

Université de Montréal

Exploration de la diversité crânienne récente et passée en Afrique centrale : analyses *via* la morphométrie géométrique tridimensionnelle

Par
Yasmine Ghalem

Département d'anthropologie
Faculté des arts et des sciences

Mémoire présenté à la Faculté des études supérieures
en vue de l'obtention du grade de Maîtrise en sciences (M.sc.)
en anthropologie

Août 2020

© Yasmine Ghalem, 2020

Université de Montréal

Département d'anthropologie, Faculté des études supérieures

Ce mémoire intitulé :

Exploration de la diversité crânienne récente et passée en Afrique centrale : analyses *via* la morphométrie géométrique tridimensionnelle

Présenté par

Yasmine Ghalem

A été évalué par un jury composé des personnes suivantes :

Michelle Drapeau
Président-rapporteur

Isabelle Ribot
Directeur de recherche

Ariane Burke
Membre du jury

Résumé

La diversité biologique du continent africain incite à explorer les sources multiples de la variation qui façonnent la morphologie humaine. La morphométrie, outil complémentaire à la génétique explore la diversité actuelle et passée. Cette recherche a donc pour objectif de réexaminer, en lien avec divers facteurs (phylogénie, géographie, climat, histoire), la variation morphologique en Afrique centrale, région clé pour comprendre l'histoire du continent. Jusqu'à présent, des études craniométriques ont été réalisées avec des méthodes bidimensionnelles sur des crânes complets en incluant rarement les collections archéologiques fragmentaires. L'objectif est aussi de palier à ce problème, en analysant le crâne dans son ensemble *versus* l'os temporal, qui a l'avantage de bien se conserver et contenir des informations surtout d'ordre phylogénétique.

Un échantillon de 147 restes crâniens d'Afrique centrale a donc été sélectionné. Les individus récents (137 crânes complets) sont originaires de diverses localités réparties sur une zone géographique de 760 000 km². Les individus archéologiques (11 os temporaux) proviennent de deux sites: Shum Laka, Cameroun (~7 000 – 3 000 BP) (n=2); et Dépression de l'Upemba, D.R.C. (~1 300 BP) (n=9). Après avoir créé une banque de modèles virtuels *via* la photogrammétrie, la morphométrie géométrique 3D a permis d'analyser séparément le crâne et l'os temporal. Après avoir vérifié la faible influence du dimorphisme sexuel, les résultats ont relevé quatre points :

I) La morphologie crânienne actuelle, analysée dans sa globalité, reflète bien divers aspects phylogénétiques (appartenance ethnique) et environnementaux (géographie, climat) et possiblement d'ordre historique (mouvement de populations). II) La morphologie de l'os temporal, pris isolément, reflète aussi une variation inter-populationnelle élevée. Cependant, comme les distances entre groupes sont relativement courtes, cela pourrait être expliqué par le fait que l'os temporal reflète surtout la phylogénie. III) Une continuité de certains traits morphologiques de l'os temporal à travers le temps a été détectée, particulièrement au sein du groupe datant de l'âge du fer (Dépression de l'Upemba). IV) Finalement, une possible adaptation anatomique à des pressions environnementales (alimentation, économie) a été observée, notamment au niveau de la forme de la fosse mandibulaire de l'os temporal, passant d'une forme circulaire à une forme ellipsoïde depuis l'âge de pierre tardif à la période récente. **Mots-clés** : Variation, phylogénie, environnement, morphométrie géométrique 3D, Afrique centrale, crâne, os temporal.

Abstract

The biological diversity of the African continent impels us to explore the multiple sources of variation that shape human morphology. Morphometry, a complementary tool to genetics, explores current and past diversity. Therefore, by exploring various factors (phylogeny, geography, climate, history) this research aims to re-examine the morphological variation in Central Africa, a key geographical region for understanding the history of the continent. Thus far, craniometric studies have been carried out with two-dimensional methods on complete crania, and rarely included fragmentary archaeological collections. The aim of this research is also to overcome this problem, by analyzing the whole cranium versus the temporal bone. The latter has the advantage of an exceptional state of preservation and provides information of phylogenetic nature.

Therefore, a sample of 147 crania from Central Africa was selected. Recent individuals (137 complete crania) originating from various localities spread over a geographical area of 760,000 km². The archaeological sample (11 temporal bones) originates from two sites: Shum Laka, Cameroon (~7,000 – 3,000 BP) (n=2); and Upemba Depression, R.D.C (~1,3000 BP) (n=9). After creating a 3D models database using photogrammetry, 3D geometrics morphometrics was performed to analyze separately crania and temporal bones. Results demonstrate a weak influence of sexual dimorphism on morphology and raise four points: I) The analysis of current cranial morphology reflects various phylogenetic (ethnicity), environmental (geography, climate), and possibly histological (movement of populations) aspects. II) The morphology of the temporal bone also reflects a high inter-population variation. However, because distances between groups are relatively short, this could be explained by the fact that the temporal bone reflects mostly phylogeny. III) A continuity of some morphological traits of the temporal bone through time has been detected, particularly in the Iron Age group (Upemba Depression). IV) Finally, a possible anatomical adaptation to environmental pressures (diet, economy) was observed, especially in the shape of the mandibular fossa of the temporal bone, changing from a circular form during the LSA to an ellipsoid form in recent times. **Keywords:** Variation, phylogeny, 3D geometric morphometrics, Central Africa, cranium, temporal bone.

Table des matières

Résumé	i
Abstract	iii
Table des matières	v
Liste des tableaux	xi
Liste des figures	xiii
Liste des sigles et abréviations	xix
Remerciements	xx
Introduction	1
Chapitre 1 – La diversité biologique humaine	5
1.1 Les principes génétiques de la diversité biologique	5
1.2 La morphologie crânienne et la diversité biologique	6
1.2.1 L’environnement et la plasticité crânienne	8
1.2.2 La neutralité du crâne	10
1.2.3 Conservation différentielle de l’information génétique et environnementale selon les régions crâniennes	11
1.2.4 L’os temporal	13
1.3 La diversité crânienne en Afrique centrale	16
Chapitre 2 – Histoire du peuplement de l’Afrique centrale	21
2.1 Contexte Paléoclimatique de la fin du Pléistocène à l’Holocène en Afrique centrale	22
2.2 Les premiers occupants de l’Afrique centrale	23
2.2.1 Le peuplement préhistorique de l’Afrique centrale : les chasseurs-cueilleurs	24
2.2.1.1 Données génétiques	24
2.2.1.2 Données archéologiques	26

2.3 Peuplement récent de l’Afrique centrale.....	28
2.3.1 L’expansion des populations de langue bantoue.....	28
2.3.1.1 Données paléoclimatiques.....	29
2.3.1.2 Données linguistiques.....	29
2.3.1.3 Données archéologiques.....	31
2.3.1.4 Données génétiques.....	32
2.3.2 L’Afrique centrale durant l’âge du fer.....	33
2.4 Problématique et questions de recherche.....	36
2.4.1 Problématique.....	36
2.4.2 Questions de recherche.....	37
Chapitre 3 – Corpus à l’étude.....	39
3.1 Populations récentes : les groupes ethniques.....	39
3.2 Populations passées : les sites archéologiques.....	41
3.2.1 Shum Laka.....	41
3.2.2 Dépression de l’Upemba.....	41
Chapitre 4 – Méthodes.....	45
4.1 Méthodologie de la sélection de l’échantillon.....	45
4.1.1 Sélection des crânes adultes.....	45
4.1.2 Détermination du sexe.....	46
4.2 Méthode d’analyse de la morphologie crânienne.....	46
4.2.2 Morphométrie géométrique.....	46
4.2.2.1 L’approche <i>landmark</i>	47
4.2.2.2 Méthode de superimposition : Analyse Procrustéenne Généralisée.....	48
4.3 Acquisition des données crâniennes.....	49
4.3.1 Modélisation des crânes par photogrammétrie.....	50

4.3.2	Protocole de la modélisation avec la photogrammétrie	50
4.4	Collecte des points de repère.....	53
4.4.1	Points de repère manquants.....	54
4.5	Analyse des données	54
4.5.1	Analyse en composantes principales.....	55
4.5.2	Analyse des variables canoniques	56
4.5.3	Visualisation du changement morphologique	56
4.5.4	Régression des moindres carrés partiels à deux blocs.....	58
Chapitre 5	– Présentation des résultats.....	59
5.1	Analyse de la morphologie crânienne des populations récentes	59
5.1.1	Analyse de la variation inter-groupe du crâne en Afrique centrale.....	59
5.1.1.1	Analyses en composantes principales :	59
5.1.1.1.1	Dimorphisme sexuel.....	59
5.1.1.1.2	Groupes ethniques	60
5.1.1.1.3	Climat.....	62
5.1.1.1.4	Visualisation des changements morphologiques du crâne.....	64
5.1.1.2	Analyse des variables canoniques	65
5.1.2	Variation intra-groupe chez les populations récentes	69
5.1.2.1	Variation intra-groupe chez les Bahutus	69
5.1.2.2	Variation intra-groupe chez les Basukus.....	71
5.2	Analyse de la morphologie de l’os temporal des populations récentes en Afrique centrale	73
5.2.1	Analyse de la variation inter-groupe de l’os temporal	73
5.2.1.1	Analyses en composantes principales	73
5.2.1.1.1	Dimorphisme sexuel.....	73
5.2.1.1.2	Groupes ethniques	74

5.2.1.1.3 Climat.....	76
5.2.1.1.4 Visualisation des changements morphologiques de l'os temporal.....	77
5.2.1.2 Analyse des variables canoniques.....	78
5.2.2 Analyse des moindres carrés partiels à deux blocs.....	82
5.3 Analyse des populations récentes et archéologiques.....	83
5.3.1 Analyse inter-groupe des populations récentes et archéologiques.....	83
5.3.1.1 Analyse en composantes principales.....	83
5.3.1.2 Analyse des variables canoniques.....	85
5.3.2 Variation intra-populationnelle des groupes archéologiques.....	87
5.3.2.1 Variation intra-groupe : les individus de Shum Laka.....	88
5.3.2.2 Variation intra-groupe: dépression de l'Upemba.....	89
Chapitre 6 – Discussion.....	93
6.1 La variation crânienne des populations récentes.....	93
6.1.1 Dimorphisme sexuel.....	94
6.1.2 Appartenance ethnique et phylogénie.....	94
6.1.3 Similarités morphologiques : origine commune?.....	97
6.1.4 Climat et plasticité crânienne.....	98
6.1.4 Autres facteurs plausibles expliquant la variation.....	99
6.2 La variation du crâne vs l'os temporal des populations récentes.....	100
6.2.1 Concordances et discordances entre la variation du crâne et de l'os temporal.....	101
6.2.2 Informations apportées par l'os temporal.....	102
6.2.2.1 Relations phylogénétiques.....	102
6.2.2.2 Traces d'un effet fondateur ?.....	104
6.3 La variation de l'os temporal à travers le temps.....	106
6.3.1 Analyse diachronique de l'os temporal.....	106

6.3.2 Les sites de l'Upemba, une continuité ou discontinuité biologique ?	107
6.3.3 Les individus de Shum Laka	109
6.3.4 La fosse mandibulaire, une variabilité écomorphologique ?.....	110
6.4 Conclusion.....	112
6.5 Limites et perspectives de recherche.....	113
Références bibliographiques	115
Annexe I – Détermination du sexe	129
Annexe II – Listes des points de repère	136
Annexe III– Tests statistiques	139
Annexe IV- Figure supplémentaire	143

Liste des tableaux

Tableau 1.1 Effets des forces évolutives sur la variation inter et intra-populationnelle (Relethford, 2000, p. 91).....	6
Tableau 2.1 Tableau récapitulatif des séquences chronologiques des phases archéologiques dans la dépression de l'Upemba (Dlamini, 2014,17).	35
Tableau 3.1 Tableau des populations récentes retenues pour la présente étude.....	40
Tableau 3.2 Tableau des individus provenant de la dépression de l'Upemba, selon la période chronologique et la datation C ¹⁴ des restes humains.....	42
Tableau 3.3 Tableau récapitulatif des populations récentes et passées retenues pour la présente étude.	43
Tableau 5.1 Matrice des distances de Mahalanobis démontrant le degré de différenciation crânienne entre les six groupes ethniques.....	68
Tableau 5.2 Matrice des distances de Mahalanobis démontrant le degré de différenciation des os temporaux entre les 136 individus selon leur appartenance ethnique.	81
Tableau 5.3 Matrice des distances de Mahalanobis démontrant le degré de différenciation de l'os temporal entre les groupes récents et archéologiques.	86
Tableau 5.4 Matrice des distances procrustéennes démontrant le degré de différenciation de l'os temporal entre les individus du groupe archéologique.....	87
Tableau 6.1 Matrices des distances de Mahalanobis (crânes) et des distances géographiques entre les groupes actuels.....	96
Tableau 6.2 Tableau des similarités et des différences entre les résultats de l'analyse du crâne et de l'os temporal des populations récentes.....	101
Tableau 6.3 Matrices des distances de Mahalanobis (os temporaux) et des distances géographiques entre les groupes actuels.....	103
Tableau 6.4 Tableau des continuités et des différences entre les résultats de l'analyse de l'os temporal des groupes de l'âge de pierre tardif, de l'âge du fer et de la période contemporaine..	106
Tableau 6.5 Comparaison des individus marginaux, KUL_T1 et SGA_18, à leurs homologues de l'autre sexe KUL_T7 et SGA_T172. Encadrés rouges : KUL_T1 et SGA_18	109
Tableau 6.6 Comparaison morphologique des os temporaux des deux individus de Shum Laka	109

Tableau 6.7 Tableau récapitulatif des résultats et des hypothèses111

Liste des figures

Figure 1.1 Les régions bleues sont susceptibles de mieux refléter les relations phylogénétiques que les régions blanches (von Cramon-Taubadel, 2014, p. 58).	12
Figure 1.2 L'os temporal (gauche) en vue latérale (Gray, 1918).	14
Figure 1.3 L'os temporal (gauche) en vues inférieure (Gray, 1918).	15
Figure 2.1 Carte des pays actuels dans la région de l'Afrique centrale.	21
Figure 2.2 Carte mondiale de la classification du climat de Köppen-Geiger (Kottek et al., 2006).	23
Figure 2.3 Scénario évolutif proposé pour l'origine des populations africaines. 1. Scission des populations africaines. 2. Divergence des populations à l'Est. 3. Expansion bantoue (Lipson et al., 2020, p. 4).	25
Figure 2.4 Localisation de quelques sites archéologiques ayant livré des restes humains en Afrique centre-ouest pour les derniers 15 000 ans.	27
Figure 2.5 Répartition actuelle des langues bantoues (les lettres font référence à leur regroupement en 15 zones linguistiques en fonction de leurs similitudes). Les lignes en gras séparent le nord-ouest du reste et les langues bantoues ouest/centre des langues bantoues est/sud (de Maret, 2013, p. 2).	31
Figure 2.6 Tombe 172 du cimetière Sanga de la période du Kissalien classique (de Maret, 1977, p. 5).	34
Figure 3.1 Localisation des populations modernes par affiliation ethnique et des populations passées par site archéologique (<i>Google maps</i> , 2019).	39
Figure 3.2 Les os temporaux gauches des individus 6/SE III (à gauche) et 6/SEIV (à droite).	41
Figure 3.3 Distribution des sites archéologiques de la dépression de l'Upemba, incluant Katoto et Kamilamba (<i>Google maps</i> , 2019).	42
Figure 4.1 Organigramme de la méthodologie suivie pour ce travail.	45
Figure 4.2 Une molaire en vue occlusale. Les points rouges sont des points de repère homologues (l'approche <i>landmark</i>). Les points blancs sont des contours (l'approche <i>outline</i>) (Cucchi et Evin, 2015, p. 199).	47
Figure 4.3 Les étapes d'une superposition procrustéenne : 1. Translation, 2. Mise à l'échelle, 3. Rotation (Cucchi et Evin, 2015, p. 201).	49

Figure 4.4 Environnement pour la photogrammétrie à l'IRScNB (Photographie : Y.G).	52
Figure 4.5 Les étapes de modélisation via Agisoft PhotoScan de l'individu Bahutu AF2.570. 1. <i>Tie points</i> , 2. <i>Mesh</i> 3. Modèle final avec texture.	52
Figure 4.6 Collecte des <i>landmark</i> sur l'ensemble du crâne avec le logiciel <i>Landmark IDAV</i> . Individu Azande AF52.24.	53
Figure 4.7 Collecte des <i>landmark</i> sur l'os temporal gauche avec le logiciel <i>Landmark IDAV</i> . Individu MAK_T35S.	54
Figure 4.8 Exemple d'interprétation de la morphologie crânienne à partir de la différence de conformation crânienne entre deux configurations.	57
Figure 4.9 Exemple d'interprétation de la morphologie de l'os temporal à partir de la différence de conformation crânienne entre deux configurations.	57
Figure 5.1 Graphique bivarié pour les résultats de l'analyse en composantes principales basés sur les données de conformation crânienne des populations récentes en fonction du sexe.	60
Figure 5.2 Graphique bivarié pour les résultats de l'analyse en composantes principales basés sur les données de conformation crânienne des populations récentes en fonction des groupes ethniques.	61
Figure 5.3 Graphique bivarié pour les résultats de l'analyse en composantes principales basés sur les données de conformation crânienne des populations récentes en fonction du climat.	63
Figure 5.4 Différences de conformation crânienne des 136 crânes sur la PC1. En rouge, les valeurs positives et en noir les valeurs négatives. Vues de gauche à droite: latérale gauche, antérieure, et supérieure.	64
Figure 5.5 Différences de conformation crânienne des 136 crânes sur la PC2. En rouge, les valeurs positives et en noir les valeurs négatives. Vues de gauche à droite : latérale gauche, antérieure et supérieure.	65
Figure 5.6 Graphique bivarié pour les résultats de l'analyse des variables canoniques basés sur les données de conformation crânienne des populations récentes. Ellipse de confiance à 95% ($p = 0,05$) pour les groupes avec un effectif de 5 et plus.	66
Figure 5.7 Différences de conformation crânienne des 136 crânes sur la CV1. En rouge, les valeurs positives et en noir les valeurs négatives. Vues de gauche à droite : latérale gauche, antérieure, et supérieure.	67

Figure 5.8 Différences de conformation crânienne des 136 crânes sur la CV2. En rouge, les valeurs positives et en noir les valeurs négatives. Vues de gauche à droite : latérale gauche, antérieure et supérieure.	67
Figure 5.9 Cladogramme obtenu à partir des distances de Mahalanobis afin d'illustrer l'arrangement des groupes récents selon la morphologie du crâne.....	68
Figure 5.10 Graphique bivarié pour les résultats de l'analyse en composante principale basés sur les données de conformation crânienne des Bahutus en fonction du sexe.....	69
Figure 5.11 Différences de conformation crânienne des 63 crânes Bahutus sur la PC1 en fonction du sexe). En rouge, les valeurs positives et en noir les valeurs négatives. Vues de gauche à droite : latérale gauche, antérieure et supérieure.	70
Figure 5.12 Différences de conformation crânienne des 63 crânes Bahutus sur la PC2 en fonction du sexe). En rouge, les valeurs positives et en noir les valeurs négatives. Vues de gauche à droite: latérale gauche, antérieure et supérieure.	71
Figure 5.13 Graphique bivarié pour les résultats de l'analyse en composante principale basés sur les données de conformation crânienne des Basukus en fonction du sexe.	71
Figure 5.14 Différences de conformation crânienne des 53 crânes Basukus sur la PC1 en fonction du sexe). En rouge, les valeurs positives et en noir les valeurs négatives. Vues de gauche à droite: latérale gauche, antérieure et supérieure.	72
Figure 5.15 Différences de conformation crânienne des 53 crânes Basukus sur la PC2 (en fonction du sexe). En rouge, les valeurs positives et en noir les valeurs négatives. Vues de gauche à droite : latérale gauche, antérieure et supérieure.	72
Figure 5.16 Graphique bivarié pour les résultats de l'analyse en composantes principales basés sur les données de conformation de l'os temporal des populations actuelles en fonction du sexe.....	73
Figure 5.17 Graphique bivarié pour les résultats de l'analyse en composantes principales basés sur les données de conformation de l'os temporal des populations récentes en fonction du groupe ethnique.	74
Figure 5.18 Graphique bivarié pour les résultats de l'analyse en composantes principales basés sur les données de conformation de l'os temporal des populations récentes en fonction du climat. ...	76
Figure 5.19 Différences de conformation des 136 os temporaux des populations récentes sur la PC1. En rouge, les valeurs positives et en noir les valeurs négatives. De gauche à droite : Vues latérale gauche et inférieure. (Individu : Basuku_AF19.243. Photographie de Y.G).	77

Figure 5.20 Différences de conformation des 136 os temporaux des populations récentes sur la PC2. En rouge, les valeurs positives et en noir les valeurs négatives. De gauche à droite : Vues latérale gauche et inférieure. (Individu : Basuku_AF19.243. Photographie de Y.G).	78
Figure 5.21 Graphique bivarié pour les résultats de l'analyse des variables canoniques basés sur les données de conformation de l'os temporal des populations récentes. Ellipse de confiance à 95% ($p = 0,05$) pour les groupes Bahutu et Basuku.	79
Figure 5.22 Différences de conformation des 136 os temporaux des populations récentes sur la CV1. En rouge, les valeurs positives et en noir les valeurs négatives. De gauche à droite : Vues latérale gauche et inférieure. (Individu : Basuku_AF19.243. Photographie de Y.G).	80
Figure 5.23 Différences de conformation des 136 os temporaux des populations récentes sur la CV2. En rouge, les valeurs positives et en noir les valeurs négatives. De gauche à droite : Vues latérale gauche et inférieure. (Individu : Basuku_AF19.243. Photographie de Y.G).	80
Figure 5.24 Cladogramme obtenu à partir des distances de Mahalanobis et illustrant l'arrangement des groupes selon la morphologie des os temporaux (populations récentes).....	82
Figure 5.25 Résultat de l'analyse PLS. Un graphique de la PLS1 des deux blocs. Axe x: les scores PLS1 sur les données de conformation des 136 os temporaux. Axe y: les scores PLS1 sur les données de conformation des 136 crânes récents.....	83
Figure 5.26 Graphique bivarié pour les résultats de l'analyse en composante principale basés sur les données de conformation de l'os temporal des populations récentes et passées. Ellipse de confiance à 95% ($p = 0,05$) pour les Basukus et les Bahutus.....	84
Figure 5.27 Graphique bivarié pour les résultats de l'analyse des variables canoniques composante basés sur les données de conformation de l'os temporal des populations récentes et passées. Ellipse de confiance à 95% ($p = 0,05$) pour les individus de l'Upemba, les Bahutus et les Basukus.....	85
Figure 5.28 Cladogramme obtenu à partir des distances de Mahalanobis et illustrant l'arrangement des groupes selon la morphologie des os temporaux (populations récentes et archéologiques)....	87
Figure 5.29 Différences de conformation crânienne des os temporaux des deux individus de Shum Laka. En rouge : l'individu 6/SEIII. En noir : l'individu 6/SEIV. De gauche à droite : Vues latérale gauche et inférieure. (Individu : Basuku_AF19.243. Photographie de Y.G).	88
Figure 5.30 Comparaison de la morphologie de la fosse mandibulaire : 1) Shum Laka (rouge : 6/SEIII; noir : 6/SEIV); 2) Dépression de l'Upemba (en rouge : KUL_T1; en noir : KUL_T7); 3)	

Populations récentes (en rouge : AF25.297 ; en noir : AF.12.650). Vue inférieure. (Individu : Basuku_AF19.243. Photographie de Y.G).....	89
Figure 5.31 Différences de conformation crânienne des os temporaux des deux individus de Kikulu. En rouge, KUL_T1 (femme) et en noir KUL_T7 (homme). De gauche à droite : Vues latérale gauche et inférieure. (Individu : Basuku_AF19.243. Photographie de Y.G).....	90
Figure 5.32 Différences de conformation crânienne des os temporaux entre les deux individus de Sanga. En rouge, SGA_18 (homme) et en noir SGA_172 (femme). De gauche à droite : Vues latérale gauche et inférieure. (Individu : Basuku_AF19.243. Photographie de Y.G).....	91
Figure 6.1 Localisation des populations actuelles par affiliation ethnique et affinité la plus proche : les points représentent la localisation des groupes récents. Les flèches pointent vers le groupe qui a la plus courte distance de Mahalanobis (crânes) par rapport à ce dernier (<i>Google maps</i> , 2019).....	96
Figure 6.2 Localisation des populations actuelles par affiliation ethnique et affinité la plus éloignée : les points représentent la localisation des groupes récents. Les flèches pointent vers le groupe qui a la plus grande distance de Mahalanobis (crânes) par rapport à ce dernier (<i>Google maps</i> , 2019).....	97
Figure 6.3 Localisation des populations actuelles par affiliation ethnique et classification climatique (<i>Google maps</i> , 2019, Kottek et al., 2006).	99
Figure 6.4 Localisation des populations actuelles par affiliation ethnique et affinité la plus éloignée : les points représentent la localisation des groupes récents. Les flèches pointent vers le groupe qui a la plus grande distance de Mahalanobis (os temporaux) par rapport à ce dernier (<i>Google maps</i> , 2019).....	104
Figure 6.5 Localisation des populations actuelles par affiliation ethnique et affinité la plus proche : les points représentent la localisation des groupes récents. Les flèches pointent vers le groupe qui a la plus courte distance de Mahalanobis (os temporaux) par rapport à ce dernier (<i>Google maps</i> , 2019).....	106
Figure 6.6 Dendrogramme des distances de Mahalanobis (os temporaux) entre les groupes récents et passés, associé aux périodes temporelles.	107

Liste des sigles et abréviations

AD : *Anno Domini* (ère commune)

ADN : Acide désoxyribonucléique

BP : *Before present* (avant le présent)

CVA : *Canonical Variate Analysis* (Analyse des Variables Canoniques – AVC)

CV : *Canonical Variate* (Variable Canonique)

R.D.C : République Démocratique du Congo

GPA : *Generalized Procrustes Analysis* (Analyse Procrustéenne Généralisée)

IRScNB : Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique

LSA : *Later Stone Age* (Âge de la pierre tardif)

PCA : *Principal Components Analysis* (Analyse en Composantes Principales – ACP)

PC : *Principal Component* (Composante Principale)

ULB : Université Libre de Bruxelles

2B-PLS : *Two-Blocks Partial Least Square* (Analyse des Moindres Carrées Partiels à deux blocs)

Remerciements

Je tiens tout d'abord à remercier ma directrice de recherche, la professeure Isabelle Ribot pour ses conseils, ses commentaires, mais surtout son support tout au long de la réalisation de ce projet. Merci de m'avoir autant éclairé sur la bioarchéologie africaine, un sujet qui m'a passionné et m'a motivé à poursuivre mes recherches. Merci également pour toute la coordination avec nos collaborateurs et particulièrement pour ton aide dans l'organisation de mon séjour de recherche à Bruxelles.

Je remercie Patrick Semal, curateur des collections d'anthropologie et directeur du Service scientifique Patrimoine à l'IRScNB de m'avoir donné accès aux collections ostéologiques de l'Afrique centrale et de Shum Laka. Je remercie toute son équipe pour leur accueil chaleureux. Je remercie spécialement Eric pour toutes les fois que j'ai dû accéder à la salle des collections.

Merci à l'archéologue Pierre de Maret de m'avoir accordé l'accès à la précieuse collection ostéologique de l'Upemba. Aussi, je le remercie profondément pour son aide lors de mon séjour en Belgique. Merci à la professeure Martine Vercauteren de m'avoir donné accès au laboratoire d'anthropologie physique à l'Université Libre de Bruxelles pour étudier les collections de l'Upemba. Et merci beaucoup pour les nombreux cafés.

Merci mes collègues au département d'anthropologie, Jacinthe, J-B et Malwine pour les nombreux échanges durant ce cheminement. Merci à Diane pour son initiation à la photogrammétrie et à la morphométrie. Élea, merci pour les discussions et les conseils.

Et à Btissam, merci pour ta fascination avec cette recherche et toutes les questions qui l'ont accompagnée.

Merci aux professeures Michelle Drapeau et Ariane Burke pour l'évaluation de ce travail.

Je souhaite remercier les nombreuses contributions financières sans lesquelles cette recherche n'aurait pas été possible : le programme pour les séjours de recherche de la maison internationale (Université de Montréal), la subvention d'exploration CRSH (Université de Montréal), la bourse de terrain et les bourses de mobilité du département d'anthropologie (Université de Montréal).

Finalement, je remercie ma famille pour leur support et soutien inconditionnel. À ma mère qui encourage mes recherches. À mon père qui me pousse à toujours travailler fort. Et à mes deux frères, mes premiers lecteurs et supporteurs.

Introduction

La diversité biologique humaine fait référence aux différences génétiques et phénotypiques entre les populations humaines et entre les individus d'une même population (Relethford, 2001). À travers l'analyse des restes humains, la bioarchéologie permet d'observer et de quantifier les variations morphologiques entre les individus, tant à l'échelle locale qu'à l'échelle globale (Larsen, 2018). À cet égard, l'analyse des distances biologiques, aussi appelée l'analyse des biodistances est une approche couramment utilisée en bioarchéologie pour mesurer la variation morphologique entre des groupes séparés, à la fois en lien avec le temps et la géographie (Buikstra et al., 1990). Cette approche consiste à quantifier la variation des traits morphologiques crâniens et dentaires, c'est-à-dire l'expression phénotypique, qui véhicule des informations phylogénétiques (Hefner et al., 2016). Entre autres, l'analyse des biodistances permet d'estimer les affinités biologiques, de reconstruire l'histoire des populations et d'explorer les processus microévolutifs (Pietrusewsky, 2014).

À l'échelle globale et régionale, la variation de la morphologie crânienne est considérable et souvent corrélée aux distances géographiques entre les humains (Relethford, 1994). Bien que l'ensemble de la morphologie crânienne reflète la variance phénotypique, des études empiriques (Harvati et Weaver, 2006; Smith, 2009; Smith et al., 2007; von Cramon-Taubadel, 2009, 2014) démontrent que les différentes régions anatomiques du crâne conservent différemment cette information. Par exemple, la mandibule, la voûte et le nez, sont influencées par des facteurs environnementaux, et par conséquent sont utiles dans l'étude des agents externes et leurs effets sur la morphologie. Tandis que d'autres régions, comme l'ensemble du crâne, la base crânienne et l'os temporal reflètent plus précisément les distances génétiques. De plus, ces études (Harvati et Weaver, 2006; Smith, 2009; Smith et al., 2007; von Cramon-Taubadel, 2009, 2014) affirment que la morphologie de l'os temporal est autant fiable que la morphologie de l'ensemble du crâne lors de l'estimation des relations phylogénétiques et taxonomiques (Terhune et al., 2007). Les études approfondies des différentes régions crâniennes sont réalisables à l'aide de la morphométrie géométrique tridimensionnelle. Cette dernière est une approche de l'analyse statistique des formes, qui quantifie avec précision la variation morphologique à l'aide d'un système de coordonnées

cartésiennes bi- (2D) ou tridimensionnelles (3D) (Adams et al., 2004; Bookstein, 1992; Slice, 2005; Zelditch et al., 2004). L'intégration relativement récente des technologies 3D à cette méthode statistique est un avantage, car cela maximise l'information biologique collectée (Balasse et al., 2015). Cela permet en effet d'entreprendre une analyse approfondie de diverses régions anatomiques crâniennes (groupées ou séparément) sans perdre des données relatives à la morphologie (von Cramon-Taubadel, 2009).

