

**INTERET DES ARCADES MANDIBULAIRES POUR LA PHYLOGENIE DES
HOMINIDES : EXEMPLE D'URAHA 501 ET DE KNM-ER 992**

Helga ROTH*
Friedemann SCHRENK**
et Christian SIMON***

ABSTRACT

The hominid mandible UR 501 discovered in 1991 on the nordwest border of the Lake Malawi is dated to 2,5 Ma by biostratigraphic methods. The specimen is considered together with KNM-ER 1802 to belong to *Homo rudolfensis*. According to the palaeobiogeographic scenario developed from the results of the Hominid Corridor Research Project (HCRP) (see Bromage et Schrenk, 1995, Schrenk *et al.* 1993, 1995) *Homo rudolfensis* evolved from *Australopithecus afarensis*. KNM-ER 992 with an estimated age of 1,5 Ma is the holotype of *Homo ergaster*. According to Wood (1994B) "Cladistic analysis based on 90 cranial characters suggests that the Koobi Fora component of the early African "*erectus*" hypodigm, here called *Homo ergaster*, forms a sister group with modern and archaic *Homo sapiens*".

Three analyses of the arcade measurements (I_2 with M_3) compare these two specimens to 64 fossil and subfossil mandibles. The comparison of the alveolar rows characterizes KNM-ER 992 as a large and, at the premolars, elongated mandible and shows, however, proportions comparable to *Homo erectus* (e.g. Ternifine 1). Uraha 501 is a large and very broad specimen within the late Pliocene sample. KNM-ER 1802 is less broad in the jugal section and is more similar to UR 501. Compared to KNM-ER 992 the labial and premolar sector is flattened due to the short lengths of these teeth in UR 501.

The regression analysis shows a strong correlation between the dimensions and the logarithmic age in the 5 *Homo* populations (cf. Roth 1985). UR 501 is situated closely to the regression lines and with its proportions almost reaches the level of *Homo mandibules*. The arcades of *Homo habilis* OH 13 and *Australopithecus afarensis*, in contrary, are distinctly narrower near the molars.

The multivariate analysis shows that the late Pliocene specimens are separated from the genus *Homo* mainly in the second axis, where the widths of

* Staaderstrasse 10, D-78464 Konstanz

** Geologische-Paläontologische Abteilung, Hessisches Landesmuseum, Friedensplatz 1, D-64283 Darmstadt

*** Département d'Anthropologie et d'Ecologie, Université de Genève, 12 Rue Gustave-Revilliod, CH-1227 Carouge-Genève

molars and premolars are most important. KNM-ER 1802 and UR 501, as MLD 18 and Paranthropus, are placed in the equiprobable ellipse of Homo erectus and are distinct from Australopithecus afarensis and Olduvai Hominid 13. The definitive classification of Homo habilis will only be possible after further fossil finds.

RESUME

La mandibule d'Uraha 501 découverte en 1991 sur le bord nord-ouest du Lac de Malawi est datée par des méthodes de bio-stratigraphie de 2.5 Ma. Le spécimen est considéré avec KNM-ER 1802 comme Homo rudolfensis. Selon le scénario paléo-biogéographique déduit des résultats du Projet de Recherche du Corridor d'Hominidés (HCRP) (voir Bromage et Schrenk 1995, Schrenk et al. 1993, 1995) Homo rudolfensis se serait développé à partir d'Australopithecus afarensis. KNM-ER 992 dont l'âge est estimé à 1.5 Ma est l'holotype de l'Homo ergaster. Selon Wood (1994B) "Cladistic analysis based on 90 cranial characters suggests that the Koobi Fora component of the early African "erectus" hypodigm, here called *Homo ergaster*, forms a sister group with modern and archaic *Homo sapiens*". Trois études comparent ces deux individus avec 64 mandibules fossiles et subactuelles en analysant les mensurations d'arcade (des I₂ et M₃). La comparaison des arcs alvéolaires caractérise KNM-ER 992 comme une mandibule grande et allongée au niveau prémolaire mais avec des proportions comparables aux Homo erectus (p. ex. Ternifine 1). Uraha 501 est grande et surtout large parmi les spécimens du Pliocène final. KNM-ER 1802 est un peu moins large au niveau jugal et ressemble le plus à Uraha 501. Par rapport à KNM-ER 992, le secteur labial et prémolaire est fortement aplati en raison des faibles longueurs de ces dents chez Uraha 501.

L'analyse de régression indique une forte corrélation entre les dimensions et le logarithme de l'âge concernant les 5 populations d'Homo (cf. Roth 1985). Uraha 501 se situe assez près des lignes de régression rejoignant dans ses proportions la situation des mandibules d'Homo. Les arcades d'Homo habilis OH 13 et d'Australopithecus afarensis, par contre, sont nettement plus étroites au niveau des molaires.

L'analyse multivariée en composantes principales montre que les spécimens du Pliocène final se séparent du genre Homo essentiellement par l'axe 2 dont les largeurs molaires et prémolaires sont plus importantes. KNM-ER 1802 et Uraha 501 - comme MLD 18, les deux Paranthropes - se placent dans l'ellipse équiprobable des Homo erectus et se distinguent d'Australopithecus afarensis et d'Olduvai Hominid 13. Le classement définitif d'Homo habilis ne sera donc possible que par des nouvelles découvertes.

1. INTRODUCTION - L'HOMME D'URAHHA 501 ET DE KNM-ER 992

1.1. PROJET DE RECHERCHE DU CORRIDOR D'HOMINIDES (HCRP)

Mis en route en 1983, le projet de recherche du corridor d'hominidés (HCRP, Hominid Corridor Research Project) a pour but de faire avancer l'exploration géologique et paléontologique du Rift de Malawi. Celui-ci a une position géographique intermédiaire entre les sites bien connus du Plio-Pleistocène en Afrique du sud et de l'est. Entre 1983 et 1993 des travaux très étendus de reconnaissance de terrain ont été réalisés au nord de Malawi afin de créer une base de données la plus large possible. Ce projet de recherche contient des études portant sur la tectonique, la sédimentologie, la stratigraphie, la paléontologie des invertébrés et des vertébrés ainsi que sur la paléoanthropologie et l'archéologie. Plusieurs instituts de l'Université de Frankfort et de Mayence, du Hunter College à New York et du Hessisches Landesmuseum à Darmstadt y participent.

1.2. TERRITOIRE DES DÉCOUVERTES

Cette région du rift africain, située entre l'Afrique du sud et l'Afrique de l'est (fig. 1) était décrite comme "couloir d'hominidés" (Bromage et al. 1986). En effet, ce corridor doit être considéré pour des raisons géomorphologiques comme la route de migration faunique la plus étroite entre l'Afrique de l'est et du sud durant le Pliocène. Le système du rift africain uniforme au nord se divise en Tanzanie entre un rift de l'ouest (Zaïre) et de l'est (Malawi). Les structures du graben sont déjà établies durant le Crétacé (Crossley et Crow 1980). Par conséquent, dans la zone du rift de Malawi des sédiments continentaux sont probables dès le Crétacé supérieur ou le Tertiaire inférieur.

La première description des dépôts plio-pleistocènes au nord de Malawi fut faite par Dixey (1927). Une partie des sédiments qu'il a dénommés "Chiwondo-Beds" était cartographiée par Stephens au moyen de photos aériennes (Clark et al. 1966) et reconnue pour des restes fossilifères dans certains endroits pendant les années 1963 (Clark et al. 1966), 1965 et 1966 (Clark et al. 1970). Kaufulu et al. (1981) soulignaient l'importance des fossiles des membres de Chiwondo pour les recherches de taxonomie, de paléobio-paléogéographie et de datation des faunes de l'Afrique de l'est et du sud, spécialement dans les périodes cruciales entre 4 et 2 millions d'années.

1.3. GEOLOGIE ET STRATIGRAPHIE

La zone étudiée est située dans la branche est du système du rift africain sur le bord nord-ouest du lac de Malawi (fig. 1). Elle s'étend sur une longueur d'environ 90 km entre les villes de Karonga au nord et de Chilumba au sud. Le rift de Malawi s'est formé en 2 phases, une première par des mouvements d'extension il y a moins de 8.6 millions d'années et une seconde par une déformation de type "strike-slip" il y a plus de 1.5 millions d'années. Le flanc ouest du rift dans la région du bassin de Karonga-Chilumba (district de Karonga) est caractérisé par un système de failles de décrochement en escalier avec des translations assez faibles par soulèvement régional dans une période plus récente. Des dépôts cénozoïques se trouvent par conséquent dégagés sur de grandes distances (Ring et Betzler 1993, Betzler et Ring 1995).

Les dépôts lacustres et fluviaux du paléolac de Malawi se subdivisent en 5 unités (fig. 1) séparées par des discordances. Les sédiments lacustres et alluviaux, tout près du lac et leurs types de répartition, permettent de reconstruire l'évolution sédimentologique du bassin de Karonga-Chilumba. Les membres de Chiwondo sont datés au moyen de comparaisons biochronologiques par les gisements est-africains datés eux par des méthodes radiochronologiques. L'unité 2 a plus de 4 millions d'années, l'unité 3A entre 3.76 et 2 millions d'années et l'unité 3B a moins de 1.6 millions d'années. (tableau 1). Le lieu de la découverte de l'homme d'Uraha est situé dans la partie supérieure de l'unité 3A, daté de 2.5 millions d'années. Le matériel fossile est fortement fragmenté par des processus taphonomiques destructifs de perturbations aux abords de la plage (Schrenk et al., 1995).

1.4. FAUNE DES VERTEBRES

Cent trente et une localités fossilifères sont connues, dans lesquelles près de 600 restes de vertébrés ont été collectés et catalogués. Les gisements se trouvent principalement près de Karonga au nord et près d'Uraha au sud. Selon des critères bio-géographiques les mammifères des membres de Chiwonda se classent en trois groupes: 3 taxons sont endémiques dans l'Afrique australe, 17 taxons dans l'Afrique de l'est, 14 taxons sont répartis dans les deux domaines (Bromage, Schrenk et Juwayeyi 1995).

1.5. PALEOECOLOGIE

L'interprétation paléoécologique se base principalement sur l'analyse des restes de bovidés. Récemment Vrba (1980, 1982, 1987, 1988), Shipman et Harris (1988) ont fait des études comparatives dans des parcs naturels de l'Afrique de l'est

et du sud. Alors que les classifications écologiques de la plupart des grands mammifères sont empreintes de beaucoup d'incertitudes, ils ont pu démontrer que la plupart des espèces modernes de bovidés se rattachent à certains biotopes qui sont largement significatifs comme norme de la tribu correspondante. Cette caractéristique est applicable aux faunes de bovidés plio-pleistocènes. Selon Shipman et Harris (1988), sans tenir compte des migrations saisonnières, la présence de tribus bovines permet de définir le biotope le plus probable.

Par exemple :

Alcelaphini/Antilopini	habitats ouverts-arides
Tragelaphini/Aepycerotini	habitats couverts-secs
Reduncini/Bovini	habitats couverts-humides

La proportion totale des alcelaphines et des antilopes est particulièrement élevée dans les membres de Chiwondo. Elle atteint 62 % et forme presque les 2/3 des bovidés fossiles. Ce taux démontre ainsi la prédominance de steppes ouvertes et de températures minimales avec de relativement faibles précipitations dans le rift de Malawi durant le Pliocène. La part des formes de milieux couverts-secs (Aepycerotini et Tragelaphini, 18 %) dépasse légèrement celle des Reduncini et des Bovini dont l'habitat préféré est le milieu couvert-humide. Les proportions dans l'unité 3A des Alcelaphini/Antilopini, des Aepycerotini/Tragelaphini et des Reduncini/Bovini se distinguent nettement entre les régions du nord et du sud. Au nord les Alcelaphini et Antilopini forment ensemble 76% des bovidés, les Tragelaphini et les Aepycerotini le 8% et les Reduncini/Bovini le 21%. Au sud la part des Alcelaphini et des Antilopini n'atteint que 55%, tandis que les Tragelaphini/Aepycerotini forment 33% et les Reduncini/Bovini uniquement 2%. Le nombre relatif des Antilopini est presque identique, par contre les Alcelaphines forment 51 % au nord et seulement 37 % au sud.

