

LES METHODES D'APPROCHE DE L'EVOLUTION BIOLOGIQUE DE L'HOMME

D. FEREMBACH

A Madame le Pr. I. Schwidetzky en sincère et amical
hommage pour son anniversaire

L'évolution humaine est maintenant un fait reconnu par la quasi totalité des spécialistes. A la base de cette certitude se trouvent évidemment les nombreuses découvertes de fossiles humains ou pré-humains, découvertes encore malgré tout très insuffisantes. Petit à petit, le puzzle des différentes étapes se reconstitue. Petit à petit aussi, les méthodes d'approche s'affinent et se diversifient, un appel plus grand est fait à des disciplines annexes: démographie, pathologie, biométrie et statistiques, écologie, génétique, etc... qui, à côté de l'examen morphologique et morphométrique, indispensable à toute étude sur l'évolution, contribuent à préciser certains aspects de cette dernière et aussi à déterminer les processus à son origine.

PALÉODÉMOGRAPHIE

Parmi les disciplines auxiliaires sur lesquelles l'Anthropologie peut s'appuyer pour étayer ses travaux se trouve la Paléodémographie.

Mais les conclusions de cette science ne doivent être retenues qu'avec prudence, un certain nombre de postulats étant à leur base. La détermination du sexe et de l'âge en particulier, n'est pas sans source d'erreurs. De plus, est-on sûr de l'homogénéité de la population, du fait que des émigrants, des envahisseurs ne sont pas venus s'ajouter. N'est-on pas en présence d'un groupe de sépultures particulières: champ de bataille, sépultures de chefs ou pour des périodes historiques, couvents; le gisement n'a-t-il pas été remanié, etc...

Inversement, certains individus n'ont-ils pas été enterrés en un autre endroit: guerriers ou chasseurs morts hors du village, enfants inhumés dans des sépultures particulières hors du village, sous le sol d'habitation, ou rituellement dans des murs lors de la construction des maisons: la terre aussi, par son acidité, n'a-t-elle pas détruit les os plus fragiles d'enfants ou de vieillards, perturbant la table de mortalité, le calcul de la probabilité de survie.

Toutes ces incertitudes étant levées, on peut esquisser le profil démographique de la population fossile.

Comme base de comparaison, on dispose de différentes publications de l'ONU: „schémas de variation de la mortalité selon l'âge et le sexe, tables types de mortalités pour les pays sous-développés“

(1956), „méthodes de projections démographiques par sexe et par âge“ (1958), „mortalité foetale, mortalité des enfants du premier âge et mortalité des jeunes enfants“, t. I (1954) et t. II (1955), etc... tables partant de l'hypothèse d'une population stationnaire ne croissant ni ne décroissant dans le temps. Cette hypothèse exclut les alea d'une épidémie qui, surtout dans un petit groupe isolé, peut provoquer de véritables ravages, perturber même le génome moyen de la population: elle exclut aussi une diminution du taux de mortalité (mais ce facteur n'a pas dû se manifester beaucoup aux époques qui nous intéressent) on encore une plus grande fécondité de la population, augmentation due, par exemple, à l'amélioration des conditions de vie ou à l'abandon de coutumes conduisant à l'infanticide, coutumes dictées en général par des raisons économiques, par l'impossibilité de nourrir plus d'un certain nombre d'enfants: c'est le cas des Bochimans tuant l'enfant naissant avant que le précédent ne soit sevré (C. G. Seligman 1935), de certaines tribus australiennes chez qui il n'est admis qu'un seul enfant par famille, ou encore des Touareg qui, autrefois, abandonnaient pendant quelques jours les nouveaux-nés (en partie pour des raisons magiques); seuls les plus résistants survivaient à ce régime sévère.

Ces tables sont néanmoins d'une grande utilité, surtout celles correspondant aux pays sous-développés dont les populations fossiles se rapprochent démographiquement le plus. Lorsque la série est suffisamment importante, on constate en effet une forte mortalité (d'origine en majorité génétique) à laquelle succède une mortalité infantile (c'est à dire jusqu'à un an) encore élevée, bien que souvent moins que la précédente, et pour laquelle c'est le milieu social, l'hygiène, qui interviennent le plus; un autre cap critique pour l'enfant est le sevrage: il se pratique à des âges variés suivant les populations, parfois à 3 ou 4 ans seulement, comme chez les Bochimans. A Taforalt, gisement épipaléolithique marocain, M. J. Poitrat-Targowla (1962) a noté sur les dents un grand nombre de dysplasies; leur localisation plus fréquente sur certaines lui a permis de définir un moment critique pour la survie de l'enfant se situant entre 18 et 24 mois; cet âge devait correspondre au sevrage du jeune, à son adaptation à la nourriture tribale.

Le sex-ratio ou masculinité ne peut être appréhendé dans les séries fossiles qu'au stade tertiaire, c'est à dire à l'âge adulte. Et encore, faudrait-il que l'on soit sûr de la détermination sexuelle des squelettes, de l'inhumation de tous les individus et sans distinction sexuelle, etc... Il est bien évident que dans le cas de séries anciennes, ni la masculinité primaire (taux des garçons par rapport à celui des filles à la conception), d'ailleurs très mal connue encore actuellement, ni la masculinité secondaire (ce même taux, mais à la naissance), ne peuvent être relevées. En ce qui concerne cette dernière, on sait qu'elle avoisine 105 à 107: dans les populations actuelles de forte densité, il naît en moyenne 105 à 107 garçons pour 100 filles. Mais plusieurs facteurs interviennent par la suite pour faire varier ce nombre. En particulier, la mortalité différentielle suivant l'âge et le sexe influe sur ce taux. Ainsi, dans les pays de grande densité de population et possédant suffisamment de ressource, on constate dès la naissance une surmortalité masculine, de sorte que l'excès d'hommes observé à la naissance décroît peu à peu et finit par être remplacé par un plus grand nombre relatif de femmes. En France, par exemple, l'équilibre a été atteint vers 35—39 ans en 1959 (L. Henry et R. Pressat 1959), alors que la même année, c'est à 20 ans qu'il a été observé en URSS. Pour d'autres pays, on constate des âges variables, plus tardifs, par exemple, en Belgique qu'en France, plus précoces en Angleterre ou en Allemagne. Par contre, dans les pays sous-développés, une surmortalité féminine s'installe en général, à partir d'un an: elle est due principalement à une moindre résistance des fillettes à diverses affections, puis, à partir de la puberté, aux accidents de grossesses et d'accouchements.