En Afrique subsaharienne, la variation crânienne présente et passée a fait l'objet de plusieurs études au courant des dernières décennies (Crevecoeur, 2007; Crevecoeur et al., 2016; Franklin et al., 2010; Froment, 1992, 1993, 1998; Hiernaux, 1966; Howells, 1989; Ribot, 2003, 2004). Ces recherches démontrent que la diversité crânienne en Afrique subsaharienne est géographiquement structurée, impliquant par cela une diversification des populations en fonction de la région occupée. À cet effet, la diversité crânienne est plus élevée à l'intérieur d'une région (intra-régionale; par exemple les groupes en Afrique de l'Est exclusivement) qu'entre les différentes régions d'Afrique subsaharienne (inter-régionale; par exemple, les grandes régions géographiques subsahariennes, l'Afrique de l'Est, l'Ouest, le Sud, le Nord et centrale). Cette constatation est particulièrement représentative de la diversité de la morphologie crânienne observée en Afrique centrale où une diversité élevée est observées (Cavalli-Sforza et al., 1994; Froment, 1998; Hiernaux, 1976; Ribot, 2003). Or, la majorité des études craniométriques ont été effectuées avec des approches linéaires (Froment, 1993; Hiernaux, 1966; Hiernaux et al., 1992; Ribot, 2003, 2004) et souvent dans le cadre d'études à grande échelle spatiale et/ou temporelle (Crevecoeur et al., 2016; Franklin et al., 2010; Hiernaux, 1976; Howells, 1989). Jusqu'à présent, aucune étude appliquant les méthodes de morphométrie géométrique 3D n'a été effectuée sur des collections ostéologiques centrafricaines, actuelles et archéologiques. Il est donc essentiel de pallier à cette lacune. Ce mémoire se focalisera donc sur une région où le niveau de diversité biologique humaine, environnementale et culturelle est des plus élevés (Kottek et al., 2006; Murdock, 1959).

L'objectif de ce mémoire est double, c'est-à-dire : i) d'abord, d'explorer la diversité biologique à l'échelle régionale en analysant la morphologie crânienne et la morphologie de l'os temporal en 3D de populations récentes provenant de l'Afrique centrale; ii) ensuite, d'effectuer une analyse

diachronique, en comparant les groupes récents à diverses populations archéologiques, datant de l'âge de pierre tardif (7 000 à 3 000 ans BP) et de l'âge du fer (8^{ème} – 15^{ème} siècle AD). Ces deux objectifs vont nous permettre de tester différentes hypothèses (ex. continuité/discontinuité morphologique, gracilisation au cours du temps) et de proposer diverses interprétations (en lien avec la génétique et l'environnement) en fonction de la région anatomique observée. Notamment, il sera intéressant de confirmer ou infirmer si la morphologie de l'os temporal des populations les plus anciennes, telle que Shum Laka, se démarquent de la variation actuelle, comme le suggèrent déjà certaines études morphométriques et paléogénétiques (Ribot et al., 2001; Lipson et al., 2020).

Le mémoire suivant s'organise en six chapitres. Le premier chapitre présentera le cadre conceptuel qui oriente ce projet. Le deuxième chapitre explorera l'histoire du peuplement de l'Afrique centrale depuis la fin du Pléistocène jusqu'à l'Holocène récent, en se penchant sur les événements impliqués dans le façonnement de la diversité biologique passée et présente en Afrique centrale.

Le troisième chapitre décrira le corpus à l'étude, les populations récentes et archéologiques. Le quatrième chapitre présentera la méthodologie menée dans cette étude. D'abord, les principes de la morphométrie géométrique seront détaillés afin de comprendre l'apport de cette approche à l'étude de la diversité biologique. Par la suite, le protocole de l'acquisition des données crâniennes sera présenté. Enfin, l'approche statistique de la morphométrie géométrique ainsi que les tests statistiques appliqués seront décrits.

Le cinquième chapitre présentera les résultats des analyses statistiques effectuées. Le sixième chapitre interprétera les données acquises et tentera de répondre aux questions posées dans le cadre de ce projet. Finalement, la conclusion effectuera un retour sur l'ensemble du mémoire en soulevant les limites et suggérant les perspectives de recherche.

Chapitre 1 – La diversité biologique humaine

Deux avancées scientifiques majeures de la science génétique moderne ont révolutionné la conception de la diversité biologique humaine : la mise en évidence du concept de l'hérédité par Johann Gregor Mendel au 19^{ème} siècle AD (Wright, 1931) et l'identification de la structure de la molécule d'acide désoxyribonucléique (ADN) au 20^{ème} siècle AD (Crick et al., 1954). Plus récemment, l'intégration de ces concepts génétiques aux recherches anthropologiques élucide que les différences biologiques, moléculaires et phénotypiques, entre les populations et entre les individus d'une même population émergent au fil des générations, tout comme au cours de l'ontogenèse d'un individu (Hiernaux et Basu, 1980; Relethford, 2001; Relethford et al., 2012; Roseman, 2004).

1.1 Les principes génétiques de la diversité biologique

L'Acide désoxyribonucléique ou ADN est une macromolécule organisée dans les cellules et qui contient les instructions nécessaires pour produire les structures biologiques des organismes vivants (Cavalli-Sforza et al., 1994 ; Crick et al., 1954 ; Relethford et al., 2012). Des séquences de nucléotides forment les segments d'ADN, aussi appelées des gènes. Un gène situé sur un locus – une position sur le chromosome – porte les instructions génétiques pour le développement, le fonctionnement, la croissance et la reproduction d'un organisme. Autrement dit, les caractères d'un individu sont déterminés par ses gènes, qui peuvent prendre différentes formes, appelées des allèles. L'ensemble des traits observables chez un individu ou le phénotype est le résultat complexe de l'expression du génotype. La manifestation des traits physique peut être polygénique, c'est-à-dire que plusieurs gènes contribuent à l'expression du phénotype (O'Rourke, 2018 ; Relethford et al., 2012 ; Relethford, 2016). Selon les principes d'hérédité de Gregor Mendel (Cavalli-Sforza et Bodmer, 1999 ; Wright, 1931), la relation complexe entre les allèles sur les locus – dominance ou récessivité – affecte la manifestation des traits physiques et explique l'occurrence de la diversité génotypique et phénotypique entre les individus. La dominance ou la récessivité d'un allèle est déterminée par la reproduction sexuée (processus d'hérédité), ce qui par conséquent détermine les caractères biologiques d'un individu. Enfin, l'expression du phénotype est affectée par l'interaction

entre le génotype et l'environnement, produisant normalement une distribution continue de traits au sein d'une population (O'Rourke, 2018 ; Relethford et al., 2012 ; Relethford, 2016).

Quatre mécanismes – mutations, sélection naturelle, dérive génétique et flux génétique – influencent la fréquence allélique dans une population et ont donc un impact sur la diversité biologique (Cavalli-Sforza et Bodmer, 1999; Relethford, 1991; Relethford, 2000). Premièrement, la mutation consiste en un changement au hasard dans le code génétique qui introduit un nouvel allèle dans la population. Deuxièmement, le mécanisme de la sélection naturelle agit en modifiant les fréquences alléliques au cours du processus d'adaptation. Troisièmement, la dérive génétique est un mécanisme qui est responsable de changements aléatoires des fréquences alléliques d'une génération à une autre. Quatrièmement, le flux génétique ou le flux de gènes est le mouvement des gènes d'une population à une autre lors d'échanges génétiques. Alors que, la mutation agit en introduisant des nouvelles variantes génériques, la sélection naturelle, la dérive génétique et le flux de gènes agissent en modifiant la fréquence des allèles dans une population. Ces quatre forces sélectives agissent différemment et ont des effets variables. Toutefois elles participent toutes à un processus microévolutif, en augmentant ou en diminuant la diversité biologique entre les populations (inter-populationnelle) et à l'intérieur d'une même population (intra-populationnelle) (figure 1.1).

Tableau 1.1 Effets des forces évolutives sur la variation inter et intra-populationnelle (Relethford, 2000, p. 91)

Forces évolutives	Variation intra-populationnelle	Variation inter-populationnelle
Sélection	Diminution ou augmentation	Diminution ou augmentation
Dérive génétique	Diminution	Augmentation
Flux génique	Augmentation	Diminution
Mutation	Le changement de fréquence des allèles en une génération est faible.	

1.2 La morphologie crânienne et la diversité biologique

Les caractères biologiques observables d'un individu sont déterminés, d'une part par l'expression de ses gènes, et d'autre part par l'ensemble des facteurs de son milieu en interaction avec son génotype. À cet égard, le crâne est un élément anatomique complexe influencé à la fois

par la structure génétique et par les facteurs environnementaux (Cheverud, 1982; Harvati et Weaver, 2006; Roseman, 2004; Smith, 2009; von Cramon-Taubadel, 2011, 2014). En bioarchéologie, l'analyse des distances biologiques crâniennes est couramment utilisée pour refléter la diversité inter- et intra-populationnelle. Cette approche quantifie la variation des traits morphologiques crâniens afin d'estimer les affinités biologiques entre les populations ou les individus, en considérant que l'expression phénotypique reflète les relations phylogénétiques (Hefner et al., 2016).

Les données craniométriques confirment que : i) la morphologie crânienne reflète les distances génétiques entre les populations (González-José et al., 2004; Howells, 1989; Relethford, 1994, 2001; Relethford et Lees, 1982; Roseman, 2004) ; et ii) qu'elle est corrélée avec les distances géographiques (Cavalli-Sforza et al., 1994; Prugnolle et al., 2005; Relethford, 1994; Relethford et Lees, 1983). L'approche de la neutralité crânienne met l'accent sur le rôle de l'accumulation des processus microévolutifs neutres – non régis par les forces sélectives – dans le façonnement de la diversité inter- et intra-populationnelle (Betti et al., 2010). Autrement dit, les traits morphologiques crâniens évoluant sous le contrôle des processus microévolutifs neutres reflètent la distance génétique entre les populations (Betti et al., 2010; Cavalli-Sforza et Piazza, 1975; González-José et al., 2004; Hunley et al., 2009; Lande, 1976, 1980; Relethford, 1994, 2004; Roseman, 2004; Smith et al., 2007; von Cramon-Taubadel, 2009; Weaver et al., 2007, 2008). De nombreuses études ont vérifié cette observation sur des populations provenant de contextes archéologiques (von Cramon-Taubadel, 2014; Warren et al., 2015). En revanche, certains chercheurs soulignent le rôle de l'adaptation pour expliquer la diversité phénotypique observée à l'échelle globale et continentale (Carey et Steegmann, 1981; Evteev et al., 2014; Hubbe, Hanihara et Harvati, 2009; Lieberman et al., 2004; Noback et al., 2011; Paschetta et al., 2010; von Cramon-Taubadel, 2011). Les humains s'adaptent morphologiquement à leur milieu à travers trois mécanismes distincts : la sélection naturelle, la plasticité phénotypique et l'acclimatation individuelle (Mascie-Taylor et Bogin, 1995; Ruff, 1994). Dans cette perspective, comme le crâne est modelé par l'environnement, il ne serait pas fiable de l'utiliser dans les études phylogénétiques (Beals, 1972; Butaric et al., 2010; Carey et Steegmann, 1981; Crognier, 1981; Evteev et al., 2014; Froment, 1993; Harvati et Weaver, 2006; Hernández et al., 1997; Hubbe et al., 2009; Ishida, 1992; Noback et al., 2011; Roseman, 2004; Shea, 1977; Smith et al., 2007; Sparks et Jantz, 2002; Weiner, 1954).

1.2.1 L'environnement et la plasticité crânienne

Les études préconisant l'adaptabilité de la morphologie crânienne à l'environnement (Beals, 1972; Butaric et al., 2010; Carey et Steegmann, 1981; Crognier, 1981; Evteev et al., 2014; Froment, 1993; Harvati et Weaver, 2006; Hernández et al., 1997; Hubbe et al., 2009; Ishida, 1992; Noback et al., 2011; Roseman, 2004; Shea, 1977; Smith et al., 2007; Sparks et Jantz, 2002; Weiner, 1954) soutiennent que des facteurs biotiques, comme le milieu social et la culture d'un individu, ainsi que les facteurs abiotiques, comme le climat et la topographie, influencent l'expression phénotypique (Hiernaux et Basu, 1980). Le mécanisme de plasticité phénotypique expliquerait donc en grande partie la diversification morphologique entre les populations et les individus d'une même population. La plasticité phénotypique fait référence à la capacité des organismes biologiques à répondre aux forces externes durant la croissance et le développement (Sparks et Jantz, 2002). L'influence particulière de deux facteurs, le climat et l'alimentation, sont les moteurs de la plasticité dans la diversification de la morphologie crânienne.

D'abord, une correspondance a été constatée entre la variation de la taille et de la forme du crâne et les différents régimes climatiques (Beals, 1972; Butaric et al., 2010; Carey et Steegmann, 1981; Crognier, 1981; Evteev et al., 2014; Froment, 1993; Harvati et Weaver, 2006; Hernández et al., 1997; Hubbe et al., 2009; Ishida, 1992; Noback et al., 2011; Roseman, 2004; Shea, 1977; Smith et al., 2007; Sparks et Jantz, 2002; Weiner, 1954). Entre autres, il a été soulevé que les populations qui vivent dans des climats froids ont tendance à avoir un crâne plus large par rapport aux populations qui vivent dans des climats chauds (Beals, 1972; Harvati et Weaver, 2006; Hernández et al., 1997). Cette relation entre la morphologie et le climat correspond à la règle de Bergmann qui propose une corrélation entre la taille corporelle des humains et les régimes climatiques (Freeman, 2017). À cet égard, Beals (1972) constate que la forme de la partie supérieure du crâne est liée à la perte de la chaleur. Ainsi, en se basant sur le principe de thermorégulation, les crânes arrondis et larges perdent de la chaleur plus lentement et conséquemment ont un avantage sélectif dans les climats froids. Alors que les crânes étroits perdent de la chaleur plus rapidement et sont donc davantage adaptés aux climats chauds (Beals, 1972). Certaines exceptions sont remarquées, entre autres en Afrique équatoriale, particulièrement en Afrique de l'Ouest, où certains groupes ont des

crânes larges (ex. populations caméroniennes) et d'autres étroits (ex. Ashanti en Afrique de l'Ouest) (Froment, 1998).

Une autre région anatomique corrélée avec les facteurs abiotiques est la face crânienne, plus particulièrement, la forme et la taille de l'ouverture nasale. Effectivement, les populations qui vivent dans des climats froids ont tendance à avoir le nez étroit, alors que celles qui vivent dans des climats chauds ont tendance à avoir un nez large (Carey et Steegmann, 1981; Evtcev et al., 2014; Ishida, 1992; Noback et al., 2011; Shea, 1977; Weiner, 1954). Franciscus et Long (1991) proposent que cette corrélation entre l'ouverture nasale et le climat s'explique par le fait que les muqueuses du nez ont une fonction spécifique servant à réchauffer et à humidifier l'air inspiré. Ainsi, la variabilité de la forme et de la taille du nez est une adaptation pour optimiser l'échange d'air par la muqueuse nasale, entre autres pour prévenir des dommages des cils et des alvéoles au niveau des poumons. Ainsi, à l'échelle planétaire, les nez hauts et étroits sont mieux adaptés pour réchauffer l'air dans des climats froids, alors que les nez hauts et larges, avec une plus grande surface interne pour humidifier l'air, sont mieux adaptés pour les climats secs (Carey et Steegmann, 1981; Franciscus et Long, 1991; Noback et al., 2011; Weiner, 1954).

Ensuite, il existe une relation entre la variation crânienne et les régimes alimentaires selon le principe de stress biomécanique distincts sur le crâne (Carlson et Gerven, 1977; González-José et al., 2005; Hernández et al., 1997; Lieberman et al., 2004; Paschetta et al., 2010; von Cramon-Taubadel, 2011; Wroe et al., 2010). Sur ce point, l'hypothèse de la «mastication-fonctionnelle» (Carlson, 1976; Carlson et Gerven, 1977, 1979) soutient que le changement dans le mode de subsistance durant le Néolithique a diminué le stress des forces masticatoires et par conséquent a modifié la morphologie du crâne, particulièrement au niveau de la face inférieure et de la mandibule (Lieberman et al., 2004; von Cramon-Taubadel, 2011). Cela s'explique par le fait que l'alimentation transformée des agriculteurs exerce moins de contraintes mécaniques sur l'appareil masticatoire (Carlson, 1976, 1976; Carlson et Gerven, 1979; González-José et al., 2005; Paschetta et al., 2010; Pinhasi et al., 2008; von Cramon-Taubadel et Pinhasi, 2011). Ainsi, le mode de subsistance serait un facteur contribuant à la diversification de la morphologie crânienne entre les populations.

Enfin, tenant compte du mécanisme de plasticité phénotypique, l'approche de l'adaptabilité crânienne stipule que les régions crâniennes comme la mandibule et la face inférieure ne devraient pas être incluses dans les analyses morphométriques visant à identifier les distances génétiques entre les populations (Evtsev et al., 2014; Paschetta et al., 2010; Smith, 2009; von Cramon-Taubadel, 2011).

1.2.2 La neutralité du crâne

Les études craniométriques et génétiques avancent que la variation de la morphologie crânienne est générée par une accumulation de processus microévolutifs neutres – non régis par les forces sélectives (Betti et al., 2010). Selon cette perspective, les traits morphologiques crâniens évoluent sous le contrôle de ces processus et ne sont pas sujets aux influences externes. Ainsi, les traits morphologiques refléteraient les relations génétiques inter et intra-populationnelles plutôt qu'une adaptation à un environnement précis (Relethford, 2004; Smith, 2009; Whitlock et McCauley, 1999). Von Cramon-Taubadel (von Cramon-Taubadel, 2014) soulève quatre points qui soutiennent la neutralité évolutive de la morphologie crânienne chez les humains modernes. Premièrement, à l'échelle globale, la variation de la morphologie crânienne se structure de manière similaire à la variation des indicateurs génétiques neutres, c'est-à-dire que les données génétiques et craniométriques sont congruentes (González-José et al., 2004; Hubbe et al., 2009; Relethford, 1994, 2004; Roseman, 2004). Deuxièmement, les matrices de distances des données génétiques et des données craniométriques des populations sont hautement corrélées (Harvati et Weaver, 2006; Roseman, 2004; Smith, 2009; von Cramon-Taubadel, 2009, 2011, 2014). Troisièmement, il existe une corrélation entre les distances craniométriques/génétiques et les distances géographiques, non pas parce que les milieux sont différents, mais du fait qu'en raison de leur proximité géographique, les populations adjacentes sont plus susceptibles de partager un ancêtre commun récent (Cavalli-Sforza et Piazza, 1975; Hunley et al., 2009; Relethford, 2004). Quatrièmement, les données craniométriques sont conformes aux prédictions des modèles théoriques de neutralité génétique, tout comme les indicateurs génétiques neutres (Lande, 1976, 1977, 1979, 1980; Weaver et al., 2007, 2008). Ces constats, basés sur des études empiriques, impliquent que les analyses de la variation de la morphologie crânienne reflètent directement les données génétiques (Franklin et al., 2010; Galland et Friess, 2016; González-José et al., 2004; Harvati et Weaver, 2006; Howells, 1989;

Pinhasi et von Cramon-Taubadel, 2009; Relethford et Lees, 1982; Smith et al., 2007; von Cramon-Taubadel et Pinhasi, 2011). Les études de la morphologie crânienne sont donc des proxys pour l'affinités biologiques, mais aussi à l'exploration de l'histoire d'un peuplement et des effets des forces évolutives sur la diversité biologique (ex. effets fondateurs et goulot d'étranglement des populations) (Betti et al., 2010).

Nous verrons dans la prochaine section comment concilier ces perspectives distinctes.

1.2.3 Conservation différentielle de l'information génétique et environnementale selon les régions crâniennes

De multiples études indépendantes (Franklin et al., 2010; Galland et Friess, 2016; González-José et al., 2004; Harvati et Weaver, 2006; Howells, 1989; Pinhasi et von Cramon-Taubadel, 2009; Relethford et Lees, 1982; Smith et al., 2007; von Cramon-Taubadel et Pinhasi, 2011) faisant usage de nombreuses approches méthodologiques et se concentrant sur différentes données morphologiques suggèrent que la variation de la morphologie crânienne globale reflète les données génétiques (voir section 1.2.2). Cependant, comme le crâne est formé de plusieurs régions anatomiques, il est aussi reconnu que l'ensemble du crâne répond à la fois au modèle de neutralité et au modèle adaptatif (von Cramon-Taubadel, 2009). Autrement dit, la variation de la morphologie crânienne reflète à la fois les influences génétiques et environnementales (Smith, 2009).

À l'aide de la morphométrie géométrique 3D (voir chapitre 4), la relation entre la variation des différentes régions anatomiques et l'influence génétique, ainsi qu'environnementale a été testée (Harvati et Weaver, 2006; Smith, 2009; Smith et al., 2007, 2013; von Cramon-Taubadel, 2009). Plus précisément, des données crâniennes 3D reflétant la morphologie de l'ensemble du crâne et de différentes régions crâniennes (prises séparément) ont été associées aux distances génétiques neutres et à des variables climatiques (ex. température moyenne, température maximale et latitude). Les résultats démontrent que certaines régions anatomiques, comme la morphologie faciale, et spécifiquement la taille et la forme de l'ouverture nasale, ainsi que la taille du neurocrâne et la morphologie de la mandibule corrént fortement avec les variables climatiques et reflètent donc des adaptations climatiques. Tandis que l'ensemble du crâne et des régions anatomiques, comme

la voûte crânienne, l'os temporal et la face supérieure (os frontal), moins influencés par les forces externes, corréleront avec les distances génétiques neutres et reflètent donc les distances génétiques. Ces régions sont de meilleurs outils pour inférer les relations phylogénétiques (von Cramon-Taubadel, 2014) (figure 1.1).

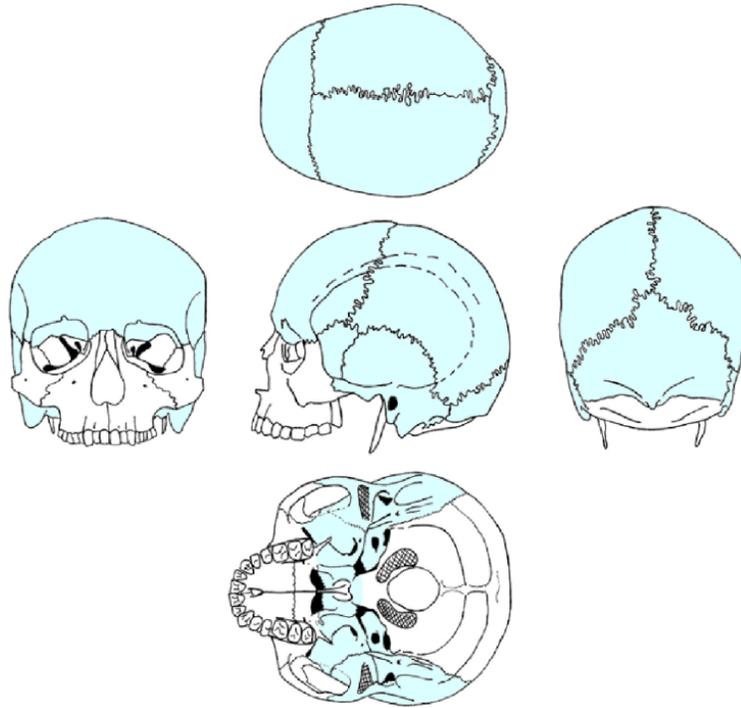


Figure 1.1 Les régions bleues sont susceptibles de mieux refléter les relations phylogénétiques que les régions blanches (von Cramon-Taubadel, 2014, p. 58).

Le crâne est une structure complexe et, en biologie développementale, ses différentes structures anatomiques sont appelées des « modules » (Cheverud, 1982). Les modules sont des unités dont les pièces sont étroitement intégrées. L'intégration est la tendance de différents traits à varier conjointement, de manière coordonnée, à travers une structure morphologique ou un organisme (Olson et Miller, 1999). Une forte intégration à l'intérieur des modules (région anatomique crânienne) contraste avec des faibles interactions entre les différents modules. Les concepts de modularité et d'intégration sont à la base des études qui considèrent les régions crâniennes séparément (Adams et Collyer, 2019). La théorie de l'intégration estime que les modules sont délimités sur la base de critères communs, liés au développement (le mode d'ossification, par exemple), à la fonction (par exemple, la mastication ou l'olfaction) ou à la position anatomique des structures (von Cramon-Taubadel, 2011). Toutefois, une étude (von Cramon-Taubadel, 2014) a

observé qu'une analyse morphologique en fonction de la délimitation des régions crâniennes en des critères fonctionnels (par exemple la mastication ou l'olfaction) et développementaux (par exemple le mode d'ossification) ne prédit pas automatiquement la phylogénie. Néanmoins, à l'heure actuelle, l'impact de ces critères sur la morphologie crânienne n'est pas complètement exploré.

Une région (ou module) en particulier semble prometteur afin d'étudier l'impact de la phylogénie sur la morphologie crânienne, il s'agit de l'os temporal.

1.2.4 L'os temporal

Certaines régions anatomiques sont plus fiables que d'autres pour reconstruire l'histoire des populations et détecter les affinités biologiques. Plusieurs études indépendantes (Harvati et Weaver, 2006; Smith, 2009; Smith et al., 2007; von Cramon-Taubadel, 2009, 2014) convergent vers un résultat commun : une forte corrélation de la morphologie de l'os temporal avec les données génétiques, suggérant que l'os temporal est une région anatomique fiable pour reconstruire la phylogénie. Entre autres, Smith et al., (2013) démontrent que dès l'âge de cinq ans, la morphologie de l'os temporal peut être utilisée pour estimer les affinités biologiques entre les individus quoique l'effets de l'ossification endochondrale n'est pas tout à fait clairs (von Cramon-Taubadel, 2011). La capacité de refléter les relations phylogénétiques de l'os temporal peut être attribuée au faible taux de remodelage de cet os durant l'ontogénie (Smith, 2009).

L'os temporal (figures 1.2 et 1.3) faisant partie de la base crânienne, est une structure composée de quatre régions anatomiques : la région pétromastoïde (os pétreux et la région mastoïdienne), la région squameuse ou l'écaïlle, la partie tympanique et le processus styloïde (Scheuer et Black, 2004). La majeure partie de l'os temporal se forme à partir du mécanisme d'ossification endochondrale, c'est-à-dire que l'os se développe à partir d'un modèle cartilagineux au début de la vie fœtale (White et al., 2011). Ce modèle cartilagineux, se développant *in utero*, est moins influencé par les forces externes durant l'ontogénèse (Lieberman et al., 2000; MacPhee et Cartmill, 1986). Par ailleurs, une portion de la partie squameuse et de la partie tympanique se forme à partir d'une ossification endoconjonctive (à partir d'un tissu conjonctif) presque exclusivement avant la

naissance (Scheuer et Black, 2004). Entre l'âge d'un et cinq ans, le processus mastoïdien se forme atteignant sa taille définitive à la fin de l'adolescence (Scheuer et Black, 2004). Plusieurs muscles, comme le sterno-cléido-mastoïdien et *longissimus* s'attachent au processus mastoïde (Petaros et al., 2015) sur lequel s'exercent des forces biomécaniques, par exemple en tirant l'os temporal vers le bas lors de la mastication, ceux-ci peuvent influencer sur le développement de l'os, sa taille et de sa forme (Lieberman et al., 2000). Le processus mastoïdien est une structure anatomique dimorphique (von Cramon-Taubadel, 2009) et sa morphologie est employée dans la détermination du sexe des individus (Buikstra et Ubelaker, 1994; Ferembach et al., 1980; Petaros et al., 2015).

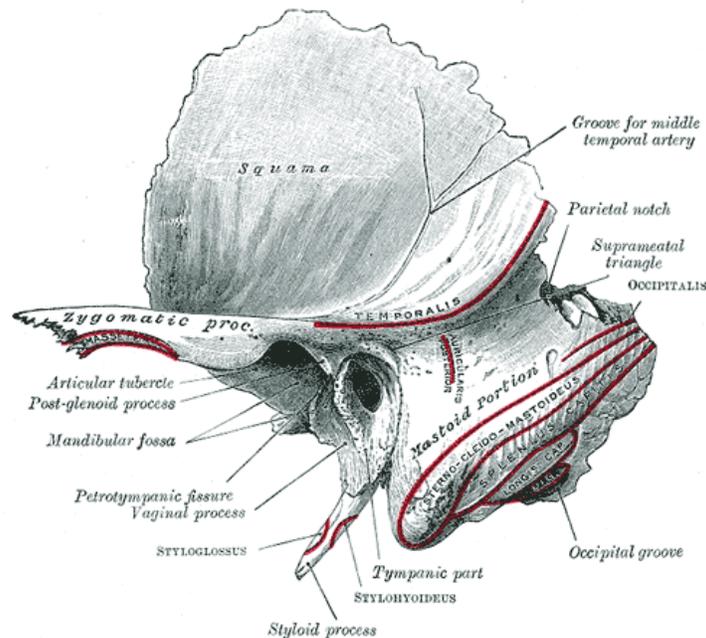


Figure 1.2 L'os temporal (gauche) en vue latérale (Gray, 1918).

L'os temporal présente deux particularités. Premièrement, le labyrinthe osseux, les osselets auditifs – marteau, enclume et étrier – et l'anneau tympanique atteignent leur proportion adulte au milieu de la vie prénatale, et ne subissent pas d'augmentation postnatale de la taille. Deuxièmement, l'os pétreux ne se remodèle pas, et donc le premier os endochondral formé est conservé tout au long de la vie (Scheuer et Black, 2004, p. 84). Les osselets auditifs atteignent leurs dimensions définitives au cours des dernières semaines du développement intra-utérin (Arensburg et al., 1981; Scheuer et Black, 2004). Comme les osselets auditifs n'ont aucune insertion musculaire, leur taille et leur forme sont rarement influencées durant l'ontogenèse par les facteurs externes. D'ailleurs, l'analyse

de ces os s'est avérée pertinente dans la reconstruction phylogénétique des primates, notamment avec la découverte d'un os enclume de l'*Australopithecus robustus* (Rak et Clarke, 1979) et d'un os marteau d'un *Homo Sapiens* (Nazlet Khater 2, Égypte; Paléolithique supérieur) (Crevecoeur, 2007). Le labyrinthe osseux, qui se situe dans la partie interne de l'os pétreux, est une autre structure anatomique qui se développe *in utero* et fournit des informations importantes pour évaluer les affinités phylogénétiques entre les groupes hominidés (Bouchneb et Crevecoeur, 2009; Crevecoeur et al., 2016; Ponce de León et al., 2018 ; Spoor et al., 2003; Urquiza et al., 2005).

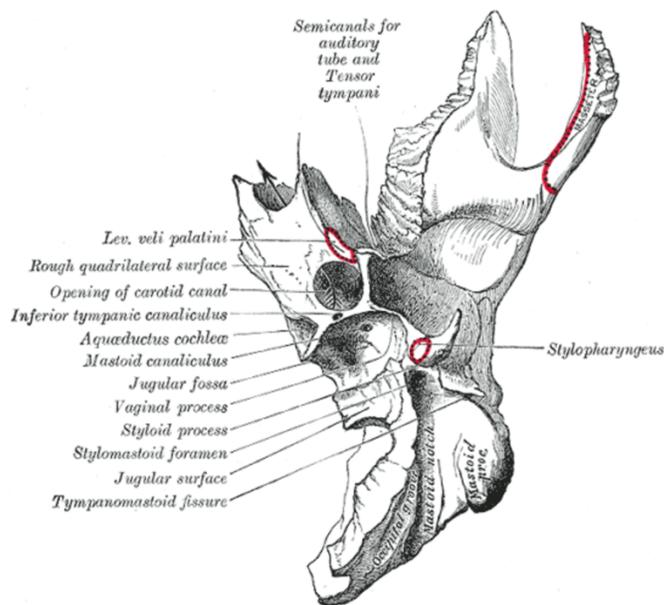


Figure 1.3 L'os temporal (gauche) en vues inférieure (Gray, 1918).

