1	0,500	0	→ 2
257	1	0,286	4	→ 3
284	1	0,300	2	⇒ 3
292	1	0,333	2	⇒ 3
293	1	0,231	1	⇒ 0
301	1	0,267	1	⇒ 0
326	1	0,250	2	→ 3
354	1	0,286	1	→ 0
436	1	0,400	3	⇒ 2
437	1	0,333	0	⇒ 1
438	1	0,600	3	⇒ 2
442	1	0,500	1	⇒ 0
446	1	0,500	3	⇒ 2
Nœud 38 → Nœud 36				
33	1	0,111	0	⇒ 1
34	1	0,167	0	⇒ 1
47	1	0,200	1	⇒ 0
129	1	0,200	0	→ 1
Nœud 36 → KNMWT15000				
21	1	0,250	1	⇒ 0
24	1	0,300	0	⇒ 2
28	1	0,167	1	⇒ 0
32	1	0,154	1	⇒ 0
39	1	0,143	1	→ 0
46	1	0,125	1	⇒ 0
51	1	0,182	2	→ 0
52	1	0,125	1	→ 0
54	1	0,250	0	→ 1

Caractère	Pas	IC	Changement	
55	1	0,182	1	→ 0
58	1	0,500	0	→ 1
64	1	0,125	0	→ 1
67	1	0,333	1	→ 0
68	1	0,167	0	→ 1
79	1	0,154	0	→ 1
84	1	0,125	1	→ 0
92	2	0,125	2	→ 0
97	1	0,286	1	→ 0
102	1	0,222	1	→ 0
104	1	0,300	1	→ 0
107	1	0,200	0	→ 1
109	1	0,154	1	→ 0
112	1	0,200	1	→ 0
117	1	0,100	1	→ 0
122	1	0,500	1	→ 2
123	1	0,429	0	→ 1
131	1	0,182	1	→ 0
221	1	0,667	4	→ 3
230	1	0,444	0	→ 4
237	1	0,214	3	→ 2
243	1	0,333	2	→ 1
246	1	0,333	4	→ 3
247	1	0,667	0	→ 3
258	1	0,800	4	→ 0
279	1	0,250	2	→ 1
285	1	0,333	1	⇒ 2
286	1	0,333	0	→ 1
291	1	0,214	1	→ 0
299	1	0,545	2	→ 0
324	1	0,333	1	→ 0
325	1	0,333	4	→ 3
335	1	0,600	1	→ 0
374	1	0,667	2	→ 3
381	1	0,600	2	→ 3
382	1	0,500	1	→ 2
395	1	0,286	1	→ 0
400	1	0,400	0	→ 2
403	1	0,500	0	→ 1
415	1	0,750	0	→ 1
417	1	0,500	1	→ 0
433	1	0,250	5	→ 3
439	1	0,300	3	→ 2
450	1	0,750	4	→ 3

Caractère	Pas	IC	Changement	
460	1	0,667	1	→ 0
Nœud 36 → Trinil2				
6	1	0,200	1	→ 0
22	1	0,200	0	→ 1
25	1	0,111	0	⇒ 1
30	1	0,125	0	⇒ 1
32	1	0,154	1	⇒ 2
53	1	0,154	0	→ 1
135	1	0,167	1	→ 0
151	1	0,429	4	→ 3
Nœud 38 → Nœud 37				
27	1	0,375	3	⇒ 1
29	1	0,182	1	→ 2
290	1	0,286	2	⇒ 1
322	1	0,429	3	⇒ 2
431	1	0,286	1	⇒ 0
445	1	0,500	2	⇒ 1
Nœud 37 → Sangiran 2				
20	1	0,200	1	→ 0
22	1	0,200	0	→ 1
39	1	0,143	1	→ 0
44	1	0,125	0	⇒ 1
55	1	0,182	1	→ 0
57	1	0,333	1	⇒ 0
66	1	0,154	2	→ 1
73	1	0,200	1	→ 0
78	1	0,111	0	→ 1
84	1	0,125	1	→ 0
110	1	0,182	1	→ 2
113	1	0,231	1	→ 3
116	1	0,333	1	→ 0
119	1	0,182	2	→ 1
134	1	0,286	1	→ 2
276	1	0,250	1	→ 0
287	1	0,667	0	→ 1
291	1	0,214	1	→ 0
299	1	0,545	2	→ 4
431	1	0,222	3	⇒ 1
433	1	0,250	5	⇒ 2

Caractère	Pas	IC	Changement	
435	2	0,222	2	→ 0
434	1	0,400	2	⇒ 4
Nœud 37 → Sangiran 12				
22	1	0,200	0	→ 2
23	1	0,182	0	⇒ 2
36	1	0,167	0	⇒ 1
37	1	0,083	0	⇒ 1
48	1	0,500	0	⇒ 1
61	1	0,167	0	⇒ 1
75	1	0,091	0	⇒ 1
281	1	0,333	1	⇒ 0
287	1	0,667	0	→ 2
291	1	0,214	1	⇒ 2
297	1	0,333	0	→ 1
298	1	0,400	2	⇒ 1
320	1	0,500	1	⇒ 2
328	1	0,250	0	⇒ 2
329	1	0,250	0	⇒ 1
374	1	0,667	2	→ 1
390	1	0,500	0	→ 2
429	1	0,400	1	→ 2
437	1	0,333	1	→ 2
439	1	0,300	3	→ 1
447	1	0,333	1	→ 0
452	1	0,417	4	→ 3
453	1	0,385	3	→ 2
454	1	1,000	5	→ 3
461	1	0,333	1	→ 0
464	1	0,667	0	→ 2
Nœud 39 → Sangiran 17				
1	1	0,167	0	→ 1
2	1	0,143	1	→ 0
4	1	0,133	1	→ 0
5	1	0,111	1	→ 0
20	1	0,200	1	→ 0
23	1	0,182	0	⇒ 2
28	1	0,167	1	⇒ 0
29	1	0,182	1	⇒ 0
32	1	0,154	1	⇒ 2
36	1	0,167	0	⇒ 1
38	1	0,182	2	→ 1

Caractère	Pas	IC	Changement	
40	1	0,167	0	⇒ 1
46	1	0,125	1	⇒ 0
52	1	0,125	1	→ 0
61	1	0,167	0	⇒ 1
63	1	0,167	0	→ 1
64	1	0,125	0	→ 1
70	1	0,125	1	→ 0
79	1	0,154	0	⇒ 2
87	1	0,100	1	→ 0
89	1	0,286	1	→ 0
92	1	0,125	2	→ 1
94	1	0,200	1	→ 2
105	1	0,222	2	→ 0
107	1	0,200	0	→ 2
108	2	0,133	0	⇒ 2
113	1	0,231	1	⇒ 0
116	1	0,333	1	⇒ 2
125	2	0,333	3	→ 1
129	1	0,200	0	→ 1
133	1	0,200	0	→ 1
136	1	0,267	0	→ 4
139	1	0,250	2	→ 3
145	1	0,273	0	→ 1
175	1	0,250	3	⇒ 2
186	1	0,500	2	→ 3
209	1	0,375	3	→ 1
210	1	0,333	3	→ 1
215	1	0,571	4	⇒ 3
216	1	0,667	3	→ 4
223	1	0,833	3	⇒ 5
224	1	0,800	2	⇒ 3
232	1	0,538	1	→ 0
255	1	0,700	1	→ 0
271	1	0,222	1	→ 2
279	1	0,250	2	→ 1
281	1	0,333	1	⇒ 0
285	1	0,333	1	⇒ 0
324	1	0,333	1	→ 0
325	1	0,333	4	⇒ 2
327	1	0,333	3	⇒ 2
331	1	0,667	3	⇒ 2
333	1	0,429	0	⇒ 1
336	1	0,400	0	⇒ 1
337	1	0,500	0	⇒ 1

Caractère	Pas	IC	Changement	
339	1	0,200	0	⇒ 1
343	1	0,833	0	⇒ 2
344	1	0,500	0	⇒ 1
352	1	0,375	0	⇒ 1
353	1	0,444	0	⇒ 1
356	1	0,250	0	⇒ 1
368	1	0,500	2	⇒ 1
376	1	0,600	3	⇒ 2
385	2	0,429	3	⇒ 1
396	1	0,500	0	⇒ 1
401	1	0,500	0	⇒ 1
406	1	1,000	0	⇒ 1
411	1	0,429	0	⇒ 1
414	1	0,750	0	⇒ 1
429	1	0,400	1	⇒ 3
430	1	0,286	1	⇒ 2
433	1	0,250	5	⇒ 4
434	1	0,300	0	⇒ 1
461	1	0,500	0	⇒ 1
468	1	0,250	1	⇒ 0

Nœud 61 → Nœud 60

10	1	0,200	0	→ 1
29	1	0,182	1	→ 2
38	1	0,182	2	→ 1
55	1	0,182	1	→ 2
60	1	0,100	0	→ 1
90	1	0,250	1	⇒ 0
91	1	0,167	0	⇒ 1
95	1	0,167	0	→ 1
105	1	0,222	2	→ 0
111	1	0,125	0	⇒ 1
144	1	0,222	1	→ 2
150	1	0,400	3	→ 2
152	1	1,000	1	→ 0
153	2	0,571	2	→ 0
155	1	0,500	2	→ 1
158	1	0,455	3	→ 5
162	1	0,444	3	→ 2
171	1	0,545	3	→ 2
173	1	0,333	2	→ 3
176	1	0,400	3	→ 5
181	1	0,400	2	→ 1

Caractère	Pas	IC	Changement	
182	1	0,444	2	→ 1
192	1	0,400	2	→ 1
206	1	0,375	2	→ 1
216	1	0,667	3	→ 4
234	1	0,333	1	⇒ 0
265	1	0,308	1	→ 0
395	1	0,286	1	⇒ 2
404	1	0,429	0	⇒ 1
429	1	0,400	1	→ 2
435	1	0,222	2	→ 1
453	1	0,385	3	→ 4
459	1	0,600	1	→ 0

Nœud 60 → Nœud 59

14	1	0,111	0	⇒ 1
15	1	0,111	0	⇒ 1
22	1	0,200	0	⇒ 1
53	1	0,154	0	⇒ 2
98	1	0,222	0	⇒ 2
104	1	0,300	1	⇒ 2
106	1	0,154	0	→ 1
113	1	0,231	1	⇒ 2
114	1	0,200	1	⇒ 2