Compte tenu de ces remarques, on devrait s'attendre à trouver plus d'hommes que de femmes dans les séries fossiles: en réalité, une grande variabilité s'observe dans les résultats et ceci est, en fait, normal. Même si l'on néglige les incertitudes inhérentes au gisement quant à l'inhumation de tous les individus, il ne faut pas oublier que, tout au moins jusqu'au Néolithique, les populations préhistoriques formaient le plus souvent des isolats ne comportant que peu de personnes. On sait que de tels groupements sont particulièrement sensibles à l'influence de divers facteurs, génétiques (dérive génétique, mortinatalité, fécondité différentielle, etc...), sociaux, liés au milieu, etc... qui peuvent modifier de façon imprévisible, d'une génération à l'autre, la proportion des sexes. On peut ajouter aussi la possibilité de lignées donnant naissance à des enfants appartenant surtout à un sexe, pour lesquelles l'on n'exclut pas la possibilité d'un facteur héréditaire.

Un exemple de l'anarchie pouvant se manifester en peu de temps dans la distribution des sexes dans une petite population a été donnée par J. Sutter et L. Tabah (1951) à propos des Samaritains vivant à Naplouse (Jordanie). „En 1855, ils étaient 195: 65 hommes et 130 femmes; en 1872, 135: 80 hommes et 55 femmes; en 1881, 160: 98 hommes et

62 femmes“. En règle, il semble qu'au-dessous d'un effectif de 10.000 individus le taux de masculinité ne corresponde plus aux normes courantes. Ainsi, alors que pour 76.235 habitants de l'Afrique occidentale, il a été trouvé un taux de 102,2 on constate que, pour la Guinée seule, avec 7.099 sujets recensés, il s'abaisse à 96,2 alors que pour le Togo, avec 4883, il atteint 110,3 (Ministère de la France d'Outre-Mer, Juin 1953).

Il ne faut pas oublier aussi que les séries fossiles groupent en général plusieurs générations: le taux de masculinité que l'on obtient n'est donc qu'une valeur moyenne de celui de plusieurs générations.

Comme nous l'avons déjà écrit par ailleurs (D. Ferebach 1964), dans l'état actuel de nos connaissances, la notion de masculinité ne nous apporte aucun renseignement sûr tant sur la biologie que sur la vie sociale des Hommes fossiles. Néanmoins, il convient de noter ce caractère; des recherches ultérieures permettront peut-être de l'utiliser.

Avant de terminer ce paragraphe sur la démographie, je signalerai les travaux de J. L. Angel (1969) et T. D. Stewart (1970) sur la symphyse pubienne: le dénombrement des sillons, des fossettes, situés sur la surface postérieure permettrait une estimation de la fécondité des femmes, du nombre d'enfants nés (mais non de la fertilité, concept correspondant aux enfants vivants, ceci ne pouvant être déduit que dans les cas exceptionnels où l'on dispose de sépultures familiales). Néanmoins, le bien fondé de ce diagnostic mériterait, comme le souligne T. D. Stewart lui-même (1970), d'être précisé à partir d'un plus grand nombre de bassins actuels.

PATHOLOGIE ET GÉNÉTIQUE

La paléopathologie est évidemment limitée aux renseignements apportés par l'examen des os. Un vaste domaine de la pathologie des Hommes fossiles restera donc toujours inconnu. Néanmoins, les quelques observations possibles peuvent se révéler riches en enseignements divers touchant l'état sanitaire de la population, certaines de ses coutumes, le degré d'endogamie, etc... Elles peuvent informer sur les causes de mortalité, chez les adultes en particulier, sur certains aspects du profil démographique sur la disparition possible du groupe ou son évolution. Ainsi, à Taforat (D. Ferebach, 1953), j'ai constaté la présence de nombreuses *spina bifida*, certainement la forme *occulta*, la forme *aperta* étant incompatible avec la vie. Selon Shamburov (in R. R. Gates 1952), la *spina bifida occulta*, liée à un gène dominant, serait la forme hétérozygote dont la *spina bifida aperta* serait la contrepartie homozygote. La transmission selon un mode autosomique dominant a été confirmée par S. J. Amuso et H. J. Mankin (1967) à partir de l'examen d'une famille suivie pendant trois générations. La grande fréquence de cette anomalie dans cette série implique que la forme homozygote ne devait non plus pas être rare, entraînant la mort

jeune de ses porteurs et accroissant de ce fait la mortalité infantile dans cette population vraisemblablement endogame.

Sous cette forme, la pathologie nous conduit à l'application des données génétiques à l'étude des formes fossiles. La fréquence d'un caractère, d'une anomalie dont on connaît le mode d'hérédité, leur répartition dans le temps lorsque l'on dispose de restes humains correspondant à une certaine durée d'occupation du gisement, peuvent donner des indications sur le degré d'isolement de la population étudiée; elle peut aussi apporter des renseignements sur l'hérédité même de ce caractère, sa liaison ou non avec le sexe, etc. . . .

La présence avec une certaine fréquence de fractures, de coups, sur le crâne ou les os du squelette post-céphalique, affectant particulièrement les sujets masculins, peut suggérer une population belliqueuse chez qui la mortalité masculine était accrue par ces meurtres.

D'autres manifestations pathologiques font penser à une insuffisance alimentaire ou encore à l'action d'un parasite. Ainsi, la *cribra orbitalia* est due à une hypertrophie et une hyperplasie du diploë de la voûte orbitaire; elle est associée à un frontal et des pariétaux plus épais, à une table externe de la voûte orbitaire d'aspect plus ou moins spongieux, l'orbite gauche étant particulièrement affectée, et, parfois, au développement de trabeculae ostéophysiques. Cette anomalie peut avoir une origine multiple; une déficience nutritionnelle, et plus particulièrement, une insuffisance en fer due à l'alimentation peut en être responsable; un ictère hémolytique, une hypoxémie chronique ont aussi été incriminés; la sicklémie (anémie falciforme) ou la thalassémie (autre anomalie hémoglobinique) interviendraient de leur côté. (Rappelons qu'il existe une forte corrélation entre les zones impaludées à *plasmodium falciparum* et les régions à forte fréquence en sicklémie, de sorte que l'on admet un avantage sélectif pour les porteurs hétérozygotes d'hématies falciformes, ceux-ci résistant mieux au paludisme). Enfin, des affections touchant les glandes lacrimales ou le conduit lacrymal nasal ou encore la cavité nasale pourraient aussi provoquer des *cribra orbitalia* (A. S. Knip, 1971, P. P. Hengen, 1971).