De manière générale, la morphologie de l'os temporal n'est pas influencée par les forces externes. Toutefois, et à l'exception de la variabilité du processus mastoïdien, une autre région influencée par les forces externes est l'articulation temporo-mandibulaire (ATM) (Smith, 2009). Comme l'os temporal est une composante du système masticatoire, cette région subit des forces mécaniques découlant de la mastication (Smith et al., 2013; Tanaka et al., 2008). D'ailleurs, une étude (Hinton et Carlson, 1979) ayant mesuré la taille de l'articulation temporo-mandibulaire de populations nubiennes a démontré la réduction significative de la taille de cette structure anatomique durant la période de transition économique (de la chasse-cueillette à l'agriculture). En général, la taille de la fosse mandibulaire est plus grande chez les chasseurs-cueilleurs comparativement aux populations agricoles. Selon Hinton et Carlson (1979), il y a synchronisation étroite entre le condyle

mandibulaire et la fosse mandibulaire, le condyle est une la structure qui s'adapte directement aux forces masticatoires. Par la suite, la taille de la fosse mandibulaire entreprendrait un ajustement secondaire pour s'adapter à un condyle plus grand ou petit. Bien que la taille de la fosse mandibulaire soit considérée comme plastique, la région de l'articulation temporo-mandibulaire est complexe, et les pressions masticatoires n'expliquent pas l'ensemble de la variation. Entre autres, l'analyse morphométrique de l'ATM a démontré que la variation de la forme de la fosse mandibulaire corrèle avec la variation de la forme du condyle mandibulaire (Solberg et al., 1985).

Malgré l'usage courant de l'ensemble du crâne dans la reconstruction des relations phylogénétiques, l'emploi de la morphologie de l'os temporal pour répondre à des questions spécifiques, comme l'histoire du peuplement et les relations phylogénétiques devient une approche importante à considérer en bioarchéologie, particulièrement dans le cas de collections ostéologiques fragmentées (Harvati, 2003; Ribot et al., *Accepté*). En effet, en raison de la robustesse de certaines structures, l'os temporal est très résistant à la destruction (White et al., 2011). En conséquence, la conservation de l'os temporal, surtout des restes ostéologiques provenant d'un contexte archéologique, élargit le potentiel d'analyse (Bouchneb et Crevecoeur, 2009; Crevecoeur, 2007; Crevecoeur et al., 2016; Rak et Clarke, 1979). La conservation de l'os temporal du fossile Hofmeyr, l'un des plus anciens *Homo sapiens* en Afrique du Sud daté à $36\ 200 \pm 3\ 300$ BP (Grine et al., 2010), a récemment conduit au réexamen de la position de cet individu au sein de la diversité subsaharienne, par exemple (Ribot et al., *Accepté*). L'analyse de l'os temporal témoigne, entre autres, de la morphologie unique du fossile Hofmeyr, reflétant probablement une diversité régionale très élevée durant le Pléistocène supérieur et qui a diminué à l'Holocène.

1.3 La diversité crânienne en Afrique centrale

Il existe une très faible variation humaine à l'échelle continentale (l'Afrique, l'Europe, l'Asie, l'Amérique du Nord, etc.) et une forte variation régionale (Relethford, 1994; Relethford et al., 2012; Relethford et Lees, 1983). Ce constat est particulièrement représentatif de l'Afrique subsaharienne où la diversité biologique, à la fois inter-populationnelle et intra-populationnelle, est

très élevée (ex. Batini et al., 2011; Botha et al., 2017; Campbell et Tishkoff, 2010 ; Excoffier et al., 1987; Hiernaux, 1976; Howells, 1989 ; Lipson et al., 2020; Ribot, 2011; Schlebusch et al., 2016).

Cette diversité est perceptible à travers les études craniométriques des populations contemporaines en Afrique subsaharienne (Franklin et al., 2010; Froment, 1992, 1993; Howells, 1989; Ribot, 2003, 2004, 2011). En l'occurrence, des différences crâniennes entre les populations d'Afrique du Sud, de l'Ouest et de l'Est sont constatées (Froment, 1992, 1998), particulièrement entre les groupes de langue bantoue (Ribot, 2003, 2004, 2011). L'analyse de la morphologie crânienne des populations bantoues (Ribot, 2003), Bahutu et Basuku, occupant respectivement l'Afrique de l'Est (Rwanda) et l'Afrique de l'Ouest (République Démocratique du Congo) atteste d'un niveau de variation élevé dans la région équatoriale. Ces deux groupes de langue bantoue, liés historiquement et linguistiquement, partagent des caractéristiques relativement similaires telles que la longueur et la largeur de la voûte crânienne, mais différent pour d'autres telles que le prognathisme, la hauteur du visage, la taille des orbites et la largeur nasale. En particulier, les Basukus ont une face moins prognathe, des orbites plus étroites et un nez plus large que les Bahutus.

Bien avant les études sur la nature variable de la forme et la taille du crâne (Harvati et Weaver, 2006; Smith et al., 2007, 2013; von Cramon-Taubadel, 2009), Ribot (2003) remarque que l'analyse de différentes régions anatomiques fournit des résultats différents, notamment lorsque la région de la face est incluse ou exclue des analyses. En ce qui concerne la cause des similitudes et différences chez ces deux groupes bantous de régions différentes, Ribot (2003) suggère que les barrières géographiques naturelles présentes entre les régions peuvent expliquer cette variation inter-populationnelle, sans toutefois exclure l'accumulation possible de divers processus microévolutifs au fil du temps. Par contre à l'échelle continentale, les similitudes morphologiques entre les groupes bantous géographiquement éloignés suggèrent néanmoins l'impact de leur histoire commune (Ribot, 2004). Cependant, l'effet d'un évènement historique, comme l'expansion bantoue, est difficile à distinguer d'autres facteurs (ex. flux géniques et isolement géographique) qui doivent être considérés dans l'interprétation de la variation crânienne.

L'analyse des restes humains archéologiques d'Afrique centrale datant de la période clé de la fin du Pléistocène – début Holocène est rare, car en raison du climat équatorial, les spécimens sont souvent dans un état fragmentaire (Barham et Mitchell, 2008a; Eggert, 2014; Oslisly, 2001). Toutefois, les quelques collections archéologiques témoignent de la diversité biologique passée en Afrique centrale et des liens phylogénétiques avec les populations actuelles. Par exemple, le crâne retrouvé à Iwo Eleru au Nigéria daté à $11\ 200 \pm 200$ BP (Brothwell et Shaw, 1971) présente des traits morphologiques archaïques (robustesse générale) similaires à des spécimens africains du Pléistocène supérieur (Allsworth-Jones et al., 2010; Harvati et al., 2011). Cependant, il partage aussi des similitudes morphologiques (la robustesse de la mandibule) avec des individus provenant des sites plus récents, tels qu'Ishango en R.D.C. ($9\ 000 - 7\ 000$ BP (Orban et al., 2001) et Shum Laka au Cameroun ($7\ 000 - 3\ 000$ BP; Ribot et al., 2001). Les analyses du crâne d'Ishango (Crevecoeur et al., 2016; Orban et al., 2001) démontrent autant d'affinités morphologiques avec les individus du Paléolithique qu'avec les populations actuelles d'Afrique centrale. Quant aux individus de Shum Laka comparés aux populations se succédant au cours du temps, les analyses morphométriques (Ribot et al., 2001) suggèrent non seulement une continuité morphologique concernant les os maxillaires et palatins mais aussi des différences significatives concernant la mandibule (ex. robustesse générale, grande largeur de la branche ascendante). Une autre étude morphométrique (Hiernaux et al., 1992) confirme cette continuité morphologique dans le temps en observant des similarités entre les populations de l'âge du fer provenant de deux sites archéologiques, Sanga et Katoto et les Lubas (R.D.C.) et Camerounais actuels. Hiernaux et al., (1992) proposent que ces ressemblances biologiques s'expliquent par une origine commune relativement récente à partir du foyer initial de l'expansion des populations des langues bantoues, au nord de la forêt équatoriale (Hiernaux et al., 1992, p. 25). Cependant, ils notent aussi des différences subtiles entre les crânes de Sanga et Katoto (ex. largeur du front et des orbites), qui pourraient refléter des variations intra-régionales en lien avec l'influence de l'environnement (Hiernaux et al., 1992, p. 12).

Les divers groupes d'Afrique subsaharienne comme les « Pygmées », les Bantous et les Khoisans ont connu des interactions multiples (ex. migrations, échanges culturels et génétiques) avec d'autres groupes au cours des périodes passées (et encore actuellement). Ainsi, la diversité

crânienne observée en Afrique subsaharienne et particulièrement en Afrique centrale est le résultat de l'interaction entre plusieurs facteurs, notamment l'environnement local, les événements historiques, les migrations récentes et les relations étroites (échanges de biens ou gènes) entre les populations (ex. symbiose entre Pygmées et Bantous) (Campbell et Tishkoff, 2008; Excoffier et al., 1987; Franklin et al., 2010; Gomez et al., 2014; Weber et al., 2000).

2.1 Contexte Paléoclimatique de la fin du Pléistocène à l'Holocène en Afrique centrale

Des fluctuations climatiques marquent la période de la fin du Pléistocène et le début de l'Holocène, il y a de cela entre 200 000 ans BP et 12 000 BP et entraînent des répercussions sur l'ensemble de l'écosystème du continent africain (Battarbee et al., 2004; Hassan, 1997; Nicholson et Flohn, 1980). Entre autres, durant le Dernier Maximum Glaciaire (DMG), l'évènement climatique autour de 21 000 BP instaure un climat froid et des conditions d'aridité. Ce bouleversement climatique engendre des adaptations environnementales qui mènent à des variations régionales. En Afrique centrale, les conditions arides provoquent la fragmentation et la réduction des forêts tropicales équatoriales, ainsi que l'intensification des savanes et des prairies. Le désert du Sahara s'étend et devient une barrière environnementale, isolant le nord de l'Afrique du reste du continent. Face à l'aridité de l'environnement, les populations abandonnent le Sahara pour s'installer dans des milieux favorables pour la survie (Barham et Mitchell, 2008b; Jolly et al., 1998; Runge, 1996). Les vestiges archéologiques prouvent que durant cette période, certaines populations se sont installées dans un environnement de prairies au sud de l'Équateur, comme à Ishango et à Kalembe (Barham et Mitchell, 2008b). D'autres se sont réfugiées dans un environnement de savane, notamment dans l'abri-sous-roche Shum Laka, à la limite de la forêt tropicale (Barham et Mitchell, 2008; Cornelissen, 2002; Lavachery, 2001; Ribot, Orban et de Maret, 2001; Lipson *et la.*, 2020). Autour de 12 000 BP, la grande phase aride est interrompue par un réchauffement climatique global, mettant fin à la période géologique du Pléistocène et marquant le début de l'Holocène (Hassan, 1997; Hoelzmann et al., 2001; Nicholson et Flohn, 1980). L'adoucissement climatique et les conditions humides au début de l'Holocène incitent le repeuplement des régions précédemment abandonnées durant la période aride. Des populations de chasseurs-cueilleurs s'établissent dans les forêts tropicales de l'Afrique équatoriale, désormais un milieu propice (Cornelissen, 2002, 2013; Eggert, 1992; Runge, 1996).

Actuellement, l'Afrique centrale est caractérisée par un climat équatorial et tempéré chaud qui, dépendamment des régions (ex. variation d'altitude, température, humidité), se subdivise en six microclimats : forêt tropicale équatoriale humide, mousson équatoriale, savane équatoriale avec

été sec, savane équatoriale avec hiver sec, climat tempéré chaud avec un hiver sec et climat tempéré chaud et humide (Kottek et al., 2006) (figure 2.2).

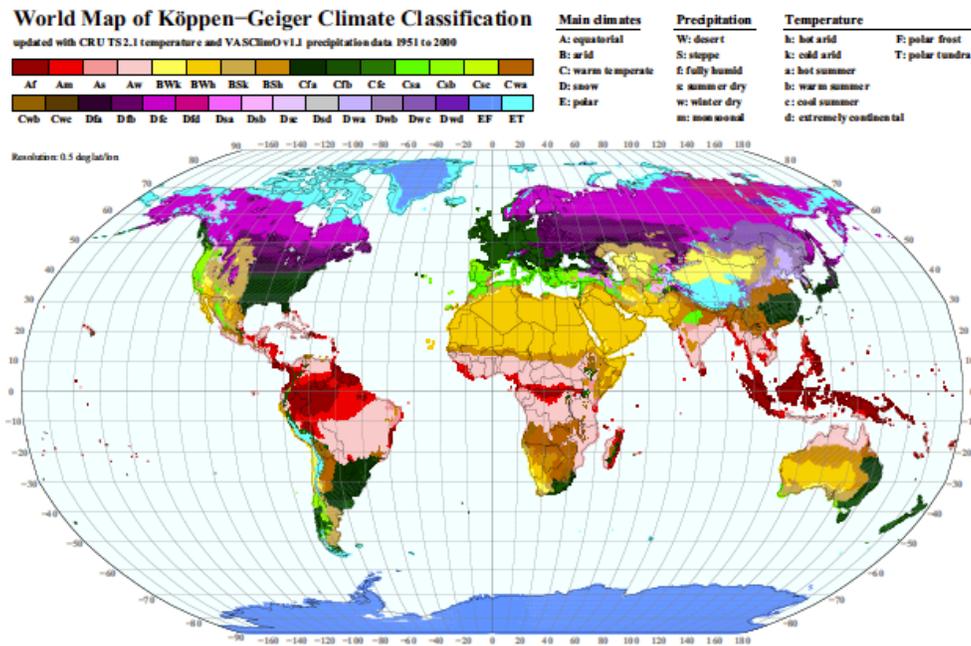


Figure 2.2 Carte mondiale de la classification du climat de Köppen-Geiger (Kottek et al., 2006).

2.2 Les premiers occupants de l’Afrique centrale

Les changements climatiques, à la fin du Pléistocène et durant l’Holocène, ont influencé l’adaptation économique et la distribution démographique des populations africaines, particulièrement les groupes chasseurs-cueilleurs d’Afrique centrale (Cornelissen, 2013; Hewlett, 2017; O’Connell, 1999). Une mobilité inhérente et une capacité d’exploiter de multiples niches écologiques permettent à ces derniers de s’adapter aux variations environnementales du Pléistocène et de l’Holocène (Cornelissen, 2013).

2.2.1 Le peuplement préhistorique de l’Afrique centrale : les chasseurs-cueilleurs

En raison de divers facteurs inter-reliés (ex. densité de la forêt tropicale, acidité des sols, répercussions environnementales sur la conservation, lacune des recherches en zone équatoriale), peu de vestiges archéologiques témoignent du passé de l’Afrique centrale (Barham et Mitchell, 2008a; Chevrier et al., 2018; Eggert, 2014; Oslisly, 2001). Les données génétiques sur le peuplement préhistorique de l’Afrique centrale sont d’abords recensés, suivie des données archéologiques.

2.2.1.1 Données génétiques

Il y a de cela 250 000 ans, les ancêtres des populations actuelles d’Afrique centrale formaient encore un groupe homogène de chasseurs-cueilleurs (Lipson et al., 2020; Mallick et al., 2016; Schlebusch et al., 2017). L’analyse des séquences d’ADN non-codantes et des séquences complètes d’ADN mitochondrial (ADNmt) de populations d’Afrique centrale indique que les ancêtres de ces chasseurs-cueilleurs, les « Pygmées »¹ se sont séparés des ancêtres des agriculteurs actuels, des locuteurs bantous, et des chasseurs-cueilleurs d’Afrique du Sud autour de 250 000 – 200 000 (Lipson et al., 2020 ; figure 2.3). La divergence des ancêtres des « Pygmées » d’une population ancestrale d’Afrique centrale s’est déroulée sur de longs intervalles de temps. Ainsi, une longue période d’isolement génétique entre les « Pygmées » et les populations avoisinantes d’Afrique centrale explique les différenciations phénotypiques, comme les différences de stature et les traits crâniens observables chez les populations contemporaines « Pygmées » (Cavalli-Sforza, 1986; Cornelissen, 2013; Quintana-Murci et al., 2008; Verdu et al., 2009). Les causes de cette scission démographique ne sont pas claires. Cependant Patin et al., (2009) soulignent que les changements climatiques amenés par la période interglaciaire sont un facteur déclencheur probable. Ensuite, les populations de chasseurs-cueilleurs (la population homogène « Pygmée ») d’Afrique centrale se sont fragmentés autour de 80 000 et 60 000 BP (Lipson et al., 2020 ; figure 2.3). Deux groupes émanent de cette séparation : les « Pygmées » de l’Est (Mbuti) et les « Pygmées » de l’Ouest, occupant deux régions géographiques distinctes (Batini et al., 2007, 2011;

¹ Nous reconnaissons la controverse liée au terme « Pygmée » (connotation négative). Il est employé, tel que cité par les auteurs. Toutefois, à partir du chapitre 4, nous référerons à notre échantillon « Pygmée » en utilisant le nom précis du groupe ethnique.

Cavalli-Sforza, 1986; Patin et al., 2009; Quintana-Murci et al., 2008; Verdu et al., 2009; Zhivotovsky et al., 2003). Une période d'isolement géographique et une adaptation différentielle à l'environnement de l'Afrique de l'Est et de l'Afrique de l'Ouest a engendré des différences physiques entre les deux groupes. Entre autres, les « Pygmées » de l'Est ont une plus petite stature que les « Pygmées » de l'Ouest (Froment, 1993). La période de transition de l'âge de pierre tardif (LSA) à l'âge du fer chevauchant la période proposée pour la séparation génétique entre les « Pygmées » est un événement qui pourrait avoir influé sur cette scission (Batini et al., 2011; Verdu et al., 2009).

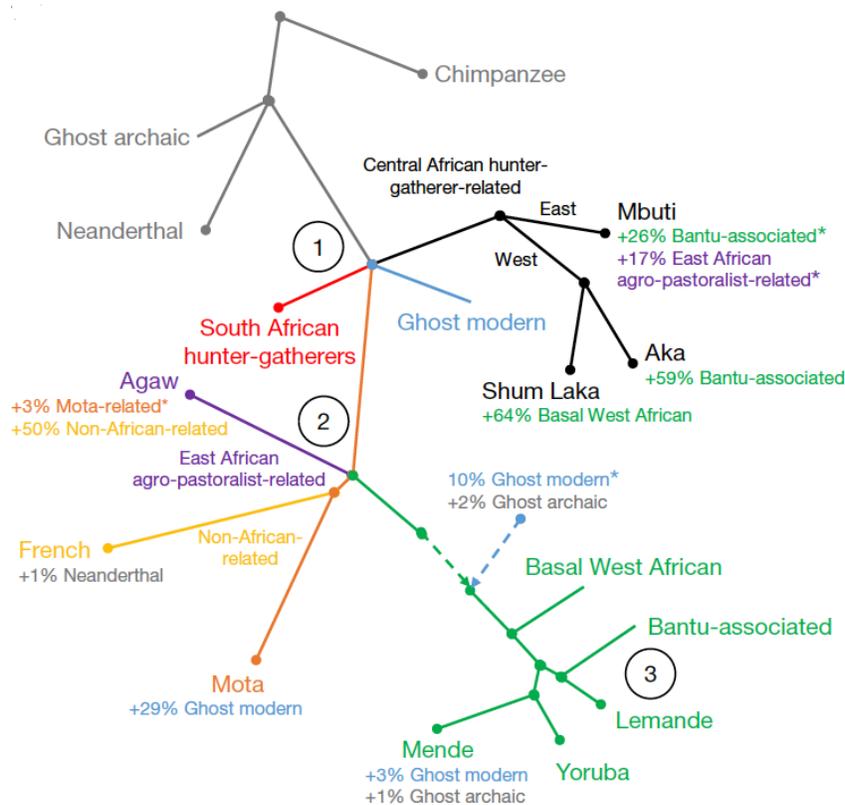


Figure 2.3 Scénario évolutif proposé pour l'origine des populations africaines. 1. Scission des populations africaines. 2. Divergence des populations à l'Est. 3. Expansion bantoue (Lipson et al., 2020, p. 4).

L'exploration continue du peuplement de l'Afrique centrale participe à l'éclaircissement de certains événements majeurs ayant participé à la diversification biologique humaine ancestrale et contemporaine. En l'occurrence, une hypothèse (Cavalli-Sforza, 1986) propose que les « Pygmées » sont une population en continuité génétique avec les populations non-pygmées à l'ouest de la forêt tropicale. Par rapport à cela, une analyse génomique (Lipson et al., 2020, figure

2.3) des populations de Shum Laka – datant approximativement entre 8 000 et 3 000 BP – a déterminé que les individus analysés sont en effet génétiquement proches des chasseurs-cueilleurs actuels en Afrique centre-ouest. De surcroît, les profils génétiques des quatre individus Shum Laka échantillonnés par Cavalli-Sforza (1986) sont différents de ceux des locuteurs des langues nigéro-congolaises actuels. Cela implique que les populations de langues bantoues actuelles à l’ouest du Cameroun ne sont pas descendantes de celle ayant autrefois occupé Shum Laka. Cependant, l’analyse paléogénétique n’a pas été appliquée sur toutes les sépultures et il n’est pas impossible que le site ait attiré de nombreux groupes différents, comme le suggèrent la culture matérielle et la diversité des rituels funéraires (Lavachery, 2001; Ribot et al., 2001). Lipson et al. (2020) précisent que leurs résultats ne soutiennent ni ne contredisent le rôle central de la région de Shum Laka dans les origines de l’expansion des populations de langues bantoues.

2.2.1.2 Données archéologiques

De manière générale, les sites préhistoriques en Afrique centrale reflètent le développement de deux traditions lithiques majeures au cours du Pléistocène moyen et récent. La première tradition, Lupembienne, assimilée au *Middle Stone Age* (MSA) se caractérise par l’adoption du débitage avec prédétermination et la présence de biface lancéolés (Clist, 1995). Des sites comme *Twin Rivers Kopje* en Zambie (Clark, 1971) et *Kinshasa plain* en R.D.C (Van Moorsel, 1968) témoignent de la présence de la tradition Lupembienne en Afrique centrale à partir d’environ 200 000 BP (Barham et Smart, 1996). Le *Late Stone Age* (LSA), qui succède au Lupemban à la fin du Pléistocène, se distingue par des outils bifaciaux microlithiques sur quartz, apparu autour de 20 000 et 25 000 BP (Cornelissen, 2013). Les traces de cette industrie microlithique sont trouvées à Ishango (Brooks et Smith, 1981) et à Shum Laka (Moeyerson et al., 1996).



Figure 2.4 Localisation de quelques sites archéologiques ayant livré des restes humains en Afrique centre-ouest pour les derniers 15 000 ans.

Situé au nord-ouest du Cameroun dans la région des *Grassfields*, le site de Shum Laka (figure 2.4) est particulièrement important pour la bioarchéologie africaine. Premièrement, ses restes humains (en bon état de conservation, bien que très variable) sont parmi les plus anciens en Afrique centre-ouest. La particularité du site, un abri-sous-roche, a probablement protégé les restes humains des facteurs externes. D'ailleurs, la majorité des sites archéologiques avec les restes humains les plus anciens en Afrique centrale ont été retrouvés dans des abris-sous-roche, tels que Iwo Eleru au Nigeria daté à $11\,200 \pm 200$ BP (Brothwell et Shaw, 1971) et Ntadi Yomba au Congo daté entre $7\,090 \pm 140$ BP et $1\,990 \pm 90$ BP (Neer et Lanfranchi, 1985). Deuxièmement, le site Shum Laka couvre une période d'occupation coïncidant avec la période de transition entre l'âge de pierre tardif et l'âge du fer, il y a de cela entre 6 000 et 3 000 ans; une période primordiale dans la reconstruction du peuplement récent de l'Afrique centrale (Lavachery et al., 1996; Ribot et al., 2001). Les fouilles archéologiques du site induisent deux phases d'inhumations. D'abord, la couche supérieure, cendreuse grise correspond à une phase récente, occupée entre 3 370 et 3 030 BP (nouvelle datation calibrée par radiocarbone (cal.); Lipson et al., 2020). Ensuite, la couche inférieure cendreuse d'ocre correspond à une phase ancienne, occupée entre 7 882 et 7 635 BP (cal.) (Lipson et al., 2020). Cette

ancienne couche du début de l'Holocène présente des changements technologiques et culturels considérables.

La présence d'une industrie de quartz microlithique à Shum Laka, qui semble être le résultat d'une fusion entre la technologie locale et les technologies microlithiques provenant du nord (Lavachery, 2001). À cause des détériorations climatiques entre 7 100 et 7 900 BP (Hassan, 1997), les populations occupant le Sahara et le Sahel se seraient déplacées vers le sud en s'installant dans la région des *Grassfields* (de Maret et al., 1987). Le contact entre les populations du nord et les populations locales a donc peut-être généré l'apparition d'une nouvelle industrie entre 7 150 ± 70 BP et 6 870 ± 80 BP sur le site de Shum Laka (de Maret et al., 1987; Lavachery, 2001). Conséquemment à ce mouvement de populations, un flux de gènes des populations sahariennes et sahéliennes vers les populations locales des *Grassfields* aurait eu lieu (Lipson et al., 2020). D'ailleurs, des traces de brassage génétique importantes sont détectées chez les groupes actuels au nord de l'Afrique de l'Ouest et au Sahel (Triska et al., 2015). De surcroît, ces populations sahariennes et sahéliennes ont potentiellement introduit à leur arrivée les langues bénoué-congolaises dans la région des *Grassfields*, qui se seraient diversifiées entre 5 000 et 4 000 BP en aboutissant au proto-bantou, la langue à l'origine de toutes les langues bantoues actuelles (Barham et Mitchell, 2008b). Face au niveau élevé de diversité biologique actuel observé en Afrique de l'Ouest, Lipson et al., (2020) proposent que de multiples populations très différenciées ont potentiellement occupé cette région par le passé.

2.3 Peuplement récent de l'Afrique centrale

De l'Holocène moyen à l'Holocène récent, des événements, comme l'expansion des populations de langues bantoues et l'accroissement de la sédentarisation durant l'âge du fer, contribuent à façonner la diversité biologique et culturelle actuelle en Afrique centrale.

2.3.1 L'expansion des populations de langue bantoue

Le terme *bantu* est composé de *ntu* qui signifie une personne et de *ba* un préfixe qui forme le pluriel du mot *ntu* et signifie des gens ou des êtres humains (de Maret, 2013). En Afrique centrale,

la majorité des peuples actuels sont des agriculteurs bantous qui parlent l'une des 500 langues bantoues. Les langues bantoues constituent le groupe linguistique le plus large en Afrique et font partie du sous-ensemble des langues bénoué-congolaises, une branche des langues nigéro-congolaises, le plus large phylum linguistique en Afrique (Nurse et Phillipson, 2003). Ces langues sont le résultat d'un long processus de différenciation à partir du proto-bantou (Bostoen, 2007, 2018; de Maret et Nsuka, 1977; de Maret, 2013; Rexová et al., 2006). Entre 5 000 et 3 000 BP, un groupe homogène parlant une langue bantoue se serait propagé du nord-ouest de la forêt tropicale dans la région nigéro-camerounaise, vers l'Afrique de l'Est, centrale et australe (Bostoen, 2018; de Maret, 2013; Phillipson, 1977; Vansina, 1995). Ce mouvement de population, l'expansion bantoue, est un événement démographique accompagné d'une diffusion des langues bantoues, des pratiques agricoles, des innovations technologiques, du sédentarisme et, plus tard, de la production métallurgique (Bostoen, 2007, 2018; Lavachery, 2001; Pakendorf et al., 2011; Patin et al., 2009).

2.3.1.1 Données paléoclimatiques

Les raisons principales derrière l'expansion bantoue sont encore débattues. Autour de 4 000 BP, des changements climatiques ont causé l'extension des savanes en périphérie de la forêt tropicale. Ce changement environnemental a probablement déclenché le déplacement des premières communautés bantoues vers la région Yaoundé au centre du Cameroun, qui s'est d'abord effectué à une faible vitesse. Par la suite, un événement climatique vers 2 500 BP a amorcé un second mouvement plus rapide des populations bantoues vers l'est et vers l'Afrique australe (Bostoen, 2018; Bostoen et al., 2015, 2015; Eggert, 1992; Lane, 2013; Runge, 1996; Russell et al., 2014). Durant ces déplacements, les groupes bantous ont traversé diverses zones climatiques et des niches écologiques variées, auxquelles ils ont adapté leur stratégie de subsistance.

2.3.1.2 Données linguistiques

L'ensemble des langues bantoues a une origine commune qui se situe dans les hauts plateaux des *Grassfields* à la frontière entre le Cameroun et le Nigeria (de Maret et Nsuka, 1977; Diamond et Bellwood, 2003; Greenberg, 1964; Heine, 1980; Heine et Nurse, 2000; Phillipson, 1977; Vansina, 1995). La région des *Grassfields* enregistre un niveau élevé de diversité

linguistique. Cela s'explique, par le fait que cette région est un lieu de contact entre les locuteurs de langues bantoues et les locuteurs de diverses langues bénoué-congolaises (Bastin et Piron, 1999; Grollemund et al., 2015). La reconstruction linguistique des langues bantoues démontre une lente fragmentation des locuteurs sur de petites distances, suivie d'une phase de dispersion rapide et à grande échelle (Schwartz, 1992). Selon les modèles linguistiques, les groupes bantous se sont d'abord lentement dirigés vers une région au centre du Gabon. Une fois au nord-est des villes actuelles de Kinshasa et de Bassaville, les groupes se seraient fractionnés : une branche a descendu le fleuve vers l'Atlantique, une autre branche l'a remonté, et le reste du groupe a continué son expansion vers le sud. À cet égard, les analyses lexicolinguistiques (Bastin et al., 1999) identifient quatre groupes de locuteurs bantous découpés en fonction de la région géographique occupée (figure 2.5). D'abord, deux groupes se situent au nord-ouest de l'Afrique centrale (zones A et B dans la figure 2.5). Ces derniers présentent une grande diversité linguistique, d'où l'hypothèse supportant l'origine des locuteurs bantous de la région des *Grassfields* (de Maret et Nsuka, 1977; Diamond et Bellwood, 2003; Greenberg, 1964; Heine, 1980; Heine et Nurse, 2000; Phillipson, 1977; Vansina, 1995). Puis les deux autres groupes occupent une plus grande superficie au centre-ouest (zones C, H, K et R dans la figure 2.5), ainsi qu'au sud-est de l'Afrique centrale (zones E, D, F, G, J, L, M, N, P et S dans la figure 2.5). Une frontière nord-sud, de l'Équateur à l'Afrique du Sud séparent les groupes centre-ouest des groupes sud-est. De par les nombreux regroupements linguistiques, des études (Bastin et Piron, 1999; Holden, 2002; de Maret, 2013) suggèrent que les groupes bantous à l'Est de cette frontière sont très fragmentés, et au sein desquels plusieurs sous-groupes peuvent exister (figure 2.5).

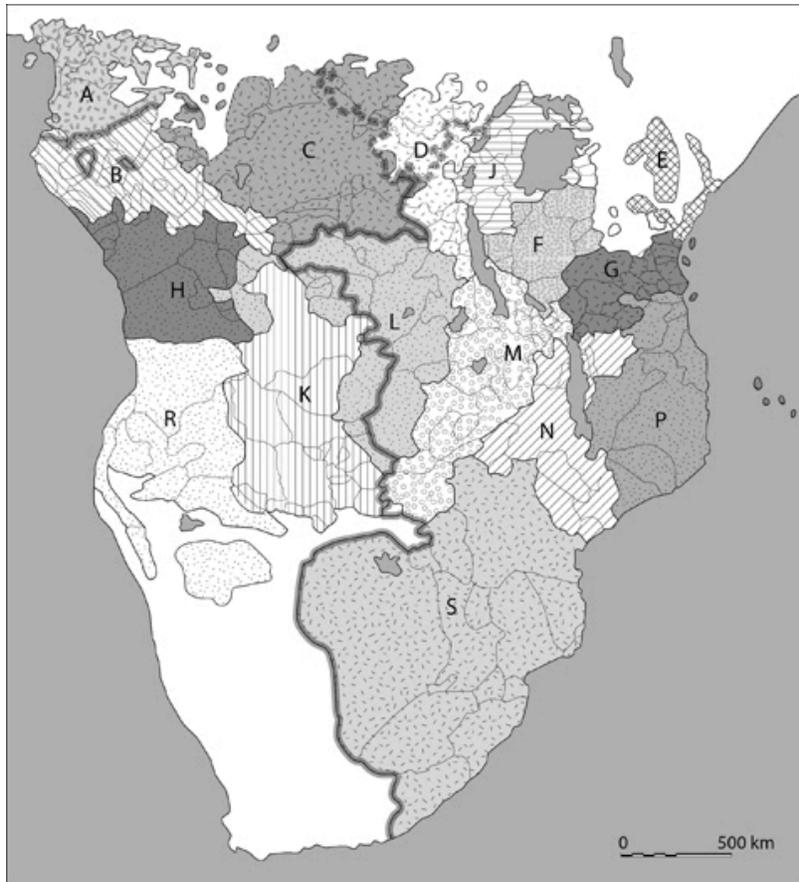


Figure 2.5 Répartition actuelle des langues bantoues (les lettres font référence à leur regroupement en 15 zones linguistiques en fonction de leurs similitudes). Les lignes en gras séparent le nord-ouest du reste et les langues bantoues ouest/centre des langues bantoues est/sud (de Maret, 2013, p. 2).

