



Article original

Les Néandertaliens d'El Sidrón (Asturies, Espagne). Actualisation d'un nouvel échantillon

*The Neandertals from El Sidrón (Asturias, Spain).
Updating of a new sample*

Antonio Rosas^{a,*}, Almudena Estalrich^a, Antonio García-Taberner^a,
Markus Bastir^a, Samuel García-Vargas^a, Andrea Sánchez-Meseguer^a,
Rosa Huguet^b, Carles Lalueza-Fox^c, Ángel Peña-Melián^d,
Elena F. Kranioti^a, David Santamaría^e, Marco de la Rasilla^e,
Javier Fortea^{e,†}

^a Grupo de PaleoAnthropología, Departamento de Paleobiología, Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC, Calle José Gutiérrez Abascal 2, 28006 Madrid, Espagne

^b Institut Català de Paleocologia Humana i Evolució Social (IPHES), Àrea de Prehistòria, Universitat Rovira i Virgili, Plaça Imperial Tàrraco 1, 43005 Tarragona, Espagne

^c Institut of Evolutionary Biology (CSIC-UPF) Passeig Marítim de la Barceloneta, 37-49, 8003 Barcelona, Espagne

^d Facultad de Medicina, Universidad Complutense de Madrid, C. Arcos de Jalón 118, 28037 Madrid, Espagne

^e Area of Prehistory Department of History, Universidad de Oviedo, Calle Teniente Alfonso Martínez s/n, 33011 Oviedo, Espagne

Disponible sur Internet le 31 janvier 2012

Résumé

Ce travail synthétise et actualise les nouvelles données du gisement d'El Sidrón (Asturies, Nord de l'Espagne). Depuis 2000, le site d'El Sidrón, daté d'environ 49 000 ans, délivre systématiquement de nouveaux restes d'*Homo neanderthalensis*. L'assemblage osseux se trouve en position secondaire et provient certainement d'un lieu extérieur attenant. L'échantillon est composé presque exclusivement de restes humains. Un modeste outillage lithique ($n \approx 415$) du Paléolithique moyen est présent tandis qu'il n'y a que très peu de restes de macro-faune. Tous les éléments squelettiques sont bien conservés, y compris un os rare comme l'os hyoïde. Les dents sont très nombreuses ($n = 213$), les restes crâniens bien représentés, mais fragmentaires, tout comme le postcrâne, pour lequel on note spécialement la présence des os des mains et

* Auteur correspondant.

Adresse e-mail : arosas@mncn.csic.es (A. Rosas).

† Auteur décédé.

des pieds. Un nombre minimum de 13 individus a été identifié, représentant plusieurs stades de développement des jeunes enfants jusqu'aux adultes. La paléobiologie des humains d'El Sidrón est conforme à celle trouvée dans d'autres échantillons néandertaliens : forte fréquence d'hypoplasies dentaires et de sillons interproximaux, bien qu'il n'y ait aucune lésion traumatique sérieuse. De plus, des traces de modifications anthropiques (cannibalisme) ont été identifiées clairement sur les restes humains : traces de découpes, marques de percussions, fractures conchoïdales et éclats de remontage. Il semble y avoir eu un traitement différencié des individus. Morphologiquement, les humains d'El Sidrón montrent un grand nombre de caractères dérivés néandertaliens même si certains traits placent l'échantillon à la limite de la variation néandertalienne. L'intégration des mandibules et des os occipitaux d'El Sidrón à un plus large échantillon néandertalien révèle une possible variation géographique, avec des Néandertaliens du Sud présentant des faces plus larges associées à des hauteurs faciales plus basses. Des analyses d'ADN ancien ont été menées en développant un protocole de fouille anti-contamination afin de minimiser les risques de contamination par l'ADN moderne. Ainsi, de l'ADN mitochondrial mais aussi nucléaire ont été extraits des restes dentaires et osseux. Curieusement, les analyses comparatives d'ADNm suggèrent une affinité des Néandertaliens de la Péninsule ibérique avec les Néandertaliens d'Europe centrale. Les analyses de l'ADN nucléaire ont permis l'identification de quelques gènes fonctionnels tels que le récepteur de la mélanocortine 1 (*MC1R*) qui régule la pigmentation des cheveux et de la peau ; le *FOXP2*, un gène impliqué dans le développement du langage ; et le gène impliqué dans le système des groupes sanguins ABO. Aujourd'hui l'échantillon humain d'El Sidrón est le plus important de la Péninsule ibérique et augmente le registre fossile de la lignée évolutive européenne, confirmant ainsi une variabilité éco-géographique au sein des populations néandertaliennes.

© 2012 Elsevier Masson SAS. Tous droits réservés.

Mots clés : Néandertal ; Paléobiologie ; ADN ancien ; Paléolithique moyen

Abstract

This paper synthesizes and updates the information coming from the El Sidrón (Asturias, Northern Spain) neandertal site. Since 2000, a new sample of *Homo neanderthalensis* dated to at least 49,000 years old is being systematically recovered at the El Sidrón cave site. The bone assemblage is located in a secondary position, and certainly derives from a close location. The sample is almost exclusively composed of human remains. There is a moderate number of Middle Paleolithic stone tools ($n \approx 415$) and very few macro-faunal remains. All skeletal parts are preserved, including some rare bones such as the hyoid bone. Teeth are abundant ($n = 213$), cranial and postcranial remains are also well represented, but fragmentary, with a special presence of foot and hand bones. A minimum number of thirteen individuals has been identified, comprising different developmental stages from infancy to adulthood: one infant, two juveniles, three adolescents, and seven adults. Paleobiology of the El Sidrón humans fits the pattern found in other neandertal samples: a high incidence of dental hypoplasia and interproximal grooves, yet no serious traumatic lesions are present. Moreover, unambiguous evidence of human-induced modifications (cannibalism) was found on the human remains: cut marks, percussion pitting, conchoidal scars and adhering flakes. Individuals seem to have been treated differentially. Morphologically, the El Sidrón humans show a large number of neandertal lineage-derived features even though certain traits place the sample at the limits of neandertal variation. Integrating the El Sidrón human mandibles and occipital bones into the larger neandertal sample reveals a possible geographic patterning, with southern Neandertals showing broader faces with increased lower facial heights. Ancient DNA analyses have been carried out, developing an anti-contamination protocol of excavation for minimizing the risk of modern human DNA contamination. As a result both mitochondrial and nuclear DNA have been extracted from dental and osteological remains. Curiously, mtDNA comparative analyses suggest a population affinity of Iberian Peninsula Neandertals with Central European Neandertals. Nuclear DNA analyses have permitted the identification of some functional genes such as the melanocortin 1 receptor (*MC1R*), which regulates hair and skin pigmentation; the *FOXP2*, a gene involved in the development of language; and the gene involved in the ABO blood group system. Nowadays the large El Sidrón sample is the most significant neandertal sample from the Iberian Peninsula,

and augments the European evolutionary lineage fossil record, supporting ecogeographical variability across neandertal populations.

© 2012 Elsevier Masson SAS. All rights reserved.

Keywords: Neandertal; Paleobiology; Ancient DNA; Middle Paleolithic

1. Introduction

De la fouille méthodique mise en place depuis 2000 dans la grotte d'El Sidrón (Asturies, nord de l'Espagne) (Fortea et al., 2003) résulte la découverte de plus de 2000 restes humains identifiés comme néandertaliens (Rosas et Aguirre, 1999 ; Rosas et al., 2004, 2006, 2011a) (Tableau 1), d'environ 51 restes fauniques (Rosas et al., 2011b) et 415 artefacts lithiques (Santamaría et al., 2010). L'ensemble des spécimens provienne d'une zone réduite à l'intérieur d'une galerie de la grotte. L'assemblage est considéré comme la conséquence d'un dépôt secondaire (voir ci-dessous). L'activité anthropique sur les os de nature humaine (par exemple, cannibalisme) est également évidente sur ce site (Rosas et al., 2006). De plus, l'ADN ancien a été préservé dans les fossiles néandertaliens de El Sidrón, comprenant l'ADN mitochondrial (ADNmt) (Lalueza-Fox et al., 2006, 2007, 2011) et l'ADN nucléaire (ADNn) (Krause et al., 2007 ; Lalueza-Fox et al., 2007). Un protocole de fouille a été mis en place afin d'éviter la contamination des os avec l'ADN moderne et aussi afin de préserver l'intégralité de l'ADN en refroidissant les échantillons (Fortea et al., 2008).

Ceci fait de l'assemblage archéo-paléontologique particulier du site de El Sidrón, une référence pour l'étude de la paléobiologie de l'espèce néandertalienne. Le nombre de fossiles, aussi bien que la richesse des informations qu'ils contiennent, permet d'élaborer des programmes de recherche à long-terme. Une attention particulière est portée sur les aspects qui concernent la relation avec la biologie de la population et qui peuvent témoigner des processus évolutifs (processus sélectif, dérive génétique ou contrainte ontogénétique) responsables de la destinée de cette espèce. Pour atteindre cet objectif, les variations inter-échantillons doivent être considérées de la manière la plus rigoureuse. Dans la plupart des cas, il est admis que les individus provenant d'un même site peuvent appartenir au même groupe, population ou dème, spécialement dans les cas où les différents individus ont été exhumés dans un même niveau archéologique. Pourtant, les

Tableau 1

L'assemblage de fossiles de la grotte d'El Sidrón (Asturies, Espagne). Spécimens fossiles récupérés à la grotte d'El Sidrón jusqu'à la campagne de fouille 2010.

Fossil sample from the El Sidrón site (Asturias, Spain). Fossil specimens recovered at El Sidrón site through the 2010 excavation season.

