

Antropo



Colloques du Groupement des Anthropologistes de Langue Française (GALF)

Foramens émissaires et évolution humaine

Emissary foramens and human evolution

Béatrice Pélissier-Hermitte

UMR 5199, PACEA, Laboratoire d'Anthropologie des Populations du Passé, Bordeaux 1. Avenue des Facultés 33405 Talence, France. E-mail: b.pelissier-hermitte@anthropologie.u-bordeaux1.fr

Mots clefs: Drainage émissaire, foramen émissaire, Pléistocène moyen et supérieur, thermorégulation, évolution humaine.

Key words: Emissary drainage, emissary foramen, upper middle Pleistocene, thermoregulation, human evolution.

Résumé

Le drainage veineux cérébral est représentatif de l'évolution de l'encéphale. Nous étudions une partie de ce drainage, le drainage émissaire. Afin de l'appréhender, nous examinons des canaux veineux sur des crânes: les foramens condyliques postérieurs, mastoïdiens, occipitaux, pariétaux, rétro-articulaires et les foramens nasaux. Nous utilisons deux approches morphométriques, l'une qualitative (codage), l'autre quantitative (mesure métrique). L'importance du drainage émissaire semble augmenter avec l'évolution et la température du milieu.

Abstract

Cerebral venous drainage is representative of brain evolution. We study a part of this drainage : the emissary drainage. We examine venous canals on the skull: the posterior condylar, mastoïd, occipital, parietal, postglenoid and nasal foramina. We use two morphometrical approaches, the first one, qualitative (scoring) and the second one, quantitative (measurements). Emissary drainage seems to increase with evolution and environmental temperature.

Introduction

Pour son fonctionnement et son développement, l'encéphale a besoin d'une vascularisation qui lui apporte une bonne oxygénation des tissus et qui contribue à son efficacité et à sa complexité. Nous étudions une partie du drainage cérébral : le drainage émissaire qui constitue une voie de suppléance de faible débit. Ce drainage auxiliaire est composé de différentes veines d'importance variable selon les individus pouvant même être absentes chez certains. Nous avons donc là des caractères discrets. Afin d'appréhender la réalité physiologique de ce système veineux auxiliaire, nous avons examiné des canaux du crâne par lesquels transitent les veines émissaires homonymes. Il s'agit des foramens émissaires condyloires postérieurs, mastoïdiens, occipitaux, pariétaux, rétro-articulaires et nasaux, dont les abréviations sont respectivement: f.C, f.M, f.O, f.P, f.R et f.N.

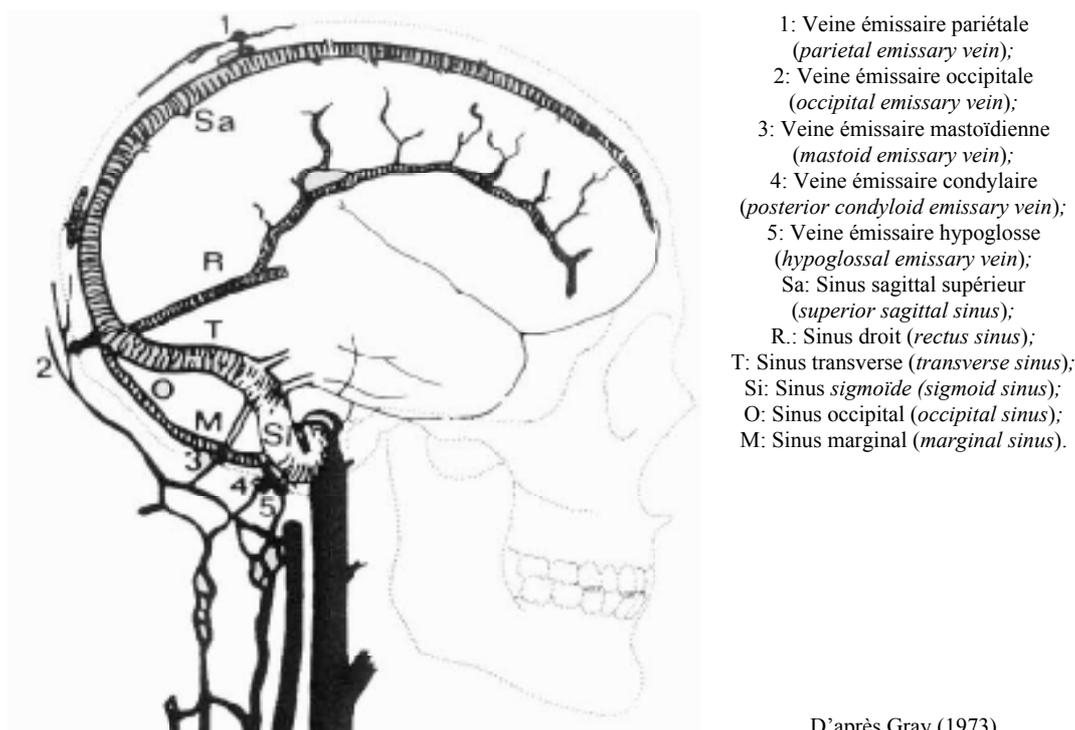


Figure 1. Veines émissaires et sinus veineux.
Figure 1. Emissary vein and venous sinuses.

Boyd (1934), Falk (1990), puis Braga (1995) ont réalisé des études qualitatives de foramens émissaires crâniens principalement sur des Grands Singes. Braga et Boesch (1997a) ont poursuivi l'étude en augmentant la qualité de l'échantillon et en y introduisant une approche quantitative. Falk (1990), Braga et Boesch (1997a,b) ont observé des traces de systèmes veineux d'hominidés fossiles, essentiellement du Pliocène. Le déterminisme des caractères discrets est plus ou moins connu et souvent la génétique joue un rôle considérable, (Crubézy *et al.*, 1999). Rares sont les auteurs ayant étudié les relations entre l'apparition de ces caractères et les facteurs climatiques. Silver (1995) ou Hanihara et Ishida (2001) ont examiné les relations entre les fréquences d'apparition des foramens émissaires et le climat sur des Hommes actuels.

Dans une optique évolutionniste, Falk (1990) a soumis l'hypothèse de la «théorie du radiateur» qui repose sur la sensibilité de l'encéphale à la chaleur et sur des mécanismes mis en oeuvre pour réguler la température cérébrale. Pendant la réorganisation du réseau veineux cérébral au cours du temps, certaines veines émissaires auraient vu leur fréquence croître, elles auraient permis le refroidissement du cerveau dans des conditions d'hyperthermie. Une meilleure régulation thermique aurait favorisé le développement et l'augmentation rapide de la taille de l'encéphale dans le genre *Homo*. D'après Falk (1990), l'analyse des fréquences d'apparition des foramens pariétaux et mastoïdiens chez les Grands Singes et les Hommes fossiles suggère que les

veines les plus représentatives du développement du cerveau sont les veines pariétales et mastoïdiennes. De plus, Cabanac et Brinnet (1985) remarquent l'importance de ces deux veines émissaires dans la thermorégulation. Braga et Boesch (1997b) ne partagent pas cette idée et pensent que les foramens mastoïdiens ne représentent pas des caractères dérivés, car ils ont une fréquence d'apparition assez élevée chez les Grands Singes (71,4% chez les *Pan troglodytes* et 89,5% chez les *Pan paniscus*) et ont aussi une grande variabilité de fréquences. Il existe une controverse sur la théorie du radiateur. Holloway (1990) remarque qu'il n'existe pas de preuve que des contraintes thermiques influencent le cerveau et ajoute qu'il est difficile de savoir si l'augmentation du nombre de veines pariétales est due au refroidissement du cerveau. Différentes causes physiologiques peuvent être à l'origine d'un tel phénomène. Scheibel (1990) s'interroge aussi sur l'importance du drainage des veines émissaires pour opérer une diminution de la température du cerveau.