2.3.1.3 Données archéologiques

La chronologie de l'expansion bantoue est reconstruite en analysant les données linguistiques (voir ci-dessus) et les vestiges archéologiques. Toutefois, elle reste très hypothétique, car les vestiges ne peuvent donner d'indications précises sur l'appartenance linguistique (Bostoen, 2007; de Maret, 2013; Neumann et al., 2012; Phillipson, 1977). Cependant, la propagation des assemblages et des pratiques associées aux locuteurs bantous, comme la poterie, la sédentarisation et l'agriculture depuis l'Afrique centre-ouest indique que cette région est à l'origine de l'expansion des locuteurs bantous (Bostoen, 2007; de Maret et Nsuka, 1977; Phillipson, 2005; Vansina, 1995). Les diverses preuves matérielles étayent que les premières communautés bantoues ont migré lentement de la région des *Grassfields* vers la région de Yaoundé (sud-est du Cameroun). Puis, les groupes se sont déplacés à grande échelle, plus rapidement vers l'est et le sud du continent africain

(Bostoen, 2007, 2018; Bostoen et al., 2015, 2015; Eggert, 1992; Lavachery, 2001; de Maret, 2013; Phillipson, 1977; Schwartz, 1992).

2.3.1.4 Données génétiques

Les données génétiques (ex. Ansari et al., 2013; de Filippo et al., 2012; Li et al., 2014; Pakendorf et al., 2011; Schlebusch et al., 2017) proposent d'abord que le mouvement de populations de langues bantoues s'est effectué par vagues successives, soutenant ainsi les données linguistiques, archéologiques et paléoclimatiques. Elles suggèrent aussi que durant ces vagues de migrations, les groupes bantous sont rentrés en contact avec les populations locales, comme les chasseurs-cueilleurs de la forêt équatoriale.

Premièrement, les analyses du chromosome Y des locuteurs bantous actuels soutiennent qu'une expansion initiale ou première vague à partir du nord-ouest a été suivie d'une deuxième vague d'expansion, exclusivement vers l'Afrique de l'Est (Ansari et al., 2013). D'ailleurs, le signal génétique de la migration initiale s'atténue à cause des multiples vagues de migration et des contacts entre les divers groupes bantous (Bostoen, 2018; de Filippo et al., 2012). Deuxièmement, diverses études génétiques (Batini et al., 2011; Destro-Bisol et al., 2004; Pakendorf et al., 2011; Patin et al., 2009; Quintana-Murci et al., 2008; Tishkoff et al., 2009; Verdu et al., 2009) ont contribué à documenter les contacts entre les locuteurs bantous et les populations chasseurs-cueilleurs. Entre autres, elles ont révélé un flux asymétrique de gènes des « Pygmées » vers les ancêtres des populations agricoles. En effet, les analyses d'ADNmt (Batini et al., 2011; Destro-Bisol et al., 2004; Pakendorf et al., 2011; Patin et al., 2009; Quintana-Murci et al., 2008; Tishkoff et al., 2009; Verdu et al., 2009) ont confirmé que durant l'expansion bantoue, les hommes agriculteurs migrants se reproduisaient principalement avec les femmes locales chasseuses-cueilleuses. Cela s'expliquerait par une discrimination bantoue envers les « Pygmées » qui dissuadait les mariages entre les femmes bantoues et les hommes Pygmées. Inversement, les mariages entre les femmes « Pygmées » et les hommes bantous étaient moins contraints socialement. Étant donné que les communautés bantoues étaient patrilocales, ces mariages impliquaient un flux génétique « Pygmée » vers les non-pygmées (Cruciani et al., 2002; Destro-Bisol et al., 2004; Hammer et al., 2001; Verdu et al., 2009). Ce modèle socioculturel a amplifié le

flux génétique entre « Pygmées » et groupes bantous. En parallèle, les pressions sociales et les discriminations envers les « Pygmées » auraient conduit souvent à la dissolution des mariages suite auxquels les femmes « Pygmées » et leurs enfants retournaient dans leur communauté d'origine. Ce phénomène social aurait participé à l'augmentation d'un flux de gènes du chromosome Y des populations non-pygmées vers les populations « Pygmées ». Ainsi, ce dernier phénomène, en plus de l'isolement et de la dérive génétique, ont entraîné une diversification génétique supplémentaire des populations « Pygmées » d'Afrique centre-ouest (Batini et al., 2011).

2.3.2 L'Afrique centrale durant l'âge du fer

Avec la sédentarisation et la croissance démographique, les sociétés se sont organisées et centralisées pour mieux gérer les populations. En Afrique centrale, de nombreux sites archéologiques témoignent du passé des populations de l'âge du fer.

Au milieu des savanes sur les cours supérieures du fleuve Congo s'étend la dépression de l'Upemba, une plaine de près de 200 kilomètres de longueur. Plus précisément, cette dépression se situe dans la région centrale de la province du Katanga, au sud-est de la République Démocratique du Congo (de Maret, 1985). Elle a attiré une forte densité de population durant l'âge du fer, en raison d'une vaste étendue de terres fertiles, de lacs et des marais poissonneux (Barham et Mitchell, 2008a). Environ cinquante sites archéologiques sont recensés dans la dépression de l'Upemba, parmi lesquels six ont été partiellement fouillés : Sanga, Katoto, Malemba-Nkulu, Kamilamba et Katongo. Ces sites sont des cimetières et sont parmi les plus vastes sites funéraires connus au sud du Sahara. Ils nous permettent d'explorer le passé peu connu des populations de l'Afrique centrale, notamment du groupe ethnique Luba, possible descendant (de Maret, 1985, 1992, 1977, 1999).



Figure 2.6 Tombe 172 du cimetière Sanga de la période du Kissalien classique (de Maret, 1977, p. 5).

Les différences observées dans les pratiques funéraires au fil du temps ont conduit à l'établissement d'une chronologie d'occupation de l'ensemble des sites dans la dépression de l'Upemba. L'archéologue Pierre de Maret (1999) remarque que les traditions kamilambienne, kisalienne (figure 2.6) et kabambienne ont coexisté et se sont succédées jusqu'à l'époque actuelle (tableau 3.1). Avant l'établissement de cette chronologie des sites de la dépression de l'Upemba par de Maret (1999), Reefe (1981) avait proposé la période Luba récente allant de 1 700 AD à 1 900 AD, étant donné que la céramique et les rituels funéraires sont semblables à ceux des Luba actuels, suggérant ainsi une certaine continuité culturelle (Dlamini, 2014).

Tableau 2.1 Tableau récapitulatif des séquences chronologiques des phases archéologiques dans la dépression de l'Upemba (Dlamini, 2014,17).

Période	Chronologie	Référence
Kamilambien	600 – 700 AD	de Maret (1999)
Kisalien ancien	700 – 900 AD	de Maret (1999)
Kisalien classique	900 – 1200 AD	de Maret (1999)
Kabambien A	1200 – 1500 AD	de Maret (1999)
Kabambien B	1500 – 1700 AD	de Maret (1999)
Luba récent	1700 – 1900 AD	Reefe (1981)

L'occupation des sites de la dépression de l'Upemba suggère un déplacement nord-sud des premiers agriculteurs de l'âge du fer. En effet, tous les sites de la période kamilambienne (600 – 700 AD) se situent exclusivement au nord de la dépression (de Maret, 1992). Par la suite, les populations se sont dirigées graduellement vers le sud de la dépression, en s'établissant autour des lacs de la région du Katanga. Finalement, ces sociétés de l'âge du fer se sont transformées graduellement pour former l'Empire Luba vers 1 500 AD, l'un des royaumes les plus grands dans l'histoire de l'Afrique centrale (de Maret, 1999).

Actuellement, l'Afrique centrale est occupée par plusieurs groupes ethniques bantous agriculteurs, et des groupes chasseurs-cueilleurs, les « Pygmées ». En Afrique équatoriale, les groupes « Pygmées » sont composés des « Pygmées » de l'Ouest (Aka, Baka, Bakola) et des « Pygmées » de l'Est, appelés les Mbutis (Efe, Asua, Sua). Les « Pygmées » de l'Ouest habitent à l'ouest de la forêt tropicale centrafricaine, dans la région du bassin du Congo, tandis que les « Pygmées » de l'Est vivent à l'est de la ceinture centrafricaine près de la forêt tropicale de l'Ituri et du lac Victoria (Cavalli-Sforza, 1986; Diamond et Bellwood, 2003; Diamond, 1991; Hewlett, 2017; Patin et al., 2009). Les groupes agriculteurs quant à eux occupent l'ensemble du territoire de l'Afrique centrale (Bastin et al., 1999; Bostoen, 2018; de Maret et Nsuka, 1977; Grollemund et al., 2015; Holden, 2002; de Maret, 2013; Neumann et al., 2012; Pakendorf et al., 2011; Schwartz, 1992).

2.4 Problématique et questions de recherche

2.4.1 Problématique

L'Afrique centrale est une région qui présente un fort degré de variation biologique, en partie à cause de son histoire de peuplement complexe. Cette région présente donc un grand potentiel pour les études bioanthropologiques qui se penchent sur la variation phénotypique à travers le temps. Des études craniométriques antérieures (Franklin et al., 2010; Hiernaux, 1966; Hiernaux et al., 1992; Ribot, 2003, 2003, 2011) ont déjà tenté de comprendre la structure des populations dans la région de l'Afrique centrale, souvent à l'aide des approches de craniométrie linéaire (Hiernaux, 1966; Hiernaux et al., 1992; Ribot, 2003, 2003, 2011). Jusqu'à présent, très peu d'études de morphométrie géométrique ont été effectuées sur des collections ostéologiques centrafricaines récentes et archéologiques (ex. Crevecoeur et al., 2016; Franklin et al., 2010). Il est donc essentiel de pallier à cette lacune en appliquant la morphométrie géométrique 3D, permettant une amplification des informations biologiques et une visualisation détaillée de la variabilité morphologique. De plus, les collections ostéologiques fragmentées passées et actuelles méritent d'être réexaminées à la lumière des études soutenant l'utilisation de la morphologie de l'os temporal dans l'estimation des affinités biologiques.

D'un point de vue bioarchéologique, en s'intéressant d'abord à des populations actuelles historiquement et culturellement reliées d'Afrique centrale, la présente recherche explore la diversité biologique en analysant la morphologie soit de l'ensemble du crâne ou de l'os temporal avec les méthodes 3D. Par la suite, en se focalisant particulièrement sur la morphologie de l'os temporal, ce travail examine les possibles relations phylogénétiques entre les populations d'Afrique équatoriale au cours du temps, de l'âge de pierre tardif à la période contemporaine.

D'un point de vue méthodologique, cette recherche compare la nature des données provenant de l'ensemble du crâne aux données de l'os temporal afin d'évaluer le potentiel de cette structure anatomique (os temporal) dans l'estimation des relations phylogénétiques. De plus, ce mémoire vise à combler une lacune dans les données morphométriques, en appliquant pour la première fois des méthodes de morphométrie géométrique 3D sur des collections centre-africaines, souvent

fragmentaires (en collaboration avec un projet de l'IRScNB sur la virtualisation et retour des collections aux communautés).

2.4.2 Questions de recherche

Les questions de recherche sont regroupées en deux volets. Deux questions sont d'ordre bioarchéologique et tenteront d'explorer la diversité crânienne des échantillons récents et archéologiques. Le deuxième volet d'ordre méthodologique examinera la concordance ou la discordance entre divers jeux de données (crâne *versus* os temporal).

2.4.2.1 Volet bioarchéologique :

Question 1: Comment varie la morphologie du crâne en fonction de plusieurs variables qualitatives (sexe, groupe ethnique et climat) en Afrique centrale? Cette question permettra de faire un réexamen craniométrique avec des nouvelles techniques et de comparer les résultats avec celles obtenus à l'aide des techniques morphométriques 2D.

Question 2 : Les traits morphologiques entre les populations passées et les populations actuelles sont-ils différents ou similaires ? Cette question pourrait suggérer des changements ou des continuités au niveau des populations, sur plus de 6000 ans, incluant en particulier la période clé de la transition entre le LSA et l'âge du fer, phase possiblement contemporaine à l'expansion bantoue.

2.4.2.2 Volet méthodologique :

Question : Les résultats des analyses de la morphologie de l'os temporal sont-ils concordants ou discordants avec les résultats de la morphologie de l'ensemble du crâne ? Sachant que la morphologie de l'os temporal permet d'estimer les relations phylogénétiques de manière plus fiable que d'autres parties du crâne, cette question nous permettra d'aborder les rôles respectifs de la génétique et de l'environnement.

Chapitre 3 – Corpus à l'étude

L'étude suivante s'appuie sur un échantillon de 147 crânes adultes sans mandibules. Plus précisément, l'échantillon est composé, d'une part, de populations récentes (ou actuelles) ayant occupé l'Afrique de l'est et l'Afrique centrale durant les 19^{ème} – 20^{ème} siècles et de populations archéologiques de l'âge de pierre tardif et de l'âge du fer provenant, respectivement, du site de Shum Laka au Cameroun et de divers sites de la dépression de l'Upemba, en R.D.C (tableau 3.3). Les crânes sont conservés à l'Institut Royal des Sciences naturelles de Belgique (IRScNB) et à l'Université Libre de Bruxelles (ULB). Selon les documents disponibles jusqu'à présent (IRScNB), ils correspondent à des individus non identifiés.

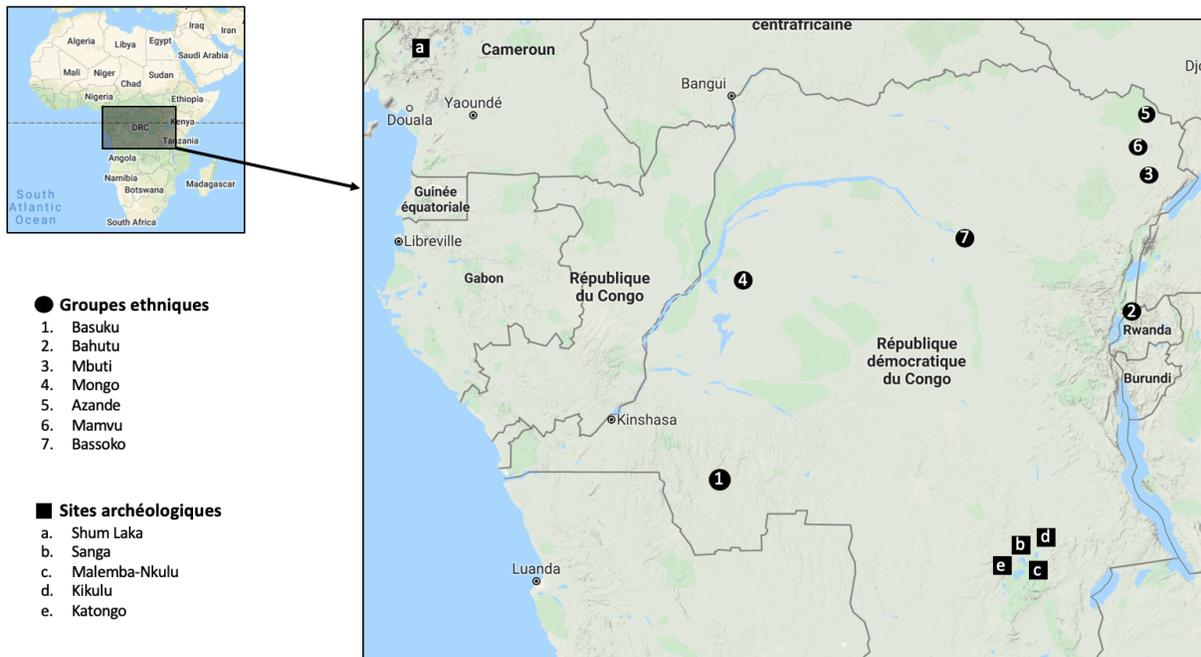


Figure 3.1 Localisation des populations modernes par affiliation ethnique et des populations passées par site archéologique (*Google maps, 2019*).

3.1 Populations récentes : les groupes ethniques

L'échantillon récent (n=136) est composé de sept groupes ethniques qui ont occupé la R.D.C. et le Rwanda durant les 19^{ème} – 20^{ème} siècles. Nous considérons que chaque groupe ethnique représente une population distincte. Cette décision a été prise en tenant compte des études

craniométriques antécédentes qui considèrent que les unités ethniques tendent à être génétiquement homogènes (Hiernaux, 1976; Ribot, 2003) à cause d'une forme d'endogamie au sein des groupes bantous (Hiernaux, 1976). Deux groupes de langues bantoues, les Basuku en R.D.C et les Bahutu au Rwanda représentent 85% de l'échantillon récent. Les cinq autres groupes ethniques, soit les Azande, Bassoko, Mamvu, Mongo et Mbuti représentent 15% de l'ensemble des individus actuels. Même si la taille des sous-échantillons est inégale, il a été jugé pertinent d'inclure divers groupes ethniques pour appréhender la diversité crânienne en Afrique centrale.

Tableau 3.1 Tableau des populations récentes retenues pour la présente étude.

Groupes ethniques	Individus	Région géographique	Affiliation linguistique	Classification climatique Köppen-Geiger (Kottek et al., 2006)	Sources
Basuku ou Suku	30 hommes 32 femmes	Territoire Feshi dans la région Kwango au sud-ouest de la R.D.C	Kordofanienne – famille nigéro-congolaise	Aw : climat de savane équatoriale avec hiver sec $T_{\min} \geq +18^{\circ}\text{C}$ $P_{\min} < 60\text{mm}$ durant l'hiver	(Ginste, 1946)
(Ba)-Hutu	9 femmes	Île du Kivu sur le territoire Kissenyi	Kordofanienne – famille nigéro-congolaise	Cf : climat tempéré chaud et humide $-3^{\circ}\text{C} < T_{\min} < +18^{\circ}\text{C}$	(Brabant, 1963; archives citées dans Ribot, 2003)
	20 hommes 24 femmes	Grotte volcanique proche de la ville Ruhengeri			
« Pygmées », Bambuti ou Mbuti	1 homme 2 femmes	Territoire de la province Ituri, au nord-est de la R.D.C	Kordofanienne – famille nigéro-congolaise	Am : climat de savane équatoriale avec mousson $T_{\min} \geq +18^{\circ}\text{C}$ $P_{\text{ann}} \geq 25 (100-P_{\min})$	(Cavalli-Sforza, 1986; Hart et Hart, 1986; Ribot, 2011)
Mongo	2 hommes 3 femmes	Territoire Bafele dans la province de l'Équateur en R.D.C	Bénoué-congolaise – famille nigéro-congolaise	Af : climat de savane équatoriale très humide $T_{\min} \geq +18^{\circ}\text{C}$ $P_{\min} \geq 60 \text{ mm}$	(Murdock, 1967)
Azande	4 hommes 1 femme	Région de l'Uele, dans la Province Orientale au nord-est de la R.D.C.	Kordofanienne – famille nigéro-congolaise	Aw : climat de savane équatoriale avec hiver sec $T_{\min} \geq +18^{\circ}\text{C}$ $P_{\min} < 60 \text{ mm}$ durant l'hiver	(de Calonne, 1921; Evans-Pritchard et Gillies, 1976).
Mamvu ou Momvu	4 hommes 1 femme	Région de l'Uele, sur le territoire Watsa au nord-est de la R.D.C.	Kordofanienne – famille nigéro-congolaise	Am : climat de savane équatoriale avec mousson $T_{\min} \geq +18^{\circ}\text{C}$ $P_{\text{ann}} \geq 25 (100-P_{\min})$	(de Calonne, 1921)
Bassoko	2 hommes 1 femme	Région géographique Kisangani dans la R.D.C.	Kordofanienne – famille nigéro-congolaise	Af : climat de savane équatoriale très humide $T_{\min} \geq +18^{\circ}\text{C}$ $P_{\min} \geq 60 \text{ mm}$	(Murdock, 1967)

T = température, T_{\min} = température minimale, T_{\max} = température maximale, P_{\min} = précipitation minimale, P_{ann} précipitation annuelle

3.2 Populations passées : les sites archéologiques

L'échantillon passé est composé d'individus provenant de sites archéologiques centrafricains de l'âge de pierre tardif et de l'âge du fer. Au total, 11 os temporaux (n=11) ont été sélectionnés pour faire partie de cette étude. La collection ostéologique de Shum Laka est entreposée à l'IRScNB et les collections ostéologiques de la dépression de l'Upemba, sont conservées à l'ULB.

3.2.1 Shum Laka

Les deux individus retenus pour cette étude sont des femmes adultes 6/SE III et 6/SE IV (figures 3.2 et 3.3) trouvées dans l'unité six de la phase d'inhumation récente (3 370 – 3 030 BP; Lipson et al., 2020) et plus précisément leurs os temporaux, sont les mieux préservés.



Figure 3.2 Les os temporaux gauches des individus 6/SE III (à gauche) et 6/SEIV (à droite).

3.2.2 Dépression de l'Upemba

La dépression de l'Upemba se situe dans la région centrale de la province du Katanga, au sud-est de la République Démocratique du Congo (figure 3.4). Six sites archéologiques de l'âge du fer ont été fouillés dans cette région. Les neufs individus dont les os temporaux sont retenus pour l'étude proviennent de quatre sites fouillés durant le 20^{ème} siècle: Sanga, Katanga, Malemba-Nkulu et Kikulu.

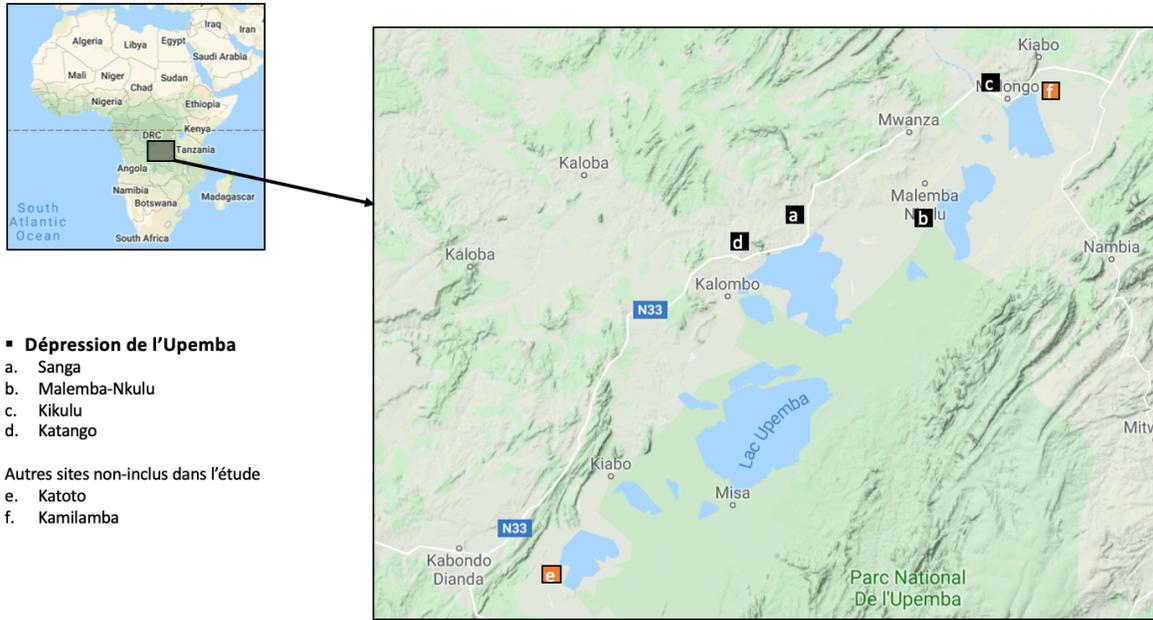


Figure 3.3 Distribution des sites archéologiques de la dépression de l'Upemba, incluant Katoto et Kamilamba (Google maps, 2019).

Tableau 3.2 Tableau des individus provenant de la dépression de l'Upemba, selon la période chronologique et la datation C¹⁴ des restes humains.

Site	Individus	Période chronologique	Datation carbone 14
Sanga	SGA_T18	Kissalien classique	1240 ± 120 BP
	SGA_T172	Kissalien classique	770 ± 95 BP
Malemba-Nkulu	MAK_T1	Kabambien	-
	MAK_T19	Kabambien B	100.1 ± 0.5 BP
	MAK_T35	Kabambien B	860 ± 55 BP
Kikulu	KUL_T1	Luba récent	100.8 ± 1.2 BP
	KUL_T7	Kissalien	-
	KUL_T14	Kissalien classique	1295 ± 45 BP
Katongo	KTG_T3	Kabambien B	-

Tableau 3.3 Tableau récapitulatif des populations récentes et passées retenues pour la présente étude.

Échantillons	Région géographique	Pays/État actuel	Période chronologique	Affiliation ethnique/site archéologique	Nombre d'individus	Lieux d'accès aux collections
Populations passées	Afrique de l'Ouest	Cameroun	6 000 BP à 3 000 BP (Transition de l'âge de pierre tardif à l'âge du fer)	Shum Laka	2	IRScNB
	Malemba-Nkulu	3	ULB			
	Kikulu	3	ULB			
	Populations récentes	Afrique centrale	R.D.C	Entre 1 800 et 1 900 AD.	Basuku	64
Azande					5	IRScNB
Mamvu					5	IRScNB
Mongo					5	IRScNB
Bassoko					3	IRScNB
Mbuti					3	IRScNB
Afrique de l'Est		Rwanda		Bahutu	58	IRScNB

Chapitre 4 – Méthodes

L'organigramme suivant (figure 4.1) est une représentation visuelle de la structure méthodologique suivie pour la réalisation de ce travail.

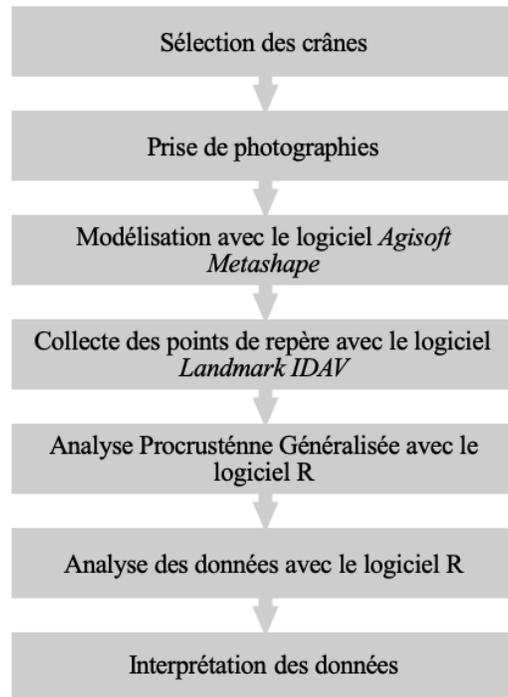


Figure 4.1 Organigramme de la méthodologie suivie pour ce travail.

4.1 Méthodologie de la sélection de l'échantillon

4.1.1 Sélection des crânes adultes

La sélection des crânes adultes a été effectuée en observant l'éruption de la troisième molaire selon la charte du développement dentaire de Ubelaker (1999). Dans les cas où la troisième molaire n'est pas observable, les crânes ont été sélectionnés en examinant le degré de fusion des sutures crâniennes selon la méthode de P. Walker dans Buikstra et Ubelaker (1994).

4.1.2 Détermination du sexe

Le sexe de 136 individus de notre échantillon récent déterminé à l'aide de la méthode de Ferembach et al., (1980) a été comparé à des données antérieures (n = 136) (Ribot, 2003). Plus de 85% des crânes (sexe déterminé par Y. Ghalem) correspondent au sexe déterminé par Ribot (2003). De par sa fiabilité, la méthode couramment utilisée dans la détermination du sexe est celle de Buikstra et Ubelaker (1994). Cependant, dans le cadre de l'étude suivante, la méthode de Ferembach et al., (1980) basée sur des traits macroscopiques a été retenue pour déterminer le sexe des crânes, parce qu'elle tient compte de la variation morphologie inter-populationnelle en Afrique subsaharienne (voir le tableau A1 dans l'annexe I pour les traits observés). Selon Ferembach et al., (1980), les traits dimorphiques varient d'une population à une autre. Par exemple, l'inclinaison de l'os frontal est un trait dimorphique souvent observé chez les populations européennes, cependant les populations africaines ont un os frontal à tendance prédominante ronde, pour les hommes tout comme pour les femmes. Donc certains traits morphologiques couramment utilisés dans la détermination du sexe de Buikstra et Ubelaker (1994) ne répondent pas aux besoins de l'étude suivante.

4.2 Méthode d'analyse de la morphologie crânienne

4.2.2 Morphométrie géométrique

La morphométrie géométrique est une méthode d'analyse statistique quantitative qui permet de comparer les formes à l'aide de coordonnées cartésiennes bi- ou tridimensionnelles (2D ou 3D), aussi appelées des points de repère, des points anatomiques ou des *landmarks* (Mitteroecker et Gunz, 2009). En morphométrie géométrique, les objets de comparaison sont les configurations de *landmarks* – l'ensemble des points anatomiques pour un individu donné – qui ont toutes un nombre similaire de points anatomiques. Un point anatomique seul, n'est pas un objet de comparaison, étant donné qu'il ne satisfait pas à la définition d'une forme géométrique (Slice, 2005). La comparaison des formes se fait donc entre les configurations *landmarks* et non pas entre les points de repère analysés séparément. Comme les configurations de points de repère présentent une variation inter-individuelle dans leur position, leur orientation et leur échelle (taille), ils doivent subir une transformation géométrique avant de procéder à une comparaison morphologique (voir

la section 4.2.2). Contrairement aux méthodes conventionnelles en morphométrie qui utilisent des variables prédéterminées pour la prise des mesures, en morphométrie géométrique, les variables peuvent ne pas être sélectionnées *a priori*. En effet, suite à la transformation des données, seules les différences de la forme sont conservées par les nouvelles configurations (aussi appelées données de conformation) et sont statistiquement analysées pour faire ressortir les variables importantes. Ces variables sont identifiées grâce à des outils analytiques et à des outils de visualisation du changement morphologique (voir section 4.5) (Adams et al., 2004; Bookstein, 1992; Mitteroecker et Gunz, 2009; Slice, 2005).

4.2.2.1 L'approche *landmark*

En morphométrie géométrique, diverses approches existent pour extraire l'information relative à la forme : par contours (*outline methods*), par surfaces (*patch methods*) et par points de repère ou points anatomiques (*landmark methods*) (Mitteroecker et Gunz, 2009; Zelditch et al., 2004) (figure 4.2).

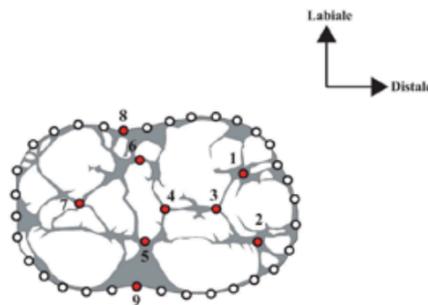


Figure 4.2 Une molaire en vue occlusale. Les points rouges sont des points de repère homologues (l'approche *landmark*). Les points blancs sont des contours (l'approche *outline*) (Cucchi et Evin, 2015, p. 199).