Région anatomique	Nombre de spécimens
Crâne, mandibule et maxillaire	221
Dent	213
Membre supérieur	322
Membre inférieur	291
Côte et vertèbre	289
Autre et indéterminé	719
Non humain	51
Total	2106

preuves directes sont difficiles à mettre en évidence. L'assemblage fossile d'El Sidrón présente une situation où une parenté, ethnique ou génétique, peut être directement testée, ouvrant de nouvelles possibilités pour l'exploration des spécificités sociale et biologique de la population néandertalienne. L'objectif de cet article est de synthétiser et mettre à jour les informations disponibles sur l'assemblage fossile humain de El Sidrón, en considérant le nombre minimum d'individus (NMI) et leurs caractéristiques paléobiologiques telles que le sexe, l'âge à la mort et les paléopathologies.

2. Description du site et cadre taphonomique

Le site karstique de El Sidrón a une longueur totale de 3700 m avec une hauteur interne de 4,67 m. Il est situé sur le « Surco Oviedo-Infiesto », une bande sédimentaire du Mésozoïque et du Cénozoïque limitée par des reliefs Paléozoïque au nord et au sud. La galerie principale de la grotte, appelée « Galería de Río », possède des ramifications latérales, allant du NE-SW au N-S, qui sont localisées à des intervalles de 50 à 100 m de distance.

De la découverte accidentelle en 1994 d'un exceptionnel ensemble de restes humains résulte l'initiative de mettre en place une fouille archéologique associée à une étude multidisciplinaire du site (Fortea et al., 2003). De ce fait, un significatif enregistrement archéo-paléontologique a été systématiquement mis au jour depuis 2000. Il faut noter aussi une modeste présence d'industrie du Paléolithique moyen et très peu de restes fauniques. Les remontages à partir de fragments osseux aussi bien que ceux effectués sur 67 artefacts lithiques attestent largement d'un seul dépôt archéologique. Toutes les découvertes proviennent d'une galerie latérale, réduite, à l'intérieur de la grotte (« Galería del Osario »), qui est orientée N-S (Fig. 1). Les sédiments sont principalement du sable et de l'argile, avec des niveaux de graviers indiquant des variations de l'énergie hydraulique (Fortea et al., 2003 ; Santamaría et al., 2010 ; Cañaveras et al., 2011).

Deux dents et un fragment d'os ont été datés à l'aide de la spectrométrie de masse par accélérateur (^{14}C) à Beta Analytic, Inc. (Miami, États-Unis) et calibrés avec le programme CalPal (par O. Jöris et B. Weninger, université de Cologne, Allemagne). L'âge moyen calibré est de $43\,129 \pm 129$ années (dates tirées de Lalueza-Fox et al., 2005). Les nouvelles techniques de datations appliquées au site ont fourni des données convergentes et fiables, soit environ 49 000 années (BP) (Torres et al., 2010).

Bien que la taphonomie du site fasse actuellement l'objet d'une étude, l'interprétation suivante peut être avancée. Les restes sont considérés comme le résultat d'un dépôt secondaire après l'effondrement d'une galerie supérieure près de la « Galería del Osario ». Ceci suggère que le dépôt original a eu lieu quelque part dans un niveau karstique supérieur. Plusieurs critères taphonomiques permettent de clarifier ce modèle. Un pied adulte, une cage thoracique et une main immatures ont été découverts en connexion anatomique, cimentés par une matrice calcaire. Des éléments provenant du même individu (phalanges) ont été trouvés à proximité, signifiant qu'au moins une partie du corps a préservé des tissus réalisant la connexion anatomique au moment de l'arrivée sur le site. La préservation de la surface ostéologique est excellente. L'exploration réalisée grâce au microscope électronique à balayage environnemental (ESEM) montre un piétinement et une érosion limités, rendant possible l'étude des modifications de surface de l'os aussi bien que celle des signaux biostratigraphiques. Il n'y a pas de preuve d'une modification des os par les grands carnivores, mais seulement des signes marginaux de l'activité des rongeurs et des petits carnivores (par exemple, renard) sur quelques restes non-humains. Il n'y a pas de signe d'altération climatique, seuls quelques os indiquent une abrasion hydraulique.

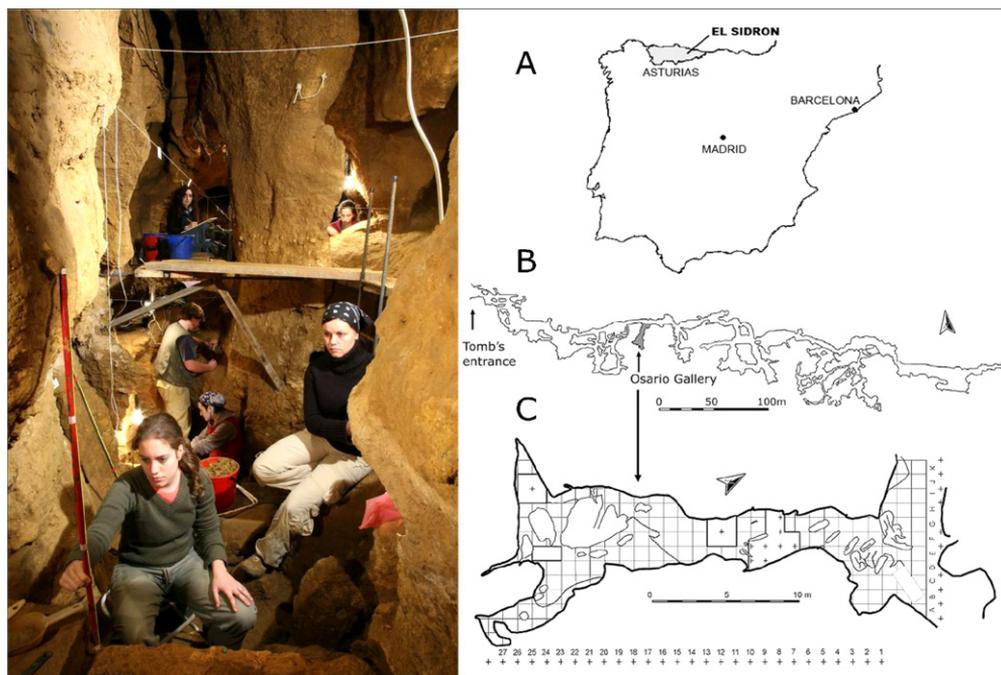


Fig. 1. À Gauche : vue de la fouille d'El Sidrón, « Galería del Osario ». À droite : **A.** Localisation du site d'El Sidrón dans la Péninsule ibérique. **B.** Carte du système karstique de la grotte. **C.** Agrandissement de la carte au niveau de la « Galería del Osario ».

Left: a view of the El Sidrón excavation, "Galería del Osario". Right: A. The El Sidrón site located in the Iberian Peninsula. B. A map of the cave system. C. Enlargement and excavation map of the "Galería del Osario".

En résumé, toutes les données mettent en évidence une exposition limitée des os en dehors de la cavité.

La modification des os induite par l'Homme est indiquée par la présence de stries de découpe, de marques de percussion conchoïdales, d'éclats avoisinants, de dégagement de la voûte interne, et des types de fracture observés sur plusieurs restes crâniens tels qu'un os frontal immature, ou une mandibule adulte, et sur de nombreux os longs incluant des humérus, des tibias et des fémurs (Rosas et al., 2006, 2007, 2011a).

3. Les affinités néandertaliennes des restes humains de El Sidrón

Les restes d'El Sidrón montrent de clairs et distincts caractères néandertaliens. En ce qui concerne le matériel dentaire, le mieux représenté dans cet assemblage (213 restes), les dents sont larges avec un émail crénelé des cuspides accessoires. Quelques traits de la lignée néandertalienne peuvent être facilement identifiés comme la forme en pelle des incisives, la convexité labiale marquée et le fort développement du tubercule lingual. De la même manière, les prémolaires révèlent des traits typiques de Néandertal : l'asymétrie du contour lingual, une forte crête transverse du métaconide située lingualemment et une cuspidé linguale accessoire, particulièrement marquée sur la prémolaire inférieure d'El Sidrón (par exemple, SD-763a). Le taurodontisme fréquent chez les néandertaliens, est aussi évident dans certains cas au niveau de la denture postérieure (par exemple, SD-531).

Les mandibules sont également présentes dans cet assemblage avec quatre spécimens remarquablement bien conservés, particulièrement la mandibule 1 et celle du juvénile, la plus complète, tandis que les mandibules 2 et 3 correspondent à des hémi-mandibules. Ces spécimens présentent un corps mandibulaire qui tend à être haut et épais. En outre, le trigone mentonnier est bien développé et remplit complètement la symphyse basale, sans aucune trace de gouttière submentonnière, ce qui le rend substantiellement différent des autres mandibules du Pléistocène moyen : Mauer, Arago, ou Atapuerca-SH (Rosas et al., 2006). De plus, un grand nombre de caractères néandertaliens sont complètement développés, incluant un foramen mentonnier sous la M1, une fosse ptérygoïdienne profonde, une ligne mylohoïdienne inclinée, bien que sur la mandibule 2 et 3 (Rosas et al., 2006), elle soit située plus bas, en bas du corps mandibulaire. D'autres singularités morphologiques remarquables sur les mandibules d'El Sidrón, inhabituelles chez les néandertaliens classiques, sont présentes comme un court espace rétro-molaire ou une profonde fosse du masseter et une éversion goniale, observés sur les mandibules 2 et 3. Malgré la taille distincte de ces mandibules, il existe une forte similarité entre elles. Deux sont robustes, avec un foramen mentonnier ouvert, en position haute sur le corps et avec une lingula bien définie. Cependant, la mandibule 1 est moins robuste, le foramen mentonnier est situé plus bas sur la branche horizontale et il montre une forme ovale à axe horizontal. Au vu de la taille de ces trois spécimens mandibulaires, la mandibule 2 présente le corps le plus large dans la lignée néandertalienne, similaire à Kébara, La Quina 9, Mauer et aux plus larges spécimens provenant d'Atapuerca-SH. La mandibule 1 est également large, analogue à celles d'Amud 1 et Guattari 3, et à celles de taille moyenne d'Atapuerca-SH ; la mandibule 3, de taille moyenne, est similaire à Spy 2, Vindija 231, Montmaurin et à celles des tailles moyennes des spécimens d'Atapuerca-SH.