Nœud 59 → Nœud 58

40	1	0,167	0	⇒ 1
66	1	0,154	2	→ 1
72	1	0,143	0	→ 1
107	1	0,200	0	→ 1
116	1	0,333	1	⇒ 2
127	1	0,250	1	→ 0
147	1	0,556	2	→ 1
148	1	0,625	2	⇒ 1
156	1	0,714	1	→ 0
166	1	0,235	2	→ 1
167	1	0,364	2	⇒ 1
172	1	0,462	3	⇒ 4
187	1	0,625	4	⇒ 3
217	1	0,800	4	→ 5
223	1	0,833	3	⇒ 5
239	1	0,444	1	→ 0
269	1	0,300	1	→ 2
284	1	0,300	2	→ 3

Caractère	Pas	IC	Changement	
292	1	0,333	2	⇒ 3
299	1	0,545	2	⇒ 0
302	1	0,667	2	→ 4
326	1	0,250	2	→ 3
328	1	0,250	2	→ 0
354	1	0,286	1	⇒ 2
395	1	0,286	2	⇒ 0
397	1	0,200	1	⇒ 0
405	1	0,500	1	→ 0
436	1	0,400	3	→ 4

Nœud 58 → Nœud 48

24	1	0,300	0	→ 1
73	1	0,200	1	⇒ 2
94	1	0,200	1	→ 2
130	1	0,200	0	⇒ 1
154	1	0,750	1	⇒ 0
160	1	0,250	3	→ 1
197	1	0,333	2	→ 0
204	1	0,250	1	→ 0
205	1	0,333	2	→ 1
210	1	0,333	3	→ 1
229	1	0,400	0	⇒ 1
270	1	0,429	1	→ 0
369	1	0,429	1	⇒ 2
377	1	0,571	2	→ 4
460	1	0,667	0	→ 1
461	1	0,333	1	→ 2
462	1	0,500	0	⇒ 3

Nœud 48 → Nœud 46

23	1	0,182	0	⇒ 1
51	1	0,182	2	⇒ 0
83	1	0,143	0	→ 1
100	1	0,167	1	→ 0
119	1	0,182	2	⇒ 3
125	1	0,333	3	→ 2
134	1	0,286	1	→ 3
146	1	0,444	1	⇒ 0
155	1	0,500	1	→ 0
214	1	0,800	3	⇒ 4
216	1	0,667	4	→ 5
234	1	0,333	0	⇒ 1

Caractère	Pas	IC	Changement	
293	1	0,231	1	⇒ 0
335	1	0,600	1	⇒ 0
354	1	0,286	2	⇒ 0
430	1	0,286	1	⇒ 2
463	1	0,333	0	⇒ 1

Nœud 46 → Nœud 42

1	1	0,167	0	⇒ 1
24	1	0,300	1	→ 0
28	1	0,167	1	⇒ 2
52	1	0,125	1	⇒ 0
89	1	0,286	1	⇒ 0
90	1	0,250	0	⇒ 1
108	1	0,133	0	→ 1
113	1	0,231	2	→ 1
172	1	0,462	4	→ 2
173	1	0,333	3	⇒ 2
174	1	0,500	3	⇒ 1
178	1	0,556	3	→ 2
185	1	0,333	3	→ 2
193	1	0,571	1	→ 2
194	1	0,625	1	⇒ 2
196	1	0,286	2	→ 1
218	1	0,400	1	→ 3
268	1	0,300	1	→ 0
291	1	0,214	1	→ 0
351	1	0,400	0	→ 1
374	1	0,667	2	⇒ 6
388	1	0,429	3	⇒ 2
391	1	0,333	1	⇒ 0
431	1	0,222	3	→ 2
432	1	0,500	0	→ 1
433	1	0,250	5	⇒ 3
452	1	0,417	4	→ 6

Nœud 42 → Nœud 40

6	1	0,200	1	⇒ 0
14	1	0,111	1	⇒ 0
15	1	0,111	1	⇒ 0
72	1	0,143	1	⇒ 0
92	2	0,125	2	⇒ 0
108	1	0,133	1	⇒ 2
111	1	0,125	1	→ 0

Caractère	Pas	IC	Changement	
117	1	0,100	1	→ 0
137	1	0,182	2	→ 1
384	1	0,286	2	⇒ 1
400	1	0,400	0	⇒ 1
404	1	0,429	1	⇒ 0
421	1	1,000	3	⇒ 2
Nœud 40 → Laetoli H18				
2	1	0,143	1	→ 2
5	1	0,111	1	→ 0
9	1	0,167	2	⇒ 0
10	1	0,200	1	⇒ 0
23	1	0,182	1	→ 2
24	1	0,300	0	⇒ 2
25	1	0,111	1	→ 0
29	1	0,182	2	→ 1
32	1	0,154	1	⇒ 0
39	1	0,143	1	⇒ 0
45	1	0,250	2	⇒ 0
47	1	0,200	1	⇒ 0
53	1	0,154	2	→ 1
66	1	0,154	1	→ 0
70	1	0,125	1	⇒ 0
73	1	0,200	2	⇒ 0
77	1	0,111	1	⇒ 0
78	1	0,111	0	⇒ 1
79	1	0,154	0	⇒ 1
82	1	0,167	1	⇒ 0
91	1	0,167	1	⇒ 0
105	1	0,222	0	⇒ 1
110	1	0,182	1	→ 2
114	1	0,200	2	→ 1
118	1	0,333	0	⇒ 2
121	1	0,286	1	⇒ 0
140	1	0,200	1	⇒ 2
142	1	0,571	0	→ 1
153	1	0,571	0	→ 1
177	1	0,300	3	→ 5
178	1	0,556	2	→ 4
179	1	0,400	1	⇒ 0
180	1	0,222	0	→ 1
215	1	0,571	4	→ 3
264	1	0,444	3	→ 4

Caractère	Pas	IC	Changement	
269	1	0,300	2	→ 0
271	1	0,222	1	⇒ 2
336	1	0,400	0	→ 3
354	1	0,286	0	→ 1
382	1	0,500	1	⇒ 2
385	2	0,429	3	→ 1
387	1	0,500	1	→ 0
395	1	0,286	0	→ 2
399	1	0,600	1	→ 2
401	1	0,500	0	→ 2
403	1	0,500	0	→ 2
406	1	1,000	0	→ 3
409	1	1,000	0	→ 1
415	1	0,750	0	→ 4
423	2	0,500	2	→ 0
441	3	0,500	0	→ 3
450	1	0,750	4	→ 2
Nœud 40 → OH 9				
37	1	0,083	0	→ 1
38	1	0,182	1	⇒ 0
49	1	0,167	1	→ 0
60	1	0,100	1	⇒ 0
62	1	0,111	0	⇒ 1
64	1	0,125	0	⇒ 1
71	1	0,167	0	→ 1
75	1	0,091	0	→ 1
83	1	0,143	1	⇒ 0
85	1	0,167	0	⇒ 1
98	1	0,222	2	⇒ 0
99	1	0,333	2	⇒ 1
113	1	0,231	1	→ 3
116	1	0,333	2	→ 1
136	1	0,267	0	→ 1
140	1	0,200	1	→ 0
163	1	0,250	1	→ 2
179	1	0,400	1	⇒ 2
188	1	0,375	3	→ 1
189	1	0,429	3	→ 2
210	1	0,571	0	→ 1
264	1	0,250	3	→ 2
317	1	0,400	0	→ 2
333	1	0,429	0	⇒ 1

Caractère	Pas	IC	Changement	
337	1	0,500	0	⇒ 1
338	1	0,571	1	⇒ 2
344	1	0,500	0	⇒ 1
349	1	0,400	2	⇒ 1
352	1	0,375	0	⇒ 2
353	1	0,444	0	⇒ 2
358	1	0,667	2	⇒ 1
359	1	0,333	1	⇒ 0
364	1	0,200	2	⇒ 1
367	1	0,500	2	⇒ 1
368	1	0,500	2	⇒ 1
369	1	0,429	2	⇒ 0
370	1	0,800	2	⇒ 0
373	1	0,500	2	⇒ 1
375	1	0,250	1	⇒ 0
376	1	0,600	3	⇒ 1
384	1	0,286	1	⇒ 0
396	1	0,500	0	⇒ 3
397	1	0,200	0	⇒ 1
399	1	0,600	1	→ 3
402	1	1,000	0	⇒ 1
403	1	0,500	0	→ 1
407	1	1,000	0	⇒ 1
408	1	1,000	0	⇒ 1
410	1	1,000	0	⇒ 3
411	1	0,429	0	⇒ 2
414	1	0,750	0	⇒ 2
415	1	0,750	0	→ 2
418	1	1,000	0	⇒ 2
Nœud 42 → Nœud 41				
38	1	0,182	1	⇒ 2
45	1	0,250	2	⇒ 3
65	1	0,200	1	⇒ 0
66	1	0,154	1	→ 0
79	1	0,154	0	⇒ 2
87	1	0,100	1	⇒ 0
121	1	0,286	1	⇒ 2
371	1	0,333	0	⇒ 1
Nœud 41 → Broken Hill 1				
2	1	0,143	1	→ 2
4	1	0,133	1	→ 0

Caractère	Pas	IC	Changement	
5	1	0,111	1	→ 0
12	1	0,333	3	→ 2
19	1	0,143	0	⇒ 1
22	1	0,200	1	⇒ 0
32	1	0,154	1	→ 2
33	1	0,111	0	→ 1
34	1	0,167	0	→ 1
36	1	0,167	0	→ 1
40	1	0,167	1	⇒ 0
44	1	0,125	0	⇒ 1
50	1	0,167	0	→ 1
53	1	0,154	2	→ 1
54	1	0,250	0	⇒ 1
71	1	0,167	0	→ 1
73	1	0,200	2	⇒ 1
75	1	0,091	0	→ 1
77	1	0,111	1	⇒ 0
80	1	0,125	1	⇒ 0
98	1	0,222	2	→ 1
102	1	0,222	1	→ 0
104	1	0,300	2	⇒ 3
106	1	0,154	1	→ 2
110	1	0,182	1	→ 2
114	1	0,200	2	→ 1
115	1	0,250	1	→ 0
122	1	0,500	1	→ 0
130	1	0,200	1	→ 0
140	1	0,200	1	→ 0
141	1	0,125	0	→ 1
144	1	0,222	2	→ 1
145	2	0,273	0	→ 2
147	1	0,556	1	→ 0
148	1	0,625	1	→ 0
157	1	0,400	3	→ 1
158	1	0,455	5	→ 1
159	1	0,500	3	→ 2
160	1	0,250	1	→ 3
166	1	0,235	1	→ 2
175	1	0,250	3	→ 2
176	1	0,400	5	→ 1
181	1	0,400	1	→ 2
182	1	0,444	1	→ 2
190	1	0,500	4	→ 3
191	1	0,500	2	→ 1

