

La variabilité géographique des Néandertaliens : apport de l'étude du membre supérieur

Anne HAMBÜCKEN

Résumé

La variabilité géographique des Néandertaliens a été principalement perçue sur la base des caractères crâniens. L'étude des os longs du membre supérieur confirme la distinction métrique entre les fossiles d'Europe et du Proche-Orient. L'observation morphologique de l'extrémité distale de l'humérus suggère l'existence de trois groupes, les Néandertaliens proche-orientaux, classiques et méditerranéens, qui seraient le résultat d'une évolution dans des environnements climatiques différents. Dans les sites qui ont livré plusieurs individus, les sujets montrent généralement des caractères communs, vraisemblablement d'origine génétique ou environnementale, même lorsqu'ils proviennent d'époques différentes. Ces observations pourraient s'expliquer par des déplacements limités chez les Néandertaliens, et donc un flux génétique réduit, comme le suggèrent certains travaux archéologiques.

Abstract

The geographic variability of Neandertals has been primarily perceived on the basis of the cranial features. The metrical study of the long bones of the upper limb confirms the distinction between European and Near-Eastern fossils. The morphological observation of the distal extremity of the humerus suggests the existence of three groups, Near-eastern, Classic and Mediterranean Neandertals, that would be the result of an evolution in distinct climatic environments. In the sites where several individuals were discovered, the subjects generally show common features, in all likelihood genetic and environmental, even when they come from different periods. These observations could be explained by relatively limited movings among Neandertals, and therefore limited genetic flow, as suggested by some archeological studies.

1. INTRODUCTION

La perception et l'interprétation de la variabilité des Néandertaliens, qui ont occupé l'Europe, l'Asie occidentale et le Proche-Orient, ont conditionné, et conditionnent encore, la conception des chercheurs quant à l'homogénéité du groupe, son statut taxonomique et surtout son rôle dans l'évolution humaine (cf. Vandermeersch, 1981a; Stringer *et al.*, 1984; Vandermeersch, 1988; ... *versus* Brace, 1964; Brose & Wolpoff, 1971; Smith, 1983; Trinkaus, 1986; Smith & Trinkaus, 1991; ...).

Trois types de subdivisions géographiques ont jusqu'ici été proposés : l'Europe / Proche-Orient (Howell, 1957; Senyürek, 1959; Thoma, 1965, 1985; Suzuki, 1970; Howells, 1978; Vandermeersch, 1981a; Trinkaus, 1983; Condemi, 1988), l'Europe occidentale / région méditerranéenne (Sergi, 1931, 1932; Endo & Kimura, 1970; de Lumley, 1973; Tillier, 1982; Giacobini & de Lumley, 1984), et l'Europe occidentale / Europe centrale (Weinert, 1936; Smith & Trinkaus, 1991). Cette variabilité a cependant été essentiellement perçue sur la base des caractères crâniens, le squelette post-crânien ayant été peu pris en considération en dépit de son importance dans l'étude fonctionnelle et comportementale

de la morphologie néandertalienne. Le propos de ce travail est par conséquent de comparer la variabilité morphologique et métrique des os longs du membre supérieur à celle du crâne du point de vue de la variabilité géographique générale, mais aussi de rechercher d'éventuels caractères communs sur les fossiles néandertaliens découverts dans un même site.

2. MATÉRIEL ET MÉTHODES

Ce travail se fonde sur l'étude morphologique et métrique des humérus, radius et ulna néandertaliens provenant des sites suivants : Erhingsdorf (moulage) et Néandertal (Allemagne); La Naulette et Spy (Belgique); Krapina (Croatie); Lezetxiki et Villafamès (moulage) [Espagne]; La Chapelle-aux-Saints, Combe-Grenal, La Ferrassie, L'Hortus, Macassargues, La Quina, Le Régourdou et Saint-Césaire (France); Shanidar (moulanges) [Iraq]; Amud, Kébara, Tabun (Israël) et Poffi (moulage) [Italie].

Les mesures, généralement empruntées à Martin (1914), et les indices étudiés sont les suivants :

HUMÉRUS						RADIUS						ULNA						
Caractères	Éch.	n	min.	m ± s	max.	Caractères	Éch.	n	min.	m ± s	max.	Caractères	Éch.	n	min.	m ± s	max.	
Robustesse M7%M1	E PO HM	3 2 197	20,2 18,6 14,7	21,1 ± 1,3 - 20,0 ± 1,7	22,6 19,1 24,3	Robustesse M3%M1	E PO HM	2 2 198	17,1 14,0 13,4	- - 17,0 ± 3,7	17,2 17,2 22,2	Robustesse M3%M1	E PO HM	1 2 162	- 11,5 9,9	12,8 - 14,0 ± 1,5	- 12,1 17,3	
Périmètre minimum (mm) M7	E PO HM	13 3 248	50,0 54,5 44,5	59,5 ± 6,4 60,2 ± 5,8 62,0 ± 6,6	67,0 60,6 80,5	Périmètre minimum (mm) M3	E PO HM	14 3 261	28,0 31,0 28,0	37,0 ± 5,1 36,0 ± 4,6 40,0 ± 4,4	43,0 40,0 50,5	Périmètre minimum (mm) M3	E PO HM	7 4 212	31,0 27,0 24,0	33,4 ± 2,2 30,5 ± 4,5 34,9 ± 3,9	37,0 37,0 50,5	
Indice diaphysaire M6%M5	E PO HM	10 3 246	68,4 76,6 59,7	72,7 ± 3,6 78,4 ± 2,2 78,8 ± 6,1	78,3 80,9 93,8	Indice diaphysaire M5%M4	E PO HM	9 5 261	57,1 65,5 52,5	68,9 ± 6,1 69,8 ± 4,1 74,6 ± 7,4	74,8 76,1 99,0	Indice diaphysaire M7%M11	E PO HM	12 5 251	75,6 82,4 51,6	89,4 ± 8,6 95,1 ± 11,6 81,1 ± 10,7	105,0 114,2 131,1	
Indice de larg. deltoïdienne Endo (1971)	E PO HM	11 3 245	15,6 22,1 18,8	20,8 ± 2,9 24,5 ± 2,4 26,9 ± 2,3	25,4 26,9 32,2	Angle diaphysaire (°)	E PO HM	6 5 209	158,0 159,0 165,0	163,8 ± 4,8 167,6 ± 6,2 172,7 ± 2,4	172,0 175,0 178,0	Indice de platôlénie M13%M14	E PO HM	14 4 260	78,9 80,8 58,8	97,7 ± 8 96,8 ± 18,7 87,3 ± 11,4	110,4 117,3 130,8	
Forme de la tête articulaire M9%M10	E PO HM	3 2 149	103,8 101,5 84,8	107,8 ± 3,8 - 93,8 ± 6,37	110,6 108,4 105,7	Indice position bord inteross.	E PO HM	2 2 199	36,5 42,0 43,1	- - 62,4 ± 8,5	43,8 50,5 82,7	Indice longueur coron./oléocr. M7%M7d	E PO HM	3 5 190	82,8 64,5 56,7	89,1 ± 5 76,4 ± 7,8 71,7 ± 5,7	95,1 84,6 95,6	
Indice de largeur distale M4%M1	E PO HM	3 1 172	18,6 - 14,4	19,5 ± 0,8 18,4 18,9 ± 1,6	20,1 - 24,0	Indice de largeur distale M5(6)%M1	E PO HM	2 3 195	14,2 13,8 10,4	- 14,1 ± 0,3 13,6 ± 1,2	15,9 14,4 16,5	Forme incisive radiale M9b%M9a	E PO HM	14 4 220	57,6 65,4 43,2	91,1 ± 20,7 84,2 ± 26,7 64,5 ± 10,0	125,8 122,2 100,0	
largeur distale (mm) M4	E PO HM	14 4 221	55,0 53,0 45,5	62,6 ± 3,5 56,8 ± 3,9 58,0 ± 5,7	68,0 62,0 69,0	largeur distale (mm) M5(6)	E PO HM	4 6 214	33,0 30,0 22,5	34,5 ± 1,7 33,3 ± 5,3 31,4 ± 3,2	37,0 40,0 40,0	Forme surface artic. distale Øtrans.%Øsag.	E PO HM	5 5 150	66,5 77,1 71,0	77,2 ± 7,5 80,5 ± 3,6 84,0 ± 5,0	83,3 86,0 99,2	
Ind. largeur f. olécrânienne M14%M4	E PO HM	14 4 205	44,3 46,6 34,4	48,3 ± 3,4 49,1 ± 1,9 46,5 ± 4,3	56,1 51,2 60,1													
Ind. hauteur f. olécrânienne haut.%M4	E PO HM	14 4 214	33,2 35,9 27,0	38,1 ± 2,6 37,6 ± 1,3 35,7 ± 4,1	41,2 39,1 46,1													