Aucun reste de squelette facial significatif n'a encore été découvert. Cependant, le neurocrâne est bien représenté dans l'échantillon mais de façon fragmentaire ; il possède les caractères typiques de la morphologie des Néandertaliens classiques. Trois fragments d'os occipitaux sont particulièrement intéressants (Bastir et al., 2010). Le spécimen SD1219 (avec la portion pétreuse du temporal gauche, et les deux condyles occipitaux ayant une médiocre conservation) est grand, avec la partie supérieure de la portion squameuse de l'occipital, le torus nuchal, et la présence de l'astériorion gauche, présentant des sutures ouvertes, en connexion avec la portion pétreuse (pyramidale) du temporal bien conservée. Une grande fosse supra-iniaque est présente et le lambda peut être raisonnablement bien estimé. En ce qui concerne les caractères endocrâniens, les fosses, cérébrale et cérébelleuse, de l'os occipital gauche sont bien préservées, mais seulement sur la portion droite de cette structure. Le sinus veineux de la dure-mère peut aussi être observé : le sigmoïde gauche sagittal supérieur (transverse droit) et le sillon du sinus gauche du pétreux sont particulièrement bien marqués. Ce spécimen montre un haut degré d'asymétrie avec un sinus sagittal supérieur grandement dévié du plan sagittal continuant dans le sinus transverse droit. La fosse cérébrale gauche est plus profonde que la droite, indiquant probablement une petalia occipitale (Rosas et al., 2008a). Le spécimen SD-1149 est plus petit (squama occipital), le lambda peut être estimé, l'inion est conservé. Les cupules remarquées en surface pourraient indiquer un plus jeune âge. Le sinus supérieur sagittal et le sinus transverse droit peuvent être appréciés. Une petalia sur l'occipital droit est observée. Le dernier fragment occipital, le spécimen SD-370a, a conservé le squama occipital droit, une petite partie du gauche, le sinus sagittal supérieur et une portion du sinus transverse droit. En raison de l'absence de la fosse cérébrale gauche il n'est pas possible de reconnaître une asymétrie cérébrale.

Deux os frontaux ont été découverts, provenant d'un jeune adulte (SD-436) et probablement d'un juvénile (SD-438). Le frontal SD-436, bien que incomplet, a préservé une portion de la face droite du squama et une partie du torus supra-orbitaire, brisé au niveau de la partie latérale de la glabella et

au niveau du trigone latéral ; la région superciliaire est aussi bien préservée. Parmi les caractères les plus remarquables, il est à noter : une projection antérieure marquée avec le développement d'une fosse supraglabellaire, une fosse et une scissure superciliaire bien définies et un torus arrondi avec une continuité apparente entre les trois éléments. Le spécimen montre un haut degré de pneumatisation remplissant plus de la moitié du torus. Le frontal droit immature SD-438, associé au torus supraorbitale et à la portion squameuse ayant préservé la suture fronto-zygomatique, montre une projection marquée du torus supraorbital avec une différenciation de la scissure superciliaire.

Malgré la concrétion qui recouvre les os temporaux SD-315 et SD-358 plusieurs caractères diagnostiques sont observables. Une projection basse du processus mastoïde, une fosse glénoïdienne aplatie, et l'inclinaison du mur antérieur de cette fosse en sont les caractères marquants.

Le squelette post-crânien est bien représenté mais, pour une large part, seulement à travers des éléments fragmentés. Pourtant, tous les os post-crâniens sont présents dans l'échantillon. Les plus abondants sont les os des pieds et des mains, les métacarpes, les métatarses et les phalanges, ces derniers étant de loin les os les mieux représentés dans l'assemblage (Tableau 1). Les caractères diagnostiques sont la taille et la robustesse du premier métacarpien (avec une crête bien développée pour le muscle opposant du pollex) et une tubérosité distale élargie sur la troisième phalange de la main. Le squelette axial est fragmentaire, il inclut plusieurs vertèbres et côtes et des fragments immatures d'os coxal et de sacrum. Les cinq métatarsiens, les trois cunéiformes, ainsi que le cuboïde et l'os naviculaire, accompagnés de restes d'os fragmentés d'un pied adulte ont été découverts en association anatomique emprisonnés dans un bloc de sédiment calcifié (SD-437, Fig. 2).

Le membre supérieur est représenté par plusieurs fragments huméraux, ulnaires et radiaux. Le membre inférieur est plus pauvrement représenté, avec des patellas et des fragments de fémurs, de tibias et de fibulas. L'os cortical de la diaphyse des os long est épais.

4. Analyse de l'ADN ancien

Les séquences d'ADN mitochondrial extraites, d'El Sidrón, ont permis d'identifier, jusqu'à présent, des substitutions nucléotiques typiques des Néandertaliens et une insertion d'adénine

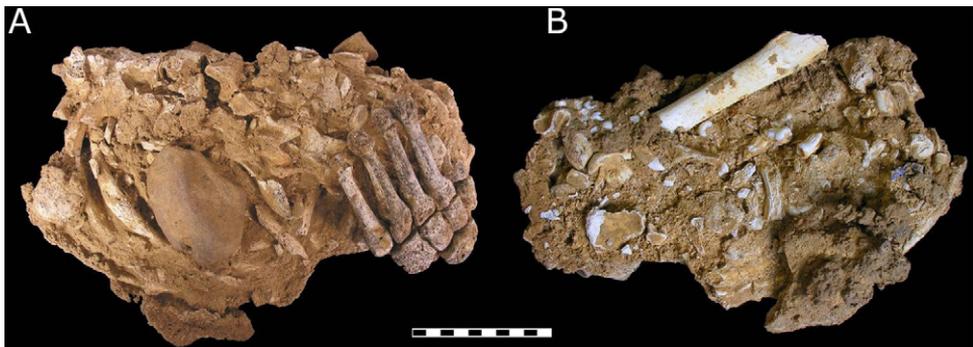


Fig. 2. Spécimen SD-437 d'El Sidrón : un bloc de sédiment contenant plusieurs os. **A.** Vue supérieure, le fossile le plus marquant est une partie de pied (os du métatarse et du tarse). **B.** Vue inférieure, une diaphyse humérale et plusieurs dents sont clairement visibles. L'échelle en centimètre.

The El Sidrón specimen SD-437, a block of sediment containing several bones. A. Superior view, the outstanding fossil is part of an foot (metatarsus and tarsal bones). B. Inferior view, where a humerus shaft and several teeth are easily visible.

entre les positions 16263 et 16264 (Lalueza-Fox et al., 2006, 2007). Les analyses généalogiques des séquences de l'ADNmt néandertalien, effectuées par Lalueza-Fox et al. (2006), ont mis en évidence deux groupes de séquences au sein de la variation de l'ADNmt chez Néandertal. Quelques haplotypes, ceux de Mezmaiskaya et Monte Lessini, sont clairement plus divers avec un ancrage près de la racine généalogique. Les deux possèdent A en position 16078 et T en position 16154 ; ces positions sont très stables chez les populations humaines modernes et, par conséquent, non prédisposées à des mutations récurrentes. La séquence décrite à El Sidrón appartient au second groupe, comme Felhofer 1 et 2 et Vindija 75-80. Ces données replacées dans le contexte de la recolonisation post-glaciaire en Europe suggèrent que les Néandertaliens d'Europe centrale (incluant ceux de Croatie) associés à ceux venant de la péninsule ibérique pourraient représenter un groupe génétique relativement homogène avec une histoire démographique commune qui est probablement différente de celle des autres groupes de Néandertaliens qui vivaient à l'est de l'Europe et dans la péninsule italienne. Par conséquent, il semble que, malgré leur large répartition géographique, les Néandertaliens d'El Sidrón, Felhofer et Vindija pourraient appartenir au même groupe de Néandertaliens qui s'est répandu à partir d'un hypothétique refuge glaciaire méridional après une chute démographique associée à un maximum glaciaire. Cependant de plus récentes et complètes études utilisant le génome mitochondrial complet de six Néandertaliens concluent que la faible variabilité et la forte similarité des Néandertaliens au sein de leur répartition géographique ne supportent aucun modèle phylogénétique. Ces données devront être comparées aux informations fournies par l'analyse morphologique.

La comparaison réalisée au sein des génomes complets de six Néandertaliens révèle un total de 55 positions variables au sein de 16565 nucléotides alignés, dont moins d'un tiers est localisé dans une région de contrôle (18 sites). En moyenne, l'ADNmt des six Néandertaliens différents par 20,4 substitutions (Briggs et al., 2009).

En utilisant exclusivement les données du HVRI, l'ancêtre commun le plus récent des sept séquences néandertaliennes aurait vécu il y a environ $250\,000 \pm 65\,000$ ans (en supposant un âge d'environ 40 000 ans pour ces spécimens fossiles) selon les méthodes de coalescence. En outre, le clade contenant les quatre séquences les plus similaires (Felhofer 1 et 2, Vindija75-80 et El Sidrón entre les positions 16076 et 16378) partageant l'haplotype G 16 078-C 16 154, a été estimé à $130\,000 \pm 30\,000$ ans. Il est intéressant de noter que cette date correspond approximativement avec la fin de l'important maximum glaciaire daté au environ de 135 000 ans. Plus récemment, en utilisant l'approche bayésienne calibrée avec l'âge fossile des cinq séquences néandertaliennes et la divergence Homme/chimpanzé évaluée à environ 6 Ma, Briggs et al. (2009) ont estimé la date du plus récent ancêtre commun de l'ADNmt néandertalien à environ 110 000 ans.