En conclusion, sans tenir compte des différences saisonnières de la faune des bovidés, les régions du nord étaient formées d'habitats franchement ouverts-arides situés loin du lac et d'habitats couverts-humides au voisinage du rivage et de la rivière. Les environnements locaux du sud devraient avoir eu une part un peu plus élevée d'habitats typiquement couverts-secs.

Dans l'unité 3A, les données sédimentologiques indiquent des facies de rivières à méandres, de lagunes et de deltas qui confirment également le caractère en mosaïque des milieux naturels. Les différences à petite échelle dans la formation des milieux naturels reflètent les données locales orographiques. Cependant l'étendue des différents biotopes et leurs distances par rapport au lac ancien s'expliquent difficilement sur la base des données disponibles.

1.6. PALEOANTHROPOLOGIE D'URAHA 501

Durant la mission de 1991 la mandibule d'un hominidé ancien, UR 501 (codé dans le texte comme U 1) fut découverte dans l'unité 3A (voir le tableau 1) à Uraha (Schrenk et al. 1993). Le corps mandibulaire d'UR 501 est en deux fragments (fig. 2A,B). Les deux portions recollent avec précision à la symphyse et forment un arc bien conservé. Les alvéoles des incisives sont en grande partie détruites du côté mésial, par contre, la racine de l'incisive latérale gauche est conservée dans sa partie inférieure. Les restes de racines des canines sont présentes sur les deux côtés. Les troisièmes prémolaires droite et gauche sont fragmentées, les quatrièmes prémolaires sont intactes. Les premières et deuxièmes molaires présentent des états de conservation différents. Seule la portion mésiale de la couronne de la troisième molaire droite est conservée et la gauche est absente. La description détaillée se trouve dans Bromage, Schrenk et Zonneveld 1995. Certains caractères, comme les dimensions dentaires et la robustesse de l'os attestent une ressemblance avec quelques spécimens de Paranthrope.

Les deux mandibules Uraha 501 et KNM-ER 992 sont assez bien conservées et représentent une période évolutive entre 2.5 et 1.5 Ma. Elles sont attribuées à deux formes d'Homo qui sont *H. rudolfensis* et *H. ergaster*, considérés actuellement comme les plus anciens représentants de l'espèce d'Homo.

La présente étude tente de caractériser ces arcades mandibulaires en utilisant les résultats de 64 mandibules fossiles et subactuelles provenant de travaux antérieurs (Roth 1985, 1988, Roth et Simon 1992, 1994). Nous avons tenté également de démontrer les différences qui existent entre les formes d'*Australopithecus*, d'*Homo habilis* et les autres spécimens d'*H. erectus*.

2. MATERIEL D'ETUDE ET MENSURATIONS

Le tableau 2 présente la liste des 27 mandibules mesurées du Pliocène final et Pleistocène ancien qui sont organisées dans des populations évolutives. La plupart des mandibules (moulages) proviennent du Laboratoire d'Anthropologie de l'Université de Marseille (voir Roth 1985, Roth et Simon 1992). *Atapuerca 1* a été mesuré sur la pièce originale au Museo Nacional de Ciencias Naturales à Madrid. Parmi les 6 arcades reconstruites du tableau 2, les dimensions molaires de Makapansgat MLD 18 sont évaluées en partie par les résultats de sa semi-arcade.

La figure 3 présente le schéma des 14 dimensions. Les mensurations sont prises comme des tangentes - distales pour les longueurs, ou vestibulaires pour les largeurs - au rebord de l'alvéole de la dent. La précision de mesure est de l'ordre de $1\sigma = 0,37$ mm. Proportionnellement plus faible pour les dimensions plus petites la précision reste néanmoins dans les ordres de grandeur des moulages. Le dispositif de mesure et la technique de détermination des repères sont décrits de manière

détaillée dans Roth 1985, 1988.

En représentant les coordonnées cartésiennes des dents dans une mandibule, les données obtenues sont un moyen pour retenir la forme mandibulaire. L'arc dentaire est formé par la courbe qui réunit ces 14 points-clés. Il sert à comparer les arcs dans les figures 4, 5, 6.

3. RESULTATS ET DISCUSSION

3.1. CARACTERISTIQUES DES ARCS D'URAHA 501 ET DE KNM-ER 992

Les tableaux 3A et 3B donnent les résultats métriques d'Uraha 501, de KNM-ER 992 et des autres 12 individus datés du Pliocène final-Pleistocène ancien, ainsi que de 13 représentants d'*Homo erectus*. Les données sont tirées de Roth et Simon (1992, 1994) à l'exception de cinq individus dont certaines dimensions ont été revérifiées pour la présente analyse. Ce sont Makapansgat MLD 18 (M 18), Natron (NA), Olduvai OH 13 (O 13) et deux mandibules d'Est Turkana KNM-ER 729 et KNM-ER 1802 (E 02).

On peut rapidement évaluer les formes des mandibules au moyen de superposition d'arcs. Dans la figure 4 Uraha 501 est comparé aux arcs des individus du Pliocène final-Pleistocène ancien (*A. afarensis* AL 400, *H. habilis* OH 13, *H. rudolfensis* KNM-ER 1802). Dans la figure 5 Uraha 501 est confronté à l'arc moyen calculé de 3 *Paranthropes* (KNM-ER 729, Omo L 7a-125, Natron). La figure 6 compare *H. ergaster* KNM-ER 992 avec l'arc calculé des moyennes de six *Homo erectus* codés comme PAS (Ternifine 1 et 3, Zhoukoudien G1 et H, Rabat 1, Temara 1) et en plus avec Uraha 501.

Les résultats des données des différents arcs superposés montrent qu'Uraha 501 est l'une des arcades les plus larges de l'échantillon de mandibules très anciennes (fig. 4). Elle est aussi très courte surtout dans le secteur labial et prémolaire. Il faut cependant admettre que l'état général de conservation d'Uraha 501 (voir Schrenk et al. 1993) renforce un peu sa particularité de faible longueur du secteur labial. Cette forme de l'arc labial, relativement plat et large se voit à un moindre degré chez KNM-ER 1802 dont l'arcade jugale a une forme plus allongée. De manière générale en comparant les 27 individus du tableau 3, c'est l'arc de KNM-ER 1802 qui ressemble le plus à la courbe d'Uraha 501.

La superposition des arcs de la figure 5 indique qu'Uraha 501 possède également une arcade jugale convexe, comme c'est le cas pour *Paranthropus boisei*. Cependant les courbes se croisent au niveau de la deuxième prémolaire ou première molaire. Ceci indique qu'au niveau de ces dents toutes les dimensions - et spécialement les largeurs - augmentent plus fortement dans l'arcade de *P. boisei* que celles d'Uraha 501.

La superposition de l'arc de KNM-ER 992 (fig. 6) avec l'arc moyen des six représentants afro-asiatiques d'*Homo erectus* (PAS) fait sortir entre eux une bonne similitude de dimensions et de proportions. L'arc de KNM-ER 992 indique une mandibule grande et très allongée. Ceci est bien visible au niveau des prémolaires et des molaires. Par cette disposition elle ressemble aux représentants anciens (comme Ternifine 3) de la population d'*Homo erectus*.

La comparaison entre les arcs de KNM-ER 992 et d'Uraha 501 montre que tout les deux sont grands, bien convexes et larges. Cependant la portion de courbe qui caractérise les dents labiales et les prémolaires est sensiblement plus aplatie et courte chez Uraha 501 en raison de ses longueurs frontales faibles. En suivant les zones frontales à jugales cette situation se renverse au niveau des molaires où la deuxième molaire devient plus allongée chez Uraha 501.

3.2. TENDANCES EVOLUTIVES ENTRE LES GROUPES D'HOMO, POSITION DE KNM-ER 992 ET D'URAHA 501

Pour évaluer les rapports et les tendances évolutives, 54 mandibules d'*Homo* ont été examinées dans Roth (1983, 1985) par une analyse de régression des 14 dimensions. Cette étude, est reprise afin de montrer les positions des deux nouvelles mandibules (sans tenir compte des dimensions aux incisives). Les résultats de ces régressions sont réunis dans la figure 7 traitant six longueurs (CO à M₃O) et dans la figure 8 les six largeurs (CC à M₃M₃). Les 12 mandibules très anciennes sont indiquées par leurs codes, les spécimens de *P. boisei* et d'*Ouranopithecus macedoniensis* sont représentés par la valeur moyenne (population 7 et 10). Dans les 12 graphes les dimensions (mm) sont reportées sur l'axe des Y. L'âge est donné sur l'axe des X par une échelle logarithmique en débutant les mandibules les plus récentes.

Les droites de régressions caractérisent la répartition des 5 populations de HER, HSN, HS PAL, HSSF, HSSR (voir tabl. 2) en utilisant les valeurs moyennes. L'écart-type est représenté par des barres verticales et fines et l'incertitude de la moyenne par une autre barre plus courte et épaisse. Les valeurs moyennes et les écarts-type des 7 groupes évolutifs (P BOIS, HER, AN, HS PAL, HSSF, HSSR) sont dans Roth (1985), Roth et Simon (1992).

Les droites de régression sont caractérisées par 3 paramètres: le facteur de corrélation (R), la pente de la droite de régression (a) et le rapport (a/b) expliquant le "changement relatif" des dimensions. Les résultats sont résumés dans (Roth 1983, vol. I, pp. 80-82) comme suit: "L'application utile de l'échelle logarithmique se vérifie également par l'observation suivante: à l'exception des fossiles très anciens" (présentés en 1983 par OH 13, MLD 18, AL 288 et AL 400, L7 a-125, KNM-ER 729, NA et par 2 Ouranopithèques de Macédoine RP 154 et RP 155) "les

moyennes des groupes se serrent bien contre une ligne droite. Une telle disposition indique que la corrélation est de type logarithmique entre les dimensions et l'âge: $y = a \ln x + b$, ($y =$ dimensions et $x =$ âge). ... "le facteur de corrélation R frappe par ses valeurs élevées.... Ceci est particulièrement visible dans les rapports des longueurs avec l'âge."

En effet, les valeurs de R varient entre 0,83 et 0,92 concernant les longueurs (sauf pour I_2O : $R = 0,50$). Concernant les largeurs le facteur R des molaires varie entre 0,90 et 0,96, le R des prémolaires est 0,75 et 0,84 et autour de 0,4 pour les dents labiales. Même en tenant compte des âges plus anciens, proche de 100.000 ans, des hommes de Palestine (McDermott et al. 1993, Stringer et Gamble 1993) les conclusions tirées des diagrammes de régression ne se modifient pas.

Le paramètre a qui décrit le pendage des droites de régression "mesure l'importance du changement dimensionnel au cours du temps. Ses valeurs sont toujours positives, démontrant le phénomène bien connu de la réduction de la taille des arcades depuis les plus anciens représentants du genre Homo et d'autres fossiles de la lignée humaine."

Cependant il est évident que le tracé des 14 droites indique également que le pendage en valeur absolue est en fonction de l'importance des mensurations en question. "C'est pourquoi nous considérons les valeurs relatives: a/b , en divisant la valeur de la pente par le montant de l'intersection sur l'ordonnée,..... L'examen du rapport a/b fait apparaître qu'il y a un maximum de changement au milieu de la semi-arcade, situé au niveau de la première et deuxième prémolaire.".... "cependant le changement des largeurs est assez uniforme. D'autre part, nous remarquons que la régression des longueurs est quatre fois plus importante!! que la régression des largeurs entre les groupes analysés." Les résultats de 1983 montrent en effet que le changement relatif (a/b) est 0.38 pour la longueur P_10 et 0.18 pour P_20 . Il diminue ensuite progressivement en direction des dents externes de la semi-arcade. Concernant les largeurs il est 0.06, 0.05 pour P_2P_2' , P_1P_1' et reste 0.04 et 0.03 pour les autres dents.

