

A PROPOS DE SEQUENCES PHYLOGENIQUE ET ONTOGENIQUE CHEZ LES NEANDERTHALIENS

par

Anne-Marie TILLIER *

Les Néanderthaliens constituent un groupe humain très particulier aux caractéristiques morphologiques bien définies, qui peupla l'Europe pendant la première moitié du Würm et déborda ce cadre géographique pour atteindre vers l'Est le Proche-Orient et l'Asie Centrale. L'individualisation du type néanderthalien s'est accompagnée, en particulier pour le squelette crânien, d'une augmentation au cours du temps du nombre des caractères dérivés néanderthaliens (autapomorphes), tandis qu'une grande partie des caractères primitifs s'estompaient peu à peu. Il est aujourd'hui possible de suivre, à partir d'une époque très reculée (probablement dès le Mindel-Riss), en fonction des fossiles découverts, la différenciation progressive de la lignée néanderthalienne en Europe. La reconnaissance sur une pièce fossile de ces caractères dérivés, même en faible nombre, justifie en effet son rattachement au groupe des Néanderthaliens.

Une des questions principales soulevées par ce groupe humain reste celle de la signification des caractères dérivés néanderthaliens (parfois qualifiés de spécialisations par certains auteurs). L'étude de l'ontogénèse des Néanderthaliens, et plus spécifiquement celle de la mise en place au cours de la croissance des caractères particuliers aux Néanderthaliens, par rapport aux autres représentants de l'espèce *Homo sapiens*, peut aider à mieux comprendre les processus de cette "néanderthalisation".

DONNEES DU SQUELETTE POST-CRANIEN

Chez les Néanderthaliens, la sélection des caractères identifiés comme particuliers au groupe, pour les os post-crâniens, s'est fondée presque exclusivement sur la reconnaissance de différences entre ces hommes fossiles et les hommes modernes, le plus souvent européens (BOULE, 1911, 1913; STEWART, 1962; PIVETEAU, 1963, 1966; ENDO et KIMURA, 1970; HEIM, 1982a; SENUT, 1985; TRINKAUS, 1981, 1983). La morphologie du squelette post-crânien n'est en effet qu'incomplètement ou très partiellement connue pour les *Homo sapiens* archaïques dans leur ensemble, comme pour les *Homo erectus*. Pour les premiers, en dehors des Néanderthaliens, peu d'éléments sont actuellement disponibles (STRINGER, 1986; HUBLIN *et al.*, 1987). Pour les seconds, à partir d'un matériel le plus souvent fragmentaire, l'accent a été mis sur des caractères liés à la robustesse des os (DAY, 1971, 1982, 1984; KENNEDY, 1973, 1983; ROSE, 1984; SIGMON, 1982; WEIDEN-

* UA 376 C.N.R.S., Laboratoire d'Anthropologie de l'Université de Bordeaux I, Avenue des Facultés, F-33405 TALENCE Cedex France.

REICH, 1941). Ces caractères peuvent correspondre pour une part à des plésiomorphies (TRINKAUS, 1984; HUBLIN, 1986). La découverte récente faite à Nariokotome III au Kenya (BROWN *et al.*, 1985) devrait peut-être permettre de préciser certains aspects. De ce fait certains caractères considérés comme propres aux Néanderthaliens sont peut-être en fait uniquement des caractères primitifs persistants à ce stade et perdus par les hommes de type moderne.

Il s'avère donc difficile, en tenant compte des données actuellement disponibles, d'apprécier la signification, d'un point de vue phylogénétique, de tous les caractères relevés sur le squelette post-crânien des Néanderthaliens, qu'il s'agisse de ceux affectant la morphologie osseuse (cas de la scapula, de l'ulna, du premier métacarpien, du pubis, ...) ou bien des indices de longueur des segments des membres. Notamment une distinction reste donc à faire entre plésiomorphies et autapomorphies (STRINGER *et al.*, 1984; TILLIER, 1986a).

L'étude de l'ontogénèse du squelette post-crânien des Néanderthaliens soulève également quelques problèmes car les composants du squelette sont diversement représentés au stade immature (La Ferrassie 3, 4, 6 et 8; Kiik Koba 2; Teshik Tash; Shanidar 9 et Kebara 1) et pour une part inédits (Roc de Marsal, René Simard et Krapina).

La plupart des caractères retenus par les auteurs (SINELNIKOV et GREMIATSKIJ, 1949; ROCHLIN, 1949; VLČEK, 1973; SMITH et ARENSBURG, 1977; HEIM, 1982b; TRINKAUS, 1983) font intervenir la robustesse générale des os fossiles comparés à ceux des enfants actuels, ce qui n'est pas sans rappeler la disposition relevée chez les adultes. La tentation est forte de vouloir identifier au stade immature, et même très tôt, les caractères reconnus sur le squelette adulte. Il s'avère, une fois encore, que la comparaison a été limitée à des sujets européens, et le plus souvent, à des cas individuels en fonction du critère d'âge. De ce point de vue, l'étude récente menée par TOMPKINS et TRINKAUS (1987) sur l'os coxal de La Ferrassie 6, utilisant un échantillon de comparaison de 39 individus modernes (allant de 6 mois à 8 ans) est originale.

