

Disponible en ligne sur www.sciencedirect.com



L'anthropologie 109 (2005) 411-450

L'anthropologie

http://france.elsevier.com/direct/ANTHRO/

Article original

Réévaluation de la présence humaine au Pléistocène inférieur dans le Sud de l'Espagne

A re-evaluation of the evidence of human presence during Early Pleistocene times in southeastern Spain

Paul Palmqvist^a, Bienvenido Martínez-Navarro^{b,*}, Isidro Toro^c, M. Patrocinio Espigares^d, Sergio Ros-Montoya^d, Vanessa Torregrosa^a, Juan A. Pérez-Claros^a

^a Departamento de Geología y Ecología (Área de Paleontología), Facultad de Ciencias, campus universitario de Teatinos, 29071 Malaga, Espagne

^b ICREA, grup d'autoecologia humana, Un. Ass. CSIC, Área de Prehistóra, Universitat Rovira i Virgili, Plaça Imperial Tarraco, 1, 43005 Tarragona, Espagne

^c Museo de Prehistoria y Paleontología de Orce, palacio de los Segura, 18558 Orce (Granada), Espagne ^d Oficina técnica para el desarrollo del patrimonio histórico de la cuenca de Guadix-Baza, 18558 Orce (Granada), Espagne

Disponible sur internet le 04 octobre 2005

Résumé

La localité du Pléistocène inférieur de Venta Micena (Orce, bassin de Guadix-Baza, province de Grenade, Espagne) a livré quatre restes fossils – un fragment crânien VM-0, et des diaphyses d'os longs VM-1960, VM-3691, et VM-12000 – qui avaient été provisoirement attribués à un hominidé. Bien que de nombreuses méthodes aient été utilisées pour confirmer les affinités humaines de ces restes – analyses anatomiques, morphométriques et immunologiques – les résultats obtenus n'ont jamais été concluants, laissant alors place à un débat persistant. L'approche taphonomique présentée dans ce travail est utilisée pour estimer la probabilité de représentation d'un taxon de la taille de *Homo* sp. (~ 50 kg), dans un assemblage fossile, par quatre fragments osseux, sans reste dentaire. L'analyse de régression des moindres carrés entre le pourcentage de reste dentaire et la masse corporelle estimée pour chaque taxon de grands mammifères (N = 20) prévoit une abondance brute de six restes dentaires pour *Homo* sp. dans l'assemblage. Étant donné qu'à ce jour, aucune dent attribuable aux hominidés n'a été déterminée durant les fouilles systématiques de Venta Micena, qui ont

^{*} Auteur correspondant.

Adresse e-mail : bmarnav@prehistoria.urv.es (B. Martínez-Navarro).

livré plus de 15 000 restes de grands mammifères, nous considérons cet argument comme fortement défavorable quant à la possibilité que les restes osseux puissent appartenir à *Homo* sp. La phalange CV-0 du site du Pléistocène inférieur de Cueva Victoria (Cartagène, Espagne) a également été attribuée au genre *Homo*. L'attribution taxonomique de ce spécimen est fausse car la comparaison avec *Theropithecus oswaldi*, le seul primate actuellement enregistré dans cette localité karstique, n'a pas été effectuée. Les analyses anatomiques et morphométriques de spécimens fossiles et actuels de *Theropithecus* suggèrent que CV-0 peut être attribuée à *T. oswaldi*. Cueva Victoria n'apporte, donc, aucune information complémentaire sur les premières occupations humaines en Europe. Pour ces raisons, exception faite des découvertes paléoanthropologiques et archéologiques d'Atapuerca (TD niveaux inférieurs et la Sima del Elefante), les assemblages osseux de Barranco Le 6n et Fuente Nueva-3 à Orce, datés de 1,2–1,3 Ma, qui ont livré mille quatre cents outils lithiques de technologie Olduvaïenne, représentent, à ce jour, la seule preuve certaine de la présence humaine dans le Sud de l'Espagne au cours du Pléistocène inférieur.

© 2005 Elsevier SAS. Tous droits réservés.

Abstract

The Early Pleistocene locality at Venta Micena (Orce, Guadix-Baza basin, province of Granada, Spain) has provided four fossil remains – skull fragment VM-0, and long bone diaphyses VM-1960, VM-3691, and VM-12000 - which have been tentatively attributed to the hominids. Although several methodologies have been used to ascertain the human affinities of these specimens - including anatomical, morphometric and immunological analyses - the results obtained have not been conclusive, instigating a persistent debate. A taphonomic approach is used here for estimating the probability that a taxon the size of *Homo* sp. (~ 50 kg) could be represented in the fossil assemblage by four bone fragments and no tooth remain. A least-squares regression analysis between the percentage of teeth and the body mass estimated for each taxon of large mammals (N = 20) predicts a raw abundance of six teeth for Homo sp. in the assemblage. Given that up to the present moment no tooth remains attributable to the hominids has been unearthed during systematic excavations in the Venta Micena quarry, which has provided more than 15,000 fossils of large mammals, this argues strongly against the possibility that the three bone specimens could belong to Homo sp. The phalanx CV-0 from the Early Pleistocene site of Cueva Victoria (Cartagena, Spain) has also been attributed to the genus Homo. The taxonomic assignment of this specimen is biased, however, because it was not compared with Theropithecus oswaldi, the only primate species actually recorded from this karstic locality. A comparative anatomical and morphometric analysis of fossil and modern specimens of Theropithecus suggests that CV-0 can be attributed to T. oswaldi. As a result, Cueva Victoria does not contribute additional information concerning the first human settlements in Europe. By these reasons, apart from the paleoanthropological and archaeological findings from Atapuerca (TD lower levels and Sima del Elefante), the rich archaeological assemblages from Barranco León and Fuente Nueva-3 in Orce, dated 1.3-1.2 Myrs, which include fourteen hundred stone tools of Oldowan technology, constitute at present the only unequivocal evidence of human presence in Southeast Spain during Early Pleistocene times.

© 2005 Elsevier SAS. Tous droits réservés.

Mots clés : Première dispersion humaine en Europe ; Venta Micena ; Fuente Nueva ; Barranco León ; Fragment crânien VM-0 ; Diaphyse humérale VM-1960 ; Cueva Victoria ; Phalange CV-0 ; Outils lithiques de culture Olduvaïenne ; Taphonomie ; Morphométrie ; Pléistocène inférieur

Keywords: First human dispersal to Europe; Venta Micena; Fuente Nueva; Barranco León; Skull fragment VM-0; Humeral shaft VM-1960; Cueva Victoria; Phalanx CV-0; Oldowan stone tools; Taphonomy; Morphometry; Early Pleistocene

1. Introduction : la première dispersion humaine hors d'Afrique

La chronologie des premiers peuplements humains en Europe occidentale est une question sensible débattue régulièrement au cours des deux dernières décennies. La plupart des spécialistes affirmaient qu'aucune évidence de colonisation humaine n'avait été attestée avant 0,6-0,4 million d'années (Ma) (par exemple, Arago, Boxgrove, Maüer ; voir Roebroeks et van Kolfschoten, 1994). Cependant, les nouvelles découvertes et la réévaluation des preuves d'occupations déjà disponibles suggèrent une arrivée précoce des hominidés en Asie, lors de la transition Plio-Pléistocène. Ces preuves de peuplements occupent une zone géographique importante, couvrant entre autres l'Israël (Erg el Amar), la Géorgie (Dmanissi), le sous-continent indien (collines de Pabbi, Riwat), Java (Modjokerto, Sangiran) et la Chine (Gongwangling, Jianshi, Longuppo, Luonan, Yuanmon, Majuangou) (pour plus d'informations, voir Arribas et Palmqvist, 1999 ; Gabunia et al., 2000 ; Palmqvist et Arribas, 2001a; Roebroeks, 2001; Vekua et al., 2002; Dennell, 2003; Antón et Swisher, 2004 ; Zhu et al., 2004). Par ailleurs, de récentes découvertes archéologiques et paléoanthropologiques ont été faites dans plusieurs sites en France (Le Vallonnet, Soleilhac), en Italie (Ceprano, Monte Poggiolo) et en Espagne (Gran Dolina et Sima del Elefante à Atapuerca, et Fuente Nueva-3 et Barranco León à Orce). Ces gisements, d'âges antérieurs ou proches de l'inversion Bruhnes-Matuyama, donnent un aperçu du début de la colonisation humaine de l'Europe occidentale au Pléistocène inférieur (Carbonell et al., 1995 ; Ascenzi et al., 1996 ; Palmqvist et al., 1996a ; Bermúdez de Castro et al., 1997 ; Martínez-Navarro et al., 1997; Oms et al., 2000; Rosas et al., 2001; Palmqvist et Arribas, 2001a). Ces résultats ont obligé plusieurs chercheurs défendant un modèle de peuplement de l'Europe suivant la théorie de la « short chronology » à changer leur vision sur la chronologie de cette dispersion. Actuellement, un certain consensus semble émerger autour d'un peuplement intermittent du pourtour Méditerranéen aux environs d'1 Ma suivi d'une colonisation continue de l'Europe entre 600 et 500 ka (Dennell et Roebroeks, 1996 ; Carbonell et al., 1999 ; Roebroeks, 2001; Dennell, 2003).

Cependant, la chronologie des peuplements humains n'est pas la seule question digne d'intérêt. Le scénario biogéographique et le contexte écologique de cette dispersion du genre *Homo* hors d'Afrique, ainsi que le rôle des acquisitions technologiques facilitant cette première dispersion, sont probablement aussi importants que le moment de l'arrivée humaine en Europe (Arribas et Palmqvist, 1999 ; Rook et al., 2004). Par ailleurs, les itinéraires possibles de migration sont également sujets à discussion. Actuellement la plupart des paléoanthropologues considèrent que le genre *Homo* est arrivé en Eurasie par le couloir méditerranéen oriental ou le couloir levantin (Tchernov, 1992 ; Martínez-Navarro, 2004).

Il semblerait que les humains ne soient pas sortis seuls d'Afrique (Martínez Navarro et Palmqvist, 1995, 1996 ; Arribas et Palmqvist, 1999 ; Rook et al., 2004 ; Martínez-Navarro, 2004), comme l'indiquent des preuves de plus en plus nombreuses d'un renouvellement des grands mammifères en Europe autour de la transition Plio-Pléistocène (Martínez-Navarro et al., 2004). Ce remplacement de faunes permet d'expliquer la présence de carnivores africains et de ruminants asiatiques au Pléistocène inférieur dans le pourtour méditerranéen. Il explique de même leur coexistence avec des populations humaines présentant des affinités anatomiques avec des *Homo habilis* africains (décrits comme *Homo georgicus* à Dmanissi ; Gabunia et al., 2002), liés au complexe d'industries oldowayennes. Le tigre à

dents de sabres africain Megantereon whitei, retrouvé dans plusieurs sites en Europe occidentale (par exemple, Apollonia, Orce et Pirro Nord) et également aux portes de l'Europe (Dmanissi) fait partie des grands mammifères qui ont accompagné les humains dans ce « voyage ». L'arrivée en Eurasie de cet hypercarnivore chassant à l'affût a probablement joué un rôle significatif en facilitant les premières colonisations humaines. En effet, son anatomie craniodentaire et postcrânial très fortement spécialisée indique que M. whitei chassait des proies relativement grandes par rapport à sa propre taille, en laissant sur les carcasses des ongulés des quantités variables de chair ainsi que la totalité des éléments nutritifs contenus dans les os, qui pouvaient être « charognés » par la suite par des hyènes et des hominidés (Martínez-Navarro et Palmqvist, 1996). Le M. whitei s'est éteint en Afrique de l'Est il y a environ 1.5 Ma, en coïncidence avec l'émergence du complexe d'industries acheuléenne (Mode 2) associé à Homo ergaster, mais a vécu en Eurasie jusqu'à la transition Pléistocène inférieur-moyen des niveaux inférieurs de Zoukoudian (Teilhard de Chardin, 1939 ; Boaz et al., 2004). Sa présence peut expliquer le succès des outils oldowayens en Eurasie, où la transition Oldowayen-Acheuléen a eu lieu près d'un million d'années plus tard qu'en Afrique, à la suite de l'extinction des tigres à dents de sabre sur ce continent (Arribas et Palmqvist, 1999).

En fait, l'enregistrement archéologique du Pliocène final et du Pléistocène inférieur d'Eurasie est exclusivement composé d'assemblages lithiques appartenant au technocomplexe oldowayen, pendant un intervalle de temps s'étendant de 1,8 Ma (Chine, Java et Géorgie) à 0,78 et 0,6 Ma (respectivement, Atapuerca, Espagne, et Isernia la Pineta, Italie). La seule exception en Eurasie se trouve au couloir levantin, avec la présence d'outils acheuléens dès le Pléistocène inférieur : Ubeidiya, Evron Quarry ou Gesher Benot Ya'aqov (Bar-Yosef et Goren-Inbar, 1993 ; Tchernov et al., 1994 ; Goren-Inbar et al., 2000).

L'industrie oldowayenne de Fuente Nueva-3 et Barranco León, datée autour de 1,2– 1,3 Ma, pourrait avoir été utilisée pour le démembrement de carcasses déjà décharnées en partie par des hypercarnivores. Cet argument est confirmé par les résultats obtenus par deux études comparatives indépendantes (Capaldo, 1997 ; Selvaggio, 1998) sur l'incidence et la distribution des marques d'outils et de dents sur les restes d'os long de bovidés de l'assemblage de FLK 22 à Olduvai Bed I (site du « *Zinjanthropus* », 1,8–1,76 Ma) et sur différents échantillons expérimentaux, qui ont montré une séquence à trois étages (carnivore à hominidé à la participation de carnivore) de la formation du site. De même, l'analyse de l'« Aurora Stratum » d'Atapuerca indique un accès primaire aux carcasses en Europe, probablement dès 1 Ma (Díez et al., 1999).

Turner (1990,1992) a soutenu que les humains n'auraient pas pu gagner facilement la compétition avec une hyène aussi grosse que *Pachycrocuta brevirostris* pour accéder aux restes laissés par *Megantereon*, ce qui amène des difficultés aux hominidés pour développer un schéma d'adaptation au « charognage » en Europe au début du Pléistocène. Les humains, tout comme n'importe quel autre prédateur, ont probablement inclus de la viande dans leur régime de façon opportuniste, recherchant les animaux morts, récupérant les restes et peut-être même délogeant d'autres carnivores et volant leur proie. Le témoignage disponible ne soutient pas l'argument d'une chasse régulière de grands mammifères par les hominidés, et il est très peu probable que ces derniers se soient ajoutés de manière significative aux facteurs de mortalité des populations de mégafaunes. Concernant la concurrence avec les hyènes, les études sur les schémas de formation d'assemblage à FLK 22, site du

Zinjanthropus (Capaldo, 1997 ; Selvaggio, 1998), indiquent que les hominidés ont surmonté cette concurrence :

- dans la première étape, les carnivores carnassiers (probablement des tigres à dent de sabre) décharnaient partiellement des longs os, comme l'on peut en déduire de la fréquence élevée de traces de dents sur des fragments de diaphyses ;
- dans la deuxième étape, les hominidés s'occupaient des os longs intacts pour leurs contenus en moelle, comme le signalent les marques de percussion, et la présence de traces de découpes indique que les os maintenaient toujours à ce stade des quantités variables de chair ;
- enfin, dans l'étape trois, les hyènes qui cassaient les os consommaient les épiphyses des os longs pour leur graisse, comme le montre la faible représentation de ces éléments dans l'assemblage (l'abondance des épiphyses d'os longs principaux est inversement proportionnelle avec leur densité structurale) et le pourcentage élevé des traces de dents sur les épiphyses proches et les épiphyses conservées.

Par conséquent, ces résultats prouvent que la compétition entre les hominidés et les carnivores casseurs d'os était faible à FLK 22, et que les hominidés ont eu accès avant les hyènes à ces carcasses partiellement décharnées par les tigres à dents de sabre ; une telle situation était probablement identique en Europe au Pléistocène ancien (Arribas et Palmqvist, 1999).

2. L'enregistrement paléoanthropologique d'Orce : mythe ou réalité ?

Le site du Pléistocène inférieur de Venta Micena dans le bassin de Guadix-Baza (Orce, province de Grenade, SE Espagne) a fourni quelques restes fossiles attribués aux hominidés (voir ci-dessous). Parallèlement, les assemblages d'outils des gisements voisins de Barranco León (BL) et Fuente Nueva-3 (FN-3) constituent un nouveau témoignage de la présence humaine dans le sud de l'Espagne au Pléistocène inférieur (Turq et al., 1996 ; Martínez-Navarro et al., 1997; Oms et al., 2000). Les affinités humaines des restes paléoanthropologiques de Venta Micena ont suscité une longue controverse au cours des deux dernières décennies (pour plus d'informations, voir Cela-Conde, 1999). Toutefois, les assemblages lithiques sont moins problématiques, ils comprennent plus de mille quatre cents pièces composées de galets de calcaires et d'éclats de silex présentant une technologie oldowayenne (Toro, 2003). Les outils sont associés à un assemblage faunique de mammifères caractéristiques du Pléistocène inférieur dont la composition est semblable (quoique légèrement différente et quelque peu plus récente) à celle de Venta Micena. Selon les analyses paléomagnétiques (par exemple, Oms et al., 2000), la totalité des sections de BL et FN-3 sont incluses, dans leur intégralité, dans un intervalle de polarité inverse. L'association faunique indique que cet intervalle est situé dans l'époque de Matuyama. Plus précisément, la présence d'Allophayomis lavocati, une espèce d'hypsodonte dérivée d'Allophayomis pliocaenicus, suggère que l'âge de ces assemblages fauniques puisse être légèrement plus ancien que 1,07 Ma, limite inférieure de l'évènement normal de Jaramillo (Martínez-Navarro et al., 1997,2004). Les outils de BL, FN-3 et des niveaux inférieurs d'Atapuerca-TD sont caractérisés par les traits suivants (Carbonell et al., 1999) :

• absence totale de grands éclats et, par conséquent, d'outils tels que des bifaces, hachereaux, et pics ;

- production principale de petits éclats à tranchants coupants ;
- application principale des méthodes de taille orthogonales pour réduire les nucléus à partir de différentes surfaces d'enlèvements orthogonales, bien que les méthodes de débitages unipolaires et centripètes soient déjà présentes ;
- matières premières d'origine locale, le silex étant dominant à BL et FN-3 tandis qu'à Atapuerca Gran Dolina ce sont les silex, quartzite et calcaire.