Il n'est évidemment pas question de passer en revue toutes les formes de pathologie et leur apport dans l'étude de l'Homme fossile, apport pouvant déboucher aussi sur des aperçus culturels et sociaux, comme par exemple la constatation de trépanations, de polytraumatisés n'ayant pu survivre que grâce au soin de leur entourage ou encore l'avulsion systématique des incisives supérieures telle qu'elle est observée chez les ibéromaurusiens d'Afrique du Nord. Mon propos était seulement d'en souligner l'importance pour l'étude de l'évolution biologique de l'Homme.

DESCRIPTION DES PIÈCES

La démarche principale à la base de toute étude paléanthropologique consiste à bien connaître les pièces. L'âge et le sexe étant précisés, une descrip-

tion tenant compte autant des données métriques que des caractères descriptifs est primordiale. Il est symptomatique d'ailleurs de constater que les chercheurs qui veulent abandonner toute idée typologique ou ne parler que de populations, malgré eux, définissent ces dernières en termes qui ne diffèrent pas de la nomenclature traditionnelle (par exemple: Blancs, Noirs, ou utilisent des désignations géographiques ou nationales dont la validité scientifique peut être discutée. Une autre tendance actuelle consiste à ne considérer que les traits mesurables et à trop faire confiance à l'ordinateur (dont l'utilité, par ailleurs, est incontestable) pour tirer des conclusions.

Un seul exemple illustrera l'importance de certains détails morphologiques. Lors de l'étude de l'enfant moustérien du Pech-del'Azé j'ai pu constater que „très peu de mesures et d'indices de ce fossile différent de ceux des enfants modernes . . . Seul, l'indice de hauteur-longueur n'entre pas dans les marges de variation des enfants modernes; et encore, la différence n'est pas très forte et pourrait éventuellement disparaître avec un échantillon comparatif plus important“ (D. F e r e m b a c h, 1969). Pour la face, j'ai noté une grande largeur interorbitaire, un indice orbitaire élevé, un nez large, par rapport aux enfants blancs actuels d'âge comparable.

Les caractères morphologiques, par contre, se sont révélés beaucoup plus intéressants pour définir les affinités de ce fossile. J'ai ainsi observé la présence d'une ébauche de torus sus-orbitaire et de constriction post-orbitaire, la disposition en-dessous (et non au-dessus) du bord supérieur des arcades sus-orbitaires des points fronto-temporaux, une suture nasofrontale bas située par rapport au bord supérieur de l'orbite, un *planum nuchale* de l'occipital plus redressé, plus plat, sans les bombements caractéristiques formés par les bosses cérébelleuses; une ébauche de chignon et de torus se perçoit.

J'ai aussi noté les détails suivants: „Le bord supérieur du temporal est allongé, presque rectiligne; l'écaïlle est basse et relativement petite. Il existe néanmoins une légère incisure préangulaire. La portion mastoïdienne, relativement à la portion écaïlleuse, se montre plus développée. La suture occipito-temporale présente un dessin assez rectiligne. Certains aspects du tympanal, en particulier dans son bord postérieur, du rocher (légère angulation avec le tympanal, développement, aplatissement du tiers médian en vue interne, *eminencia arcuata* plus accentuée), la largeur de la racine et du début subsistant de l'arcade zygomatique dont le bord supérieur se dispose en-dessous de la ligne de Francfort (l'inverse se produit, le plus souvent, chez les Hommes modernes), rappellent aussi les Néandertaliens.“

„De la face, nous retiendrons le vaste espace interorbitaire et les orbites arrondies et élevées, disposées moins frontalement, la morphologie et la disposition des apophyses orbitaires des malaires qui sont robustes et en retrait par rapport au nasion avec une face externe large et plate sur toute sa hauteur, sans rétrécissement au voisinage du fron-

tal, avec un bord orbitaire aigu et rectiligne et une apophyse marginale à peine soulignée; les malaïres droit et gauche convergent légèrement vers le bas et vers l'avant; le palais se rapproche de la forme upsiloïde et les bords alvéolaires descendent en pente du côté lingual."

„A côté de ces traits indiquant une parenté néandertalienne certaine, nous en avons noté d'autres que ce fossile partage avec les Prénéandertaliens et *Homo sapiens*: l'absence de prognathisme total (ce caractère n'est que faiblement marqué sur le crâne de Steinheim), la présence de bosses et de fosses canines, la position de l'inion au-dessous de l'opisthocranion, la forme du crâne qui, en *norma posterior*, ne présente pas l'aspect bombé et sensiblement circulaire des Néandertaliens, l'existence du type à „flexion“ du maxillaire, peut-être aussi le développement relatif du massif facial par rapport au massif cérébral, à moins que, par ce caractère, il ne se rapproche surtout des Prénéandertaliens, l'âge du sujet, le manque de données de comparaison, ne permettant pas de préciser ce point."

„L'aspect du front qui, bien que développé, ne présente pas la verticalité ni le bombement antérieur observé chez les enfants actuels ainsi que les bosses frontales plus effacées évoquent davantage les Prénéandertaliens. L'aplatissement de la base du crâne et l'angulation que forment vers l'avant les maxillaires droit et gauche apparaissent intermédiaires entre les Néandertaliens et *Homo sapiens*."

„Plus proches de ces derniers semble le développement de la hauteur sous-nasale. Mais, surtout en ce qui concerne ce dernier caractère, il est très vraisemblable qu'une telle conclusion ne se serait plus appliquée à l'individu adulte; l'ébauche de *torus* sus-orbitaire que présente ce crâne laisse supposer le développement d'une forte glabelle au cours de la croissance et la formation corrélatrice d'une dépression sous-glabellaire accusée."