L'absence d'échantillons de comparaison réellement représentatifs par classes d'âge, à laquelle s'ajoute l'absence d'éléments de référence pour les périodes plus anciennes ne facilitent pas pour les Néanderthaliens une étude morphogénétique d'ensemble. Celle-ci reste d'ailleurs subordonnée à une meilleure compréhension du squelette néanderthalien de l'adulte.

Au sein de la lignée néanderthalienne, dont l'enracinement est admis en Europe probablement dès le Mindel-Riss (HUBLIN, 1982; STRINGER, HUBLIN et VANDERMEERSCH, 1984; VANDERMEERSCH, 1985), le matériel post-crânien est peu abondant avant le dernier interglaciaire: Grotte du Prince, Arago (de LUMLEY, 1973; DAY, 1982, 1984), La Chaise-Abri Suard (PIVETEAU *et al.*, 1982). Il est mieux représenté à partir du Riss-Würm, notamment à Krapina (GORJANOVIC-KRAMBERGER, 1906; SMITH, 1976), Ehringsdorf (VIRCHOW, 1920) et La Chaise-Bourgeois Delaunay (PIVETEAU *et al.*, 1982) mais il demeure la plupart du temps fragmentaire et les composants du squelette sont diversement représentés. La mise en place de tous les caractères reconnus chez les Néanderthaliens du début de Würm ne peut être suivie étroitement dans la lignée et certaines lacunes demeurent.

DONNEES DU SQUELETTE CRANIEN

A partir des données recueillies pour les populations plus anciennes, et en fonction d'un matériel mieux représenté, l'analyse des caractères crâniens chez les Néanderthaliens se place à un niveau différent de l'interprétation. A côté des caractères plésiomorphes d'une part, des caractères apomorphes partagés avec les hommes modernes (taille du cerveau par exemple)

d'autre part, un certain nombre d'autapomorphies se dégagent des études qui ont été consacrées au squelette crânien (SERGI, 1947; THOMA, 1965; VALLOIS, 1969; HOWELLS, 1975; HUBLIN, 1978; VANDERMEERSCH, 1981; TRINKAUS, 1983; TILLIER, 1983a; STRINGER *et al.*, 1984). Ces autapomorphies intéressent en particulier la voûte crânienne (forme dite "en bombe" en vue postérieure du crâne, avec les caractères qu'elle implique sur le pariétal et le temporal; convexité du *planum occipitale*; fosse sus-iniaque encadrée de deux saillies bilatérales correspondant au torus occipital transverse), la base du crâne (articulation temporo-mandibulaire, importance de l'éminence juxta-mastoïdienne; tubercule mastoïdien antérieur) et enfin la face (projection du massif facial inférieur faisant intervenir un maxillaire en extension, une pommette effacée et fuyante, un espace rétromolaire et une position reculée du trou mentonnier; un torus sus-orbitaire indivis et fortement pneumatisé).

D'autres caractères, tels que la disposition "en façade" des dents antérieures sur la mandibule (VANDERMEERSCH, 1981), la taille relative de ces dents par rapport aux molaires et leur mode d'attrition (BRACE, 1967; WOLPOFF, 1971; TRINKAUS, 1983), la configuration dite "ovale-horizontale" du trou mandibulaire (KALLAY, 1970; SMITH, 1976), soit peuvent se rencontrer sur d'autres fossiles, soit n'intéressent qu'un faible nombre d'individus. Leur statut phylogénétique n'est donc pas très clair.

La reconnaissance de ces autapomorphies dans la lignée néanderthaliennne témoigne de l'évolution en mosaïque des caractères crâniens. Ainsi, pour le squelette facial, il semble possible de situer l'ébauche de certains traits, ceux affectant la région zygomatoco-maxillaire et la mandibule, à une période reculée, avec Arago 2 et 21. Mais d'autres fossiles, plus ou moins contemporains (Arago 13, Steinheim, Montmaurin), n'en sont pas au même stade évolutif pour le squelette facial. D'autre part, le crâne de Petralona, dont la position chronologique, bien que sans doute très ancienne, demeure imprécise (COOK *et al.*, 1982), témoigne du contraste qui peut exister entre la face et l'arrière crâne quant à l'apparition des caractères dérivés (de BONIS et MELENTIS, 1982; HUBLIN, 1983). D'autres spécimens montrent que la mise en place de ces caractères autapomorphes s'amorce également tôt pour l'arrière crâne, avec les fossiles de Steinheim et de Swanscombe (STEWART, 1964; HUBLIN, 1982). Celle-ci s'affirme au Riss sur les pièces de La Chaise Abri Suard (PIVETEAU, 1976), de Biache Saint-Vaast (VANDERMEERSCH, 1978). En particulier les autapomorphies de l'occipital sont reconnaissables sur ces pièces anciennes (HUBLIN, 1978). En revanche un décalage s'observe pour certains caractères affectant le temporal comme en témoignent quelques pièces du dernier interglaciaire Riss-Würm (CONDEMI, 1986; PIVETEAU et CONDEMI, sous presse).