Depuis 1982, plus de 15 000 fossiles de grands mammifères ont été mis au jour pendant les fouilles systématiques de la carrière de Venta Micena (Martínez-Navarro, 1991 ; Palmqvist et al., 1996b ; Arribas et Palmqvist, 1998 ; Palmqvist et Arribas, 2001b,2001c), dont quatre ont été attribués comme appartenant à *Homo* sp. (pour plus d'informations, voir Gibert et al., 1998,1999,2002 ; Gibert, 2004) : un petit fragment d'os du crâne (VM-0), deux fragments de diaphyse d'humérus (VM-1960), et une diaphyse d'ulna (VM-12000). Il existe de nombreux rapports et d'articles traitant de VM-0 (les plus intéressants d'entre eux sont brièvement passés en revue ci-dessous), mais les os longs étaient inconnus de la communauté scientifique jusqu'à la publication de quelques études anatomiques au cours des années 1990 par Gibert et al. (1992,1994,1999,2002) et Sánchez et al. (1999). Ces articles soulignent les affinités humaines de ces restes, fondées sur l'analyse comparative des tomographies axiales informatisées des sections transversales de diaphyse.

Le fragment crânien VM-0 (Fig. 1) a une largeur maximum de 76 mm et une longueur de 80 mm. Il a été décrit comme un fragment des deux os pariétaux et de la partie supérieure de l'écaille occipitale (l'interprétation anatomique correcte de ce spécimen est exposée ci-dessous). Sa courbure large, la longueur de la suture supposée « sagittale » (> 6 cm) et l'angle qu'elle forme avec les sutures supposées « lambdoïdes » (~120°) ont conduit Gibert et al. (1983) à attribuer ce fossile à un individu immature d'*Homo* sp. Cependant, cette conclusion préliminaire est fondée exclusivement sur la morphologie exocrânienne, car la surface interne du fossile était recouverte par du sédiment calcaire induré. Par la suite, un nettoyage de la surface endocrânienne a révélé de petites et profondes empreintes digitales et des sulcus transversaux bien marqués, mais aussi une crête sagittale interne de 6 mm sur l'os « occipital » et une trace de suture « coronale » ou « frontopariétale ». De telles caractéristiques ont mené Agustí et Moyà-Solà (1987) à suggérer la possibilité que le fossile puisse appartenir à un équidé âgé de moins de 3–4 mois, bien que Gibert et al. (1989) aient réaffirmé, après une étude anatomique comparative, son attribution à un hominidé.

Dans une analyse détaillée de l'anatomie de ce fragment crânien, Moyà-Solà et Köhler (1997) ont conclu qu'il faisait partie de la voûte crânienne d'un individu immature d'*Equus stenonis* (depuis reclassifié comme *Equus altidens*, les espèces d'ongulés les mieux représentées dans l'assemblage faunique de Venta Micena ; Martínez-Navarro, 1991 ; Palmqvist et al., 1996b). L'argument principal employé par Moyà-Solà et Köhler (1997) était la présence de la crête tentorielle et de la suture coronale ; cette dernière est particulièrement bien préservée dans la surface interne de la voûte crânienne (Fig. 1). Cependant, il est intéressant de noter qu'une crête sagittale interne a été également décrite de manière concluante sur un fossile humain d'âge semblable, l'holotype de *H. erectus* de Trinil, Java (Martínez-Navarro, 1996) ; ainsi, ce caractère ne constitue pas un argument concluant pour rejeter les affinités présumées humaines de VM-0. La suture crânienne supposée est une question différente, car elle mesure seulement quatre centimètres à partir du lambda, croi-



Fig. 1. Fragment de crâne VM-0 de Venta Micena (Orce, Bassin de Guadix-Baza). Interprétation anatomique d'après Martínez-Navarro (2002). A : surface exocrânienne, où la large flèche indique la position du bregma à la jonction de la suture coronale et de la suture interfrontale, marquée par des petits triangles. B : Surface endocrânienne, qui révèle des impressions digitales profondes sur les os frontaux et la crête sagittale interne dans l'os pariétal (représentée par des petites flèches) postérieur au bregma. *LF* : frontal gauche ; *RF* : Frontal droit ; *P* : pariétal. Dans les études précédentes (par exemple, Gibert et al., 1998), le bregma était interprété comme lambda, les frontaux comme pariétaux, et le pariétal comme un occipital (voir texte pour explications). Échelle en cm. Cranial fragment VM-0 from Venta Micena (Orce, Guadix-Baza Basin). Anatomical interpretation according to Martínez-Navarro (2002). A : exocranial surface, where the large arrow indicates the position of bregma at the junction of the coronal suture and the interfrontal suture, marked by small triangles. B: endocranial surface, which reveals deep digital impressions in the frontal bones and the inner sagittal crest in the parietal bone (marked by small arrows) posterior to bregma. *LF:* left frontal; *RF:* right frontal; *P:* parietal. In previous studies (e.g., Gibert et al., 1998), bregma was interpreted as lambda, the frontals as parietals, and the parietal as the occipital (see text for explanation). Scale bar in cm.

sant perpendiculairement la suture sagittale. Si cette interprétation s'avérait correcte, elle serait la clé pour l'attribution taxinomique de VM-0, puisqu'une longueur pariétale de seulement quatre centimètres rendrait l'attribution au genre *Homo* impossible. Cependant, il a été suggéré que la « suture coronale » puisse être interprétée comme une fracture diagénétique due à la pression des sédiments (Martínez-Navarro, 1996). En fait, presque tous les os de Venta Micena montrent des fractures produites par le tassement des sédiments (Arribas et Palmqvist, 1998).

Enfin, en suivant les comparaisons anatomiques détaillées, l'affinité taxinomique de VM-0 est maintenant claire. Ce n'est pas un hominidé ni un équidé. Martínez-Navarro (2002), dans une réinterprétation récente de l'anatomie crânienne de VM-0, suggère que la morphologie des sutures interfrontale et coronale chez les ruminants corresponde à celle du spécimen de Venta Micena. Ses arguments principaux sont que le repère identifié en tant que « lambda » est en fait un bregma et que les os identifiés comme « pariétaux » sont en fait les frontaux. Ainsi, VM-0 serait une partie de la voûte crânienne d'une femelle de

ruminant sans appendice crânien. Pour tous les cervidés actuels (à l'exception de Rangifer) les femelles n'ont pas de bois, et dans beaucoup de groupes de bovidés les femelles n'ont pas de cornes. Le spécimen d'Orce est une femelle de grand ruminant sans appendice crânien. Un total de huit taxons de ruminants a été répertorié à Venta Micena, dont six bovidés et deux cervidés : Bison sp., Praeovibos sp., Soergelia minor, Hemitragus albus, Caprini indet., Bovidae gen. et sp. indet., Megaceroides sp., et Pseudodama sp. (Moyà-Solà, 1987; Martínez-Navarro, 1991; Crégut-Bonnoure, 1999). Chez les bovidés et cervidés, les frontaux sont allongés et la suture coronale placée plus postérieurement que chez d'autres ongulés, du fait de la présence des cornes ou bois chez les mâles de toutes les espèces et chez les femelles de quelques-unes. En conséquence, la ligne de suture interfrontale au-dessus de la boîte crânienne est très longue, plus de dix centimètres de long pour les espèces les plus grandes (par exemple, les grandes antilopes et les cervidés des genres Alces, Megaloceros ou Megaceroides). En revanche, les équidés ont un sinus frontal et l'anatomie de cette région est entièrement différente, car la boîte crânienne est située postérieurement et les pariétaux sont plus développés. La ligne de la suture interfrontale chez tous les bovidés et cervidés (femelles et mâles inclus) est très compliquée dans la région près du bregma, tandis qu'elle devient simple (une ligne presque droite) plus antérieurement, près des os nasaux. L'angle de la suture interfrontale et de la suture coronale est variable, mais chez la plupart des ruminants il est en forme de V. C'est le schéma anatomique qui est observé pour VM-0. Ainsi, l'anatomie de l'endocrâne d'un ruminant est très semblable à celle de VM-0. La plupart des ruminants possèdent des empreintes digitales profondes, et il y a habituellement un canal sagittal interne et également une crête sagittale intérieure qui est particulièrement bien développée derrière le bregma. En conclusion, l'anatomie et la taille de VM-0 indiquent sans équivoque que ce spécimen a appartenu à une femelle juvénile d'une espèce de grand ruminant (Martínez-Navarro, 2002).

Étant donné les limites des études anatomiques pour résoudre les affinités de ce fragment de crâne pendant les années 1980 et 1990, deux autres approches méthodologiques ont été également employées, l'analyse morphométrique des sutures crâniennes et la recherche des protéines préservées. La complexité des sutures a été évaluée avec la dimension fractale d'un schéma fait par J. Gibert, ce qui a indiqué que les contours de la suture sagittale et de la partie droite de la suture sur la surface exocrânienne étaient presque linéaire, aussi complexes que ceux des enfants modernes et du Plio-Pléistocène (Gibert et Palmqvist, 1995). Cependant, ce schéma a été trop simplifié, et un tracé précis des sutures fait par S. Moyà-Solà a indiqué un nombre plus élevé de digitations de petite taille ; la nouvelle dimension fractale était bien au-dessus des valeurs obtenues par Gibert et Palmqvist (1995) pour des hominidés juvéniles (Palmqvist, 1997).

La troisième approche a impliqué la recherche de protéines fossiles à partir de techniques immunologiques. Deux équipes indépendantes de chercheurs de l'université de Californie, San Francisco, et de l'université de Grenade, Espagne, ont signalé la présence d'albumine dans les échantillons de tissu osseux de VM-0, VM-1960 et VM-3961, par le test immunologique Elisa (acronyme de *Enzyme Linked Immunoabsorbant Assay*), la méthode des immunotaches (*dot-blotting*) et par radio-immunoanalyse (Borja et al., 1997 ; Gibert et al., 1998 ; Lowenstein et al., 1999). De façon spécifique, l'albumine de VM-0 et VM-1960 était immunologiquement plus proche de l'albumine humaine que de l'albumine d'équidé. Cependant, un des échantillons d'équidés (VM-1653) utilisés pour un test de contrôle a produit une réactivité significative avec de l'anti-albumine humaine, fournissant une concentration estimée dans l'extrait fossile à 4 ng/ml d'albumine humaine et à 11 ng/ml d'albumine d'équidé (Lowenstein et al., 1999 : Tableau 1). De plus, J. Lowenstein a rapporté dans le *Congrès International de Paléontologie Humaine* tenu à Orce (Lowenstein, 1995) qu'un autre métacarpe de cheval (VM-79), utilisé comme échantillon test dans une radioimmunoanalyse, a fourni une réaction beaucoup plus forte pour l'albumine humaine (34 ng/ml détectés) que pour l'albumine d'équidé (10 ng/ml). De tels résultats contradictoires ouvrent la possibilité d'une contamination des échantillons. En fait, certaines études

Tableau 1

Paramètres associés aux deux fonctions discriminantes canoniques qui permettent des discriminations parmi les contours de sections proximale (*p*) et distale (*d*) d'humérus humains, de cercopithecidés et de carnivore : coefficients standardisés pour les variables dans les fonctions discriminantes (*DF*), corrélations canoniques de variables avec les fonctions discriminantes, valeurs propres, pourcentages de variance expliqués par les fonctions discriminantes, Wilk's lambda, test du χ^2 , degrés de liberté (*d*,*f*.) et niveau statistique de signification (*p*). * : valeurs communes pour *DF*₁ et *DF*₂. Variables de forme (Davis, 1986) : indice de forme de grain (*GRI*) ; indices de circularité (*C*₁, *C*₂) ; ratio de forme (*FR*) ; variance radiale (*SR*₂) ; amplitudes d'harmoniques d'ordre 2, 3 et 4 (*H*₂-*H*₄) ; rapport entre les surfaces moyennes des section proximale et distale (*area*_p/*area*_d)

Parameters associated with the two canonical discriminant functions that allow discriminating among the shape of proximal (*p*) and distal (*d*) cross-sectional outlines for human, cercopithecid and carnivore humeri: standardized coefficients for the variables in the discriminant functions (*DF*), canonical correlations of variables with discriminant functions, eigenvalues, percentages of variance explained by the discriminant functions, Wilk's lambda, chi-squared test, degrees of freedom (*d*,*f*.) and statistical level of significance (*p*). *: values for *DF*₁ and *DF*₂ jointly. Shape variables (Davis, 1986): grain shape index (*GRI*); circularity indexes (*C*₁, *C*₂); form ratio (*FR*); radial variance (*SR*₂); harmonic amplitudes of order 2, 3 and 4 (*H*₂-*H*₄); ratio of average area of proximal to distal sections (*area*_{*t*}/*area*_{*d*})

Shape variables	Standardized canonical coefficients for		Correlation of variables with		
	variables in the discriminant functions		canonical discriminant functions		
	DF ₁	DF ₂	DF ₁	DF ₂	
GSI _p	0.7531	-1.5045	-0.1832	-0.4006	
C _{1p}	-7.1643	1.2175	0.0704	0.3859	
C _{2p}	5.6241	-2.6971	0.0418	0.5024	
FR _p	-0.3849	2.2037	-0.3043	0.6214	
SR _{2p}	-0.4402	-0.3764	0.2118	-0.6169	
H _{2p}	0.5679	1.8039	-0.1203	-0.6740	
H _{3p}	1.0767	0.3959	0.8932	0.2473	
H _{4p}	0.3732	0.8200	0.6185	-0.0050	
GSI _p	0.3124	-0.2636	-0.4835	-0.2479	
C _{1p}	3.8898	1.0693	0.4643	0.3022	
C _{2p}	-1.4236	-0.3772	0.4497	0.3225	
FR _p	-0.3627	0.8108	-0.1699	0.2905	
H _{3p}	-0.5423	0.9414	-0.1077	0.6005	
area _p /area _d	0.2815	-0.8337	0.5120	-0.6224	
eigenvalue	10.57	5.42			
variance explained (%)	66.12	33.88			
canonical correlation	0.9560	0,9190			
Wilk's λ	0.0135 *	0.1559			
χ^2	96.92 *	41.82			
d.f.	28 *	13			
p	0.00001 *	0.0001			

(Cattaneo et al., 1993 ; Fiedel, 1996 ; Tuross et al., 1996) ont émis des réserves sur la fiabilité des analyses immunologiques, en soulignant les résultats contradictoires obtenus dans plusieurs études sur des protéines récupérées sur des os et des résidus de sang sur des outils lithiques en utilisant le test ELISA et la radio-immunoanalyse. Enfin, une étude récente de Torres et al. (2002) révèle la détection de petites, mais significatives, quantités d'immunoglobuline G (IgG) dans des os d'équidés de Venta Micena et d'Atapuerca, tout comme dans les humérus VM-1960 et VM-3691, par l'utilisation de la technique des immunotaches et une modification de cette méthodologie. Étant donné que les anticorps pour IgG ont uniquement réagi avec les échantillons d'humérus préalablement déminéralisés par dissolution dans l'EDTA, cela suggère que les protéines aient été encapsulées par les cristaux d'hydroxyapatite des os fossiles, et ce fait argumente contre une possibilité de contamination. Cependant, il est surprenant que VM-0 n'ait pas été inclus dans cette étude.