„L'étude de la mandibule m'a fait aboutir à des constatations comparables et j'en ai conclu: „Cet enfant moustérien possède, plus ou moins développés en raison de son jeune âge, un certain nombre de traits propres aux Néandertaliens classiques, mais non tous ceux qui les caractérisent. Quelques-uns indiquent une morphologie intermédiaire avec celle de *Homo sapiens*; d'autres se retrouvent chez ces derniers et chez les Prénéandertaliens, tel l'Homme de Steinheim."

„En définitive, plus encore qu'avec les Néandertaliens classiques, c'est aux Prénéandertaliens que ce fossile s'apparente.“ (D. F e r e m b a c h 1969).

Cette longue remarque ne signifie pas que je rejette toute autre forme d'investigation, en particulier les caractères métriques et l'usage des tests statistiques qu'ils autorisent. J'en utilise pour ma part un certain nombre qui me permettent de confirmer ou au contraire d'infirmer une hypothèse ou une conclusion.

Car, une fois que tous les renseignements métriques et descriptifs ont été collectés sur une pièce fossile ou une série, plusieurs questions attendent encore une réponse: à quoi ressemble-t-elle, la série est-elle homogène?

Parmi les nombreux tests à la disposition des chercheurs, je citerai les fonctions discriminantes permettant, par exemple, de séparer les crânes appartenant à des types raciaux différents ou, si l'on préfère, à des populations différentes. Une telle fonction a été établie par R. K n u s s m a n n (1963) pour distinguer les crânes masculins cromagnoïdes des crânes méditerranéens. Six caractères ont été retenus: quatre métriques et deux descriptifs. Soulignons que cette formule ne peut être utilisée que pour les deux types raciaux ci-dessus, elle ne permet pas de préciser si d'autres types raciaux existent à l'intérieur de la série. Il faut remarquer aussi que ces équations ne sont applicables, en général, que pour les séries appartenant à la même population générale d'où les échantillons pour établir la fonction ont été tirés. Un exemple de ce fait est apporté par le travail de W. H. B i r k b y (1966). Cet auteur, dans le but de préciser les affinités de crânes d'Indiens d'Amérique et d'Eskimos du Labrador avait utilisé les équations publiées par E. G i l e s et O. E l l i o t (1962) pour les crânes de Noirs, de Blancs et d'Indiens américains. C'est alors que la constatation ci-dessus s'était imposée à lui car, dans 35,6 % des cas, les crânes d'Indiens ont été mal classés soit parmi les Blancs américains, soit parmi les Noirs. L'emploi des ellipses équiprobables, dont la base est l'établissement du nuage de points visualisant la liaison existant entre deux caractères, a été introduit en Anthropologie par E. D e f r i s e - G u s e n h o v e n (1955, 1961). Son domaine d'application le plus fréquent se rencontre dans l'étude des dents, mais il n'est pas le seul. Ce test permet d'isoler, dans une série, des individus n'y appartenant pas; l'école belge a adopté comme convention que le taux d'éloignement supérieur à 95 % correspondait à une différence significative, la probabilité étant évidemment d'autant plus forte que le pourcentage augmente.

Comme exemple d'utilisation des ellipses, je citerai le travail de H. B r a b a n t et F. T w i e s s e l m a n n (1964) sur l'évolution des dents des Paranthropiens aux Hommes actuels, en passant par les Archanthropiens, les Néandertaliens et les Hommes du Paléolithique supérieur. Pour tracer ces ellipses équiprobables, ces auteurs ont pris comme série de références les dents d'une centaine de crânes complets provenant d'un cimetière d'âge franc, celui de Coxyde, en Belgique. Ils ont constaté, en particulier, que „la réduction des dimensions est la plus grande pour les prémolaires, puis pour la 3ème et la 2ème molaire; la première molaire suit, puis la canine, tandis que les incisives sont, de toutes les dents, celles dont la taille a le moins diminué."

„La réduction a affecté le diamètre vestibulo-lingual des prémolaires et le diamètre mésio-distal de telle façon que le diamètre vestibulo-lingual des prémolaires des deux mâchoires a diminué dans des proportions à peu près égales à celles du mésio-distal. La réduction est aussi du même ordre pour les deux diamètres des molaires, cependant, la 3ème

molaire montre une réduction légèrement plus grande du diamètre mésio-distal.

Avec les ellipses équiprobables, nous avons un premier exemple de calcul d'un taux d'éloignement (qui d'ailleurs peut s'étendre à trois variables). D'autres taux d'éloignement ont aussi été établis. Nous passerons sur le DD de Czekanowski et le CD de Clark pour insister un peu plus sur le C^2 de Heineke repris et légèrement modifié par Penrose. Ce coefficient qui ne prend pas en considération les corrélations pouvant exister entre caractères, tient compte, pour le calcul du coefficient total, de la part due au format (grandeur) et de celle due à la forme (proportion). Une faible valeur du C^2 permet d'avancer une grande similitude entre les séries comparées.

Cette technique a été utilisée par J. S. Weiner et B. G. Campbell (1964) pour définir la position taxonomique du crâne de Swanscombe et, plus récemment, par A. Thoma (1966, 1969) pour essayer de préciser celle de l'occipital du Paléolithique inférieur trouvé à 50 kms à l'ouest de Budapest dans une carrière de tranvertin près de Vértészöllös; cette pièce était dans un niveau mindélien et associé à des galets retouchés du type choppers. A la suite de ce travail, A. Thoma a conclu que „V.II se montre franchement archanthropien du point de vue anatomique, ainsi que par son épaisseur et aussi en une bonne partie de ses autres caractères métriques. Tous les détails par lesquels il diffère de cet état sont à ramener à un seul facteur: la grandeur de son cerveau“.

Il existe encore bien d'autres mesures du taux d'éloignement entre deux populations. La distance généralisée (ou D^2) de Mahalanobis tient compte des corrélations entre les caractères; si elle est plus rigoureuse que le C^2 , elle est aussi plus difficile à calculer, mais comme en l'appliquant on aboutit sensiblement aux mêmes résultats, on se contente le plus souvent du premier coefficient.

J. Hiernaux (1965) et G. Olivier (1970) ont mis au point deux formules permettant d'introduire des caractères descriptifs et métriques; dans leur application toutefois, il est nécessaire de connaître „la gamme de variation mondiale de la moyenne ou fréquence du caractère,“ (J. Hiernaux 1965) ce qui n'est pas toujours aisé à préciser.