Concernant les longueurs (fig. 7) la distribution des nuages de points des individus anciens paraît généralement peu dispersée et les individus se rangent autour des droites de régression prolongées en pointillés. Tout de même le groupe 7 (représentant P BOIS) s'écarte des autres spécimens par ses dimensions élevées de longueurs jugales et de largeurs molaires.

Par contre en ce qui concerne les largeurs, l'impression générale est que les mandibules semblent être plus étroites que chez HER et les distributions sont moins uniformes (fig. 8). Les arcades des individus anciens comme Afar (A 40, A 26, A 28 ou L 4) et même des individus plus récents comme la mandibule d'Olduvai 13 (O 13) et d'Olduvai 7 (O 7) ont des largeurs plus faibles que les Homo erectus d'Afrique et d'Asie. (Cependant les résultats de la reconstruction

d'Olduvai Hominid 7 montrent plutôt la tendance générale; il sera certainement intéressant de revoir ce travail difficile de reconstruction.) Les dimensions d'Uraha 501 (U 1) sont proches des droites de régression ce qui est visible pour les grandes mensurations comme les largeurs molaires et prémolaires. KNM-ER 1802 (E 02) se place en-dessous des courbes et a une position "intermédiaire". Dans les deux figures 7 et 8 les valeurs de KNM-ER 992 (E 99) se rapprochent bien des droites de régression, confirmant encore la forme allongée de son arcade jugale.

Lorsque les positions des spécimens plus ou moins contemporains sont comparées, dont l'âge se situe autour de 2 +/- 0.5 millions d'années, il apparaît que la mandibule d'Olduvai Hominid 13 (O 13) se place clairement en-dessous du tracé des droites calculées des molaires et prémolaires et s'écarte des autres individus comme KNM-ER 992 et KNM-ER 1802 et Uraha 501 en gardant une forme jugale très étroite.

3.3. RESULTATS DE L'ANALYSE MULTIVARIEE EN COMPOSANTES PRINCIPALES

Dans ce chapitre deux comparaisons sont présentées: d'abord entre Uraha 501, KNM-ER 992, les mandibules du Pliocène ancien et final et les représentants d'*Homo erectus*; ensuite la comparaison est entre les mandibules de toutes périodes. Les résultats statistiques sont présentés dans les figures 9 et 10 et le tableau 4. Ce tableau donne le poids des deux premiers axes et l'importance de chaque variable de longueur et de largeur des incisives latérales aux deuxièmes molaires (les dimensions des troisièmes molaires n'y sont pas examinées étant donné que plusieurs mandibules sont détériorées à ce niveau). En outre, KNM-ER 729 (E 729) n'est pas considéré dans les analyses multivariées.

Le poids (%) permet d'apprécier l'apport de chaque axe dans l'explication de la variabilité totale. Il atteint 80% par les deux premiers axes indiquant un bon niveau de caractérisation de la variabilité totale dans les deux analyses. La longueur P_1O pour l'axe 1 et la largeur M_1M_1 pour l'axe 2 sont bien discriminantes dans les deux analyses. L'importance des autres variables fait ressortir l'endroit de l'arcade où les différences de populations se rencontrent. Dans l'analyse des mandibules anciennes les dents en positions mésiales semblent jouer un rôle plus important. Ce sont les longueurs I_2O et P_1O pour l'axe 1 et les largeurs P_2P_2 et M_1M_1 pour l'axe 2. Dans l'analyse des mandibules du groupe *Homo* ce sont les longueurs P_1O , P_2O et la largeur P_1P_1 pour l'axe 1 et les largeurs molaires pour l'axe 2.

En ce qui concerne la répartition donnée par l'axe 1 (fig. 9) les individus anciens occupent un secteur plus serré par rapport aux mandibules d'*Homo erectus*, en se classant dans un espace entre moyennes à grandes et faibles longueurs des HER. Par contre pour l'axe 2 on voit une séparation entre les deux

populations et une répartition nettement moins uniforme des groupes anciens. Le poids de l'axe 2 est d'ailleurs un peu plus grand dans cette étude.

Les individus très anciens d'Afar mais aussi d'Olduvai ont tendance à se ranger vers les valeurs plus faibles de l'axe 2 c. à d. au-dessus de la répartition des *Homo erectus*. Par contre les individus de *P. boisei* (O RO, NA), Makapansgat (M 18) et les deux représentants d'*Homo rudolfensis* (E 02, U 1) se rapprochent du centre de gravité et se classent parmi les HER. La position d'Uraha 1 se distingue donc nettement des mandibules étroites et rectilignes d'*A. afarensis*.

Dans l'analyse de tous les groupes (Analyse 2) la distribution de chaque population est en outre caractérisée par des ellipses équiprobables (80% de la variabilité, fig. 10). Dans cette étude c'est le poids de l'axe 1 qui devient plus important. Les groupes d'*Homo* se dispersent surtout selon l'axe 1 (avec un rôle important des longueurs P_1O , P_2O et de la largeur P_1P_1) que selon l'axe 2 (avec un rôle important des largeurs molaires). Ceci indique que les différences entre les groupes d'*Homo* concernent davantage les longueurs. KNM-ER 992 se classe dans les deux analyses parmi les grandes arcades d'*Homo erectus* comme Ternifine 1 (AT 1) et Zhoukoudien G (ZG) et confirme les résultats obtenus lors de la comparaison des arcs.

La figure 10 montre, comme pour la figure 9, la position des mandibules du Pliocène final-Pleistocène ancien, séparées par l'axe 2 où les largeurs jugales jouent un rôle important dans l'explication de la variabilité.

4. CONCLUSIONS

L'analyse morphologique indique clairement qu'Uraha 501 appartient à un groupe d'hominidés du Pliocène final connus à Koobi Fora au Kenya et qui possèdent des cerveaux relativement grands et des maxillaires robustes (p. ex. KNM-ER 1470). Ces hominidés sont une des premières formes d'*Homo* à côté d'*Homo habilis* (sensu stricto) et assignés par Wood à *Homo rudolfensis* (Wood 1992 A,B).

L'importance paléo-biogéographique d'Uraha 501 tient à l'association qui existe dans le rift de Malawi entre *Homo rudolfensis* et les faunes de provenance est et sudafricaine (Schrenk et al. 1993, 1995). L'étude de la faune de Chiwondo indique qu'*Homo rudolfensis* est apparu pendant le refroidissement climatique et partiellement comme une des conséquences de ce changement climatique qui s'est produit à l'échelle mondiale entre 2 et 3 Millions d'années.

L'hypothèse déduite des résultats du corridor d'hominidés sur l'origine et la diffusion des premiers hominidés en Afrique atteste que ceux-ci sont apparus dans la zone tropicale est-africaine (Bromage et Schrenk 1995). Quelques-uns

d'entre eux se répandirent lors de conditions écologiques favorables vers le sud, à travers l'écozone du Zambèze et y évoluèrent en relative isolation en devenant endémiques dans l'Afrique australe. Un scénario construit sur ces résultats indique la monophylie de la lignée de Paranthrope à partir de l'*Australopithecus afarensis* en tenant compte de la théorie d'habitat de Vrba (1992) et de la biogéographie des premiers hominidés. Pour *Homo rudolfensis* et *Homo habilis* par contre, le scénario postule la descendance indépendante à partir d'*Australopithecus afarensis* respectivement d'*Australopithecus africanus* (ceci diffère du scénario proposé par Wood 1992B, p. 361).

Dans l'étude métrique du présent travail les deux individus sont comparés à 64 mandibules fossiles et subactuelles. Elle y utilise 14 mensurations d'arcades qui représentent les coordonnées cartésiennes des incisives latérales aux troisièmes molaires. Les trois analyses portent sur les arcs des individus ou groupes, l'analyse de régression entre les dimensions et l'âge géologique des fossiles et deux analyses multivariées en composantes principales.

La forme de l'arc d'Uraha 501 montre une arcade spécialement large dans l'échantillon du Pliocène final. Lorsque l'Uraha 501 est opposé à KNM-ER 992 la différence est surtout visible dans le secteur labial et prémolaire, plus aplati chez Uraha 501 en raison des faibles longueurs des ces dents. L'arc jugal est un peu moins large chez KNM-ER 1802 qui ressemble le plus à celui d'Uraha 501, confirmant la forme typique de l'*Homo rudolfensis*. L'arcade convexe de *P. boisei* est proportionnellement plus large au niveau des molaires et des deuxième prémolaires. L'arc de KNM-ER 992 indique une mandibule grande avec des proportions qui sont similaires aux représentants plus anciens d'*Homo erectus* (p. ex. Ternifine 1). Son arcade est relativement allongée au niveau des prémolaires et premières molaires.

Dans un travail concernant 5 populations évolutives d'*Homo* (Roth 1983, 1985) la régression montre une forte corrélation entre les dimensions de l'arcade et le logarithme de l'âge des spécimens. La position dans les graphiques des individus du Pliocène final-Pleistocène ancien montre que les fossiles du Pliocène se séparent davantage par des différences de largeurs par rapport aux droites de régression du genre *Homo*. Uraha 501 se place souvent près du tracé des lignes de régression. Par contre Olduvai Hominid 13 et les arcades d'*A. afarensis* sont proportionnellement étroites et possèdent des dimensions molaires qui sont plus faibles que celles d'*H. erectus*.

Les différence de forme d'arcade entre *H. rudolfensis* et *H. ergaster* et la ressemblance entre *H. ergaster* et *H. erectus* sont corroborées par les observations d'auteurs comme Wood (1992A, B, 1994A). Ce dernier remarque à propos du squelette d'*H. ergaster* de Nariokotome que : ".....that WT15K belongs to the species many refer to as early African *Homo erectus* and some as *Homo ergaster*.a creature that has reached an adaptive plateau substantially more like ours than that of the australopithecines. More importantly and intriguingly, this plateau differs from that of two other species groups presently included in the genus

Homo as *H. habilis* and *H. rudolfensis*. We may have cast the net too wide for the genus *Homo*." Par rapport à la dernière phrase il est intéressant de noter que Ramirez Rozzi (communication personnelle de Schrenk) constate la présence de "aff. *Homo*" probablement avant 3 Millions d'années. Les résultats de microstructure de l'émail et du développement dentaire d'Omo appliqués aux dents d'Uraha 501 montrent que la mandibule de ce dernier doit être incluse au morphe II ou au morphe III qui correspondrait à "aff. *Homo* sp."

L'analyse multivariée en composantes principales montre que les arcades du Pliocène final se séparent plus de celles du genre *Homo* par l'axe 2, dont les largeurs molaires et prémolaires sont plus importantes. De plus, la répartition des mandibules anciennes est moins uniforme sur cet axe par comparaison avec les groupes d'*Homo*. Les populations d'*Homo* sont surtout dispersées selon l'axe 1 où les longueurs des prémolaires et des premières molaires p. ex. jouent un rôle important. KNM-ER 992 se range près des grandes arcades des représentants d'*Homo erectus*. Parmi les hominidés anciens les arcades plus larges et convexes de Makapansgat MLD 18, de *Paranthropus boisei*, de KNM-ER 1802 et Uraha 501 se placent dans l'ellipse équiprobable des *H. erectus*. Olduvai Hominid 13 et les individus *afarensis* s'écartent des mandibules de KNM-ER 992 et des autres individus d'*Homo*.

On peut se référer à Wood (1991, p. 39) et à Spoor, Wood et Zonnefeld (1994) en ce qui concerne *Homo habilis*. Ces auteurs ont analysé au moyen de la tomographie informatisée de haute résolution la forme du labyrinthe du système vestibulaire de différents singes, d'hommes actuels et de fossiles (les crânes d'OH 9, Sangiran 2 et 4, de Stw 53 g(d), SK 847 et de quatre *A. africanus* et de trois *P. robustus*). Sans vouloir donner plus de détails sur les implications de la position bipède et la marche, les résultats des rapports entre les dimensions des trois canaux semi-circulaires et le logarithme du poids des individus, ils constatent que: "Among the fossil hominids, the australopithecines show great-ape-like proportions and *H. erectus* shows modern-human-like proportions. The specimen Stw 53, provisionally attributed to *H. habilis*, differs from all other hominids.....this morphology shows greatest similarity to the pattern observed for large cercopithecoids."....."an unlike intermediate between the morphology seen in the australopithecines and *H. erectus*."