Les fragments d'os longs présentés comme appartenant à des hominidés par J. Gibert et ses collaborateurs sont bien plus problématiques que la voûte crânienne VM-0. Pour ces spécimens, la discussion sur leur anatomie a été concentrée principalement sur la diaphyse huméral VM-1960 (Fig. 2). Les affinités humaines de ce spécimen étaient mises en avant par Gibert et al. (2002) en s'appuyant sur les résultats d'une étude comparative de la forme des humérus chez les humains, les cercopithecidés et les carnivores, où les contours en coupe diaphysaire (Tableau 1) ont été utilisés comme variables canoniques de fonctions



Fig. 2. À gauche : points correspondants aux éléments analysés selon les deux fonctions discriminantes qui utilisent des variables de forme (indices circulaires et amplitudes d'harmoniques) pour des discriminations parmi les contours des sections de diaphyses de carnivores, cercopithecoidé et humérus humain moderne. Le diagramme présente également les projections de l'humérus WT-15000 (*Homo ergaster*) et de la diaphyse VM-1960, non utilisés dans l'ajustement des axes discriminants. Droite : tomographie axiale informatique de la diaphyse VM-1960. Left: scores of the specimens analyzed on the two canonical discriminant functions that use shape variables (circularity indexes and harmonic amplitudes) for discriminating among the diaphyseal cross-sectional outlines of carnivore, cercopithecid and modern human humeri. The plot shows also the projections of humerus WT-15000 (*Homo ergaster*) and diaphysis VM-1960, not used in the adjustment of the discriminant axes. Right: computer axial tomographs of diaphysis VM-1960.

discriminantes des descripteurs harmoniques de séries de Fourier. Les résultats préliminaires obtenus par cette approche morphométrique ont été également présentés au *Congrès International de Paléontologie Humaine* d'Orce (Perez-Claros et al., 1995) comme une proposition méthodologique à discuter entre spécialistes avant de les soumettre à la publication dans un journal technique.

Une analyse discriminante commence en cherchant la meilleure combinaison linéaire des variables ce qui permet une discrimination entre les groupes comparés (c'est à dire, dans notre cas, humérus d'humain, de cercopithecidés et de carnivore). Quand ceci est réalisé, les fonctions discriminantes sont employées pour classifier ces spécimens de provenance inconnue, qui sont attribués à l'un des groupes comparés. Dans l'étude de Pérez-Claros et al. (1995), la première étape a été effectuée en utilisant plusieurs descripteurs morphométriques (essentiellement des indices de circularité et des amplitudes d'harmoniques) qui ne prennent pas en compte l'orientation des composantes de forme dans les sections osseuses analysées (par exemple, l'amplitude de la deuxième harmonique reflète l'allongement d'une section transversale donnée mais ne mesure pas l'orientation d'une telle composante de forme dans la section analysée ; voir ci-dessous). Quand l'information sur l'orientation de ces composantes de forme est intéressante, il est nécessaire d'employer également les angles de phase d'harmoniques ; cependant, ces variables n'ont pas été incluses dans l'étude de Pérez-Claros et al. (1995). Un autre problème dans cette étude est que les tomographies axiales informatiques n'ont pas été prises en positions équivalentes au sein des humérus analysés. De ce fait, les variables de forme ont été ramenées à une moyenne pour les contours en section de l'os, respectivement dans les régions proximales et distales (Fig. 2). Un tel procédé a homogénéisé les variables, car les mi-hauteurs des os longs sont plus semblables que leurs extrémités. Ceci a successivement mené à réduire au minimum l'information morphologique sur les sections d'épiphyse, qui sont les plus anatomiquement dissemblables. En outre, étant donné que les épiphyses de VM-1960 étaient absentes, il était nécessaire de rejeter certaines des sections les plus proches des épiphyses (c'est-àdire, les plus instructives) sur les spécimens complets utilisés en comparaison. Un troisième problème résulte du nombre et de la diversité des spécimens analysés, clairement insuffisant pour obtenir des attributions fiables avec les fonctions discriminantes. Ici, un aspect clé consiste en l'analyse de la morphologie diaphysaire d'une gamme étendue d'os longs potentiels, et pas seulement des humérus. Si ce n'est pas le cas, les fonctions discriminantes assigneront toujours VM-1960 à l'une des morphologies humérales comparées, même dans le cas où cette diaphyse n'appartient pas à un humérus (par exemple, une diaphyse de tibia, qui est anatomiquement plutôt différente, serait attribuée à l'un des groupes comparés). Ceci peut être intéressant dans le cas de VM-1960, car dans ce fossile, les sections plus proches de l'épiphyse proximale montrent une légère constriction qui n'est pas observée pour des humérus humains (Fig. 3). Enfin, afin d'obtenir une attribution fiable pour un spécimen d'origine inconnue à l'un des groupes comparés, la proportion recommandée du nombre d'observations par rapport aux variables doit être supérieure ou égale à dix, alors que dans l'étude de Pérez-Claros et al. (1995) celle-ci était de 2,6 (37/14). Le problème ici est que, même en obtenant 100 % de réattributions correctes pour ces spécimens utilisés pour le réglages des fonctions discriminantes, il n'y a pas d'informations sur la qualité de ces fonctions à prévoir le groupe de pertinence d'un spécimen non utilisé dans leur ajustement (voir la discussion de Mendoza et al., 2002).



Fig. 3. Tomographies de (**A**) la diaphyse VM-1960 de Venta Micena et (**B**) de l'humérus d'*Homo sapiens* immature (spécimen IP-C32, modifié de Gibert et al., 1992 : Fig. 3). La couleur grisée représente les zones à plus fortes densités minérales. VM-1960 montre une fracture diagénétique à mi-hauteur, une petite constriction dans la région proche de l'épiphyse proximale, non observée sur un humérus humain, et une cavité médullaire comparativement très étroite.

Tomographs of (A) diaphysis VM-1960 from Venta Micena and (B) humerus of juvenile *Homo sapiens* (specimen IP-C32, adapted from Gibert et al., 1992 : Fig. 3). The grey colour represents those areas with higher mineral density. VM-1960 shows a diagenetic fracture at mid-shaft, a slight constriction in the region close to the proximal epiphysis, not observed in human humeri, and a marrow cavity comparatively very thin.

Étant donné toutes les raisons exposées plus haut, les résultats préliminaires obtenus par analyses discriminantes exécutées par Pérez-Claros et al. (1995) devraient être considérés avec précaution. En outre, une nouvelle révision de l'anatomie de VM-1960 par l'un d'entre nous (B.M.-N.) suggère que la courbure longitudinale et la forme des sections proximales et distales de ce spécimen correspondent à l'anatomie du cubitus non fusionné de ruminants juvéniles. Concernant VM-12000, il n'y a aucune preuve anatomique, donnée métri-

que ou photographie publiée sur ce fragment d'os, interprété par Gibert (2004) comme une diaphyse de cubitus présentant des affinités humaines.

Enfin, Gibert et al. (1999,2002) ont également rapporté la découverte d'un petit fragment de dent à Barranco León (BL-0), où la partie mésiale de la couronne et de la racine (couronne haute de 4,6 mm et racine longue de 2,9 mm) a été conservée. La dent a un degré d'altération avancé, révélant la dentine et une cavité pulpaire réduite. Après l'étude comparative des stries des bandes de Retzius et de Hunter-Shreger, de la forme des schémas de prisme d'émail et de l'épaisseur d'émail, Gibert et al. (1999) ont identifié ce spécimen en tant que partie d'une molaire supérieure humaine. Cependant, une telle conclusion ne devrait pas être acceptée sans réserves, compte tenu des incertitudes sur la position stratigraphique de la découverte (Arribas et Palmqvist, 2002) et la possibilité qu'elle puisse appartenir à un fragment de dent déciduale d'*Hippopotamus antiquus*, l'espèce de grands mammifères la mieux représentée dans l'assemblage faunique de BL, dont les dents bunodontes montrent une couche épaisse d'émail qui correspond à l'anatomie du fragment de dent BL-0.

3. Approche taphonomique afin d'estimer la fiabilité de l'enregistrement paléoanthropologique de Venta Micena

Étant donné la controverse persistante liée aux prétendus fossiles d'hominidés de Venta Micena, une approche différente est présentée ici, dans laquelle nous estimons la probabilité qu'un taxon de la taille d'un Homo ancien (~50 kg) puisse être représenté dans l'assemblage faunique de ce site par plusieurs os et aucun reste dentaire. Le nombre élevé de spécimens identifiables (NISP) de Venta Micena (> 5800 fossiles) permet le calcul d'un nombre minimal de 227 individus (MNI) appartenant à 22 taxons de grands (≥ 5 kg) mammifères (Moyà-Solà, 1987; Pons-Moyà, 1987; Martínez-Navarro, 1991; Palmqvist et al., 1996b,1999; Arribas et Palmqvist, 1998; Palmqvist et Arribas, 2001b,2001c; Martínez-Navarro et Rook, 2003 ; Martínez-Navarro et al., 2004) : Mammuthus meridionalis, H. antiquus, Bison sp., Soergelia minor, Praeovibos sp., Hemitragus albus, Bovidae gen. et sp. indet., Megaceroides aff. obscurus, Pseudodama sp., Stephanorhinus sp., Equus altidens, Hystrix major, Homotherium latidens, Megantereon whitei, Panthera cf. gombaszoegensis, Lynx sp., Pachycrocuta brevirostris, Lycaon lycaonoides, Canis mosbachensis, Vulpes praeglacialis, Ursus etruscus, et cf. Meles. Le Tableau 2 comprend des informations sur les valeurs NISP (os et dents) et des estimations de MNI pour ces taxons (Martínez-Navarro, 1991; Palmqvist et al., 1996b). L'assemblage osseux inclut également environ 650 éléments indéterminés (par exemple, des petits fragments de voûtes crâniennes et de diaphyses d'os) qui ne pourraient pas être attribué à l'un des taxons énumérés ci-dessus, et environ 10 000 restes osseux non identifiables. Plusieurs restes dentaires et éléments osseux des espèces de micromammifères suivantes et d'autres vertébrés sont également présents dans l'assemblage faunique : Allophaiomys pliocaenicus, Apodemus aff. mystacinus, Castillomys crusafonti spp., Eliomys intermedius, Desmana sp., Prolagus capensis, Oryctolagus cf. lacosti, Desmana sp., Chaaradriforme indet., Testudo sp.

L'analyse taphonomique de l'assemblage osseux (Palmqvist et al., 1996b ; Arribas et Palmqvist, 1998 ; Palmqvist et Arribas, 2001b,2001c) a révélé que la plupart des restes squelettiques des grands mammifères ont été charognés par la hyène géante, *P. breviros*-

Tableau 2

Nombre de restes déterminés (*NISP*, broken down in bones and teeth), nombre minimum d'individus (*MNI*), comprenant les individus immatures à dents déciduales et les adultes à dentition à croissance permanente, et Masse corporelle (*BM*) des taxons de grands mammifère (N = 20, en excluant *Homo*) de l'assemblage du Pléistocène inférieur de Venta Micena. Les données dents/os ("teeth/bones") et *MNI* proviennent de Martínez-Navarro (1991) et Palmqvist et Arribas (2001b). Les estimations de masse corporelle (*BM*) sont issues et actualisées de Palmqvist et al. (1996b)

Number of identifiable specimens (*NISP*, broken down in bones and teeth), minimum number of individuals (*MNI*), including juveniles with deciduous teeth and adults with fully erupted permanent dentition and body mass (*BM*) of large mammals taxa (N = 20, excluding *Homo*) preserved in the Early Pleistocene assemblage at Venta Micena. Data on teeth/bones and *MNI* counts from Martínez-Navarro (1991) and Palmqvist and Arribas (2001b). Estimates of body mass updated from Palmqvist et al. (1996b).

Species	NISP (teeth/bones)	MNI (juveniles/adults)	BM (kg)
Homo sp.?	4 (0/3)	2 (1/1)	50
Mammuthus meridionalis	48 (16/32)	5 (4/1)	6000
Hippopotamus antiquus	58 (19/39)	5 (3/2)	3000
Bison sp.	775 (382/393)	27 (16/11)	450
Bovidae gen. et sp. indet.	1 (0/1)	1 (0/1)	350
Praeovibos sp.	6 (3/3)	1 (0/1)	320
Soergelia minor	334 (215/129)	13 (3/10)	225
Hemitragus albus	305 (209/96)	14 (2/12)	75
Megaceroides aff. obscurus	962 (557/405)	36 (15/21)	380
Pseudodama sp.	417 (231/186)	20 (3/17)	95
Stephanorhinus sp.	90 (55/35)	6 (2/4)	1500
Equus altidens	2562 (1183/1379)	70 (32/38)	350
Vulpes praeglacialis	24 (19/5)	1 (0/1)	5
Lycaon lycaonoides	65 (40/25)	3 (0/3)	30
Canis mosbachensis	33 (20/13)	4 (0/4)	10
Pachycrocuta brevirostris	62 (34/28)	10 (4/6)	110
Homotherium latidens	7 (6/1)	2 (0/2)	250
Megantereon whitei	16 (7/9)	3 (0/3)	85
Panthera cf. gombaszoegensis	2 (0/2)	1 (0/1)	100
Lynx sp.	6 (2/4)	1 (0/1)	20
Ursus etruscus	27 (15/12)	3 (1/2)	375
cf. Meles	2 (1/1)	1 (0/1)	15
Hystrix major	1 (1/0)	1 (0/1)	10

tris, à partir de carcasses d'animaux chassés de manière sélective par des hypercarnivores (les tigres à dents de sabre *H. latidens* et *M. whitei*, et le chien chasseur *L. lycaonoides*). Les hyènes adultes ont transporté des carcasses d'ongulés et des parties du corps vers leurs nurseries en fonction de la masse des ongulés récupérés : les espèces d'une masse corporelle inférieure ou égale à 100 kg corporelle sont représentées dans l'assemblage par des carcasses entières, alors que pour celles pesant 300 kg ou plus, les hyènes ont préférentiellement transporté les membres fournissant de meilleurs rendements en moelle (Palmqvist et Arribas, 2001b, 2001c). Une fois dans les nurseries, les hyènes ont rongé les épiphyses des os longs principaux pour consommer leurs contenus en graisse et ont fracturé les diaphyses pour accéder aux cavités médullaires. La facturation des os est fortement sélective, en rapport avec leur contenu de moelle et leur densité minérale (Arribas et Palmqvist, 1998). En conséquence, les fractures biostratinomiques sont très abondantes et moins de 30 % des os longs (dont les métapodes représentent ~80 %) sont entièrement conservés. La plupart

des fragments crâniens, scapula, humérus, radius, os pelvien, fémur et tibia présentent des stries et des marques de rongement, les épiphyses conservées ont des sillons et des points d'impact, et les diaphyses et les os crânien montrent des éraflures et des traces de décervelages. Il y a des différences importantes dans l'intensité de la fracturation des os en fonction de leur espèce d'origine (par exemple, les os d'équidés sont mieux conservés dans l'assemblage que ceux des ruminants, car ces derniers fournissent de meilleurs rendements en moelle, six fois plus en moyenne ; Palmqvist et Arribas, 2001c).

Chaque taxon de grands mammifères est représenté à Venta Micena par au moins cinq éléments, excepté le porc-épic (*H. major*), identifié à partir d'un maxillaire isolé, et un mustélidé (cf. *Meles*), représenté par un humérus distal et un fragment de canine. Les taxons les plus abondants s'étendent dans la masse d'adulte estimée entre 150 et 450 kg, et sont représentés par 3898 éléments correspondants à un nombre minimum de 162 individus ; l'abondance de restes squelettiques d'espèces de taille petite à moyenne (< 100 kg) est comparativement inférieure, puisqu'ils comptent seulement 985 spécimens provenant au moins de 60 individus. Pour les premiers taxons il y a des quantités semblables de dents et d'os (respectivement 1979 et 1919), alors que les seconds taxons sont mieux représentés par les dents (664) que par les os (321). Sachant que les os d'espèces de taille petite à moyenne sont plus sujets à la destruction par le rongement des hyènes, de par leur rapport plus élevé de la surface externe sur le volume intérieur (Arribas et Palmqvist, 1998), ce biais taphonomique explique pourquoi ces espèces sont mieux représentées dans l'assemblage par des restes dentaires que les plus grandes.

Le Tableau 2 montre l'abondance des dents et des os pour chaque taxon de grands mammifères, y compris les éléments squelettiques attribués par Gibert (2004) ; Gibert et al. (1994,1998,1999,2002) et Sánchez et al. (1999) à *Homo* sp. Des estimations de la masse corporelle (*BM*) pour les individus adultes (Palmqvist et al., 1996b) sont également fournis pour ces taxons. Une analyse par régression des moindres carrés a été exécutée entre la proportion de restes dentaires par taxon, calculé comme le pourcentage de dents par rapport au total des valeurs NISP, et *BM* (variables log_e-transformées dans les deux cas) :

 $\log_{e}(\% \text{teeth}) = n + m \log_{e}(BM).$

L'ajustement a été obtenu en utilisant le logiciel statistique *SPSS*. Les résultats obtenus indiquent que l'abondance relative des restes dentaires décroît en fonction de la masse, décrivant un rapport linéaire statistiquement significatif :

 $\log_{e}(\% \text{teeth}) = 4,367(\pm 0,165) - 0,074(\pm 0,031) \cdot \log_{e}(BM), r^{2} = 0,236, F = 5,559, p < 0,05.$

Cette équation indique que la fréquence estimée de dents dans l'assemblage pour une espèce pesant environ 50 kg (c'est-à-dire, la masse corporelle de *Homo* sp.) serait de 59 %, avec un intervalle de confiance (p < 0,05) compris entre 51 et 67 %. La pente et l'intersection à l'ordonnée obtenues dans une analyse par régression du pourcentage des dents de grands mammifères pondérées selon leurs valeurs NISP sont semblables et c'est également le cas si une transformation non linéaire est employée pour l'ajustement de la ligne de régression.