4.1. *Analyses comparatives de l'ADN nucléaire*

Les nouvelles techniques métagénomiques procurent des résultats tangibles dans l'effort qui est fait pour recueillir les données de l'ADN nucléaire néandertalien, lequel est presque identique à l'ADN humain moderne. Alors que la contamination de l'ADNmt des échantillons néandertaliens est relativement facile à identifier comme les séquences mitochondriales diffèrent substantiellement de celles des Hommes modernes, éviter les potentiels contaminants actuels est une question décisive lorsqu'il s'agit d'étudier l'ADN nucléaire. Le développement de nouveaux protocoles méthodologiques pour éviter ce type de contamination est possible sur le site d'El Sidrón, où la haute densité de restes humains garantit la forte probabilité de découvrir de

nouveaux fossiles dans de futures campagnes de fouilles. Actuellement, la meilleure façon de surmonter ce problème est de minimiser la source initiale de contamination au moment même de l'exhumation. Un protocole anti-contamination a été développé sur la fouille d'El Sidrón : les fossiles qui seront soumis à l'analyse de l'ADN sont extraits sous des conditions stériles, immédiatement refroidis à -20°C et conservés ainsi jusqu'à leur arrivée au laboratoire (Fortea et al., 2008). L'application de ce protocole anti-contamination semble avoir favorisé l'augmentation de la proportion endogène par rapport à celle du contaminant au sein des échantillons prélevés.

L'analyse de l'ADN nucléaire a été effectuée sur l'échantillon fossile de El Sidrón afin d'examiner les gènes spécifiques. Pour le moment deux gènes ont été identifiés : le récepteur de la mélanocortine 1 (*MC1R*) et le *FOXP2* (Krause et al., 2007 ; Lalueza-Fox et al., 2007). Le gène *MC1R* régule la pigmentation chez les Hommes et les autres vertébrés. Chez l'Homme, quelques variantes du *MC1R* avec une fonction réduite sont associées avec une peau claire et des cheveux roux. Un fragment de ce gène a été amplifié à partir de deux restes néandertaliens, dont l'un provenant du matériel d'El Sidrón (SD-1252), montre une mutation absente chez les Hommes modernes. Cette variante du *MC1R* implique une réduction de l'activité de ce gène ce qui suggère une altération dans la pigmentation de la peau et des cheveux. La présence de ce variant implique une diversité dans le niveau de pigmentation de l'Homme de Néandertal probablement à l'échelle de ce qu'il est reconnu chez les Hommes actuels. Toutefois, il est possible que le variant inactif du *MC1R* a évolué indépendamment dans les deux lignées, néandertaliennes et Hommes modernes (Lalueza-Fox et al., 2007).

Le gène *FOXP2* est connu pour avoir un rôle spécifique dans le développement de la parole et du langage (Konopka et al., 2009). Bien que *FOXP2* soit très constant chez les taxons mammaliens, il y a deux substitutions aminoacide, variantes du gène, fixées dans la lignée humaine. Ces substitutions sont en positions 911 et 977 dans la région 7 de l'exon et y sont apparues durant les derniers 200 000 ans. Ces deux substitutions aminoacide sont associées à l'émergence de l'acquisition intégrale du langage humain. Ces substitutions ont été trouvées dans deux spécimens d'El Sidrón (SD-1253 et SD-1351c) montrant que Néandertal portait une protéine *FOXP2* qui était identique à celle de l'Homme moderne dans les deux seules positions qui diffèrent entre l'Homme et le chimpanzé. Par conséquent, ces changements génétiques étaient présents chez l'ancêtre commun des populations d'Homme moderne et de Néandertal (Krause et al., 2007). Une conclusion similaire a été proposée d'après l'étude d'un autre gène nucléaire séquencé dans l'échantillon d'El Sidrón : le gène *ABO*, contrôlant le système sanguin (Lalueza-Fox et al., 2008). Deux individus néandertaliens sont du group O, avec une séquence génétique identique à celle trouvée chez les Hommes modernes. La relation établie chez les Hommes modernes entre le polymorphisme du système ABO et la résistance à certaines maladies suggère la possibilité qu'une telle relation existerait dans d'autres espèces humaines, par exemple Néandertal.

5. Profil paléobiologique des individus

Le NMI a été calculé d'après les restes dentaires et mandibulaires, excepté dans un cas pour lequel un individu a été identifié grâce aux restes post-crâniens (Tableau 2). Les dents isolées, les restes mandibulaires et maxillaires ont été affectés à différents individus sur la base de plusieurs critères anatomiques et morphologiques : connexion anatomique entre les alvéoles mandibulaire et maxillaire, usure occlusale des dents (suivant Skinner, 1997), facette de contact interproximale (Estalrich et al., 2011 ; Gençtürk et al., 2008 ; Poisson et al., 2002 ; Rosas et al., 2006 ; Villa et

Tableau 2

Résumé des individus et des associations dentales identifiés dans l'échantillon néandertalien d'El Sidrón (Asturias, Espagne).

Summary of the individuals and dental associations identified in the El Sidrón (Asturias, Spain) neandertal fossil assemblage.

	Squelette faciale associé	Autres associations dentaires		Âge	Sexe
		Dentition inférieure	Dentition supérieure		
Adulte 1	Mandibule et maxillaire SD-1200	3 dents isolées et 12 <i>in situ</i>	Maxillaire et 9 dents isolées	Jeune adulte	Homme
Adulte 2	Hémimandibule et maxillaire SD-1427	2 dents isolées et 8 <i>in situ</i>	Maxillaire et 3 dents isolées	Jeune adulte	Homme
Adulte 3	Hémimandibule	2 dents isolées et 8 <i>in situ</i>	Canine	Adulte mature	Femme
Adulte 4	Fragment de mandibule et maxillaire	10 dents isolées et 2 <i>in situ</i>	3 dents isolées	Jeune adulte	Femme
Adulte 5	Rangée dentaire trouvée <i>in situ</i> et maxillaire SD-2010	8 dents <i>in situ</i>	Aucune	Adulte mature	Femme
Adulte 6		7 dents isolées	4 dents isolées	Adulte mature	Homme
Adulte 7		3 dents isolées		Adulte mature	?
Adolescent 1	Fragment de maxillaire	6 dents isolées	2 dents isolées	Adolescent	Homme
Adolescent 2	Petit fragment mandibulaire	7 dents isolées	10 dents isolées	Adolescent Environ 12–13 ans	?
Adolescent 3	Petit fragment mandibulaire	3 dents isolées et 1 <i>in situ</i>	7 dents isolées	Adolescent Environ 11–12 ans	Homme
Juvenile 1	Mandibule et éléments du postcrânien	2 dents isolées et 10 <i>in situ</i>	11 dents isolées	Juvenile Environ 5–6 ans	Homme ?
Juvenile 2	Éléments du postcrânien	aucune	aucune	Juvenile Environ 8–10 ans	?
Enfant 1				Enfant 1,5–3 ans Tibia, SDR-157	?

Giacobini, 1995), développement dentaire et vitesse d'éruption (suivant Granat et Heim, 2003, mais voir aussi Smith et al., 2007), et similarité de la morphologie des couronnes dentaires.

Treize individus néandertaliens ont été identifiés dans l'échantillonnage fossile de El Sidrón (Rosas et al., soumis). Onze ont été déterminés à partir de la dentition permanente : sept adultes et trois adolescents. Les adultes sont définis comme Adulte 1, Adulte 2, Adulte 3, Adulte 4, Adulte 5, Adulte 6 et Adulte 7 (Fig. 3). Les trois autres individus (adolescents) ont été identifiés sur la base de l'absence de l'éruption des troisièmes molaires et des facettes d'usure interproximale des deuxièmes molaires. Ils sont nommés Adolescent 1, Adolescent 2, Adolescent 3 (Fig. 4). De plus, un juvénile (Juvénile 1, Fig. 4) a été défini sur la base de la présence de la seconde molaire déciduale supérieure droite (dm2 D) (Rosas et al., 2006), qui ne peut pas être attribuée aux individus identifiés précédemment en raison de l'incompatibilité du stade de développement (Granat et Heim, 2003 ; Schour et Massler, 1941 ; Ubelaker, 1989). Un autre juvénile a été identifié sur la base des éléments du squelette postcrânien. Finalement, un fragment distal de tibia

droit a permis d'identifier un enfant âgé entre 1,5 et 3 ans (Enfant 1, Fig. 4) (Egocheaga et Sierra, 2005 ; Rosas et al., 2006).

5.1. Les individus adultes

L'Adulte 1, l'Adulte 2 et l'Adulte 6 sont attribués au sexe masculin tandis que l'Adulte 3, l'Adulte 4 et l'Adulte 5 sont rattachés au sexe féminin sur la base de la taille moyenne des canines du site d'El Sidrón, selon Bermúdez de Castro et al. (1993, 2001, 2004), et des mesures mandibulaires (Rosas et al., 2002) et des études génétiques (Lalueza-Fox et al., 2011).

L'estimation de l'âge à la mort des individus adultes est établie à partir de l'usure dentaire occlusale. Cet échantillon se caractérise par une usure occlusale modérée, variant du stade 3 (avec une légère exposition de la dentine à la pointe des cuspidés) au stade 5 (étalement de la dentine sans coalescence) proposés par Skinner (1997). L'Adulte 6 possède le plus important degré d'usure occlusale, faisant de cet individu le plus vieux reconnu au sein de l'échantillon, correspondant à un homme d'âge moyen. L'Adulte 3 et l'Adulte 5 sont des femmes d'âge moyen tandis que les adultes 1, 2 et 4 sont jeunes.

Des sillons interproximaux ou *tooth-pick* ont été trouvés sur la dentition postérieure des adultes 5 et 6, les deux individus néandertaliens ayant l'usure occlusale la plus élevée.

Des striations culturelles et un émail effrité (éclat détaché de la couronne) ont été observés sur la dentition antérieure de tous les individus suggérant une utilisation intense de la dentition antérieure en tant que troisième main.