Caractère	Pas	IC	Changement	
192	1	0,400	1	→ 2
198	1	0,385	3	→ 1
199	1	0,250	1	→ 2
201	1	0,222	1	→ 2
202	2	0,333	2	→ 0
204	1	0,250	0	→ 1
209	1	0,375	3	→ 0
222	1	0,500	1	→ 2
223	1	0,833	5	→ 4
234	1	0,333	1	⇒ 2
237	1	0,214	3	→ 2
241	1	0,222	1	→ 0
243	1	0,333	2	⇒ 4
244	1	0,400	2	⇒ 1
251	1	1,000	3	→ 0
255	1	0,700	1	→ 0
258	1	0,800	4	⇒ 2
262	1	0,500	3	→ 0
263	1	0,545	0	→ 5
264	1	0,444	3	→ 2
265	1	0,308	0	→ 3
266	1	0,429	3	→ 2
267	1	0,250	3	→ 2
268	1	0,300	0	→ 2
270	1	0,429	0	→ 3
275	1	1,000	3	→ 2
277	1	0,500	2	→ 0
278	1	0,500	2	→ 1
279	1	0,250	2	⇒ 0
285	1	0,333	1	⇒ 3
301	1	0,267	1	→ 0
328	1	0,250	0	⇒ 1
381	1	0,600	2	⇒ 3
386	1	0,800	2	⇒ 4
389	1	0,333	2	→ 1
395	1	0,286	0	→ 1
416	1	0,250	2	→ 1
424	1	0,429	2	→ 1
434	1	0,300	0	→ 2
Nœud 41 → Omo Kibish 2				
18	1	0,250	2	⇒ 1
25	1	0,111	1	→ 0

Caractère	Pas	IC	Changement	
28	1	0,167	2	⇒ 0
29	1	0,182	2	⇒ 0
37	1	0,083	0	→ 1
42	1	0,200	1	⇒ 0
74	1	0,286	0	⇒ 1
85	1	0,167	0	⇒ 1
88	1	0,167	0	→ 1
106	1	0,154	1	⇒ 0
111	1	0,125	1	→ 0
117	1	0,100	1	→ 0
132	1	0,167	0	⇒ 1
247	1	0,667	0	⇒ 3
281	1	0,333	1	⇒ 0
284	1	0,300	3	⇒ 2
290	1	0,286	2	⇒ 1
299	1	0,545	0	⇒ 1
316	1	0,400	0	⇒ 2
323	1	0,429	3	⇒ 2
429	1	0,286	1	→ 0
454	1	0,385	4	⇒ 6
Nœud 46 → node_45				
3	1	0,167	1	→ 0
33	1	0,111	0	→ 1
62	1	0,111	0	⇒ 1
106	1	0,154	1	→ 2
109	1	0,154	1	→ 2
118	1	0,333	0	→ 4
124	1	0,429	3	→ 1
171	1	0,545	2	⇒ 4
178	1	0,556	3	→ 4
194	1	0,625	1	→ 0
197	1	0,333	0	→ 3
200	1	0,222	1	⇒ 0
218	1	0,400	1	→ 2
230	1	0,444	0	⇒ 1
231	1	0,375	0	→ 1
237	1	0,214	3	→ 2
245	1	0,200	1	⇒ 0
265	1	0,308	0	→ 2
269	1	0,300	2	→ 0
284	1	0,300	3	⇒ 1
301	1	0,267	1	→ 0

Caractère	Pas	IC	Changement	
377	1	0,571	4	→ 2
404	1	0,429	1	⇒ 2
434	1	0,300	0	→ 1
435	1	0,222	1	⇒ 2
442	1	0,500	1	⇒ 2
443	1	0,500	2	⇒ 3
458	1	0,400	2	→ 1
459	1	0,600	0	⇒ 1
468	1	0,250	1	⇒ 0
Nœud 45 → Ngandong VII				
2	1	0,143	1	→ 0
4	1	0,133	1	⇒ 2
9	1	0,167	2	→ 0
10	1	0,200	1	⇒ 0
12	1	0,333	3	→ 0
18	2	0,250	2	→ 4
20	1	0,200	1	→ 0
31	1	0,333	1	⇒ 0
35	1	0,167	0	⇒ 1
42	1	0,200	1	⇒ 0
46	1	0,125	1	⇒ 0
47	1	0,200	1	⇒ 0
56	1	0,250	0	→ 1
58	1	0,500	0	→ 2
59	1	0,667	2	→ 0
60	1	0,100	1	⇒ 0
61	1	0,167	0	→ 1
70	1	0,125	1	⇒ 0
74	1	0,286	0	⇒ 1
88	1	0,167	0	→ 1
96	1	0,250	1	⇒ 0
98	1	0,222	2	⇒ 0
101	1	0,333	0	⇒ 1
107	1	0,200	1	⇒ 0
110	1	0,182	1	→ 2
113	1	0,231	2	→ 3
131	1	0,182	1	⇒ 0
136	1	0,267	0	→ 2
139	1	0,250	2	→ 3
140	1	0,200	1	→ 2
145	1	0,273	0	→ 1
147	1	0,556	1	→ 0

Caractère	Pas	IC	Changement	
148	1	0,625	1	→ 0
158	1	0,455	5	⇒ 3
160	1	0,250	1	→ 2
163	1	0,250	1	→ 0
166	1	0,235	1	⇒ 0
177	1	0,300	3	→ 5
181	1	0,400	1	⇒ 0
186	1	0,500	2	⇒ 3
187	1	0,625	3	⇒ 4
240	1	0,600	1	⇒ 0
241	1	0,222	1	⇒ 0
243	1	0,333	2	→ 3
262	1	0,500	3	⇒ 1
266	1	0,429	3	⇒ 2
271	1	0,222	1	→ 2
295	1	0,375	3	⇒ 1
327	1	0,333	3	⇒ 2
340	1	0,500	0	⇒ 2
356	1	0,250	0	⇒ 2
369	1	0,429	2	⇒ 1
374	1	0,667	2	⇒ 3
377	1	0,200	0	⇒ 1
400	1	0,400	0	⇒ 1
401	1	0,500	0	⇒ 1
405	1	0,500	0	⇒ 1
412	1	0,750	0	⇒ 3
430	1	0,286	2	⇒ 3
461	1	0,333	2	→ 0
Nœud 45 → Nœud 44				
37	1	0,083	0	→ 1
38	1	0,182	1	⇒ 2
45	1	0,250	2	⇒ 1
123	1	0,429	0	⇒ 1
429	1	0,400	2	⇒ 3
436	1	0,400	4	⇒ 3
452	1	0,417	4	→ 3
453	1	0,385	4	⇒ 3
Nœud 44 → Nœud 43				
8	1	0,167	1	→ 0
12	1	0,333	3	→ 1
13	1	0,125	0	→ 1

Caractère	Pas	IC	Changement	
14	1	0,111	1	→ 0
15	1	0,111	1	→ 0
22	1	0,200	1	→ 2
31	1	0,333	1	⇒ 2
56	1	0,250	0	→ 1
79	1	0,154	0	⇒ 2
103	1	0,286	1	⇒ 0
115	1	0,250	1	⇒ 0
119	2	0,182	3	⇒ 1
120	2	0,231	2	⇒ 0
176	1	0,400	5	→ 4
182	1	0,444	1	→ 2
185	1	0,333	3	→ 1
196	1	0,286	2	→ 3
198	1	0,385	3	→ 4
201	1	0,222	1	→ 0
210	1	0,333	1	→ 2
224	1	0,800	2	→ 4
238	1	0,667	0	→ 1
239	1	0,444	0	→ 1
243	1	0,333	2	→ 1
246	2	0,333	4	→ 2
253	1	0,500	0	→ 1
254	1	0,500	0	→ 2
257	1	0,286	4	→ 3
282	1	0,600	3	→ 2
291	1	0,214	1	→ 0
328	1	0,250	0	→ 1

Nœud 43 → Ngandong XII

4	1	0,133	1	⇒ 0
11	1	0,333	2	⇒ 1
18	2	0,250	2	→ 4
20	1	0,200	1	→ 0
34	1	0,167	0	⇒ 1
38	1	0,182	2	⇒ 0
43	1	0,125	0	→ 1
49	1	0,167	1	⇒ 0
51	1	0,182	0	⇒ 2
58	1	0,500	0	→ 1
63	1	0,167	0	⇒ 1
66	1	0,154	1	→ 2
73	1	0,200	2	⇒ 1

Caractère	Pas	IC	Changement	
76	1	0,333	0	⇒ 1
88	1	0,167	0	→ 1
96	1	0,250	1	⇒ 0
102	1	0,222	1	→ 0
106	1	0,154	2	⇒ 1
111	1	0,125	1	⇒ 0
122	1	0,500	1	→ 2
132	1	0,167	0	⇒ 1
135	1	0,167	1	⇒ 0
136	1	0,267	0	→ 3
140	2	0,200	1	⇒ 3
146	1	0,444	0	⇒ 1
149	1	0,273	2	⇒ 3
150	1	0,400	2	→ 4
157	1	0,400	3	⇒ 4
163	1	0,250	1	→ 0
164	1	0,333	2	⇒ 0
165	1	0,333	1	⇒ 2
167	1	0,364	1	⇒ 0
170	1	0,417	3	⇒ 4
175	1	0,250	3	→ 1
179	1	0,400	1	⇒ 0
180	1	0,222	0	→ 2
192	1	0,400	1	⇒ 2
199	1	0,250	1	→ 2
208	1	0,429	1	⇒ 0
235	1	0,500	0	→ 1
241	1	0,222	1	⇒ 2
251	1	1,000	3	⇒ 1
252	1	0,500	2	→ 1
256	1	0,500	0	→ 3
264	1	0,444	3	⇒ 4
265	1	0,308	2	→ 0
268	1	0,300	1	→ 0
271	1	0,222	1	→ 2
284	1	0,300	1	⇒ 0
383	1	0,800	2	⇒ 3
429	1	0,400	3	⇒ 4
466	1	1,000	0	⇒ 1