En utilisant l'estimation de la fréquence de dent dans l'assemblage pour un taxon de la taille d'*Homo* (59 %) et sachant que quatre ossements ont été attribués aux hominidés par



Fig. 4. Analyse par régression des moindres carrés pour la relation entre les logarithmes de l'abondance relative des restes dentaires par rapport au nombre de restes identifiables (NISP) et la masse corporelle (*BM*, en kg) estimée pour des individus adultes de ces taxons de grands mammifères (N = 20) retrouvés dans l'assemblage du Pléistocène inférieur de Venta Micena. Les lignes en pointillés représentent l'intervalle de confiance p < 0,05 audessus et en-dessous de la ligne de régression (données sur l'abondance dents/os issues du Tableau 1). Les quatre éléments compris dans *Homo* sp. (Fragment crânien VM-0, diaphyse d'humérus VM-1960, diaphyse d'ulna VM-12000, et « humerus » distal VM-3691) sont ceux considérés comme ayant des affinités humaines par Gibert (2004), Gibert et al. (1994,1998,1999,2002) et Sánchez et al. (1999) ; Ce taxon n'a pas été utilisé dans l'ajustement de la ligne de régression. Clés pour les espèces : **a**, *Homo* sp. ; **b**, *Mammuthus meridionalis* ; **c**, *Hippopotamus antiquus* ; **d**, *Bison* sp. ; **j** : *Stephanorhinus* sp. ; **k** : *Equus altidens* ; **l** : *Vulpes praeglacialis* ; **m** : *Lycaon lycaonoides* ; **n** : *Canis mosbachensis* ; **o** : *Pachycrocuta brevirostris* ; **p** : *Homotherium latidens* ; **q** : *Megantereon whitei* ; **r** : *Lynx* sp. ; **s** : *Ursus etruscus* ; **t** : cf. *Meles* ; **u** : *Hystrix major*.

Least squares regression analysis for the relationship between the logarithms of the relative abundance of tooth remains in relation to the number of identifiable specimens (*NISP*) and the body mass (*BM* in kg) estimated for the adult individuals of those taxa of large mammals (N = 20) preserved in the Early Pleistocene assemblage at Venta Micena. The dotted lines represent the p < 0.05 confidence intervals above and below the regression line (data on abundance of teeth/bones from Table 1). The four specimens included in *Homo* sp. (cranial fragment VM-0, "humeral" shaft VM-1960, ulna diaphysis VM-12000, and distal "humerus" VM-3691) are those considered to show human affinities by Gibert (2004), Gibert et al. (1994,1998,1999,2002) and Sanchez et al. (1999); this taxon

J. Gibert et ses collaborateurs, la prédiction de l'analyse par régression est que ce taxon devrait être représenté dans l'assemblage par six dents, avec un intervalle p < 0,05 de quatre à huit dents. Il est important de se rappeler ici que jusqu'à présent, avec plus de 15 000 fossiles mis au jour au cours des fouilles systématiques dans la carrière de Venta Micena, aucun reste dentaire attribuable aux hominidés n'a été encore découvert. Ceci contredit fortement la possibilité que les os considérés par Gibert (2004), Gibert et al. (1998, 1999,2002) et Sánchez et al. (1999) comme présentant des affinités humaines puissent appartenir à *Homo*.

Cependant, la proportion de dents par rapport aux os dans l'équation de régression bilogarithmique ajustée ci-dessus ne convient pas avec, la recherche, les propriétés statistiques de la régression et la probabilité d'obtenir une valeur extrême telle que 0 % de dents, parce qu'il est impossible d'obtenir le logarithme de zéro (c'est-à-dire, un résultat égal à zéro correspond toujours à une distance infinie depuis n'importe quelle ligne log-log). Ainsi, ce procédé ne permet pas de tester l'hypothèse nulle qui est de n'obtenir aucun reste dentaire pour une espèce donnée à Venta Micena. Pour cela un test statistique plus approprié doit être employé. Une expression légèrement différente pour la ligne de régression, dans laquelle la valeur une est ajoutée au pourcentage des dents, permet ce test statistique :

 $\log_{e}(\% \text{teeth+1}) = n + m \cdot \log_{e}(BM).$

Les valeurs ajustées aux coefficients de régression de cette nouvelle ligne de régression (Fig. 4) sont presque identiques à ceux obtenus dans la précédente :

$$\begin{split} \log_{\rm e}(\,\% {\rm teeth}{+}1\,) &= 4,379(\,\pm 0,162\,) - 0,073(\,\pm 0,031\,) \cdot \log_{\rm e}(\,{\rm BM}\,), \\ R^2 &= 0,236, F = 5,559, p < 0,05. \end{split}$$

Ceci donne un pourcentage de 60 % de dents pour une espèce d'environ 50 kg (avec un intervalle de confiance compris entre 52 et 68 %, pour p < 0,05). De cette façon, l'hypothèse nulle, selon laquelle il serait possible d'obtenir un pourcentage nul de dents pour une espèce donnée, peut être testée [car log_e(0% + 1) = 0]. Sa probabilité pour une masse corporelle de 50 kg est 1,86.10⁻²², c'est à dire une valeur très basse qui permet de la rejeter.

Les approches par régression décrites au-dessus présentent des limitations supplémentaires pour cette étude, car elles ne prennent pas en compte la taille de l'échantillon (c'està-dire, les fréquences brutes de dents et os par taxon), sauf pour la possibilité de pondérer les points des échantillons dans les ajustements de régression en utilisant des valeurs de NISP, qui fournit des résultats semblables à ceux des approches non-pondérées. Toutefois, de telles fréquences doivent être prises en compte dans n'importe quel calcul de probabilité pour une distribution donnée : par exemple, en jetant une pièce de monnaie en l'air quatre fois, la probabilité d'obtenir par hasard deux « face » et deux « pile » est la même que pour trois « face » et un « pile » ou vice versa, mais si l'on jette la pièce en l'air mille fois et que l'on obtienne un résultat qui diffère de manière significative des 50 % prévus de « pile » et « face », ceci nous donnera un indice que la pièce de monnaie peut être truquée.

was not used in the adjustment of the regression line. Key for species: **a**, *Homo* sp.; **b**, *Mammuthus meridionalis;* **c**, *Hippopotamus antiquus;* **d**, *Bison* sp.; **e**, *Praeovibos* sp.; **f**, *Soergelia minor;* **g**, *Hemitragus albus;* **h**, *Megaceroides* aff. *obscurus;* **i**, *Pseudodama* sp.; **j**: *Stephanorhinus* sp.; **k**: *Equus altidens;* **l**: *Vulpes praeglacialis;* **m**: *Lycaon lycaonoides;* **n**: *Canis mosbachensis;* **o**: *Pachycrocuta brevirostris;* **p**: *Homotherium latidens;* **q**: *Megantereon whitei;* **r**: *Lynx* sp.; **s**: *Ursus etruscus;* **t**: cf. *Meles;* **u**: *Hystrix major*

Une approche statistique alternative utilise la distribution binomiale pour estimer la probabilité que *Homo* sp. soit la seule espèce dans l'assemblage de Venta Micena non représentée par quelques restes dentaires. Dans cette approche, la vraie question qui doit être résolue est : « si j'ai quatre restes d'une espèce de grands mammifères de masse corporelle donnée, quelle est la probabilité pour qu'aucun d'eux ne soient des dents ? ». La régression est cruciale ici, parce qu'elle permet d'estimer les proportions de dents et d'os qui seraient prévus pour un grand échantillon de restes appartenant à une espèce donnée. En connaissant ces proportions, quatre éléments peuvent être pris au hasard, chacun d'eux s'avérant être soit un os ou une dent. La probabilité que nous recherchons est facilement calculée à l'aide d'une distribution binomiale. La situation est semblable à jeter une pièce de monnaie en l'air quatre fois, bien que dans ce cas-ci la probabilité de « succès » ne soit pas exactement 0,5 comme cela l'était dans l'exemple précédent, car ici le succès est d'obtenir un os plutôt qu'une dent et sa probabilité est p = 1 - (proportion de dents), ce qui peut être estimé à partir de la ligne de régression, comme décrit ci-dessus. La probabilité d'obtenir *x* succès en *n* essais est :

$$\left\{n!/\left[\left(n-x\right)!x!\right]\right\}p^{x}q^{(n-x)}$$

où p est la probabilité de succès et q = 1-p.

Avec une probabilité de succès de p = 0,41 pour des os d'un taxon de la taille de *Homo* sp. (c'est-à-dire, probabilité des dents q = 0,59, selon la ligne de régression ajustée pour la proportion de dents sur la masse corporelle estimée), la probabilité est de 0,028 (c'est-à-dire, 0,41⁴) pour obtenir quatre os et aucune dent d'une espèce réellement présente à Venta Micena et potentiellement représentée dans l'assemblage faunique par les deux types d'éléments. L'estimation de q fondée sur la deuxième régression linéaire [log_e(%teeth + 1) sur log_e(BM)], q = 0,60], rapporte une valeur de probabilité qui est encore inférieure, 0,026. Les deux résultats sont statistiquement significatifs (c'est-à-dire, p < 0,05), mais il y a une incertitude au sujet des valeurs prédites à partir des équations de régression, étant donné les erreurs standards de l'intersection à l'ordonnée et de la pente ; si l'on considère l'intervalle de confiance pour des estimations de q, cela se traduirait par une plus grande gamme des valeurs pour p.

En bref, le problème ici est que la puissance statistique est limitée vers le bas avec un petit échantillon d'os d'hominidés potentiels et il y a une place considérable pour des arguments au sujet de ce qui a pu arriver à un couple de carcasses d'hominidés (le fragment crânien VM-0, la diaphyse « humérale » VM-1960 et la diaphyse d'« ulna » VM-12000, ont été attribués à un individu juvénile, alors que diaphyse « humérale » distale VM-3691 a été considérée comme un spécimen adulte ; Gibert, 2004 ; Gibert et al., 1994,1998,1999,2002 ; Sánchez et al., 1999). Cependant, l'absence de dents et la difficulté d'identifier les os sont significatives. Ainsi, avec un si petit échantillon de fossiles d'hominidés présumés, les tests statistiques sont susceptibles de rester peu concluants et des arguments sur la praticabilité de l'enregistrement paléoanthropologique de Venta Micena devraient être portés sur l'anatomie des spécimens, ce qui est loin d'apporter une solution (voir ci-dessus), et sur la taphonomie du site. En fait, il pourrait être argumenté qu'il existe quelques sites (par exemple, Boxgrove, Mauer, Taung, et Trinil) qui ont fourni des fossiles d'hominidés identifiés de manière concluante parmi lesquels il y a très peu ou même aucun reste dentaire. Cependant, les assemblages fauniques disponibles dans ces sites incluent un nombre sensible-

ment plus petit de restes squelettiques de grands mammifères qu'à Venta Micena, ce qui exclut l'utilisation de l'approche taphonomique développée ici pour des tests statistiques.

Comme indiqué ci-dessus, l'analyse taphonomique de l'assemblage fossile a indiqué que la carrière 3 de Venta Micena (d'où proviennent tous les restes d'hominidés hypothétiques) était une nurserie d'hyènes P. brevirostris, un carnivore broyeur d'os disparu ayant un comportement fortement spécialisé pour le « charognage » de proies d'autres prédateurs (Palmqvist et al., 1996b; Arribas et Palmqvist, 1998; Palmqvist et Arribas, 2001b, 2001c). Dans le cas de ces mammifères de petite et moyenne masse corporelle (< 100 kg) les hyènes transportaient les carcasses entières à leurs repaires, mais pour des ongulés de plus grandes tailles elles ont préférentiellement transporté les membres qui fournissaient les meilleurs rendements en moelle. Une fois dans leurs repaires, les hyènes ont rongé et fracturé les crânes pour accéder au cerveau, même dans le cas de gros ongulés tels que le bison et le cheval. Pour les premiers, les restes conservés comprennent quelques voûtes crâniennes avec la base des cornes. Pour les seconds (représentés par un très grand échantillon, comprenant plus de 2500 dents et os) il y a seulement une calotte crânienne incomplète, et les parties du squelette préservées de la tête sont la plupart du temps des maxillaires avec des rangées de dents jugales en connexion anatomique ainsi que des branches mandibulaires. Ainsi, l'absence des dents déciduales d'Homo juvénile pose de sérieuses réserves contre l'identification du fragment crânien VM-0 comme calotte crânienne humaine, aussi bien que sur l'interprétation des diaphyses VM-1960 et VM-12000 en tant qu'os de membres humains. Leur présence impliquerait le transport par les hyènes d'une carcasse complète d'un individu juvénile jusqu'à leur tanière. Des arguments semblables peuvent être employés pour l'absence des dents humaines permanentes dans le cas du fragment « d'humérus » d'adulte VM-3691.

4. Les assemblages d'outil de Barranco León et de Fuente Nueva-3

Les gisements du Pléistocène inférieur de Barranco León (BL) et de Fuente Nueva-3 (FN-3) ont livré de riches assemblages fauniques (Martínez-Navarro et al., 2004) associés à des outils oldowayens (Figs. 5,6 ; Toro, 2003 ; Toro et al., 2003).

La plupart des outils de FN-3 (Fig. 5) sont faits à partir de matières premières telles que le silex ou le calcaire de qualité variable, alors que les autres lithologies sont très rares (par exemple, il y a seulement sept outils en quartz, quartzite ou calcite). Il y a beaucoup de galets et de cailloux calcaires avec des traces d'utilisation et/ou de retouches délibérées, bien que les éclats faits de calcaires soient très rares, altérés et difficiles à interpréter. Les outils en silex sont également altérés et certains présentent une patine bien développée. L'assemblage lithique est dominé par des éclats de petite taille, non retouchés (44 %), alors que les nucléus sont comparativement peu représentés (3 %). Tous deux illustrent une technologie sophistiquée, constituée principalement d'une technique de taille orthogonale, multidirectionnelle ou centripète, à l'aide d'un percuteur dur. Les pièces à retouches intentionnelles sont très rares (deux éclats avec des entailles et autres deux avec des enlèvements secondaires). Les fragments de silex sont mieux préservés à BL qu'à FN-3, alors que c'est l'inverse pour les galets en calcaires et les « manuports ». Tous les éléments des différentes phases du processus de taille sont préservés. Le percuteur est le mode de percussion utilisé



Fig. 5. Industrie lithique du Pléistocène inférieur de la localité de Fuente Nueva-3. 1 : percuteur sur galet de quartzite avec de larges traces de percussion. 2, 3 : percuteurs sur galets calcaires montrant un seul stigmate. 4 : chopper sur galet calcaire. 5 : chopper en calcaire. 6 : nucléus sur galet de quartzite présentant des traces de travail orthogonal. 7 : nucléus en silex. 8 : petit galet de calcaire avec un bord retouché. 9, 10 : nucléus en silex présentant des traces de travail orthogonal. 11 : nucléus en calcaire. 12, 13 : nucléus sur éclats de silex. 14 : nucléus en silex présentant des traces de travail unipolaire périphérique. 15 : nucléus en silex présentant des traces de stigmates orthogonaux. 16–18 : éclats très corticaux. 19 : éclat cortical avec quelques retouches irrégulières. 20 : éclat de

431

exclusivement dans les deux sites et, bien que les techniques de taille soient relativement complexes, les éclats et les nucléus présentent beaucoup d'accidents de taille ; en fait, ils montrent des accidents de Siret illustrant des preuves des traces répétées de percussions ratées, résultant d'un calcul insatisfaisant de l'angle de frappe. La plupart des outils lithiques sont situés dans le niveau intermédiaire de FN-3, principalement composés d'éclats et de débris, comme à BL. Cependant, les galets sont plus abondants à FN-3 qu'à BL.