Nous signalerons aussi une mesure de la divergence d'un spécimen par rapport à une population de référence établi par E. Defrise-Gussenhoven (1955).

Les affinités ou au contraire les divergences d'un individu par rapport à une série de base peuvent se tester aussi par la méthode de l'écart réduit, visualisée par un diagramme. Par ce procédé, on rapporte à l'écart type de la série servant de base de comparaison, la différence entre la valeur d'un caractère chez le sujet à comparer et la moyenne correspondante de la série de base; on répète cette opération pour plusieurs caractères. Dans le cas de populations, c'est la différence entre les moyennes que l'on rapporte à l'écart type global des deux populations. Si pour plusieurs caractères la valeur obtenue dépasse les lignes correspondant soit à $+3\sigma$,

soit à -3σ , on peut admettre une différence entre les populations.

Avec l'analyse de la variance, ce sont les moyennes de deux séries ou plus que l'on compare, (le test n'intéressant que la différence entre deux moyennes). On rapporte pour cela la variance entre les groupes à la variance à l'intérieur des groupes et l'on teste l'hypothèse que les deux séries ont été tirées d'une population unique.

Plusieurs types d'analyses factorielles peuvent aussi être utilisés en anthropologie. Ainsi, l'analyse factorielle en composantes principales s'applique lorsque l'on dispose de données statistiques qui ne peuvent se représenter que dans un espace de dimension élevée et que l'on „désire représenter, dans la mesure du possible, ces données statistiques dans un espace de faible dimension, avec le minimum de pertes d'information“ (L. Lebart et J. P. Félou 1971). Ce test qui aboutit à l'établissement d'un ou plusieurs histogrammes, permet de préciser l'homogénéité ou la non homogénéité d'une série.

L'analyse factorielle des correspondances „s'intéresse aux distances entre profils, aussi bien profils des variables que profils des individus. Tandis que la première privilégie les variables, la seconde traite de façon symétrique variables et individus et donne lieu à une représentation graphique ou peuvent être représentés simultanément les proximités entre variables, entre individus et entre variables et individus“ (E. R. Iagolnitzer, 1971).

Nous n'insisterons pas sur certains tests faisant intervenir les caractères descriptifs seuls. Leur défaut majeur est de nécessiter, pour leur application, des traits sous contrôle génétique reconnu; ces derniers se montrent davantage comme des particularités anatomiques se manifestant avec l'alternative: présentes ou absentes (comme les groupes sanguins) (R. J. Berry, 1968, A. S. Knip, 1971 — T. S. Constandse-Westermann, 1972).

IMMUNOGÉNÉTIQUE ET CYTOGÉNÉTIQUE

Périodiquement, des tentatives sont faites pour expliquer toute l'évolution phylétique de l'Homme, en partant des Anthropomorphes, sinon même des Cynomorphes, en tenant compte uniquement des données immunogénétiques et cytogénétiques. Séduisantes, pour les non initiés, ces théories ne résistent pas à un examen un peu sérieux. Une connaissance, même sommaire, des fossiles, de leur morphologie, aurait évité à quelques spécialistes de publier une conclusion hâtive et incompatible avec les faits connus.

C'est ainsi que certains auteurs font intervenir comme unique processus cytogénétique évolutif la fusion robertsonienne (W. R. B. Robertson 1916), oubliant que „le nombre robertsonien... est tout à fait indépendant du nombre basal, car il peut y avoir en même temps des chromosomes qui se soudent et d'autres qui se fragmentent“ (L. Cuénot et A. Tétry; 1951, p. 143). Cette double possibilité, M. G. Manfredi-Ro-

manini (1972) la souligne de son côté lorsqu'il retient comme théories possibles pour „expliquer les relations phylétiques entre les Primates“: „...„2°) (une) augmentation dans le nombre des chromosomes par fission chromosomique [avec la transformation de submétacentrique en chromosome acrocentrique partant d'un caryotype ancestral, avec un nombre de chromosomes probablement = 14 (T o d d. 1967)]; 3°) une évolution par spéciation caractérisée par des mécanismes de stabilisation génétique comme la fusion centrique (W. R. B. R o b e r t s o n 1916) ou l'inversion péricentrique“.

„La 2^e et la 3^e théorie peuvent évidemment être considérées comme un tout en admettant l'hypothèse que les périodes de fissions chromosomiques alternent avec les périodes de stabilisation génétique (M a y r 1969).“

Le nombre et la forme des chromosomes des formes vivantes peuvent donc difficilement être retenus pour conclure à une évolution phylogénétique et s'aventurer à tracer un arbre généalogique. D'autant plus que ces filiations basées sur les données génétiques actuelles ne tiennent pas compte non plus de certains types de mutations qui ont pu se produire au cours des temps, comme les mutations réverses (ou mutations instables), les mutations itératives (ou mutations semblables se manifestant chez des espèces différentes), etc...; elles négligent aussi l'effet sélectif dû à l'environnement qui, lui, incontestablement, a varié au cours des temps et a pu contribuer au maintien ou non d'une mutation. La multiplicité des schémas obtenus à partir de telles données montre d'ailleurs que leur fiabilité est loin d'être certaine.

E. Z u c k e r k a n d l (1964) a insisté, de son côté, sur la quasi impossibilité de mettre en évidence des „marqueurs biochimiques“ aidant à préciser l'histoire évolutive: „l'approche moléculaire n'est à présent possible qu'en relation avec les organismes vivants et n'a de valeur pour l'anthropologie historique seulement dans la mesure où des déductions sur des formes fossiles peuvent être tirées de données sur des formes vivantes“. Car, „...tant de résidus amino-acides peuvent être transformés, tant de chaînes peptidiques brisées, que les produits organiques de l'extraction ne seraient pas reconnaissables en terme de chaîne polypeptidiques originelles. L'extension de la brisure peut varier beaucoup suivant l'âge et les conditions de conservation des restes“.