Nœud 43 → Ngawi

2	1	0,143	1	→ 0
9	1	0,167	2	→ 0

Caractère	Pas	IC	Changement	
30	1	0,125	0	→ 1
32	1	0,154	1	⇒ 2
33	1	0,111	1	⇒ 0
35	1	0,167	0	⇒ 1
52	1	0,125	1	⇒ 0
53	1	0,154	2	⇒ 1
55	1	0,182	2	⇒ 1
58	1	0,500	0	→ 2
62	1	0,111	1	⇒ 0
80	1	0,125	1	⇒ 0
92	2	0,125	2	⇒ 0
98	1	0,222	2	⇒ 1
125	2	0,333	2	⇒ 0
129	1	0,200	0	⇒ 1
134	1	0,286	3	→ 1
137	1	0,182	2	⇒ 1
139	1	0,250	2	→ 3
144	1	0,222	2	⇒ 1
145	1	0,273	0	→ 1
149	1	0,273	2	⇒ 1
150	1	0,400	2	→ 1
158	1	0,455	5	⇒ 4
161	1	0,300	2	⇒ 1
175	1	0,250	3	→ 2
178	1	0,556	4	→ 3
180	1	0,222	0	→ 1
188	1	0,375	3	⇒ 2
189	1	0,429	3	⇒ 2
205	1	0,333	1	⇒ 0
229	1	0,400	1	⇒ 2
232	1	0,538	1	⇒ 2
235	1	0,500	0	→ 2
237	2	0,214	2	⇒ 0
246	1	0,333	2	⇒ 1
252	1	0,500	2	→ 0
255	1	0,700	1	⇒ 3
256	1	0,500	0	→ 2
263	1	0,545	0	⇒ 1
269	1	0,300	0	→ 1
270	1	0,429	0	⇒ 1
285	1	0,333	1	⇒ 2
342	1	0,400	1	⇒ 2
384	1	0,286	2	⇒ 1
403	1	0,429	2	⇒ 0

Caractère	Pas	IC	Changement	
416	1	0,250	2	→ 1
430	1	0,286	2	⇒ 0
433	1	0,250	5	⇒ 4
439	1	0,300	3	→ 2
456	1	0,500	4	⇒ 5
457	1	0,600	0	⇒ 3
462	1	0,500	3	⇒ 1
464	1	0,667	0	⇒ 2
465	1	0,750	0	→ 1

Nœud 44 → Sangiran 4

28	1	0,167	1	⇒ 0
30	1	0,125	0	→ 1
40	1	0,167	1	⇒ 0
43	1	0,125	0	→ 1
44	1	0,125	0	⇒ 1
53	1	0,154	2	⇒ 0
61	1	0,167	0	→ 1
66	1	0,154	1	→ 2
75	1	0,091	0	⇒ 1
77	1	0,111	1	⇒ 0
82	1	0,167	1	⇒ 0
85	1	0,167	0	⇒ 1
86	1	0,500	0	⇒ 1
90	1	0,250	0	⇒ 1
100	1	0,167	0	⇒ 1
108	2	0,133	0	⇒ 2
392	1	0,500	0	⇒ 1
416	1	0,250	2	⇒ 3
424	1	0,429	2	⇒ 3
428	1	0,286	1	⇒ 2
430	1	0,286	2	⇒ 4
433	1	0,250	5	⇒ 3
439	1	0,300	3	→ 2
446	1	0,500	3	⇒ 2
455	1	0,429	3	⇒ 2

Nœud 48 → Nœud 47

41	1	0,500	0	⇒ 1
43	1	0,125	0	⇒ 1
55	1	0,182	2	⇒ 1
65	1	0,200	1	⇒ 0
71	1	0,167	0	→ 1

Caractère	Pas	IC	Changement	
105	1	0,222	0	⇒ 1
109	1	0,154	1	→ 2
111	1	0,125	1	→ 0
112	1	0,200	1	⇒ 0
113	1	0,231	2	→ 3
339	1	0,200	0	⇒ 1
424	1	0,429	2	⇒ 1
Nœud 47 → Ndotu				
18	2	0,250	2	⇒ 0
29	1	0,182	2	⇒ 1
37	1	0,083	0	→ 1
39	1	0,143	1	⇒ 0
53	1	0,154	2	⇒ 1
54	1	0,250	0	⇒ 1
60	1	0,100	1	⇒ 0
66	1	0,154	1	→ 0
74	1	0,286	0	⇒ 1
83	1	0,143	0	→ 1
84	1	0,125	1	⇒ 0
87	1	0,100	1	⇒ 0
110	1	0,182	1	→ 2
118	1	0,333	0	→ 2
121	1	0,286	1	⇒ 2
122	1	0,500	1	⇒ 0
123	1	0,429	0	⇒ 3
279	1	0,250	2	⇒ 0
295	1	0,375	3	→ 0
298	1	0,400	2	⇒ 0
329	1	0,250	0	⇒ 1
334	1	0,400	0	→ 2
341	1	0,667	0	⇒ 1
342	1	0,400	1	⇒ 2
357	1	0,500	0	⇒ 1
390	1	0,500	0	⇒ 1
424	1	0,429	1	⇒ 0
427	1	1,000	1	→ 3
430	1	0,286	1	⇒ 0
432	1	0,500	0	→ 1
434	1	0,300	0	→ 1
442	1	0,500	1	→ 4
452	1	0,417	4	→ 6
453	1	0,385	4	→ 6

Caractère	Pas	IC	Changement	
455	1	0,429	3	→ 4
456	1	0,500	4	→ 5
464	1	0,667	0	→ 3
466	1	1,000	0	→ 2
Nœud 47 → Sambungmachan 1				
2	1	0,143	1	→ 0
3	1	0,167	1	→ 0
4	1	0,133	1	→ 0
13	1	0,125	0	→ 1
45	1	0,250	2	⇒ 1
46	1	0,125	1	⇒ 0
51	1	0,182	2	⇒ 1
63	1	0,167	0	⇒ 1
68	1	0,167	0	⇒ 1
70	1	0,125	1	⇒ 0
78	1	0,111	0	→ 1
79	1	0,154	0	⇒ 1
88	1	0,167	0	→ 1
92	2	0,125	2	→ 0
94	1	0,200	2	→ 1
95	1	0,167	1	⇒ 0
96	1	0,250	1	⇒ 0
100	1	0,167	1	→ 0
102	1	0,222	1	→ 0
104	1	0,300	2	⇒ 0
108	2	0,133	0	⇒ 2
114	1	0,200	2	⇒ 1
117	1	0,100	1	⇒ 0
118	1	0,333	0	→ 3
119	1	0,182	2	⇒ 1
120	2	0,231	2	⇒ 0
136	1	0,267	0	→ 2
146	2	0,444	1	→ 3
165	1	0,333	1	→ 2
170	1	0,417	3	→ 4
185	1	0,333	3	→ 2
190	1	0,500	4	→ 6
196	1	0,286	2	→ 4
199	1	0,250	1	→ 2
208	1	0,429	1	→ 0
240	1	0,600	1	→ 0
246	2	0,333	4	→ 2

Caractère	Pas	IC	Changement	
252	1	0,500	2	→ 1
282	1	0,600	3	→ 2
289	1	0,250	1	→ 0
295	1	0,375	3	→ 1
302	1	0,667	4	→ 2
325	1	0,333	4	→ 3
326	1	0,250	3	→ 2
327	1	0,333	3	→ 2
332	1	0,500	0	⇒ 1
343	1	0,833	0	⇒ 3
351	1	0,400	0	→ 1
356	1	0,250	0	⇒ 1
362	1	0,500	0	→ 1
363	1	0,500	0	→ 1
374	1	0,667	2	→ 5
389	1	0,333	2	⇒ 1
416	1	0,250	2	⇒ 1
431	1	0,222	3	→ 2
432	1	0,500	0	→ 2
433	1	0,250	5	⇒ 4
435	1	0,222	1	⇒ 2
Nœud 58 → Nœud 57				
49	1	0,167	1	→ 0
118	1	0,333	0	→ 4
190	1	0,500	4	→ 5
265	1	0,308	0	→ 2
285	1	0,333	1	⇒ 2
332	1	0,500	0	⇒ 1
333	1	0,429	0	⇒ 1
336	1	0,400	0	⇒ 1
337	1	0,500	0	⇒ 1
338	1	0,571	1	⇒ 0
342	1	0,400	1	⇒ 0
345	1	0,500	0	⇒ 1
348	1	1,000	1	⇒ 0
349	1	0,400	2	⇒ 0
350	1	1,000	1	⇒ 0
351	1	0,400	0	⇒ 2
353	1	0,444	0	⇒ 1
355	1	0,400	0	⇒ 2
357	1	0,500	0	⇒ 1
358	1	0,667	2	⇒ 0

Caractère	Pas	IC	Changement	
360	1	1,000	0	⇒ 2
362	1	0,500	0	→ 1
363	1	0,500	0	⇒ 3
365	1	0,667	0	⇒ 1
366	1	1,000	1	⇒ 2
372	1	0,333	1	⇒ 0
373	1	0,500	2	⇒ 0
374	1	0,667	2	⇒ 0
375	1	0,250	1	⇒ 0
376	1	0,600	3	⇒ 0
377	1	0,571	2	→ 1
378	1	0,500	1	⇒ 0
379	1	0,667	2	⇒ 0
380	1	1,000	2	⇒ 0
381	1	0,600	2	⇒ 1
382	1	0,500	1	⇒ 0
383	1	0,800	2	⇒ 0
461	1	0,333	1	→ 0
Nœud 57 → Nœud 56				
5	1	0,111	1	⇒ 0
11	1	0,333	2	⇒ 1
22	1	0,200	1	⇒ 0
25	1	0,111	1	⇒ 0
59	1	0,667	2	→ 0
65	1	0,200	1	⇒ 0
82	1	0,167	1	⇒ 0
98	1	0,222	2	⇒ 0
102	1	0,222	1	→ 0
136	1	0,267	0	→ 1
137	1	0,182	2	⇒ 1
194	1	0,625	1	→ 0
200	1	0,222	1	⇒ 0
201	1	0,222	1	→ 0
210	1	0,333	3	→ 2
224	1	0,800	2	→ 4
301	1	0,267	1	⇒ 0
320	1	0,500	1	⇒ 0
356	1	0,250	0	→ 2
361	1	1,000	0	→ 3
428	1	0,286	1	→ 0
431	1	0,222	3	→ 2
442	1	0,500	1	→ 0