Les outils de BL (Fig. 6) sont faits essentiellement à partir de silex d'origine locale et sont de qualités variables. L'assemblage inclut également un petit nombre d'éclats en quartzite et d'outils en calcaires. Ces derniers sont altérés et donc difficiles à interpréter. Tous les outils en silex proviennent des dépôts de la Sierra de la Umbría voisine, bien que quelques pierres en quartzite pourraient être originaires des glacis (Turq et al., 1996). Les outils de l'assemblage lithique sont de qualités diverses et, bien que certains présentent des traces de transport par l'eau et sont légèrement usés, beaucoup d'autres sont très « frais » avec une légère patine. L'assemblage lithique est largement dominé par des éclats non modifiés (35 %)

Stone tools from the Early Pleistocene locality of Fuente Nueva-3. 1: hammerstone on quartzite cobble with large percussion domes. 2, 3: striking artefacts on limestone cobbles showing a single scar. 4: chopper on limestone pebble. 5: limestone chopper. 6: core on quartzite cobble with orthogonal work. 7: flint core. 8: small limestone pebble with a retouched border. 9, 10: flint cores with orthogonal work. 11: limestone core. 12, 13: cores on flint flakes. 14: flint core with peripheral unipolar work. 15: flint core with orthogonal scars. 16-18: very cortical flakes. 19: cortical flake with several irregular retouches. 20: dismantling flake with distal cortex residue and many mixed irregular retouches. 21: flake with cortical back. 22: flake with slight cortex residue. 23: flake with cortical platform and bipolar longitudinal scars. 24: flake with cortical platform. 25: flake showing lateral overflowing, with few cortical residues. 26: semi cortical flake. 27: flake with cortical back and longitudinal unipolar scars. 28: flake with cortex platform and back, showing unipolar longitudinal removals. 29: flake with a slight distal cortex residue. 30: flake with distal cortex residue and unipolar longitudinal removals. 31: flake with unipolar longitudinal removals. 32: splintered flake with total cortical back. 33: altered flake with lateral overflowing, showing a dihedron platform. 34: flake with bipolar longitudinal removals. 35: thick flake with intercrossed removals. 36: broken flake. 37: altered and surpassed flake. 38: flake with lateral overflowing. 39: semi cortical flake. 40: broken flake with orthogonal removals. 41: flake with orthogonal removals. 42: broken flake. 43: flake with lateral overflowing. 44: notch delineated by direct, abrupt retouches on a thick flake that shows several intercrossed removals and a slight cortex residue. 45: tool with two direct notches on one side and a distal scraper of small size on the other side, delimited by four fine, abrupt and direct retouches. 46: thick flake. 47: overflowing flake of nucleus with cortical platform. 48: broken flake with denticulated retouches. 49: invasive inverse removals on the chipping side of a broken flake that shows a cortical back. Drawings by M. Montesinos.

décorticage avec un résidu de cortex distal et de nombreuses retouches différentes et irrégulières. 21 : éclat à dos cortical. 22 : éclat avec un léger résidu de cortex. 23 : éclat avec une surface corticale et des stigmates longitudinaux bipolaires. 24 : éclat avec une surface corticale. 25 : éclat montrant un débordement latéral, avec quelques résidus corticaux. 26 : éclat semi-cortical. 27 : éclat avec un dos cortical et des stigmates longitudinaux unipolaires. 28 : éclat avec un dos et une surface corticale, montrant des enlèvements longitudinaux unipolaires. 29 : éclat avec un léger résidu cortical distal. 30 : éclat avec un résidu cortical distal et des enlèvements longitudinaux unipolaires. 31 : éclat avec des enlèvements longitudinaux unipolaires. 32 : éclat brisé avec un dos entièrement cortical. 33 : éclat altéré avec un débordement latéral et montrant une surface dièdre. 34 : éclat à enlèvements longitudinaux bipolaires. 35 : éclat à enlèvements entrecroisés. 36 : éclat brisé. 37 : éclat altéré et outrepassé. 38 : éclat à débordement latéral. 39 : éclat semi-cortical. 40 : éclat brisé à enlèvements orthogonaux. 41 : éclat à enlèvements orthogonaux. 42 : éclat brisé. 43 : éclat à débordement latéral. 44 : encoche tracée par de brusques retouches directes sur un éclat épais qui montre plusieurs enlèvements entrecroisés et un léger résidu de cortex. 45 : outil présentant deux encoches directes sur un coté et un petit racloir distal sur l'autre coté, délimité par cinq fines et abruptes retouches directes. 46 : éclat épais. 47 : éclat de débordement d'un nucléus possédant une surface corticale. 48 : éclat brisé avec des retouches denticulées. 49 : enlèvement inverse envahissant sur la partie ébréchée d'un éclat brisé, montrant un dos cortical. Dessins de M. Montesinos.



Fig. 6. Outils lithiques des sites du Pléistocène inférieur de Barranco León. 1 : chopping-tool. 2 : nucléus sur éclat de silex cortical. 3 : nucléus en silex. 4 : nucléus sur éclat. 5 : débris retouché. 6 : nucléus en silex. 7 : nucléus en chert à débitage centripète. 8 : nucléus en silex. 9 : fragment de nucléus en silex. 10 : petit éclat présentant un dos cortical et des retouches inverses sur l'autre face. 11 : éclat de débordement avec un résidu de cortex. 12, 13 : éclat semi-cortical. 14 : éclat épais présentant une surface corticale. 15 : éclat semi-cortical présentant un accident de Siret. 16 : éclat présentant une surface corticale. 17 : éclat avec une petite réserve corticale. 18 : éclat de décorticage avec de marginales retouches d'utilisation. 19 : éclat au cortex dorsal. 20 : fragment d'éclat présentant un accident de Siret. 21 : petit éclat au cortex dorsal. 22 : éclat semi-cortical aux bords retouchés. 23 : éclat à surface corticale présentant une retouche distale. 24 : éclat brisé avec un petit résidu cortical un bord retouché. 25 : éclat avec une surface décortiquée et un bulbe pour des retouches inverse de type racloir. 26 : encoche inverse sur un éclat épais avec la face supérieure corticale. 27 : racloir-denticulé en chert. 28 : éclat semi-cortical. 29 : racloir latéral finement retouché sur un petit éclat brisé. 30 : double racloir latéral sur un éclat allongé, présentant une surface corticale. 31 : racloir transversal et latéral sur un éclat semi-cortical. 32 : éclat cortical à bord denticulé. 33 : petit racloir finement retouché sur débris. 34 : petit éclat épais avec une retouche de racloir latéral. 35 : retouche de racloir sur un petit éclat. 36 : bec latéral délimité par des encoches retouchées. 37 : double racloir latéral alterné avec de fines retouches denticulées. 38 : racloir latéral sur éclat. 39 : petit chopping-tool en silex. 40 : racloir latéral denticulé sur éclat de quartzite. 41 : bec distal bec sur éclat de silex. 42 : éclat de silex présentant des retouches denticulées directes et inverses. 43 : petit racloir avec des encoches distales gauches et une encoche clactonienne sur le bord gauche d'un éclat semi-cortical. Dessins de M. Montesinos.

Stone tools from the Early Pleistocene of Barranco León. 1: chopping-tool. 2: core-flake on cortical flint. 3: flint core. 4: core-flake. 5: retouched debris. 6: core on flint. 7: core on chert with centripetal work. 8: core on flint.

et des fragments angulaires (26 %) obtenus à l'aide d'un percuteur dur. Les pièces retouchées, qui peuvent être typologiquement classés en tant que racloirs, denticulés et entailles, ne sont pas très abondantes (20 outils sur éclats ou débris) mais indiquent une technique relativement sophistiquée. Sauf pour les galets calcaires, certains d'entre eux étant retouchés ou légèrement modifiés par quelques enlèvements, l'industrie lithique est composée d'éclats et de débris de petite taille à morphologies variées.

Pour synthétiser, le silex et le calcaire sont les lithologies de base employées par les hominidés à BL comme à FN-3, le premier pour des activités de découpe et le second pour des galets et des manuports, quelquefois élaborés.

La composition des assemblages archéologiques de BL et FN-3 (Tableau 3) est testée ici statistiquement en comparant la distribution de l'abondance d'outils parmi les lithologies et les types d'outils, ce qui produit une table de contingence. Une table de contingence se compose d'une matrice de *r* lignes et *c* colonnes pour l'analyse de l'indépendance de deux caractères qui présentent plusieurs états ou attributs. Le premier caractère (par exemple, sites archéologiques) peut-être subdivisé en *r* attributs et le deuxième caractère (par exemple, abondance des types d'outils) en *c* attributs. Il y a r*c cellules ou catégories pour cette configuration. La ij-^e cellule contient la fréquence (n_{ij}) pour la présence simultanée des *i*-^e et *j*-^e attributs. Le test statistique d'indépendance est :

$$\chi^{2} = \sum_{i=1}^{r} \sum_{j=1}^{c} (O_{ij} - E_{ij})^{2} / E_{ij}$$

où E_{ij} représente la fréquence prévue selon l'hypothèse nulle d'indépendance et O_{ij} est la fréquence observée. Quand l'hypothèse nulle s'avère, χ^2 est approximativement distribué sous forme d'une variable de χ^2 à (r - 1).(c - 1) degrés de liberté.

L'approche suivante (analyse des résidus ajustés ; Everitt, 1979) s'est avérée fortement efficace dans l'analyse taphonomique des assemblages de vertébrés (Palmqvist et al., 2002). Prenez $e_{ij} = (O_{ij} - E_{ij})/E_{ij}^{1/2}$; sa variance est $v_{ij} = (1 - n_i/n)(1 - n_j/n)$. Le nombre n_i représente les cas dans lesquels le 1^e attribut est observé et le nombre n_j représente tous ceux dans lesquels le j^e attribut est enregistré ; ces fréquences sont les sommes partielles pour, respectivement, les lignes et les colonnes. Le résidu ajusté est $d_{ij} = e_{ij}/v_{ij}^{1/2}$. Des résidus ajustés suivent approximativement une distribution normale [N(0,1)] quand les caractères produisant la table de contingence sont indépendants. La dépendance des caractères pro-

^{9:} fragment of flint core. 10: small flake with dorsal cortex and inverse retouches on the other side. 11: overflowing flake with cortex reserve. 12, 13: semi cortical flakes. 14: thick flake with cortex platform. 15: semi cortical flake with Siret accident. 16: flake with cortex platform. 17: flake with small cortical reserve. 18: dismantling flake with marginal retouches of use. 19: flake with dorsal cortex. 20: flake fragment with Siret accident. 21: small flake with dorsal cortex. 22: semi cortical flake with retouched edge. 23: flake with cortex platform and distal retouch. 24: broken flake with small cortex reserve and retouched edge. 25: flake with dismantling platform and bulb for inverse retouches of scraper type. 26: inverse notch on thick flake with cortical flake. 30: double sided scraper on elongated flake with cortex platform. 31: traverse and side scraper on semi cortical flake. 32: cortical flake with a denticulate side. 33: small fine retouched scraper on debris. 34: small thick flake with side scraper retouches on small flake. 36: side bec delineated for retouched notches. 37: double alternate side scraper on quartzite flake. 41: distal bec on flint flake. 42: flint flake with direct and inverse denticulate retouches. 43: small end scraper with distal left notches and clacton notch on the left edge on a semi cortical flake. Drawings by M. Montesinos.

Tableau 3

Analyse de l'abondance d'outils lithiques en fonction des lithologies principales (**A**) des typologies (**B**) à Barranco León (BL) et Fuente Nueva-3 (FN-3), d'après les données de Toro (2003). Sont présentées dans ce tableau : les fréquences brutes d'outils, les fréquences d'outils prévues selon une distribution aléatoire (entre parenthèses) et le résidu ajusté pour chaque cellule individuelle. Le test du χ^2 pour les tables de contingences indique une distribution hétérogène des lithologies dans les deux sites archéologiques, avec des différences statistiquement significatives entre elles (-- : p > 0.5, * : p < 0.05, ** : p < 0.01, *** : p < 0.001)

Analysis of the abundance of stone tools classified among major lithologies (**A**) and typologies (**B**) in Barranco León (BL) and Fuente Nueva-3 (FN-3), according to data in Toro (2003). The raw frequencies of tools, the tool frequencies expected from a random distribution (between brackets) and the adjusted residual for each individual cell are shown. The χ^2 -tests for the contingency tables indicate a heterogeneous distribution of tool lithologies and typologies in both archaeological sites, with statistically significant differences between them (--: P > 0.5, *: P < 0.05, **:P < 0.01, ***:P < 0.001)

A. Tool lithology	BL	FN-3	Σn _i .
Flint	230 (190.9)	164 (203.1)	394
	5.77 ***	-5.77 ***	
Chert	86 (59.1)	36 (62.9)	122
	5.33 ***	-5.33 ***	
Limestone	34 (100.8)	174 (107.2)	208
	-10.93 ***	10.93 ***	
Quartzite and quartz	8 (7.3)	7 (7.7)	15
	0.38	-0.38	
Σn_{i}	358	381	$\Sigma\Sigma n_{ij} = 739$
-			$\chi^2 = 125.3 ***$
B. Tool types	BL	FN-3	Σn _{i.}
Flakes	124 (141.5)	168 (150.5)	292
	-2.63 **	2.63 **	
Small flakes	97 (60.6)	28 (64.5)	125
	7.16 ***	-7.16 ***	
Debris	97 (57.2)	21 (60.8)	118
	8.00 ***	-8.00 ***	
Cores	6 (8.2)	11 (8.8)	17
	-1.10	1.10	
Small tools	17 (10.2)	4 (10.8)	21
	3.02 **	-3.02 **	
Peebles (complete and fragmented)	4 (34.4)	(36.6) 71	67
	-7.59 ***	7.59 ***	
Choppers	3 (5.3)	8 (5.7)	11
	-1.42	1.42	
Manuports	10 (40.7)	74 (43.3)	84
	-7.12 ***	7.12 ***	
$\Sigma n_{.j}$	358	381	$\Sigma\Sigma n_{ij} = 739$
			$\chi^2 = 209.6 ***$

duit un ou plusieurs résidus ajustés plus grands que la déviance normale standard (par exemple, 1,96 pour p = 0,05).

Le Tableau 3 montre l'abondance d'outils distribuée selon les lithologies principales (A) et les types d'outil (B) à BL et FN-3. Les valeurs cumulatives du test du χ^2 pour ces tables de contingence indiquent des différences significatives (p < 0,001) dans la composition des deux assemblages d'outils. En ce qui concerne la lithologie des outils lithiques,

l'examen des résidus significatifs dans le Tableau 3A indique que le silex et le chert sont mieux représentés à BL tandis que le calcaire est plus abondant à FN-3. Il y a également une distribution hétérogène des types d'outils parmi les deux assemblages (Tableau 3B), parce que les éclats sont mieux préservés à FN-3, bien que ce soit l'inverse pour de petits éclats, il y a plus de petits outils et débris à BL, et les fréquences de nucléus, cailloux et manuports sont comparativement plus élevées à FN-3. Ces différences dans la composition des assemblages d'outils sont liées à leur contexte sédimentaire et attributs taphonomiques.

La séquence sédimentaire dans le secteur d'Orce-Venta Micena est principalement carbonatée et la plupart des gisements avant livré des grands mammifères sont situés dans des sédiments lacustres ou marécageux. L'une des exceptions concerne la couche D de Barranco León (BL-D, ex-BL-5), interprétée comme un dépôt fluviatile au sein des sédiments de Barranco León, un ravin orienté Sud-Nord dont la source se trouve à une distance de plusieurs centaines de mètres, dans les montagnes mésozoïques de Sierra de la Umbría (Arribas et Palmqvist, 2002). Les sédiments affleurant à Barranco León sont composés de micrites de couleur sombre et de limons riches en matière organique, qui indiquent un dépôt en environnement marécageux avec une importante couverture végétale. La couche BL-D présente une base irrégulière ravinante dans la bordure proximale, constituée par les galets arrondis issus des calcaires et dolomites jurassiques, qui se change vers le nord en intraclastes calcaires et boueux. La matrice est composée de sables carbonatés et quartzeux à granulométrie fine, avec d'abondantes coquilles de gastéropodes d'eau douce. Ainsi, la partie inférieure de BL-D représente le remplissage sédimentaire d'un chenal fluviatile qui a érodé les dépôts marécageux précédents. Ce remplissage commence, à la base par un niveau d'érosion surmonté de formations carbonatées grises granodécroissant déposé en milieu marécageux fermé, ce qui indique la normalisation de la dynamique sédimentaire après le comblement du chenal. Par conséquent, la base de BL-D peut être interprétée comme une zone dans laquelle il y a eu une concentration et un tri par l'eau des fossiles d'animaux vivant sur la bordure du marécage (par exemple, H. antiquus), avec ceux du lit de la rivière (par exemple, mollusques d'eau douce) mais aussi de la source des eaux de ruissellement (par exemple, les équidés et les ruminants, ainsi que les outils en pierre), enlevé de leur contexte dépositionnel originel. Ceci est en accord avec la découverte à BL-D de nombreux petits éclats et débris (Tableau 3), potentiellement plus sujet à dispersion et tri hydraulique que d'autres types d'outils. Par conséquent, les assemblages osseux et lithiques de BL-D ont subi des modifications taphonomiques et toutes interprétations paléoécologiques à partir d'eux devraient être faites avec prudence (Arribas et Palmqvist, 2002).

Concernant la stratigraphie de FN-3, elle est composée de deux cycles sédimentaires séparés par des calcaires micritiques karstifiés. Il y a quelques couches de calcaires marneux à nodules au-dessus des calcaires inférieurs, déformées à quelques endroits par des pressions diagénétiques et présentant un contact irrégulier avec eux, et il y a également les niveaux édaphiques de grès et de marnes qui comprennent le niveau archéologique inférieur. Ce niveau archéologique est très riche en outils et en faune, qui sont parfois en contact direct avec les calcaires de la base. Le niveau calcaire intermédiaire, très karstifié, recouvre les couches précédentes. Il est surmonté par une couche de sable contenant de nombreux os, bien conservés, de grands mammifères, dont un squelette quasiment complet de *M. meridionalis* entouré de quelques outils lithiques, qui forment le niveau archéologique supé-

rieur. Cette couche est recouverte par deux mètres de marnes et d'argiles stériles. La séquence sédimentaire s'achève avec un niveau calcaire supérieur (Turq et al., 1996 ; Martínez-Navarro et al., 1997 ; Anadón et Julià, 2003). Dans les deux niveaux archéologiques, les os ne sont pas altérés par le transport hydraulique et il semble que le site était une source où les animaux venaient boire et où éventuellement certains d'entre eux étaient chassés et « charognés » par des grands carnivores et des hominidés.