Tabl. 1 — Résultats de l'étude métrique.

Éch. : échantillon, E : Néandertaliens d'Europe, PO : Néandertaliens du Proche-Orient, HM : Hommes modernes,
n : effectif, min : minimum, m ± s : moyenne ± écart-type, max : maximum.

- sur l'humérus, la longueur maximale $M1$, le périmètre minimum $M7$ et l'indice de robustesse $M7\%M1$; les diamètres, maximum et minimum, au milieu de l'os $M5$ et $M6$ et l'indice diaphysaire $M6\%M1$; la largeur de l'extrémité distale de l'os $M4$; les diamètres, horizontal et vertical, de la tête articulaire $M9$ et $M10$ et son indice de forme $M9\%M10$; la largeur de la fosse olécrânienne $M14$ et son indice $M14\%M4$; la hauteur de la fosse olécrânienne et son indice *haut.* $\%M4$; la largeur de la tubérosité deltoïdienne WTD et le périmètre PTD au niveau des 5/12 de l'os ainsi que l'indice de largeur deltoïdienne $WTD\%PTD$ (Endo, 1971).
- sur le radius, la longueur maximale $M1$, le périmètre minimum $M3$ et l'indice de robustesse $M3\%M1$; les diamètres, transversal et sagittal $M4$ et $M5$, au même niveau et l'indice diaphysaire $M5\%M4$; la largeur de l'extrémité distale $M5(6)$ et son indice $M5(6)\%M1$; l'angle diaphysaire et le rapport entre la longueur du bord interosseux mesurée à partir de l'extrémité proximale et la longueur maximale.
- sur l'ulna : la longueur maximale $M1$, le périmètre minimum $M3$ et l'indice de robustesse $M3\%M1$; les diamètres, transversal et sagittal $M12$ et $M11$, au même niveau et l'indice diaphysaire $M12\%M11$; les diamètres, transversal et sagittal $M13$ et $M14$ sous l'incisure radiale et l'indice de platôlénie $M13\%M14$; la profondeur olécrânienne $M7$, la hauteur coronoïde $M7d$ et leur rapport $M7\%M7d$; la largeur $M9a$, la hauteur $M9b$ de l'incisure radiale et leur rapport $M9b\%M9a$; les diamètres, sagittal et transversal, de l'extrémité distale et son indice de forme $\emptyset_{trans.}\% \emptyset_{sag.}$

Les observations morphologiques portent sur :

- la morphologie, émoussée (1) ou aiguë (2), du bord médial de la palette humérale.
- la forme rectiligne (1), à relief latéral (2) en raison d'un développement plus ou moins important de la tubérosité deltoïdienne ou à angulation à ouverture soit médiale (3), soit latérale (4), entre les moitiés proximale et distale du corps de l'humérus en vue antérieure.
- le nombre de crêtes, (2) ou (3), de la tubérosité deltoïdienne de l'humérus.
- l'absence (0) ou la présence (1) d'une perforation au niveau du septum séparant la fosse olécrânienne de la fossette coronoïde

de l'humérus (perforation olécrânienne ou ouverture septale).

- le développement plus ou moins important de la crête interosseuse située sur le bord médial du corps du radius : développement faible (1) : section arrondie; développement moyen (2) : simple angulation à faces planes ou légèrement convexes; développement fort (3) : angulation nette à faces concaves, ou développement très fort (4) : la crête forme une véritable lame verticale (d'après Mafart, 1980).

Les valeurs néandertaliennes seront comparées aux pourcentages et aux mesures calculés dans 14 échantillons modernes datant du Paléolithique supérieur au XIX^e siècle (Hambücker, 1993).

3. RÉSULTATS

3.1. Comparaison des Néandertaliens d'Europe et du Proche-Orient

Malgré la faiblesse des effectifs, on observe que d'une manière générale (tableau 1, fig. 1 à 3), la robustesse (confirmée par le périmètre minimum) paraît un peu plus importante en Europe et l'aplatissement diaphysaire un peu plus marqué.

Sur l'humérus (fig. 1) des Néandertaliens du Proche-Orient, la tubérosité deltoïdienne est plus large (Endo, 1971), la tête articulaire un peu moins élargie transversalement et la largeur distale plus faible (en valeur absolue et relative) que chez les Néandertaliens d'Europe. Les valeurs proche-orientales sont ici légèrement décalées vers celles de l'Homme moderne. Les mesures de la fosse olécrânienne des Néandertaliens du Proche-Orient sont incluses dans l'intervalle de variation européen, bien que leurs moyennes indiquent des dimensions un peu plus vastes, s'écartant cette fois des valeurs modernes.

Sur le radius (fig. 2), la courbure diaphysaire est moins marquée, et la largeur distale un peu plus faible au Proche-Orient qu'en Europe. Le bord interosseux est un peu plus long chez les Néandertaliens du Proche-Orient et leurs valeurs sont légèrement décalées vers la moyenne moderne.