Cabanac (1986) ainsi que Zenker et Kubik (1996) notent que, dans des conditions d'hyperthermie, le cerveau se refroidit grâce à une réorganisation du système veineux. Falk (1990) évoque le fait que certaines fréquences de foramens émissaires augmentent dans un milieu chaud. Ces diverses études invitent à se poser davantage de questions sur les relations entre la vascularisation du drainage émissaire et l'environnement.

A l'aide de mesures qualitatives et quantitatives qui permettent d'estimer l'importance des drainages émissaires sur des échantillons d'Hommes pléistocènes et actuels, deux aspects évolutifs sont abordés et présentent de nombreuses interconnexions : la macro et la microévolution. La macroévolution représente ici l'évolution des hominidés du Pliocène jusqu'à la fin du Pléistocène. La microévolution a un cadre chronologique plus limité et concerne, dans l'étude, les phénomènes d'adaptations climatiques, particulièrement, l'adaptation au froid des Néandertaliens et des Groenlandais. L'influence du climat sur le drainage émissaire a été peu étudiée chez les Hommes actuels, mais c'est la première fois que l'on examine ces relations sur des sujets de la lignée néandertalienne.

Dans une optique microévolutive, j'ai comparé dans un premier temps deux échantillons de populations d'Hommes actuels vivant dans des milieux où la température diffère nettement: Groenland et Gabon. Dans un second temps, j'ai effectué une comparaison de foramens émissaires chez des Hommes de lignée néandertalienne. Nous portons notre intérêt sur le facteur thermique qui n'est qu'un des multiples paramètres du milieu. Les résultats seront donc à prendre avec prudence.

Matériel

J'ai examiné deux échantillons d'Hommes actuels, (30 sujets du Gabon et 37 du Groenland [Musée de l'Homme de Paris]) et quelques Hommes du Pléistocène moyen et supérieur (moulages de l'Université de Bordeaux 1): Pré-néandertaliens (N = 2), Néandertaliens (N = 20) et Hommes anatomiquement modernes (N = 19). J'ai aussi utilisé des informations issues de la littérature relatives à des hominidés. Cf. Tab.1. Rappelons que certains fossiles, par exemple, Gran Dolina (Atapuerca, Espagne) font l'objet d'un débat sur leur systématique, (Arsuaga *et al.*, 2001, Bermudez *et al.*, 2004). Certains fossiles sont parfois attribués à *Homo antecessor* (crâne 5 d'Atapuerca), (Bermudez de Castro *et al.*, 1997) ou à *Homo heidelbergensis* (Pétralona), (Grün, 1996). Ils sont aussi souvent considérés par d'autres auteurs comme des Pré-néandertaliens. Je classe tous ces fossiles au sein des Pré-néandertaliens, sachant qu'une étude plus approfondie pourrait se révéler instructive.

Les hominidés connaissent une vaste répartition chronologique et géographique. Les Néandertaliens d'Europe centrale de Krapina habitaient dans un milieu froid (130 kA) et Amud 1 (53 kA), par exemple, vivait dans le milieu plus chaud du Proche-Orient, (Minugh-Purvis *et al.*, 2000 et Rink *et al.*, 2001).

Dans un premier temps, nous considérons que les Pré-néandertaliens et les Néandertaliens d'Europe vivaient dans un milieu froid et les Néandertaliens du Proche-Orient dans un milieu chaud. Cette première approche a pour but de dégager d'éventuelles grandes lignes directrices. Dans un second temps, afin de préciser l'étude, nous séparerons les sujets de la lignée néandertalienne selon leur stade isotopique. Nous ne discriminerons pas les Hommes

anatomiquement modernes de cette manière, car ils ont presque tous vécu au cours du stade isotopique 2. Cf. Tab. 1.

Noms / Names	St. isotop.	Noms / Names	St. Isotop.
a. <i>Homo sapiens</i> anatomiquement moderne			
Barahonda		Galley Hill *	
Brno II	3/2 *4	Mechta et Arbi *	2 *22
Chancelade 1	2	Taforalt *	2 *19,22
Cioclovina 1	3/2	Kanjera 1 *	
Cro-magnon 1	2 *4	Kanjera 3 *	
Cro-magnon 2	2 *4	Kelsterbach *	3/2
Dolni Vestonice 2	2 *3	KNM-ER 5306 *	2/1 *22
Fallah H16	2	KNM-ER 5310 *	2/1 *22
Grotte des enfants 6	2	KNM-ER 5493g *	2/1 *22
Janislawice	2/1	KNM-ER 5525 *	2/1 *22
Lagoa Santa	1	KNM-ER 7459 *	2/1 *22
Minatogawa 1	2 *1	KNM-ER 7461a *	2/1 *22
Minatogawa 2	2 *1	KNM-ER 7465 *	2/1 *22
Minatogawa 4	2 *1	KNM-ER 7480b *	2/1 *22
Mumba X	2	KNM-ER 8524e *	2/1 *22
Mladec V	3/2 *2	KNM-ER 8424f *	2/1 *22
Mladec VI	3/2 *2	H. des Cottés *	3/2 *22
Pavlov	1 2 *2	M 17017 *	2 *20
Starselje	3/2	Predmost III *	? *21
Camargo *	3/2	Predmost IV *	? *21
Cro-magnon III *	2 *17	Predmost IX *	? *21
Dolni-Vestonice III*	2 *22	Predmost X *	? *21
EM 1326 *	2 *20	Vogelherd 1 *	3/2 *18
EM 523 *	2 *20	Border Cave *	
EM 525 *	2 *20	Brno III *	3/2 *21
EM 550 *	2 *20	Kow Swamp 7 *	2/1 *21
b. Néandertaliens du Proche-Orient			
Amud 1	3 *12	Tabun 1	3/2 *16
Qafzeh 3	5 *13	Shanidar 5	3 *14
Qafzeh 9	5 *13	Teschik-Tasch	4 *2
Qafzeh 11	5 *13		
c. Néandertaliens d'Europe			
Chap. aux Saints	3 *2	Gibraltar II *	3 *21
Circeo 1	3 *7,8	Marillac n°72 *	3 / 4 *23
Engis 1	3	Moustier *	3 / 4 *25
Ferrassie	3/2 *3,6	Hortus XLIX *	2 *23
Fontéchevade	6 *4	Krapina 10 *	6/5 *24
Gibraltar 1	3,4 *17	Krapina 2 *	6/5 *24
Krapina 1	5 *10,11	Krapina 34 17 *	6/5 *24
Krapina 3	5 *10,11	Krapina 43 *	6/5 *24
La Quina H5	3 *4	Krapina 6 *	6/5 *24
Néandertal	4/3 *9	Krapina A *	6/5 *24
Saint Césaire	3/2 *2	Neanderthal *	3 / 4 *25
Spy 1	3 *5	Saccopastore *	5 *26
Spy 2	3 *5		