A la suite des travaux précurseurs de VLČEK (1964, 1970), l'étude des modalités de l'ontogénèse du squelette crânien chez les Néanderthaliens a connu un certain développement ces dernières années (HEIM, 1981, 1982b; HUBLIN, 1980; TILLIER, 1981, 1982, 1983a et b, 1986a et b). Grâce à une approche nouvelle du matériel adulte, une analyse plus poussée des caractères sur les sujets immatures était en effet rendue possible. Les données rassemblées reposent sur l'étude anthropologique d'une quarantaine d'individus environ, qui couvrent une période allant de la fin du Riss au début du Würm. La majorité d'entre eux provient des gisements européens et quelques uns seulement d'Asie et du Proche-Orient.⁽¹⁾

(1) Cet échantillon sera sans doute élargi avec les nouveaux inventaires en cours pour le matériel de Krapina.

La détermination de l'âge individuel chez l'enfant fossile

Le degré de développement des os du squelette post-crânien, et en particulier la taille des os longs, ne permettent pas une détermination précise et étroite de l'âge (FEREMBACH *et al.*, 1979; PRENDERGAST *et al.*, 1986). Le critère qui demeure le plus discriminant reste le stade de développement dentaire (calcification des couronnes, formation des racines, séquences des dentitions déciduale et permanente). Cependant, au sein des populations récentes, une variation individuelle normale se rencontre (LEGOUX, 1963; UBELAKER, 1978; WOLPOFF, 1979) qui implique qu'une erreur minimale soit prise en considération lors de l'estimation de l'âge des sujets. L'application de la méthode aux populations préhistoriques, sur la base des données recueillies dans les populations modernes, introduit un second niveau d'erreur. Celle-ci se fonde en effet sur une présomption, celle d'une vitesse de croissance identique pour les deux types de populations.

Aussi toute estimation de l'âge au décès des enfants néanderthaliens est à établir avec prudence et implique un certain recul quant à son utilisation, en particulier, lors de l'analyse comparative des modalités de croissance observées à celles connues dans les populations actuelles. Quelle que soit la méthode utilisée, qu'il s'agisse de celle évoquée plus haut qui demeure la plus exhaustive, ou de celle préconisée récemment par BROMAGE et DEAN (1985), faisant intervenir la croissance de l'émail et le comptage des périkyrmies, actuellement testée sur les incisives permanentes, on ne peut espérer obtenir une détermination plus précise que celle admise depuis longtemps pour les populations actuelles. Et ceci d'autant plus que les deux méthodes, à un niveau ou à un autre, font référence aux critères définis sur les populations actuelles. A partir de là, toute discussion concernant une vitesse de croissance différente chez les Néanderthaliens me semble devoir être abordée avec la plus grande prudence.

Les différents stades de croissance représentés sont définis le plus souvent en appliquant les critères dentaires adoptés pour les populations actuelles (cf. encadré). De ce fait, il s'avère que les premières étapes de l'ontogénèse du crâne (du stade périnatal à environ deux ans) demeurent mal connus. Ceci peut, pour une part, s'expliquer par une plus grande fragilité des ossements mais l'ancienneté des fouilles peut sans doute également être invoquée. Le stade périnatal n'est en effet représenté que par les fragments frontaux et temporaux de La Ferrassie 4-4bis, découverts en 1912 (HEIM, 1982b). Au stade 6/12 mois correspondent les fragments pariétaux de l'Hortus I/Ibis, frontaux et pariétaux de Shanidar 7, occipitaux et temporaux de Kebara 1 (de LUMLEY, 1973; TRINKAUS, 1983; SMITH et ARENSBURG, 1977). Aucun élément significatif ne se dégage de la comparaison avec les stades de développement équivalents chez l'homme actuel, qu'il s'agisse des dimensions et des indices de courbures, comme des traits morphologiques.