Pour les besoins de l'étude suivante, l'approche par *landmark* a été sélectionnée. L'approche *landmark* consiste à enregistrer des coordonnées cartésiennes 2D ou 3D sur la surface d'intérêt. Les points de repère sont des *loci* – points ou lieux géométriques – avec un nom (ex. Bregma, porion, astérion, etc.) et un emplacement précis dans l'espace. Les points anatomiques « ... *are discrete anatomical loci that can be recognized as the same loci in all specimens in the study.* »

(Zelditch et al., 2004, p. 23), c'est-à-dire que les *landmarks* sont homologues et où chaque point de repère doit être présent sur chaque individu de l'échantillon (Bookstein, 1992; Mitteroecker et Gunz, 2009). Les points de repère sont choisis préalablement à la collecte de données et doivent refléter du mieux possible la région anatomique à l'étude (Bookstein, 1992). Dans le cas où les points sont manquants, à cause de l'absence ou l'endommagement d'une région anatomique, le chercheur peut supprimer les points de repère pour tous les individus ou supprimer l'individu de l'échantillon. Cependant, avec le développement des méthodes statistiques reliées à la morphométrie géométrique, il est possible d'estimer les points de repère manquants avec diverses fonctions intégrées au logiciel d'analyse statistique R (Adams et al., 2004; Mitteroecker et Gunz, 2009).

4.2.2.2 Méthode de superimposition : Analyse Procrustéenne Généralisée

Une fois les coordonnées (3D ou 2D) brutes extraites, l'étape suivante consiste à uniformiser les configurations, en modifiant l'information relative à la position, la taille et l'orientation de la forme avec une Analyse Procrustéenne Généralisée (*Generalized Procrustes Analysis, GPA*). En morphométrie géométrique, plusieurs méthodes de transformation géométrique ou de *superimposition* sont disponibles afin d'éliminer la variation due à la position, la taille et l'orientation, en conservant seulement les effets dus à la forme. Les méthodes divergent dans les étapes du traitement des données (translation, rotation et mise à l'échelle) et dans les critères géométriques du traitement des données (Bookstein, 1992). Dans le cadre de cette étude, une Analyse Procruste Généralisée ou analyse procrustéenne générale a été retenue, car elle est préconisée par les experts en morphométrie géométrique en raison de sa fiabilité dans les études biologiques (Adams et al., 2004; Mitteroecker et Gunz, 2009; Slice, 2005). Lors d'une analyse procrustéenne généralisée « *Configurations of landmarks are manipulated using the three operations (translation, rotation, scaling) that do not alter shape. These operations are used in a manner that removes all differences that are not shape differences* » (Zelditch et al., 2004, p. 117). Cette méthode superpose les configurations des points de repère de tous les individus dans un espace référentiel commun en supprimant à la fois les effets de position, de taille et d'orientation (Adams et al., 2004; Zelditch et al., 2004). Trois étapes sont nécessaires pour minimiser les différences entre les configurations, sans modifier la forme (figure 4.3). Premièrement, grâce à une

translation, les configurations de *landmarks* sont centrées à l'origine, soit au centroïde afin de supprimer les effets de position. Le centroïde est la moyenne des coordonnées des points homologues de toutes les configurations. Deuxièmement, les configurations sont normalisées, c'est-à-dire qu'elles sont mises à l'échelle afin de partager la même taille centroïde. Cette étape supprime les effets de taille, en conservant les proportions des objets. Finalement, les configurations sont alignées sur leur centroïde avec une rotation. Cette étape supprime les effets de rotation et minimise les différences entre tous les objets (Cucchi et Evin, 2015, p. 201). Suite à cette superposition, les nouvelles coordonnées sont utilisées à des fins d'analyses statistiques. Pour la présente étude, toutes ces étapes ont été effectuées sur le logiciel d'analyse statistique RStudio (RStudio Team, 2019) et en faisant usage de la librairie geomorph version 3.2.1 (Adams et al., 2019).

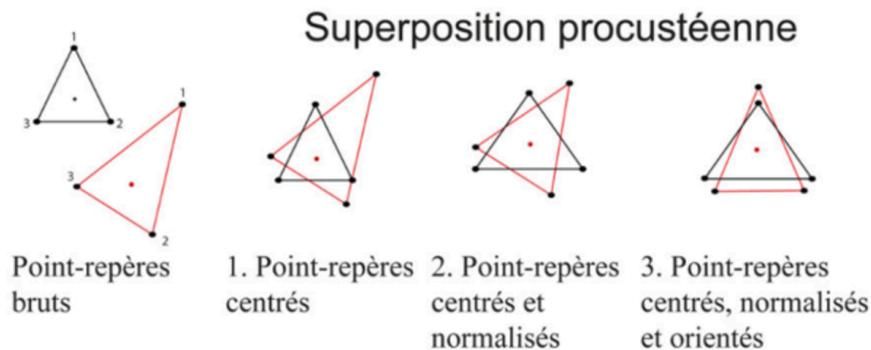


Figure 4.3 Les étapes d'une superposition procrustéenne : 1. Translation, 2. Mise à l'échelle, 3. Rotation (Cucchi et Evin, 2015, p. 201).

4.3 Acquisition des données crâniennes

La modélisation tridimensionnelle des crânes a été privilégiée pour l'application des méthodes de morphométrie géométrique, car elle apporte une fiabilité considérable dans l'extraction des points de repère. D'autant plus, la modélisation des crânes s'avère particulièrement utile lorsque les collections ostéologiques ne sont pas accessibles en permanence. Plus concrètement, si des erreurs se produisent lors de la collecte des données brutes, le chercheur peut toujours modifier et/ou ajouter des points de repère sur les crânes virtuels (3D), sans avoir besoin de manipuler physiquement les crânes. De plus, les modèles 3D sont conservés par le chercheur et peuvent être utilisés dans des études ultérieures (Mitteroecker et Gunz, 2009).

4.3.1 Modélisation des crânes par photogrammétrie

La photogrammétrie est une technique de modélisation qui permet de déterminer les dimensions et la forme des objets à partir de photographies. Pour produire un modèle scientifiquement admissible, il est recommandé de prendre des photographies à une fréquence d'angle de 10 à 30 degrés de l'ensemble de la surface et sous différents angles de vues : latéral, inférieur, antérieur et postérieur (Westoby et al., 2012). La photogrammétrie est une technique de modélisation connue pour sa simplicité (prise de photographies) et par la flexibilité de l'environnement de travail offert au chercheur. D'ailleurs, les principaux avantages de cette technique sont la rapidité du traitement des données brutes et de leur transfert (Baltsavias, 1999; Katz et Friess, 2014; Westoby et al., 2012). Cela étant dit, la critique principale face à cette technique est au niveau du processus semi-automatique de la collecte de l'information, qui risque d'induire des erreurs (Katz et Friess, 2014). Cependant, avec un protocole fiable, respectant les principes théoriques de la photogrammétrie et un opérateur compétent, Katz et Friess (2014) démontrent que la différence entre le maillage des modèles acquis par un scanner de surface et par la photogrammétrie est négligeable. Les estimations des surfaces calculées à partir des modèles produits avec la photogrammétrie sont légèrement plus grandes par rapport aux surfaces effectuées par scanner surfacique, par contre, les écarts moyens des coordonnées des points anatomiques enregistrés sur les modèles de photogrammétrie se situent dans la marge d'erreur acceptée en ostéométrie, qui est de 1 à 2 mm, et rend l'utilisation de cette technique acceptable dans le cadre d'une recherche morphométrique.

4.3.2 Protocole de la modélisation avec la photogrammétrie

Avant d'entreprendre la collecte de données, une étude comparative entre deux techniques de synthèse d'images tridimensionnelle, le scanner de surface et la photogrammétrie, a été complétée par Y. Ghalem, afin de déterminer la technique la plus appropriée pour cette étude. Six crânes ont été modélisés au département d'anthropologie de l'Université de Montréal avec le scanner de surface *Nextengine* (modèle 2020i), au laboratoire d'Écomorphologie et de Paléoanthropologie. Ces mêmes crânes ont ensuite été modélisés avec la photogrammétrie dans le

laboratoire de Bioarchéologie humaine (département d'anthropologie de l'Université de Montréal). Puis, des points anatomiques (n=27) ont été déposés à trois reprises par le chercheur (Y. Ghalem) sur les 12 crânes avec une semaine d'intervalle entre chaque collecte. Le but de cette étude pilote étant non seulement de tester la qualité des modèles, la précision et la répétitivité du dépôt des points de repère, mais aussi d'évaluer le temps de réalisation et la taille des fichiers générés par les deux techniques de modélisation. Les résultats démontrent que les points de repère enregistrés sur les modèles par photogrammétrie et par scanner ont en moyenne ± 2 mm d'écart, respectant la marge d'erreur acceptée en ostéométrie. Bien que la photogrammétrie soit un processus semi-automatique, le temps de réalisation est court comparativement au processus automatique d'un scanner surfacique : le processus total par photogrammétrie dure en moyenne une heure et demie, alors que le processus total d'un scanner dure environ deux heures et demie. D'autant plus, les modèles par photogrammétrie ont été, dans la plupart des cas, réussis dès la première tentative, contrairement aux modèles produits par le scanner *Nextengine* où souvent deux tentatives et plus étaient nécessaires. Tenant compte des conclusions concordantes avec l'étude de Katz et Friess (2014), il a été jugé approprié de choisir la photogrammétrie pour modéliser les crânes.

Le protocole déterminé consiste en la prise de 150 photographies sous cinq angles de vue différents, antérieur, postérieur, inférieur, latéral gauche et latéral droit, à une fréquence de 12 degrés pour chaque angle de vue. Les photographies ont été prises à l'aide d'un appareil photographique numérique Canon EOS 600D parallèlement à la surface des crânes. L'environnement dans lequel les photographies ont été prises a été développé par l'Institut Royal des Sciences naturelles de Belgique (figure 4.4) aux fins de modélisations par photogrammétrie. La prise de photographies a été effectuée avec un système automatique (figure 4.4) avec la collaboration de P. Semal, curateur des collections et du technicien de laboratoire.

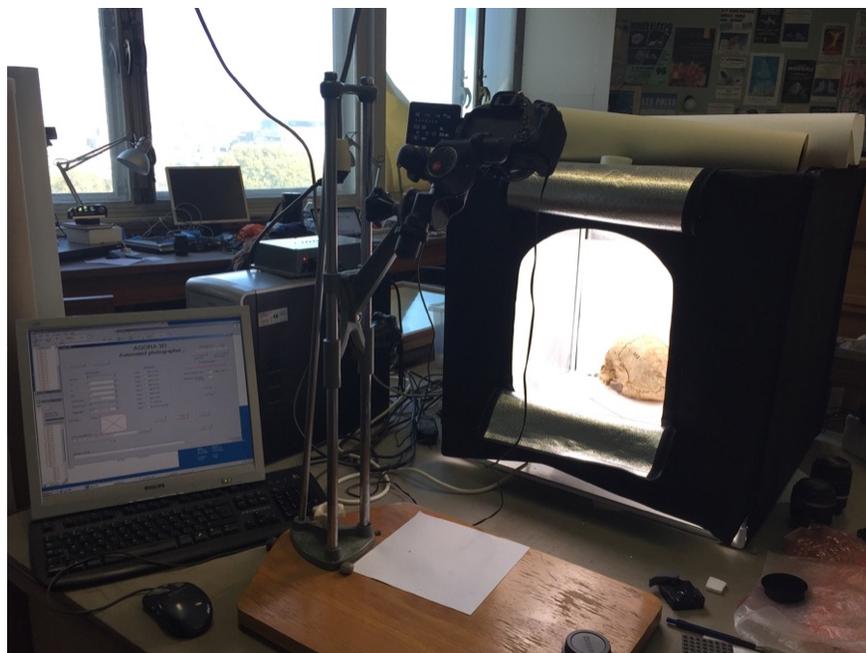


Figure 4.4 Environnement pour la photogrammétrie à l'IRScNB (Photographie : Y.G).

Par la suite, les photographies ont été importées vers un logiciel de traitement d'images *Agisoft PhotoScan* (*Agisoft PhotoScan*, 2006) disponible dans le laboratoire de Bioarchéologie humaine. Des algorithmes pour le traitement d'images détectent les points homologues, c'est-à-dire des points semblables qui se retrouvent sur différentes photographies, mesurent les distances entre ces points homologues et déterminent leur position dans l'espace par rapport à l'ensemble des points. Ce processus génère un nuage de points dense (*tie points*) par corrélation d'images, suivi d'un modèle 3D (*mesh*) et de sa texture (figure 4.5). L'étape finale, possible uniquement avec la version professionnelle du logiciel *Agisoft PhotoScan professionnel*, est l'ajout d'une échelle de mesure (*scale bar*) (Baltsavias, 1999; Katz et Friess, 2014; Westoby et al., 2012).

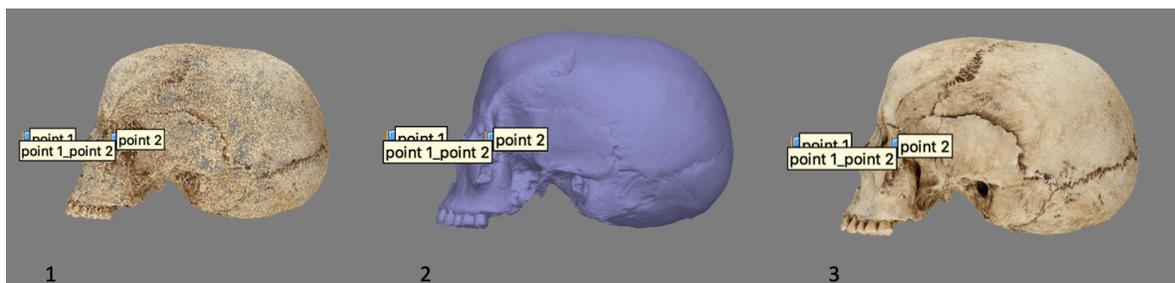


Figure 4.5 Les étapes de modélisation via *Agisoft PhotoScan* de l'individu Bahutu AF2.570. 1. *Tie points*, 2. *Mesh* 3. Modèle final avec texture.

4.4 Collecte des points de repère

Les points anatomiques tridimensionnels ont été collectés avec le logiciel *Landmark IDAV* (*IDAV: Evolutionary Morphing*, 2005).

L'erreur intra-observateur a été testée sur des crânes entreposés au laboratoire de bioarchéologie humaine de l'Université de Montréal durant l'été 2018. Des points de repère (n=27) ont été déposés sur 10 crânes à trois reprises, sur un intervalle de trois semaines. Les valeurs moyennes d'écart-type des points indiquent que l'erreur intra-observateur se situe en dessous de la marge d'erreur acceptable de 1-2 mm.

Pour l'étude de la morphologie de l'ensemble du crâne (figure 4.5), les *landmarks* (n=68) ont été sélectionnés selon les travaux de Franklin *et al.*(2010), Harvati et Weaver (2006) et Bass (2005).

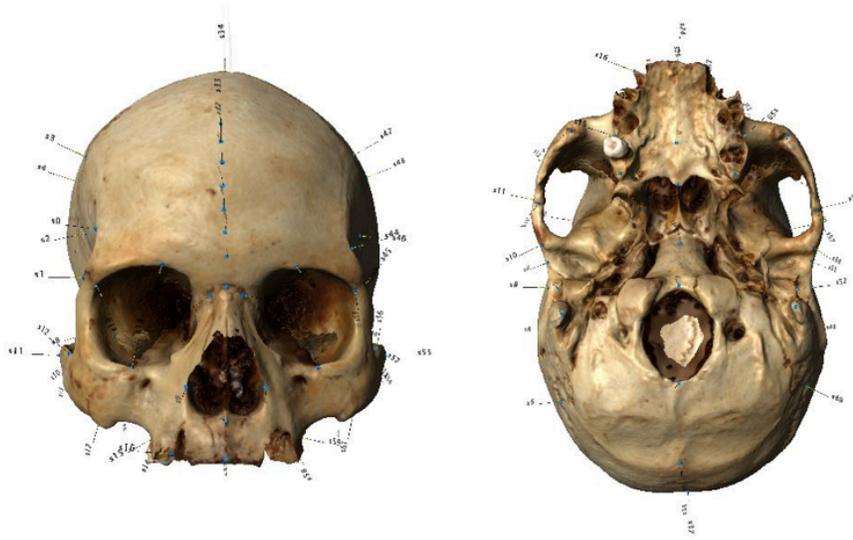


Figure 4.6 Collecte des *landmark* sur l'ensemble du crâne avec le logiciel *Landmark IDAV*. Individu Azande AF52.24.

Pour l'étude de la morphologie de l'os temporal (figure 4.6), les points de repère (n=18) ont été déterminés selon les études de Harvati et Weaver (2006) et Smith *et al.*, (2007). Tous les points de repère et leurs définitions sont disponibles dans l'annexe III.



Figure 4.7 Collecte des *landmark* sur l'os temporal gauche avec le logiciel *Landmark IDAV*. Individu MAK_T35S.

4.4.1 Points de repère manquants

Étant donné que l'analyse en morphométrie géométrique nécessite que tous les individus aient les mêmes configurations de coordonnées, les individus avec des points manquants requièrent des traitements additionnels (Adams et Otárola-Castillo, 2013). Les coordonnées des points manquants ont été estimées sur RStudio (RStudio Team, 2019) avec les bibliothèques *geomorph* (Adams et al., 2019) et *Morpho* (Schlager et al., 2019). Lorsqu'un point manquant est bilatéral et que son point homologue bilatéral est présent, la fonction « *fixLMmirror* » de la librairie *Morpho* (Schlager et al., 2019) a été utilisée. Lorsqu'un point manquant est unilatéral (sur l'axe longitudinal), la fonction « *estimate.missing* » de la librairie *geomorph* (Adams et al., 2019) a été utilisée. Une fois que tous les points de repère manquants ont été estimés, une Analyse Procruste Généralisée a été appliquée sur les configurations de l'ensemble du crâne et les configurations de l'os temporal.

4.5 Analyse des données

Suite à la GPA, les bibliothèques *geomorph* version 3.2.1 (Adams et al., 2019), *Morpho* version 2.7 (Schlager et al., 2019) et *Shapes* version 1.2.5. (Dryden, 2019) ont été utilisées pour effectuer les analyses statistiques sur RStudio (RStudio Team, 2019).

La taille des crânes est explorée séparément des variables de la forme. Puisqu'elle est indépendante par rapport au changement de forme, la taille centroïde, qui est la somme de la racine carrée des distances de chaque point de repère par rapport au centre de la forme (Zelditch et al., 2004, p. 56), est utilisée comme variable de taille. Ainsi, les différences de tailles et de formes entre les groupes ont été testées à l'aide d'une analyse de variance. Le test paramétrique *t* de Student (2 groupes, $n > 30$), les tests non paramétriques Kruskal-Wallis (3 groupes et plus, $n < 30$) et U de Mann-Whitney (2 groupes, $n < 30$) ont été conduits sur les variables de tailles et/ou de formes issues de l'analyse procrustéenne afin de tester la significativité statistique de la variation entre les groupes. La variation dans l'échantillon a été examinée à l'aide d'une analyse en composantes principales (section 4.5.1) et la variation de la forme a été visualisée le long des deux premières principales composantes principales (section 4.5.3). Les différences morphologiques entre les groupes ont été explorées avec une analyse des variables canoniques. Les distances de Mahalanobis ont été utilisées pour construire un cladogramme (section figure 4.5.2) et sont aussi utilisées pour analyser les différences morphologiques entre les groupes. Aussi, les distances procrustéennes ont été utilisées pour évaluer les différences/similarités morphologiques entre les individus. Finalement, le degré de corrélation entre la variation de la morphologie de l'ensemble du crâne, et la variation de la morphologie de l'os temporal a été testé avec la régression des Moindres Carrés Partiels à deux blocs (2B-PLS) (section 4.5.4).

4.5.1 Analyse en composantes principales

Une Analyse en Composantes Principales (ACP ou PCA pour *Principal Components Analysis*) est une méthode analytique qui permet d'explorer les *patterns* des données en réduisant la dimensionnalité d'un ensemble de données composé d'un grand nombre de variables indépendantes. C'est une méthode multivariée d'ordination qui conserve la variation présente dans l'ensemble des données (Zelditch et al., 2004). Les variables d'origines sont transformées en un nouvel ensemble de variables, appelées les principales composantes. Ces nouvelles variables ne sont pas corrélées et sont ordonnées de sorte que les premières PCs conservent la majeure partie de la variation présente dans les variables d'origine (PCs) (Jolliffe, 2002). En plus des coefficients décrivant les PCs, le résultat de la PCA se compose également de la liste de la variance de chaque

composante et du pourcentage cumulatif de la variance totale (Zelditch et al., 2004). Dans le cas de la présente étude, l'analyse des données a été amorcée par une PCA conduite sur les données de conformation afin d'explorer les modèles de variation de la morphologie entre les individus de l'échantillon et de visualiser la dispersion des individus sur les deux axes représentant la plus grande variabilité.

4.5.2 Analyse des variables canoniques

Une Analyse des Variables Canoniques (AVC ou CVA pour *Canonical Variate Analysis*) est une autre méthode d'ordination qui permet de détecter la présence de modèles de variation de la morphologie entre les groupes. Cette analyse est utilisée principalement pour simplifier la description de la différence entre les groupes. La différence entre une PCA et une CVA est que la PCA génère des variables qui sont utilisées pour examiner la variation entre les individus dans un échantillon, tandis qu'une CVA produit des variables qui sont utilisées pour décrire les positions relatives des groupes dans l'échantillon (Zelditch et al., 2004, p. 155). La CVA, conduite sur les données de conformation, transforme les variables originales en de nouvelles variables, les variables canoniques ou CVs. Ces variables canoniques représentent la différence maximale entre les groupes par rapport à la variation intra-groupe (Klingenberg et Monteiro, 2005). (Klingenberg et Monteiro, 2005). En plus des CVs, de la variance de chaque composante et du pourcentage de la variance totale, la CVA génère une matrice des distances de Mahalanobis (bio-distances) entre les moyennes des groupes. Les distances de Mahalanobis, en mesurant les différences inter-groupes par rapport à la variation intra-groupe, permettent d'examiner la similarité ou la différence morphologique entre les groupes (Campbell et Atchley, 1981). Pour la présente étude, une CVA a été conduite et les distances de Mahalanobis ont été calculées (10 000 permutations). La relation entre les groupes basée sur les distances de Mahalanobis a été visualisée à l'aide d'un cladogramme.

4.5.3 Visualisation du changement morphologique

L'un des avantages de la morphométrie géométrique 3D est la visualisation détaillée de la variabilité morphologique inter et intra-groupe, qui parfois est imperceptible autrement (Adams et

al., 2004; Bookstein, 1992; Mitteroecker et Gunz, 2009; Slice, 2005; Zelditch et al., 2004). Les individus dans les valeurs extrêmes positives et négatives (les valeurs extrêmes de la composante principale ou de la variable canonique) ou des individus d'intérêt ont été sélectionnés pour visualiser les différences morphologiques. Les figures 4.8 (ensemble du crâne) et 4.9 (os temporal) sont des exemples illustrant la technique de visualisation retenue pour détecter les différences morphologiques. Pour interpréter les différences morphologiques, il suffit de comparer les traits rouges, représentant les individus dans les valeurs positives (PC 1 ou PC 2) aux traits noirs, représentant les individus qui se situent dans les valeurs négatives (PC 1 ou PC 2). Les 68 points de repère (figure 4.8) et les 18 points de repère (figure 4.9) sont reliés entre eux afin de mieux percevoir la variabilité crânienne et de l'os temporal.

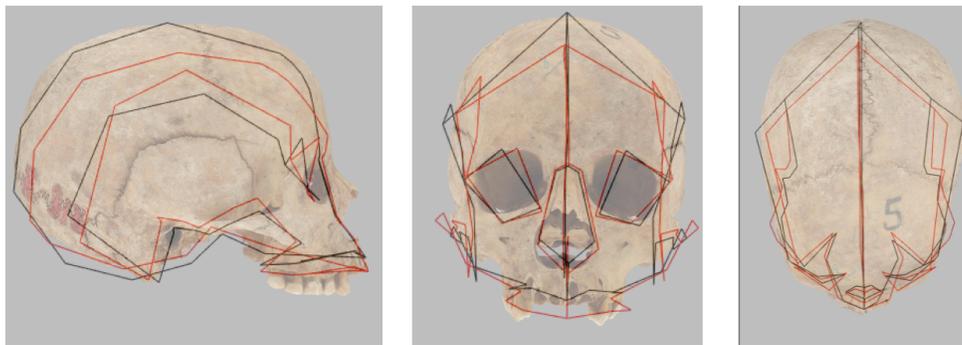


Figure 4.8 Exemple d'interprétation de la morphologie crânienne à partir de la différence de conformation crânienne entre deux configurations.



Figure 4.9 Exemple d'interprétation de la morphologie de l'os temporal à partir de la différence de conformation crânienne entre deux configurations.

4.5.4 Régression des moindres carrés partiels à deux blocs

La régression des Moindres Carrés Partiels à deux blocs (*Two blocks Partial Least Square, 2B-PLS*) est une méthode statistique qui permet d'explorer les modèles de covariation entre deux ensembles de variables. La méthode 2B-PLS traite les deux configurations de variables symétriquement, contrairement à une régression où la configuration de variables (indépendantes) est utilisée pour prédire une autre configuration de variables (dépendantes). Cette méthode détecte les modèles de covariations entre deux blocs de données (Rohlf et Corti, 2000). Dans le cas de la présente étude, les blocs sont des données de forme où le premier bloc représente la morphologie de l'ensemble du crâne et le deuxième bloc représente la morphologie de l'os temporal. Plus concrètement, la 2B-PLS ($P = 0,001$ avec 999 tours de test de permutation) permet d'évaluer le degré d'intégration morphologique (Adams et Collyer, 2016, 2019; Klingenberg, 2008, 2009, 2014; Rohlf et Corti, 2000) entre l'ensemble du crâne et la région de l'os temporal (voir chapitre 1). L'objectif de cette analyse est de tester le degré de corrélation entre la variation de la morphologie de l'ensemble du crâne, et la variation de la morphologie de l'os temporal, miroir potentiel de la phylogénie et/ou d'autres facteurs.

Chapitre 5 – Présentation des résultats

5.1 Analyse de la morphologie crânienne des populations récentes

5.1.1 Analyse de la variation inter-groupe du crâne en Afrique centrale

5.1.1.1 Analyses en composantes principales :

Une PCA a été réalisée sur les données de conformation des 136 crânes récents. Chaque point sur le graphique (figure 5.1) représente un individu. Plus les points se rapprochent, plus les individus sont morphologiquement similaires. Inversement, plus les points s'éloignent, plus les individus sont morphologiquement différents.

5.1.1.1.1 Dimorphisme sexuel

La première analyse (figure 5.1) explore la distribution des individus en fonction du sexe sur les principales composantes 1 et 2, expliquant respectivement 9% et 7% de la variance totale des observations. On peut observer que les individus, hommes et femmes, se chevauchent et s'étalent sur les deux axes. Autrement dit, la distribution de l'ensemble des individus ne semble pas refléter des différences morphologiques entre les hommes et les femmes de cet échantillon.

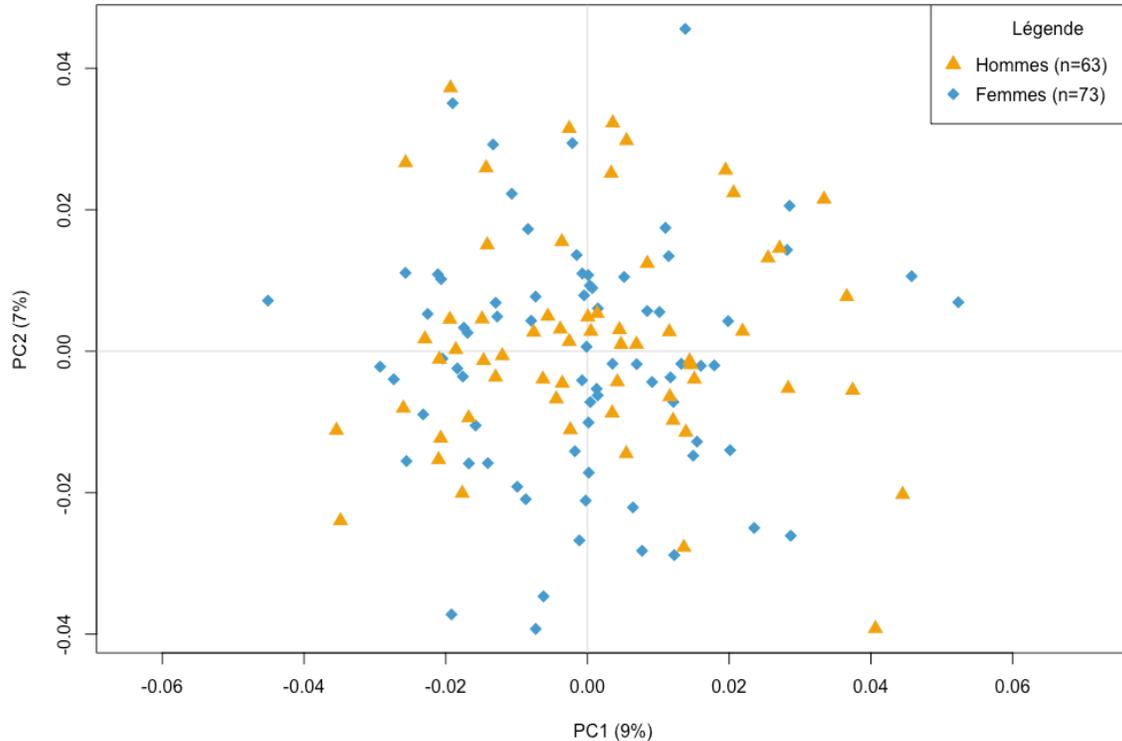


Figure 5.1 Graphique bivarié pour les résultats de l'analyse en composantes principales basés sur les données de conformation crânienne des populations récentes en fonction du sexe.

Étant donné que la Superposition Procruste Généralisée efface l'effet de la taille sur la forme, il est important d'explorer la relation entre la forme et la taille (allométrie), en testant la taille centroïde. Un test de Student ou test t ($p = 0,11 > 0,05$) révèle que les moyennes des tailles centroïdes ne sont pas significativement différentes. Cela suggère qu'il n'y a pas une différence de taille entre les crânes des hommes (0,776) et des femmes (0,602) et que le dimorphisme de taille n'est pas significatif dans l'échantillon (tableau A1 dans l'annexe III). Également, un test t sur les variables de formes ne révèle pas une différence significative ($p = 0,33 > 0,05$) entre la forme crânienne des hommes et des femmes de l'échantillon (tableau A2 dans l'annexe III). Ce test supporte le résultat de la PCA conduite sur les populations récentes en fonction du sexe, suggérant un faible dimorphisme sexuel au sein de l'échantillon des populations actuelles (figure 5.1).

5.1.1.1.2 Groupes ethniques

La deuxième analyse (figure 5.2) explore la distribution des individus en fonction de leur affiliation ethnique sur les principales composantes 1 et 2, expliquant respectivement 9% et 7% de

la variance totale des observations. Les résultats permettent de constater que les individus se regroupent ensemble en fonction de leur appartenance ethnique.