Sur l'ulna (fig. 3) des Néandertaliens du Proche-Orient, le processus coronoïde est proportionnellement un peu plus long que chez les sujets européens. Ils se rapprochent en cela des Hommes modernes. Par contre, cette tendance

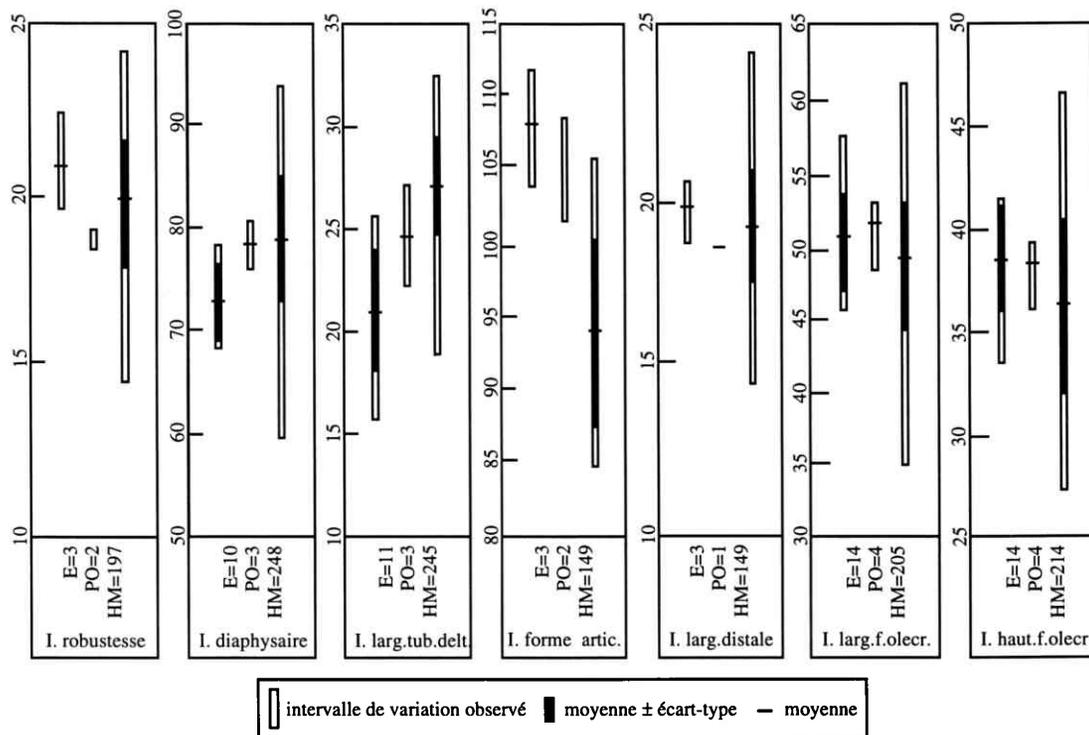


Fig. 1 – Comparaison des valeurs métriques de l’humérus des Néandertaliens d’Europe (E), du Proche-Orient (PO) et des Hommes modernes (HM). L’effectif de chaque échantillon est indiqué après le signe «=».

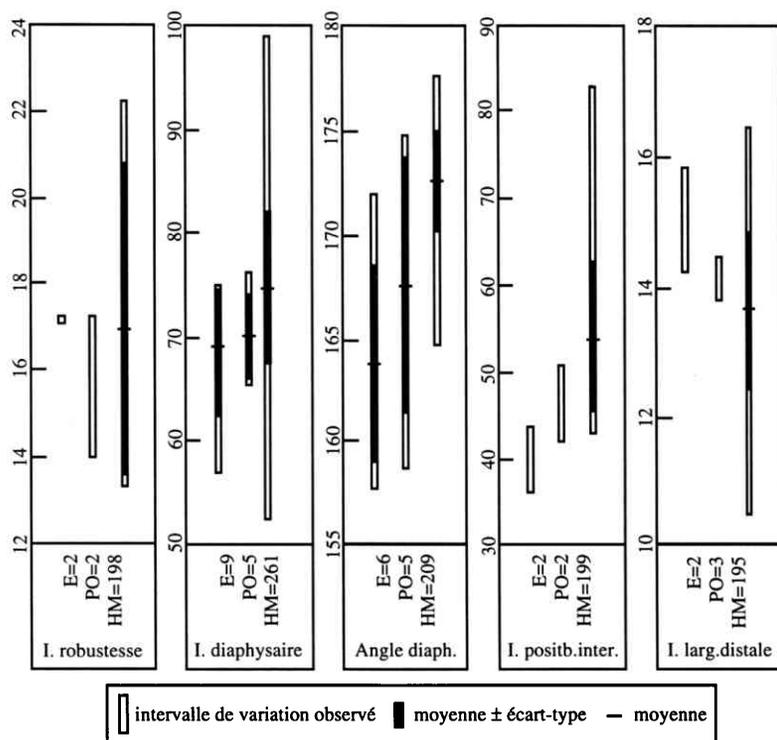


Fig. 2 – Comparaison des valeurs métriques du radius des Néandertaliens d’Europe (E), du Proche-Orient (PO) et des Hommes modernes (HM). L’effectif de chaque échantillon est indiqué après le signe «=».

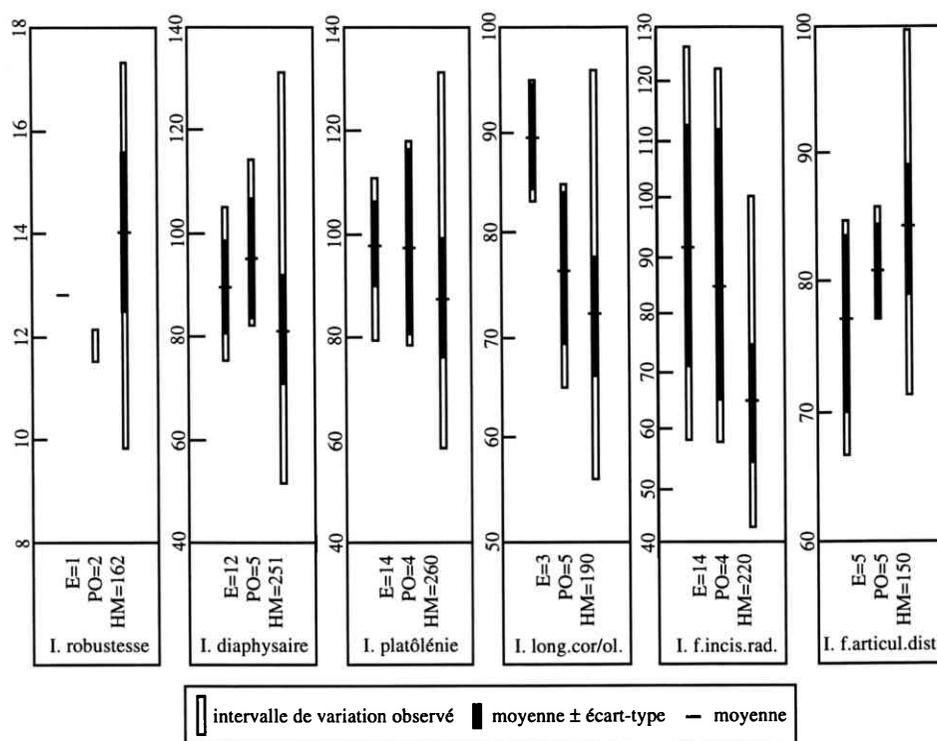


Fig. 3 — Comparaison des valeurs métriques de l’ulna des Néandertaliens d’Europe (E), du Proche-Orient (PO) et des Hommes modernes (HM). L’effectif de chaque échantillon est indiqué après le signe « = ».

s’inverse en ce qui concerne la platôlénie plus marquée, la forte largeur de l’extrémité distale et la forme plus haute de l’incisure radiale, cette dernière étant cependant incluse parmi les valeurs européennes.