Au delà de 2 ans environ et jusqu'à une dizaine d'années, un matériel mieux représenté permet de suivre certaines étapes du développement ontogénique du crâne. L'étude anthropologique des stades immatures conduit à la distinction de trois ensembles de caractères dont la signification d'un point de vue évolutif n'est pas la même (TILLIER, 1983a, 1986a et b). Aux caractères plésiomorphes et apomorphes déjà reconnus chez l'adulte néanderthalien, s'ajoutent des caractères juvéniles, parmi lesquels il convient de distinguer ceux liés au stade d'ossification du crâne (ils se retrouvent chez l'enfant actuel), et ceux qui sont en fait des caractères néanderthaliens en cours de différenciation. Une séquence ontogénique est donc mise en évidence pour les caractères autapomorphes des Néanderthaliens, avec des caractères relativement précoces (présents autour de 2 ans) et des caractères dont l'apparition est plus tardive.

Les caractères autapomorphes dits précoces affectent essentiellement les os de la voûte crânienne. C'est le cas de la forme dite "en bombe" du crâne en vue postérieure, comme l'attestent Pech de l'Azé 1 et Subalyuk 2 (JELINEK, 1969; TILLIER, 1986a).⁽²⁾ Il en est de même pour les caractères intéressant la morphologie occipitale externe (convexité du planum occipitale, fosse susiniaque, saillies bilatérales) qui sont identifiables sur les pièces de La Chaise S 51 et de Subalyuk 2 (HUBLIN, 1980; TILLIER, 1986a): la même variabilité que chez l'adulte quant à l'aspect de la fosse sus-iniaque (simple ou double) peut s'observer. Enfin, à la base du crâne, certains caractères du temporal (méat auditif dans le prolongement de l'arcade zygomatique, développement de l'éminence juxta-mastoïdienne) sont également présents sur Pech de l'Azé 1, Subalyuk 2 et Gibraltar 3 (FEREMBACH, 1970; TILLIER, 1982 et 1986a). Sur le squelette facial, seule la région naso-maxillaire montre une disposition précoce avec l'orientation très oblique du processus frontal du maxillaire, le profil très concavo-convexe des os nasaux et la forte saillie de l'épine nasale antérieure, tels qu'ils apparaissent sur les crânes de Subalyuk 2 et du Roc de Marsal (JELINEK, 1969; TILLIER, 1983b). Ces caractères, chez l'adulte, accompagnent la projection du massif facial inférieur.

Les caractères autapomorphes qualifiés de tardifs, sont, pour la plupart situés sur le squelette facial. En effet, contrairement à ce qui avait été tout d'abord envisagé (THOMA, 1963; VLČEK, 1970; SUZUKI, 1970), la reconnaissance de tous les caractères définissant la face des Néanderthaliens est plus tardive, au cours de la croissance.

Le développement du torus-susorbitaire n'apparaît pas avant 5/6 ans. Il est alors limité à la partie nasale du frontal et à la moitié interne de la région supraorbitaire, comme en témoignent Engis 2 et Krapina A; son extension latérale est plus vaste sur Gibraltar 2 (TILLIER, 1982, 1983a). Le développement du relief supra-orbitaire est à dissocier de celui de la pneumatisation ethmoïdo-frontale (TILLIER, 1977).

La chronologie de la mise en place du maxillaire dit "en extension", typique des Néanderthaliens, reste voisine de celle mise en évidence pour le torus susorbitaire (TILLIER, 1982, 1983b, 1986a). C'est avec le crâne de La Quina H 18 appartenant à un enfant âgé de 6 ans environ, que se manifestent tous les composants du maxillaire néanderthalien, en association avec la disposition particulière du corps du zygomatique, déjà reconnaissable, quant à elle, sur l'enfant plus jeune d'Engis 2 (TILLIER, 1986a et b). Cette configuration particulière du massif facial inférieur coïncide avec l'entrée en fonction des premières molaires permanentes sur La Quina H 18.

Mais le prognathisme du massif facial inférieur intervient plus tardivement et semble étroitement lié à l'acquisition de la dentition permanente complète. C'est donc à ce stade que se manifestent, par exemple, sur la mandibule, la position reculée du trou mentonnier et l'espace rétromolaire. Sur les mandibules d'enfants néanderthaliens, la position du trou mentonnier ne diffère pas de celle de l'enfant actuel au stade de la dentition déciduale; seuls des caractères plésiomorphes peuvent être identifiés sur le fossile (TILLIER, 1981, 1982, 1986a), tels que le planum alvéolaire, la fosse génioglosse, la symphyse fuyante, l'absence de menton. Ce sont alors d'autres critères que les critères anthropologiques qui sont déterminants pour l'interprétation des pièces isolées.

Les derniers caractères autapomorphes identifiables au stade adulte sont, sur l'occipital, l'accentuation des différents reliefs et sur le temporal, la reconnaissance du tubercule mastoïdien antérieur.