En ce qui concerne les groupes sanguins, peut-on espérer les déceler un jour avec certitude sur les squelettes fossiles? En tout cas, dans l'état actuel des techniques, cela n'est pas possible, si l'on excepte les identifications faites sur les momies ou des squelettes n'étant pas entrés au contact avec la terre. Dès 1957, en effet, F. P. T h i e m e et C. M. O t t e n ont souligné les difficultés et les aléas d'une telle entreprise. Certaines enzymes bactériennes du sol détruisent de façon spécifique et sélective les groupes sanguins et modifient leur fréquence originelle. De toute façon, seuls les systèmes ABO et Lewis pourraient être décelés et encore chez les seuls individus sécrétants.

Les groupes sanguins ont le mérite d'être des caractères faciles à définir, discontinus, monogéniques et plus aisés à traiter statistiquement. Mais, ils ne permettent pas de trouver les causes de l'évolution et leurs fréquences géniques sont plus sensibles aux fluctuations dans le temps, surtout dans une population de faible densité et endogame, que celles des caractères polygéniques, qui constituent la majorité: la dérive génétique, la fécondité différentielle, la mortalité différentielle, etc... peuvent faire varier la fréquence de tels gènes dans une forte proportion en une génération conduisant même parfois à la disparition de l'un en peu de générations.

On doit souligner, en outre, que l'on ignore encore presque tout du chimisme des groupes sanguins. Un ornithologue a testé récemment le sang de passereaux de la côte californienne avec du sérum humain (renseignement donné par E. S c h r e i d e r). Il a constaté des réactions d'agglutinations montrant l'existence de groupes A, B et O, comme chez l'Homme. Comme chez l'Homme, il a observé aussi une différence dans la fréquence relative de ces groupes suivant les populations de passereaux examinés. On ne peut pour autant affirmer une identité parfaite entre les groupes sanguins des Hommes et des passereaux. Leur chimisme est-il identique? De même, dans les populations humaines actuelles, le chimisme des groupes sanguins est-il identique?

INFLUENCE DU MILIEU

Un grand nombre de travaux ont déjà été publiés sur ce thème; il n'est plus besoin de prouver l'importance du milieu (climat, nourriture, métier, posture, milieu social, altitude, etc...) dans la manifestation d'un caractère. Le milieu, associé à l'hérédité et à la sélection naturelle a été et reste certainement l'un des moteurs principaux de l'évolution. L'environnement peut intervenir, en effet, de multiples façons: il peut contribuer à la modification de la fréquence génotypique d'un caractère, un allèle favorisant ou au contraire défavorisant son possesseur dans un milieu déterminé; ou encore, il peut empêcher la manifestation d'un gène qui, sous certaines conditions devient „muet“ parce que le gène conditionnel, plus sensible à l'influence du milieu, empêche la manifestation du gène qu'il contrôle.¹⁾

Le rôle de l'environnement comme facteur d'évolution est donc loin d'être négligeable. „Une population qui jouit de plusieurs génotypes adaptatifs sera plus favorisée qu'une population généralement uniforme“ (Th. D o b z h a n s k y 1966).

Quelques exemples illustreront ces remarques. Ainsi, des expériences effectuées en U. R. S. S. sur

¹⁾ Cet aperçu génétique est évidemment très schématisé. Le plus souvent, par exemple, un caractère dépend de plusieurs gènes ou, inversement, un gène contrôle plusieurs caractères.

des lapins et des chiens portés à l'altitude de 3327 m. ont montré ... que l'hypophyse, les surrénales, la thyroïde et les glandes sexuelles réagissent aux conditions spécifiques de haute montagne par des changements de structure histologique et de fonction, ce qui confirme que l'action des montagnes sur l'organisme a un caractère de „stress“ dû, tout d'abord à l'hypoxie. Ces changements dans l'équilibre endocrinien de l'organisme se reflètent dans le processus de croissance des os, et particulièrement du crâne. Le rôle principal est joué par l'hypothyroïdie et par les modifications du système hypophyse-cortex surrénal et hypophyse-glandes sexuelles“ (E. Etingen, B. A. Nikityuk, V. Sh. Belkin 1969).

L'influence du climat trouve une confirmation, entre autre, avec les travaux de E. Schreider (1963): cet auteur a mis en évidence l'existence d'un gradient géographique du rapport poids du corps/surface du corps chez l'Homme, ce rapport tendant à décroître dans les contrées chaudes. J. Bouchud (1966), pour sa part, a constaté chez les Rennes (*Rangifer taranudus*) de la fin du Riss, période très froide, un aspect petit et trapu comparé aux Rennes du début du post-glaciaire de l'Allemagne du Nord au contraire grands et élancés.

En ce qui concerne l'alimentation, on dispose d'un certain nombre d'observations ou d'expériences réalisées tant chez l'Homme que chez les animaux. (D. Ferembach, à paraître). Signalons en deux: chez des enfants d'un village du Guatemala recevant un supplément nutritionnel par rapport à deux villages témoins, (M. A. Guzman, N. S. Scrimshaw, H. A. Bruch et J. E. Gordon 1968) des différences ont été observées dans le taux de croissance, la maturation osseuse, la circonférence de la tête, l'épaisseur corticale des os longs.

Avec le rat à qui l'on donne du lactose pour favoriser la fixation du calcium, P. Fournier et Y. Dupuis (1969) ont mis en évidence les modifications suivantes dans son squelette: le poids des os est plus élevé (le poids corporel étant, par contre, plus faible), la densité osseuse augmente, le diamètre du canal médullaire diminue au profit du cortex, l'os périostique s'épaissit, le relief osseux s'accroît et les crêtes s'accroissent, les points d'attaches musculaires deviennent plus rugueux, l'os iliaque, regardé en transparence, s'opacifie, le squelette prend une teinte blanchâtre, le crâne s'arrondit. Avec de la vitamine D, (qui reste toujours active, mais dont l'effet s'arrête à l'âge adulte, sauf chez la femelle allaitante, alors que celui du lactose se poursuit toute la vie durant), les os, au contraire, montrent un aspect plus élancé, plus gracile, et ils sont plus légers que ceux du rat nourri normalement (le poids corporel étant à l'opposé plus fort).

Les expériences de ces auteurs ont mis en évidence „l'extrême sensibilité du squelette à des variations anodines en apparence des conditions alimentaires“ (*Ibid*), entraînant des modifications morphologiques.