*1: Kamminga et Wright (1988); *2: www.archaeologyinfo.com; *3: Trinkaus *et al.* (2000); *4: Saban (1984); *5: www.modernhumanorigins.com; *6: Leroyer (1988); *7: Manzi *et al.* (1996); *8: Coutselinis *et al.* (1991); *9: Dean *et al.* (1998); *10: Alemseged *et al.* (2002); *11: Minugh-Purvis *et al.* (2000); *12: Rink *et al.* (2001); *13: Schwarcz *et al.* (1988); *14: Anton (1997); *15: Grün (1996); *16: Schwarcz *et al.* (1998); *17: Oakley (1964); *18: Henry-Gambier (2002); *19: Bonfiglioli *et al.* (2004); *20: Falk (1986); *21: Arsuaga *et al.* (1999); *22: Saban (1984); *23: www.archaeologyinfo.com; *24: Alemseged *et al.* (2002); *25: Dean *et al.* (1998); *26: Manzi *et al.* (1996); *27: modernhumanorigins.com; *28: Bermudez *et al.* (2004); *29: Falguères *et al.* (1999); SH: Sima de los Huesos; GD.: Gran Dolina.

Tableau 1. Échantillon d'Hommes du Pléistocène moyen et supérieur. Les sujets dont le nom est suivi d'un astérisque viennent de la littérature.

Table 1. Upper and Middle Pleistocene hominids' samples. Fossil's name which followed by an asterisk come from literature.

Noms / Names	St. isotop.	Noms / Names	St. Isotop.
d. Pré-néandertaliens			
Biache 1	6 * ⁴	AT 928 (SH) *	7 -12 * ²⁸
Pétralona 1	6,7 * ^{8,15}	ATD 16 (GD) *	< 18 * ²⁹
Arago 21 *	7 -10 * ²⁷	ATD 57 (GD) *	< 18 * ²⁹
AT-1122 (SH) *	7-12 * ²⁸	ATD 16 (GD) *	< 18 * ²⁹
AT 125 (SH) *	7-12 * ²⁸	ATD 57 (GD) *	< 18 * ²⁹
AT 1661 (SH) *	7-12 * ²⁸	cranium 4 (GD) *	< 18 * ²⁹
AT 365 (SH) *	7-12 * ²⁸	cranium 5 (GD) *	< 18 * ²⁹
AT 395 (SH) *	7-12 * ²⁸	cranium 6 (GD) *	< 18 * ²⁹
AT 396 (SH) *	7-12 * ²⁸	cranium 7 (GD) *	< 18 * ²⁹
AT 425 (SH) *	7-12 * ²⁸	H. de la Chaise *	6 * ²²
AT 644 (SH) *	7-12 * ²⁸	Cova Negra *	6 * ²²
AT 84 (SH) *	7-12 * ²⁸		

Tableau 1. Cont.

Table 1. Cont.

Méthodes

Deux types de mesures ont été effectués: des mesures qualitatives et quantitatives. L'interprétation des résultats qualitatifs permet de classer des fréquences d'apparition en deux catégories. La première, individuelle, correspond à la présence du caractère sur au moins un des côtés: $[(Nd \text{ ou } Ng)/Nind] \times 100$; la seconde, par côté: $[(Nd \text{ et } Ng)/(Nind \times 2)] \times 100$.

Des mesures quantitatives permettent d'estimer le drainage moyen passant par les veines émissaires grâce à la surface de section elliptique des foramens émissaires. A l'aide d'un pied à coulisse électronique de précision 0,02 mm, nous mesurons les deux rayons de cette surface et en estimons l'aire en mm², (Pélissier-Hermitte, nd).

Lorsque les différents échantillons sont comparés selon l'angle qualitatif, nous employons les tests de Chi² ou de Fischer. Quand il s'agit d'une comparaison des résultats quantitatifs des divers échantillons, nous utilisons le test de Mann et Whitney.

Résultats

Observations sur l'ensemble des échantillons

Les tableaux 2 et 3 rassemblent les résultats observés sur l'ensemble des échantillons.

Les fréquences d'apparition des foramens émissaires (individuelles et par côté) sont toujours supérieures chez les Hommes actuels par rapport aux Hommes fossiles, à l'exception des foramens rétro-articulaires des Néandertaliens. Très souvent, que ce soit chez les Néandertaliens ou chez les Hommes actuels, les fréquences d'apparition sont plus conséquentes dans les échantillons vivant dans un environnement chaud. Souvent, les drainages émissaires sont plus élevés chez les sujets vivant dans les milieux les plus chauds. Cf. Tab. 2 et 3.

Symétrie-Asymétrie

Le tableau 4 permet de comparer sur des échantillons les fréquences d'apparition individuelles et par côté.

Tous les foramens sont plus nombreux unilatéralement que bilatéralement.

Étude multivariée des fréquences d'apparition - Analyse en composantes multiples: ACM.

Chez les Hommes pléistocènes, des données sont souvent manquantes (partie osseuse absente). Ces informations manquantes n'ont aucune valeur biologique et les intégrer dans l'ACM pourrait biaiser les résultats. Nous avons supprimé des individus et les informations relatives aux foramens condylaires et nasaux qui sont souvent absents chez les Hommes fossiles. Les fossiles exclus sont Minatogawa 4, Mumba X, Pavlov 1, Dolni Vestonice 2, Mladec V et VI, Brno 2, Cro-magnon 2, Janislawice, Engis 1, la Quina H5, Gibraltar 1, Fontéchevade 5, Qafzeh 3 et 9, Shanidar 5, et Pétralona.

L'ACM est composée de 20 variables: fMd, fMg (foramens mastoïdiens droits et gauches), fOd, fOg (foramens occipitaux droits et gauches), fPd, fPg (foramens pariétaux droits et gauches), et fRd, fRg (foramens rétro-articulaires droits et gauches). Un foramen peut être classé en trois

catégories: absent, unique ou multiple. Dans le dernier cas, propre aux foramens mastoïdiens et occipitaux, les ouvertures peuvent être doubles ou triples. Les foramens rétro-articulaires ne sont jamais multiples. Les individus sont associés à l'ACM comme variables illustratives, leur importance n'influe pas sur la variance.

Le figure 2 représente 26,42% de la variance totale. Les foramens multiples sont localisés dans la partie droite du graphique. Ce sont des foramens rares, mais leur présence influence notablement l'analyse. Les foramens uniques sont situés à proximité des Hommes actuels alors que les foramens absents sont regroupés en général près des Hommes pléistocènes. Les sujets vivant sous les climats les plus chauds ont davantage de foramens émissaires. Les Pré-Néandertaliens sont plus proches des Néandertaliens d'Europe que de ceux du Proche-Orient. Il semble que le nombre de foramens augmente avec le temps et la température du milieu.