Le fait qu'un décalage chronologique, au cours de la croissance, existe dans l'acquisition des caractères autapomorphes pose le problème de l'identification systématique au Paléolithique moyen des restes crâniens d'enfants en fonction de leur âge individuel. La distinction, par exemple, d'un occipital ou d'un pariétal isolé d'enfant néanderthalien de

(2) En dépit des déformations post-mortem d'origines diverses, celui d'un autre *Homo sapiens* archaïque ou d'un *Homo sapiens sapiens* peut se faire relativement tôt. En revanche, l'identification est plus tardive pour les composants du squelette facial; le stade terminal est bien illustré par l'exemple de la mandibule, pour la distinction entre *Homo sapiens* archaïque et Néanderthalien.

L'analyse phylogénique des caractères chez les prédécesseurs en Europe des Néanderthaliens a montré que, dès le Mindel-Riss ⁽³⁾, les caractères néanderthaliens sur l'arrière crâne se dégagent de plus en plus nettement. Faute de matériel, nous ne savons pas si cet ensemble de traits perdure jusqu'au début du Paléolithique supérieur, avec les derniers Néanderthaliens.

Le cas du squelette facial semble, une fois encore, à dissocier de l'ensemble du squelette crânien. Nous savons que, lorsqu'ils commencent à se manifester, les caractères néanderthaliens sont peu nombreux, et semblent présenter une certaine variabilité d'un individu à un autre (pièces de la Caune de l'Arago, de Steinheim, Montmaurin, Atapuerca, ...) pour les périodes les plus anciennes. Ce qui pose là aussi le problème de l'interprétation systématique de pièces isolées ou fragmentaires au Mindel-Riss (Holstein). L'évolution de la face, après une discontinuité durant la période rissienne, due à l'absence de fossiles représentatifs, montre une certaine stabilité avec les formes Riss/Würm (avec notamment Saccopastore 1 et 2, et probablement Forbes' Quarry). Aucune association étroite crâne-mandibule n'est connue avant le début du Würm. C'est à ce moment que, pour le squelette facial, le morphotype néanderthalien devient prédominant en Europe avec les Néanderthaliens dits classiques pour atteindre "the idealized model" comme l'a justement défini Y. RAK (1986). Ce schéma type disparaît avec les derniers Néanderthaliens au début du Paléolithique supérieur, comme en témoigne le crâne de Saint-Césaire (VANDER-MEERSCH, 1984).

L'établissement, au sein de la lignée néanderthalienne, d'une séquence chronologique pour la mise en place des caractères autapomorphes soulève encore beaucoup de questions. Certaines de ces questions sont directement en relation avec les lacunes morphologiques qui persistent. Ainsi, les documents disponibles permettent de suivre assez étroitement l'évolution de l'arrière crâne et la différenciation des caractères apomorphes néanderthaliens. La reconnaissance d'une séquence identique, en particulier pour le squelette facial, ne peut être démontrée. Le stade terminal, représenté par les Néanderthaliens dits classiques, demeure le mieux connu.

D'autre part, avant le Riss-Würm, les premiers représentants de la lignée néanderthalienne témoignent plutôt d'une évolution en mosaïque, que la découverte d'un crâne complet (dont la face en particulier soit bien conservée), dans un niveau ancien bien daté (ce qui n'est pas le cas de Petralona), pourrait sans aucun doute remettre en cause. Les données actuellement disponibles limitent donc la confrontation des séquences ontogénique et phylogénique chez les Néanderthaliens.