REMERCIEMENTS

Nous sommes reconnaissants aux professeurs Henry et Marie-Antoinette de Lumley pour l'accès à la collection des fossiles du Laboratoire d'Anthropologie de Marseille et au professeur Emiliano Aguirre et aux membres du projet de recherche d'Atapuerca pour avoir pu analyser la mandibule d'Atapuerca 1. Nous remercions également Madame Marisa Schwab du Hessisches Landesmuseum à Darmstadt et Monsieur Yves Reymond du Département d'Anthropologie et d'Ecologie de Genève d'avoir aimablement exécuté les dessins.

BIBLIOGRAPHIE

BETZLER C., RING U., 1995,

Sedimentology of the Malawi Rift: Facies and Stratigraphy of the Chiwondo Beds, Northern Malawi, *J. Hum. Evol.*, 28, pp. 23-35.

BROMAGE T.G., SCHRENK F., 1986,

A Cercopithecoid Tooth from the Pliocene of Malawi, *J. Hum. Evol.*, 15, pp. 497-500.

BROMAGE T.G., SCHRENK F., 1995,

Biogeographic and Climatic Basis for a Narrative of Early Hominid Evolution, *J. Hum. Evol.*, 28, pp. 109-114.

BROMAGE T.G., SCHRENK F. & JUWAYEYI Y.M., 1995,

Paleobiogeography of the Malawi-Rift: Age and Vertebrate Paleontology of the Chiwondo Beds, Northern Malawi, *J. Hum. Evol.*, pp. 37-57.

BROMAGE T.G., SCHRENK F. & ZONNEVELD F.W., 1995,

Paleoanthropology of the Malawi Rift: An Early Hominid Mandible from the Chiwondo Beds, Northern Malawi, *J. Hum. Evol.*, 28, pp. 71-108.

CLARK J.D., HAYNES C.V., 1970,

An Elephant Butchery Site at Mwanganda's Village, Karonga, Malawi and its Relevance of Palaeolithic Archaeology, *World Archaeol.*, 1, pp. 390-411.

CLARK J.D., HAYNES C.V., MAWBY, F.E. & GAUTIER A., 1970,

Interim Report on Palaeoanthropological Investigations in the Lake Malawi Rift, *Quaternaria*, 13, pp. 305-354.

CLARK J.D., STEPHENS E.A. & CORYNDON S.C., 1966,

Pleistocene Fossiliferous Lake Beds of the Malawi (Nyasa) Rift: A Preliminary Report, *Am. Anthrop.*, 68, pp. 46-49.

CROSSLEY R., CROW M.J., 1980,

The Malawi Rift, in *Geodynamic Evolution of the Afro-Arabian Rift System*, Accademia Nazionale Dei Linzei, Roma, pp. 77-87.

DIXEY F., 1927,

The Tertiary and post-Tertiary Lacustrine Sediments of the Nyasan Rift Valley, *Quart. J. Geol. Soc. London*, 83, pp. 432-447.

- KAUFULU Z.M., VRBA E.S. & WHITE T.D., 1981,
Age of the Chiwondo Beds, Northern Malawi, *Ann. Transv. Mus.*,
33, pp. 1-8.
- MCDERMOTT F., GRÜN R., STRINGER C.B., HAWKESWORTH C.J., 1993,
Mass-Spectrometric U-Series Dates for Israeli Neanderthal/Early
Modern Hominid Sites, *Nature*, 363, pp. 252-255.
- RING U., BETZLER C., 1993,
Architecture, Tectonics and Sedimentology of the Malawi Rift (East
Africa), *Z. dt. Geol. Ges.*, 144, pp. 30-44.
- ROTH H., 1983,
Comparaison statistique de la forme des arcades alvéolaires et
dentaires des mandibules fossiles. Position de l'Homme de
Tautavel dans l'évolution humaine, *Thèse Doctorat, Université
Aix-Marseille I*, 2 vol., 477 pages.
- ROTH H., 1985,
Morphometric Study of the Evolution of Mandibular Arcades, *J.
Hum. Evol.* 14, pp. 563-571.
- ROTH H., 1988,
Morphometric Study of the Evolution of Fossil Mandibles,
Numerical Representation of Dental Arcades by a Biometric
Method, in *L'Homme de Néandertal, L'Anatomie*, ERAUL 30,
Liège, Vol. 3, pp. 111-123.
- ROTH H., SIMON C., 1992,
The Relationship of Pleistocene and Modern Mandibles, Evaluated
by Principal Component Analysis of the Arcade Dimensions, in M.
Toussaint (ed.), *Cinq Millions d'Années, l'Aventure Humaine*,
ERAUL 56, Liège, pp. 111-124.
- ROTH H., SIMON C., 1994,
Situation de l'Homme de Banyoles: Anténéandertalien ou
Néandertalien? Une évaluation métrique de l'arcade dentaire, in J.
Maroto (ed.), *La Mandíbula de Banyoles en el Context dels Fòssils
Humans del Pleistocè*, Sèrie Monogràfica 13, Centre
d'Investigacions Arqueològiques, Girona, pp. 165-178.
- SCHRENK F., BROMAGE T.G., BETZLER C.G., RING U. & JUWAYEYI
Y.M., 1995,
Oldest Homo and Pliocene Biogeography of the Malawi Rift,
Nature, 365, pp. 833-836.

- SCHRENK F., BROMAGE T.G., GORTHNER A. & SANDROCK O., 1995,
Paleoecology of the Malawi Rift: Vertebrate and Invertebrate
Faunal Contexts of the Chiwondo Beds, Northern Malawi, *J. Hum.
Evol.*, 28, pp. 59-70.
- SHIPMAN P., HARRIS J.M., 1988,
Habitat Preference and Palaeoecology of *Australopithecus boisei* in
Eastern Africa, in F.E. Grine (ed.), *Evolutionary History of the
"Robust" Australopithecines*, Aldine de Gruyter, New York, pp.
343-381.
- SPOOR F., WOOD B., ZONNEVELD F., 1994,
Implications of Early Hominid Labyrinthine Morphology for
Evolution of Human Bipedal Locomotion, *Nature*, 369, pp. 645-
648.
- STRINGER C.B. and GAMBLE C. (eds.), 1993,
*In Search of the Neanderthals, Solving the Puzzle of Human
Origins*, Thames and Hudson, London.
- VRBA E.S., 1980,
The Significance of Bovid Remains as Indicators of Environment
and Predation Patterns, in A.K. Behrensmeyer and A.P. Hill (eds.),
Fossils in the Making, University of Chicago Press, Chicago, pp.
247-272.
- VRBA E.S., 1982,
Biostratigraphy and Chronology, based particularly on Bovidae, of
southern African hominid-associated Assemblages: Makapansgat,
Sterkfontein, Taung, Kromdrai, Swartkrans; Also Elandsfontein
(Saldanha), Broken Hill (now Kabwe) and Cave of Hearths, in
*Preirage, Ier Congr. Internat. Palaeont. Humaine, Nice, Cent. Nat.
Rech. Sci.*, pp. 707-752.
- VRBA E.S., 1987,
Ecology in Relation to Speciation Rates: Some Case Histories of
Miocene-Recent Mammal Clades, *Evol. Ecol.*, 1, pp. 283-300.
- VRBA E.S., 1988,
Late Pliocene Climatic Events and Human Evolution, in F.E. Grine
(ed.), *Evolutionary History of the "Robust" Australopithecines*,
Aldine de Gruyter, New York, pp. 405-426.
- VRBA E.S. 1992,
Mammals as a Key to Evolutionary Theory, *J. Mamm.*, 73, pp. 1-28.

- WOOD B., 1991,
Koobi Fora Research Project, Volume 4, Hominid Cranial Remains, Clarendon Press, Oxford.
- WOOD B., 1992A,
Origin and Evolution of the Genus *Homo*, *Nature*, 355, pp. 783-790.
- WOOD B., 1992B,
Early Hominid Species and Speciation, *J. Hum. Evol.*, 22, pp. 351-365.
- WOOD B., 1994A,
Old Boy, *Nature*, 368, pp. 201-202.
- WOOD B., 1994B,
Taxonomy and Evolutionary Relationships of *Homo erectus*, in J.L. Franzen (ed.), *100 Years of Pithecanthropus, The Homo erectus Problem*, Courier Forschungs-Institut Senckenberg, 171, Frankfurt a. M., pp. 159-165.

Unité stratigraphique: Unité 2A :	
Anancus sp.	> 4.0 millions d'années
Mammuthus subplanifrons	> 4.0 millions d'années
Hipparion sp.	> 4.0 millions d'années
Nyanzachoerus jaegeri	> 4.0 millions d'années
Loxodonta sp. (forme primitive)	> 3.0 - 4.0 millions d'années
Unité stratigraphique: Unité 3A :	
Hippotragini	3.76 - 3.49 millions d'années
Ugandax sp.	< 3.5 millions d'années
Kobus ? patulicornis	3.35 - 3.0 millions d'années
Notochoerus euilus	3.35 - 2.5 millions d'années
Metridiochoerus andrewsi	3.35 millions d'années
Kolpochoerus limnites	> 3.0 millions d'années
Notochoerus capensis	3.0 millions d'années
Tragelaphus sp. aff. angasi	3.0 millions d'années
Gazella sp. aff. vanhoepeni	ca. 3.0 millions d'années
Aepyceros sp.	< 3.0 millions d'années
Notochoerus scotti	3.0 - 2.3 millions d'années
Oryx	3.0 - 1.64 millions d'années
Hipparion	< 2.9 millions d'années
Metridiochoerus andrewsi	2.5 millions d'années
Ceratotherium simum	< 2.5 millions d'années
Homo rudolfensis	2.5 - 1.8 millions d'années
Elephas recki shungurensis	2.4 - 2.3 millions d'années
Loxodonta adaurora	2.4 - 2.3 millions d'années
Equus	< 2.3 - 2.4 millions d'années
Elephas recki shungurensis/atavus	2.4 - 1.8 millions d'années
Metridiochoerus andrewsi	2.3 - 1.9 millions d'années
Notochoerus scotti	2.3 - 1.9 millions d'années
Connochates gentyri	2.0 - 1.6 millions d'années
Tragelaphus strepsiceros	2.0 - 1.39 millions d'années
Megalotragus isaaci	2.0 - 1.39 millions d'années
Unité stratigraphique: Unité 3B :	
Metridiochoerus compactus	1.6 - 0.6 millions d'années
Connochates taurinus	1.5 - 0.6 millions d'années

Tableau 1 : Biochronologie des Chiwondo Beds. *Henry J. Mami, 73, pp. 1-28.*

AH : population du Pliocène final-Pleistocène ancien, n= 13		
L 4	Laetoli H 4	(A. afarensis)
A 40	AL 400-1	
A 26	AL 266-1	
A 28	Al 288-1	
M 18	MLD 18	(A. africanus)
S 52 ₁	STS 52B	
U 1	Uraha 501	(H. rudolfensis)
E 02	KNM-ER 1802	
O 7 ₂	Olduvai H 7	(H. habilis)
O 13	Olduvai H 13	
O RO	Omo L 7a-125	(P. boisei)
NA	Lake Natron	
E 729	KNM-ER 729	
HER: population d'H. erectus du Pleistocène inférieur et moyen, n= 14		
E 99 ₃	KNM-ER 992	(H. ergaster)
AT 1	Ternifine 1	(PAS, mandibules d'Afrique et d'Asie)
AT 3	Ternifine 3	
Z G ₄	Zhoukoudien G1	
Z H	Zhoukoudien H	
RA 1	Rabat 1	
TE 1	Temara 1	
M	Mauer	(AN, représentants européens)
AR 2	Arago 2	
AR D ₅	Arago 13	
AP 1	Atapuerca 1	
MT	Montmaurin	
E 6	Ehringsdorf 6	
B	Banolas 1	
HSN:	H. s. neanderthalensis, n=14	
HS PAL:	H. s. s. de Palestine et HSSF: H. s. s. du Paléolithique supérieur, n=12	
HSSR:	14 spécimens du Laboratoire d'Anthropologie de Marseille et du Département d'Anthropologie de Genève	

Tableau 2 : Répertoire des hommes fossiles étudiés et des codes employés dans le texte.