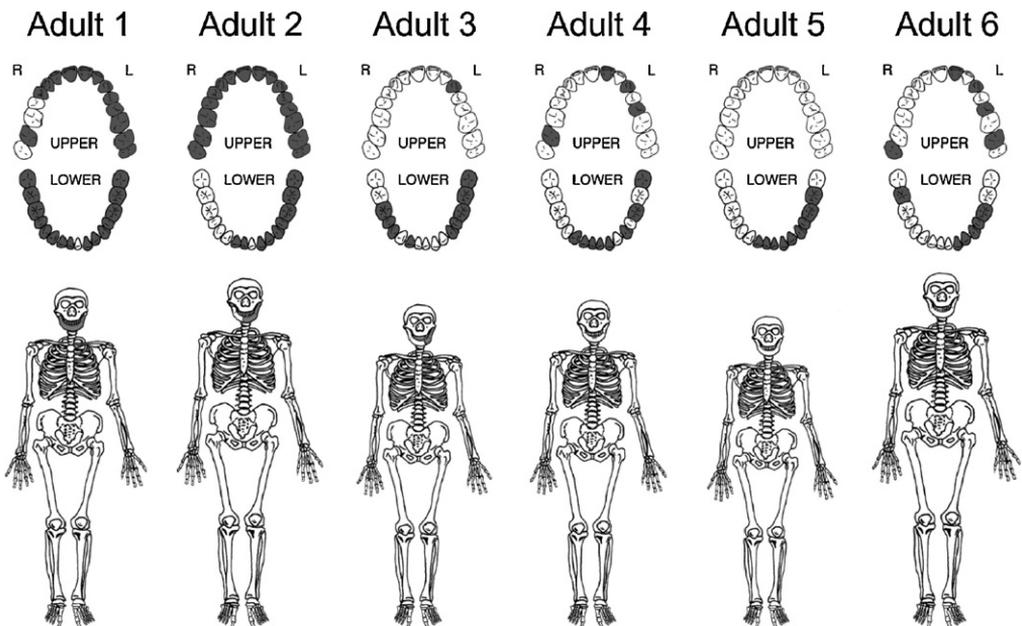


Fig. 3. Individus adultes identifiés dans l'échantillon d'El Sidrón. Restes dentaires et osseux associés à chaque individu. La taille des squelettes reflète la taille relative des individus. Adulte 7 n'est pas inclus.

Adult individuals identified from the El Sidrón site. Dental and skeletal pieces associated to each individual. Size of the skeletons denotes relative size of the individuals (Adult 7 is not included).

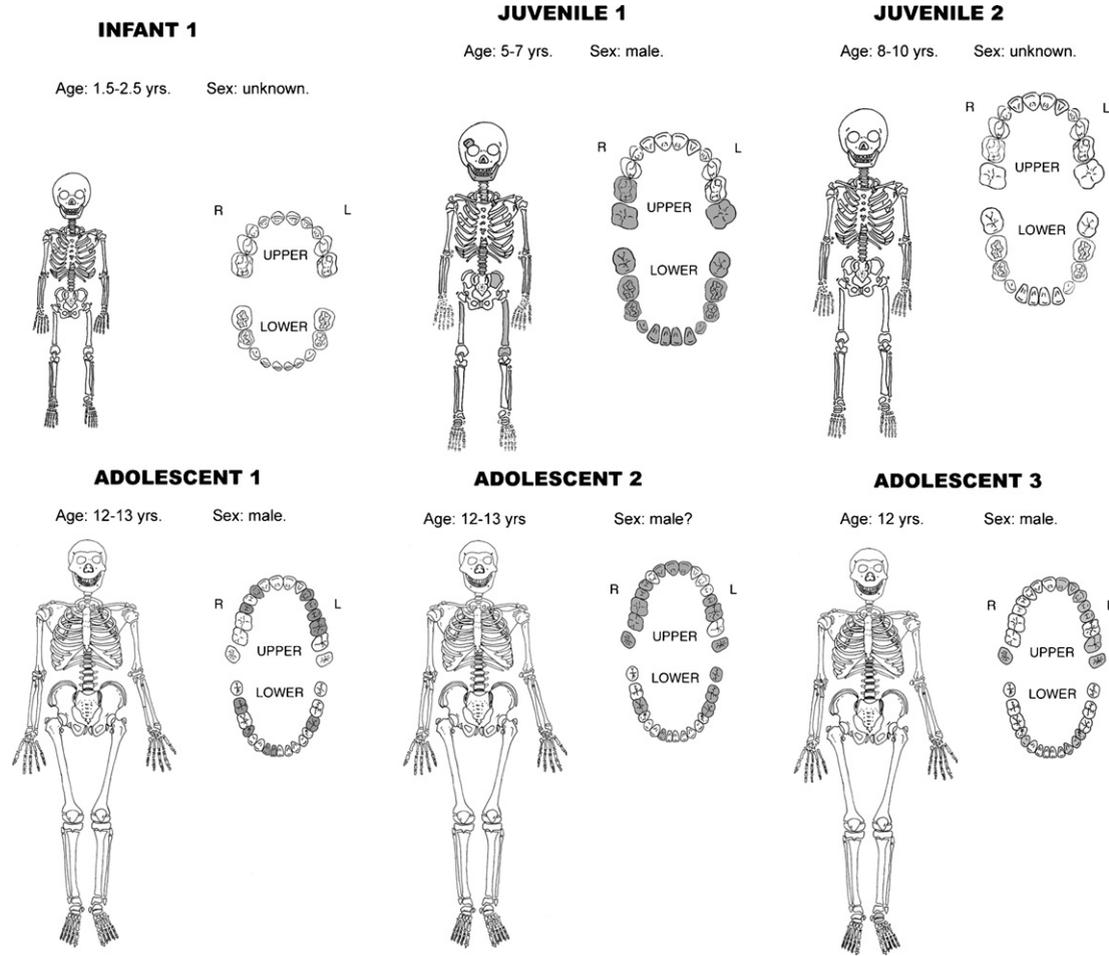


Fig. 4. Individus immatures identifiés dans l'échantillon d'El Sidrón. Restes dentaires et osseux associés à chaque individu. La taille des squelettes reflète la taille relative des individus. *Immature individuals identified from the El Sidrón site. Dental and skeletal pieces associated to each individual. Size of the skeletons denotes relative size of the individuals.*

La stature estimée des hommes couvre un intervalle compris entre $164 \pm 4,05$ cm et $170,6 \pm 4,3$ cm. La stature estimée des femmes se situe entre $152,6 \pm 4,4$ cm et $161 \pm 4,5$ cm.

L'hypoplasie de l'émail a été observée chez tous les adultes (à l'exception de l'Adulte 5) et serait advenue lorsque les individus avaient entre deux et quatre ans environ. Sur l'Adulte 3 et 4, un autre épisode d'hypoplasie a été identifié sur les cuspides de la troisième molaire, probablement à un âge aux alentours de 11 ans. L'Adulte 5 a eu une unique période d'hypoplasie pendant la première année de sa vie. Cet épisode fût court mais très intense, affectant la forme de la première molaire.

Le tartre dentaire est présent chez tous les adultes, principalement sur la face linguale des dents frontales et buccale sur les molaires. La seule pathologie buccale a été observée sur l'Adulte 2. Une de ces dents a subi des modifications (la canine permanente inférieure gauche est déplacée sous la région molaire du corps mandibulaire). Une dent anormale se trouve à la place de la canine permanente gauche de la mandibule, et on observe également un abcès mandibulaire sous la région molaire gauche (Prieto, 2005). Il est possible que de cette pathologie ait causé des douleurs et des difficultés lors de la mastication. Un dépôt de tartre sur la face occlusale des molaires maxillaires gauches aurait aussi eu pour conséquence une mastication douloureuse.

5.2. *Les individus adolescents*

Les trois adolescents d'El Sidrón ont un âge estimé entre 12 ans et 15 ans (selon la méthode proposée par Granat et Heim, 2003), leurs trois molaires sont encore en formation et ne présentent pas de micro-usures occlusales, témoignant d'une absence d'éruption quelle soit occlusale ou gingivale.

Deux épisodes hypoplasiques ont été identifiés, le premier pendant l'enfance (autour de la troisième ou de la quatrième année de la vie) et le second lors des débuts de l'adolescence (autour de la onzième année de la vie, peut-être pendant les derniers mois de la vie pour l'Adolescent 3). Mais dans le cas de ce dernier, le premier épisode indique qu'un événement long et intense a affecté entièrement la dentition, occasionnant une déformation de la forme de la dent. Sur la base de la taille des canines, l'Adolescent 1 et l'Adolescent 3 ont été identifiés comme des individus mâles, tandis que le sexe de l'Adolescent 2 demeure inconnu. L'effritement de l'émail aussi bien que les striations culturelles qui ont été observées indiquent l'utilisation de la dentition antérieure en tant que troisième main.

De légers dépôts de tartre dentaire ont été observés sur la surface labiale des dents.

5.3. *Les individus juvéniles*

Le Juvénile 1 correspond à un individu masculin dont l'âge a été estimé à cinq ans et deux mois. Il n'y a aucune preuve de désagrégation en éclat de l'émail ni de striations culturelles, suggérant que ces dents n'ont guère dû être utilisées pour des activités non-masticatrices. Il a souffert d'un stress physiologique quand il était enfant. Aucun dépôt de tartre n'a été observé.

5.4. *L'individu enfant*

L'âge à la mort de l'enfant 1 a été estimé entre 1,5 et trois ans au regard de la morphologie et des dimensions du fragment distal du tibia (Egocheaga et Sierra, 2005). Il n'y a aucun reste dentaire associé à cet individu. Un cinquième métatarse et une première phalange de l'hallux

apparaissent être du même stade de développement que le fragment de tibia appartenant à cet individu.

6. Discussion

6.1. *Âge et sexe*

L'échantillon néandertalien du site d'El Sidrón est composé de six individus immatures (trois adolescents, deux juvéniles et un enfant) et sept individus adultes. L'âge des individus immatures est compris dans un éventail allant de 1,5 an à moins de 15 ans. Ces spécimens sont aussi associés à des éléments post-crâniens qui indiquent, grâce à la fusion des épiphyses, un âge biologique identique. Par conséquent le stade de développement dentaire et post-crânien corrobore l'âge estimé pour l'Enfant 1, le Juvénile 1, le Juvénile 2, l'Adolescent 1, l'Adolescent 2 et l'Adolescent 3.

Le degré d'usure occlusale des dents permet de considérer l'Adulte 1, l'Adulte 2 et l'Adulte 4 comme de jeunes adultes, alors que l'Adulte 3 et l'Adulte 5 sont un peu plus âgés ; l'Adulte 6, dont le degré d'usure occlusale est important, est le plus vieil individu du groupe.