3.2. Bord médial de la palette humérale

L’extrémité distale de l’humérus, très fréquemment conservée, permet de diviser les Néandertaliens en trois groupes géographiques

sur la base de la morphologie du bord médial de la palette humérale (tableau 2). Les Néandertaliens du Proche-Orient (Kébara, Tabun et Shanidar) présentent en effet une morphologie aiguë, les Néandertaliens du Sud-Ouest de la France (La Chapelle-aux-Saints, Combe-Grenal, La Ferrassie, La Quina, Le Régourdou et Saint-Césaire), de Belgique (Spy) et d’Allemagne (Erhingsdorf et Néandertal) montrent une morphologie émoussée et les Néandertaliens du Pays Basque (Lezetxiki) et Catalogne (Villafamès) espagnols, du Sud de la France (Macassargues et l’Hortus) et de Croatie (Krapina) présentent l’une ou l’autre de ces morphologies (fig. 4).

Bord médial de la palette humérale	
émoussé	aigu et bien développé
La Chapelle-aux-Saints	L’Hortus
Combe-Grenal	Kébara
Erhingsdorf	Krapina
La Ferrassie	Lezetxiki
Macassargues	Shanidar
Néandertal	Tabun
La Quina	Villafamès
Le Régourdou	
Saint-Césaire	
Spy	

Tabl. 2 — Répartition des Néandertaliens en fonction de la morphologie du bord médial de la palette humérale.

3.3. Courbure de l’os en vue antérieure : humérus de La Ferrassie et de Spy

Seuls des os rectilignes, à relief latéral ou à angulation à ouverture médiale ont été observés chez les Néandertaliens actuellement connus (tableau 3). Il est intéressant de constater que l’angulation à ouverture médiale, présente sur 5 des 19 humérus néandertaliens étudiés, n’a été observée que dans deux sites, La Ferrassie (La Ferrassie 1 gauche et droit et La Ferrassie 2 dont seul le côté droit permet l’observation du

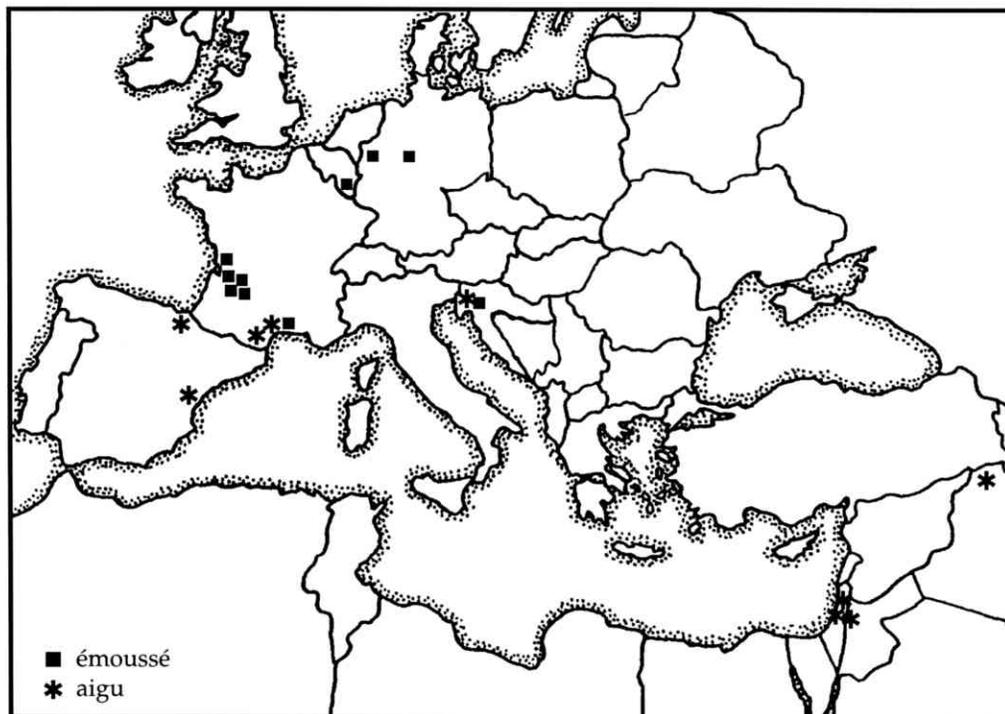


Fig. 4 — Carte de répartition des Néandertaliens en fonction de la morphologie du bord médial de la palette humérale.

Caractères morphologiques étudiés			Néandertaliens		Hommes modernes			
			n	%	N	% _{min}	% _m	% _{max}
HUMÉRUS	Forme du corps en vue antérieure	rectiligne (1)	7	36,8	421	0	13,5	47,1
		relief latéral (2)	7	36,8		0	46,8	85,8
		angle médial (3)	5	26,4		0	33,5	52,9
		angle latéral (4)	0	0		0	6,2	45,0
	Nombre crêtes tub. deltoïdienne	(2)	17	81,0	409	26,3	57,7	92,6
		(3)	4	19,0		7,4	40,3	73,7
Perforation olécrânienne	absente (0)	16	50,0	420	27,8	81,9	100	
	présente (1)	16	50,0		0	18,1	72,2	
RADIUS	Développement du bord interosseux	faible (1)	0	0	421	0	4,5	38,1
		moyen (2)	8	38,1		38,5	62,5	90,6
		fort (3)	9	42,9		9,4	29,5	46,2
		très fort (4)	4	19,0		0	3,6	15,3

Tabl. 3 — Résultats de l'étude morphologique de l'humérus et du radius. Pour les Néandertaliens, n : effectif, % : pourcentage; pour les Hommes modernes, N : effectif total, %_{min} : pourcentage minimum calculé parmi les 14 échantillons, %_m : pourcentage moyen de l'échantillon total, %_{max} : pourcentage maximum calculé parmi les 14 échantillons.

caractère) et Spy (Spy 1 droit, chez qui seul ce côté est observable et Spy 2 gauche) [fig. 5].