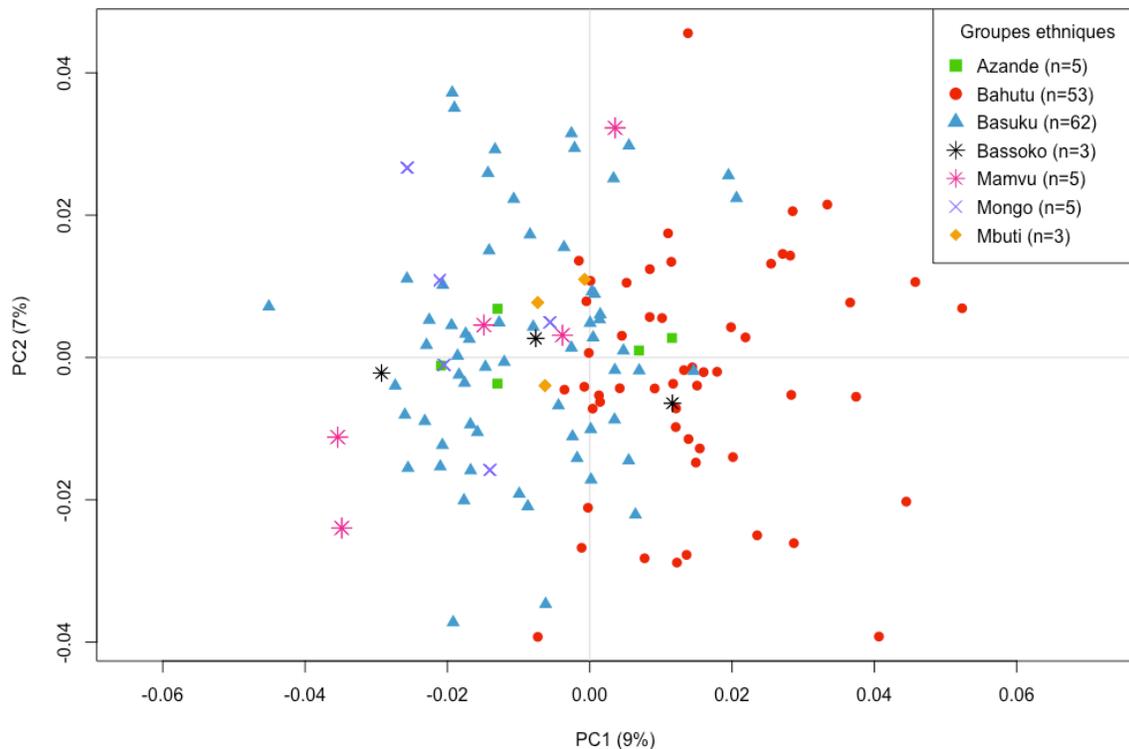


Figure 5.2 Graphique bivarié pour les résultats de l'analyse en composantes principales basés sur les données de conformation crânienne des populations récentes en fonction des groupes ethniques.

Les deux groupes principaux, les Bahutus et les Basukus, se distinguent bien l'un de l'autre sur la PC1 (9%). Pour la PC1, les individus Bahutus se placent dans les valeurs positives, tandis que les individus Basukus se situent dans les valeurs négatives. Cependant, certains crânes Bahutus et Basukus se chevauchent au centre du graphique (figure 5.2). Cela suggère que ces individus partagent des traits morphologiques. Les crânes des individus Mongo, Mamvus se situent dans les valeurs négatives de la PC1 et sont donc morphologiquement similaire aux Basukus. Par ailleurs, les crânes Mbutis et Azandes se localisent au centre du graphique. Les crânes Bassokos se dispersent sur la PC1, du quadrant inférieur droit au quadrant inférieur gauche. Malgré une distinction claire entre les groupes ethniques, il est possible d'observer une variabilité intra-groupe au sein de certaines populations, comme les Bahutus et les Basukus, qui est aussi prononcée le long de la PC2 (figure 5.2). Un test *t* effectué sur les variables de la forme ($p = 0,02 \leq 0,05$) révèle une différence significative entre la forme des crânes Basukus et la forme des crânes Bahutus (tableau

A3 dans l'annexe III). Toutefois, un test Kruskal-Wallis ($p = 0,3 > 0,05$) effectué sur les variables de formes des groupes ethniques Azande, Mamvu, Mongo, Mbuti et Bassoko ne révèle pas de différence significative (tableau A4 dans l'annexe III).

Pour tester s'il existe une différence de taille entre les crânes des populations récentes, d'abord les moyennes des tailles centroïdes des deux groupes principaux, Bahutu et Basuku, sont comparées. Un test t ($p = 0,06 > 0,05$) révèle que les moyennes des tailles centroïdes des Bahutus (0,830) et Basukus (0,590) ne sont pas significativement différentes (tableau A5 dans l'annexe III). Cela suggère qu'il n'y a pas une différence significative entre la taille des crânes des Basukus et des Bahutus. Ensuite, étant donné que l'effectif des autres groupes ethniques varie entre trois et cinq individus par groupe, un test non paramétrique de Kruskal-Wallis a été conduit, suivi d'une comparaison par pair entre les groupes (*pairwise wilcox test*). Le test de Kruskal-Wallis ($p = 0,68 > 0,05$) effectué sur les moyennes des tailles centroïdes des Azandes (0,562), des Bassokos (0,578), des Mamvus (0,578), des Mbutis (0,561) et des Mongos (0,567) révèle que les différences de moyennes des tailles centroïdes ne sont pas significatives (tableau A6 dans l'annexe III). Cela signifie que les différences observées entre les groupes ne sont pas dues à une différence de taille des crânes, mais plutôt de forme.

5.1.1.1.3 Climat

La troisième analyse (figure 5.3) explore la distribution des individus en fonction des régimes climatiques sur la PC1 et la PC2. Il est possible d'observer que les individus se regroupent ensemble en fonction de leur groupe climatique : climat savane équatoriale avec hiver sec (Basuku et Azande), climat savane équatoriale, humide (Mongo et Bassoko), climat savane équatoriale avec mousson (Mbuti et Mamvu) et climat tempéré, chaud et humide (Bahutu). Plus particulièrement, tous les groupes de savanes, Basuku, Azande, Mongo, Bassoko, Mbuti et Mamvu, se distinguent en moyenne du seul groupe en climat tempéré chaud, Bahutu.

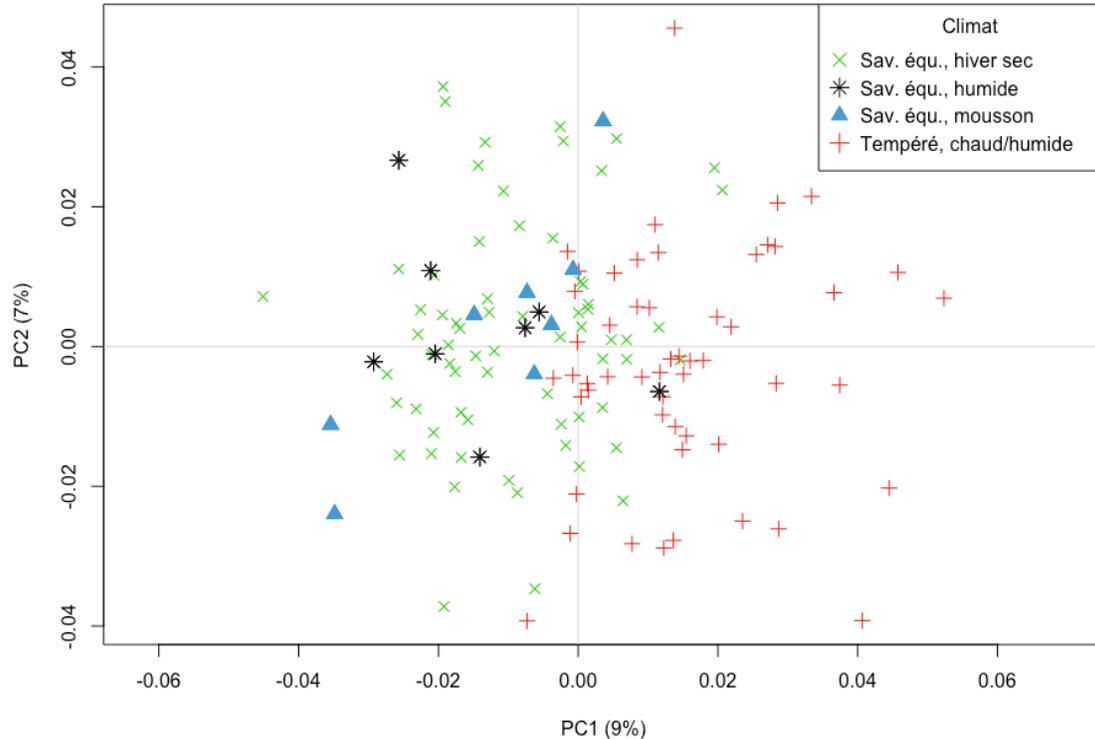


Figure 5.3 Graphique bivarié pour les résultats de l'analyse en composantes principales basés sur les données de conformation crânienne des populations récentes en fonction du climat.

Les groupes provenant des régions avec un climat de savane équatoriale se situent principalement dans les valeurs négatives de la PC1. Plus particulièrement, les Basukus et les Azandes provenant d'un climat équatorial avec hier sec se distribuent principalement sur les deux quadrants gauches du graphique. Par la suite, les groupes Mongo et Bassoko vivant dans un climat équatorial humide se situent autour de l'axe des abscisses (PC1) et se rapprochent des groupes provenant d'un climat équatorial avec mousson, comme les Mbutis et les Mamvus. Finalement, les individus provenant d'un climat tempéré, comme les Bahutus, se localisent dans les valeurs positives de la PC1, dans les deux quadrants droits.

Un test t effectué sur les variables de la forme ($p = 0,04 < 0,05$) révèle une différence significative entre la forme des crânes provenant d'un climat équatorial avec hiver sec et les crânes provenant d'un climat tempéré chaud et humide (tableau A7 dans l'annexe III). Toutefois, un test U de Mann-Whitney sur les variables de la forme ($p = 0,29 \leq 0,05$) ne révèle pas une différence significative

entre la forme des crânes provenant d'un climat équatorial humide et les crânes provenant d'un climat équatorial avec mousson (tableau A8 dans l'annexe III).

5.1.1.4 Visualisation des changements morphologiques du crâne

Les individus qui se situent dans les valeurs positives (figures 5.2 et 5.3) de la PC1 comme les Bahutus provenant d'une région climatique tempérée, chaude et humide, ont une voûte crânienne étroite médiolateralement : les *landmarks* euryon se rapprochent du plan sagittal médian. Les voûtes crâniennes ont une forme à tendance arrondie en vue latérale, avec le *landmark* bregma qui est bas et le *landmark* opisthion qui est plus antérieur. L'os frontal est plus arrondi en vue latérale, avec des arcades sourcilières prononcées et une glabellle proéminente. Les processus zygomatiques des os temporaux sont assez prononcés. Des différences morphologiques sont aussi observées dans les traits faciaux des individus dans les valeurs positives de la PC1. La face est allongée supériori-inférieurement avec un os maxillaire relativement prognathe. Les orbites sont de grande taille. Le nez est aussi plus haut supériori-inférieurement avec une ouverture nasale plus large que les autres groupes (figure 5.4). Les individus qui se situent dans les valeurs négatives de la PC1 (figures 5.2 et 5.3), comme les Basukus, et les Mamvus provenant d'une région climatique de savane équatoriale ont une voûte crânienne plus large médiolateralement : les *landmark* euryon s'éloignent du plan sagittal médian et le *landmark* bregma est élevé. Le crâne a une forme ovale en vue supérieure avec le *landmark* opisthion qui est plus postérieur, et rond en vue latérale. L'os frontal est surélevé et plat en vue latérale. Finalement, la face est plus surélevée et l'os maxillaire est moins prognathe, le nez est plus court supériori-inférieurement et les orbites sont plus petites que chez les Bahutus (figure 5.4).

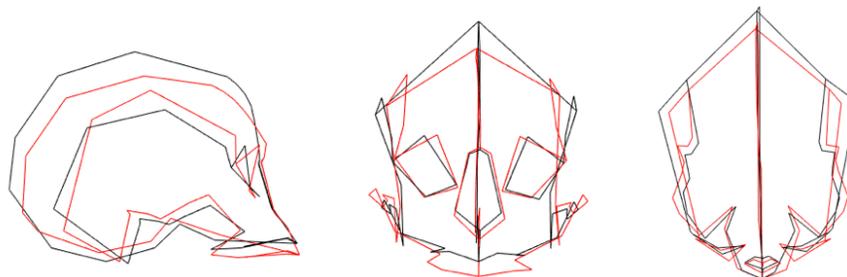


Figure 5.4 Différences de conformation crânienne des 136 crânes sur la PC1. En rouge, les valeurs positives et en noir les valeurs négatives. Vues de gauche à droite: latérale gauche, antérieure, et supérieure.

Les individus qui se situent dans les valeurs positives de la PC2 (figures 5.2 et 5.3) ont une voûte crânienne légèrement plus large médiolateralement avec une forme arrondie en vue latérale. Les arcades sourcilières et les arcades zygomatiques des os temporaux sont plus prononcées. L'os frontal est légèrement plus plat, la glabelle est proéminente et les orbites sont plus larges. Le nez est plus court supérioro-inférieurement avec une ouverture nasale plus large. L'os maxillaire est plus surélevé et plus prognathe (figure 5.5). Les crânes des individus qui se situent dans les valeurs négatives de la PC2 (figures 5.2 et 5.3) ont une forme crânienne ovale en vue latérale avec le *landmark* bregma qui est élevé et le *landmark* opisthion qui est postérieur. Finalement, les crânes des valeurs négatives de la PC2 ont des processus mastoïdiens moins robustes (figure 5.5).

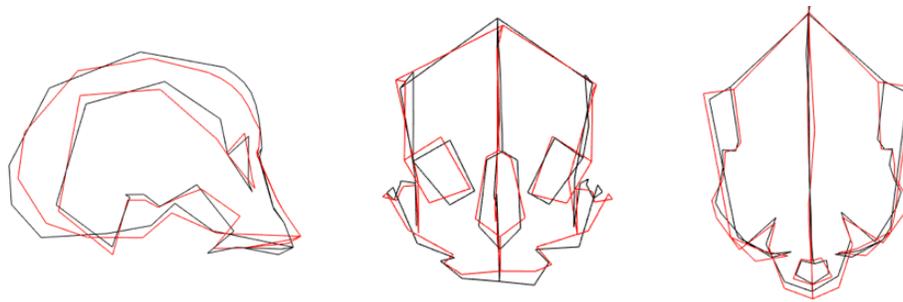


Figure 5.5 Différences de conformation crânienne des 136 crânes sur la PC2. En rouge, les valeurs positives et en noir les valeurs négatives. Vues de gauche à droite : latérale gauche, antérieure et supérieure.

5.1.1.2 Analyse des variables canoniques

Une analyse des variables canonique (CVA) a été conduite sur les données de conformation des 136 individus récents (Figure 5.6). La première variable canonique (CV1) explique 50% de la variance entre les groupes (figure 5.6). Cette première variable permet de distinguer le groupe Basuku du groupe Bahutu. Les autres groupes ethniques sont également départagés par la CV1 où trois groupes, Azandes, Bassokos et Mongos se situent dans les valeurs positives de la CV1. Le groupe Mbuti se situe dans les valeurs négatives. Le groupe Mamvu se situe proche des Mbutis, mais les individus se dispersent le long de la CV1. La deuxième variable canonique (CV2) explique 17% de la variance entre les groupes (figure 5.6). La CV2 départage les groupes Basuku et Bahutu des autres groupes ethniques. Les Basukus et les Bahutus se situent dans les valeurs positives de la CV2, tandis que les autres groupes se dispersent dans les valeurs négatives de la CV2.

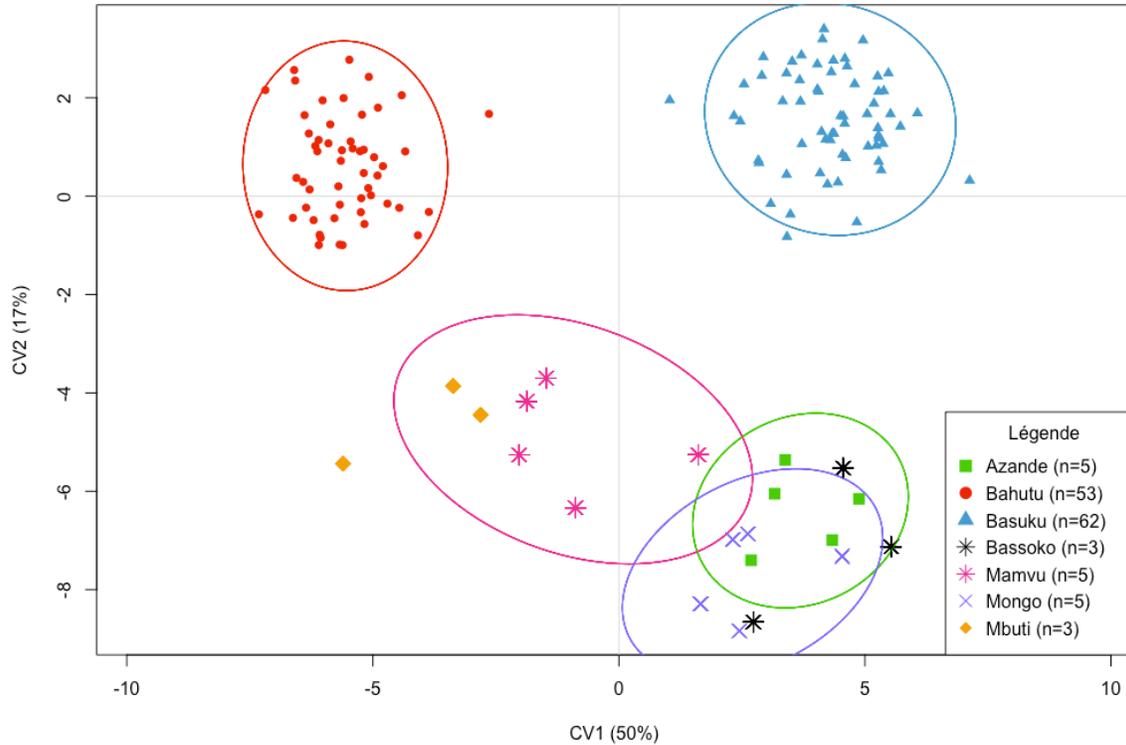


Figure 5.6 Graphique bivarié pour les résultats de l'analyse des variables canoniques basés sur les données de conformation crânienne des populations récentes. Ellipse de confiance à 95% ($p = 0,05$) pour les groupes avec un effectif de 5 et plus.

Les groupes qui se situent dans les valeurs positives de la CV1 (figure 5.6), comme les Basukus, les Bassokos, les Azandes et les Mongos partagent des traits morphologiques, comme une voûte crânienne plus large médiolatralement. La forme crânienne des groupes à l'extrémité positive est légèrement plus ovale en vue supérieure avec le *landmark* opisthion qui est postérieur. Finalement, les groupes se distinguent par l'os frontal qui est plus étroit médiolatralement pour les groupes qui se trouvent dans les valeurs positives de la CV1 (figure 5.7). Les groupes qui se situent dans les valeurs négatives de la CV1 (figure 5.6), comme les Bahutus et les Mbutis, ont une voûte crânienne plus étroite médiolatralement par rapport aux autres groupes ethniques. Les Bahutus et les Mbutis ont une forme crânienne plus arrondie en vue latérale avec le *landmark* opisthion qui est antérieur. Le processus mastoïdien des groupes dans les valeurs négatives est plus robuste (figure 5.7).

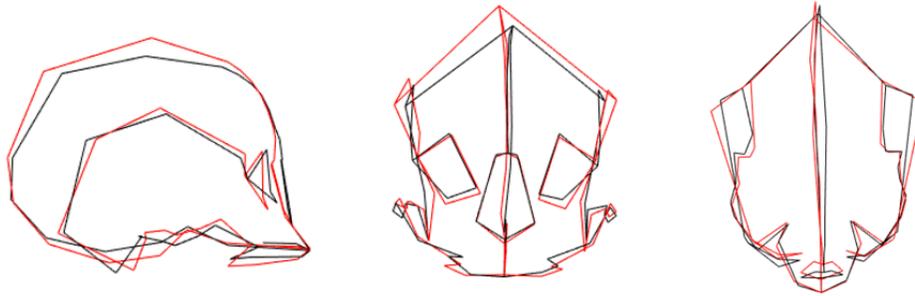


Figure 5.7 Différences de conformation crânienne des 136 crânes sur la CV1. En rouge, les valeurs positives et en noir les valeurs négatives. Vues de gauche à droite : latérale gauche, antérieure, et supérieure

Les groupes qui se situent dans les valeurs positives de la CV2 (figure 5.6), soit les Bahutus et les Basukus ont une ouverture nasale plus large et un os maxillaire plus prognathe, comparativement aux autres groupes ethniques. Les crânes sont légèrement plus larges médiolatralement et le processus mastoïdien est plus prononcé (figure 5.8). L'os occipital des groupes dans les valeurs négatives de la CV2 (figure 5.6) est plus prononcé avec une forme crânienne plus ovale en vue supérieure (figure 5.8).

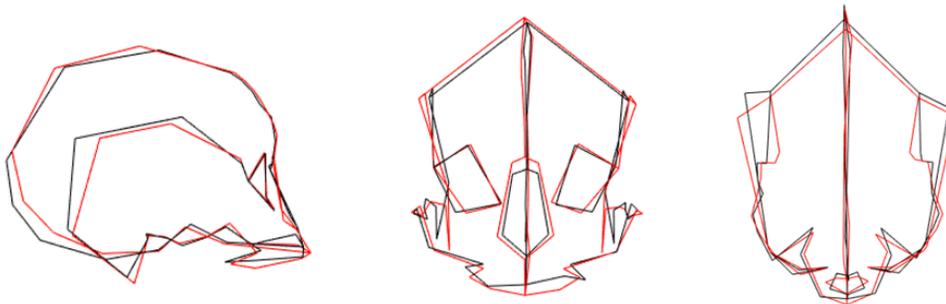


Figure 5.8 Différences de conformation crânienne des 136 crânes sur la CV2. En rouge, les valeurs positives et en noir les valeurs négatives. Vues de gauche à droite : latérale gauche, antérieure et supérieure.

Le tableau 5.1 représente la matrice des distances Mahalanobis pour les 136 individus récents en fonction du groupe ethnique. Toutes les distances entre les groupes sont significatives. Les deux groupes Bahutu et Basuku se rapprochent le plus l'un de l'autre.

Tableau 5.1 Matrice des distances de Mahalanobis démontrant le degré de différenciation crânienne entre les six groupes ethniques.

	AZANDE	BAHUTU	BASUKU	BASSOKO	MAMVU	MBUTI
BAHUTU	14.204968					
BASUKU	11.655451	9.949002				
BASSOKO	14.279106	15.902963	13.490535			
MAMVU	15.274617	12.650287	12.842327	16.902478		
MBUTI	16.367936	13.005075	15.075263	19.80828	14.778011	
MONGO	14.583527	14.226936	12.490261	14.175658	15.974145	17.019329

Tous les résultats sont significatifs au seuil $p < 0,001$ (10 000 permutations).

Le cladogramme (figure 5.9) a été obtenu à partir de la matrice des distances de Mahalanobis (tableau 5.1) pour illustrer la classification des groupes en fonction du degré de la variabilité morphologique crânienne. Les groupes Bahutu et les Basuku ont la distance la plus courte et émanent d'un branchement commun avec les Mamvus et les Mbutis. Les autres groupes ethniques, Azande, Bassoko et Mongo dérivent d'un branchement différent.

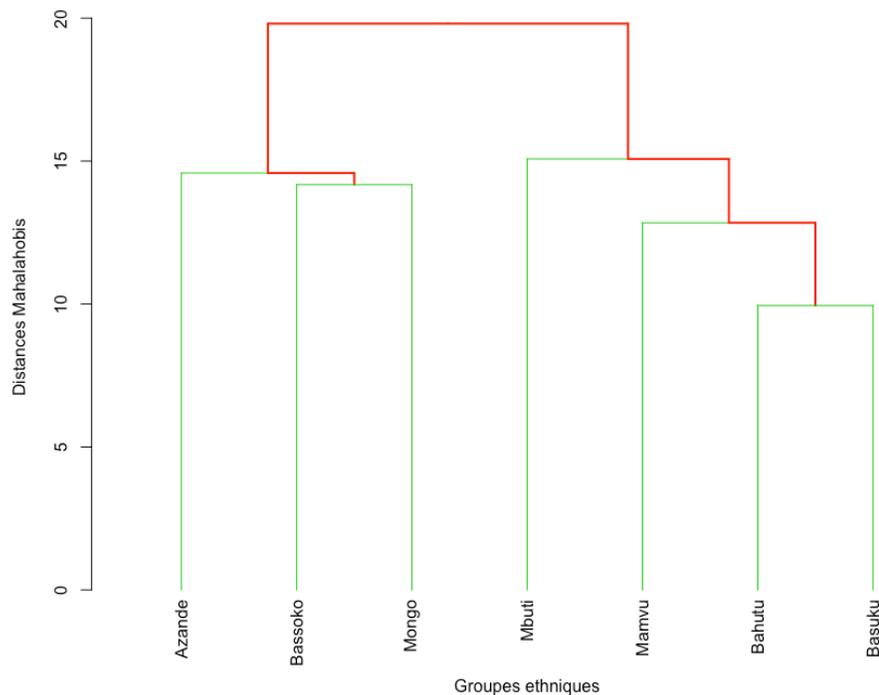


Figure 5.9 Cladogramme obtenu à partir des distances de Mahalanobis afin d'illustrer l'arrangement des groupes récents selon la morphologie du crâne.

5.1.2 Variation intra-groupe chez les populations récentes

L'analyse en composante principale (figure 5.2) a révélé une variation inter-groupe dans l'échantillon. Il est possible de remarquer que certains crânes Basukus et Bahutus se chevauchent, suggérant une similarité morphologique. De plus, la répartition des individus suggère la présence d'une forte variation intra-groupe, particulièrement au sein des deux groupes principaux, les Bahutus et les Basukus. La section suivante explore cette variation intra-groupe en examinant d'abord le dimorphisme sexuel au sein des groupes Bahutu et Basuku.

5.1.2.1 Variation intra-groupe chez les Bahutus

La taille ne semble pas être un facteur dimorphique pour expliquer la variation intra-populationnelle au sein de l'échantillon récent. En s'intéressant uniquement à un groupe ethnique, Bahutu, la PCA (figure 5.10) ne démontre pas une distinction des individus basée sur le sexe. Les crânes, hommes et femmes, se chevauchent et se localisent dans les deux quadrants positifs du graphique, bien que les hommes tendent à avoir des valeurs plus basses (PC1).

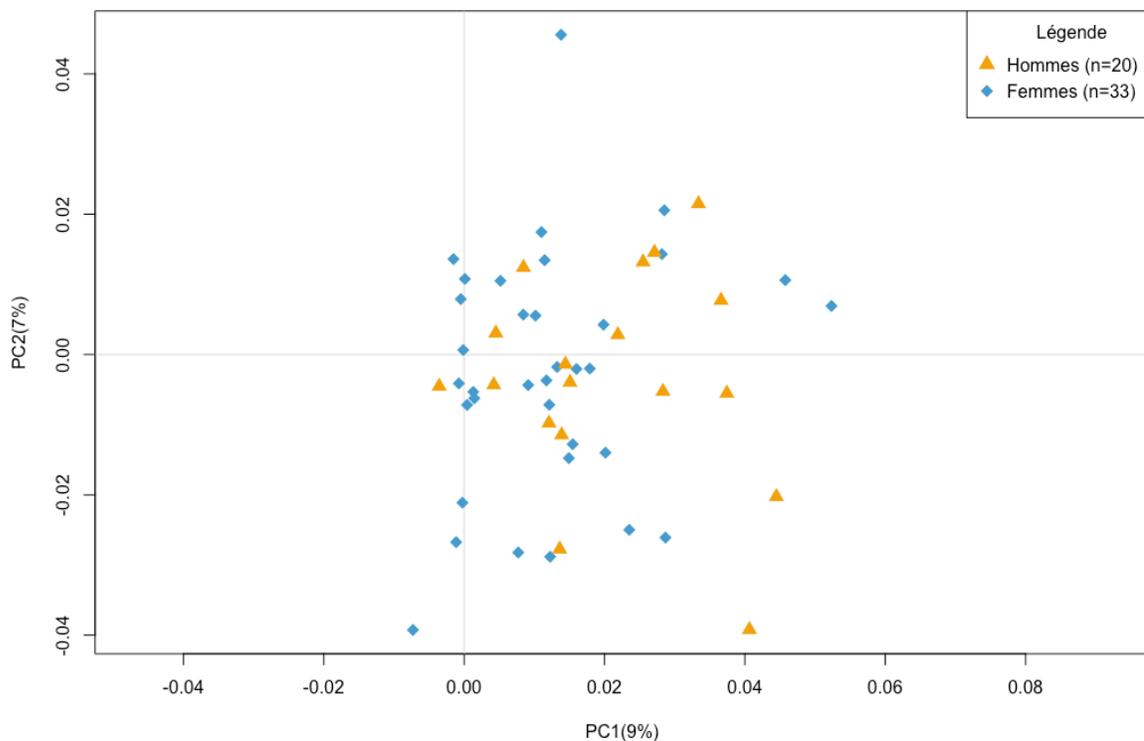


Figure 5.10 Graphique bivarié pour les résultats de l'analyse en composante principale basés sur les données de conformation crânienne des Bahutus en fonction du sexe.

La visualisation des changements morphologiques (figures 5.11 et 5.12) permet d'observer que les individus Bahutus qui se situent dans les valeurs positives de la PC1 (figure 5.10) ont un crâne légèrement plus étroit médiolateralement. L'os frontal est plus arrondi en vue latérale et la glabelle est plus proéminente. Le nez est légèrement plus large. L'os maxillaire est plus large médiolateralement et plus prognathe. Le processus mastoïdien est plus robuste. Les individus Bahutus qui se situent dans les valeurs négatives de la PC1 ont une voûte crânienne légèrement plus large médiolateralement et un os frontal plus plat en vue latérale (figure 5.11). Plus les individus se rapprochent des valeurs négatives, plus ils sont morphologiquement similaires aux Basukus.

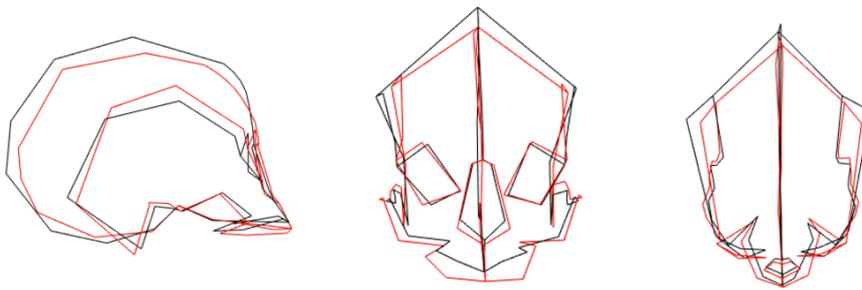


Figure 5.11 Différences de conformation crânienne des 63 crânes Bahutus sur la PC1 en fonction du sexe). En rouge, les valeurs positives et en noir les valeurs négatives. Vues de gauche à droite : latérale gauche, antérieure et supérieure.

Les individus Bahutus qui se localisent dans les valeurs positives de la PC2 (figure 5.10) ont un os frontal plus arrondi en vue latérale, un os maxillaire moins prognathe et un processus mastoïdien légèrement plus robuste que les individus qui se situent dans les valeurs négatives de la PC2 (figure 5.12). La largeur de l'ouverture nasale est similaire, cependant les crânes dans les extrêmes négatifs de la PC2 ont un nez légèrement plus court supéroinférieurement.

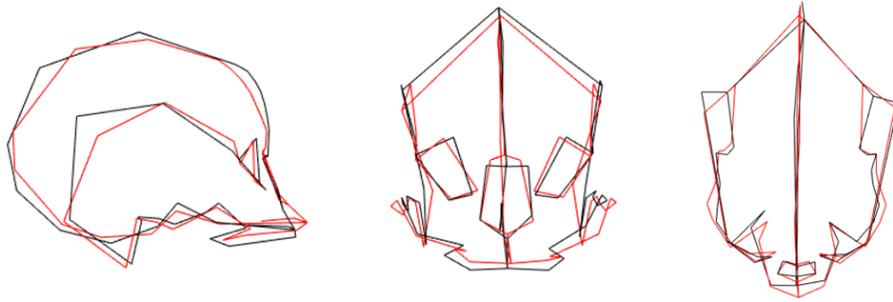


Figure 5.12 Différences de conformation crânienne des 63 crânes Bahutus sur la PC2 en fonction du sexe). En rouge, les valeurs positives et en noir les valeurs négatives. Vues de gauche à droite: latérale gauche, antérieure et supérieure.