		H. fossiles / fossil H.			H. actuels / actual H.			
		PN	N _E	N _{po}	H.anat.	H. act.	Groenl	Gabon
f.C	Fréq. Ind	0,00	0,00	14,29	10,91	83,14	94,59	76,67
	Fréq. Côté	0,00	0,00	7,14	6,36	69,14	87,84	66,67
f.M	Fréq. Ind	45,80	19,35	57,14	36,36	89,14	78,38	93,33
	Fréq. Côté	25,00	9,68	28,57	26,36	75,71	63,51	73,33
f.O	Fréq. Ind	4,17	9,68	28,57	0,00	73,43	40,54	80,00
	Fréq. Côté	2,08	6,45	14,29	0,00	55,71	24,32	65,00
f.P	Fréq. Ind	4,17	6,45	14,29	16,36	67,71	72,97	73,33
	Fréq. Côté	2,08	4,84	7,14	12,73	50,86	54,05	56,67
f.R	Fréq. Ind	0,00	9,68	28,57	0,00	14,57	8,11	23,33
	Fréq. Côté	0,00	4,84	21,43	0,00	8,71	4,05	13,33
f.N	Fréq. Ind	4,17	6,45	28,57	5,45	70,29	54,05	73,33
	Fréq. Côté	2,08	4,84	14,29	2,73	58,14	40,54	58,33

H. act: Échantillon regroupant les sujets du Groenland et du Gabon (*Sample of individuals' Greenland and Gabon*); PN: Pré-Néandertaliens (*Pre-neandertals*); N_E: Néandertaliens d'Europe (*European Neandertals*); N_{po}: Néandertaliens du Proche-Orient (*Levantine Neandertals*); H. anat.: Hommes anatomiquement modernes (*morphological modern hominids*).

Tableau 2. Fréquences relatives d'apparition individuelles et par côté (%). Les mesures qualitatives sont des fréquences d'apparition exprimées en %. Des données de la littérature sont ajoutées aux données observées. Lorsque le caractère est absent, non explicitement décrit dans la littérature ou lorsque la partie osseuse sur laquelle il pourrait éventuellement être présent, est cassée, le codage est de 0.

Table 2. Relative individual frequency of apparition and relative frequency by side (%). Frequencies of apparition are qualitative measurements. In qualitative study, we used literature's data and observed data. The scoring is 0, when the character is absent, not explicitly describe in the literature, or when the osseous remain is broken.

	H. fossiles / fossil H.			H. H. actuels / actual H.			
	PN	N _E	N _{po}	H.anat.	H. act.	Groenl	Gabon
f.C	0,00	0,00	4,46	6,128	6,67	5,37	7,16
f.M	4,45	13,45	5,51	6,68	3,85	3,24	3,73
f.O	1,64	1,55	1,09	5,97	1,96	1,61	1,92
f.P	0,00	0,00	2,92	2,64	1,92	1,61	1,86
f.R	0,00	0,83	2,36	2,31	0,88	1,02	1,33
f.N	3,07	0,00	1,91	0,94	0,85	0,79	1,02

H. act: Échantillon regroupant les sujets examinés du Groenland et du Gabon (*Sample Greenland and Gabon*); PN: Pré-néandertaliens (*Pre-neandertals*); N_E: Néandertaliens (*European Neandertals*); N_{po}: Néandertaliens du Proche-Orient (*Levantine Neandertals*) Hommes anatomiquement modernes (*morphological modern hominids*).

Tableau 3. Surfaces de section des foramens émissaires. Les mesures quantitatives sont les moyennes des surfaces des foramens (mm²).

Table 3. Area's section of the emissary foramina. Average areas are quantitative measures (ellipse, mm²).

	H. fossiles / fossil H.			H. actuels / actual H.			
	PN	N _E	N _{po}	H.anat.	H. act.	Groenl	Gabon
f.C	1,0000	1,0000	0,0231	0,3079	0,0346	0,2643	0,3318
f.M	0,0783	0,1930	0,2191	0,1869	0,0254	0,1149	0,0279
f.O	0,6125	0,5792	0,4418	1,0000	0,0158	0,0808	0,1468
f.P	0,6125	0,7463	0,0231	0,5266	0,0242	0,0573	0,1279
f.R	1,0000	0,3729	0,7212	1,0000	0,2060	0,3744	0,2333
f.N	0,6125	0,7463	0,4418	0,3802	0,0956	0,1803	0,1674

Tableau 4. Degré de significativité entre les fréquences d'apparition individuelles et par côté.

Table 4. Degree of significance between individual and by side frequencies of apparition (%).

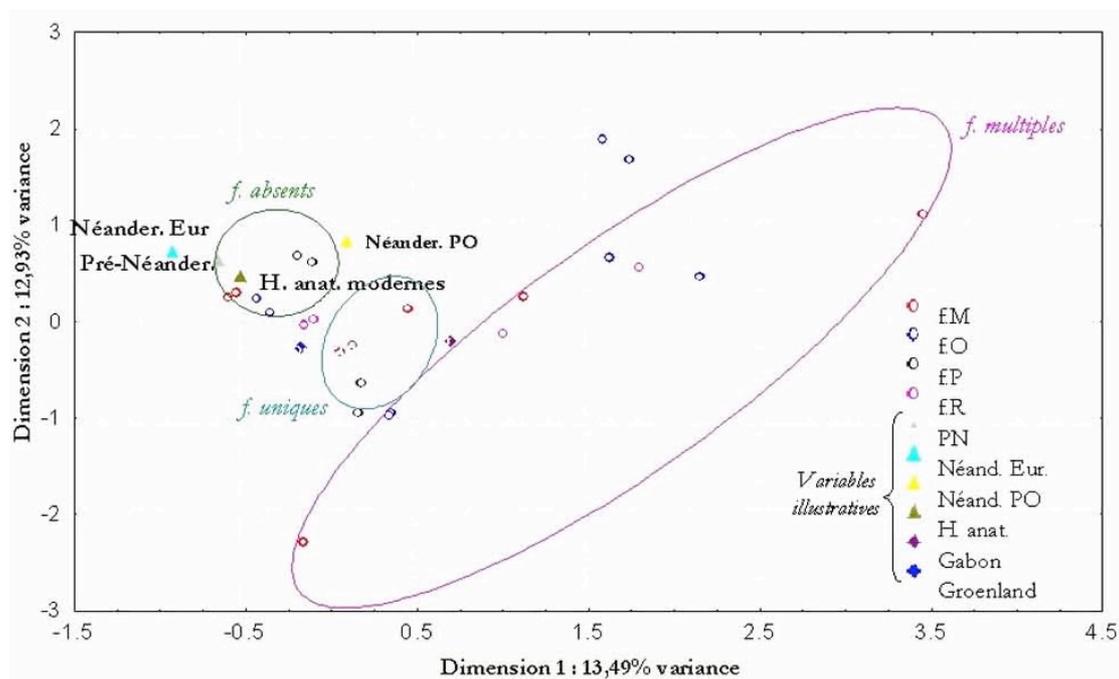


Figure 2. ACM. Types de foramens émissaires – échantillon d'hominidés.
 Figure 2. ACM. Emissary foramina' types – hominids' samples.