À La Ferrassie, l'angulation est particulièrement marquée sur le sujet 2, de sexe féminin, ce qui a amené Heim (1982a) à penser qu'il pourrait s'agir d'une déformation *post mortem*. La présence d'une courbure similaire sur La Ferrassie 1 ainsi

qu'à Spy permet d'écarter cette hypothèse, d'autant plus que ce caractère s'observe dans certaines populations modernes (0 à 52,9 %). Baba & Endo (1982) ont noté cette morphologie sur les sujets de Minatogawa (Japon, Paléolithique supérieur) alors qu'elle est rare chez les Japonais néolithiques et récents. Cette observation n'a

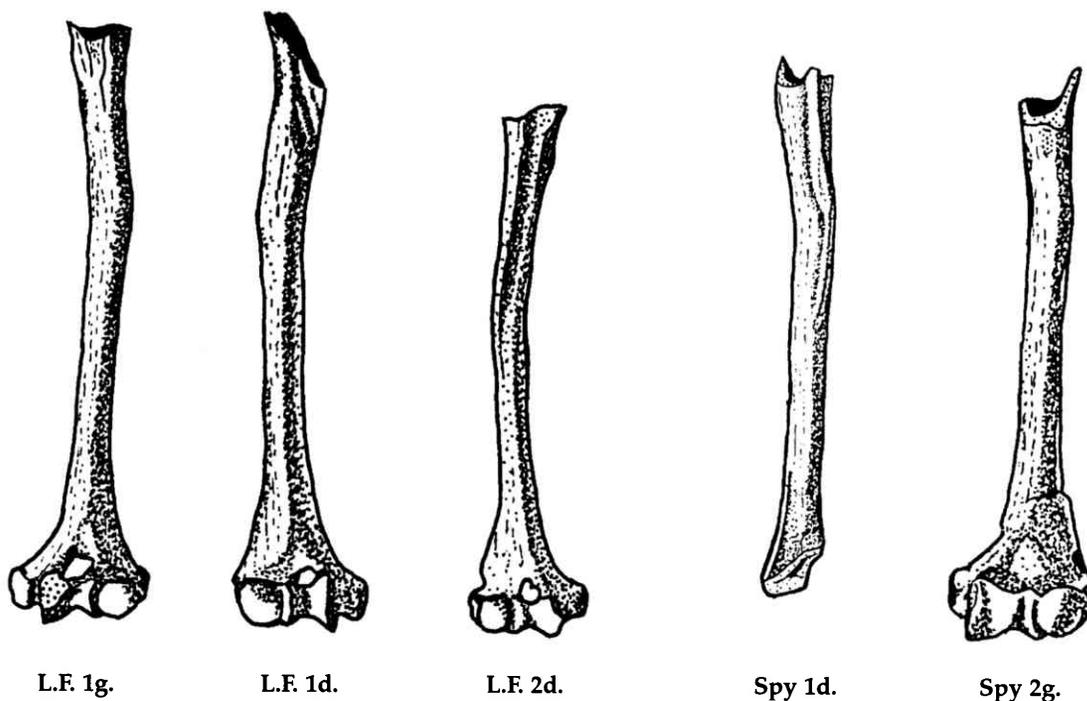


Fig. 5 — Courbure à angulation médiale de la diaphyse des humérus néandertaliens de La Ferrassie (modifié d'après Boule, 1913) et de Spy.

jusqu'ici fait l'objet d'aucune interprétation, mais il semble probable que cette courbure soit le résultat de tensions musculaires subies par l'os durant la croissance pubertaire. Le fait que les enfants de La Ferrassie, dont l'âge varie approximativement de 7 mois I.U. à 10 ans (Heim, 1982b), pas plus qu'une centaine d'enfants modernes que j'ai pu étudier, ne présentent une telle courbure appuie cette hypothèse.

3.4. Tubérosité deltoïdienne : les humérus de Spy et de Néandertal

Les humérus de Spy et celui de Néandertal montrent une tubérosité deltoïdienne un peu particulière par rapport à ceux des autres Néandertaliens. Elle est totalement déplacée sur la face latérale de l'os, alors que sa branche antérieure au moins se situe habituellement sur le bord antérieur. Elle est également extrêmement étroite et elle ne dessine qu'un faible relief sur la face latérale de l'os.

Par ailleurs, bien qu'Endo (1971) considérait que tous les Néandertaliens ne présentent que deux crêtes sur la tubérosité deltoïdienne, une troisième crête a été trouvée sur 4 des 21 humérus néandertaliens étudiés (tableau 3), ceux de Spy 1 et 2. Cette particularité avait déjà été notée par Thoma (1975) sur l'humérus gauche de Spy 1 et sur l'humérus droit du Régourdou. Je ne

l'ai personnellement pas observée sur ce dernier fossile.

Endo (1971) rapportait que Kobayashi (1967), n'a pas observé l'apparition d'une troisième crête avant l'âge de 30 ans chez les Japonais modernes. Mes propres observations concernant l'Homme actuel n'ont pas permis de mettre en évidence de corrélation entre l'âge et la présence de ce caractère. Étant donné l'incertitude à laquelle on est confronté pour l'estimation de l'âge chez les adultes modernes, et à plus forte raison chez les adultes néandertaliens, cette hypothèse est actuellement invérifiable dans le cas de ces derniers.

3.5. Perforations olécrâniennes : les humérus de Krapina

Les résultats du tableau 3 montrent que le pourcentage de perforations olécrâniennes observé chez les Néandertaliens est très élevé (50 %) bien que non exceptionnel puisqu'il peut atteindre 60 % chez l'Homme moderne (Glanville, 1967). La fréquence de 71 % calculée par Smith (1976) sur les humérus de Krapina est toutefois remarquable. Pour cet auteur, si ce caractère est fortement soumis au déterminisme génétique, cela suggère une étroite parenté entre les individus de ce site. Si, au contraire, ce

caractère a une origine fonctionnelle, Krapina constitue une population intéressante.

Les résultats d'une étude actuellement en cours (Hambücken & Houët, en préparation) montrent que la perforation olécrânienne reflète une grande amplitude des mouvements de flexion/extension du coude, apparemment liée à une laxité ligamentaire importante. Le déterminisme de ce caractère est donc mécanique et génétique.

3.6. Développement du bord interosseux du radius : Shanidar

Le radius des Néandertaliens se caractérise par un bord interosseux court (Hambücken, 1993). L'étude de la morphologie de ce bord montre que les formes fortement ou très fortement projetées sont fréquentes chez les Néandertaliens (tableau 3). Une analyse plus détaillée des résultats révèle que les Néandertaliens de Shanidar présentent une crête interosseuse particulièrement développée (stade 3 pour Shanidar 4, les seuls stades 4 observés appartenant à Shanidar 5 et 6), peut-être liée à la puissance musculaire.

4. DISCUSSION

D'une manière générale, l'humérus, le radius et l'ulna des Néandertaliens du Proche-Orient présentent un aplatissement diaphysaire un peu moins marqué que ceux d'Europe. Les dimensions osseuses des Néandertaliens du Proche-Orient sont généralement incluses dans l'intervalle de variation des Néandertaliens européens. Certaines valeurs proche-orientales sont cependant un peu décalées vers celles de l'Homme moderne, la situation inverse étant plus rarement observée. Ces résultats vont dans le sens d'une moindre «néandertalisation» des os longs du membre supérieur au Proche-Orient, sauf peut-être en ce qui concerne l'ulna, et ils apportent un argument supplémentaire à l'hypothèse, proposée par Vandermeersch (1985), d'une migration de Préneandertaliens européens à l'origine des Néandertaliens du Proche-Orient.