5.1.2.2 Variation intra-groupe chez les Basukus

La PCA (figure 5.13) ne démontre pas une distinction entre les individus Basukus en fonction de leur sexe, étant donné que les individus, hommes et femmes, se chevauchent. Autant les femmes que les hommes ont tendance à être dans les valeurs basses (PC1).

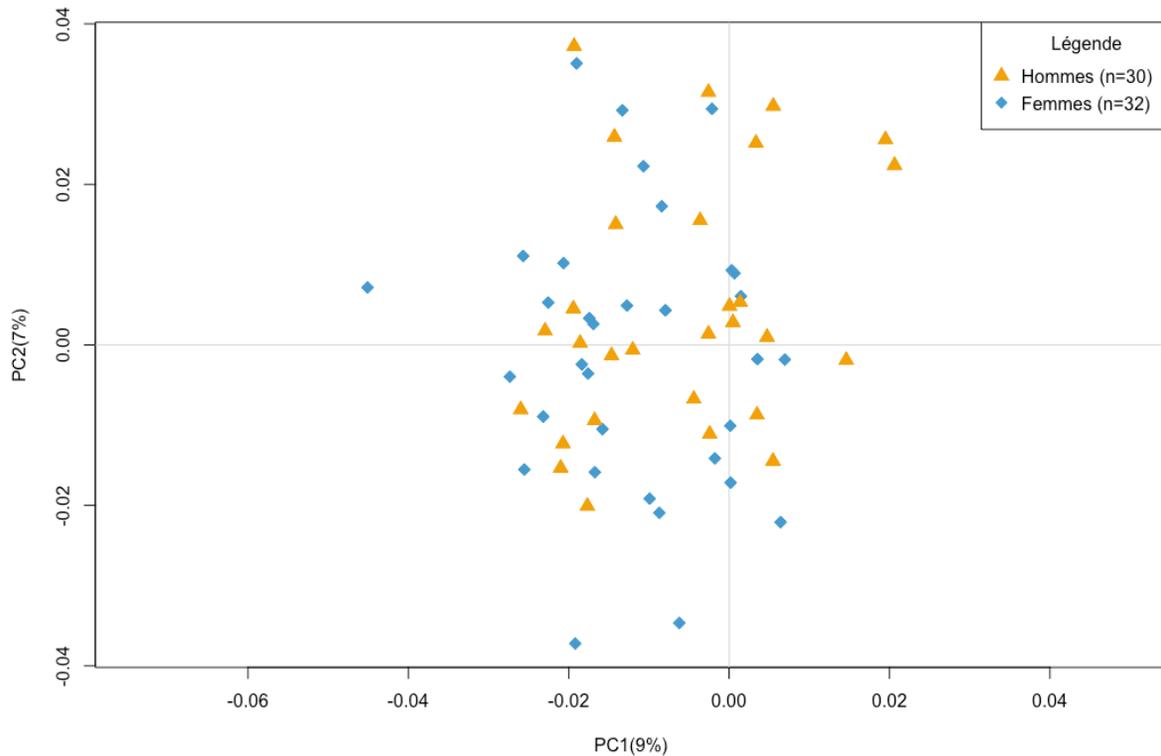


Figure 5.13 Graphique bivarié pour les résultats de l'analyse en composante principale basés sur les données de conformation crânienne des Basukus en fonction du sexe.

La visualisation des changements morphologiques (figures 5.14) de la variation intra-groupe permet de voir que les Basukus se situant dans les valeurs positives (des hommes) de la PC1 (figure 5.13) ont une voûte crânienne légèrement plus étroite et une glabelle légèrement plus proéminente. Les orbites sont plus larges, le nez est plus haut supéroinférieurement et l'os maxillaire est plus prognathe (figure 5.14), comparativement aux crânes qui se situent dans les valeurs négatives (des femmes) de la PC1 (figure 5.13). Les individus dans les valeurs négatives ont un os frontal plus plat en vue latérale, comparativement aux individus qui se situent dans les valeurs positives.

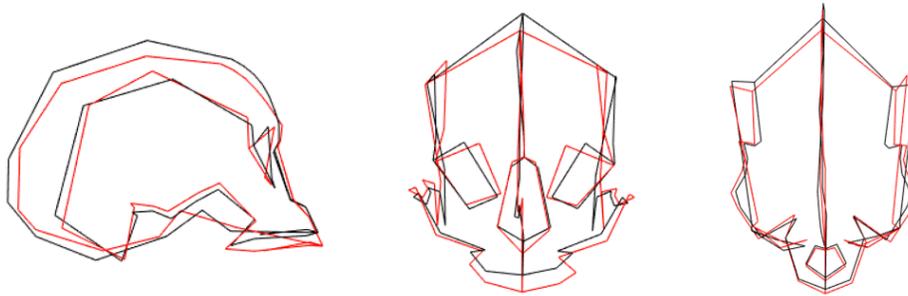


Figure 5.14 Différences de conformation crânienne des 53 crânes Basukus sur la PC1 en fonction du sexe). En rouge, les valeurs positives et en noir les valeurs négatives. Vues de gauche à droite: latérale gauche, antérieure et supérieure.

Les individus Basukus qui se situent dans les valeurs positives de la PC2 (figure 5.13) ont un crâne légèrement plus arrondi en vue latérale, des orbites plus larges et un os frontal plus arrondi en vue latérale. Le nez est plus court supéroinférieurement avec une ouverture nasale légèrement plus large. Le processus mastoïdien est plus robuste et l'os maxillaire est plus prognathe (figure 5.15), comparativement aux individus dans les valeurs négatives de la PC2 (figure 5.13).

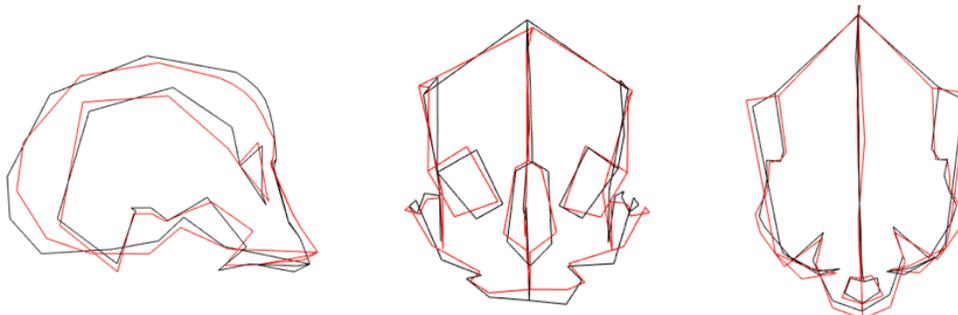


Figure 5.15 Différences de conformation crânienne des 53 crânes Basukus sur la PC2 (en fonction du sexe). En rouge, les valeurs positives et en noir les valeurs négatives. Vues de gauche à droite : latérale gauche, antérieure et supérieure.

5.2 Analyse de la morphologie de l'os temporal des populations récentes en Afrique centrale

5.2.1 Analyse de la variation inter-groupe de l'os temporal

5.2.1.1 Analyses en composantes principales

Une analyse en composantes principales a été conduite sur les 136 os temporaux des individus récents.

5.2.1.1.1 Dimorphisme sexuel

La première analyse (figure 5.16) démontre que les individus se chevauchent sur l'ensemble du graphique. Selon la distribution des 136 os temporaux, il ne semble pas y avoir une différence morphologique entre les hommes et les femmes de cet échantillon, suggérant ainsi un faible dimorphisme sexuel de l'os temporal.

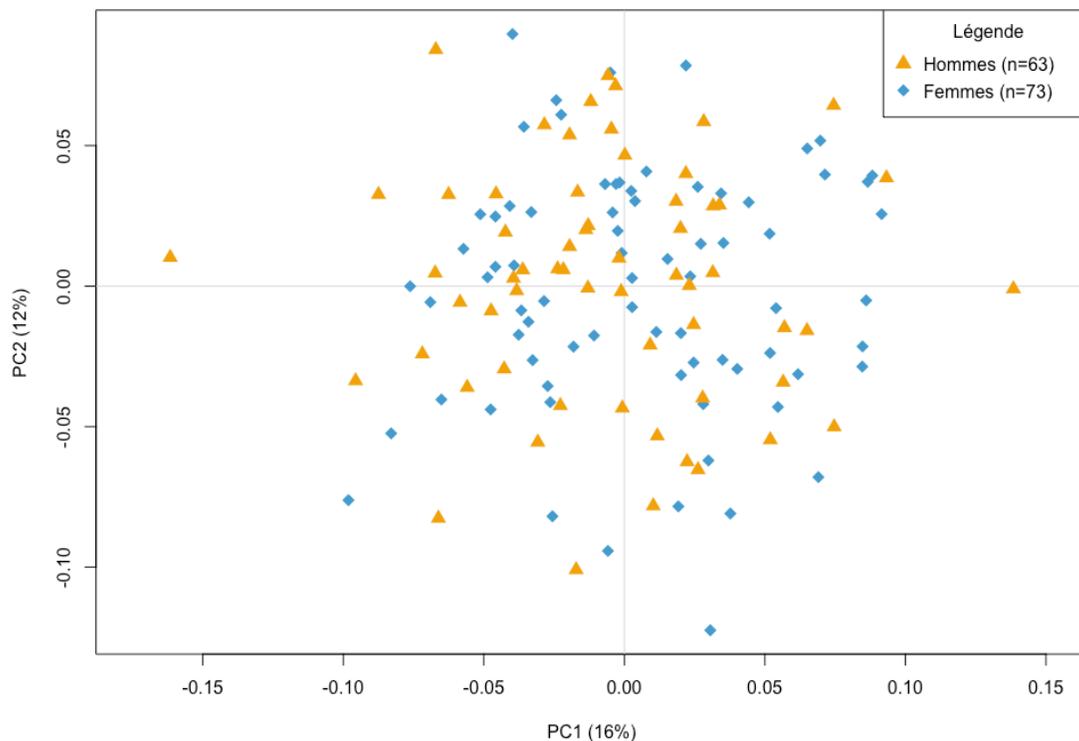


Figure 5.16 Graphique bivarié pour les résultats de l'analyse en composantes principales basés sur les données de conformation de l'os temporal des populations actuelles en fonction du sexe.

Un test t sur les variables de la forme ne révèle pas une différence significative ($p = 0,21 > 0,05$) entre la forme crânienne des hommes et des femmes de l'échantillon (tableau A9 dans l'annexe III). Ce résultat supporte la PCA conduite sur les populations actuelles en fonction du sexe (figure 5.16). De plus, un test t ($p = 0,106 > 0,05$) a été calculé sur les moyennes des tailles centroïdes des os temporaux des hommes (0,116) et des femmes (0,090). Le résultat (tableau A10 dans l'annexe III) révèle que les moyennes ne sont pas significativement différentes, suggérant qu'il n'y a pas une différence de taille entre les os temporaux des hommes et des femmes et que le dimorphisme de taille n'est pas significatif dans l'échantillon.

5.2.1.1.2 Groupes ethniques

La deuxième analyse (figure 5.17) a été conduite sur les données de conformation des 136 os temporaux actuels permet d'observer la distribution des individus en fonction de leur affiliation ethnique sur les composantes principales 1 et 2, expliquant respectivement 16% et 12%, de la variance totale des observations.

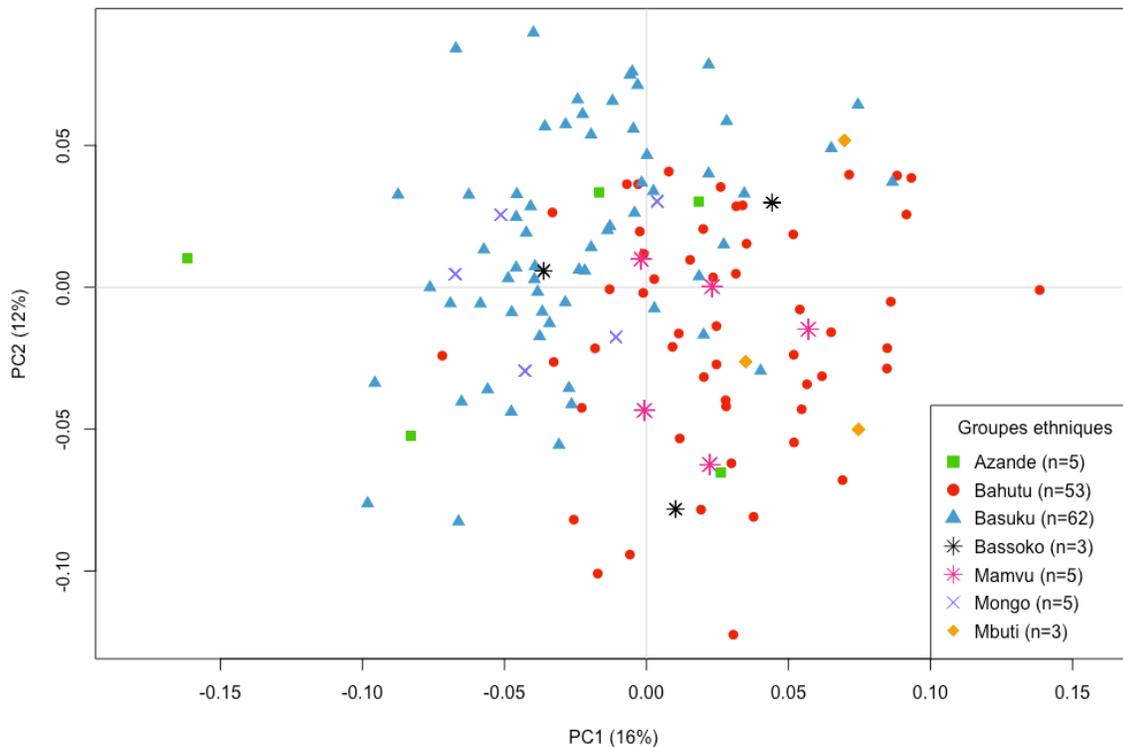


Figure 5.17 Graphique bivarié pour les résultats de l'analyse en composantes principales basés sur les données de conformation de l'os temporal des populations récentes en fonction du groupe ethnique.

Les résultats démontrent une distinction entre les deux groupes principaux, les Bahutus et les Basukus, sur la PC1. Les Bahutus se concentrent dans les valeurs positives de la PC1, tandis que les Basukus se situent dans les valeurs négatives de la PC1, tandis que certains Bahutus et Basukus se chevauchent au centre du graphique. Ce chevauchement implique que ces individus partagent des traits morphologiques de l'os temporal. Pour ce qui est des autres groupes ethniques, les Mongos se situent dans les valeurs négatives de la PC1, ce qui veut dire qu'ils sont morphologiquement similaires aux Basukus. Les Mamvus, les Mbutis et deux Bassokos se situent dans les valeurs positives de la PC1. Les Mongos et un individu Bassoko se situent dans les valeurs négatives de la PC1. Deux individus Azandes se situent au centre du graphique, c'est-à-dire entre les Bahutus et les Basukus, et les trois autres individus Azandes se dispersent au long de la PC1. Même si les individus se regroupent en fonction de leur groupe ethnique, la distribution des 136 os temporaux semble présenter une variabilité intra-groupe, tant sur l'axe de la PC1 que sur celui de la PC2, mais qui est plus prononcée sur cette dernière. Un test t sur les variables de la forme ($p = 0,003 < 0,05$) révèle une différence significative entre la forme des os temporaux Basukus et Bahutus (tableau A11 dans l'annexe III). Et un test Kruskal-Wallis ($p = 0,04 < 0,05$) effectué sur les variables de formes des groupes ethniques Azande, Mamvu, Mongo, Mbuti et Bassoko révèle une différence significative. Les résultats des comparaisons par paires entre les groupes démontrent une différence significative ($p = 0,036 < 0,05$) uniquement entre les paires de groupes Mbuti/Mamvu, Mbuti/Mongo et Mbuti/Azande (tableau A12 dans l'annexe III).

Un test t ($p = 0,06 > 0,05$) révèle que les moyennes des tailles centroïdes de l'os temporal des Bahutus (0,124) et des Basukus (0,088) ne sont pas significativement différentes (tableau A13 dans l'annexe III). Cela suggère qu'il n'y a pas une différence de taille entre les os temporaux des Basukus et des Bahutus. Ensuite, un test Kruskal-Wallis ($p = 0,18 > 0,05$) effectué sur les moyennes des tailles centroïdes de l'os temporal des Azandes (0,0852), des Bassokos (0,0894), des Mamvus (0,0876), des Mbutis (0,0848) et des Mongos (0,0845) révèle que les moyennes des tailles centroïdes ne sont pas significativement différentes (tableau A14 dans l'annexe III) et que la différence observée entre les groupes n'est pas due à des différences de taille.

5.2.1.1.3 Climat

La troisième analyse (figure 5.18) de l'os temporal explore la distribution des individus sur la PC1 et la PC2 en fonction du régime climatique : savane équatoriale avec hiver sec, savane équatoriale, humide, savane équatoriale avec mousson et climat tempéré chaud et humide. Les groupes provenant des régions avec un climat de savane équatoriale avec hiver sec et humide, comme les Basukus, les Azandes, les Mongos et les Bassokos, se dispersent essentiellement sur les deux quadrants gauches ainsi que sur le quadrant supérieur droit du graphique (figure 5.18). Puis, les individus vivants dans un climat tempéré, comme les Bahutus et dans un climat de savane équatoriale avec mousson, comme les Mbutis et les Mamvus, se distribuent sur les deux quadrants droits de la PCA (figure 5.18).

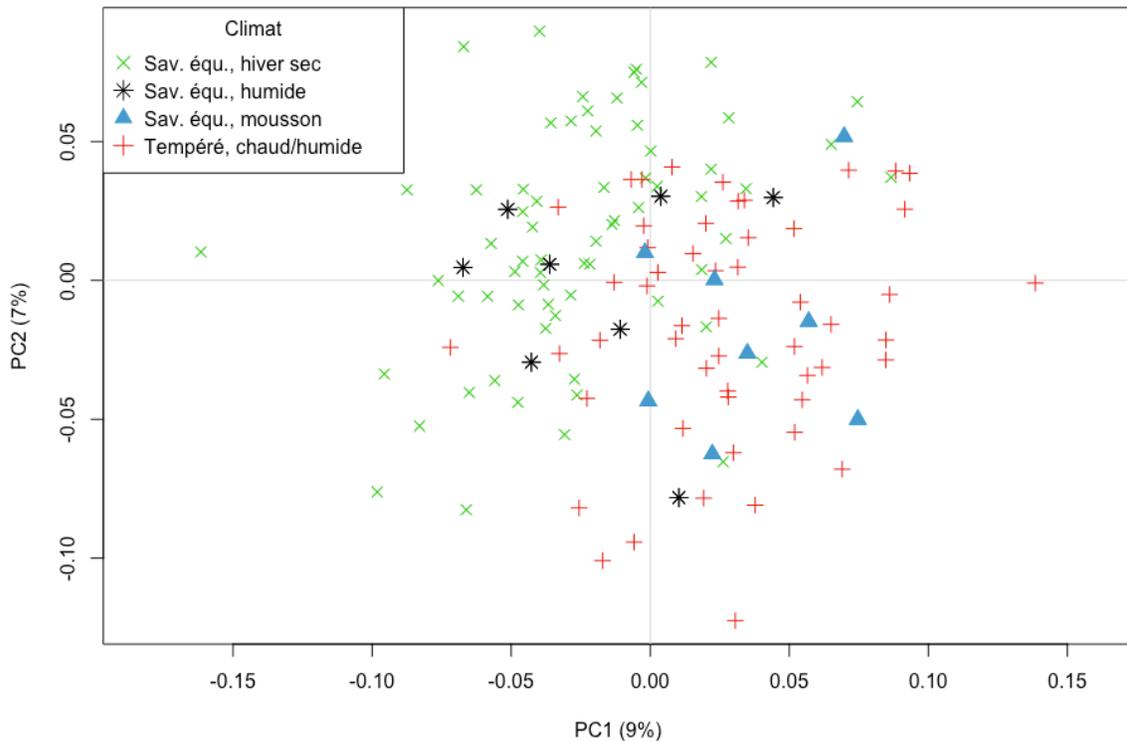


Figure 5.18 Graphique bivarié pour les résultats de l'analyse en composantes principales basés sur les données de conformation de l'os temporal des populations récentes en fonction du climat.

Un test t effectué sur les variables de la forme ($p = 0,05 \leq 0,05$) révèle une différence significative entre la forme des os temporaux d'un climat équatorial avec hiver sec et les os temporaux d'un climat tempéré chaud et humide (tableau A15 dans l'annexe III). Toutefois, un test U de Mann-Whitney sur les variables de la forme ($p = 0,21 \leq 0,05$) ne révèle pas une différence significative

entre la forme des os temporaux provenant d'un climat équatorial humide et les os temporaux provenant d'un climat équatorial avec mousson (tableau A16 dans l'annexe III).

5.2.1.1.4 Visualisation des changements morphologiques de l'os temporal

Les individus qui se situent dans les valeurs positives de la PC1 (figures 5.17 et 5.18), comme les Bahutus (climat tempéré chaud et humide), les Mbutis et les Mamvus (climat savane équatoriale avec mousson) ont une surface squameuse étroite supéroinférieurement avec le *landmark* incisure pariétale qui est inférieur et postérieur, et le *landmark* astérion qui est inférieur (figure 5.19). Le processus mastoïdien est moins prononcé. La fosse mandibulaire est plus large antéropostérieurement et médiolateralement avec les *landmarks* éminence auriculaire latérale et médiale, ainsi que le *landmark* centre de l'éminence auriculaire qui sont plus étendues que ceux des individus qui se situent dans les valeurs négatives de la PC1 (figures 5.17 et 5.18). Les individus qui se situent dans les valeurs négatives de la PC1, comme les Basukus (climat savane équatoriale, hiver sec) et les Mongos (climat savane équatoriale, humide) ont une surface squameuse plus large supéroinférieurement avec le *landmark* incisure pariétale et le *landmark* astérion qui sont supérieurs. Le processus mastoïdien est plus prononcé. La fosse mandibulaire est légèrement plus étroite antéropostérieurement et médiolateralement avec l'entoglénoïde inférieur qui est médial et le centre de l'éminence auriculaire qui est postérieur comparativement aux individus des valeurs positives (figure 5.19).

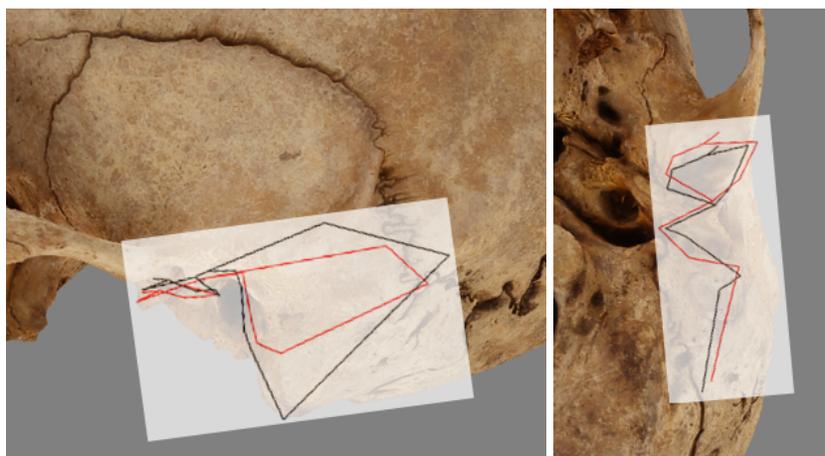


Figure 5.19 Différences de conformation des 136 os temporaux des populations récentes sur la PC1. En rouge, les valeurs positives et en noir les valeurs négatives. De gauche à droite : Vues latérale gauche et inférieure. (Individu : Basuku_AF19.243. Photographie de Y.G).

Les individus qui se situent dans les valeurs positives de la PC2 (figures 5.17 et 5.18) ont une surface squameuse large supéroinférieurement avec les *landmarks* incisive pariétale et astérion qui sont supérieurs et postérieurs. Ceux-ci ont un processus mastoïdien qui est plus robuste (figure 5.20). Les individus qui se situent dans les valeurs négatives de la PC2 (figures 5.17 et 5.18) ont une surface squameuse large antéropostérieurement. La fosse mandibulaire est légèrement plus large au niveau de l'éminence latérale et de l'éminence médiale (médiolatralement) comparativement à la morphologie des individus dans les valeurs positives (figure 5.20).

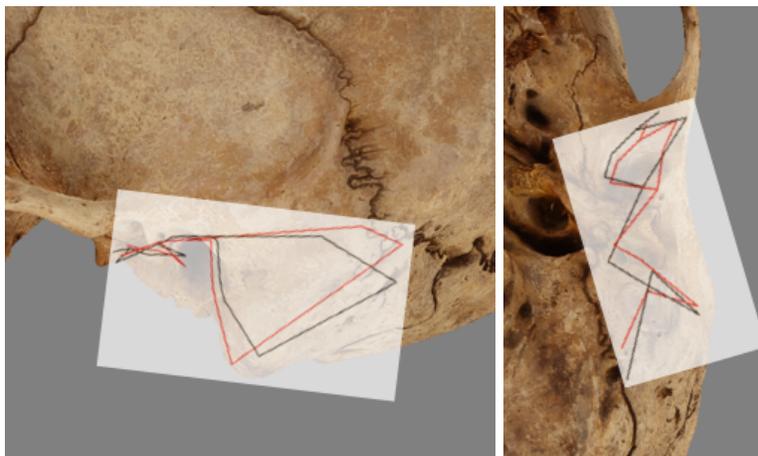


Figure 5.20 Différences de conformation des 136 os temporaux des populations récentes sur la PC2. En rouge, les valeurs positives et en noir les valeurs négatives. De gauche à droite : Vues latérale gauche et inférieure. (Individu : Basuku_AF19.243. Photographie de Y.G).

5.2.1.2 Analyse des variables canoniques

Une analyse des variables canonique a été conduite sur les données de conformation des 136 os temporaux (figure 5.21). La première variable canonique (CV1) explique 49% de la variance entre les groupes et la deuxième (CV2) explique 18% de la variance entre les groupes. La CV1 départage les Bahutus, Bassokos et Mbutis dans les valeurs négatives des Basukus, Azandes, Mongos et Mamvus qui se trouvent dans les valeurs positives, tandis que la CV2 départage les Bahutus, Basukus, Azandes, Mamvus et Mongo, dans les valeurs positives, des Bassokos et Mbutis dans les valeurs négatives (quadrant inférieur gauche). Les deux groupes, Basuku et Bahutu, se différencient mieux sur la CV1 que sur la CV2 (figure 5.21).

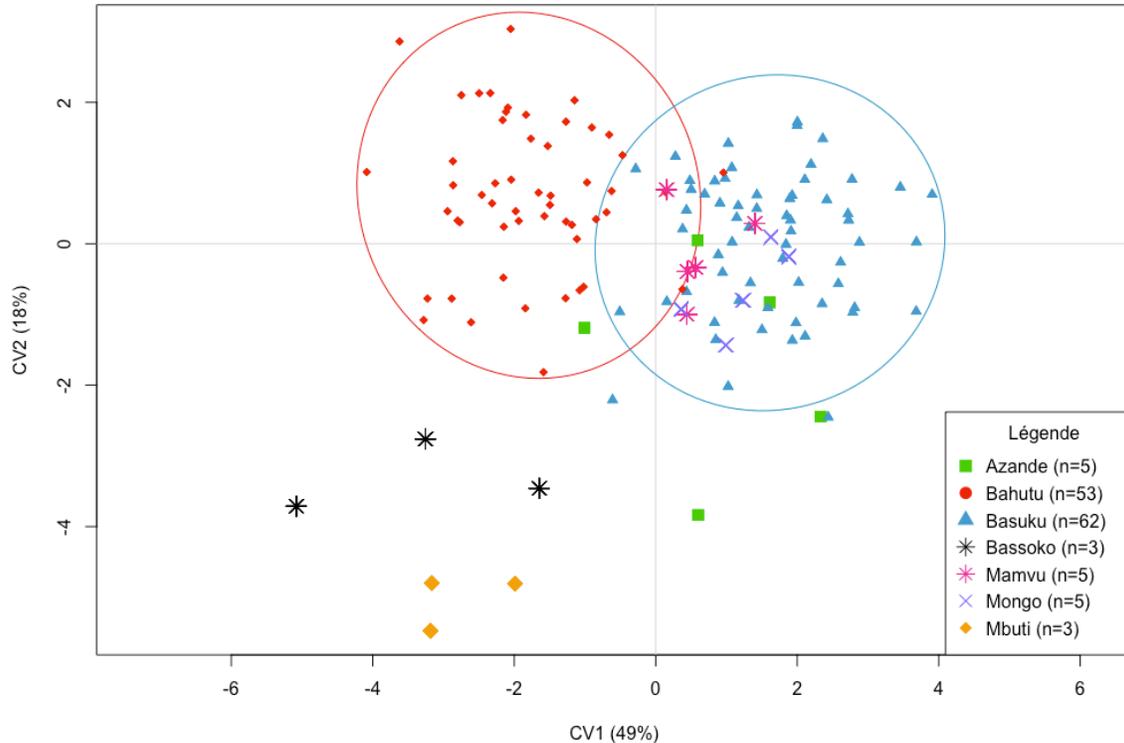


Figure 5.21 Graphique bivarié pour les résultats de l'analyse des variables canoniques basés sur les données de conformation de l'os temporal des populations récentes. Ellipse de confiance à 95% ($p = 0,05$) pour les groupes Bahutu et Basuku.

Les individus qui se situent dans les valeurs positives de la CV1 (figure 5.21) ont une surface squameuse large supérioro-inférieurement avec le *landmark* incisive pariétale qui est supérieur. Le processus mastoïdien est légèrement moins prononcé et la fosse mandibulaire est plus étroite (médiolatralement et antéropostérieurement) (figure 5.22). Les individus qui se situent dans les valeurs négatives de la CV1 (figure 5.21) ont une surface squameuse plus étroite supérioro-inférieurement et allongée antéropostérieurement avec le *landmark* de l'incisive pariétale qui est inférieur et le *landmark* astérion qui est postérieur. Le processus mastoïdien est légèrement plus robuste. Les individus dans les valeurs négatives ont une fosse mandibulaire qui est plus large médiolatralement et antéropostérieurement, avec l'éminence latérale et médiale, ainsi que l'entoglénoïde inférieur et le centre de l'éminence auriculaire qui sont plus prononcés (figure 5.22).



Figure 5.22 Différences de conformation des 136 os temporaux des populations récentes sur la CV1. En rouge, les valeurs positives et en noir les valeurs négatives. De gauche à droite : Vues latérale gauche et inférieure. (Individu : Basuku_AF19.243. Photographie de Y.G).

Les individus qui se situent dans les valeurs positives de la CV2 (figure 5.21) ont une surface squameuse large antéropostérieurement avec le *landmark* astérion qui est postérieur. La fosse mandibulaire est légèrement plus large antéropostérieurement avec le processus postglenoïde. Le processus mastoïdien est plus prononcé (figure 5.23). Les individus qui se situent dans les valeurs négatives de la CV2 (figure 5.21) ont une surface squameuse légèrement plus étroite antéropostérieurement et légèrement plus large supéroinférieurement, avec les *landmarks*, incisive pariétale qui est supérieur et postérieur (figure 5.23).