Caractère	Pas	IC	Changement	
453	1	0,385	4	⇒ 5
458	1	0,400	2	→ 0
Nœud 56 → Nœud 49				
1	1	0,167	0	⇒ 1
124	1	0,429	3	⇒ 0
135	1	0,167	1	⇒ 0
139	1	0,250	2	⇒ 1
144	1	0,222	2	→ 1
145	1	0,273	0	→ 1
149	1	0,273	2	⇒ 1
150	1	0,400	2	⇒ 1
157	1	0,400	3	⇒ 1
160	1	0,250	3	→ 1
170	1	0,417	3	⇒ 2
185	1	0,333	3	⇒ 2
190	1	0,500	5	⇒ 3
196	1	0,286	2	→ 1
202	1	0,333	2	⇒ 1
203	1	0,143	1	→ 0
204	1	0,250	1	→ 0
205	1	0,333	2	⇒ 0
253	1	0,500	0	⇒ 1
263	1	0,545	0	⇒
Nœud 49 → Bodo 1				
9	1	0,167	2	⇒ 0
23	1	0,182	0	⇒ 1
30	1	0,125	0	→ 1
32	1	0,154	1	⇒ 0
141	1	0,125	0	⇒ 1
161	1	0,300	2	→ 1
167	1	0,364	1	→ 0
172	1	0,462	4	→ 6
177	1	0,300	3	→ 4
188	1	0,375	3	⇒ 2
189	1	0,429	3	⇒ 2
192	1	0,400	1	⇒ 0
193	1	0,571	1	⇒ 2
197	1	0,333	2	→ 1
198	1	0,385	3	→ 5
229	1	0,400	0	→ 2
230	1	0,444	0	⇒ 1

Caractère	Pas	IC	Changement	
231	1	0,375	0	→ 1
232	1	0,538	1	⇒ 2
234	1	0,333	0	⇒ 2
235	1	0,500	0	⇒ 1
237	2	0,214	3	⇒ 1
238	1	0,667	0	⇒ 1
239	1	0,444	0	→ 1
244	1	0,400	2	⇒ 1
245	1	0,200	1	⇒ 0
246	1	0,333	4	⇒ 3
254	1	0,500	0	⇒ 1
262	1	0,500	3	→ 1
269	1	0,300	2	→ 3
271	1	0,222	1	⇒ 2
Nœud 49 → Petralona				
2	1	0,143	1	⇒ 2
4	1	0,133	1	⇒ 0
13	1	0,125	0	→ 1
21	1	0,250	1	→ 0
24	1	0,300	0	→ 1
28	1	0,167	1	→ 2
35	1	0,167	0	→ 1
42	1	0,200	1	→ 0
43	1	0,125	0	→ 1
45	1	0,250	2	→ 3
46	1	0,125	1	→ 0
47	1	0,200	1	→ 0
52	1	0,125	1	→ 0
75	1	0,091	0	→ 1
81	1	0,333	1	→ 0
87	1	0,100	1	→ 0
95	1	0,167	1	→ 0
97	1	0,286	1	→ 0
106	1	0,154	1	→ 0
107	1	0,200	1	→ 0
117	1	0,100	1	→ 0
118	1	0,333	4	→ 1
120	1	0,231	2	→ 1
125	1	0,333	3	→ 4
131	1	0,182	1	⇒ 0
140	1	0,200	1	→ 0
147	1	0,556	1	→ 2

Caractère	Pas	IC	Changement	
148	1	0,625	1	⇒ 2
151	1	0,429	4	⇒ 3
153	1	0,571	0	⇒ 1
155	1	0,500	1	⇒ 2
156	1	0,714	0	→ 1
158	1	0,455	5	⇒ 2
159	1	0,500	3	⇒ 1
161	1	0,300	2	→ 3
166	1	0,235	1	⇒ 2
172	1	0,462	4	→ 2
175	1	0,250	3	⇒ 1
176	1	0,400	5	⇒ 3
179	1	0,400	1	→ 0
192	1	0,400	1	⇒ 2
197	1	0,333	2	→ 0
198	1	0,385	3	→ 1
208	1	0,429	1	→ 0
209	1	0,375	3	⇒ 0
210	1	0,333	2	→ 1
229	1	0,400	0	→ 1
240	1	0,600	1	→ 0
262	1	0,500	3	→ 2
269	1	0,300	2	→ 1
291	1	0,214	1	→ 0
293	1	0,231	1	→ 0
327	1	0,333	3	→ 2
377	1	0,571	1	→ 0
400	1	0,400	0	→ 1
430	1	0,286	1	→ 3
452	1	0,417	4	→ 5
Nœud 56 → Nœud 55				
33	1	0,111	0	⇒ 1
35	1	0,167	0	→ 1
146	1	0,444	1	⇒ 0
148	1	0,625	1	→ 0
162	1	0,444	2	⇒ 4
167	1	0,364	1	→ 0
171	1	0,545	2	⇒ 3
177	1	0,300	3	→ 5
179	1	0,400	1	→ 0
186	1	0,500	2	⇒ 4
187	1	0,625	3	⇒ 5

Caractère	Pas	IC	Changement	
206	1	0,375	1	⇒ 2
208	1	0,429	1	→ 0
209	1	0,375	3	⇒ 1
214	1	0,800	3	⇒ 4
218	1	0,400	1	⇒ 2
222	1	0,500	1	⇒ 2
232	1	0,538	1	⇒ 0
240	1	0,600	1	→ 0
255	1	0,700	1	⇒ 0
265	1	0,308	2	⇒ 1
Nœud 55 → Nœud 54				
21	1	0,250	1	→ 0
24	1	0,300	0	→ 2
37	1	0,083	0	→ 1
38	1	0,182	1	⇒ 2
45	1	0,250	2	→ 1
79	1	0,154	0	→ 2
90	1	0,250	0	→ 1
94	1	0,200	1	→ 2
104	1	0,300	2	→ 3
114	1	0,200	2	→ 1
119	1	0,182	2	→ 3
147	1	0,556	1	⇒ 0
154	1	0,750	1	⇒ 0
155	1	0,500	1	⇒ 0
163	1	0,250	1	⇒ 0
178	1	0,556	3	→ 4
216	1	0,667	4	⇒ 5
291	1	0,214	1	→ 0
344	1	0,500	0	→ 1
Nœud 54 → Dali				
2	1	0,143	1	⇒ 0
12	1	0,333	3	⇒ 1
14	1	0,111	1	→ 0
15	1	0,111	1	→ 0
41	1	0,500	0	⇒ 1
43	1	0,125	0	→ 1
44	1	0,125	0	⇒ 1
61	1	0,167	0	⇒ 1
66	1	0,154	1	→ 2
68	1	0,167	0	⇒ 1

Caractère	Pas	IC	Changement	
83	1	0,143	0	→ 1
85	1	0,167	0	⇒ 1
106	1	0,154	1	→ 0
107	1	0,200	1	→ 2
109	1	0,154	1	⇒ 0
110	1	0,182	1	⇒ 2
112	1	0,200	1	⇒ 0
113	1	0,231	2	→ 0
115	1	0,250	1	⇒ 0
120	1	0,231	2	⇒ 3
124	1	0,429	3	→ 1
125	2	0,333	3	⇒ 1
126	1	0,333	0	⇒ 1
131	1	0,182	1	⇒ 0
134	1	0,286	1	→ 2
136	1	0,267	1	→ 2
141	1	0,125	0	⇒ 1
149	1	0,273	2	→ 3
150	1	0,400	2	→ 4
160	1	0,250	3	⇒ 2
162	1	0,444	4	⇒ 3
164	1	0,333	2	→ 0
165	1	0,333	1	⇒ 2
166	1	0,235	1	⇒ 2
175	1	0,250	3	→ 2
186	1	0,500	4	⇒ 3
200	1	0,222	0	⇒ 1
204	1	0,250	1	→ 0
215	1	0,571	4	⇒ 3
262	1	0,500	3	⇒ 2
269	1	0,300	2	→ 1
293	1	0,231	1	→ 0
315	1	0,500	0	⇒ 1
318	1	1,000	3	⇒ 2
319	1	0,750	3	⇒ 1
326	1	0,250	3	⇒ 2
327	1	0,333	3	⇒ 2
349	1	0,400	0	⇒ 1
352	1	0,375	0	⇒ 1
416	1	0,250	2	⇒ 1
428	1	0,286	0	→ 1
429	1	0,400	2	⇒ 1
433	1	0,250	5	⇒ 4
434	1	0,300	0	→ 2

Caractère	Pas	IC	Changement	
442	1	0,500	0	→ 1
443	1	0,500	2	⇒ 3
462	1	0,500	0	⇒ 2
463	1	0,333	0	⇒ 1
Nœud 54 → Nœud 53				
11	1	0,333	1	⇒ 2
39	1	0,143	1	⇒ 0
40	1	0,167	1	⇒ 0
51	1	0,182	2	⇒ 0
55	1	0,182	2	⇒ 0
60	1	0,100	1	⇒ 0
80	1	0,125	1	→ 0
89	1	0,286	1	⇒ 0
95	1	0,167	1	→ 0
98	1	0,222	0	⇒ 1
105	1	0,222	0	⇒ 1
113	1	0,231	2	→ 1
136	1	0,267	1	→ 0
140	1	0,200	1	⇒ 2
166	1	0,235	1	→ 0
182	1	0,444	1	→ 0
218	1	0,400	2	⇒ 3
434	1	0,300	0	→ 1
452	1	0,417	4	→ 5
455	1	0,429	3	⇒ 4
456	1	0,500	4	⇒ 5
Nœud 53 → Nœud 50				
10	1	0,200	1	⇒ 0
18	1	0,250	2	⇒ 3
35	1	0,167	1	⇒ 0
57	1	0,333	1	→ 0
58	1	0,500	0	⇒ 3
59	1	0,667	0	→ 1
87	1	0,100	1	⇒ 0
91	1	0,167	1	→ 0
103	1	0,286	1	→ 0
104	1	0,300	3	⇒ 1
116	1	0,333	2	⇒ 1
117	1	0,100	1	→ 0
139	1	0,250	2	→ 1
158	1	0,455	5	⇒ 3