1. Reconstruction de Schmidt, 2. Reconstruction de Andrews, 3. Reconstruction de Vogel, 4. Reconstruction de Weidenreich, 5. Reconstruction de de Lumley.

	I2 O D1	CO D2	P1 O D3	P2 O D4	M1 O D5	M2 O D6
U 1	7.55	9.30	16.90	26.00	40.15	57.70
L 4	8.90	12.20	19.35	28.65	39.40	53.45
A 40	9.10	13.30	20.25	29.00	40.65	56.60
A 26	7.27	12.35	17.64	27.42	39.85	53.90
A 28	8.20	11.95	17.85	25.35	35.86	49.20
M 18	8.50	11.80	19.15	27.30	38.75	51.93
S 52	9.73	13.10	21.08	30.00	42.26	57.52
O 7	10.00	15.00	24.10	35.40	48.10	65.00
O 13	7.75	10.70	18.10	26.80	39.10	52.40
E 02	8.38	10.92	18.62	29.12	42.85	59.65
ORO	7.85	10.60	18.70	30.53	43.05	58.55
NA	8.45	10.55	19.10	31.70	45.50	61.87
E 729	9.29	12.08	22.70	33.02	45.95	64.15
E 99	9.65	13.77	22.97	30.80	41.55	54.00
AT 1	10.70	15.20	21.80	29.30	41.80	55.60
AT 3	11.00	16.33	25.07	32.85	44.20	56.48
Z G	10.00	14.70	20.40	29.15	40.60	53.30
Z H	8.80	12.10	17.80	24.20	35.00	44.45
RA 1	8.95	11.68	16.95	25.97	37.50	49.85
TE 1	9.35	13.40	20.00	27.80	39.55	53.05
M	7.68	11.15	16.07	22.37	33.70	46.00
AR 2	7.90	12.51	17.30	22.79	32.65	44.53
AR D	9.70	14.00	20.70	29.30	41.50	56.00
AP 1	6.40	9.80	15.20	20.90	30.90	41.00
MT	6.60	10.35	16.05	23.15	34.60	46.00
E 6	9.00	13.80	19.75	27.05	38.55	49.98
B	7.40	11.35	17.60	23.80	35.65	46.45

Tableau 3A : Dimensions de longueurs. La dimension D1 de E 729 a été reconstituée par la méthode d'estimation des données manquantes (programme BMDP).

	I2 I2 D8	CC D9	P1 P1 D10	P2 P2 D11	M1 M1 D12	M2 M2 D13
U 1	18.70	36.40	48.00	55.70	64.35	70.70
L 4	21.68	36.35	44.85	49.95	56.10	61.50
A 40	21.30	35.35	44.05	49.10	53.05	59.80
A 26	18.00	32.45	43.05	49.20	56.60	63.00
A 28	18.00	28.85	36.20	41.90	47.97	54.40
M 18	20.20	35.05	45.60	52.04	62.80	72.00
S 52	20.40	31.70	40.90	46.80	57.90	67.68
O 7	23.30	39.95	46.85	51.00	56.60	58.60
O 13	18.20	30.70	40.20	46.70	52.80	57.60
E 02	21.41	37.28	45.80	51.80	61.20	64.60
O RO	18.55	29.85	44.00	54.90	65.00	72.15
NA	19.80	32.75	44.95	53.90	69.15	75.80
E 729	24.20	36.40	49.00	61.80	74.80	87.30
E 99	25.30	37.70	47.00	55.15	62.35	69.60
AT 1	21.40	36.90	47.80	56.70	67.00	74.20
AT 3	26.05	41.03	49.00	57.80	66.35	73.93
Z G	23.30	36.90	46.50	55.00	64.90	71.10
Z H	18.80	32.03	41.85	49.00	56.70	59.30
RA 1	21.97	35.10	45.05	51.70	60.90	67.00
TE 1	21.85	36.20	45.05	53.95	62.25	67.85
M	21.10	34.03	45.00	53.70	59.80	65.40
AR 2	23.03	37.70	46.25	54.50	64.00	70.00
AR D	25.00	40.05	49.50	59.00	67.95	71.10
AP 1	20.50	35.40	46.10	54.00	63.80	68.60
MT	22.00	34.40	44.05	52.00	58.30	64.30
E 6	24.03	38.63	46.40	51.40	58.00	64.20
B	21.15	32.00	42.00	52.00	61.15	66.60

Tableau 3B : Dimensions de largeurs. La dimension D8 de E 729 a été reconstituée par la méthode d'estimation des données manquantes (programme BMDP).

DIMENSIONS(mm)		ANALYSE 1 (n = 26)		ANALYSE 2 (n = 66)	
		AXES		AXES	
		1	2	1	2
D1	I ₂ O	0.66	0.13	0.52	0.15
D2	CO	0.55	0.09	0.68	0.10
D3	P ₁ O	0.72	0.20	0.81	0.14
D4	P ₂ O	0.60	0.31	0.77	0.16
D5	M ₁ O	0.53	0.27	0.74	0.15
D6	M ₂ O	0.39	0.26	0.68	0.15
D8	I ₂ I ₂	0.54	0.05	0.54	0.05
D9	CC	0.60	0.08	0.66	0.05
D10	P ₁ P ₁	0.59	0.29	0.77	0.13
D11	P ₂ P ₂	0.45	0.49	0.70	0.24
D12	M ₁ M ₁	0.35	0.45	0.45	0.42
D13	M ₂ M ₂	0.31	0.37	0.36	0.39
POIDS (%)		52.4	24.9	64.1	17.7

Tableau 4 : Importance relative des variables pour les composantes principales.

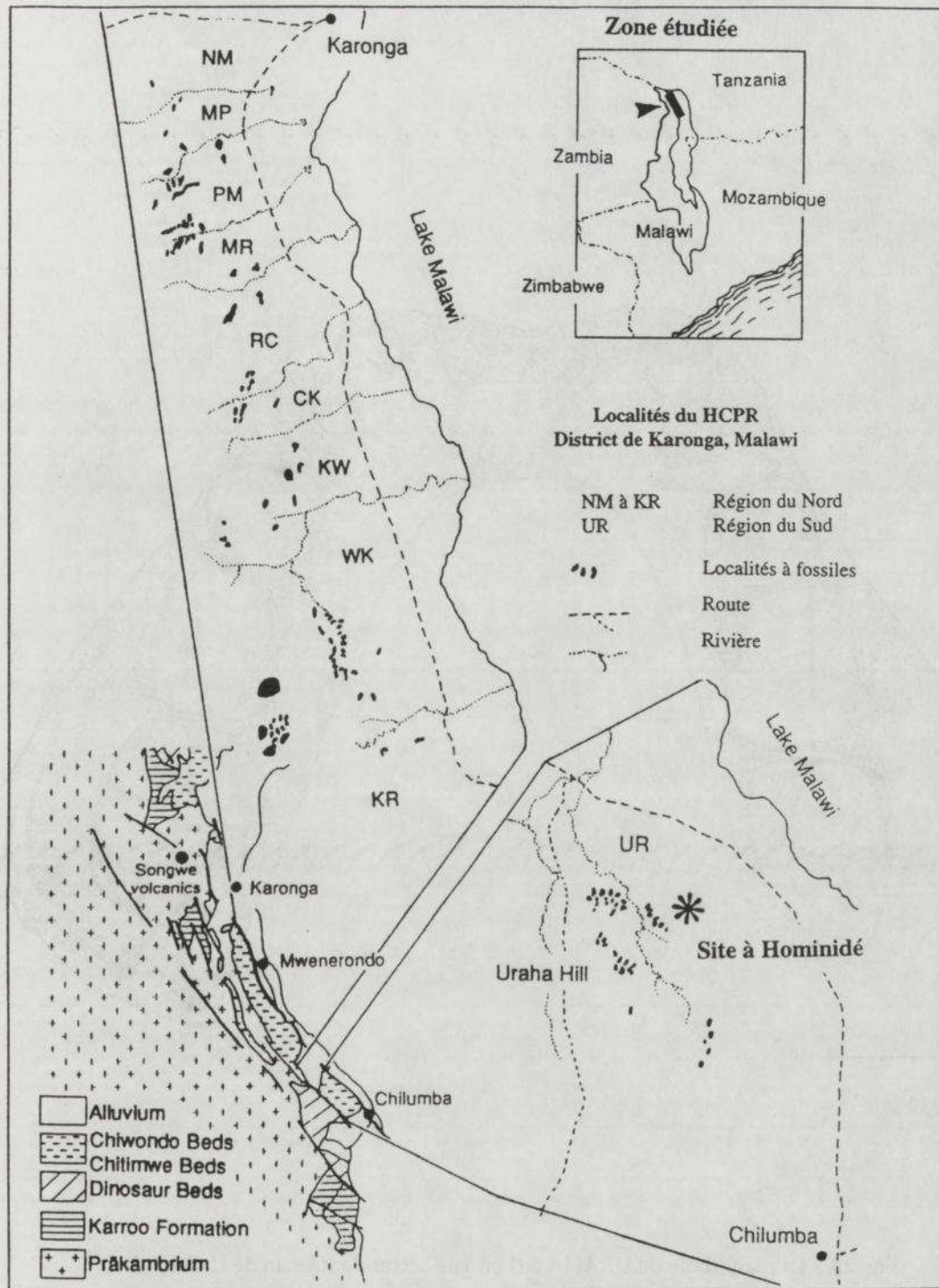


Fig. 1.- Situation des régions étudiées et des gisements fossilifères du Projet de Recherche du Corridor d'Homindés (HCRP) dans les territoires au nord près de Mwenereondo et dans les territoires au sud près de Uraha. (Dessin de A. Bender, M. Schwab).

NM: Zone entre les rivières de Rukuru (partie nord) et de Mwangwabila, MP: entre les rivières de Mwangwabila et de Phapa, PM: entre les rivières de Phapa et de Masapa, MR: entre les rivières de Masapa et de Ruasho, RC: entre les rivières de Ruasho et de Chomola, CK: entre les rivières de Chomola et de Kanyolola, KW: entre les rivières de Kanyolola et de Wayi, WK: entre les rivières de Wayi et de Kasimba, KR: entre les rivières de Kasimba et de Remero, UR: région de Uraha.

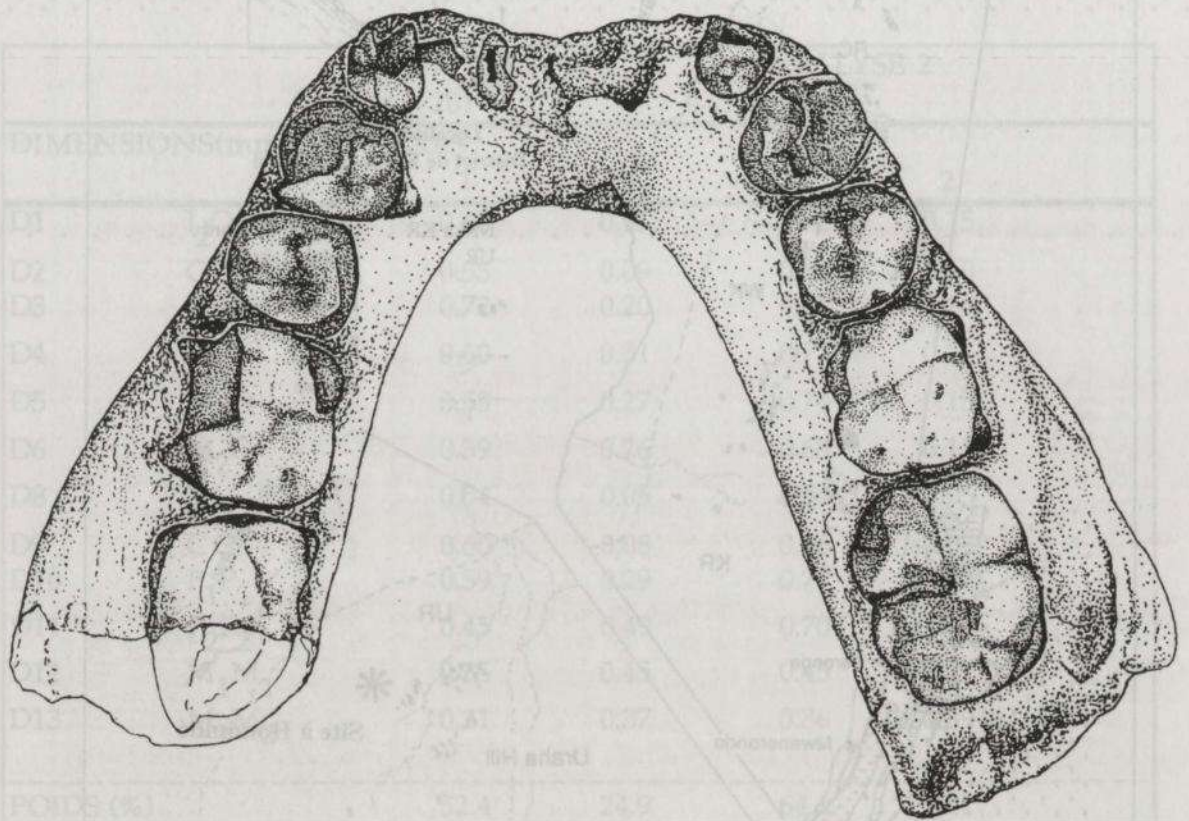


Fig. 2A.- La mandibule de URAHA 501 en vue occlusale (Dessin de C. Schnubel).