Différences de fréquences et de surfaces entre les différents échantillons

Le tableau 5 indique la significativité des différences quantitatives et qualitatives observées entre les différents échantillons.

		P. Hact-H.foss	P N-Groen	P N-Gab	P N-H.anat.	P. Ne-Npo	P. PN-Npo	P Gab-Croen
f.C	Fréq. Ind	0,3514	0,4800	0,3529	<i>0,2350</i>	<i>0,1842</i>	<i>0,2258</i>	<i>0,0671</i>
	Fréq. Côté	0,3071	0,4400	0,3015	<i>0,1442</i>	<i>0,1842</i>	<i>1,0000</i>	0,7836
	Surf. / Area	0,0065*	0,0240*	0,0336*	0,6434	1,0000	1,0000	0,2780
f.M	Fréq. Ind	0,5297	0,5200	0,5588	0,3191	<i>0,0625</i>	<i>0,6851</i>	<i>0,1659</i>
	Fréq. Côté	0,3859	0,3800	0,3971	0,2097	<i>0,0799</i>	<i>0,1463</i>	0,6791
	Surf. / Area	0,0366*	0,4900	0,1779	0,6797	0,5637	0,3545	0,2269
f.O	Fréq. Ind	0,2541	0,2667	0,4265	<i>0,1145</i>	<i>0,2226</i>	<i>0,1199</i>	0,5821
	Fréq. Côté	0,1793	0,1600	0,3309	<i>0,0649</i>	<i>0,3038</i>	<i>0,2466</i>	0,4254
	Surf. / Area	0,0174*	0,0209*	0,0025*	0,0641	0,1213	1,0000	0,1306
f.P	Fréq. Ind	0,3351	0,4000	0,3676	<i>0,3490</i>	<i>0,4630</i>	<i>0,4065</i>	0,7313
	Fréq. Côté	0,2527	0,2933	0,2794	0,0968	<i>0,5468</i>	<i>0,6478</i>	0,5522
	Surf. / Area	0,2076	0,5940	0,1939	0,8273	1,0000	1,0000	0,1367
f.R	Fréq. Ind	0,0811	<i>0,7110</i>	0,1765	0,0091*	<i>0,2226</i>	<i>0,0452*</i>	<i>0,0982</i>
	Fréq. Côté	0,0462*	<i>0,4946</i>	0,1029	<i>0,0041*</i>	<i>0,0722</i>	<i>0,0808</i>	<i>0,0630</i>
	Surf. / Area	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000
f.N	Fréq. Ind	0,2703	0,3200	0,3824	<i>0,4349</i>	<i>0,1475</i>	<i>0,2207</i>	0,6269
	Fréq. Côté	0,2011	0,2333	0,2941	<i>0,2749</i>	<i>0,2269</i>	<i>0,4036</i>	0,4851
	Surf. / Area	0,8495	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000	0,0387*

N: Néandertaliens d'Europe et du Proche-Orient (*European and levantine Neandertals*);

Fréq. ind.: individual frequency ; Fréq. côté: by side frequency

Tableau 5. Significativité des différences entre échantillons. Les tests de Chi² ou de Fischer (italique) sont bilatéraux.

Le seuil d'acceptation de l'hypothèse est de 5%. Les probabilités significatives sont suivies d'un astérisque.

Table 5. Significantly between samples' differences. Chi² test and Fischer test (in italics) are on the both sides.

Hypothesis threshold is 5%. Significant probabilities are followed by an asterisk.

La lignée néandertalienne

Le tableau 6 regroupe les résultats observés sur les échantillons de la lignée néandertalienne et classés selon la température du milieu.

Temperature		Pré-néandertalien / Pre-neandertals			Néandertalien / Neandertalien				
		Froid / Cold	Tempéré / Temperate	Chaud / Hot	Europe			Poche Orient/ Near East	
Stade isotop.		6	12 ; 7 ^{*2}	<18 ^{*1}	6 ; 2	4 ; 3	5	> 5 ^{*3}	5 ^{*3}
f.C	Fréq. Ind	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	25,00	0,00
	Fréq. Côté	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	12,50	0,00
	Surf. / Area	0,00	-	-	0,00	0,00	0,00	1,11	0,00
f.M	Fréq. Ind	50,00	26,26	50,00	33,33	44,44	40,00	75,00	33,33
	Fréq. Côté	50,00	13,33	25,00	16,66	27,77	20,00	37,50	16,66
	Surf. / Area	6,19	-	-	0,00	1,94	4,16	4,80	0,95
f.O	Fréq. Ind	50,00	6,66	0,00	0,00	22,22	0,00	25,00	33,33
	Fréq. Côté	25,00	3,33	0,00	0,00	11,11	0,00	12,50	16,66
	Surf. / Area	1,64	-	-	0,00	0,39	0,00	0,29	0,34
f.P	Fréq. Ind	0,00	0,00	0,00	0,00	10,00	0,00	50,00	0,00
	Fréq. Côté	0,00	0,00	0,00	0,00	5,00	0,00	37,50	0,00
	Surf. / Area	0,00	-	-	0,00	0,00	0,00	1,46	0,00
f.R	Fréq. Ind	0,00	0,00	0,00	33,33	11,11	10,00	25,00	33,33
	Fréq. Côté	0,00	0,00	0,00	16,66	5,55	5,00	25,00	16,66
	Surf. / Area	0,00	-	-	0,26	0,11	0,00	1,01	0,23
f.N	Fréq. Ind	0,00	0,00	0,00	0,00	11,11	10,00	25,00	0,00
	Fréq. Côté	0,00	0,00	0,00	0,00	5,55	10,00	12,50	0,00
	Surf. / Area	0,00	-	-	0,00	0,00	0,00	0,48	0,00

^{*1}: Bermudez *et al.* (2004); ^{*2}: Iacumin *et al.* (1996); ^{*3}: Shea (2003)

Tableau 6. Fréquences relatives d'apparition individuelle et par côté (%) ainsi que la surface de section des forams émissaires (mm²) de Néandertaliens. Seuls les sujets dont j'ai la datation sont inclus dans le tableau 6. Cf. Tab 1.

Fréq. Ind. : Fréquence individuelle ; Fréq. côté : Fréquence par côté.

Table 6. Relative individual frequencies of apparition and relative frequencies by side (%), and area's section of the emissary foramina (mm²) of Neandertals. Only fossils who have dating are presents in table 6. (Tab. 1). Fréq. Ind. : individual frequency ; Fréq. côté : by side frequency.

Seul, dans tout l'échantillon d'hominidés de la lignée néandertalienne, Teschik-Tasch possède un foramen condylaïre (droit). On observe une absence de ces forams sur la Ferrassie, Spy 1, les crânes 5 et 6 d'Atapuerca et Qafzeh 11. Dans 25 cas sur 51 (49%) cette partie de l'occipital est cassée. Dans les autres cas, je n'ai pas trouvé d'informations relatives à ce foramen dans la littérature.