Un grand nombre de disciplines apportent donc leur contribution à l'étude de l'évolution humaine. Aucune, à elle seule, ne peut prétendre résoudre le problème de nos origines. A la base de toutes, se trouve l'étude des pièces osseuses, seul témoin irréfutable et tangible dont nous disposons. Comme le souligne C. Vogel (1971): „une comparaison entre la valeur phylogénétique des caractères morphologiques, sérologiques et biochimiques pour la reconstitution de l'évolution indique la supériorité des caractères morphologiques appropriés sur les caractères sérologiques monogéniques“. Il ajoute aussi: „avec l'exploitation des données biochimiques, on peut s'attendre à ce que l'avantage tenu actuellement par la phylogénétique morphologique comparative se réduise“, mais nous n'en sommes pas encore à ce stade. E. Zuckerkandl (1964), de son côté, est arrivé à une conclusion comparable: „des sériations de caractères morphologiques semblent être des marqueurs renseignant plus sur l'évolution et faisant plus pour l'établissement d'affinités évolutives entre organismes que des sériations de caractères chimiques impliquant des molécules inorganiques ou la plupart des types de molécules organiques“.

Mais il est bien évident aussi que la seule étude métrique et descriptive ne peut suffire. Comme nous venons de le voir, ce n'est que par la conjugaison de renseignements apportés par l'écologie, la biométrie, la paléopathologie, la paléodémographie, la génétique, l'archéologie, etc... que l'on pourra espérer approcher de la vérité.

BIBLIOGRAPHIE

- AMUSO, S. J. & MANKIN, H. J.: Hereditary spondylo-
listhesis and spina bifida. Report of a family in which
the lesion is transmitted as an autosomal dominant
through three generations. *J. Bone Joint Surg.*, 1967,
t. 49-A, no. 3, pp. 507-513.
- ACSADI, G. & NEMESKERI, J. History of human life span
and mortality, 1970, *Akademia Kiado, Budapest*.
- ACSADI, G., NEMESKERI, J. & HARSANYI, L.: Analyse
des trouvaillles anthropologiques du cimetière de Kerpuszta
(XIe siècle) sous l'aspect de l'âge, *Acta Archaeologia Aca-
demia Scientiarum Hungaricae*, 1959, t. II, pp. 419-455.
- ANGEL, J. L.: The bases of Paleodemography. *American
Journal of Physical Anthropology*, N. S. 1969, t. 30, no. 3,
pp. 427-437.
- ANGEL, J. L.: Paleodemography and Evolution. *American
Journal of Physical Anthropology*, N. S. 1969, t. 31, no. 3,
pp. 343-354.
- ANGEL, J. L.: The People of Lerna. *American School of
classical studies at Athens, Princeton, New-Jersey et
Smithsonian institution press, Washington*, 1971, 159 p.
- BERRY, R. J.: The biology of non-metrical variation in
mice and men. In: *The Skeletal biology of earlier hu-
man populations*. Ed. D. R. Brothwell, 1968, Pergamon
Press, London, pp. 103-135.
- BERRY, A. C. & BERRY, R. J.: Epigenetic variation in the
human cranium. *J. Anat.*, 1967, 101, 2, pp. 361-379.
- BIRKBY, W. H.: An Evolution of Race and Sex Identifica-
tion from cranial Measurements. *American Journal of
Physical Anthropology*, 1966, t. 24, no. 1, pp. 21-27.
- BOUCHUD, J.: Essai sur le Renne et la Climatologie du
Paleolithique Moyen et Supérieur. *Imprimerie Magne, Pé-
rigueux*, 1966, 300 p.