Fig. 1 - Situation des régions étudiées et des gisements fossilifères du Projet de Recherche du Corridor d'Homérus (HCRP) dans les territoires au nord près de Mwanawasha et dans les territoires au sud près de Uraha. (Dessin de A. Bender, M. Schwab).

NM: Zone entre les rivières de Rakuru (partie nord) et de Mwanawasha. MP: entre les rivières de Mwanawasha et de Pupa. FM: entre les rivières de Pupa et de Masqa. MR: entre les rivières de Masqa et de Rusko. RC: entre les rivières de Rusko et de Chomola. CK: entre les rivières de Chomola et de Karoyola. KW: entre les rivières de Karoyola et de Wayt. WK: entre les rivières de Wayt et de Kasimira. KR: entre les rivières de Kasimira et de Renter. UR: région de Uraha.

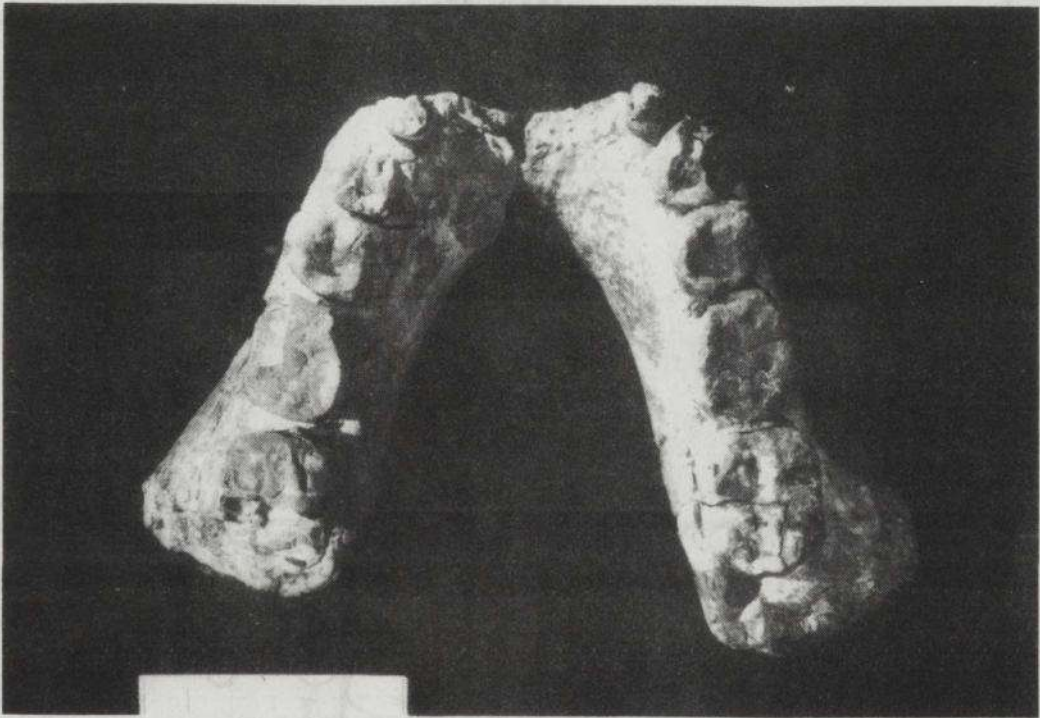


Fig. 2B.- La mandibule de URAHA 501 en vue occlusale (Photo de Hessisches Landesmuseum de Darmstadt).

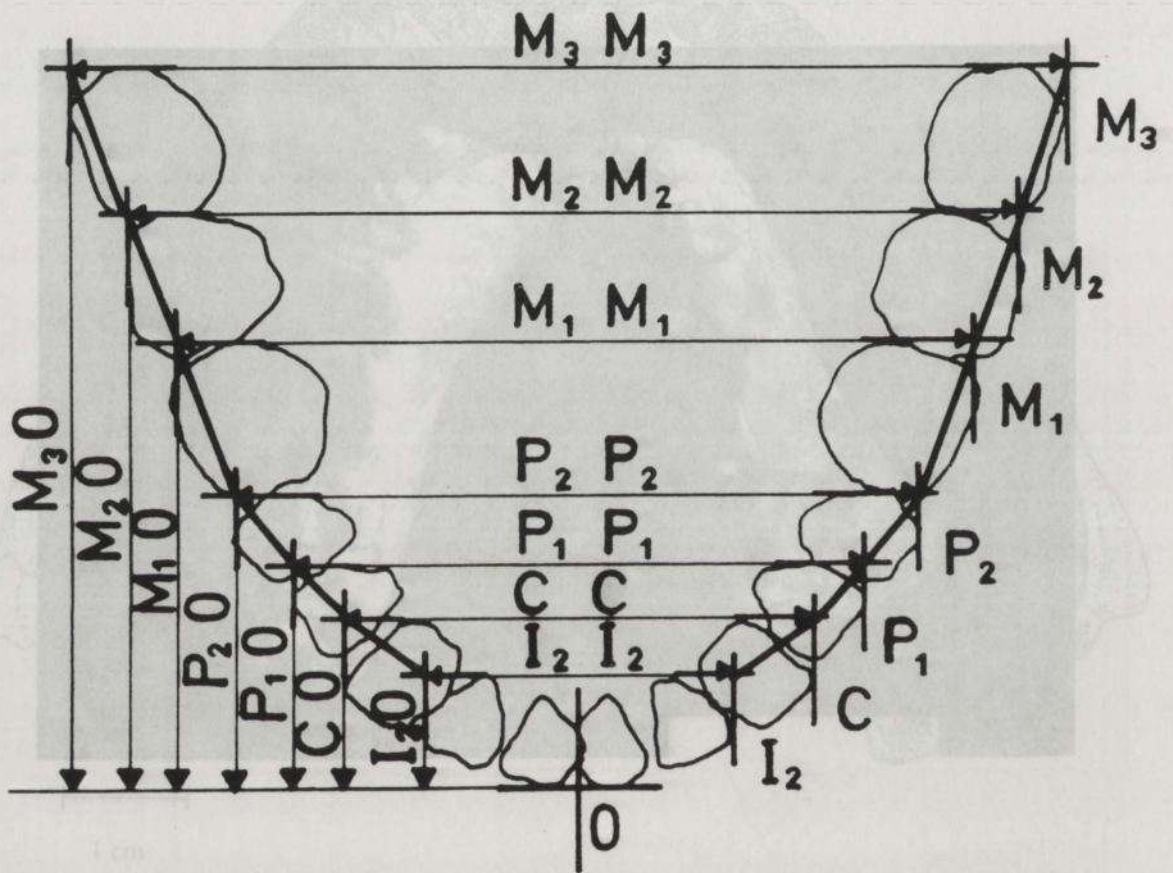


Fig. 3.- Définition des mensurations : sept longueurs et des sept largeurs.

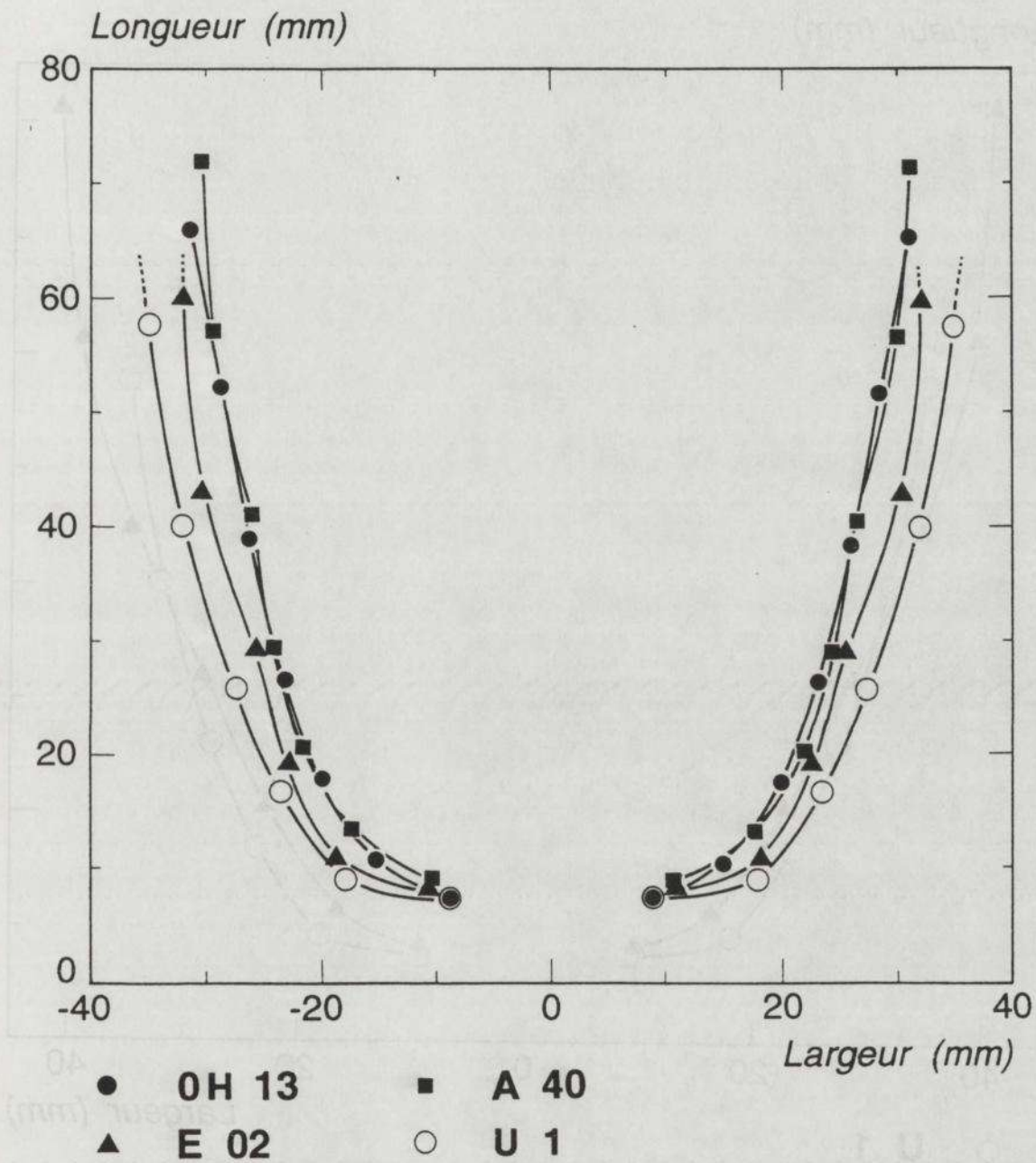


Fig. 4.- Superposition des arcs d'Uraha 501, KNM-ER 1802, OH 13, AL 400. (Les courbes sont construites en reliant les 7 points-clés d'arcade selon le schéma de la figure 3.)