Ces observations, malgré les faibles effectifs, confirment la distinction effectuée entre les deux zones géographiques par des auteurs tels que Howell (1957), Senyürek (1959), Thoma (1965, 1985), Suzuki (1970), Howells (1978), Vandermeersch (1981a,b), Trinkaus (1983) et Condemi (1988) sur les caractères crâniens. Sur le squelette post-crânien, Endo (1971) avait déjà

effectué cette division sur la base de la largeur de la tubérosité deltoïdienne de l'humérus et Vandermeersch (1987), et plus récemment Nara (1994), ont observé, chez les sujets du Proche-Orient, un indice claviculo-huméral plus faible, et donc plus proche de celui de l'Homme moderne.

À cette distinction géographique très générale se superpose une différenciation plus régionale. L'étude de la morphologie du bord médial de la palette humérale a en effet permis de diviser les Néandertaliens en trois groupes. Le premier comprend les fossiles du Proche-Orient, et le second les Néandertaliens dits «classiques». Le troisième groupe, que j'appellerai méditerranéen, rassemble en effet des fossiles provenant de sites parfois éloignés mais qui se situent en majorité sur le pourtour de la Méditerranée. Ces fossiles s'apparentent nettement aux Néandertaliens classiques, mais ils présentent aussi des similitudes morphologiques avec les Néandertaliens du Proche-Orient. Une distinction entre Néandertaliens classiques et Néandertaliens méditerranéens a déjà été proposée par des auteurs tels que Sergi (1931, 1932), Endo et Kimura (1970), de Lumley (1973), Tillier (1982) et Giacobini & de Lumley (1984).

L'hypothèse d'une variabilité due à la disparité chronologique des fossiles peut être écartée lorsque l'on considère l'âge qui leur est accordé (cf. Vandermeersch, 1965; Basabe, 1966; Bordes *et al.*, 1966; Trinkaus, 1983; Mellars, 1986; Valladas *et al.*, 1987; Grün & Stringer, 1991; Mercier *et al.*, 1991; Valladas *et al.*, 1991; Mercier, 1992; ...). Les fossiles du Proche-Orient et d'Europe sont largement contemporains, les sujets de Krapina, bien qu'anciens, présentent les deux morphologies et enfin, les Néandertaliens du sud de la France se mélangent chronologiquement aux Néandertaliens classiques. Il n'y a donc pas évolution d'un type morphologique vers l'autre, ce qui confirme la nature géographique de la variabilité.

En ce qui concerne les autres os longs du membre supérieur, le radius et l'ulna semblent morphologiquement homogènes sur l'ensemble de la zone de répartition néandertalienne. Les observations de Nara (1994) montrent, par contre, une répartition similaire de la forme du bord axillaire de la scapula, avec des gouttières uniquement dorsales en Europe occidentale, et des gouttières doubles et dorsales en quantités presque égales à Krapina. Au Proche-Orient, les proportions de gouttières doubles sont intermédiaires. Ces observations semblent confirmer la distinction entre Néandertaliens d'Europe occidentale

et d'Europe centrale proposée par Weinert (1936) et Smith & Trinkaus (1991), mais les restes trouvés sur le pourtour de la Méditerranée sont trop rares ou trop fragmentaires pour apporter des éléments de vérification à l'hypothèse d'un groupe méditerranéen.

Les Néandertaliens classiques paraissent également se subdiviser en deux groupes. Ils sont en effet relativement homogènes dans le Sud-Ouest de la France où les fossiles de La Chapelle-aux-Saints, de Combe-Grenal, de La Ferrassie, de La Quina, du Régourdou, et de Saint-Césaire sont très proches morphologiquement, en dépit de leurs différences d'âge géologique parfois importantes, alors que les Néandertaliens de Spy et de Néandertal montrent, par rapport aux précédents, une tubérosité deltoïdienne un peu particulière. Elle est très étroite, peu proéminente et totalement déplacée sur la face latérale de l'os.

La variabilité néandertalienne se révèle donc en premier lieu par la subdivision du groupe en Néandertaliens d'Europe et en Néandertaliens du Proche-Orient. Selon l'hypothèse émise par Vandermeersch (1985), cette différenciation morphométrique pourrait s'expliquer par une évolution séparée dans des milieux différents, suite à la migration vers le Proche-Orient de Prénéandertaliens européens.

Sur la base de la morphologie du bord médial de la palette humérale, les Néandertaliens d'Europe se subdivisent en Néandertaliens classiques et méditerranéens. Cette dernière distinction pourrait s'expliquer par la différence climatique existant, selon Higgs (1961), Renault-Miskovski (1986) et Cordy (1992) notamment, entre ces deux zones. Ces différences climatiques, en se répercutant sur le milieu, peuvent expliquer des différences morphologiques, qui s'accompagnent peut-être de différences fonctionnelles et comportementales.

Plus localement, dans les sites ayant livré plusieurs sujets, on observe des similitudes entre les individus. À La Ferrassie et à Spy, les humérus adultes présentent une angulation à ouverture médiale en vue antérieure, et dans le second site, une tubérosité deltoïdienne à trois crêtes. À Krapina, le pourcentage de perforations oléocrâniennes, déjà élevé chez les Néandertaliens en général, est remarquable, et à Shanidar, le bord interosseux du radius est particulièrement développé. Cette variabilité locale est délicate à expliquer, d'abord parce que les caractères communs entre les sujets sont eux-mêmes difficiles à interpréter, mais également parce que les individus proviennent d'époques différentes

ou que leur contemporanéité est discutable en raison des limites imposées par les systèmes de datation actuels. Certains de ces caractères pourraient avoir un déterminisme, ou tout au moins des conséquences fonctionnelles, d'autres pourraient être de nature génétique, ces hypothèses n'étant pas mutuellement exclusives. Les caractères morphologiques communs pourraient s'expliquer par des liens génétiques ou des modes de vie proches, mais cette explication est plus difficile à soutenir dans l'hypothèse où les sujets découverts dans un même site sont éloignés dans le temps comme à Krapina ou à Shanidar.

Des travaux relativement récents, basés sur les restes archéologiques et faunistiques, ont conduit à proposer des hypothèses quant à l'importance réduite des déplacements populationnels chez les Néandertaliens (Marks & Friedel, 1977; White, 1982, 1983; Geneste, 1985; Lieberman, 1993; Lieberman & Shea, 1994; ...). Ainsi, les travaux de Geneste (1985) sur l'approvisionnement en matières premières montrent que les déplacements des Néandertaliens étaient plus faibles que ceux des Hommes du Paléolithique Supérieur. Les travaux de Lieberman (1993) et Lieberman & Shea (1994) ont montré qu'au Proche-Orient, les Néandertaliens de Kébara occupaient le site de façon continue alors que les Moustériens morphologiquement modernes de Qafzeh occupaient le site de manière plus saisonnière. Il est possible qu'une faible mobilité des Néandertaliens, et donc des flux génétiques réduits soient un élément d'explication à retenir pour expliquer la variabilité observée au niveau local.