Sur la base des analyses des mesures mandibulaires et sur la différence de taille des canines, trois femmes (Adulte 3, Adulte 4 et Adulte 5) et cinq hommes (Adulte 1, Adulte 2, Adulte 6, Adolescent 1 et Adolescent 3) se distinguent. Le Juvénile 1 semble être aussi un individu mâle, bien que des analyses plus approfondies soient nécessaires pour confirmer son attribution. Finalement, en raison du manque de preuve, il n'est pas possible d'identifier le sexe de l'Adolescent 2, du Juvénile 2 et de l'Enfant 1.

6.2. *Stress physiologique*

Presque tous les individus d'El Sidrón associés à des restes dentaires présentent au moins un épisode de stress physiologique stigmatisé par une hypoplasie de l'émail dentaire (HED) qui affecte deux ou trois dents. Le type principal d'hypoplasie détectée dans cette approche correspond à un émail piqueté de façon linéaire. Ce sont surtout les canines et incisives, supérieures et inférieures, qui en sont affectées. L'hypoplasie se produit le plus fréquemment entre deux et quatre ans. Par ailleurs, un autre épisode a été observé à presque 12 ans. Cette situation apparaît habituelle au sein des populations néandertaliennes (Ogilvie et al., 1989). Ces hypoplasies peuvent être interprétées comme un stress physiologique (la malnutrition) affectant le développement ontogénétique du groupe, avec un premier épisode probablement associé à un sevrage et, chez certains individus, un autre épisode intense à l'adolescence, qui pourrait être corrélé avec l'entrée dans l'âge adulte biologique.

6.3. *Pathologie*

La présence de tartre dentaire a été décrite chez tous les individus identifiés. Il est abondant sur les faces linguale et buccale des dents. Le dépôt de tartre dentaire couvre principalement le collet (jonction émail-cément) de la dent, mais à peine la jonction émail/dentine du côté de la racine, c'est-à-dire que ce sont des dépôts supragingivaux qui indiquent une bonne santé bucco-dentaire sans maladie périodontale. Il faut cependant noter que, chez l'Adulte 2, les dépôts de tartre ont couvert la surface occlusale de la deuxième et troisième molaire gauche du maxillaire. Ceci pourrait indiquer une absence de contact entre la deuxième et troisième molaire de la mandibule

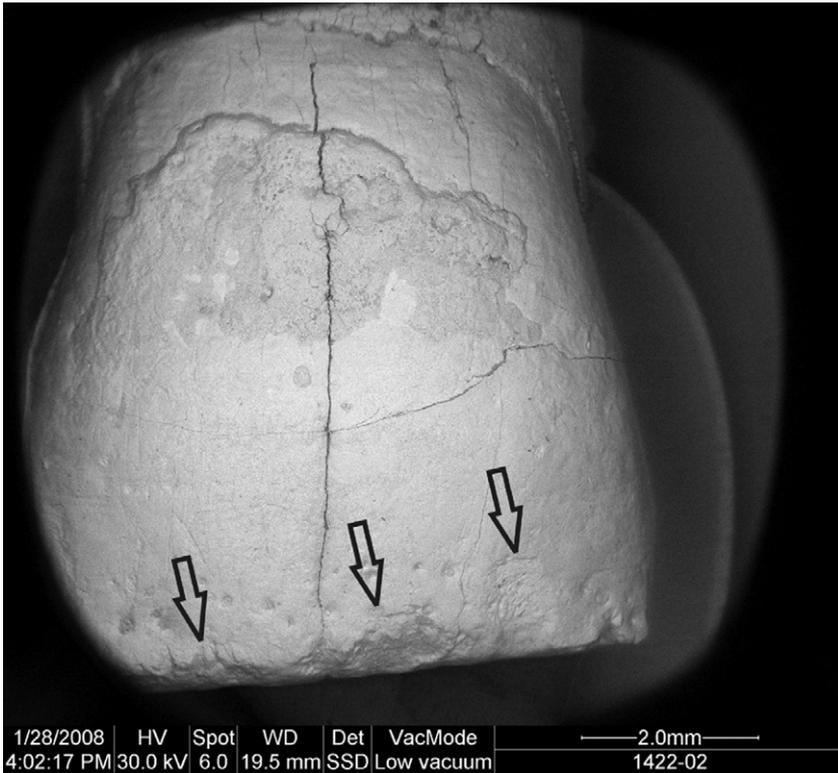


Fig. 5. Éclat de l'émail sur le bord occlusal d'une incisive latérale supérieure. Photographie au Microscopie Électronique à Balayage (MEB). Échelle = 2 mm.

Chipping enamel on the incisal edge of an upper second incisor. Picture taken with an Environmental Scanning Electron Microscope. Scale bar = 2 mm.

et du maxillaire pendant la mastication. Aucune preuve de lésion traumatique n'a été identifiée sur les os longs.

6.4. *Activité non-masticatrice et traits dentaires associés*

L'utilisation de la dentition dans une activité non-masticatrice est avérée par la présence de striations culturelles (communément trouvées sur les individus d'El Sidrón), de sillons interproximaux et de négatifs d'éclats d'émail.

Bien qu'il soit habituel de trouver des sillons inter-proximaux dans les populations néandertaliennes, ces traits d'usure sont occasionnels et superficiels sur les restes humains d'El Sidrón, et semblent correspondre aux premiers stades de formation (Grine et al., 2000). Ce trait d'usure est associé généralement avec une usure occlusale et une résorption dento-alvéolaire avancées (Formicola, 1988 ; Ungar et al., 2001). Ce n'est pas le cas dans ce groupe, où les individus présentent un léger degré d'usure occlusale quand ils sont comparés avec les autres hominés du Pléistocène, comme chez l'échantillon du Pléistocène moyen d'Atapuerca (Bermúdez de Castro et Nicolás, 1997 ; Bermúdez de Castro et al., 2004). Ceci pourrait expliquer l'absence de sillons inter-proximaux bien développés.

L'existence de négatif d'éclat sur l'émail (Fig. 5) a été décrite chez tous les individus avec la dentition qui lui est associée. Ce phénomène est plus fréquent sur la dentition antérieure que sur les dents postérieures. Ceci est particulièrement développé chez l'Adulte 2, essentiellement sur la partie labiale de la surface incisive. Il n'y a pas de conséquence étiologique clairement reconnue pour ce trait chez les néandertaliens. Chez certaines populations humaines (les aborigènes d'Australie), l'écaillage de l'émail est causé par l'utilisation de la dentition antérieure comme une troisième main dans les activités telles que l'affûtage des outils en silex, le traitement du cuir ou le découpage de certains matériaux qu'ils effectuent tout en les maintenant entre les dents (Gould, 1968). Ce trait a aussi été noté, entre autres, chez les populations Inuits du Canada (Merbs, 1983), sur deux squelettes de l'âge de l'Empire romain en Italie (Belcastro et al., 2004), sur les individus de la nécropole épipaléolithique de Taforalt au Maroc (Bonfiglioli et al., 2004) et sur les hominins du Pléistocène moyen d'Atapuerca-SH (Lozano-Ruiz et al., 2004, 2008). De futures études permettront de tester cette hypothèse.

6.5. Affinités évolutives et ADN ancien

Les individus d'El Sidrón montrent une constellation de caractères typiques des Néandertaliens classiques répartis sur la totalité du squelette (Rosas et Aguirre, 1999 ; Rosas et al., 2006, 2008a). Le nombre élevé de spécimens (Tableau 1) et la présence d'au moins 11 individus, fait d'El Sidrón l'échantillon néandertalien le plus complet de la péninsule ibérique. Cette zone géographique est déterminante pour l'étude de l'histoire évolutive de Néandertal pour deux raisons. De plus, la proximité géographique du site de El Sidrón (Asturies) avec les collines d'Atapuerca (Burgos), où les hominins de la Sima de los Huesos montrent les premières apomorphies de la lignée néandertalienne (Arsuaga et al., 1997 ; Rosas, 1992), fournit la base pour une meilleure compréhension de la lignée évolutive de Néandertal. En outre, le fait que la plus récente occupation néandertalienne ait été découverte dans le sud de l'Ibérie (Finlayson et al., 2006 ; Walker et al., 2008), désigne cette région comme l'un des derniers refuges de cette espèce. Par conséquent, les sites et le matériel humain provenant d'Ibérie peuvent contribuer significativement à la compréhension de l'évolution et de l'extinction des Néandertaliens.

L'un des aspects significatifs qui ressort de cette étude est lié au degré et à la signification de la variabilité au sein des populations néandertaliennes. Actuellement, la variabilité de Néandertal a été essentiellement expliquée sur la base de deux facteurs biologiques. En premier lieu, la variation est expliquée comme la conséquence d'une structuration géographique, soit sous l'influence adaptative du climat soit par dérive génétique. En second lieu, la variabilité décelée au sein et entre les populations néandertaliennes a été expliquée par un facteur général inhérent à la variation de chaque espèce d'hominoïde. Ce dernier facteur inclut la taille et l'allométrie, le dimorphisme sexuel, et plus significativement le modèle prenant en compte la forme de la tête (Bastir et al., 2005 ; Enlow, 1990).

Les analyses de la variation mandibulaire, par l'approche traditionnelle et par la morphométrie géométrique, corroborent l'hypothèse d'une structuration géographique pour les différences particulières entre le nord et le sud (Rosas et al., 2006, 2007). Bien que les analyses précédentes aient mis en évidence un certain degré de différences géographiques au sein de l'échantillon néandertalien (Caramelli et al., 2006 ; Lalueza-Fox et al., 2006), ceci n'a pas été corroboré par les récentes études publiées sur l'ADN ancien (Briggs et al., 2009). Des données plus précises et des études spécifiquement focalisées sur ce problème sont nécessaires pour le résoudre.