Aucun foramen nasal n'est présent dans l'échantillon de Pré-néandertaliens. La majorité des informations vient de crânes d'Atapuerca (Espagne) où de nombreux restes sont fragmentaires. Sur les calvaria presque complètes d'Atapuerca, on remarque une absence de foramen pour les crânes 4 et 5, et des os nasaux cassés sur les crânes 6 et 7. Cova Négra, Fontéchevade et Biache Saint Vaast ont aussi des os nasaux cassés, ceux d'Arago 21 sont préservés et montrent une absence de foramen. Pétralona 1 présente deux forams nasaux à chacun des deux côtés (gauche et droit). Ce Pré-néandertalien est exclu de l'étude, car il vivait au stade isotopique 6 ou 7. Or, le stade isotopique 6 est une période glaciaire et pendant le stade 7 régnait un milieu tempéré froid, Cf. Tab. 1. Les forams pariétaux et rétro-articulaires sont assez rares dans la lignée néandertalienne. Cf. Tab. 6.

Les forams apparaissent généralement unilatéralement. Seuls les forams rétro-articulaires des Néandertaliens les plus tardifs du Proche-Orient et les forams mastoïdiens des Pré-néandertaliens du stade 6 se révèlent être uniquement des forams bilatéraux. Biache 1 a des forams mastoïdiens symétriques et Teschik-Tasch possède des forams rétro-articulaires à droite et à gauche. Cf. Tab. 5 et 6

Étude multivariée des fréquences d'apparition: ACM

Comme dans la première analyse en composantes multiples, nous n'avons pas tenu compte des informations relatives aux forams condylaires et nasaux, nous excluons aussi les forams rétro-articulaires. L'analyse repose sur 16 hominidés. L'ACM est composée de 8 variables: trois types de forams émissaires sont présents, les mastoïdiens, occipitaux et pariétaux. Chaque foramen a trois modalités d'apparition: absente (a), unique (u) ou multiple (m). Les individus sont associés à l'ACM comme variables illustratives. Le graphique représente 57,36% de la variance totale.

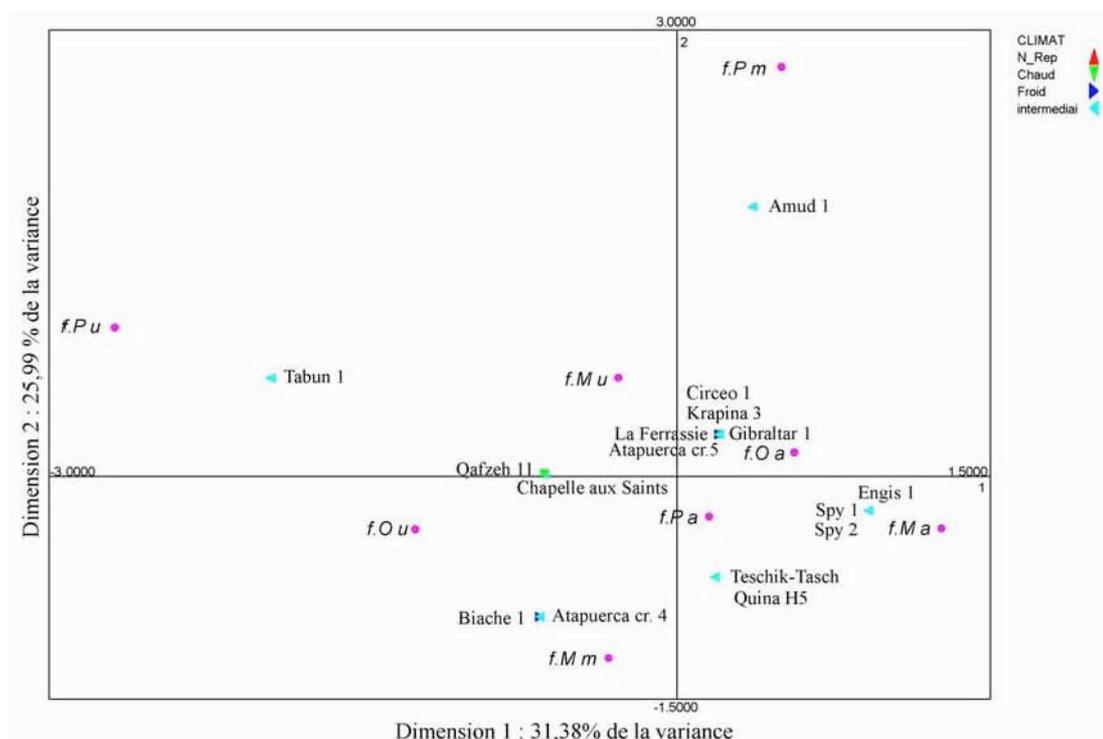


Figure 3. ACM . Types de forams émissaires – lignée néandertalienne
Figure 3. ACM . Emissary foramina's types – Neandertalian lineage

La majorité des fossiles, surtout des Néandertaliens européens est regroupée en bas à droite du graphique, là où sont localisées les variables représentant les forams absents. Un important groupe de ces Néandertaliens est situé à proximité de la variable indiquant la présence d'un foramen mastoïdien unique. C'est ce type de foramen émissaire qui est le plus fréquemment observé chez ces hominidés. Cf. Tab. 2 et 6. Les forams occipitaux ne présentent pas de forams multiples. Tabun 1 se distingue des autres car il a des forams mastoïdiens gauches doubles ainsi que deux forams rétroarticulaires. L'autre fossile atypique, qui est aussi un Néandertalien du Proche-Orient, est Amud 1. Il est le seul hominidé à présenter un foramen pariétal. Les Prénéandertaliens de Bache 1 et du crâne 4 d'Atapuerca ont la particularité d'avoir des forams mastoïdiens multiples et un foramen occipital simple. Le crâne 5 d'Atapuerca est plus proche des Néandertaliens d'Europe avec seulement un foramen mastoïdien simple.

Discussion

Macroévolution

Les résultats qualitatifs et quantitatifs des Hommes actuels sont tous supérieurs à ceux des Hommes pléistocènes. C'est entre les deux échantillons d'Hommes actuels et d'Hommes pléistocènes que s'observe le plus grand nombre de différences, particulièrement en ce qui concerne les résultats quantitatifs. (Le nombre important de sujets des deux échantillons doit influencer les résultats des tests statistiques.)

D'un point de vue quantitatif, le drainage des foramens émissaires condylaires, mastoïdiens et occipitaux augmente avec le temps. Nous observons avec ce même paramètre une augmentation significative de la fréquence des foramens rétroarticulaires, *Cf.* Tab. 5. Or, ce caractère est souvent considéré comme un caractère primitif, (Saban, 1984). Aucun foramen rétro-articulaire n'est observé parmi les échantillons de Pré-néandertaliens et d'Hommes anatomiquement modernes. Quelques uns existent chez les Néandertaliens, particulièrement chez ceux du Proche-Orient; 3 foramens rétro-articulaires pour six individus, sachant que Teschik-Tasch en comprend deux. *Cf.* Tab. 2, 3 et 5.