- BRABANT, H. & TWIESSELMANN, F.: L'évolution de la denture humaine en Europe occidentale. *Archives de Biologie*, 1964, t. 75, pp. 39-73.
- Don BROTHWELL, R. & SANDISON, A. T.: Ed., Diseases in Antiquity. A survey of the diseases injuries and surgery of early populations. C. C. Thomas, Springfield, Illinois, 1967, 766 p.
- CONSTANDSE WESTERMANN, T. S.: Coefficients of biological distance. *Anthropological publications*, 1972. Oosterhout. The Netherlands, 142 p.
- CUENOT, L. & TETRY, A.: L'évolution biologique. Les faits, les incertitudes. *Masson & Cie, Paris*, 1951, 592 p.
- DEFRISE-GUSSENHOVEN, E.: Ellipse équiprobables et taux d'éloignement en biométrie. *Bulletin de l'Institut royal des sciences naturelles de Belgique*, t. 31, no. 26, 1955, pp. 1-31.
- DEFRISE-GUSENHOVEN, E.: Mesure de divergence A_2 entre un sujet déterminé et une population multivariée normale. Sa distribution d'échantillonnage. *Bulletin de l'Institut royal des sciences naturelles de Belgique*, t. 31, no. 56, 1955, pp. 1-16.
- DOBZHANSKY, Th.: L'Homme en évolution. Traduit de l'américain par G. et S. Pasteur. *Flammarion, Paris*, 1966, 431 p.
- ETINGEN, L. E., NIKITYUK, B. A. & BELKIN, V.: Sur les causes de brachycéphalie chez les montagnards. *L'Anthropologie*, 1969, no. 5-6, pp. 401-409.
- FEREMBACH, D.: Quelques facteurs de formation et de développement d'un isolat. *Population*, no. 1, 1961, pp. 71-90.
- FEREMBACH, D.: Quelques remarques sur la variabilité des caractères dans les séries fossiles. *Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris*, XIe série, t. 2, no. 2, 1961, pp. 154-165.
- FEREMBACH, D.: La nécropole épipaléolithique de Tafoualt (Maroc oriental). Etude des squelettes humains. (Avec la collaboration de J. Dastugue et M. J. Poitrat-Targowla.) *Edita Casablanca*, 1962, 176 p.
- FEREMBACH, D.: Frequency of Spina bifida occulta in prehistoric human skeletons. *Nature*, 1963, t. 199, no. 4888, pp. 100-101.
- FEREMBACH, D.: La masculinité (sex-ratio) chez les Hommes modernes et chez les Hommes fossiles. *Anthropologie (Tchécoslovaquie)*, 1964, no. 1, pp. 27-40.
- FEREMBACH, D.: Les affinités morphologiques de l'enfant néandertalien du Pech de l'Azé. *Compte-rendus des séances de l'Académie des Sciences de Paris*, 1969, série D, t. 208, pp. 1485-1488.
- FEREMBACH, D., LEGOUX, P., FENART, R., EMPEURER-BUISSON, R. & VLČEK, E.: L'enfant du Pech de l'Azé. *Archives de l'I. P. H.*, 1970, Mémoire 33, 186 p.
- FOURNIER, P. & DUPUIS, Y.: Les facteurs exogènes de l'utilisation du calcium. *La revue lyonnaise de médecine*, 1969, t. 18, no. 17, pp. 665-678.
- GATES, R. R.: Human Genetics. The Mac Milan Company, 1952, New-York, 1518 p.
- HENGEN, O. P.: Cibra orbitalia. Pathogenesis and Probable etiology. *Homo*, 1971, t. 22, no. 2, pp. 57-76.
- HENRY, L. & PRESSAT, R.: La situation démographique. *Population*, 1959, no. 1, pp. 105-139.
- HIERNAUX, J.: Une nouvelle mesure de distance anthropologique entre populations, utilisant simultanément des fréquences géniques des pourcentages de traits descriptifs et des moyennes métriques. *C. R. Acad. Sci., Paris*, 1965, t. 260, pp. 1748-1750.
- HUIZINGA, J.: From DD to D2 and back. The quantitative expression of Resemblance. *Koninkl. Neder. Akad. van Wetenschappen, Amsterdam*, 1962, série C, t. 65, no. 4, pp. 1-12.
- IAGOLNITZER, E. R.: Recherches sur la variabilité humaine dans ses aspects anthropométriques. *Diplôme de l'E. P. H. E.*, 3e section, Paris, 1971, texte ronéotypé, 34 p.
- KNIP, S. A.: The frequencies of non-metrical variants in Tellem and Nokara Skulls from the Mali Republic. I + I *Koninkl. Nederl. Akademie van Wetenschappen, Amsterdam*, 1971, séries C, t. 74, no. 5, pp. 422-443.
- KNUSSMAN, R.: Penrose-abstand und Diskriminanzanalyse. *Homo*, 1967, t. 18, no. 3, pp. 134-140.
- LEBART, L. & FENELON, J. P.: Statistique et informatique appliquées. *Dunod, Paris*, 1971, 426 p.
- MANFREDI-ROMANINI, M. G.: Nuclear DNA Content and area of Primate lymphocytes as cytotoxicological tool. *Journal of Human Evolution*, 1972, t. 1, pp. 23-40.
- MAYR, E.: Species, spéciation and chromosomes. In: K. Benirschke, ed., *Comparative Mammalian Cytogenetics*, Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, New-York, 1969, pp. 1-7.
- MINISTERE DE LA FRANCE D'OUTRE-MER.: a) Mission démographique de Guinée 1954-1955: étude démographique. Résultats provisoires. 2 fasc. Paris, 1956. b) Haut-commissariat de l'A. E. F.: enquête sur le sex-ratio, 1951-1955. c) La répartition des sexes à la naissance dans les populations de l'Afrique noire française et de Madagascar 1953. Administration générale des services de la France d'Outre-Mer, service de statistique.
- OLIVIER, G.: Extension du chi-carré global de Fischer pour la composition des échantillons anthropologiques. *Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris*, 1970, t. 6, 12ème série, no. 2, pp. 101-107.
- PENROSE, L. S.: Distance, Size and Shape. *Annals of Eugenics*, 1954, t. 18, pp. 337-343.
- RUFFIE, J.: Les données de l'immunogénétique et de la cytogenétique et le monophylétisme humain. *L'Anthropologie*, 1971, t. 75, no. 1-2, pp. 57-84.
- SCHREIDER, E.: Anthropologie physiologique et variations climatiques. In: *Physiologie et psychologie en milieu aride. Compte-rendu de recherches UNESCO*, Paris, 1962, paru en 1963, pp. 39-76.
- SCHWIDETZKY, I. & KNUSSMAN, R.: Die Diskriminanzanalyse im Dienste der Rassendiagnose (am Beispiel altkanarischer Schädel). *Homo*, 1963, t. 14, pp. 64-70.
- SELIGMAN, C. G.: Les races de l'Afrique, *Payot, Paris*, 1935, 218 p.
- SOUDEK, D.: Chromosomal Homozygous Variants in Man. *Journal of Human Evolution*, 1972, t. 1, pp. 87-89.
- STEWART, T. D.: Identification of the Scars of Parturition in the Skeletal Remains of Females. Personal Identification in Mass. Disasters. *National Museum of Natural History, Smithsonian Institution City of Washington*, 1970, pp. 127-135.
- SUTTER, J. & TABAH, L.: La mesure de l'endogamie et ses applications démographiques. *Journal de la Société de Statistique de Paris*, 1951, t. 92, pp. 243-267.
- TABLE O. N. U.: Schémas de variation de la mortalité selon l'âge et le sexe. Tables types de mortalité pour les pays sous-développés. *Publication des Nations-Unies, études démographiques no. 22, New-York*, 1956, 40 p.
- THIEME, F. P. & OTTEN, C. M.: The Unreliability of blood typing aged bone. *American Journal of Physical Anthropology*, 1957, t. 15, no. 3, pp. 387-397.
- THOMA, A.: Biometrische Studie über das Occipitale von Vertesszöllös. *Z. für Morph. und Anthropol.*, 1969, t. 60, no. 3, Stuttgart, pp. 229-241.
- UZZELL, T. & PILBEAM, D.: Phyletic divergence dates of Hominoid Primates: a comparison of fossil and molecular data. *Evolution*, 1971, t. 25, pp. 615-635.
- VOGEL, C.: Makroevolution. *Z. für Morph. und Anthropol.*, 1971, t. 63, no. 2, pp. 141-167.
- WEINER, J. S. & CAMPBELL, B. G.: The Taxonomic Status of the Swanscombe Skull. In: Ovey, C. D. Ed.: *The Swanscombe Skull, London*.
- ZUCKERKANDL, E.: Perspective in Molecular anthropology. In Sh. L. Washburn. *Classification and Human evolution, Methuen and Co, London*, 1964, pp. 243-273.

Juni 1972.

D. Ferembach,
Laboratoire d'Anthropologie Biologique
de l'Ecole Pratique des Hautes Etudes, Paris.
1ème René Panhard