Caractère	Pas	IC	Changement	
262	1	0,500	3	⇒ 1
266	1	0,429	3	⇒ 2
267	1	0,250	3	⇒ 0
271	1	0,222	1	→ 0
377	1	0,571	1	⇒ 0
Nœud 50 → Monte Circéo				
4	1	0,133	1	⇒ 0
22	1	0,200	0	⇒ 2
27	1	0,375	3	→ 2
45	1	0,250	1	→ 3
46	1	0,125	1	⇒ 0
64	1	0,125	0	⇒ 1
65	1	0,200	0	⇒ 1
67	1	0,333	1	→ 0
75	1	0,091	0	⇒ 1
77	1	0,111	1	⇒ 0
78	1	0,111	0	→ 1
79	1	0,154	2	→ 1
81	1	0,333	1	⇒ 0
93	1	0,500	1	⇒ 0
97	1	0,286	1	⇒ 0
98	1	0,222	1	⇒ 2
109	1	0,154	1	⇒ 2
111	1	0,125	1	⇒ 0
112	1	0,200	1	⇒ 0
118	1	0,333	4	⇒ 2
144	1	0,222	2	⇒ 1
145	1	0,273	0	⇒ 1
161	1	0,300	2	→ 3
163	1	0,250	0	⇒ 1
170	1	0,417	3	→ 5
171	1	0,545	3	⇒ 5
172	1	0,462	4	→ 5
181	1	0,400	1	⇒ 0
190	1	0,500	5	→ 6
191	1	0,500	2	⇒ 3
196	1	0,286	2	→ 3
197	1	0,333	2	→ 3
201	1	0,222	0	⇒ 1
241	1	0,222	1	⇒ 0
243	1	0,333	2	⇒ 3
256	1	0,500	0	→ 3

Caractère	Pas	IC	Changement	
263	1	0,545	0	→ 4
264	1	0,444	3	⇒ 2
265	1	0,308	1	⇒ 2
268	1	0,300	1	⇒ 2
291	1	0,214	0	⇒ 1
320	1	0,500	0	⇒ 1
325	1	0,333	4	→ 2
332	1	0,500	1	⇒ 0
333	1	0,429	1	⇒ 0
338	1	0,571	0	⇒ 1
361	1	1,000	3	⇒ 5
364	1	0,200	2	⇒ 1
370	1	0,800	2	⇒ 4
388	3	0,429	3	⇒ 0
389	2	0,333	2	⇒ 0
391	1	0,333	1	⇒ 0
404	1	0,429	0	⇒ 1
427	1	1,000	1	⇒ 4
430	1	0,286	1	→ 3
435	1	0,222	1	→ 2
443	1	0,500	2	⇒ 1
Nœud 50 → La Chapelle-aux-Saints				
2	1	0,143	1	⇒ 0
3	1	0,167	1	⇒ 0
4	1	0,133	1	⇒ 2
7	1	0,200	1	→ 0
13	1	0,125	0	⇒ 1
14	1	0,111	1	→ 0
15	1	0,111	1	→ 0
17	1	1,000	0	⇒ 1
27	1	0,375	3	→ 0
28	1	0,167	1	⇒ 0
31	1	0,333	1	⇒ 2
32	1	0,154	1	→ 0
33	1	0,111	1	⇒ 0
38	1	0,182	2	⇒ 0
44	1	0,125	0	⇒ 1
45	1	0,250	1	→ 2
47	1	0,200	1	⇒ 0
53	1	0,154	2	→ 1
55	1	0,182	0	→ 1
70	1	0,125	1	⇒ 0

Caractère	Pas	IC	Changement	
74	1	0,286	0	⇒ 2
76	1	0,333	0	⇒ 1
79	1	0,154	2	→ 0
82	1	0,167	0	⇒ 1
84	1	0,125	1	⇒ 0
99	1	0,333	2	⇒ 1
102	1	0,222	0	⇒ 2
109	1	0,154	1	⇒ 0
121	1	0,286	1	⇒ 0
125	1	0,333	3	→ 2
133	1	0,200	0	⇒ 1
136	1	0,267	0	→ 1
137	1	0,182	1	→ 2
157	1	0,400	3	⇒ 2
159	1	0,500	3	⇒ 2
160	1	0,250	3	⇒ 2
162	1	0,444	4	⇒ 3
164	1	0,333	2	→ 1
172	1	0,462	4	→ 3
175	1	0,250	3	→ 1
176	1	0,400	5	⇒ 3
177	1	0,300	5	⇒ 3
178	1	0,556	4	⇒ 3
186	1	0,500	4	⇒ 3
187	1	0,625	5	⇒ 4
190	1	0,500	5	→ 4
192	1	0,400	1	⇒ 2
196	1	0,286	2	→ 1
197	1	0,333	2	→ 1
198	1	0,385	3	→ 2
203	1	0,143	1	→ 0
204	1	0,250	1	→ 0
205	1	0,333	2	⇒ 1
206	1	0,375	2	⇒ 1
209	1	0,375	1	⇒ 0
210	1	0,333	2	⇒ 0
229	1	0,400	0	⇒ 3
230	1	0,444	0	⇒ 1
232	1	0,538	0	⇒ 1
233	1	0,714	0	⇒ 4
234	1	0,333	0	⇒ 1
237	1	0,214	3	⇒ 2
242	1	0,667	0	⇒ 1
245	1	0,200	1	⇒ 0

Caractère	Pas	IC	Changement	
246	1	0,333	4	⇒ 3
251	1	1,000	3	⇒ 2
256	1	0,500	0	→ 5
263	1	0,545	0	→ 2
369	1	0,429	1	→ 3
384	1	0,286	2	→ 1
400	1	0,400	0	→ 2
415	1	0,750	0	→ 4
423	1	0,500	2	→ 1
430	1	0,286	1	→ 2
431	1	0,222	2	→ 1
433	1	0,250	5	⇒ 4
453	1	0,385	5	→ 6
463	1	0,333	0	⇒ 1
Nøud 53 → Nøud 52				
29	1	0,182	2	→ 1
32	1	0,154	1	→ 0
52	1	0,125	1	⇒ 0
53	1	0,154	2	→ 1
69	1	0,333	1	⇒ 0
73	1	0,200	1	⇒ 2
83	1	0,143	0	→ 1
106	1	0,154	1	⇒ 2
157	1	0,400	3	⇒ 4
175	1	0,250	3	→ 2
198	1	0,385	3	→ 2
209	1	0,375	1	⇒ 3
268	1	0,300	1	⇒ 0
269	1	0,300	2	→ 0
270	1	0,429	1	⇒ 0
271	1	0,222	1	→ 2
Nøud 52 → Amud 1				
5	1	0,111	0	→ 1
7	1	0,200	1	→ 0
13	1	0,125	0	⇒ 1
23	1	0,182	0	⇒ 1
24	1	0,300	2	→ 3
25	1	0,111	0	⇒ 1
31	1	0,333	1	⇒ 0
36	1	0,167	0	→ 1
57	1	0,333	1	→ 0

Caractère	Pas	IC	Changement	
58	1	0,500	0	⇒ 2
62	1	0,111	0	⇒ 1
72	1	0,143	1	⇒ 0
78	1	0,111	0	→ 1
91	1	0,167	1	→ 0
94	1	0,200	2	⇒ 1
100	1	0,167	1	→ 0
102	1	0,222	0	⇒ 2
103	1	0,286	1	→ 0
104	1	0,300	3	→ 2
113	1	0,231	1	→ 2
117	1	0,100	1	→ 0
133	1	0,200	0	⇒ 1
199	1	0,250	1	→ 2
200	2	0,222	0	⇒ 2
203	1	0,143	1	→ 0
210	1	0,333	2	→ 1
241	1	0,222	1	⇒ 0
243	1	0,333	2	⇒ 3
293	2	0,231	1	⇒ 3
297	3	0,333	0	⇒ 3
299	1	0,545	0	⇒ 6
300	3	0,375	0	⇒ 3
328	1	0,250	0	⇒ 2
Nøud 52 → Nøud 51				
4	1	0,133	1	⇒ 2
28	1	0,167	1	→ 2
55	1	0,182	0	→ 1
82	1	0,167	0	⇒ 1
92	1	0,125	2	⇒ 1
108	2	0,133	0	⇒ 2
109	1	0,154	1	⇒ 2
114	1	0,200	1	⇒ 2
119	1	0,182	3	⇒ 2
121	1	0,286	1	⇒ 0
140	1	0,200	2	→ 3
150	1	0,400	2	→ 4
206	1	0,375	2	→ 3
210	1	0,333	2	→ 3
285	1	0,333	2	⇒ 3
293	1	0,231	1	→ 0
320	1	0,500	0	⇒ 1

Caractère	Pas	IC	Changement	
361	1	1,000	3	→ 2
429	1	0,400	2	→ 0
430	1	0,286	1	⇒ 0
Nøud 51 → Skhul V				
5	1	0,111	0	→ 1
7	1	0,200	1	→ 0
9	1	0,167	2	⇒ 0
18	2	0,250	2	⇒ 0
24	1	0,300	2	→ 3
36	1	0,167	0	→ 1
43	1	0,125	0	⇒ 1
46	1	0,125	1	→ 0
60	1	0,100	0	⇒ 1
71	1	0,167	0	⇒ 1
76	1	0,333	0	⇒ 1
78	1	0,111	0	→ 1
79	1	0,154	2	⇒ 1
97	1	0,286	1	⇒ 0
100	1	0,167	1	→ 0
118	1	0,333	4	⇒ 0
141	1	0,125	0	⇒ 1
164	1	0,333	2	→ 3
180	1	0,222	0	⇒ 1
199	1	0,250	1	→ 2
229	1	0,400	0	⇒ 1
232	1	0,538	0	⇒ 1
287	1	0,667	0	⇒ 1
329	1	0,250	0	⇒ 1
366	1	0,200	2	⇒ 1
370	1	0,800	2	⇒ 3
371	1	0,333	0	⇒ 1
382	1	0,500	0	⇒ 3
401	1	0,500	0	⇒ 1
427	1	1,000	1	⇒ 2
431	1	0,222	2	→ 1
433	1	0,250	5	⇒ 3
439	1	0,300	3	⇒ 2
Nøud 51 → Homme moderne				
2	1	0,143	1	⇒ 2
11	1	0,333	2	⇒ 0
14	1	0,111	1	→ 0