(3) Le crâne de Petralona étant pour l'instant laissé de côté

REFERENCES

- de BONIS L. et MELENTIS J., 1982. L'homme de Petralona, comparaisons avec l'homme de Tautavel parmi les Hominidés fossiles. *1er Congrès International de Paléontologie Humaine*, Nice, pré tirage, pp. 847-848.
- BOULE M., 1911-1913. L'homme fossile de La Chapelle-aux-Saints. *Annales de Paléontologie*, 6, pp. 111-172; 7, pp. 21-56; 8, pp. 1-70.
- BRACE C.L., 1967. Environment, tooth form and size in the Pleistocene. *Journal of Dental Research*, 46, pp. 809-816.
- CONDEMI S., 1986. *Les hommes fossiles de Saccopastore (Italie) et leurs relations phylogénétiques*. Thèse de l'Université de Bordeaux 1, 180 p. (inédite).
- COOK J., STRINGER C.B., CURRENT A.P., SCHWARCZ H.P. and WINTLE A.G., 1982. A review of the chronology of the European Middle Pleistocene hominid record. *Yearbook of Physical Anthropology*, 25, pp. 19-65.
- BROMAGE T.G. and DEAN M.C., 1985. Re-evaluation of the Age of immature fossil Hominids. *Nature*, 317, pp. 625-627
- BROWN F., HARRIS J., LEAKEY R.E.F. and WALKER A., 1985. Early *Homo erectus* Skeleton from West Lake Turkana, Kenya. *Nature*, 316, pp. 788-792.
- DAY M.H., 1971. Post-cranial remains of *Homo erectus* from Bed IV, Olduvai Gorge. *Nature*, 232, pp. 383-387.
- DAY M.H., 1982. The *Homo erectus* pelvis = punctuation or gradualism. *1er Congrès International de Paléontologie Humaine*, Nice, pré tirage, pp. 411-421.
- DAY M.H., 1984. The post-cranial remains of *Homo erectus* from Africa, Asia and possibly Europe. *Cour. Forsch. Inst. Senckenberg*, 69, pp. 113-121.
- DEAN M.C., STRINGER C.B. and 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. *Amer. J. Phys. Anthrop.*, 70, pp. 301-309.
- ENDO B. and KIMURA T., 1970. Post-cranial Skeleton of the Amud Man. In: H. Suzuki & F. Takai (eds.). *The Amud Man and his Cave Site*, Tokyo, Academic Press.
- FEREMBACH D., 1970. Le crâne de l'enfant de Pech de l'Azé. *Arch. de l'Inst. Pal. Hum.*, 33, pp. 1-61.
- FEREMBACH D., SCHWIDETZKY I. and STLOUKAL M., 1979. Recommandations pour déterminer l'âge et le sexe sur le squelette. *Bull. et Mém. Soc. d'Anthrop. Paris*, 6, pp. 7-45.
- GORJANOVIC-KRAMBERGER K., 1906. *Der Diluviale Mensch von Krapina in Kroatien*, Wiesbaden, Kreidel's Verlag.
- HEIM J.L., 1981. Les caractères ontogéniques et biométriques de l'occipital néandertalien juvénile de la Ferrassie 8 (Dordogne). *C.R. Acad.Sc. Paris*, 293, pp. 195-198.
- HEIM J.L., 1982a. Les hommes de La Ferrassie. Tome II. Les squelettes adultes (squelettes des membres). *Arch.de l'Inst.Pal.Hum.*, 38, p. 1-272.
- HEIM J.L., 1982b. *Les enfants néandertaliens de La Ferrassie*. Paris, Masson.

- HOWELLS W.W., 1975. Neanderthal Man = Facts and Figures. In: R.H. Tuttle (ed.). *Paleoanthropology: Morphology and Paleoecology*. Mouton La Hague, pp. 389-407.
- HUBLIN J.J., 1978. *Le torus occipital transverse et les structures associées, évolution dans le genre Homo*. Thèse de l'Université Paris VI, 176 p. (inédite).
- HUBLIN J.J., 1980. La Chaise (Suard), Engis 2 et La Quina 18: développement de la morphologie occipitale externe chez l'enfant préneandertalien et néandertalien. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 291, pp. 669-672.
- HUBLIN J.J., 1982. Les Antenéandertaliens: Presapiens ou Prénéandertaliens. *Geobios*, Mémoire spécial 6 (Phylogénie et Paléobiogéographie), pp. 345-357.
- HUBLIN J.J., 1983. Les origines de l'homme de type moderne en Europe. *Pour la Science*, 64, pp. 62-71.
- HUBLIN J.J., 1986. Some comments on the diagnostic features of *Homo erectus*. In: V.V. Novotny & A. Mizerova (eds.). *Fossil Man. New Facts, New Ideas*, Anthropos, Brno, pp. 175-188.
- HUBLIN J.J., TILLIER A.M. & TIXIER J., 1987. L'humérus d'enfant moustérien (Homo 4) du Jebel Irhoud (Maroc) dans son contexte archéologique. *Bull. et Mém. Soc. Anthropol. Paris*, 14, pp. 115-141.
- JELINEK J., 1969. Neanderthal Man and *Homo sapiens* in Central and Eastern Europe. *Current Anthropology*, 10, pp. 475-504.
- KALLAY M., 1970. Komperativne napomene o celjustima Krapinskih Praljudi s obzirom na položaj meću Hominidima. In: M. Malez ed., *Krapina 1891-1969*, Zagreb, pp. 153-164.
- KENNEDY G., 1973. The anatomy of the Middle and Lower Pleistocene Hominid Femora, PH.D. Dissertation Univ. of London.
- KENNEDY G., 1983. Some aspects of femoral morphology in *Homo erectus*. *J. Hum. Evol.*, 12, pp. 587-616.
- LEGOUX P., 1963. *Détermination de l'âge dentaire des fossiles de la lignée humaine*. Maloine, Paris.
- de LUMLEY M.A., 1973. *Antenéandertaliens et Néandertaliens du bassin méditerranéen occidental européen*. Etudes Quaternaires de l'Univ. de Provence, Marseille.
- PIVETEAU J., 1963-1966. La grotte du Regourdou (Dordogne), Paléontologie Humaine. *Annales de Paléontologie*, XLIX, pp. 285-304; L, pp. 155-194; LII, pp. 163-164.
- PIVETEAU J. et CONDEMI S. (sous presse). L'os temporal de la grotte de La Chaise abri Bourgeois Delaunay = caractères morphologiques et métriques. *C.R. Acad. Sc.*, Paris.
- PIVETEAU J., de LUMLEY M.A. et DEBENATH A., 1982. Les Hominidés de La Chaise. *1er Congrès International de Paléontologie Humaine*, Nice, pré tirage, pp. 901-917.
- PRENDERGAST MOORE K., THORP S. and VAN GERVEN D.P., 1986. Pattern of Dental Eruption, Skeletal maturation and Stress in a Medieval Population from Sudanese, Nubia. *Human Evolution*, 1/4, pp. 325-330.
- RAK Y., 1986. The Neandertal: A New Look to an Old Face. *Journ. Hum. Evolut.* 15/3, pp. 151-164.
- ROCHLIN D.G., 1949. Quelques données radiologiques sur le squelette d'enfant de la grotte de Teshik-tash, Sud de l'Uzbekistan. In: M.A. Gremiatskij & M.N. Nesturkh (eds.). *Teshik-tash, l'homme paléolithique* (en russe). Trudy Uzbekist. Fil. Akad. Nauk SSSR, pp. 109-121.