Afin de mieux comprendre les facteurs qui sous-tendent la variation morphologique des néandertaliens, une approche complémentaire est proposée par l'étude des restes occipitaux du site de El Sidrón (Bastir et al., 2010). La morphologie de l'occipital met en évidence l'existence d'un spectre de variation morphologique intraspécifique de la boîte crânienne, similaire à la variation de la sphéricité neurocrânienne (brachycéphalie, dolichocéphalie) des Hommes modernes (Rosas et al., 2008b). Cette interprétation s'accorde avec les observations de Gunz et Harvati (2007) qui signalent un modèle d'intégration similaire pour les Néandertaliens et les Hommes modernes qui s'exprime morphologiquement en termes de globularité. Ces auteurs relient la variation de la forme de l'occipital avec la forme du cerveau plutôt qu'avec la taille, une interprétation qui vraisemblablement s'applique également aux présentes observations. Si notre interprétation est juste, alors les Néandertaliens de El Sidrón montreraient une morphologie neurocrânienne brachycéphale (similaire à Spy 2, La Chaise BD6, et Salzgitter-Lebenstedt) alors que les autres Néandertaliens (La Chapelle, Guatari, Spy 1) montreraient plutôt un modèle morphologique dolichocéphale. Un dernier point en faveur de l'hypothèse de la sphéricité en tant qu'important facteur de variation intraspécifique chez Néandertal provient de l'analyse de la variation mandibulaire (et faciale) chez Néandertal et/ou leurs ancêtres (Bastir et al., 2005). Ces études suggèrent une similarité du modèle de variation faciale au sein des Hommes modernes et des fossiles de la lignée néandertalienne aussi bien qu'un possible facteur géographique dans la variation de la sphéricité crânienne (Rosas et al., 2006). De futures études devraient aborder ces importantes questions plus en détail.

En conclusion, les spécimens d'El Sidrón offrent un nouveau matériel permettant de renouveler l'exploration d'anciennes questions et d'en aborder de nouvelles. La possibilité de combiner des méthodologies hautement sophistiquées avec celles plus classiques ouvre un champ d'étude prometteur dans le but de redéfinir la nature biologique de Néandertal et peut-être par extension la notre.

Remerciements

Nous sommes reconnaissants à toutes les personnes qui ont participé au travail de terrain à El Sidrón. Ce travail est supporté par le ministère de la Culture de la Province des Asturies, « Grant sponsor » : université de la Convention d'Oviedo-CSIC, numéro Grant : 060501040023. Certaines parties de l'étude ont été financées par le ministère espagnol de l'Éducation et des Sciences, numéro Grant : CGL2009-09013. EFK est supporté par European Virtual Anthropology Network (EVAN), projet MRTN-CT-2005-019564.

Traduit de l'anglais par Tony Chevalier.

Références

- Arsuaga, J.L., Martínez, I., Gracia, A., Lorenzo, C., 1997. The Sima de los Huesos crania (Sierra de Atapuerca, Spain). A comparative study. *Journal of Human Evolution* 33, 219–281.
- Bastir, M., Rosas, A., Sheets, D.H., 2005. The morphological integration of the hominoid skull: A Partial Least Squares and PC analysis with morphogenetic implications for European Mid-Pleistocene mandibles. In: Slice, D. (Ed.), *Modern Morphometrics in Physical Anthropology*. Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York, pp. 265–284.
- Bastir, M., Rosas, A., García-Taberner, A., Peña, A., Estalrich, A., de la Rasilla, M., Forcia, J., 2010. Comparative morphology and morphometric assessment of the neandertal occipital remains from the El Sidrón site (Asturias, Northern Spain) (years 2000–2008). *Journal of Human Evolution* 58, 68–78.
- Belcastro, M.G., Mariotti, V., Facchini, F., Bonfiglioli, B., 2004. Proposal of a data collection form to record dento-alveolar features-application to two roman skeletal samples from Italy. *Collegium Antropologicum* 28, 161–171.

- Bermúdez de Castro, J.M., Durand, A.I., Ipiña, S.L., 1993. Sexual dimorphism in the human dental sample from the SH site (Sierra de Atapuerca, Spain): a statistical approach. *Journal of Human Evolution* 24, 43–56.
- Bermúdez de Castro, J.M., Sarmiento, S., Cunha, E., Rosas, A., Bastir, M., 2001. Dental size variation in the Atapuerca-SH Middle Pleistocene hominids. *Journal of Human Evolution* 41, 195–209.
- Bermúdez de Castro, J.M., Martínón-Torres, M., Lozano, M., Sarmiento, S., Muela, A., 2004. Paleodemography of the Atapuerca: Sima de los Huesos Hominin sample: a revision and new approaches to the paleodemography of the European Middle Pleistocene population. *Journal of Anthropological Research* 60, 5–26.
- Bermúdez de Castro, J.M., Nicolás, M.E., 1997. Palaeodemography of the Atapuerca-SH Middle Pleistocene hominid sample. *Journal of Human Evolution* 33, 333–355.
- Bonfiglioli, B., Mariotti, V., Facchini, F., Belcastro, M.G., Condemi, S., 2004. Masticatory and non-masticatory dental modifications in the Epipalaeolithic Necropolis of Taforalt (Morocco). *International Journal of Osteoarchaeology* 14, 448–456.
- Briggs, A.W., Good, J.M., Green, R.E., Krause, J., Maricic, T., Stenzel, U., Lalueza-Fox, C., Rudan, P., Brajković, D., Kučan, Ž., Gušić, I., Schmitz, R., Doronichev, V.B., Golovanova, L.V., de la Rasilla, M., Fortea, J., Rosas, A., Pääbo, S., 2009. Targeted retrieval and analysis of five neandertal mtDNA genomes. *Science* 325, 318–321.
- Cañaveras, J.C., Sánchez-Moral, S., Lario, J., Cuezva, S., Fernández Cortés, A., Muñoz Cervera, M. C. 2011. En: De la Rasilla, M., Rosas, A., Cañaveras, J.C. y Lalueza-Fox, C. 2011. La Cueva de El Sidrón (Borines, Piloña, Asturias). Una investigación interdisciplinar de un grupo neandertal. Excavaciones arqueológicas de Asturias. Monografías I. Gobierno del Principado de Asturias. Oviedo 43–63 pp.
- Caramelli, D., Lalueza-Fox, C., Condemi, S., Longo, L., Milani, L., Manfredini, A., De Saint Pierre, M., Adoni, F., Lari, M., Giunti, P., 2006. A highly divergent mtDNA sequence in a neandertal individual from Italy. *Current Biology* 16, 630–632.
- Egocheaga, J.E., Sierra, M.J., 2005. Identificación de un infante en la colección SDR-1994 de fósiles del Hombre de Sidrón. *Revista Española de Antropología Física* 25, 1–6.
- Enlow, D.H., 1990. *Facial Growth*. W.B. Saunders Company, Philadelphia.
- Estalrich, A., Rosas, A., García-Vargas, S., García-Tabernero, A., Santamaría, D., de la Rasilla, M., 2011. Brief communication: Subvertical grooves on interproximal wear facets from the El Sidrón (Asturias Spain) Neandertal dental sample. *American Journal of Physical Anthropology* 144, 154–161.
- Finlayson, C., Pacheco, F.G., Rodríguez-Vidal, J., Fa, D.A., Gutiérrez López, J.M., Santiago Pérez, A., Finlayson, G., Allue, E., Baena Preysler, J., Cáceres, I., Carrión, J.S., Fernández Jalvo, Y., Glead-Owen, C.P., Jimenez Espejo, F.J., López, P., López Saez, J.A., Riquelme Cantal, J.A., Sánchez Marco, A., Guzman, F.G., Brown, K., Fuentes, N., Valarino, C.A., Villalpando, A., Stringer, C.B., Martínez Ruiz, F., Sakamoto, T., 2006. Late survival of Neanderthals at the southernmost extreme of Europe. *Nature* 443, 850–853.
- Formicola, V., 1988. Interproximal grooving of teeth: additional evidence and interpretation. *Current Anthropology* 29, 663–668.
- Fortea, J., de la Rasilla, M., Martínez, E., Sánchez-Moral, S., Cañaveras, J.C., Cuezva, S., Rosas, A., Soler, V., Juliá, R., De Torres, T., Ortiz, J.E., Castro, J., Badal, E., Altuna, J., Alonso, J., 2003. La Cueva de El Sidrón (Borines, Piloña Asturias): Primeros resultados. *Estudios Geológicos* 59, 159–179.
- Fortea, J., de la Rasilla, M., García-Tabernero, A., Gigli, E., Rosas, A., Lalueza-Fox, C., 2008. Excavation protocol of bone remains for neandertal DNA analysis in El Sidrón Cave (Asturias, Spain). *Journal of Human Evolution* 55, 353–357.
- Gençtürk, I., Alpagut, B., Andrews, P., 2008. Interproximal wear facets and tooth associations in the Paşalar hominoid sample. *Journal of Human Evolution* 54, 480–493.
- Gould, R.A., 1968. Living Archaeology: the Ngatjatjara of Western Australia. *Southwestern Journal of Anthropology* 24, 101–122.
- Granat, J., Heim, J.L., 2003. Nouvelle méthode d'estimation de l'âge dentaire de Néandertaliens. *L'Anthropologie* 10782, 171–202.
- Grine, F.E., Henshilwood, C.S., Sealy, J.C., 2000. Human remains from Blombos Cave, South Africa: 1997–1998 excavations. *Journal of Human Evolution* 18, 755–765.
- Gunz, P., Harvati, K., 2007. The Neandertal “chignon”: variation, integration, and homology. *Journal of Human Evolution* 52, 262–274.
- Konopka, G., Bomar, J.M., Winden, K., Coppola, G., Jonsson, Z.O., Gao, F., Peng, S., Preuss, T.M., Wohlschlegel, J.A., Geschwind, D.H., 2009. Human-specific transcriptional regulation of CNS development genes by FOXP2. *Nature* 462, 213–217.
- Krause, J., Lalueza-Fox, C., Orlando, L., Enard, W., Green, R.E., Burbano, H.A., Hublin, J.-J., Hänni, C., Fortea, J., de la Rasilla, M., Bertranpetit, J., Rosas, A., Pääbo, S., 2007. The derived FOXP2 variant of modern humans was shared with Neandertals. *Current Biology* 17, 1908–1912.