Caractère	Pas	IC	Changement	
15	1	0,111	1	→ 0
33	1	0,111	1	⇒ 0
35	1	0,167	1	⇒ 0
37	1	0,083	1	⇒ 0
38	1	0,182	2	⇒ 1
45	1	0,250	1	⇒ 0
53	1	0,154	1	⇒ 0
54	1	0,250	0	⇒ 1
56	1	0,250	0	⇒ 1
66	1	0,154	1	⇒ 0
75	1	0,091	0	⇒ 1
87	1	0,100	1	⇒ 0
92	1	0,125	1	⇒ 0
95	1	0,167	0	⇒ 1
101	1	0,333	0	⇒ 1
103	1	0,286	1	⇒ 2
125	1	0,333	3	→ 4
131	1	0,182	1	⇒ 0
137	1	0,182	1	→ 2
139	1	0,250	2	→ 0
149	1	0,273	2	→ 3
161	1	0,300	2	→ 3
164	1	0,333	2	→ 0
170	1	0,417	3	→ 5
171	1	0,545	3	→ 6
172	1	0,462	4	→ 6
175	1	0,250	2	→ 3
181	1	0,400	1	→ 0
190	1	0,500	5	→ 6
191	1	0,500	2	→ 3
192	1	0,400	1	→ 0
196	1	0,286	2	→ 4
197	1	0,333	2	→ 5
198	1	0,385	2	→ 5
205	1	0,333	2	→ 3
208	1	0,429	0	⇒ 1
264	1	0,444	3	→ 4
265	1	0,308	1	→ 0
431	1	0,222	2	→ 3
434	1	0,300	1	→ 0
435	1	0,222	1	→ 2
452	1	0,417	5	⇒ 6
453	1	0,385	5	→ 6

Caractère	Pas	IC	Changement	
Nœud 55 → Arago				
14	1	0,111	1	→ 0
15	1	0,111	1	→ 0
19	1	0,143	0	⇒ 1
27	1	0,375	3	⇒ 0
29	1	0,182	2	→ 1
31	1	0,333	1	⇒ 0
124	1	0,429	3	⇒ 2
127	1	0,250	0	→ 1
129	1	0,200	0	⇒ 1
130	1	0,200	0	⇒ 1
132	1	0,167	0	⇒ 1
133	1	0,200	0	⇒ 1
134	1	0,286	1	→ 2
138	1	0,500	0	⇒ 1
144	1	0,222	2	→ 1
151	1	0,429	4	⇒ 3
153	1	0,571	0	⇒ 1
156	1	0,714	0	→ 1
157	1	0,400	3	⇒ 2
158	1	0,455	5	⇒ 2
166	1	0,235	1	→ 0
173	1	0,333	3	⇒ 2
174	1	0,500	3	⇒ 2
178	1	0,556	3	→ 5
181	1	0,400	1	⇒ 0
182	1	0,444	1	→ 0
203	1	0,143	1	→ 0
215	1	0,571	4	⇒ 2
217	1	0,800	5	→ 4
221	1	0,667	4	⇒ 3
241	1	0,222	1	⇒ 0
256	1	0,500	0	⇒ 1
263	1	0,545	0	⇒ 1
267	1	0,250	3	⇒ 2
275	1	0,500	2	⇒ 3
291	2	0,214	1	⇒ 3
328	1	0,250	0	⇒ 3
Nœud 57 → Sinanthropus 11				
3	1	0,167	1	→ 0
4	1	0,133	1	⇒ 2
6	1	0,200	1	⇒ 0

Caractère	Pas	IC	Changement	
8	1	0,167	1	⇒ 0
10	1	0,200	1	⇒ 0
12	1	0,333	3	⇒ 1
13	1	0,125	0	→ 1
19	1	0,143	0	⇒ 1
23	1	0,182	0	⇒ 2
24	1	0,300	0	→ 2
28	1	0,167	1	⇒ 0
30	1	0,125	0	→ 1
32	1	0,154	1	⇒ 0
50	1	0,167	0	→ 1
51	1	0,182	2	⇒ 1
53	1	0,154	2	⇒ 1
55	1	0,182	2	⇒ 0
60	1	0,100	1	⇒ 0
61	1	0,167	0	⇒ 1
62	1	0,111	0	⇒ 1
63	1	0,167	0	⇒ 1
64	1	0,125	0	→ 1
66	1	0,154	1	→ 2
72	1	0,143	1	→ 0
77	1	0,111	1	⇒ 0
78	1	0,111	0	→ 1
80	1	0,125	1	→ 0
100	1	0,167	1	→ 0
103	1	0,286	1	⇒ 2
108	1	0,133	0	→ 1
109	1	0,154	1	→ 2
119	1	0,182	2	⇒ 1
127	1	0,250	0	→ 1
131	1	0,182	1	⇒ 0
136	1	0,267	0	→ 2
142	1	0,571	0	⇒ 1
146	1	0,444	1	⇒ 2
147	1	0,556	1	→ 2
149	1	0,273	2	⇒ 3
155	1	0,500	1	⇒ 2
157	1	0,400	3	⇒ 4
170	1	0,417	3	⇒ 4
171	1	0,545	2	⇒ 4
180	1	0,222	0	⇒ 1
186	1	0,500	2	⇒ 3
188	1	0,375	3	⇒ 2
196	1	0,286	2	→ 3

Caractère	Pas	IC	Changement	
197	1	0,333	2	→ 3
225	1	0,400	2	⇒ 1
231	1	0,375	0	→ 1
239	1	0,444	0	→ 1
249	1	0,750	0	⇒ 1
254	1	0,500	0	⇒ 1
264	1	0,444	3	⇒ 0
268	1	0,300	1	→ 0
276	1	0,250	1	⇒ 0
284	1	0,300	3	→ 2
286	1	0,333	0	⇒ 1
290	1	0,286	2	⇒ 1
291	1	0,214	1	⇒ 2
297	1	0,333	0	→ 1
299	1	0,545	0	⇒ 1
302	1	0,667	4	→ 3
328	1	0,250	0	→ 2
344	1	0,500	0	→ 1
356	1	0,250	0	→ 1
361	1	1,000	0	→ 4
388	1	0,429	3	⇒ 2
391	1	0,333	1	⇒ 0
403	1	0,500	0	⇒ 1
405	1	0,500	0	→ 1
433	1	0,250	5	⇒ 4
436	1	0,400	4	→ 3
439	1	0,300	3	⇒ 2
457	1	0,600	0	⇒ 2
Nœud 59 → Sinanthropus 3				
4	1	0,133	1	⇒ 2
8	1	0,167	1	⇒ 0
13	1	0,125	0	→ 1
19	1	0,143	0	⇒ 1
23	1	0,182	0	⇒ 2
24	1	0,300	0	→ 1
30	1	0,125	0	→ 1
37	1	0,083	0	→ 1
44	1	0,125	0	⇒ 1
49	1	0,167	1	→ 0
50	1	0,167	0	→ 1
62	1	0,111	0	⇒ 1
64	1	0,125	0	→ 1

Caractère	Pas	IC	Changement	
68	1	0,167	0	⇒ 1
75	1	0,091	0	⇒ 1
78	1	0,111	0	→ 1
84	1	0,125	1	→ 0
94	1	0,200	1	→ 2
101	1	0,333	0	⇒ 1
106	1	0,154	1	⇒ 2
108	2	0,133	0	⇒ 2
123	1	0,429	0	⇒ 1
125	1	0,333	3	→ 4
126	1	0,333	0	⇒ 1
136	1	0,267	0	→ 1
139	1	0,250	2	→ 1
160	1	0,250	3	→ 1
161	1	0,300	2	⇒ 1
162	1	0,444	2	→ 1
165	1	0,333	1	⇒ 2
166	1	0,235	2	⇒ 3
169	1	0,500	0	⇒ 1
177	1	0,300	3	→ 5
179	1	0,400	1	→ 0
183	1	0,667	0	⇒ 1
184	1	0,667	0	⇒ 1
188	1	0,375	3	⇒ 1
189	1	0,429	3	⇒ 1
190	1	0,500	4	→ 5
193	1	0,571	1	→ 2
194	1	0,625	1	⇒ 2
196	1	0,286	2	→ 3
198	1	0,385	3	⇒ 4
204	1	0,250	1	→ 0
205	1	0,333	2	→ 1
213	1	0,571	0	⇒ 1
220	1	1,000	5	⇒ 1
225	1	0,400	2	→ 0
230	1	0,444	0	⇒ 1
231	1	0,375	0	→ 1
232	1	0,538	1	→ 2
237	1	0,214	3	⇒ 2
253	1	0,500	0	⇒ 1
254	1	0,500	0	⇒ 1
255	1	0,700	1	⇒ 2
256	1	0,500	0	⇒ 4
267	1	0,250	3	→ 2

Caractère	Pas	IC	Changement	
268	1	0,300	1	→ 0
270	1	0,429	1	→ 0
290	1	0,286	2	⇒ 1
297	1	0,333	0	→ 1
301	1	0,267	1	→ 2
322	1	0,429	3	⇒ 2
325	1	0,333	4	⇒ 2
343	1	0,833	0	⇒ 1
351	1	0,400	0	→ 1
374	1	0,667	2	⇒ 4
391	1	0,333	1	⇒ 0
396	1	0,500	0	⇒ 1
401	1	0,500	0	⇒ 2
416	1	0,250	2	⇒ 1
428	1	0,286	1	⇒ 2
430	1	0,286	1	⇒ 0
431	1	0,222	3	→ 2
432	1	0,500	0	⇒ 3
433	1	0,250	5	⇒ 3
434	1	0,300	0	⇒ 3
445	1	0,500	2	⇒ 1
Nœud 60 → Narmada				
2	1	0,143	1	→ 0
5	1	0,111	1	→ 0
23	1	0,182	0	⇒ 1
25	1	0,111	1	→ 0
30	1	0,125	0	→ 1
34	1	0,167	0	⇒ 1
73	1	0,200	1	⇒ 2
79	1	0,154	0	⇒ 1
80	1	0,125	1	→ 0
84	1	0,125	1	→ 0
89	1	0,286	1	→ 0
94	1	0,200	1	→ 0
105	1	0,222	0	→ 1
109	1	0,154	1	→ 2
110	1	0,182	1	⇒ 2
114	1	0,200	1	→ 0
118	1	0,333	0	⇒ 2
120	1	0,231	2	→ 3
131	1	0,182	1	⇒ 2
243	1	0,333	2	⇒ 3