- ROSE M.D., 1984. The Hominid hip-bone KNM ER 3228 from East Lake Turkana, Kenya. *Amer. J. Phys. anthrop.* 63, pp. 371-378.
- SENUT B., 1985. Computerized Tomography of a Neanderthal Humerus from Le Regourdou (Dordogne, France) = comparisons with Modern Man. *Journ. hum. Evol.* 14, pp. 717-723.
- SERGI S., 1947. Sulla morfologia della "facies anterior corporis maxillae" nei paleantropi di Saccopastore e del Monte Circeo. *Rivista di Antropologia* XXXV, pp. 401-408.
- SIGMON B.A., 1982. Comparative morphology of the locomotor skeleton of *Homo erectus* and the other fossil hominids, with special reference to the Tautavel innominate and femora. *Ier Congrès International de Paléontologie Humaine*, Nice, pré tirage, pp. 422-446.
- SINELNIKOV N.A. et GREMIATSKIJ M.A., 1949. Les os du squelette de l'enfant néandertalien de la grotte de Teshik-Tash, Sud de l'Uzbekistan. In: M.A. Gremiatkskij & M.N. Nesturkh (eds.). *Teshik-tash, l'homme paléolithique* (en russe). Trudy Uzbekist. Fil. Akad. Nauk SSSR, pp. 123-135.
- SMITH F.H., 1976. *The Neanderthal Remains from Krapina. A Descriptive and Comparative Study*. University of Tennessee, Knoxville, Report of Investigations.
- SMITH P. and ARENSBURG B., 1977. A Mousterian Skeleton from Kebara Cave. In: O. Bar Yosef & B. Arensburg (eds.). *Eretz Israel*, vol. 13, Moshe Stekelis Volume, Jerusalem, Israel Exploration Society, pp. 164-176.
- STEWART T.D., 1962. Neanderthal Scapulae with special attention to the Shanidar Neanderthals from Iraq. *Athenes, Anthropos*, 57, pp. 779-800.
- STEWART T.D., 1964. A neglected primitive feature of the Swanscombe skull. In: C.D. Ovey (eds.). *The Swanscombe skull*, London, Roy. Anthr. Inst. Great Brit. Ireland, pp. 207-217.
- STRINGER C.B., HUBLIN J.J. and VANDERMEERSCH B., 1984. The Origin of Anatomically Modern Humans in Western Europe. In: F.H. Smith & F. Spencer (eds.). *The Origins of Modern Humans*, New York, Alan R. Liss, pp. 51-135.
- STRINGER C.B., 1986. An archaic character in the Broken Hill Innominate E 719. *Amer. Jour. Phys. Anthrop.*, 71, pp. 115-120.
- SUZUKI H., 1970. The Skull of the Amud Man. In: H. Suzuki & F. Takai (eds.). *The Amud Man and his cave site*, Tokyo, Academic press, pp. 123-206.
- THOMA A., 1963. The dentition of the Subalyuk child. *Zeitsch. für Morph. und Anthrop.*, 54/2, pp. 127-150.
- THOMA A., 1965. La définition des Néandertaliens et la position des hommes fossiles de Palestine. *L'Anthropologie*, 69, 5/6, pp. 519-534.
- TILLIER A.M., 1977. La pneumatization du massif cranio-facial chez les hommes actuels et fossiles. *Bull. et Mém. Soc. Anthropol. Paris*, 4, ser. XIII, pp. 177-189 et pp. 287-316.
- TILLIER A.M., 1981. Evolution de la région symphysaire chez les *Homo sapiens* juvéniles du Paléolithique moyen: Pech de l'Azé 1, Roc de Marsal et La Chaise 13. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 293, pp. 725-727.
- TILLIER A.M., 1982. Les enfants néandertaliens de Devil's Tower (Gibraltar). *Zeitschr. für Morph. und Antrop.*, 73/2, pp. 125-148.