Macroévolution - Climat

La fréquence individuelle des foramens rétroarticulaires diffère entre les Pré-néandertaliens et les Néandertaliens du Proche-Orient. Les différences significatives entre, d'une part les Néandertaliens et les Groenlandais et, d'autre part, entre les Néandertaliens et les Gabonais sont similaires. La différence majeure semble plutôt provenir de la différence entre Néandertaliens et Hommes actuels plutôt qu'entre les différences de milieu. *Cf.* Tab. 5

Microévolution - Climat

Les différences qualitatives entre les échantillons de Néandertaliens d'Europe et du Proche-Orient ne sont jamais significatives. Notons, toutefois, que les fréquences d'apparition individuelles et par côté des foramens mastoïdiens des Néandertaliens du Proche-Orient sont presque supérieures à celles des Néandertaliens d'Europe. Seule la surface du foramen nasal diffère entre les sujets du Gabon et du Groenland. *Cf.* Tab. 2, 3 et 5.

Analyses multivariées

La première ACM (figure 2) paraît confirmer les autres observations qualitatives en indiquant que le nombre de foramens mastoïdiens, occipitaux, pariétaux et rétroarticulaires augmente avec le temps et la température. Lorsque nous étudions uniquement la lignée néandertalienne sur le figure 3, nous observons globalement que les Néandertaliens ont peu de foramens émissaires et qu'il s'agit principalement de foramens mastoïdiens. Les Néandertaliens du Proche-Orient paraissent avoir davantage de foramens émissaires que ceux d'Europe, mais aucun test ne montre de différences significatives. *Cf.* Tab. 5

Foramens mastoïdiens

Maintenant, nous observons plus en détail les foramens mastoïdiens, les plus nombreux parmi les foramens présents sur les Hommes fossiles. *Cf.* Tab. 7

	H. actuels/ Actual H. N = 67	H. fossiles/ Fossil H. N = 41
f. absents / absent f.	42 (31,34%)	55 (67,07%)
f. simples / single f.	63 (47,01%)	20 (24,39%)
f. doubles / double f.	25 (18,66%)	7 (8,54%)
f. triples / triple f.	4 (2,99%)	0 (0,00%)

Tableau 7. Nombre et fréquence par côté (%) de foramens mastoïdiens des échantillons.

Table 7. Number and by sides frequencies (%) of mastoid foramina in samples.

L'absence de foramen mastoïdien dans l'échantillon d'Hommes pléistocènes est le cas le plus fréquent, comme le montre le degré de significativité de 0,0002. Les Hommes pléistocènes ont moins de foramens à ouverture simple ou multiple que les Hommes actuels. Les différences ne sont pas significatives, même si le degré de significativité des foramens simples approche du seuil de 5%: $p = 0,0645$. Ces résultats rejoignent ceux de la première ACM (*Cf.* Graph. 1). Le fossile de Minatogawa 1 est remarquable car il possède des foramens doubles de chaque côté. Les autres Hommes pléistocènes ont des foramens doubles asymétriques, il s'agit de Mumba 10, Brno 2, Chancelade et Lagoa Santa parmi les Hommes anatomiquement modernes. Le seul Néandertalien possédant un foramen mastoïdien double est Tabun 1. Aucun foramen multiple n'apparaît chez les Pré-néandertaliens. *Cf.* Tab. 7

Symétrie

Les fréquences par côté sont plus faibles que les fréquences individuelles. Cf. Tab. 2, 4 et 6. Ce déséquilibre est significatif pour les foramens condyliques et pariétaux des Néandertaliens du Proche-Orient. Les foramens asymétriques sont plus nombreux que les symétriques pour les foramens mastoïdiens de l'échantillon du Gabon. Aucune différence n'apparaît dans l'échantillon du Groenland. Des déséquilibres s'observent pour les foramens condyliques, mastoïdiens, occipitaux et pariétaux des Hommes actuels.

Les différences entre les fréquences d'apparition individuelles et par côté des échantillons d'hominidés qui vivent dans des régions froides (Pré-néandertaliens, Néandertaliens d'Europe et Groenlandais) ne sont jamais significatives. Au sein d'échantillons de sujets de régions chaudes : Néandertaliens du Proche-Orient et Gabonais, on remarque pour certains foramens émissaires un déséquilibre significatif.

L'asymétrie est significative dans l'échantillon de Néandertaliens du Proche-Orient pour les foramens condyliques et pariétaux, alors que pareil déséquilibre est observé chez les sujets du Gabon uniquement pour les foramens mastoïdiens. Il semble donc que selon la lignée d'hominidés, le type de foramen le plus sensible à un déséquilibre varie. Cela indique-t-il des seuils de tolérance différents selon le type d'hominidé ?

Conclusion

Il se dégage certaines tendances entre les relations du drainage émissaire, l'évolution humaine et l'environnement. Il faut les nuancer notamment pour des raisons méthodologiques, comme sur la première analyse en composantes multiples, par exemple, où la variance est assez faible et où de nombreux sujets ont été exclus.

Il semble que l'augmentation du drainage émissaire d'un point de vue quantitatif et qualitatif soit plus sensible au cours du temps que selon un gradient thermique. Le nombre de foramens émissaires augmente avec l'évolution, ainsi que celui du nombre de foramens multiples, à l'exception des foramens rétro-articulaires. Les foramens symétriques sont plus fréquents chez les Hommes actuels que chez les fossiles. Le nombre de foramens uniques ou multiples, ainsi que l'asymétrie augmentent dans les milieux chauds. Ce gradient est moins net que celui de l'évolution. Le froid semble favoriser la stabilité du développement et ne nécessite pas l'apparition de nouvelles veines émissaires qui protègent le cerveau de l'hyperthermie.

Remerciements: Je remercie Madame Seurin ainsi que Messieurs Braga et Houët du laboratoire d'Anthropologie des Populations du Passé de l'Université de Bordeaux 1, UMR 51989 PACEA, pour leurs précieux conseils.

Bibliographie

- Alemseged, Z., Coppens, Y., et Geraads, D., 2002, Hominid cranium from Omo: description and taxonomy of Omo-323-1976-896. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 117, 103-112.
- Anton, S., 1997, Endocranial hyperostosis in Sangiran 2, Gibraltar 1 and Shanidar 5, *Am. J. Phys. Anthropol.*, 102, 111-122.
- Arsuaga, J.L., Martinez, I., Lorenzo, C., Gracia, A., Munoz, A., Alonso, O., et Gallego, J., 1999, The human cranial remains from Gran Dolina lower pleistocene site (Sierra de Atapuerca, Spain). *J. Hum. Evol.*, 37, 431-457.
- Arsuaga, J.L., Martinez, I., et Gracia, A., 2001, Analyse phylogénétique des hominidés de la Sierra de Atapuerca (Sima de los Huesos et Gran Dolina TD-6): l'évidence crânienne. *L'Anthropologie*, 105, 161-178.
- Bermudez de Castro, J.M., Arsuaga, J.L., Carbonell, E., Rosas, A., Martinez, I., et Mosquera, M., 1997, A hominid from the lower pleistocene of Atapuerca, Spain: possible ancestor to Neandertals and modern humans. *Science*, 276, 1392-1395.
- Bermudez de Castro, J.M., Martinon-Torres, M., Carbonell, E., Sarmiento, S., Rosas, A., van der Made, J., et Lozano, M., 2004, The Atapuerca sites and their contribution to the knowledge of human evolution in Europe. *Evolutionary Anthropology*, 13, 25-41.