5. CONCLUSION

L'étude du membre supérieur confirme les différences existant entre les Néandertaliens d'Europe et du Proche-Orient, déjà mises en évidence par les caractères crâniens. Cette distinction se confirme également par la morphologie du bord médial de la palette humérale, les Néandertaliens du Proche-Orient présentant un bord aigu, et les Néandertaliens « classiques » d'Europe occidentale présentant un bord émoussé. Sur ce critère, un troisième groupe se révèle parmi les Néandertaliens d'Europe, les Néandertaliens méditerranéens, répartis d'Espagne à la Croatie, et qui présentent les deux morphologies. Les Néandertaliens « classiques », malgré une

large répartition chronologique, sont très homogènes dans le Sud-Ouest de la France, alors que les Néandertaliens adultes du nord de l'Europe, Spy et Néandertal, se distinguent des précédents par une tubérosité deltoïdienne de forme particulière. Cette variabilité générale pourrait s'expliquer par des différences climatiques entre ces régions.

À un niveau plus local, les individus provenant d'un même site présentent généralement des caractères communs. Ceux-ci s'expliquent vraisemblablement par l'interaction entre des facteurs génétiques et environnementaux. Ces observations, chez des individus parfois éloignés dans le temps, trouvent peut-être leur explication dans un flux génétique réduit en raison de déplacements de faible amplitude chez les Néandertaliens.

Il existe bien entendu de larges étendues géographiques formant la transition entre ces zones qui n'ont livré, dans le meilleur des cas, que des restes rares ou fragmentaires. Seules de nouvelles découvertes ou des études portant sur d'autres parties du squelette permettront de vérifier et d'affiner notre perception de la variabilité néandertalienne.

Remerciements

Je tiens à remercier les nombreuses personnes qui ont autorisé l'étude des fossiles, ainsi que la « Irene Sala Levi Care Archaeological Foundation » et le Fond National de la Recherche Scientifique (Belgique) pour leur aide financière.

Bibliographie

- BABA H. & ENDO B., 1982. Postcranial skeleton of the Minatogawa man. *In* : H. Suzuki & K. Hanihara (éd.) : *The Minatogawa Man*. Tokyo, University of Tokyo Press : 89–102.
- BASABE J. M., 1966. El humero premusteriense de Lezetxiki (Guipuzcoa). *Munibe*, **18** : 13–31.
- BORDES F., LAVILLE H. & PAQUEREAU M., 1966. Observations sur le Pléistocène supérieur du gisement de Combe-Grenal (Dordogne). *Act. Soc. Linn. Bordeaux*, série B, **10**, **103** : 3–19.
- BRACE C. L., 1964. The fate of the "classic" Neanderthals: a consideration of Hominid catastrophism. *Curr. Anthrop.*, **5** (1) : 3–43.
- BROSE D. S. & WOLPOFF M. H., 1971. Early Upper Paleolithic man and late Middle Paleolithic tools. *Am. Anthrop.*, **73** : 1156–1194.
- CONDEMI S., 1988. A review and analysis of the Riss-Würm Saccopastore Skulls. Can they provide evidence in regard to the origin of Near Eastern Neandertals? *In* : M. Otte (éd.) : *L'Homme de Néandertal*, vol. 3 : *L'anatomie*. Colloque de Liège. Liège, ERAUL : 39–48.
- CORDY J.-M., 1992. Apport de la paléomammalogie à la paléoanthropologie. *In* : M. Toustaint (éd.) : *Cinq millions d'années d'aventure humaine*. Liège, ERAUL, **56** : 77–94.
- DE LUMLEY M. A., 1973. *Anténéandertaliens et Néandertaliens du bassin méditerranéen occidental européen*. Études Quatern., mém. n° 2. Univ. de Provence, 626 p.
- ENDO B., 1971. Some characteristics of the deltoid tuberosity of the humerus in the West Asian and European "classic" Neandertals. *J. Anthropol. Soc. Nippon*, **79** : 249–258.
- ENDO B. & KIMURA T., 1970. Postcranial skeleton of Amud Man. *In* : H. Suzuki & F. Takai (éd.) : *The Amud man and his cave site*. Tokyo, Academic Press : 231–406.
- GENESTE J. M., 1985. *Analyse lithique d'industries moustériennes du Périgord : une approche technologique du comportement des groupes humains au Paléolithique moyen*. Thèse Université Bordeaux I, 567 p.
- GIACOBINI G. & DE LUMLEY M. A., 1984. Les Néandertaliens de la Caverna delle Fate (Finale, Ligurie italienne). *C.R. Acad. Sci. Paris, Série II*, **298** : 151–155.
- GLANVILLE E. V., 1967. Perforation of the coronoid-olecranon septum. Humero-ulnar relationships in the Netherlands and Africans populations. *Am. J. Phys. Anthrop.*, n.s., **26** (1) : 85–92.
- GRUN R. G. & STRINGER C. B., 1991. Electron Spin Resonance and the Evolution of Modern Humans. *Archaeometry*, **33** (2) : 153–199.
- HAMBÜCKEN A., 1993. *Variabilité morphologique et métrique de l'humérus, du radius et de l'ulna des Néandertaliens. Comparaison avec l'Homme moderne*. Thèse de doctorat, Université de Bordeaux I, 301 p.
- HEIM J. L., 1982a. *Les hommes de La Ferrassie*, tome II : *Les squelettes adultes*. Archives de l'Institut de Paléontologie Humaine, 38. Paris, Masson, 272 p.
- HEIM J. L., 1982b. *Les enfants néandertaliens de La Ferrassie. Étude anthropologique et analyse ontogénique des Hommes de Néandertal*. Paris, Masson, 169 p.