Caractère	Pas	IC	Changement	
306	1	0,400	0	⇒ 1
310	1	0,333	0	⇒ 1
326	1	0,250	2	→ 3
332	1	0,500	0	⇒ 1
337	1	0,500	0	⇒ 2
338	1	0,571	1	⇒ 3
339	1	0,200	0	⇒ 1
340	1	0,500	0	⇒ 1
343	1	0,833	0	⇒ 4
346	1	0,667	1	⇒ 2
352	1	0,375	0	⇒ 2
353	1	0,444	0	⇒ 2
356	1	0,250	0	⇒ 1
363	1	0,500	0	⇒ 1
369	1	0,429	1	⇒ 2
379	1	0,667	2	⇒ 1
382	1	0,500	1	⇒ 0
398	1	0,667	0	⇒ 2
401	1	0,500	0	⇒ 3
411	1	0,429	0	→ 1
412	1	0,750	0	⇒ 1
417	1	0,500	1	⇒ 0
420	1	0,500	1	⇒ 0
421	1	0,500	1	⇒ 0
Nœud 63 → KNMER 3883				
Diagnose d'<i>Homo okotensis</i> nov. sp.				
1	1	0,167	0	⇒ 1
14	1	0,111	0	→ 1
15	1	0,111	0	→ 1
18	1	0,250	2	→ 1
19	1	0,143	0	→ 1
27	1	0,375	0	⇒ 2
28	1	0,167	1	⇒ 0
29	1	0,182	1	→ 2
31	1	0,333	1	→ 2
34	1	0,167	0	→ 1
37	1	0,083	0	→ 1
49	1	0,167	1	⇒ 0
53	1	0,154	0	⇒ 1
63	1	0,167	0	→ 1
66	1	0,154	2	⇒ 1
69	1	0,333	1	⇒ 0

Caractère	Pas	IC	Changement	
77	1	0,111	1	→ 0
83	1	0,143	0	⇒ 1
85	1	0,167	0	⇒ 1
88	1	0,167	0	⇒ 1
89	1	0,286	1	→ 0
91	1	0,167	0	⇒ 1
96	1	0,250	1	⇒ 0
97	1	0,286	1	→ 2
110	1	0,182	1	⇒ 2
111	1	0,125	0	⇒ 1
118	1	0,333	0	⇒ 4
120	1	0,231	2	→ 3
127	1	0,250	1	⇒ 0
133	1	0,200	0	⇒ 1
135	1	0,167	1	→ 0
137	1	0,182	2	→ 1
141	1	0,125	0	→ 1
145	1	0,273	0	→ 1
151	1	0,429	4	→ 3
157	1	0,400	3	⇒ 2
158	1	0,455	3	→ 2
159	1	0,500	3	⇒ 5
160	1	0,250	3	→ 2
161	1	0,300	2	⇒ 1
162	1	0,444	3	⇒ 2
166	1	0,235	2	⇒ 3
170	1	0,417	3	→ 1
172	1	0,462	3	⇒ 2
175	1	0,250	3	⇒ 2
180	1	0,222	2	⇒ 1
197	1	0,333	2	⇒ 1
198	1	0,385	3	⇒ 2
203	1	0,143	1	⇒ 0
209	1	0,375	3	⇒ 2
217	1	0,800	4	→ 3
218	1	0,400	1	⇒ 2
221	1	0,667	4	⇒ 3
236	1	0,600	0	→ 5
237	1	0,214	3	→ 2
243	1	0,333	2	⇒ 1
263	1	0,545	0	⇒ 2
265	1	0,308	1	→ 2
266	1	0,429	3	⇒ 2
279	1	0,250	2	→ 0

Caractère	Pas	IC	Changement	
285	1	0,333	1	→ 2
293	1	0,231	1	→ 2
327	1	0,333	3	→ 2
334	1	0,400	0	→ 2
371	1	0,333	0	⇒ 1
383	1	0,800	2	⇒ 3
384	1	0,286	2	⇒ 1
392	1	0,500	0	⇒ 1
395	1	0,286	1	⇒ 0
396	1	0,500	0	⇒ 1
404	1	0,429	0	⇒ 3
411	1	0,429	0	→ 1
429	1	0,400	1	⇒ 4
432	1	0,500	0	⇒ 1
433	1	0,250	5	→ 4
434	1	0,300	0	⇒ 2
435	1	0,222	2	⇒ 1
453	1	0,385	3	⇒ 2
455	1	0,429	3	→ 2
468	1	0,250	1	⇒ 0

Nœud 64 → KNMER 3733**Diagnose d'*Homo kenyaensis* nov. sp.**

4	1	0,133	1	⇒ 2
8	1	0,167	1	⇒ 0
9	1	0,167	2	⇒ 0
14	1	0,111	0	→ 1
15	1	0,111	0	→ 1
18	2	0,250	2	⇒ 4
22	1	0,200	0	⇒ 2
23	1	0,182	0	⇒ 2
31	1	0,333	1	⇒ 3
32	1	0,154	1	→ 2
34	1	0,167	0	→ 1
46	1	0,125	1	⇒ 0
51	1	0,182	2	→ 0
60	1	0,100	0	→ 1
67	1	0,333	1	⇒ 0
71	1	0,167	0	⇒ 1
75	1	0,091	0	⇒ 1
77	1	0,111	1	→ 0
80	1	0,125	0	⇒ 1
84	1	0,125	1	→ 0

Caractère	Pas	IC	Changement	
94	1	0,200	1	⇒ 2
109	1	0,154	1	→ 0
119	2	0,182	3	⇒ 1
123	1	0,429	0	⇒ 2
132	1	0,167	0	⇒ 1
136	1	0,267	0	→ 2
139	1	0,250	1	⇒ 3
142	1	0,571	3	⇒ 4
149	1	0,273	2	→ 3
151	1	0,429	4	→ 2
159	1	0,500	3	⇒ 0
165	1	0,333	2	⇒ 3
166	2	0,235	2	⇒ 0
167	1	0,364	2	⇒ 3
176	1	0,400	3	→ 4
181	1	0,400	2	→ 1
182	1	0,444	2	⇒ 3
187	1	0,625	4	⇒ 3
196	1	0,286	1	→ 2
202	2	0,333	2	⇒ 0
205	1	0,333	2	→ 3
211	1	1,000	0	→ 1
214	1	0,800	3	→ 2
230	1	0,444	0	→ 1
231	1	0,375	0	→ 1
233	1	0,714	0	→ 1
235	1	0,500	2	→ 1
236	1	0,600	0	→ 5
237	1	0,214	3	→ 2
238	1	0,667	1	⇒ 3
240	1	0,600	2	→ 3
256	1	0,500	0	⇒ 2
257	1	0,286	3	→ 4
268	1	0,300	1	⇒ 0
269	1	0,300	1	→ 2
270	1	0,429	1	⇒ 0
279	1	0,250	2	→ 0
282	1	0,600	3	⇒ 1
284	1	0,300	2	→ 1
286	1	0,333	0	→ 1
289	1	0,250	1	→ 0
293	1	0,231	1	→ 2
296	1	0,667	2	⇒ 1
299	1	0,545	2	→ 4

Caractère	Pas	IC	Changement	
300	1	0,375	1	⇒ 2
301	2	0,267	1	→ 3
302	1	0,667	2	⇒ 1
313	1	0,667	0	⇒ 1
314	1	0,750	0	→ 1
316	1	0,400	0	⇒ 1
322	1	0,429	3	→ 2
323	1	0,667	2	→ 1
429	1	0,400	1	⇒ 3
436	1	0,400	3	⇒ 2
437	1	0,333	1	→ 2
438	1	0,600	3	→ 2
439	1	0,300	3	→ 2
452	1	0,417	3	⇒ 5

Nœud 65 → KNMER 1470

4	1	0,133	1	→ 0
11	1	0,333	2	⇒ 0
18	2	0,250	2	⇒ 0
32	1	0,154	1	⇒ 0
33	1	0,111	1	⇒ 0
37	1	0,083	0	→ 1
39	1	0,143	0	⇒ 1
45	1	0,250	1	⇒ 0
51	1	0,182	2	→ 0
64	1	0,125	1	⇒ 0
65	1	0,200	1	⇒ 0
87	1	0,100	0	→ 1
92	2	0,125	2	⇒ 0
105	1	0,222	2	→ 1
106	2	0,154	0	⇒ 2
109	1	0,154	1	⇒ 2
113	1	0,231	1	→ 2
118	1	0,333	0	⇒ 1
120	1	0,231	2	→ 3
128	1	0,667	0	→ 1
129	1	0,200	0	⇒ 1
138	1	0,500	0	→ 1
139	1	0,250	1	→ 2
140	1	0,200	0	⇒ 1
141	1	0,125	0	→ 1
144	1	0,222	1	⇒ 2
149	1	0,273	2	→ 3

Caractère	Pas	IC	Changement	
155	1	0,500	3	→ 4
160	1	0,250	3	⇒ 1
164	1	0,333	2	→ 0
166	1	0,235	2	⇒ 3
171	1	0,545	2	⇒ 3
173	1	0,333	2	⇒ 3
174	1	0,500	1	⇒ 3
185	1	0,333	2	→ 1
196	1	0,286	1	→ 2
197	1	0,333	2	⇒ 3
201	1	0,222	1	→ 0
205	1	0,333	2	→ 3
213	1	0,571	1	→ 2
215	1	0,571	3	→ 1
219	1	1,000	0	⇒ 1
225	1	0,400	2	⇒ 1
231	1	0,375	0	→ 2
232	1	0,538	1	→ 3
238	1	0,667	1	⇒ 2
250	1	1,000	3	⇒ 2
253	1	0,500	0	→ 2
254	1	0,500	0	→ 2
255	1	0,700	1	→ 3
256	1	0,500	0	⇒ 5
264	1	0,444	3	→ 4
267	1	0,250	3	→ 2
284	1	0,300	2	→ 3
292	1	0,333	2	→ 3
293	1	0,231	1	⇒ 0
294	1	0,500	1	⇒ 0
295	1	0,375	1	→ 3
299	1	0,545	2	→ 1
300	1	0,375	1	⇒ 0
310	1	0,333	0	⇒ 1
319	1	0,750	3	⇒ 2
322	1	0,429	3	→ 1
328	1	0,250	2	→ 1
333	1	0,429	0	⇒ 1
353	1	0,444	1	⇒ 3
355	1	0,400	1	→ 2
367	1	0,500	2	→ 1
431	1	0,222	3	⇒ 2