- Bonfiglioli, B., Mariotti, V., Facchini, F., Belcastro, M.G., et Condemi, S., 2004, Masticatory and non-masticatory dental modifications in the epipaleolithic necropolis of Tavoralt (Morocco). *Int. J. osteoarcheol.*, 14, 448-456.
- Boyd, G.I., 1934, The emissary foramina of the cranium in primates. *Journal of Anatomy*, 69 : 113-117
- Braga, J., 1995. Définition de certains caractères discrets crâniens chez Pongo, Gorilla et Pan, Perspectives taxonomiques et phylogénétiques. Thèse de doctorat Université Bordeaux 1. pp. 398.
- Braga, J., et Boesch, C., 1997a, Further data about venous channels in South African Plio-Pléistocène hominids. *J. Hum. Evol.* , 33, 423-447.
- Braga, J., et Boesch, C., 1997b, The «radiator» bias. A reply to Falk & Gage. *J. Hum. Evol.*, 33, 503-506.
- Cabanac, M., et Brinnet, H., 1985, Blood flow in the emissary veins of the human head during hyperthermia. *European Journal of Physiology*, 54, 172-176.
- Cabanac, M., 1986, Keeping a cool head. *News in Physiological Sciences*, American Physiological Society, 1, 41-44
- Coutselinis, A., Dritsas, C., et Pitsios, Th., 1991, Expertise médico-légale du crâne pléistocène IA01/S2 (Apidima II), Apidima, Laconie, Grèce. *L'Anthropologie*, 95, n°2/3, 401-408.
- Crubézy, E., Telmon, N., Sevin, A., Picard, J., Rougé, D., Larrouy, G., Braga, J., Ludes, B., et Murail, P., 1999, Microévolution d'une population historique. Étude des caractères discrets de la population de Missimina (Soudan, III-VI siècle). *Société d'Anthropologie de Paris*, 11, n°1-2, 7-200.
- Dean, D., Hublin, J.J., Holloway, R., et Ziegler, R., 1998, On the phylogenetic position of the pre-Neandertal specimen from Reilingen, Germany. *J. Hum. Evol.*, 34, 485- 508.
- Falguères, C., Bahain, J.J., Yokoyama, Y., Arsuaga, J.L., Bermudez de Castro, J.M., Carbonell, E., Bischoff, J.L., et Dolo, J.M., 1999, Earliest humans in Europe: the age of TD 6 Gran Dolina, Atapuerca, Spain. *J. Hum. Evol.*, 37, 343-352.
- Falk, D., 1986, Evolution of cranial blood drainage in hominids: enlarged occipital/marginal sinuses and emissary foramina. *Am. J. Phys. Anthop.*, 70, 311- 324.
- Falk, D., 1990, Brain evolution in Homo: the «radiator» theory. *Behavioral Brain Sciences*, 13, 333-344.
- Gray, H., 1973, *Anatomy of the human body*, (29th American ed, Philadelphia, Lea and Febiger).
- Grün, R., 1996, A re-analysis of electron spin resonance dating results associated with the Petralona hominid. *J. Hum. Evol.*, 30, 227-241.
- Hanihara, T., et Ishida, H., 2001, Frequency variations of discrete cranial traits major human population. IV. Vessel and nerve related variations. *Journal of Anatomy*, 199, 273-287.
- Henry-Gambier, D., 2002, Les fossiles de Cro-Magnon (les Eysies-de-Tayac, Dordogne) : nouvelles données sur leur position chronologique et leur attribution culturelle. *Paléo.*, 14, 201-204.
- Holloway, R.L., 1990, Falk's radiator hypothesis. *Behavioral Brain Sciences*, 13, 360.
- Iacumin, P., Cominotto, D., et Longinelli, A., 1996, A stable study of mammal skeletal remains of mid-pleistocene age, Arago cave, eastern Pyrennes, France. Evidence of taphonomic and diagenetic effect. *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecologie*, 126, 151-160.
- Kamminga, J., et Wright, R.V.S., 1988, The Upeer cave at Zoukoudian and the origin of the Mongoloids. *J. Hum. Evol.*, 17, 739-767.
- Leroyer, C., 1988, Des occupations Castelperroniennes et Aurignaciennes dans leur cadre chrono-climatique. Dans *La mutation*, édité par J.K. Kozlowski (Etudes et recherches archéologiques de l'Université de Liège) p. 103-108.
- Manzi, G., Vienna, A., et Hauser, G., 1996, Developmental stress and cranial hypostosis by epigenetic trait occurrence and distribution : an exploratory study on the italian neandertal, *J. Hum. Evol.* 30, 511-527.
- Minugh-Purvis, N., Radovic, J., Smith, F.H., 2000, Krapina 1: a juvenile neandertal from the early late pleistocene of Croatia. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 111, 393-424.
- Oakley, K.P., 1964, The problem of man's antiquity. An historical survey. *Bull. Br. Mus. Nat. Hist.Geology*, 9 (5).

- Pélessier-Hermitte, B., nd, Approche méthodologique de quantification de certaines veines émissaires cérébrales. *Bull. et Mém. Soc. d'Anthrop. de Paris*, (sous presse).
- Rink, W.J., Schwarcz, H.P., Lee, H.K., Rees-Jones, J., Rabinovich, R., et Hovers, E., 2001, Electron Spin Resonance (ESR) and Thermal Ionization Mass Spectrometric (TIMS) ²³⁰Th/²³⁴U dating of teeth in middle paleolithic layers at Amud cave, Israel. *Geoarcheology*, 6, 701-717.
- Saban, R., 1984, Anatomie et évolution des veines méningées chez les Hommes fossiles. *E.N.S.B. Paris Mém. Séc. Sci.* 11, pp. 289.
- Scheibel, A.B., 1990, Boiling over in the great rift valley. *Behavioral. Brain Sciences*, 13, 364.
- Schwarcz, H.P., Grün, R., Vandermeersch, B., Bar-Yosef, O., Valladas, H., et Tchernov, 1988, ESR dates for the hominid site of Qafzeh in Israel. *J. Hum. Evol.*, vol. 17, n°8, 733-737.
- Schwarcz, H.P., Simpson, J.J., et Stringer, C.B., 1998, Neanderthal skeleton from Tabun: U-series data by gamma-ray spectrometry. *J. Hum. Evol.*, 35, 635-645.
- Shea, J.J., 2003, Neandertals, competition, and the origin of modern humans behavior in the levant. *Evolutionary Anthropology*, 12, 173-187.
- Silver, W.G., 1995, Cranial emissary foramina and their relationship to climate. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 20 suppl., 195.
- Trinkaus, E., Svoboda, J., West, D.L., Sladek, V., Hillson, S.W., Drozdova, E., et Fisakova, M., 2000, Human remains from the moravian gravettian: morphology and taphonomy of isolated elements from Dolni Vestonice II site. *Journal of Archeological Science*, 27, 1115-1132.
- www.archaeologyinfo.com
- www.modernhumanorigins.com
- Zenker, W., et Kubik, S., 1996, Brain cooling in human - anatomical consideration. *Anat. Embryol.*, 193, 1-13.