- HIGGS E. S., 1961. Some pleistocene faunas of the Mediterranean coastal areas. *Proceedings of the Prehistoric Society*, 27 : 144–154.
- HOWELL F. C., 1957. The evolutionary significance of variation and varieties of "Neanderthal" man. *Quarterly rev. of Biol.*, 32 : 330–347.
- HOWELLS W. W., 1978. Position phylétique de l'Homme de Néanderthal. In : *Les origines humaines et les époques de l'intelligence*. Colloque International de la Fondation Singer-Polignac. Paris, Masson, 99 : 217–235.
- LIEBERMANN D. E., 1993. The rise and fall of seasonal mobility among hunter-gatherers: The case of the southern Levant. *Curr. Anthropol.*, 34 : 599–614.
- LIEBERMAN D. E. & SHEA J. J., 1994. Behavioral differences between archaic and modern humans in the levantine Mousterian. *Am. Anthropologist*, 96 : 300–332.
- MAFART B. Y. 1980. *L'abbaye de St-Victor de Marseille. Étude anthropologique de la nécropole des IV^e–VI^e siècles. Paléocologie de l'homme fossile*, 4. Paris, Éditions du C.N.R.S.
- MARKS A. E. & FRIEDEL D. A., 1977. Prehistoric settlement patterns in the Avdat/Aqev area. In : A. E. Marks (éd.) : *Prehistory and paleoenvironments in the Central Negev, Israel*. Dallas, Southern Methodist Univ., Dep. Anthro. : 131–158.
- MARTIN R., 1914. *Lehrbuch der Anthropologie*. Stuttgart, Jena Verlag von Gustav Fischer, 1181 p.
- MELLARS P., 1986. A new chronology for the French Mousterian period. *Nature*, 322 : 410–411.
- MERCIER N., 1992. *Apport des méthodes radionucléaires de datation à l'étude du peuplement de l'Europe et du Proche-Orient au cours du Pléistocène Supérieur*. Thèse de doctorat, Université de Bordeaux I, 107 p.
- MERCIER N., VALLADAS H., JORON J. L., REYSS J. L., LEVÊQUE F. & VANDERMEERSCH B., 1991. Thermoluminescence dating of the late Neandertal remains from Saint-Césaire. *Nature*, 351 : 737–739.
- NARA T., 1994. *Étude de la variabilité de certains caractères métriques et morphologiques des Néandertaliens*. Thèse de doctorat, Université de Bordeaux I, 221 p.
- RENAULT-MISKOVSKI J., 1985. *L'environnement au temps de la Préhistoire*. Paris, Masson, 183 p.
- SENYUREK M., 1959. A further note on the Paleolithic Shanidar infant. *Anatoria Revue Annuelle d'Archéologie*, 2 : 111–121.
- SERGI S., 1931. Le crâne Néandertalien de Saccopastore (Rome). *L'Anthropologie*, 41 : 241–247.
- SERGI S., 1932. Some comparisons between the Gibraltar and Saccopastore skulls. In : *Proc. First Int. Congr. Prehist. and Protohist. Sciences* : 50–52.
- SMITH F. H., 1976. *The Neandertal remains from Krapina: A descriptive and comparative study*. Report of Investigation, 15. Knoxville, University of Tennessee, 359 p.
- SMITH F. H., 1983. Behavioural interpretation of changes in craniofacial morphology across the archaic/modern *Homo sapiens* transition. In : E. Trinkaus (éd.) : *The mousterian Legacy*. Oxford, B.A.R. Intern. Ser. : 141–163.
- SMITH F. H. & TRINKAUS E., 1991. Les origines de l'Homme moderne en Europe centrale. Un cas de continuité. In : J. J. Hublin & A.-M. Tillier (éd.) : *Aux origines d'Homo sapiens*. Paris, PUF : 291–328.
- STRINGER C., HUBLIN J. J. & VANDERMEERSCH B., 1984. The origin of anatomically modern humans in Western Europe. In : F. H. Smith & F. Spencer (éd.) : *The origins of modern humans. A world survey of the fossil evidence*. New York, Alan R. Liss : 51–135.
- SUZUKI H., 1970. The skull of the Amud man. In : H. Suzuki & F. Takai (éd.) : *The Amud man and his cave site*. Tokyo, University of Tokyo Press : 123–206.
- THOMA A., 1965. La définition des Néandertaliens et la position des hommes fossiles de Palestine. *L'Anthropologie*, 69 : 519–534.
- THOMA A., 1975. Where Spy fossils evolutionary intermediates between Classic Neandertal and modern man? *J. Hum. Evol.*, 4 : 387–410.
- THOMA A., 1985. *Éléments de Paléanthropologie*. Université Catholique de Louvain, Institut Supérieur d'Archéologie et d'Histoire de l'Art, Document de travail n° 18, 229 p.
- TILLIER A.-M., 1982. Les enfants néandertaliens de Devil's Tower (Gibraltar). *Zeitschrift für Morph. und Anthrop.*, 73 (2) : 125–148.
- TRINKAUS E. 1983. *The Shanidar Neandertals*. New York–London, Academic Press, 502 p.

- TRINKAUS E., 1986. The Neandertals and modern human origins. *Ann. Rev. Anthropol.*, **15** : 193–218.
- VALLADAS H., CHADELLE J. P., GENESTE J. M., JORON J. L., MEIGNEN L. & TIXIER P. J. 1987. Datations par la thermoluminescence de gisements moustériens du sud de la France. *L'Anthropologie*, **91** : 221–235.
- VALLADAS H., VALLADAS G., BAR-YOSEF O. & VANDERMEERSCH B., 1991. Thermoluminescence dating of Neanderthal and early modern humans in the Near East. *Endeavour*, **15** (3) : 115–119.
- VANDERMEERSCH B., 1965. Position stratigraphique et chronologique des restes humains du Paléolithique moyen du Sud-Ouest de la France. *Ann. Paléont. (Vert.)*, **51** : 69–126.
- VANDERMEERSCH B., 1981a. *Les Hommes fossiles de Qafzeh (Israel)*. Paris, Éditions du C.N.R.S., « Cahiers de Paléontologie humaine », 319 p.
- VANDERMEERSCH B., 1981b. Les premiers *Homo sapiens* du Proche-Orient. In : *Les processus de l'Hominisation*. Colloque intern. 599, Paris, C.N.R.S. : 97–103.
- VANDERMEERSCH B., 1985. The Origin of the Neandertals. In : E. Delson (éd.) : *Ancestors: The Hard Evidence*. Proceedings of the Symposium held at the American Museum of Natural History. New York, Alan R. Liss Inc. : 306–309.
- VANDERMEERSCH B., 1987. Homogénéité ou hétérogénéité des Néandertaliens. In : G. Giacobini (éd.) : *Hominidae*. Proceedings of the Second International Congress of Human Paleontology. Milan, Edit. Jaca Book : 311–317.
- VANDERMEERSCH B., 1988. L'extinction des Néandertaliens. In : M. Otte (éd.) : *L'Homme de Néandertal. L'extinction*. Colloque de Liège. Liège, ERAUL, **37** : 11–21.
- WEINERT H., 1936. Der Urmenschadel von Steinheim. *Zeit. f. Morphol. und Anthropol.*, **XXXV**, H. 3 : 463–518.
- WHITE R., 1982. Rethinking the Middle/Upper Paleolithic transition. *Curr. Anthropol.*, **23** : 169–192.
- WHITE R., 1983. Changing land-use patterns across Middle/Upper Paleolithic transition: the complex case of the Périgord. In : E. Trinkaus (éd.) : *The mousterian Legacy*. Oxford, B.A.R. Intern. Ser. : 113–121.

Adresse de l'auteur :

Anne HAMBÜCKEN
 Université de Bordeaux I
 Laboratoire d'Anthropologie
 Avenue des Facultés
 F-33405 Talence cedex (France)