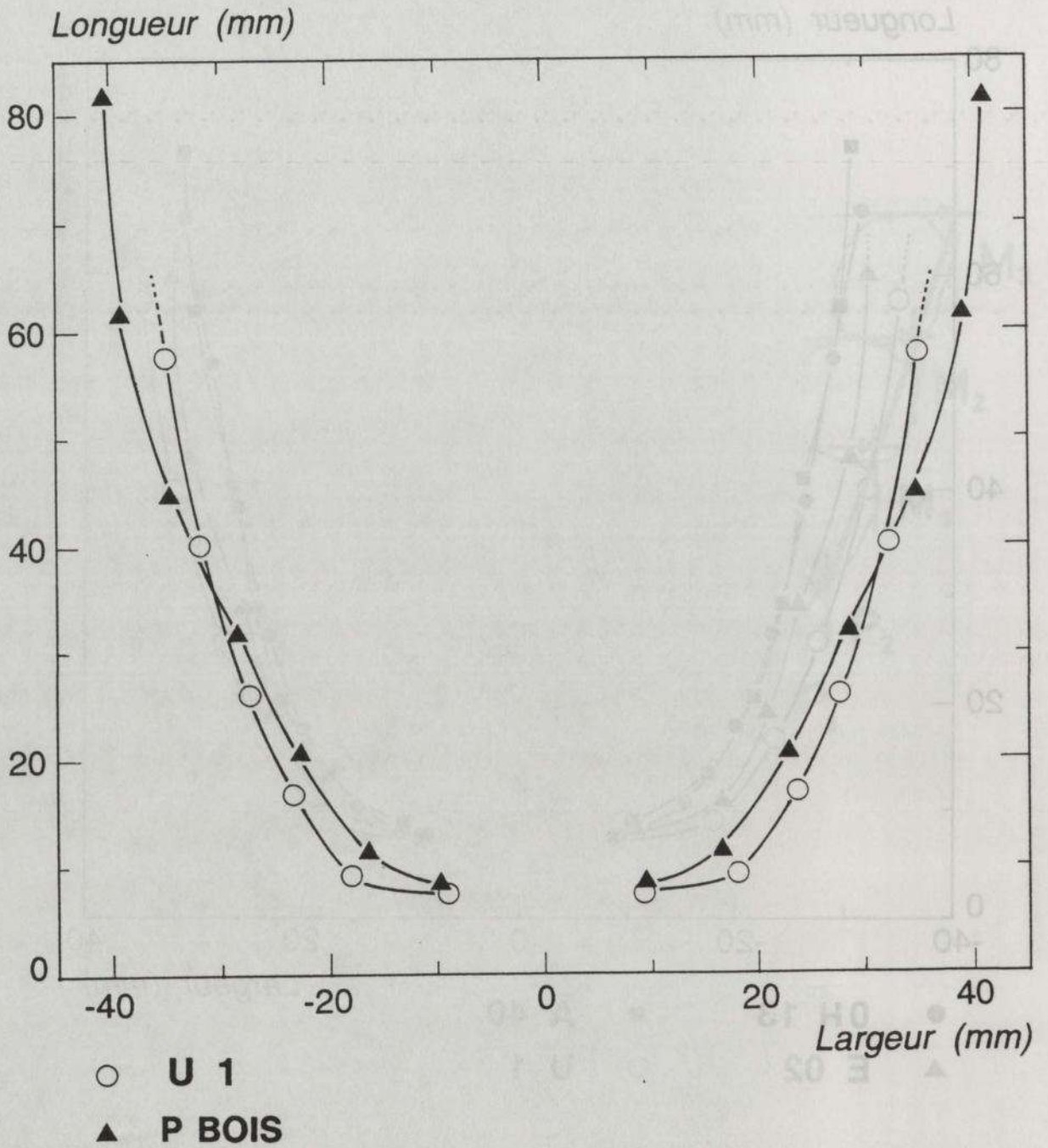


Fig. 5.- Superposition de l'arc d'Uraha 501 et celui dessiné sur la base de la moyenne de trois Paranthropes (KNM-ER 729, Natron, Omo L7A-125).

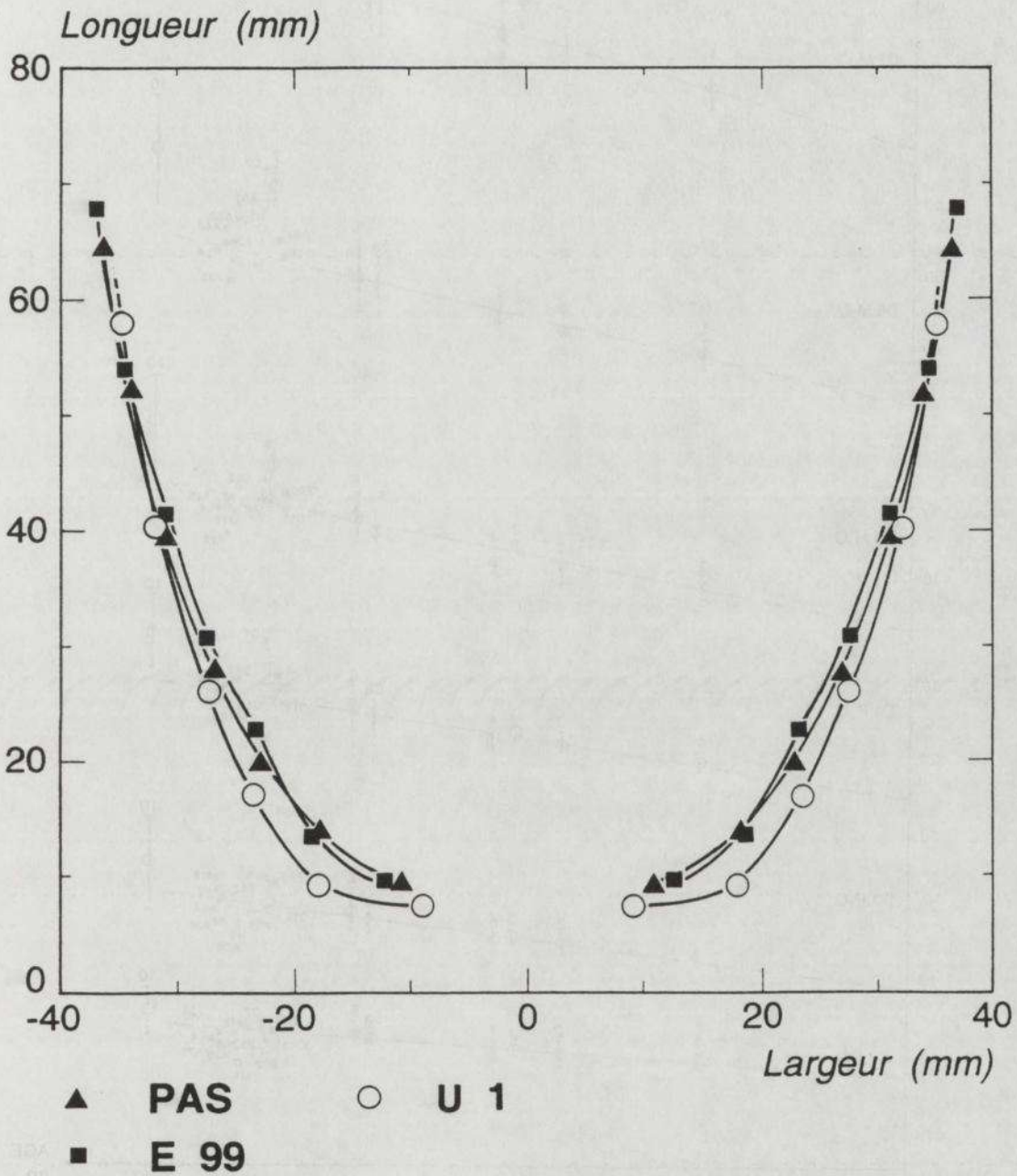


Fig. 6.- Superposition de l'arc d'Uraha 501, KNM-ER 992 et l'arc moyen de 6 Homo erectus (Ternifine 1 et 3, Zhoukoudien G1 et H, Rabat 1, Temara 1).

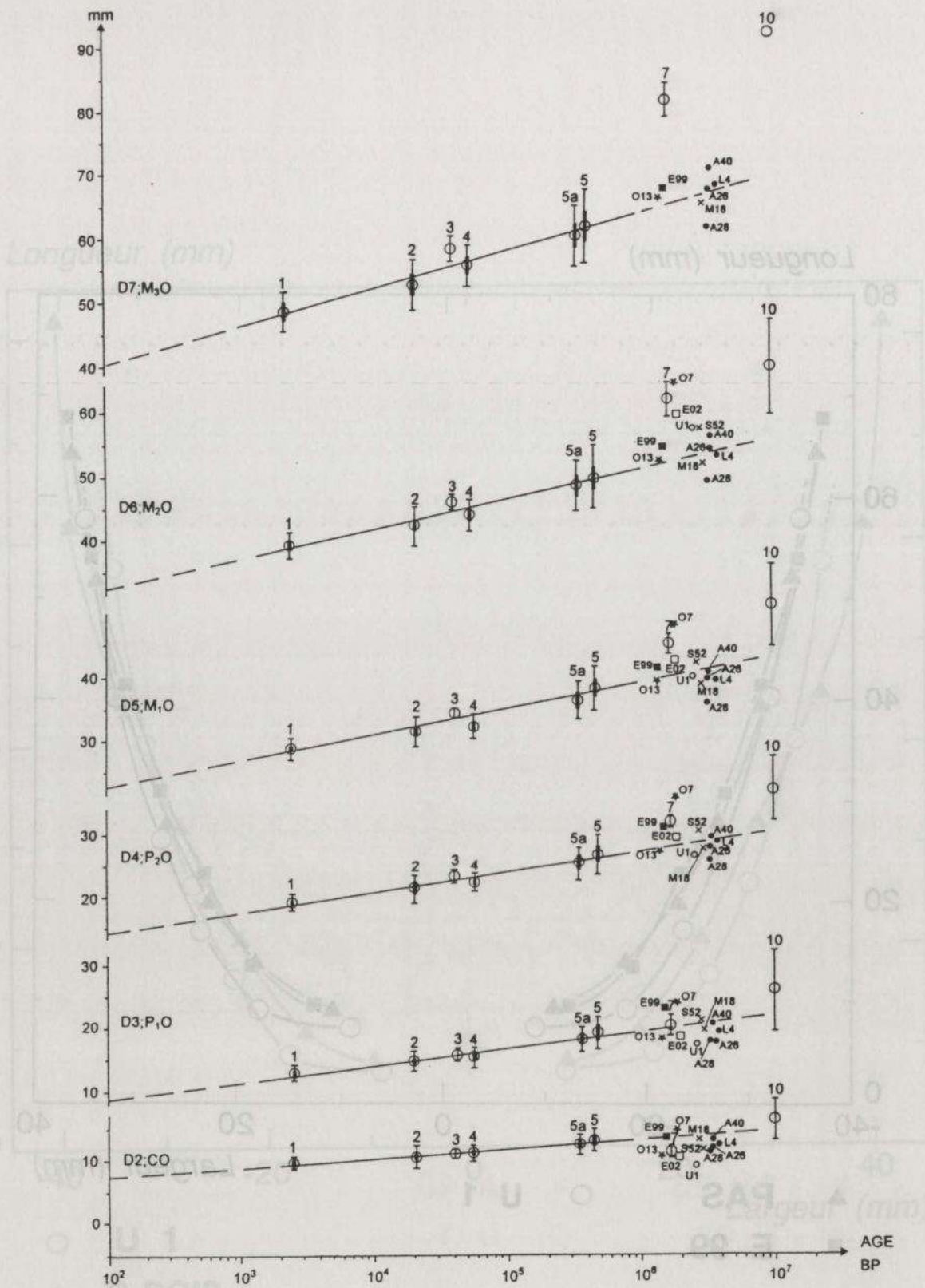


Fig. 7.- Position comparative des individus du Pliocène final-Pleistocène ancien dans l'analyse de régression des longueurs d'arcade et l'âge géologique (données statistiques tirées de Roth 1985). Le code des individus se trouve dans le tableau 2.