La liste faunique de FN-3 inclut les taxons de grands mammifères suivants (Martínez-Navarro et al., 1997,2004 ; Oms et al., 2000 ; Moullé et al., 2004) : *M. meridionalis, Stephanorhinus hundsheimensis, H. antiquus, E. altidens, Megaceroides* aff. *obscurus, Pseudodama* sp., *Bison* sp., *Hemitragus* cf. *albus, Ammotragus europaeus, P. brevirostris, Canis mosbachensis, Ursus* sp., *Vulpes* sp. (cf. *V. praeglacialis), Meles* sp., et Machairodontinae indet. Dans le cas de BL, les restes squelettiques retrouvés sur ce site permettent d'identifier les taxons suivants (Martínez-Navarro et al., 1997,2004 ; Oms et al., 2000) : *S. hundsheimensis, H. antiquus, E. altidens, Equus* sp. (de grande taille), *Megaceroides* aff. *obscurus, Pseudodama* sp., *Bison* sp., *Hemitragus* cf. *albus, P. brevirostris, C. mosbachensis, Ursus* sp., *Vulpes* sp. (cf. *V. praeglacialis), Meles* sp. et cf. *Homotherium* sp. Hormis ces espèces, les deux localités ont livré les éléments de squelette d'*Hystrix* sp., *Testudo* sp., et Aves indet., ainsi que de nombreux restes de petits vertébrés, dont des rongeurs, des insectivores, des amphibiens et des reptiles.

Parmi les éléments du squelette identifiés pour le moment (54 % à FN-3 [N = 1439] et 59 % à BL [N = 1087], la Fig. 7), les dents isolées représentent 60 % à FN-3 et 56 % à BL, approximativement, alors que les vertèbres et côtes représentent à peine 7 % dans les deux gisements. Les éléments crâniens constituent environ 5 % à FN-3 et BL, alors que les os longs principaux représentent légèrement moins de 20 %. Les os longs sont représentés dans des proportions semblables à FN-3 et BL, respectivement 12 et 13 %. Les os d'autopodes représentent 12 % à FN-3 et 16 % à BL, alors que les os de ceinture comptent 2,5 % à FN-3 et 3 % à BL. Enfin, les coprolithes d'hyènes sont également relativement fréquents, représentant respectivement 1,5 et 1 % de fossiles de FN-3 et BL.

En ce qui concerne la distribution des restes squelettiques en fonction des espèces (Fig. 8), il y a plusieurs différences principales entre ces assemblages. Equus est dans les deux cas le genre le mieux préservé, représenté par E. altidens à FN-3 (qui atteint 58 % des valeurs totales de NISP) et par les espèces plus évoluées et Equus sp. (de grande taille) à BL (où les restes d'équidés représentent 36 % des NISP). Les restes d'équidés se composent essentiellement de dents isolées et d'éléments d'autopodes. Dans le cas de FN-3, les restes squelettiques des megaherbivores tels que M. meridionalis, H. antiquus et Stephanorhinus cf. hundsheimensis constituent approximativement 18 % des éléments ; ces espèces sont également principalement représentées par des dents isolées et des éléments d'autopodes, bien que les vertèbres et les côtes des M. meridionalis soient plus abondantes que ceux des deux autres espèces. Les restes de megaherbivore représentent 30 % de l'assemblage de BL, bien que M. meridionalis y soit absent. H. antiquus, qui est probablement la seule espèce endémique de ce site, est très abondant et correspond à 27 % de l'assemblage. Ceci contraste avec la faible proportion de restes d'hippopotames à FN-3, qui atteint seulement 5,5 %. Les éléments squelettiques des cervidés, M. aff. obscurus. et Pseudodama sp., sont également plus abondants à BL qu'à FN-3, constituant respectivement 22 et 11 % de l'assemblage ; l'enregistrement de ces deux espèces est composé de nombreuses dents isolées, et d'élé-



Fig. 7. Distribution des fossiles de grands mammifères selon les principaux types de restes squelettiques et « catégories de préservation » dans les assemblages du Pléistocène inférieur de Fuente Nueva-3 et Barranco León. Distribution of large mammal fossils among major types of skeletal remains and preservational categories in the Early Pleistocene assemblages from Fuente Nueva-3 and Barranco León.

ments crâniens tels que des fragments de crânes, de mandibules et de cornes. Pour FN-3 les bovidés, *Bison* sp., *A. europaeus* et *H.* cf. *albus* correspondent à 10 % des valeurs totales de NISP. Les bovidés *Bison* sp. et *H.* cf. *albus* représentent 8 % de NISP à BL. Dans les deux gisements ces espèces sont principalement représentées par des dents isolées. Enfin, les éléments squelettiques de carnivores sont moins fréquents, constituant dans l'ensemble moins de 5 % des assemblages ; ils sont principalement représentées à FN-3 par des dents isolées et des éléments crâniens, alors qu'à BL l'enregistrement est composé exclusivement de dents isolées.

5. Les restes « humains » de Cueva Victoria

Trois fossiles du site karstique de Cueva Victoria (Cartagena, Murcia) ont été attribués au genre *Homo*. Deux d'entre eux sont des fragments d'humérus (CV-1 et CV-2; Gibert et al., 1992) qui sont encore moins convaincants anatomiquement que les spécimens VM-1960 et VM-3691 décrits précédemment. Le troisième spécimen (CV-0, Fig. 9) fut identifié comme une deuxième phalange du 5^e doigt de la main (Gibert et Pons-Moyà, 1985; Pons-Moyà, 1985).

Ce fossile a été comparé au moyen de techniques anatomiques, radiologiques et morphométriques, avec des deuxièmes phalanges d'autres mammifères pentadactyles, tels que



Fig. 8. Abondance des espèces de grands mammifères conservés dans les assemblages du Pléistocène ancien de Fuente Nueva-3 et Barranco León selon leur nombre de restes identifiables (*NISP*).

Abundance of large mammal species preserved in the Early Pleistocene assemblages from Fuente Nueva-3 and Barranco León according to their number of identifiable elements (*NISP*).

des carnivores, des cercopithecoidés, des singes et des humains (Gibert et al., 1989 ; Gibert et Pérez, 1989 ; Santamaría et Gibert, 1992 ; Palmqvist et al., 1996b). Bien que toutes ces études aient conclu que CV-0 était une phalange humaine, ce fossile a été écarté de la plupart des études sur la chronologie des premiers peuplements de l'Europe (par exemple, Roebroeks, 2001), à cause des réserves quant à sa position stratigraphique. De toute façon, l'attribution préliminaire de CV-0 au genre *Homo* fut biaisée par le fait que ce spécimen ne fut pas comparé à *Theropithecus*, le seul genre de primate de l'assemblage identifié sans équivoque par des restes dentaires (Gibert et al., 1995).

La Fig. 10A représente CV-0 avec les deuxièmes phalanges d'*Homo* (5^e doigt de la main), de *Gorilla gorilla* (mains et pieds), *Mandrillus sphinx* (mains et pieds), et *Papio hamadryas* (mains et/ou pieds, indéterminés). Les dimensions de CV-0 font partie de la variabilité du genre *Homo*, en montrant une affinité plus forte pour ce genre que pour les autres espèces de primates représentées sur la figure. De cette façon, l'attribution de CV-0 au genre *Homo* semble claire. Toutefois cette étude est biaisée car CV-0 n'est pas comparé à *T. oswaldi*. Il est clairement important de comparer la phalange CV-0 à ces espèces de primate, mais cette comparaison n'a pas été entreprise pendant les années 1980 ni les années 1990 à cause du manque d'accès à une collection suffisamment grande de phalanges de



Fig. 9. Phalange CV-0 de Cueva Victoria, en vues dorsale, interne, plantaire, latérale, proximale et distale. Échelle en cm.

Phalanx CV-0 from Cueva Victoria, in dorsal, internal, plantar, lateral, proximal and distal views. Scale bar in cm.

Theropithecus. Les chercheurs précédents considéraient que les phalanges de *Theropithecus* étaient anatomiquement semblables à celles d'autres cercopithecoidés terrestres (Palmqvist et al., 1996a). Cependant, les deuxièmes phalanges de *Theropithecus* sont proportionnellement plus courtes et plus robustes que celles de *Papio* et de *Mandrillus* (Jablonski, 1986). En fait, l'anatomie de CV-0 ressemble fortement à celles des restes de pied de *T. oswaldi* provenant d'Olorgesailie, au Kenya (Martínez-Navarro et al., 2005) (par exemple, la forme cylindrique de la trochlée distale, la présence des bords latéraux subparallèles dans la partie distale de la diaphyse, et la forme générale du fossile). Mais la nouvelle donnée la plus importante est que CV-0 appartient à un individu juvénile ou subadulte à qui il manque l'extrémité proximale, qui n'avait pas fusionné (Fig. 9), alors que ce fossile a été publié en tant que spécimen complet. Cette caractéristique présente du coup plus de similitudes avec *Theropithecus* et moins avec *Homo* (par exemple, CV-0 montre des tubercules latéraux près de la base proximale, ce qui est inhabituel chez les phalanges humaines d'individus immatures, Greulich et Pyle, 1959).

Les nouvelles données métriques font se chevaucher les mesures de *T. oswaldi* avec celles de *Homo*. Sur la base de la présente analyse, il n'y a pas de séparation claire entre les groupes de données morphométriques pour ces taxons : la taille moyenne des deuxièmes phalanges du 5^e doigt d'*Homo* est supérieure à la moyenne des deuxièmes phalanges de pied de *T. oswaldi*, mais la variation au sein des deux groupes est très importante et il y a un chevauchement substantiel entre eux, comme le montre le nuage de points de la Fig. 10B (il convient de noter que ce chevauchement est en grande partie le résultat de la petite taille de la phalange néandertalienne de l'Hortus XXVII et de la grande taille des phalanges de



Fig. 10. A. Diagramme représentant la longueur en fonction du diamètre transverse proximal des secondes phalanges d'*Homo* (5^e doigt de la main), *Gorilla* (manus et pes), *Mandrillus sphinx* (manus et pes), *Papio hamadryas* (manus ou pes, indéterminé), et CV-0 de Cueva Victoria. B. Diagramme représentant la longueur en fonction du diamètre transverse proximal des secondes phalanges de *Theropithecus oswaldi* d'Olorgesailie (manus et pes), *T. gelada* (manus et pes), *T. brumpti* (manus), *T. oswaldi* (pes), *Homo* et CV-0.

A. Plot of length versus proximal transverse diameter of second phalanges of *Homo* (5th finger of the hand), *Gorilla* (manus and pes), *Mandrillus sphinx* (manus and pes), *Papio hamadryas* (manus or pes, undetermined), and CV-0 from Cueva Victoria. **B**. Plot of length versus proximal transverse diameter of second phalanges of *Theropithecus oswaldi* from Olorgesailie (manus and pes), *T. gelada* (manus and pes), *T. brumpti* (manus), *T. oswaldi* (pes), *Homo* and CV-0.

Theropithecus KNM OG-1621, KNM OG-1512 et KNM OG-1042). CV-0 rentre la variabilité des plus grandes deuxièmes phalanges de pied de *T. oswaldi*, mais également dans la variabilité des plus petites deuxièmes phalanges du 5^e doigt de *Homo*.

Nous avons réalisé une étude multidimensionnelle de la phalange chez les primates, en intégrant les données du Tableau 4 pour Theropithecus. L'analyse des variations de taille et de forme parmi ces phalanges a été définie par l'analyse en composantes principales de mode R (ACP) des données log-transformées (Palmqvist et al., 1999). La transformation logarithmique permet de s'assurer que toutes les variables sont normalement distribuées, selon le test de Kolmogorov-Smirnov. Le Tableau 5 récapitule les résultats obtenus par l'ACP. La première composante principale (PCI) représente 90,6 % de la variance totale. Toutes les variables métriques montrent de bons facteurs de valeurs semblables sur ce vecteur propre. Étant donné le fait que les variables ont subi une transformation logarithmique en préalable à l'analyse, cet axe peut être interprété d'une manière ad hoc comme un vecteur de taille (voir Reyment, 1991). La PCI différencie les taxons en fonction de leurs dimensions brutes en vue dorsale, avec les plus petites phalanges de l'échantillon (T. gelada pes) prenant les projections les plus négatives et les plus grandes phalanges (G. gorilla manus) les plus positives. La deuxième composante principale (PCII) explique 3,6 % de la variance restante, et les variables obtiennent des valeurs positives et négatives de coefficients sur cet axe, qui indiquent que c'est un vecteur de forme ad hoc. Les projections les Tableau 4

Comparaison de la deuxième phalange CV-0 de Cueva Victoria avec les deuxièmes phalanges de *Theropithecus* oswaldi (manus et pes) du site du Pléistocène inférieur final de Olorgesailie, Kenya. Abréviations suivantes : L = longueur maximale, *PTD* = diamètre transverse proximal, *PAPD* = diamètre antéropostérieur proximal, *MTD* = diamètre transverse médial, *MAPD* = diamètre antéropostérieur médial, *DTD* = diamètre transverse distal, *DAPD* = diamètre antéropostérieur distal

The second phalanx CV-0 from Cueva Victoria compared with second phalanges of *Theropithecus oswaldi* (manus and pes) from the late Early Pleistocene site of Olorgesailie, Kenya. Abbreviations as follows: L = maximum length, PTD = proximal transverse diameter, PAPD = proximal anteroposterior diameter, MTD = medial transverse diameter, DTD = distal transverse diameter, DAPD = distal anteroposterior diameter.

	L	PTD	PAPD	MTD	MAPD	DTD	DAPD
CV-0	16.3	10.4	7.0	7.0	4.9	7.9	4.6
THEROPITHECUS OSWALDI, 2 ND	PHALANX	PES (N =	= 23)				
KNM-OG-1034	15.3	9.5	6.5	7.2	3.6	7.8	4.0
KNM-OG-1039	16.0	9.9	6.5	7.1	3.9	8.1	4.3
KNM-OG 2277	16.1	9.8	6.8	6.4	3.8	7.9	4.4
KNM-OG-1777	14.4	9.6	7.0	6.2	3.8	7.8	3.9
KNM-OG-1044	15.9	9.6	6.4	6.7	3.5	7.9	4.0
KNM-OG-1621	16.6	9.2	7.7	7.3	5.1	9.2	6.2
KNM-0G-1673	13.2	8.4	6.4	6.4	3.6	6.6	3.5
KNM-OG-1856	11.7	7.4	5.1	4.7	3.0	6.4	2.9
KNM-OG-1674	10.4	7.6	5.2	6.0	2.8	6.5	3.5
KNM-OG-1863	12.1	7.6	6.0	5.5	3.1	6.7	3.9
KNM-OG-1864	11.3	7.7	5.8	5.1	2.8	6.8	3.1
KNM-OG-1591	14.6	7.9	5.4	5.9	3.1	7.3	3.5
KNM-OG-1518	14.1	9.2	7.0	6.3	3.3	8.1	4.0
KNM-OG-1516	14.8	8.3	5.3	6.2	3.0	6.6	3.1
KNM-OG-1515	14.1	8.1	6.1	5.9	3.0	7.2	3.7
KNM-OG-1514	15.7	9.8	6.5	6.6	3.7	8.4	4.3
KNM-OG-1513	16.1	9.2	6.7	6.6	3.3	8.2	4.3
KNM-OG-1512	17.0	9.8	7.2	7.8	4.2	8.3	5.0
KNM-OG-1035	15.7	9.9	6.6	6.9	3.6	7.9	4.5
KNM-OG-1179	15.4	9.8	6.0	7.0	3.6	8.4	4.1
KNM-OG-1042	17.4	9.7	6.4	7.0	3.6	8.6	4.6
KNM-OG-1178	16.2	9.5	6.0	6.8	3.5	8.1	4.3
KNM-OG-1180	14.2	8.9	6.1	6.5	3.1	7.6	4.2
MEAN	14.7	9.0	6.3	6.4	3.5	7.7	4.1
STANDARD DEV.	1.9	0.9	0.7	0.7	0.5	0.8	0.7
MAX.	17.4	9.9	7.7	7.8	5.1	9.2	6.2
MIN.	10.4	7.4	5.1	4.7	2.8	6.4	2.9
THEROPITHECUS OSWALDI, 2 ND	PHALANX	MANUS	(N = 8)				
KNM-OG-1032	13.2	8.1	5.6	5.9	3.3	5.8	3.4
KNM-OG-1038	14.0	8.2	5.6	5.7	3.7	6.8	3.4
KNM-OG-1163	13.1	7.7	5.2	5.4	3.1	6.4	3.2
KNM-OG-1030IC	9.0	6.0	4.0	4.7	2.7	5.5	2.6
KNM-OG-1028	12.0	7.9	5.4	6.2	3.0	6.2	3.3
KNM-OG-1043	13.6	8.5	6.1	5.2	3.2	7.0	3.5
KNM-OG-1029	11.4	7.6	5.9	5.3	3.1	6.7	3.6
KNM-OG-1033	-	-	-	6.4	3.0	7.8	3.8
MEAN	12.3	7.7	5.4	5.6	3.1	6.5	3.4
STANDARD DEV.	1.7	0.8	0.7	0.5	0.3	0.7	0.3
MAX.	14.0	8.5	6.1	6.4	3.7	7.8	3.8
MIN.	9.0	6.0	4.0	4.7	2.7	5.5	2.6

Tableau 5

Résultats de l'analyse en composantes principales de mode-*R* de matrice de corrélation pour des variables morphologiques de phalanges de primates (variables log-transformée) : coefficients, valeur propre et pourcentage de variance originale donnés pour chaque composante principale. Pour les abréviations des variables, voir la légende du Tableau 4

Variable	PCI	PCII	PCIII	PCIV	PCV	PCVI	PCVI
L	0.899	-0.411	-0.151	0.001	0.004	0.019	0.017
PTD	0.979	0.067	-0.053	0.015	-0.139	0.000	-0.122
PAPD	0.976	0.011	0.071	-0.070	-0.103	-0.157	0.051
MTD	0.933	0.239	-0.217	0.083	0.129	-0.027	0.026
MAPD	0.948	-0.065	0.208	0.214	0.090	0.001	-0.010
DTD	0.971	0.117	0.039	-0.016	-0.135	0.134	0.069
DAPD	0.955	0.018	0.090	-0.223	0.167	0.031	-0.029
eigenvalue	6.343	0.249	0.131	0.108	0.101	0.045	0.024
% variance	90.609	3.553	1.872	1.539	1.444	0.637	0.346

Results of *R*-mode principal components analysis of the correlation matrix for morphological variables of primate phalanges (variables log-transformed): factor loadings, eigenvalues and percent of original variance explained by each principal component. For abbreviations of variables, see legend of Table 4

plus négatives sur PCII sont obtenues par des phalanges de *M. sphinx* et de *P. hamadryas*, alors que celles de *T. gelada* montrent les projections les plus positives. Bien que les coefficients soient bas pour toutes les variables sur PCII, celui qui prend la valeur absolue la plus élevée est la longueur de phalange (*L*), avec un coefficient négatif, alors que le diamètre transversal médial (MTD) prend la valeur la plus élevée parmi les variables à coefficients positifs (Tableau 4). Ceci indique que PCII dispose les éléments analysés le long d'un gradient morphologique, depuis les phalanges courtes et robustes, qui se projettent en points négatifs sur cet axe (par exemple, *Theropithecus* pes), jusqu'aux phalanges longues et minces, qui donnent des projections positives (par exemple, *Gorilla* manus).