- Lalueza-Fox, C., Sampietro, M.L., Caramelli, D., Puder, Y., Lari, M., Calafell, F., Martínez-Maza, C., Bastir, M., Fortea, J., de la Rasilla, M., Bertranpetit, J., Rosas, A., 2005. Neandertal evolutionary genetics: mitochondrial DNA data from the Iberian Peninsula. *Molecular Biology and Evolution* 22, 1077–1081.
- Lalueza-Fox, C., Krause, J., Caramelli, D., Catalano, G., Milani, L., Sampietro, M.L., Calafell, F., Martínez-Maza, C., Bastir, M., García-Taberner, A., de la Rasilla, M., Fortea, J., Pääbo, S., Bertranpetit, J., Rosas, A., 2006. Mitochondrial DNA of an Iberian Neandertal suggests a population affinity with other European Neandertals. *Current Biology* 16, 629–630.
- Lalueza-Fox, C., Römpler, H., Caramelli, D., Stäubert, C., Catalano, G., Hughes, D., Rohland, N., Pilli, E., Longo, L., Condemi, S., de la Rasilla, M., Fortea, J., Rosas, A., Stoneking, M., Schöneberg, T., Bertranpetit, J., Hofreiter, M., 2007. A melanocortin 1 receptor allele suggests varying pigmentation among Neanderthals. *Science* 318, 1453.
- Lalueza-Fox, C., Gigli, E., de la Rasilla, M., Fortea, J., Rosas, A., Bertranpetit, J., Krause, J., 2008. Genetic characterization of the ABO blood group in Neandertals. *BMC Evolutionary Biology* 8, 342.
- Lalueza-Fox, C., Rosas, A., Estalrich, A., Gigli, E., Campos, P.F., García-Taberner, A., García-Vargas, S., Sánchez-Quinto, F., Ramírez, O., Civit, S., Bastir, M., Huguet, R., Santamaría, D., Gilbert, M.T.P., Willerslev, E., de la Rasilla, M., 2011. Genetic evidence for patrilineal mating behaviour among Neandertal groups. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 108, 250–253.
- Lozano-Ruiz, M., Bermúdez de Castro, J.M., Martínón-Torres, M., Sarmiento, S., 2004. Cutmarks on fossil human anterior teeth of the Sima de los Huesos site (Atapuerca, Spain). *Journal of Archaeological Science* 31, 1127–1135.
- Lozano-Ruiz, M., Bermúdez de Castro, J.M., Carbonell, E., Arsuaga, J.L., 2008. Non-Masticatory uses of the anterior teeth of Sima de los Huesos individuals (Sierra de Atapuerca, Spain). *Journal of Human Evolution* 55, 713–728.
- Merbs, C., 1983. Patterns of Activity Induced Pathology in a Canadian Inuit Population. Mercury Series: Archaeological Survey of Canada. Paper No. 119. National Museums of Canada, Ottawa.
- Ogilvie, M.D., Curran, B.K., Trinkaus, E., 1989. Incidence and patterning of dental enamel hypoplasia among the Neandertals. *American Journal of Physical Anthropology* 79, 5–41.
- Poisson, P., Maureille, B., Couture, C., Tournepiche, J.-F., Miquel, J.-L., 2002. Contribution à l'étude des sillons subverticaux intéressants des facettes interproximales. Applications aux dents néandertaliennes de Rochelot (Saint-Amant-de-Bonnieure, Charente, France). *Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris* 14, 75–87.
- Prieto, J.L., 2005. Hallazgos paleopatológicos en la mandíbula SDR-7-8 del Sidrón. In: Lasheras, J.A., Montes, R. (Eds.), *Neandertales Cantábricos, estado de la cuestión*. Monografías 20, Museo de Altamira, Santander, pp. 397–403.
- Rosas, A., 1992. Ontogenia y Filogenia de la mandíbula en la evolución de los homínidos. Aplicación de un modelo de morfogénesis a las mandíbulas fósiles de Atapuerca. Thèse de doctorat, Universidad Complutense, Madrid.
- Rosas, A., Aguirre, E., 1999. Restos humanos Neandertales de la Cueva del Sidrón, Piloña, Asturias. Nota preliminar. *Estudios Geológicos* 55, 181–190.
- Rosas, A., Bastir, M., Martínez-Maza, C., Bermúdez de Castro, J.M., 2002. Sexual dimorphism in the Atapuerca-SH hominids. The evidence from the mandibles. *Journal of Human Evolution* 42, 451–474.
- Rosas, A., Fortea, J., de la Rasilla, M., Bastir, M., Martínez-Maza, C., 2004. Neanderthals from El Sidrón Cave (Asturias, Spain). Presentation of a new sample. *American Journal of Physical Anthropology* S123, 169.
- Rosas, A., Martínez-Maza, C., Bastir, M., García-Taberner, A., Lalueza-Fox, C., Huguet, R., Ortiz, J.E., Juliá, R., Soler, V., De Torres, T., Martínez, E., Cañaveras, J.C., Sánchez-Moral, S., Cuezva, S., Lario, J., Santamaría, D., de la Rasilla, M., Fortea, J., 2006. Paleobiology and comparative morphology of a late Neandertal sample from El Sidrón, Asturias, Spain. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 103, 19266–19271.
- Rosas, A., Martínez-Maza, C., Bastir, M., García-Taberner, A., Lalueza-Fox, C., Huguet, R., Estalrich, A., García Vargas, S., de la Rasilla, M., Fortea, J., 2007. Paleobiological aspects of El Sidrón (Asturias, Spain) Neandertals. *American Journal of Physical Anthropology* S44, 202.
- Rosas, A., Peña-Melián, A., García-Taberner, A., Bastir, M., de la Rasilla, M., Fortea, J., 2008a. Endocranial occipito-temporal anatomy of SD-1219 from the Neandertal El Sidrón Site (Asturias, Spain). *Anatomical Record* 29, 502–512.
- Rosas, A., Bastir, M., García-Taberner, A., de la Rasilla, M., Fortea, J., 2008b. Comparative morphology and morphometric assessment of the occipitals from the El Sidrón Neanderthals (Asturias, Northern Spain). *American Journal of Physical Anthropology* S46, 162.
- Rosas, A., Estalrich, A., García-Vargas, S., García-Taberner, A., Bastir, M., Huguet, R. y Peña-Melián, A. 2011. Los fósiles neandertales de la Cueva de El Sidrón. En: De la Rasilla, M., Rosas, A., Cañaveras, J.C. y Lalueza-Fox, C. La Cueva de El Sidrón (Borines, Piloña, Asturias). Una investigación interdisciplinar de un grupo neandertal. Excavaciones arqueológicas de Asturias. Monografías I. Gobierno del Principado de Asturias. Oviedo 81-116 pp.
- Rosas, A., Huguet, R., Estalrich, A., García-Vargas, S., García-Taberner, A., Bastir, M., Peña-Melián, A. 2011. Fauna de macromamíferos en la Galería del Osario. En: De la Rasilla, M., Rosas, A., Cañaveras, J.C. y Lalueza-Fox, C. *La*

- Cueva de El Sidrón (Borines, Piloña, Asturias). Una investigación interdisciplinar de un grupo neandertal.* Excavaciones arqueológicas de Asturias. Monografías I. Gobierno del Principado de Asturias. Oviedo 147–148 pp.
- Santamaría, D., Fortea, J., de la Rasilla, M., Martínez, L., Martínez, E., Cañaveras, J.C., Sánchez-Moral, S., Rosas, A., Estalrich, A., García-Taberner, A., Lalueza-Fox, C., 2010. The technological and typological behaviour of a Neanderthal group from El Sidrón Cave (Asturias, Spain). *Oxford Journal of Archaeology* 29, 119–148.
- Schour, L., Massler, M., 1941. The development of human dentition. *Jada* 28, 153–1160.
- Skinner, M., 1997. Dental wear in immature Late Pleistocene European Hominines. *Journal of Archaeological Science* 24, 677–700.
- Smith, T., Toussaint, M., Reid, D.J., Olejniczak, A.J., Hublin, J.-J., 2007. Rapid dental development in a Middle Paleolithic Belgian Neanderthal. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 104, 20220–20225.
- Torres, T. De, Ortiz, J.E., Grün, R., Eggins, S., Valladas, H., Mercier, N., Tisnéant-Laborde, N., Julià, R., Soler, V., Martínez, E., Cañaveras, J.C., Sánchez-Moral, S., Lario, J., Badal, E., Lalueza-Fox, C., Rosas, A., Santamaría, D., de la Rasilla, M., Fortea, J. Dating of the hominid (*Homo neanderthalensis*) remains accumulation from El Sidrón Cave (Piloña, Asturias, North Spain): an example of multi-methodological approach to the dating of Upper Pleistocene sites. *Archaeometry*. 2010, doi:10.1111/j.1475-4754.2009.00491.x.
- Ubelaker, D.H., 1989. *Human Skeletal Remains: Excavation, Analysis, Interpretation*, second ed. Taraxacum, Washington.
- Ungar, P.S., Grine, F.E., Teaford, M.F., Pérez-Pérez, A., 2001. A review of interproximal wear grooves on fossil hominin teeth with new evidence from Olduvai Gorge. *Archives of Oral Biology* 46, 285–292.
- Villa, G., Giacobini, G., 1995. Subvertical grooves of interproximal facets in Neandertal posterior teeth. *American Journal of Physical Anthropology* 96, 51–62.
- Walker, M.J., Gibert, J., López, M.V., Lombardi, A.V., Pérez-Pérez, A., Zapata, J., Ortega, J., Higham, T., Pike, A., Schwenninger, J.-L., Zilhão, J., Trinkaus, E., 2008. Late Neandertals in Southeastern Iberia: Sima de las Palomas del Cabezo Gordo, Murcia, Spain. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 105, 20631–20636.