L'analyse traite 5 groupes évolutifs d'Homo: 5 (HER), 4 (HSN), 3 (HS PAL), 2 (HSSF), 1 (HSSR). Sont également représentées dans les graphiques les valeurs moyennes des groupements 10, 7, 5a, qui correspondent à *Ouranopithecus macedoniensis* (OM, n=2), 3 *Paranthropus boisei* (P BOIS, n=3) et aux Anténéandertaliens (AN, n=6).

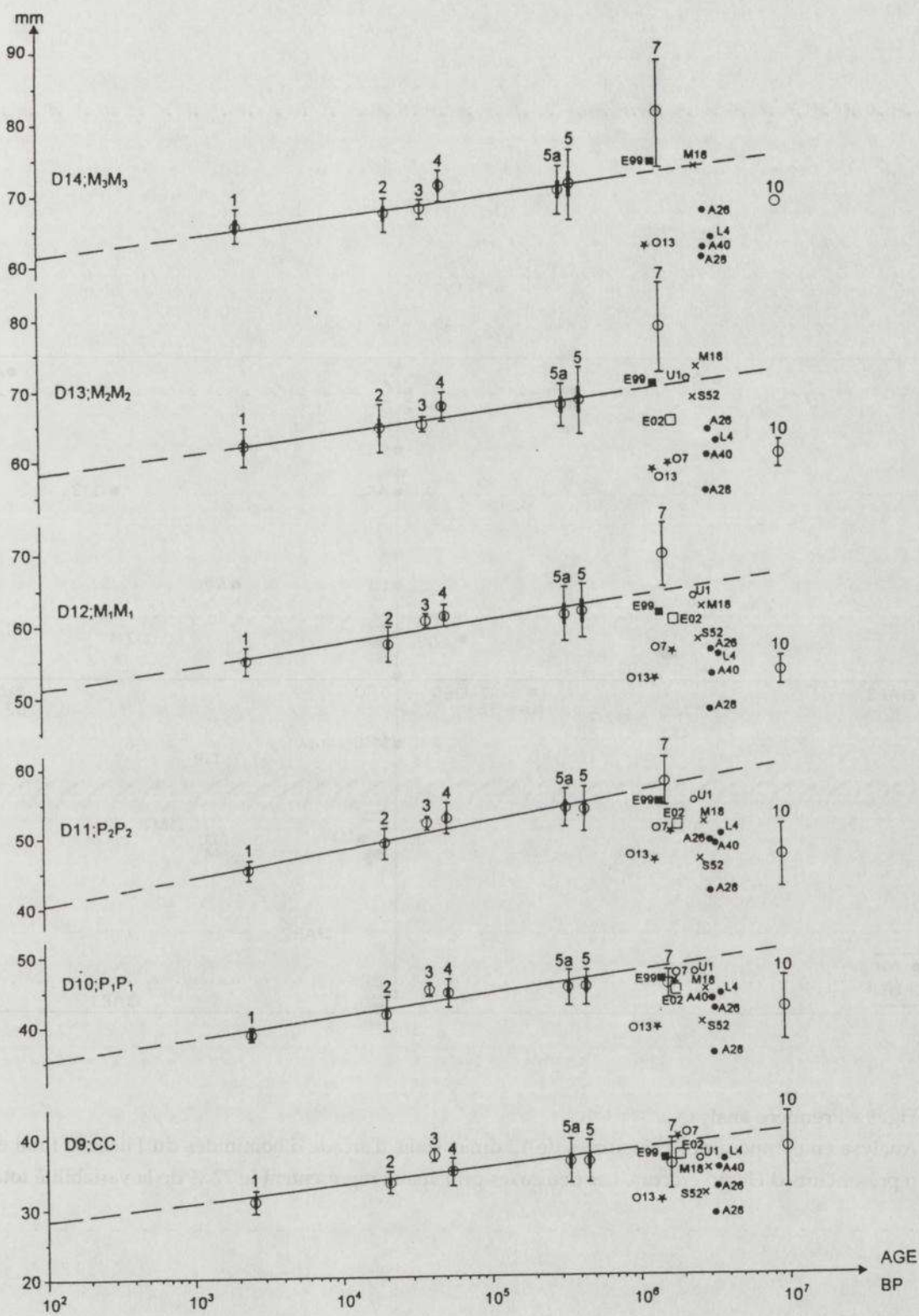


Fig. 8.- Position comparative des individus du Pliocène final-Pleistocène ancien dans la même analyse pour les largeurs d'arcade et les mêmes groupes évolutifs d'Homo.

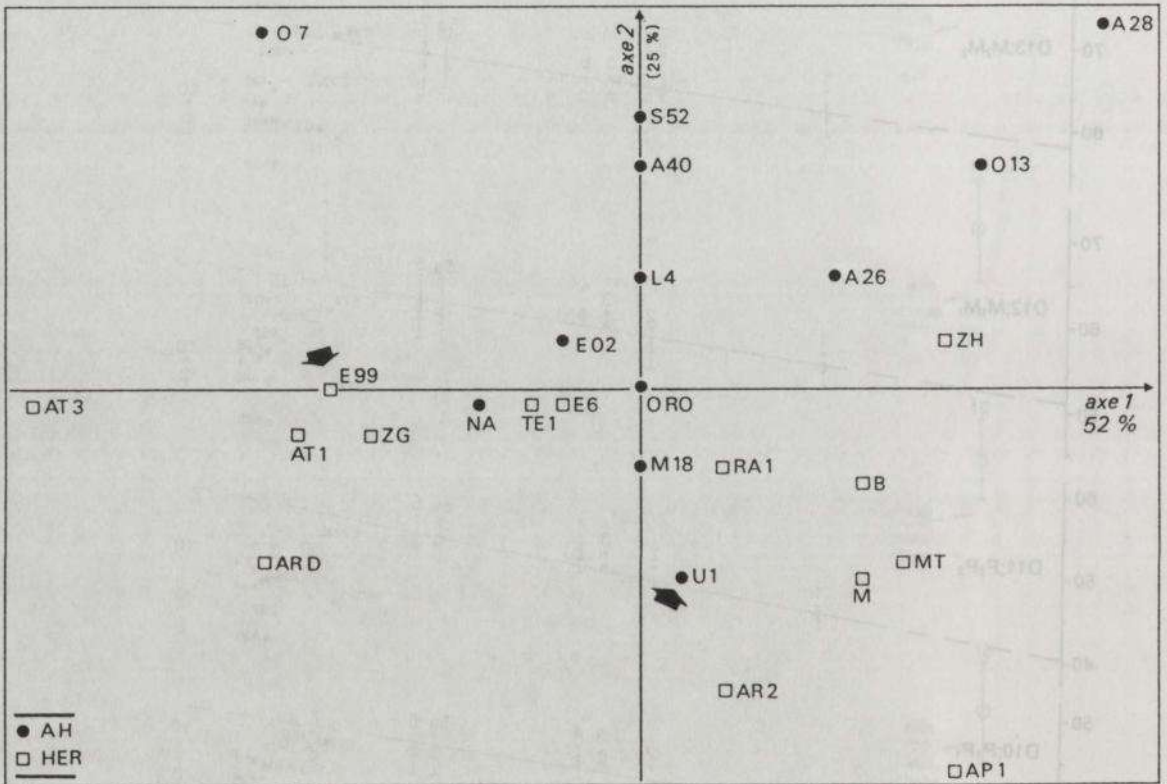


Fig. 9.- Première analyse

Analyse en composantes principales de 12 dimensions d'arcade d'hominidés du Pliocène final et de représentants d'*Homo erectus*. Les deux axes principaux représentent le 77 % de la variabilité totale.

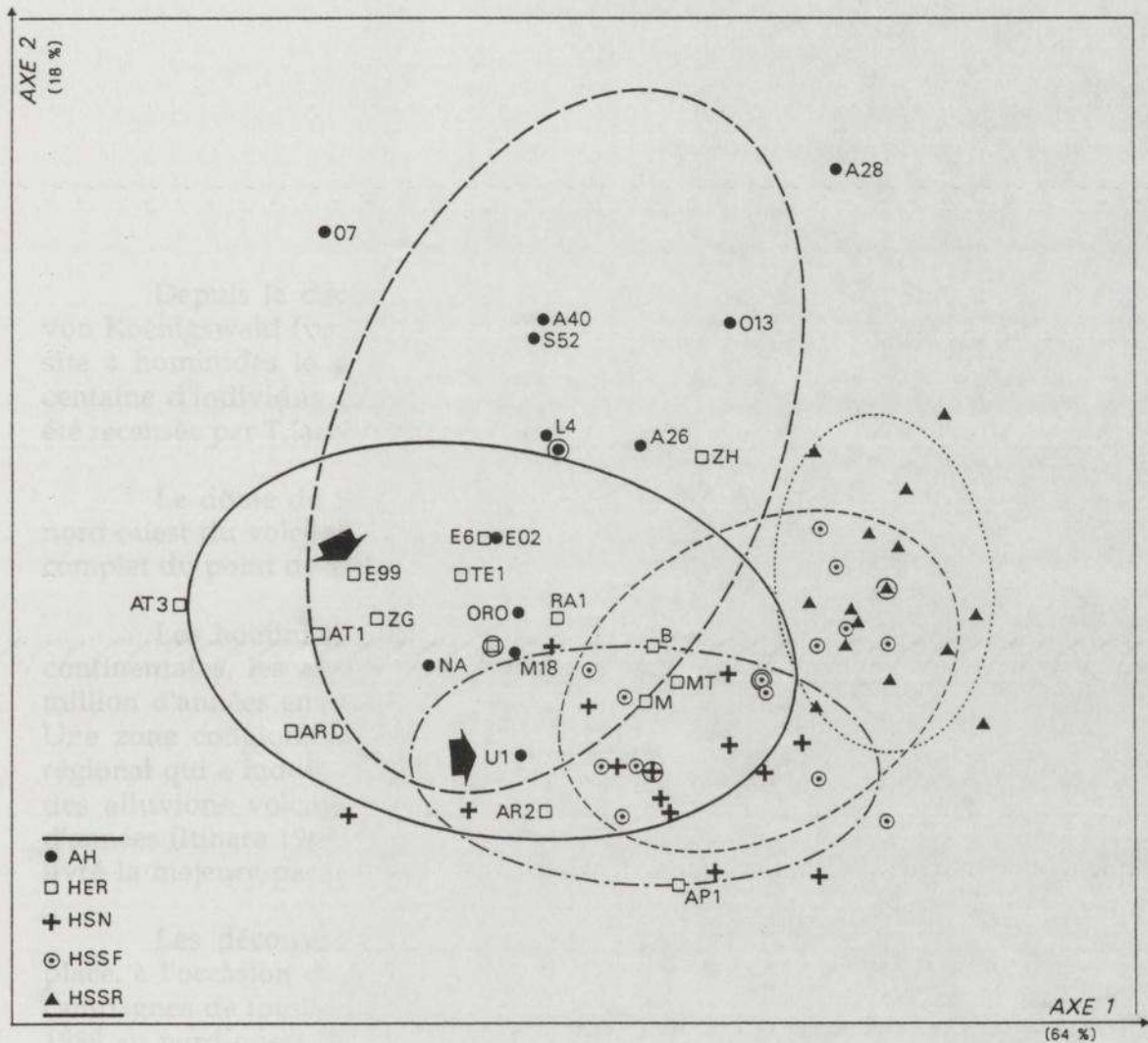


Fig. 10.- Seconde analyse.

Analyse en composantes principales de 12 dimensions d'arcade de 66 individus de différentes périodes. Les deux axes principaux représentent le 82 % de la variabilité totale.