La Fig. 11 montre les points correspondant aux phalanges projetées sur l'espace morphométrique défini par les deux premières composantes principales, qui comptent conjointement pour plus de 94 % de la variance originale expliquée par les sept variables morphologiques utilisées dans cette étude. Comme indiqué ci-dessus, les premiers et seconds axes distribuent les phalanges respectivement selon leur taille et leur forme. La phalange de Cueva Victoria se place, selon ces composantes, en position intermédiaire entre les phalanges de pied de *T. oswaldi* et les deuxièmes phalanges de main de *Homo*. Ainsi, compte tenu de la position de CV-0 sur ce diagramme de dispersion, il est impossible d'attribuer avec certitude cet élément à l'un de ces genres.

Plusieurs méthodes ont été développées pour analyser la forme et la courbure de contours biologiques, à partir de différentes modalités des séries de Fourier (pour plus d'informations voir Rohlf, 1990) et analyse des composantes de conformations. Dans cette étude nous avons employé l'analyse de Fourier des rayons polaires, suivant l'approche de Palmqvist et al. (1996a). Pour les contours fermés l'analyse de Fourier emploie des équations trigonométriques pour décrire et reconstruire, aussi précisément que nécessaires, n'importe quelle figure bidimensionnelle, à condition qu'un rayon tiré depuis son centre de gravité coupe la périphérie seulement une fois. Le contour de forme est estimé à partir de l'équation suivante, qui ajuste l'extension d'un rayon (R) reliant le centre de la gravité à la



Fig. 11. Analyse en composantes principales de mode R de variables métriques pour les phalanges d'humains et de primates, fondée sur la matrice (Tableau 4, variables log-transformée). À noter que CV-0 pointe selon ces composantes dans une position intermédiaire entre les phalanges de pied de *Theropithecus* er les deuxièmes phalanges de la main d'*Homo*.

R-mode principal component analysis of metric variables for human and primate phalanges, based on the matrix of correlations (Table 4, variables log-transformed). Note that CV-0 scores on these components in an intermediate position between foot phalanges of *Theropithecus* and second hand phalanges of *Homo*.

périphérie, en fonction de l'angle de rotation (θ) dans un système de coordonnées polaires. Le rayon (R, θ) est donné par :

$$\mathbf{R}(\theta) = R_0 \left[1 + \sum_{n=1}^{\infty} C_n \cos(n\theta - \phi n)\right]$$

Où θ est l'angle polaire constitué par le rayon $R(\theta)$ avec une ligne de référence horizontale qui croise le centre des masses du contour, le R_o est le rayon d'une circonférence dont l'aire est équivalente au spécimen analysé, n est l'ordre d'harmonique, C_n est l'amplitude d'harmonique de l'harmonique du n^e-ordre, et ϕ_n est l'angle de phase (pour des détails sur le réglage de cette équation, voir Palmqvist et al., 1996b). Cette analyse permet au spécimen d'être décomposé en composantes géométriques, indépendamment de sa taille, et sans nécessité d'avoir les points homologues.

En caractérisant un contour, les amplitudes des harmoniques d'ordre bas estiment les aspects géométriques globaux du contour, alors que les amplitudes d'harmoniques d'ordre plus élevé concernent des détails plus fins de la forme. Par exemple, la deuxième harmonique représente la contribution à la forme empirique d'un chiffre huit, estimant de ce fait le degré global d'allongement du contour. La troisième harmonique estime la contribution d'un trèfle, une mesure de triangularité. En général, l'amplitude d'une harmonique de n^e ordre représente la contribution de forme d'un trèfle à n-feuilles. Les angles de phase, divisés par leur ordre d'harmonique, identifient la partie du nombre où l'influence des harmoniques est située. Ces paramètres peuvent être utilisés en tant que descripteurs de forme multivariée.

Palmqvist et al. (1996a) ont montré que la majorité de la variation de la forme des phalanges de primate est capturée par l'amplitude de la deuxième harmonique (une mesure de l'allongement du contour de la phalange) et par la quatrième harmonique (une évaluation du degré de quadrangularité). Ces deux harmoniques ont été ajustées aux contours des phalanges de *Theropithecus* et d'autres genres de primates, tels qu'*Australopithecus* et *Pan*, qui n'ont pas été inclus dans Palmqvist et al. (1996a). Nos résultats montrent que CV-0 est situé dans une position intermédiaire de l'espace morphométrique, dans la région de chevauchement entre les deuxièmes phalanges de main de *Homo* et les phalanges de pied de *T. oswaldi* (Fig. 12), ce qui est conforme aux résultats obtenus en utilisant des variables métriques.

Il est intéressant de noter que le spécimen d'*Australopithecus afarensis* occupe une position sur le graphique bivarié proche des plus grandes phalanges humaines, mais avec un contour plus quadrangulaire (reflété dans une amplitude harmonique élevée pour la quatrième harmonique) qui ressemble aux valeurs obtenues pour les phalanges de main de *Pan*. Une telle morphologie de phalange, intermédiaire entre celle des humains et des chim-



Fig. 12. Diagramme de dispersion de l'amplitude de deuxième harmonique (allongement) en fonction de l'amplitude de la quatrième harmonique (quadrangularité) des séries de Fourier ajustées au contour numérisé de la vue dorsale de CV-0 et des phalanges sélectionnées d'*Australopithecus*, *Gorilla*, *Homo*, *Mandrillus*, *Pan*, *Papio*, et *Theropithecus*. La projection de la phalange analysée sur ce diagramme montre que CV-0 est située en position intermédiaire dans l'espace morphométrique où la deuxième phalange de la main d'*Homo* et les phalanges de *Théropithecus* se chevauchent.

Scatter-plot of second harmonic amplitude (elongation) on fourth harmonic amplitude (quadrangularity) of the Fourier series fitted to the digitized outline of the dorsal view of CV-0 and selected phalanges of *Australopithecus, Gorilla, Homo, Mandrillus, Pan, Papio,* and *Theropithecus.* The projection of the phalanges analyzed on this plot shows that CV-0 is located in an intermediate position of the morphospace where second hand phalanges of *Homo* and foot phalanges of *Theropithecus* overlap.

panzés, pourrait indiquer la conservation d'un certain degré de capacités arboricoles dans cette espèce. C'est en accord avec la valeur de l'indice brachial (c'est-à-dire, longueur de rayon divisée par longueur d'humérus) chez *Australopithecus* (~85 %), qui est intermédiaire entre les valeurs correspondantes pour *Homo* (~100 %) et *Pan* (~70 %). Alternativement, il pourrait simplement refléter un signal phylogénétique ancestral. Selon nos résultats (Fig. 12), les phalanges de pied de *Pan* sont les plus semblables dans la forme aux phalanges humaines de main du troisième chiffre.

Les résultats obtenus indiquent que l'attribution précédente de CV-0 au genre *Homo* était le résultat d'un inadéquat échantillon de comparaison de phalanges de primates, parce que la comparaison de ce spécimen avec les fossiles *T. oswaldi*, la seule espèce de primate actuellement reconnue à Cueva Victoria, change le contexte interprétatif. Les nouvelles données empiriques analysées nous permettent de tirer une conclusion définitive sur l'attribution taxinomique de CV-0. Il n'est pas humain et comme cette phalange de fossile correspond à la morphologie des phalanges de pied d'une espèce de primate définitivement enregistrée à Cueva Victoria, nous ne pouvons pas établir la présence du genre *Homo* dans ce site du Pléistocène inférieur sur la base de ce seul fossile. Il est plus prudent de référer CV-0 à *T. oswaldi* (Martínez-Navarro et al., 2005).

6. Conclusion

La qualité de l'enregistrement archéologique et paléontologique d'Orce, dans le bassin de Guadix-Baza, montre que cette région géographique a conservé l'exceptionnel témoignage de la composition des écosystèmes européens au cours du Quaternaire, et fournit également des informations essentielles sur la chronologie et les circonstances écologiques de la première dispersion humaine d'Afrique vers l'Europe (Arribas et Palmqvist, 1999; Rook et al., 2004 ; Martínez-Navarro, 2004). Cependant, plusieurs restes osseux de Venta Micena, supposés attribués humains, ont provoqué un débat persistant pendant les dernières décennies, avec des approches anatomiques, morphométriques et immunologiques fournissant des résultats non-concluants pour établir ou rejeter les affinités présumées humaines de ces spécimens. La nouvelle réinterprétation anatomique de ces fossiles suggère qu'aucun d'eux ne puisse être attribué au genre Homo. D'autres résultats présentés ici, fondés sur une approche taphonomique, indiquent une très faible probabilité pour le genre Homo d'être représenté dans l'assemblage fossile de Venta Micena par quatre fragments osseux et aucun reste dentaire, ce qui constitue une preuve supplémentaire - mais indirecte – contre la possibilité que ces restes osseux controversés puissent appartenir à des hominidés. Une étude d'anatomie comparée et morphométrique de la phalange de Cueva Victoria a prouvé que l'attribution précédente de ce spécimen au genre Homo était incorrecte, car elle correspond à l'anatomie des phalanges de pied de *T. oswaldi*, la seule espèce de primate du site dont les restes ont été clairement identifiés. Par conséquent nous pouvons conclure que, à l'exception des découvertes paléoanthropologiques et archéologiques issues des niveaux du Pléistocène inférieur d'Atapuerca, qui sont placés juste au-dessous de l'inversion paléomagnétique Matuyama-Bruhnes, les assemblages lithiques de BL et de FN-3 constituent la seule preuve incontestable d'une occupation humaine précoce dans le sud de la péninsule ibérique au cours du Pléistocène inférieur.

Remerciements

Cette recherche a été financée par la Fondation Leakey, et le Ministère Espagnol des Sciences projets PB97-1082, BOS2001-3888-CO2-01, et CGL2004-01615/BTE. Merci à Andy Currant, Richard G. Klein, Carlos Lorenzo, Alan B. Shabel, John O'Shea, et Fred Spoor pour leurs commentaires perspicaces qui ont contribué à l'amélioration significative de cet article. Nous remercions également F. Clark Howell, Barre-Yosef d'Ofer, et Henry de Lumley, pour leur aide dans le développement de cette recherche.

Traduction française du texte anglais : Mathieu Duva, Pierre Voinchet et Frédéric Lacombat.

Références

- Agustí, J., Moyà-Solà, S., 1987. Sobre la identidad del fragmento craneal atribuido a *Homo* sp. en Venta Micena (Orce, Granada). Estudios Geológicos 43, 535–538.
- Anadón, P., Julià, R., 2003. Estratigrafía y estudio sedimentológico preliminar de diversos afloramientos de Barranco León y Fuente Nueva-3 (Orce, Granada). In: Toro, I., Agustí, J., Martínez-Navarro, B. (Eds.), El Pleistoceno inferior de Barranco León y Fuente Nueva 3, Orce (Granada). Memoria Científica Campañas 1999-2002. Junta de Andalucía. Consejería de Cultura. EPG Arqueología Monográfico. pp. 47–72.
- Antón, S.C., Swisher, C.C., 2004. Early dispersals of *Homo* from Africa. Annual Review of Anthropology 33, 271–296.
- Arribas, A., Palmqvist, P., 1998. Taphonomy and paleoecology of an assemblage of large mammals: hyaenid activity in the lower Pleistocene site at Venta Micena (Orce, Guadix-Baza Basin, Granada, Spain). Geobios 31, 3–47.
- Arribas, A., Palmqvist, P., 1999. On the ecological connection between sabre-tooths and hominids: faunal dispersal events in the lower Pleistocene and a review of the evidence for the first human arrival in Europe. Journal of Archaeological Science 26, 571–585.
- Arribas, A., Palmqvist, P., 2002. The first human dispersal to Europe: remarks on the archaeological and palaeoanthropological record from Orce (Guadix-Baza basin, southeastern Spain). Human Evolution 17, 55–78.
- Ascenzi, A., Biddittu, I., Cassoli, P.F., Segre, A.G., Segre-Naldini, E., 1996. A calvarium of late *Homo erectus* from Ceprano, Italy. Journal of Human Evolution 31, 409–423.
- Bar-Yosef, O., Goren-Inbar, N., 1993. The lithic assemblage of 'Ubeidiya. A Lower Paleolithic site in the Jordan Valley. Qedem. Monographs of the Institute of Archaeology. The Hebrew University of Jerusalem 34, 1–266.
- Bermúdez de Castro, J.M., Arsuaga, J.L., Carbonell, E., Rosas, A., Martínez, I., Mosquera, M., 1997. A hominid from the lower Pleistocene of Atapuerca, Spain: possible ancestor to neanderthals and modern humans. Science 276, 1392–1395.
- Boaz, N.T., Ciochon, R.L., Xu, Q., Liu, J., 2004. Mapping and taphonomic analysis of the *Homo erectus* loci at Locality 1 Zoukoudian, China. Journal of Human Evolution 46, 519–549.
- Borja, C., García-Pacheco, M., García-Olivares, E., Scheuenstuhl, G., Lowenstein, J.M., 1997. Immunospecificity of albumin detected in 1.6 million-year-old fossils from Venta Micena in Orce, Granada, Spain. American Journal of Physical Anthropology 103, 441–493.
- Capaldo, S.D., 1997. Experimental determinations of carcass processing by Plio-Pleistocene hominids and carnivores at FLK 22 (*Zinjanthropus*), Olduvai Gorge, Tanzania. Journal of Human Evolution 33, 555–597.
- Carbonell, E., Bermúdez de Castro, J.M., Arsuaga, J.L., Díez, J.C., Rosas, A., Cuenca-Bescós, G., Sala, R., Mosquera, M., Rodríguez, X.P., 1995. Lower Pleistocene hominids and artifacts from Atapuerca TD-6 (Spain). Science 269, 826–830.
- Carbonell, E., Mosquera, M., Rodríguez, X.P., Sala, R., van der Made, J., 1999. Out of Africa: the dispersal of the earliest technical systems reconsidered. Journal of Anthropological Archaeology 18, 119–136.
- Cattaneo, G., Gelsthorpe, K., Phillips, P., Sokol, R.J., 1993. Blood residues on stone tools: indoor and outdoor experiments. World Archaeology 25, 29–43.