- TILLIER A.M., 1983a. Le crâne d'enfant d'Engis 2: un exemple de distribution des caractères juvéniles, primitifs et néanderthaliens. *Bull. Soc. Roy. Belge d'Anthrop. et de Préhist.* 94, pp. 51-75.
- TILLIER A.M., 1983b. L'enfant néanderthalien du Roc de Marsal, Campagne du Bugue, Dordogne: le squelette facial. *Annales de Paléontologie*, 69/2, pp. 137-149.
- TILLIER A.M., 1986a. Quelques aspects de l'ontogénèse du squelette crânien des Néanderthaliens. In: V.V. Novotny & A. Mizerova (eds.). *Fossils Man. New Facts, New Ideas*, Brno, Anthropos, pp. 207-218.
- TILLIER A.M., 1986b. L'enfant de La Quina H 18 et l'ontogénie des Néanderthaliens. *110ème Congrès National des Sociétés Savantes. Poitiers 1986, Pré- et Protohistoire*, pp. 201-206.
- TOMPKINS R. and TRINKAUS E., 1987. La Ferrassie 6 and the Development of Neandertal Public Morphology. *Amer. J. Phys. Anthrop.* 73, pp. 233-239.
- TRINKAUS E., 1981. Neandertal limb proportions and Cold Adaptation. In: C.B. Stringer (ed.). *Aspects of Human Evolution*, London, Taylor Francis Ltd, pp. 178-224.
- TRINKAUS E., 1983. *The Shanidar Neandertals*. New York, Academic Press.
- TRINKAUS E., 1984. Does KNM-ER 1481 A establish *Homo erectus* at 2.0 MyrBP?. *Amer. Journ. Phys. Anthrop.*, 64, pp. 137-139.
- UBELAKER D.H., 1978. Human Skeleton Remains. Excavation, analysis, interpretation. Chicago, Taraxacum.
- VALLOIS H.V., 1969. Le temporal néandertalien H27 de La Quina. Etude anthropologique. *L'Anthropologie*, 73, 5/6, pp. 365-400; 7/8, pp. 525-544.
- VANDERMEERSCH B., 1973. Le crâne pré-wurmien de Biache-Saint-Vaast (Pas de Calais). In: *Les Origines humaines et les époques de l'intelligence*, Paris, Masson, pp. 153-157.
- VANDERMEERSCH B., 1981. Les hommes fossiles de Qafzeh (Israël). *Cahiers de Paléontologie (Paléoanthropologie)*, Paris, Editions du C.N.R.S.
- VANDERMEERSCH B., 1984. A propos de la découverte du squelette néandertalien de Saint-Césaire. *Bull. et Mém. Soc. Anthropol. Paris*, 1, Série XIV, pp. 191-196.
- VANDERMEERSCH B., 1985. The Origin of the Neandertals. In: E. Delson (ed.). *Ancestors: the Hard Evidence*, New York, Alan R. Liss, pp. 306-309.
- VIRCHOW H., 1920. *Die Menschlichen Skelettreste aus dem Kämpfe schen Bruch im Travertin von Ehringsdorf bei Weimar*. Jena.
- VLČEK E., 1964. Einige in der Ontogenese des Modernen Menschen untersuchte Neandertal-merkmale. *Zeitsch. für Morph. und Antrop.*, 56, 1/2, pp. 63-83.
- VLČEK E., 1970. Etude comparative onto-phylogénétique de l'enfant du Pech de l'Azé par rapport à d'autres enfants néandertaliens. *Archives de l'Inst. Pal. Hum.*, 33, pp. 149-180.
- VLČEK E., 1973. Postcranial skeleton of a Neandertal Child from Kiik-Koba U.S.S.R. *Journ. Hum. Evolution*, 2, pp. 537-544.
- WEIDENREICH F., 1941. The Extremity Bones of *Sinanthropus pekinensis*. *Paleontologia sinica*, D, 5, 116, pp. 1-150.

WOLPOFF M.H., 1971. *Metric trends in Hominid Dental Evolution*. Case Western Reserve University Studies en Anthropology.

WOLPOFF M.H., 1979. The Krapina Dental Remains. *Amer. Journ. Phys. Anthrop.*, 50, pp. 67-114.