- Cela-Conde, C.J., 1999. Choosing between two conflicting scientific hypotheses: the Orce dilemmas. Human Evolution 14, 47–61.
- Crégut-Bonnoure, E., 1999. Les petits Bovidae de Venta Micena (Andalousie) et de Cueva Victoria (Murcia). In: Gibert, J., Sánchez, F., Gibert, L., Ribot, F. (Eds.), The Hominids and their Environment during the Lower and Middle Pleistocene of Eurasia. Proceedings of the International Conference of Human Paleontology, Orce 1995. pp. 191–228.
- Davis, J., 1986. Statistics and data analysis in geology (2nd ed). John Wiley and Sons, New York.
- Dennell, R.W., 2003. Dispersal and colonisation, long and short chronologies: how continuous is the Early Pleistocene record for hominids outside East Africa? Journal of Human Evolution 45, 421–440.
- Dennell, R.W., Roebroeks, W., 1996. The earliest colonization of Europe: the short chronology revisited. Antiquity 70, 535–542.
- Díez, J.C., Fernández-Jalvo, Y., Rosell, J., Cáceres, I., 1999. Zooarcheology and taphonomy of Aurora Stratum (Gran Dolina, Sierra de Atapuerca, Spain). Journal of Human Evolution 37 (special issue), 623–652.
- Everitt, B.S., 1979. The Analysis of Contingency Tables. Chapman and Hall, London.
- Fiedel, S.J., 1996. Blood from stones? Some methodological and interpretive problems in blood residue analysis. Journal of Archaeological Science 23, 139–147.
- Gabunia, L., de Lumley, M.A., Vekua, A., Lordkipanidze, D., de Lumley, H., 2002. Découverte d'un nouvel hominidé à Dmanissi (Transcaucasie, Géorgie). (Discovery of a new hominid at Dmanisi [Transcaucasia, Georgia]). Comptes Rendus Palevol 1, 243–253.
- Gabunia, L., Vekua, A., Lordkipanidze, D., Swisher, C.C., Ferring, R., Justus, A., Nioradze, M., Tvalchrelidze, M., Antón, S.C., Bosinski, G., Jöris, O., de Lumley, M.A., Majsuradze, G., Mouskhelishvili, A., 2000. Earliest Pleistocene hominid cranial remains from Dmanisi, Republic of Georgia: taxonomy, geological setting, and age. Science 288, 1019–1025.
- Gibert, J., 2004. El Hombre de Orce. Los Homínidos que vinieron del Sur. Editorial Almuzara, Córdoba.
- Gibert, J., Agustí, A., Moyà-Solà, S., 1983. Presencia de *Homo* sp. en el yacimiento del Pleistoceno inferior de Venta Micena. Paleontologia y Evolution, Mem. Esp., 1–12.
- Gibert, J., Campillo, D., Arqués, J.M., García-Olivares, E., Borja, C., Lowenstein, J.M., 1998. Hominid status of the Orce cranial fragment reasserted. Journal of Human Evolution 34, 203–217.
- Gibert, J., Campillo, D., Eisenmann, V., García-Olivares, E., Malgosa, A., Roe, D.A., Walker, M.J., Borja, C., Sánchez, F., Ribot, F., Gibert, L., Albadalejo, S., Iglesias, A., Ferrández, C., Maestro, E., 1999. Spanish late Pliocene and early Pleistocene hominid, Paleolithic and faunal finds from Orce (Granada) and Cueva Victoria (Murcia). Human Evolution 14, 29–46.
- Gibert, J., Palmqvist, P., 1995. Fractal analysis of the Orce skull sutures. Journal of Human Evolution 28, 561–575.
- Gibert, J., Pérez, A., 1989. A human phalanx from the Lower Palaeolithic site of Cueva Victoria (Murcia, Spain). Human Evolution 4, 307–316.
- Gibert, J., Pons Moyà, J., 1985. Estudio morfológico de la falange del genero Homo de Cueva Victoria (Cartagena, Murcia). Paleontologia i Evolució 18, 49–56.
- Gibert, J., Ribot, F., Ferrández, C., Martínez-Navarro, B., Caporicci, R., Campillo, D., 1989. Anatomical study: comparison of the cranial fragment from Venta Micena (Orce, Spain) with fossil and extant mammals. Human Evolution 4, 283–305.
- Gibert, J., Ribot, F., Gibert, L., Leakey, M., Arribas, A., Martínez-Navarro, B., 1995. Presence of the cercopithecid genus *Theropithecus* in Cueva Victoria (Murcia, Spain). Journal of Human Evolution 28, 487–493.
- Gibert, J., Sánchez, F., Malgosa, A., Martínez, B., 1994. Nouvelles découvertes de restes humains dans les gisements d'Orce (Grenade, Espagne). Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris (2) 319, 963–968.
- Gibert, J., Sánchez, F., Malgosa, A., Walker, M.J., Palmqvist, P., Martínez, B., Ribot, F., 1992. Nuevos descubrimientos de restos humanos en los yacimientos de Orce y Cueva Victoria. In: Gibert, J., Campillo, D., García-Olivares, E., Malgosa, A., Martínez, F., Martínez, B., Walker, M., Palmqvist, P., Sánchez, F., Arribas, A. (Eds.), Proyecto Orce-Cueva Victoria (1988–1992). Presencia humana en el Pleistoceno inferior de Granada y Murcia, Orce. Museo de Prehistoria José Gibert, pp. 391–413.
- Gibert, J., Sanchez, F., Ribot, F., Gibert, L., Ferrandez, C., Iglesias, A., Gibert, P., González, F., 2002. Restes humains dans les sédiments du Pléistocène inférieur de la région d'Orce et de Cueva Victoria (sud-est de l'Espagne). L'Anthropologie 106, 669–683.

- Goren-Inbar, N., Feibel, C.S., Verosub, K.L., Melamed, Y., Kislev, M.E., Tchernov, E., Saragusti, I., 2000. Pleistocene milestones on the Out-of-Africa corridor at Gesher Benot Ya'aqov, Israel. Science 289, 944–947.
- Greulich, W.W., Pyle, S.I., 1959. Radiographic atlas of skeletal development of the hand and wrist. (Second ed.). Stanford University Press.
- Jablonski, N.G., 1986. In: The hand of Theropithecus brumpti. Selected Proceedings of the Tenth Congress of the International Primatological Society, Vol. 1. Cambridge Series in Primate Evolution. Cambridge University Press, pp. 173–182.
- Lowenstein, J.M., 1995. Immunological reactions on fossil bones from Orce. Abstracts of the International Congress of Human Paleontology (Orce, Granada), 27.
- Lowenstein, J.M., Borja, C., García-Olivares, E., 1999. Species-specific albumin in fossil bones from Orce, Granada, Spain. Human Evolution 14, 21–28.
- Martínez-Navarro, B., 1991. Revisión sistemática y estudio cuantitativo de la fauna de macromamíferos del yacimiento de Venta Micena (Orce, Granada). Ph. D. Dissertation, University Autonoma of Barcelona.
- Martínez-Navarro, B., 1996. Similarities between skull fragment VM-0 from Orce (Spain) and the *Homo erectus* holotype from Trinil (Java). Revista Española de Paleontología 11, 120–121.
- Martínez-Navarro, B., 2002. The skull of Orce: parietal bones or frontal bones? Journal of Human Evolution 42, 265–270.
- Martínez-Navarro, B., 2004. Hippos, pigs, bovids, sabertoothed tigers, monkeys and hominids dispersals during late Pliocene and early Pleistocene times through the Levantine Corridor. In: Goren-Inbar, N., Speth, J.D. (Eds.), Human Paleoecology in the Levantine Corridor. Oxbow Books, pp. 37–51.
- Martínez-Navarro, B., Claret, A., Shabel, A.B., Pérez-Claros, J.A., Lorenzo, C., Palmqvist, P., 2005. Early Pleistocene "hominid remains" from southern Spain and the taxonomic assignment of the Cueva Victoria phalanx. Journal of Human Evolution (in press).
- Martínez-Navarro, B., Palmqvist, P., 1995. Presence of the African machairodont *Megantereon whitei* (Broom, 1937) (Felidae, Carnivora, Mammalia) in the lower Pleistocene site of Venta Micena (Orce, Granada, Spain), with some considerations on the origin, evolution and dispersal of the genus. Journal of Archaeological Science 22, 569–582.
- Martínez-Navarro, B., Palmqvist, P., 1996. Presence of the African saber-toothed felid *Megantereon whitei* (Broom, 1937) (Mammalia, Carnivora, Machairodontidae) in Apollonia-1 (Mygdonia Basin, Macedonia, Greece). Journal of Archaeological Science 23, 869–872.
- Martínez-Navarro, B., Rook, L., 2003. Gradual Evolution in the African hunting dog lineage. Systematic implications. Comptes Rendus Palevol 3, 695–702.
- Martínez-Navarro, B., Toro, I., Agustí, J., 2004. Las asociaciones de grandes mamíferos de Fuente Nueva-3 y Barranco León-5 (Orce, Granada, España): resultados preliminares. In: Baquedano, E., Rubio, S. (Eds.), Volumen Homenaje a E. Aguirre, 4 (Paleontología). pp. 292–305.
- Martínez-Navarro, B., Turq, A., Agustí, J., Oms, O., 1997. Fuente Nueva-3 (Orce Granada, Spain) and the first human colonization of Europe. Journal of Human Evolution 33, 611–620.
- Mendoza, M., Janis, C.M., Palmqvist, P., 2002. Characterizing complex craniodental patterns related to feeding behaviour in ungulates: a multivariate approach. Journal of. Zoology 258, 223–246.
- Moullé, P.-E., Echassoux, A., Martínez-Navarro, B., 2004. Ammotragus europaeus : une nouvelle espèce de Caprini (Bovidae, Mammalia) du Pléistocène inférieur à la grotte de Vallonnet (France). Comptes Rendus Palevol 3, 663–673.
- Moyà-Solà, S., 1987. Los bóvidos (Artiodactyla, Mammalia) del yacimiento del Pleistoceno inferior de Venta Micena (Orce, Granada, España). Paleontologia y Evolution. Mem. Esp. 1, 181–236.
- Moyà-Solà, S., Köhler, M., 1997. The Orce skull: anatomy of a mistake. Journal of Human Evolution 33, 91–97.
- Oms, O., Parés, J.M., Martínez-Navarro, B., Agustí, J., Toro, I., Martínez-Fernández, G., Turq, A., 2000. Early human occupation of Western Europe: paleomagnetic dates for two paleolithic sites in Spain. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 97, 10666–10670.
- Palmqvist, P., 1997. A critical re-evaluation of the evidence for the presence of hominids in lower Pleistocene times at Venta Micena, Southern Spain. Journal of Human Evolution 33, 83–89.
- Palmqvist, P., Arribas, A., 2001a. Chronology and ecology of the first human dispersal out of Africa, with a review of the archaeological and paleoanthropological evidence. Paleontologia y Evolution 32 (/33), 7–22.
- Palmqvist, P., Arribas, A., 2001b. An overview of the taphonomy and paleoecology of the assemblage of large mammals preserved in lower Pleistocene deposits from Venta Micena (Guadix-Baza basin, Spain). Paleontologia y Evolution 32 (/33), 39–60.

- Palmqvist, P., Arribas, A., 2001c. Taphonomic decoding of the paleobiological information locked in a lower Pleistocene assemblage of large mammals. Paleobiology 27, 512–530.
- Palmqvist, P., Arribas, A., De Renzi, M., 2002. Taphonomic study of the bone-cracking behaviour of *Pachycro-cuta brevirostris* (Mammalia, Carnivora, Hyaenidae) at Venta Micena. Publicaciones del Seminario de Paleontología de Zaragoza 5, 404–411.
- Palmqvist, P., Arribas, A., Martínez-Navarro, B., 1999. Ecomorphological analysis of large canids from the lower Pleistocene of southeastern Spain. Lethaia 32, 75–88.
- Palmqvist, P., Pérez-Claros, J.A., Gibert, J., Santamaría, J.L., 1996a. Comparative morphometric study of a human phalanx from the Lower Pleistocene site at Cueva Victoria (Murcia, Spain), by means of Fourier analysis, shape coordinates of landmarks, principal and relative warps. Journal of Archaeological Science 23, 95–107.
- Palmqvist, P., Martínez-Navarro, B., Arribas, A., 1996b. Prey selection by terrestrial carnivores in a lower Pleistocene paleocommunity. Paleobiology 22, 514–534.
- Pérez-Claros, J.A., Palmqvist, P., Gibert, J., Martínez-Navarro, B., Walker, M.J., 1995. In: Morphometric study of a human diaphysis from Orce, by means of canonical discriminant functions of Fourier series harmonic descriptors of diaphyseal cross-sectional outlines. Abstracts of the International Congress of Human Paleontology (Orce, Granada). pp. 22–23.
- Pons-Moyà, J., 1985. Nota preliminar sobre el hallazgo de Homo sp. en los rellenos cársticos de Cueva Victoria (Murcia, España). Endins 10 (/11), 47–50.
- Pons-Moyà, J., 1987. Los carnívoros (Mammalia) de Venta Micena (Granada, España). Paleontologia y Evolution, Mem. Esp. 1, 109–128.
- Reyment, R.A., 1991. Multidimensional Palaeobiology. Pergamon Press, Oxford.
- Roebroeks, W., 2001. Hominid behaviour and the earliest occupation of Europe: an exploration. Journal of Human Evolution 41, 437–461.
- Roebroeks, W., van Kolfschoten, T., 1994. The earliest occupation of Europe: a short chronology. Antiquity 68, 489–503.
- Rohlf, F.J., 1990. Fitting curves to outlines. In: Rohlf, F.J., Bookstein, F.L. (Eds.), Proceedings of the Michigan morphometrics workshop. The University of Michigan Museum of Zoology, pp. 167–177 (Special Publication 2).
- Rook, L., Martínez-Navarro, B., Howell, F.C., 2004. Occurrence of *Theropithecus* sp. in the Late Villafranchian of Southern Italy and implications for Early Pleistocene "Out of Africa". Journal of Human Evolution 47, 267–277.
- Rosas, A., Pérez-González, A., Carbonell, E., Made, J.v.d., Sánchez, A., Laplana, C., Cuenca-Bescós, G., Parés, J.M., Huguet, R., 2001. Le gisement pléistocène de la « Sima del Elefante » (Sierra de Atapuerca, Espagne). L'Anthropologie 105, 301–312.
- Sánchez, F., Gibert, J., Malgosa, A., Ribot, F., Gibert, L., Walker, M.J., 1999. Insights into the evolution of child growth from lower Pleistocene humeri at Venta Micena (Orce, Granada province, Spain). Human Evolution 14, 63–82.
- Santamaría, J.L., Gibert, J., 1992. Comparación métrica y radiológica de la falange de *Homo* sp. de Cueva Victoria (Cartagena, Murcia) y otros primates. In: Gibert, J. (Ed.), Proyecto Orce-Cueva Victoria (1988–1992): Presencia humana en el Pleistoceno inferior de Granada y Murcia. Museo de Prehistoria, Orce. pp. 431–444.
- Selvaggio, M.M., 1998. Evidence for a three-stage sequence of hominid and carnivore involvement with long bones at FLK Zinjanthropus, Olduvai Gorge, Tanzania. Journal of Archaeological Science 25, 191–202.
- Tchernov, E., 1992. The Afro-Arabian component in the Levantine mammalian fauna a short bio-geographical review. Israel Journal of Zoology 38, 155–192.
- Tchernov, E., Horwitz, L.K., Ronen, A., Lister, A., 1994. The faunal remains from Evron Quarry in relation to other Lower Paleolithic hominid sites in the Southern Levant. Quaternary Research 42, 328–339.
- Teilhard de Chardin, P., 1939. On two skulls of *Machairodus* from the Lower Pleistocene beds of Choukoutien. Bulletin of the Geological Society of China 19, 235–256.
- Toro, I., 2003. Las Industrias líticas de los yacimientos del Pleistoceno inferior de Barranco León y Fuente Nueva 3 de Orce (Granada). Contribución al conocimiento del primer poblamiento humano de Europa. Unpublished PhD Thesis, University of Granada.

- Toro, I., de Lumley, H., Barsky, D., Celiberti, V., Cauche, D., Moncel, M.H., Fajardo, B., Toro, M., 2003. Las industrias líticas de Barranco León y Fuente Nueva-3 de Orce. Estudio técnico y tipológico. Las cadenas operativas. Análisis traceológico. Resultados preliminares. In: Toro, I., Agustí, J., Martínez-Navarro, B. (Eds.), El Pleistoceno inferior de Barranco León y Fuente Nueva-3, Orce (Granada). Memoria Científica Campañas 1999-2002. Consejería de Cultura, Junta de Andalucía, pp. 183–206.
- Torres, J.M., Borja, C., Olivares, E.G., 2002. Immunoglobulin G in 1.6 million-year-old fossil bones from Venta Micena (Granada, Spain). Journal of Archaeological Science 29, 167–175.
- Turner, A., 1990. The evolution of the guild of larger terrestrial carnivores in the Plio-Pleistocene of Africa. Geobios 23, 349–368.
- Turner, A., 1992. Large carnivores and earliest European hominids: changing determinants of resource availability during the lower and middle Pleistocene. Journal of Human Evolution 22, 109–126.
- Tuross, N., Barnes, I., Potts, R., 1996. Protein identification of blood residues on experimental stone tools. Journal of Archaeological Science 23, 289–296.
- Turq, A., Martínez-Navarro, B., Palmqvist, P., Arribas, A., Agustí, J., Rodríguez-Vidal, J., 1996. Le Plio-Pleistocene de la région d'Orce, province de Grenade, Espagne: bilan et perspectives de recherche. Paleo 8, 161–204.
- Vekua, A., Lordkipanidze, D., Rightmire, G.P., Agusti, J., Ferring, R., Maisuradze, G., Mouskhelishvili, A., Nioradze, M., Ponce de Leon, M., Tappen, M., Tvalchrelidze, M., Zollikofer, C., 2002. A new skull of early *Homo* from Dmanisi, Georgia. Science 297, 85–89.
- Zhu, R.X., Potts, R., Xie, F., Hoffman, K.A., Deng, C.L., Shi, C.D., Pan, Y.X., Wang, H.Q., Shi, R.H., Wang, Y.C., Shi, G.H., Wu, N.Q., 2004. New evidence on the earliest human presence at high northern latitudes in northeast Asia. Nature 431, 559–562.