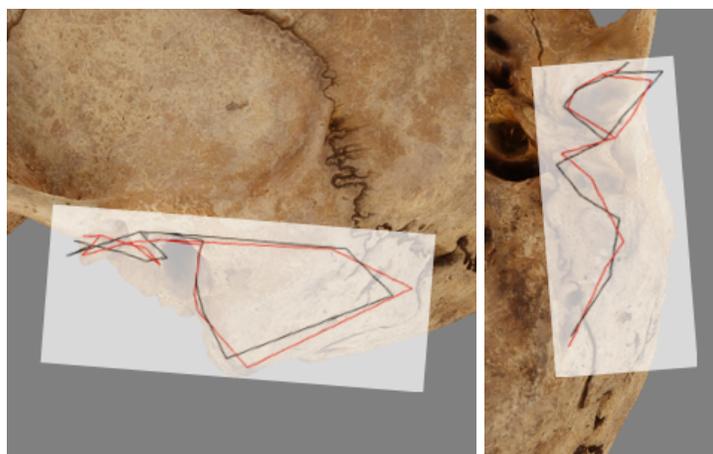


Figure 5.23 Différences de conformation des 136 os temporaux des populations récentes sur la CV2. En rouge, les valeurs positives et en noir les valeurs négatives. De gauche à droite : Vues latérale gauche et inférieure. (Individu : Basuku_AF19.243. Photographie de Y.G).

Les distances de Mahalanobis ont été calculées (tableau 5.2) pour illustrer le degré de différenciation morphologique entre les groupes. Tous les résultats sont significatifs sauf pour les distances entre les paires de groupes : Bassoko/Mbuti et Azande/Mongo.

Tableau 5.2 Matrice des distances de Mahalanobis démontrant le degré de différenciation des os temporaux entre les 136 individus selon leur appartenance ethnique.

	AZANDE	BAHUTU	BASUKU	BASSOKO	MAMVU	MBUTI
BAHUTU	4.636587***					
BASUKU	3.893543*	3.517113***				
BASSOKO	6.682366**	5.418585**	6.683047***			
MAMVU	5.264005*	4.601308***	4.143589**	7.57528***		
MBUTI	6.965557**	6.315762***	7.118561***	5.543763	7.263508***	
MONGO	4.374744	5.1386***	4.447088***	7.84072***	5.671239**	7.923881***

*Les résultats sont significatifs au seuil $p < 0,05$ (10 000 permutations), ** significatifs au seuil $p < 0,01$, *** significatifs au seuil $p < 0,001$. Les résultats en **gras** ne sont pas significatifs.

Le cladogramme de la figure 5.24 illustre l'arrangement des groupes en fonction du degré de la variabilité morphologique de l'os temporal issu des distances de Mahalanobis (tableau 5.2). Les deux groupes, Bahutu et Basuku, se rapprochent le plus l'un de l'autre et émanent d'un branchement commun avec les Mamvus. Les Mongos et les Azandes partagent un branchement et sont proches des Mamvus et des Bahutus. Les Basukus, les Bahutus et les Mamvus partagent un branchement avec les Mongos et les Azandes. Les Bassokos et Mbutis, émanant du même branchement et s'éloignent de cinq groupes (Azande, Bassoko, Mongo, Bahutu et Basuku).

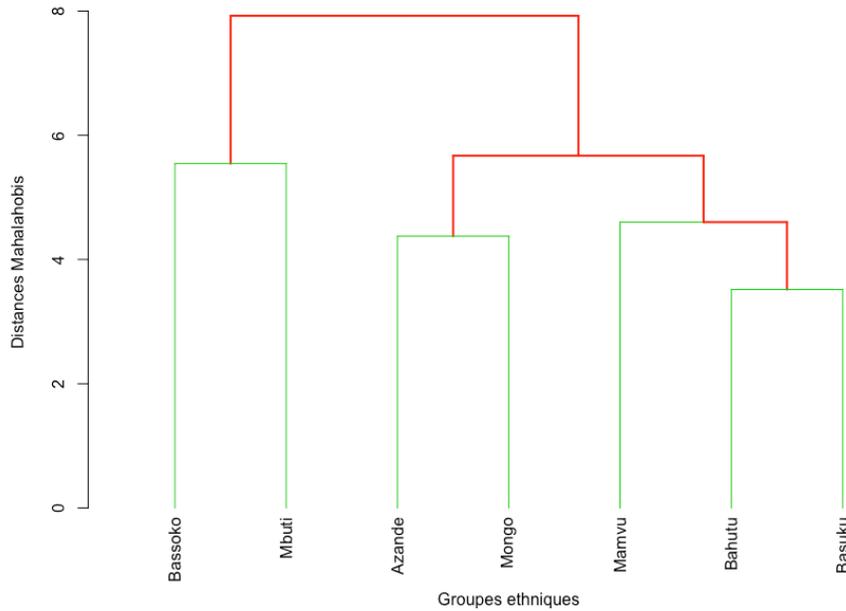


Figure 5.24 Cladogramme obtenu à partir des distances de Mahalanobis et illustrant l'arrangement des groupes selon la morphologie des os temporaux (populations récentes).

5.2.2 Analyse des moindres carrées partiels à deux blocs

Les coordonnées Procruste des crânes et des os temporaux sont explorées à l'aide d'une Analyse des Moindres Carrées Partiels à deux blocs (2B-PLS) pour déterminer la relation entre les deux blocs de données. Dans l'étude suivante, le premier bloc représente la morphologie de l'ensemble du crâne et le deuxième bloc représente la morphologie de l'os temporal. Le résultat de la PLS1 (figure 5.25) représente 43% de la covariance total entre les deux blocs ($P = 0,001$ avec 999 tours de tests de permutation). Le résultat 2B-PLS, avec un coefficient de corrélation de 0,695, indique que la force globale d'association entre les blocs est relativement forte. Autrement dit, il existe une corrélation significative entre la variation de la morphologie de l'ensemble du crâne et la variation de la morphologie de l'os temporal.

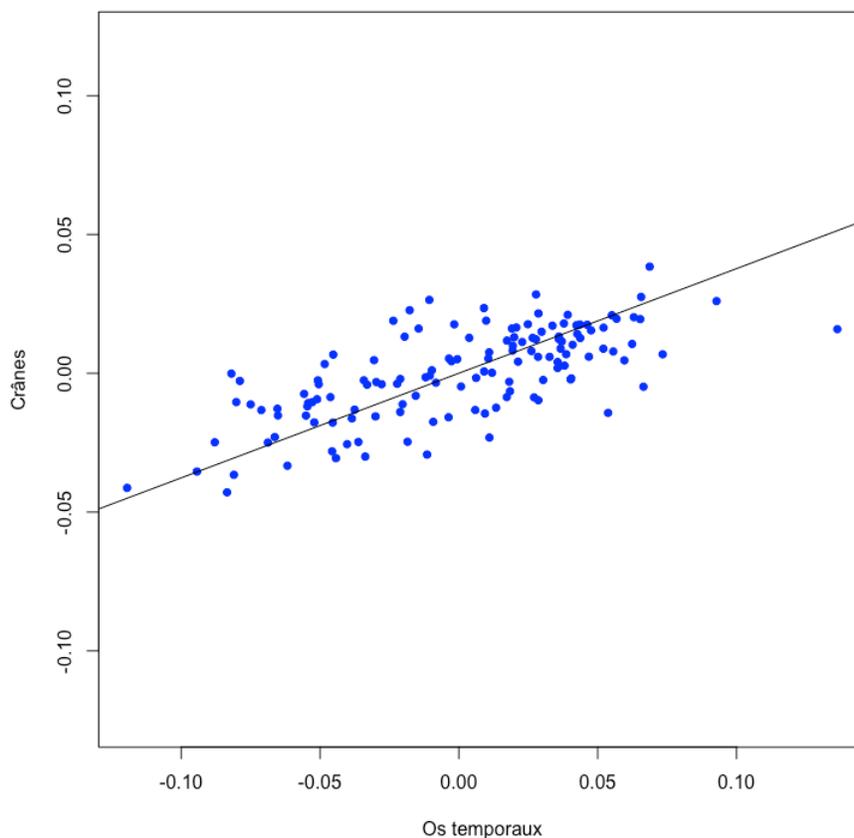


Figure 5.25 Résultat de l'analyse PLS. Un graphique de la PLS1 des deux blocs. Axe x: les scores PLS1 sur les données de conformation des 136 os temporaux. Axe y: les scores PLS1 sur les données de conformation des 136 crânes récents.

5.3 Analyse des populations récentes et archéologiques

5.3.1 Analyse inter-groupe des populations récentes et archéologiques

5.3.1.1 Analyse en composantes principales

Tenant compte des résultats de la PLS (section 5.3.1), une PCA a été conduite sur l'ensemble des conformations des os temporaux des individus récents et passés (figure 5.25). La dispersion des individus actuels n'est pas différente des résultats observés dans le graphique 5.2. Les populations archéologiques, spécifiquement les individus qui proviennent des sites de l'Upemba, se regroupent au centre du graphique, à l'exception de deux individus: KUL_T1 et SGA_18. L'individu KUL_T1 se situe dans les valeurs négatives de la PC1 et dans les valeurs

négatives de la PC2 (quadrant inférieur gauche du graphique) et à l'extérieur de l'ellipse de confiance à 95% pour les groupes archéologiques (figure A1 dans l'annexe IV). Puis, l'individu SGA_18 se situe dans les valeurs positives de la PC2 (quadrant supérieur gauche du graphique) et à la limite de l'ellipse de confiance à 95% pour les groupes archéologiques (figure A1 dans l'annexe IV). Les neuf individus de la dépression de l'Upemba présentent une variation sur la PC2. Puis, les deux individus du site de Shum Laka se rapprochent des groupes de l'Upemba. Cependant, ils présentent une différence morphologique intra-groupe, car l'individu 6/SEIV se regroupe avec les sept individus de l'Upemba, tandis que l'individu 6/SEIII se trouve dans les valeurs positives de la PC2, proche de l'individu SGA_18.

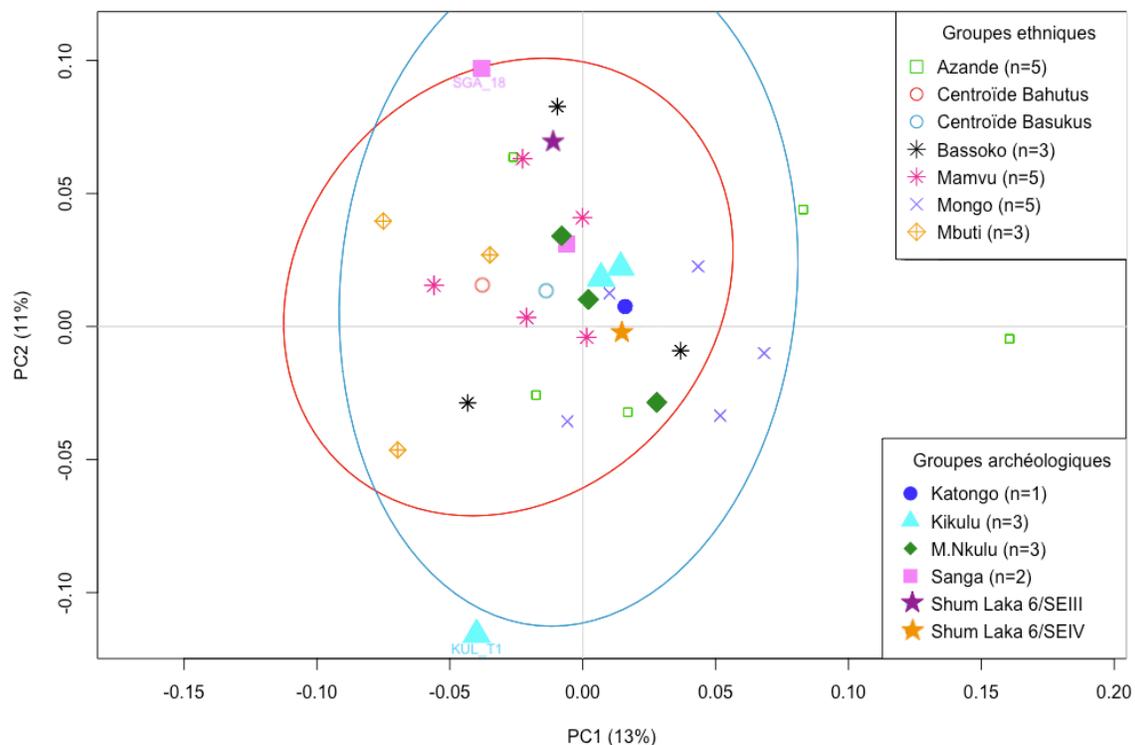


Figure 5.26 Graphique bivarié pour les résultats de l'analyse en composante principale basés sur les données de conformation de l'os temporal des populations récentes et passées. Ellipse de confiance à 95% ($p = 0,05$) pour les Basukus et les Bahutus.

Un test Kruskal-Wallis ($p = 0,44 > 0,05$) effectué sur les moyennes des tailles centroïdes de l'os temporal des groupes archéologiques (Katongo = 0,088, Kikulu = 0,086, Malemba-Nkulu = 0,099, Sanga = 0,084 et de Shum Laka = 0,095) révèle que les différences ne sont pas liées à la taille (tableau A17 dans l'annexe III). Toutefois, il est possible de remarquer que la taille centroïde des

os temporaux de Katongo (0,088) et de Shum Laka (0,095) est beaucoup plus petite que le reste de l'échantillon.

5.3.1.2 Analyse des variables canoniques

La première variable canonique (CV1) explique 35% de la variance et la deuxième (CV2) explique 26% de la variance entre les groupes (figure 5.27). Lorsque les populations archéologiques sont incluses dans l'analyse des variables canoniques, les populations récentes se regroupent ensemble. En effet, les Mbutis et les Bassokos se rapprochent des Bahutus. Les Mongos, les Azandes et les Mamvus se situent entre les Bahutus et Basukus. Cependant, les populations se départagent sur la CV2, particulièrement pour les Bahutus et les Basukus. Les groupes provenant de la dépression de l'Upemba se regroupent dans les valeurs négatives de la CV1 et la CV2 (quadrant inférieur gauche du graphique). Les deux individus provenant du site de Shum Laka se regroupent avec les populations récentes. Néanmoins, une distance sépare l'individu 6/SEIII de l'individu 6/SEIV, suggérant une variabilité intra-groupe élevée. En effet, l'individu 6/SEIII se situe au sein de la variation des groupes Bahutu et Basuku. Tandis que l'individu 6/SEIV se place à la limite des regroupements Bahutu et Basuku.

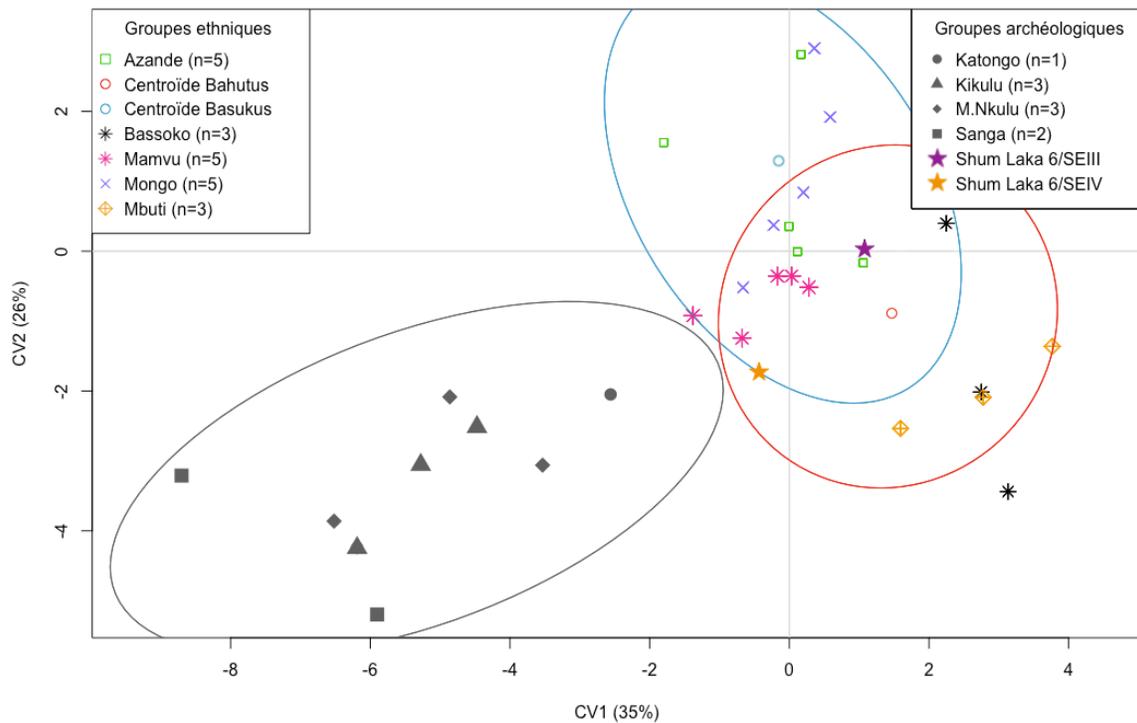


Figure 5.27 Graphique bivarié pour les résultats de l'analyse des variables canoniques composante basés sur les données de conformation de l'os temporal des populations récentes et passées. Ellipse de confiance à 95% ($p = 0,05$) pour les individus de l'Upemba, les Bahutus et les Basukus.

Les distances de Mahalanobis ont été calculées (tableau 5.3) afin d'observer le degré de différenciation entre les groupes. Tous les résultats sont significatifs sauf pour la distance entre trois paires de groupes : Basuku/Azande, Bassoko/Mbuti, Mongo/Azande.

Tableau 5.3 Matrice des distances de Mahalanobis démontrant le degré de différenciation de l'os temporal entre les groupes récents et archéologiques.

	AZANDE	BAHUTU	BASUKU	BASSOKO	MAMVU	MBUTI	MONGO	SHUM LAKA
BAHUTU	4.635202**							
BASUKU	4.018211	3.234284***						
BASSOKO	6.769131*	5.508434*	6.469696**					
MAMVU	5.504046*	4.133864*	4.161039*	7.275494**				
MBUTI	7.105523**	6.364968**	7.202058***	5.251442	7.211817**			
MONGO	4.541735	4.730387**	4.283621*	7.512597**	5.696378*	7.730451**		
SHUM LAKA	9.562041***	8.194997***	8.607908**	10.976155***	8.573753**	11.441928***	8.809249**	
UPEMBA	7.583142***	7.20286***	6.596666***	9.348084***	6.824686***	9.733764***	7.898194***	10.434191***

*Les résultats sont significatifs au seuil $p < 0,05$ (10 000 permutations), ** significatifs au seuil $p < 0,01$, *** significatifs au seuil $p < 0,001$. Les résultats en **gras** ne sont pas significatifs.

Le cladogramme (figure 5.28) issu des distances de Mahalanobis (tableau 5.3) permet d'illustrer les distances morphologiques de l'os temporal entre les groupes. Le branchement des populations subactuelles ne diverge pas de l'analyse précédente effectuée sur les os temporaux (figure 5.24). Cependant, il est possible d'observer que les individus de la dépression de l'Upemba émergent du même branchement que les groupes récents. Les deux individus de Shum Laka émergent d'un branchement distinct et s'éloignent le plus du reste de l'échantillon.

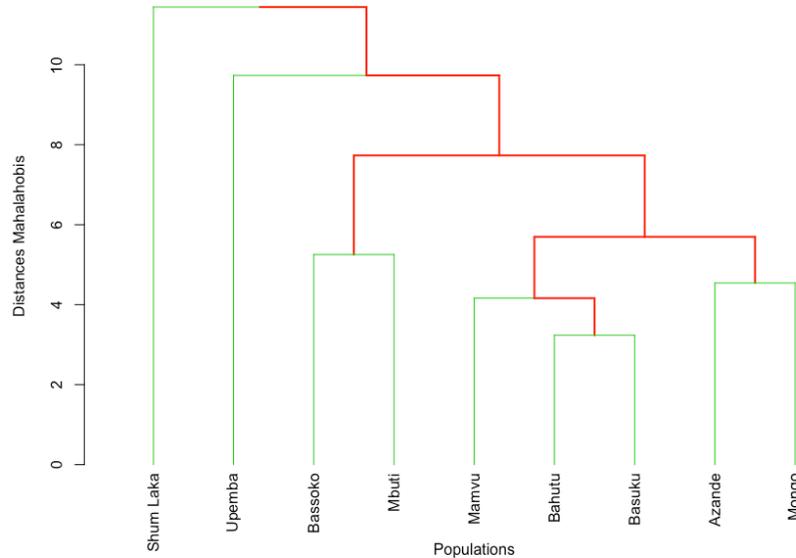


Figure 5.28 Cladogramme obtenu à partir des distances de Mahalanobis et illustrant l'arrangement des groupes selon la morphologie des os temporaux (populations récentes et archéologiques).

5.3.2 Variation intra-populationnelle des groupes archéologiques

Suite à la PCA (figure 5.26) et la CVA (figure 5.27) des 147 individus de cet échantillon, il a été possible d'observer certaines particularités concernant les populations archéologiques. À cet effet, une matrice des distances procrustéenne a été générée (tableau 5.4) afin d'évaluer les différences et les similarités morphologiques entre les individus archéologiques. Toutes les distances sont significatives ($p < 0,001$).

Tableau 5.4 Matrice des distances procrustéennes démontrant le degré de différenciation de l'os temporal entre les individus du groupe archéologique.

	KTG_T3	KUL_T1	KUL_T7	KUL_T14	MAK_T1	MAK_T19	MAK_T35	SGA_18	SGA_172	SEIII
KUL_T1	0.2955485									
KUL_T7	0.1279932	0.279906								
KUL_T14	0.1466923	0.2944584	0.1587915							
MAK_T1	0.1574141	0.2607566	0.1743861	0.1896731						
MAK_T19	0.2744972	0.3609862	0.2835062	0.277937	0.3090632					
MAK_T35	0.1281455	0.2943231	0.1164559	0.1579389	0.167925	0.2920593				
SGA_18	0.3236456	0.4450987	0.3448295	0.3379504	0.3588099	0.3411288	0.3333456			
SGA_172	0.2077993	0.3606993	0.2213974	0.2290349	0.2317162	0.3200378	0.2027965	0.232583		
SEIII	0.2080827	0.3087831	0.1952048	0.2017793	0.2344393	0.2845061	0.2005206	0.356032	0.2747076	
SEIV	0.1424861	0.3068781	0.1609249	0.1803398	0.1965958	0.2801678	0.1803924	0.3400268	0.2344407	0.1950001

*Les résultats sont significatifs au seuil $p < 0,001$. En gras, les distances les plus courtes entre deux individus.

5.3.2.1 Variation intra-groupe : les individus de Shum Laka

Il est possible d'observer que les deux individus de Shum Laka se regroupent avec les individus de la dépression de l'Upemba : Katongo, Kikulu, Malemba-Nkulu et Sanga (figure 5.26). Cependant, 6/SEIII et 6/SEIV s'éloignent l'un de l'autre (tableau 5.4, figures 5.26 et 5.27), suggérant qu'ils se distinguent morphologiquement, reflétant ainsi une variabilité inter-individuelle élevée. L'individu 6/SEIII se situe dans les valeurs positives de la PC2, tandis que l'individu 6/SEIV se situe au centre du graphique (figure 5.26).

La visualisation de la morphologie de l'os temporal démontre plusieurs différences morphologiques entre les deux femmes de Shum Laka (figure 5.29). Premièrement, l'individu 6/SEIV a un processus mastoïdien plus robuste et prononcé que l'individu 6/SEIII. Deuxièmement, les deux individus démontrent une variabilité dans l'emplacement du *landmark* astérion, qui est postérieur pour l'individu 6/SEIV et inférieur pour l'individu 6/SEIII. Troisièmement, l'individu 6/SEIV a une fosse mandibulaire légèrement plus large antéropostérieurement avec le *landmark* centre de l'éminence auriculaire, qui est plus prononcé. Tandis que l'individu 6/SEIII a une fosse mandibulaire plus large médiolatralement, avec l'éminence auriculaire médiale et l'entoglénoïde inférieur qui sont plus prononcés.

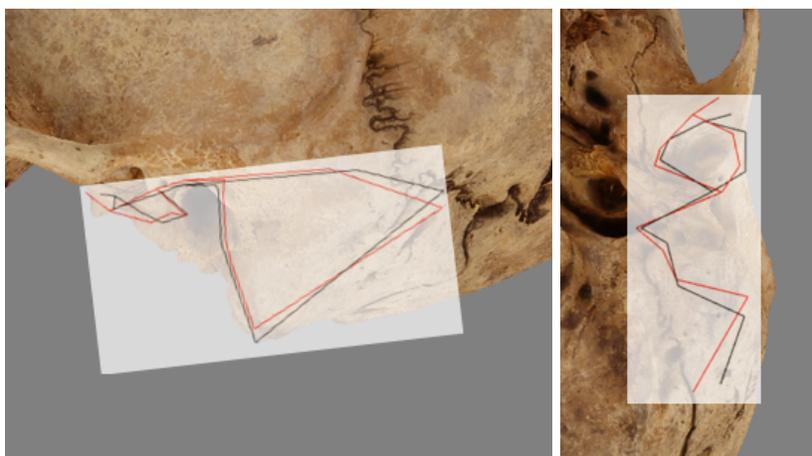


Figure 5.29 Différences de conformation crânienne des os temporaux des deux individus de Shum Laka. En rouge : l'individu 6/SEIII. En noir : l'individu 6/SEIV. De gauche à droite : Vues latérale gauche et inférieure. (Individu : Basuku_AF19.243. Photographie de Y.G).

Finalement, en comparant la morphologie de l'ensemble de l'os temporal des deux individus de Shum Laka aux individus de l'âge du fer et des individus récents de l'échantillon (figure 5.30), il est possible de remarquer que la morphologie de la fosse mandibulaire de ces deux individus est

différente autant que des populations actuelles que des individus de la dépression de l'Upemba. En effet, malgré leur variabilité intra-groupe, les deux individus de Shum Laka tendent à avoir une fosse mandibulaire de forme circulaire, alors que le reste de l'échantillon présente plutôt une forme ovale/ellipsoïde de la fosse mandibulaire (figure 5.30).

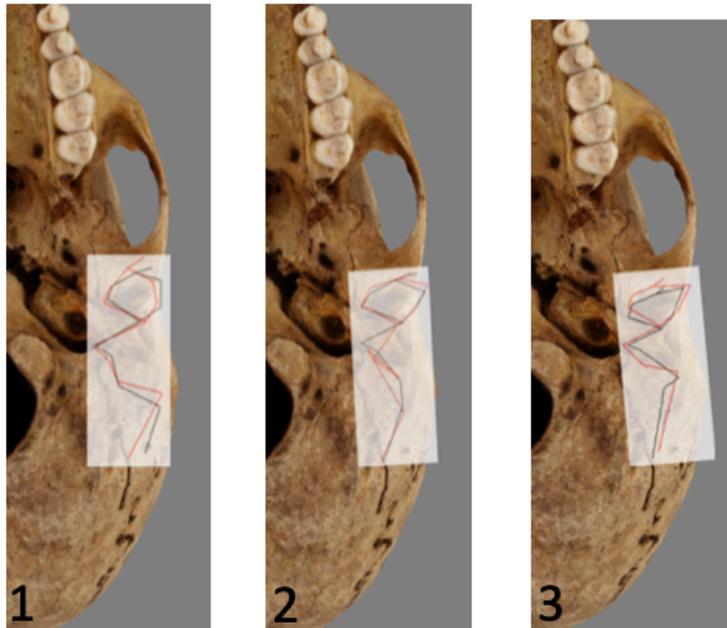


Figure 5.30 Comparaison de la morphologie de la fosse mandibulaire : 1) Shum Laka (rouge : 6/SEIII; noir : 6/SEIV); 2) Dépression de l'Upemba (en rouge : KUL_T1; en noir : KUL_T7); 3) Populations récentes (en rouge : AF25.297 ; en noir : AF.12.650). Vue inférieure. (Individu : Basuku_AF19.243. Photographie de Y.G).

5.3.2.2 Variation intra-groupe: dépression de l'Upemba

Les résultats de la PCA (figure 5.26) démontrent que deux individus (KUL_T1 et SGA_18) s'éloignent du regroupement des individus de la dépression de l'Upemba et se situent aux extrêmes opposés de la variance du groupe de l'Upemba. L'individu KUL_T1 se situe dans les valeurs négatives de la PC2 (à l'extérieur de l'ellipse de confiance à 95% pour les groupes archéologiques (figure A1 dans l'annexe IV). Tandis que l'individu SGA_18 se situe dans les valeurs positives de la PC2 et dans les valeurs négatives de la PC1 (quadrant supérieur gauche du graphique; à la limite de l'ellipse de confiance à 95% pour les groupes archéologiques; figure A1 dans l'annexe IV). La morphologie de l'os temporal de ces deux individus a été comparée à celle d'un autre individu

provenant du même site archéologique et qui se trouve proche de la moyenne générale du groupe de l'Upemba : KUL_T1 a été comparé à KUL_T7 et SGA_18 a été comparé à SGA_172. La PCA (figure 5.26) montre l'emplacement de KUL_T1 relativement éloigné des individus provenant du site de Kikulu, ou tout autre site de la dépression de l'Upemba. La visualisation de la morphologie de l'os temporal (figure 5.31) démontre de remarquer que l'individu de KUL_T1, une femme, a un processus mastoïdien moins prononcé que l'individu KUL_T7, un homme, et une surface squameuse plus étroite supérioro-inférieurement. La fosse mandibulaire de KUL_T1 est légèrement plus large médiolatralement que celle de KUL_T7 au niveau de l'éminence auriculaire médiale et du milieu de l'éminence auriculaire.



Figure 5.31 Différences de conformation crânienne des os temporaux des deux individus de Kikulu. En rouge, KUL_T1 (femme) et en noir KUL_T7 (homme). De gauche à droite : Vues latérale gauche et inférieure. (Individu : Basuku_AF19.243. Photographie de Y.G).

L'individu SGA_18, se situe dans les valeurs positives de la PC2. Il ne se regroupe ni avec les individus du site archéologique de Sanga, ni avec les autres individus de la dépression de l'Upemba (figure 5.26). Selon la visualisation de la morphologie de l'os temporal (figure 5.32), l'individu SGA_18, un homme, a une surface squameuse plus large supérioro-inférieurement, avec le *landmark* radulaire, qui est antérieur, et le processus mastoïdien, qui est plus robuste comparativement à l'individu SGA_T172, une femme. La morphologie de la fosse mandibulaire de l'individu SGA_18 est plus étroite antéropostérieurement et plus large médiolatralement. Cependant, les deux individus présentent une morphologie de la fosse mandibulaire très particulière (figure 5.30) et différente des autres individus de la dépression de l'Upemba, des populations récentes et des

individus de Shum Laka. En effet, leurs fosses mandibulaires sont profondes et plus étroites au niveau de l'éminence auriculaire médiale.

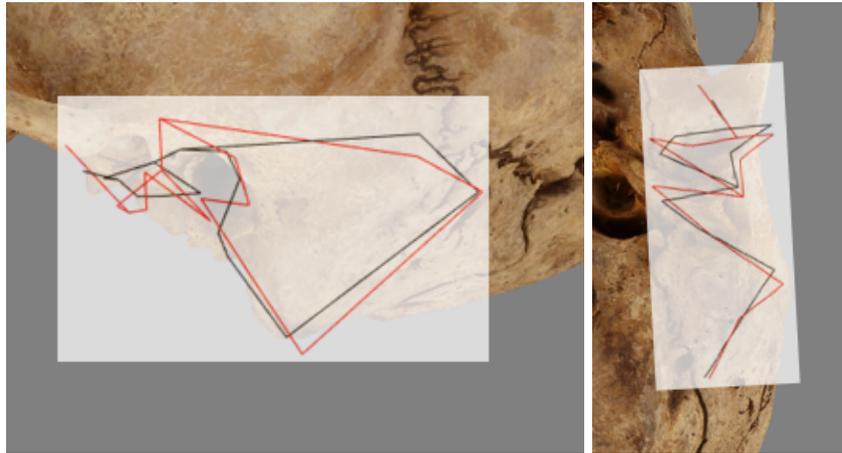


Figure 5.32 Différences de conformation crânienne des os temporaux entre les deux individus de Sanga. En rouge, SGA_18 (homme) et en noir SGA_172 (femme). De gauche à droite : Vues latérale gauche et inférieure. (Individu : Basuku_AF19.243. Photographie de Y.G).

Chapitre 6 – Discussion

Le travail entrepris dans ce mémoire de maîtrise avait deux objectifs complémentaires. Premièrement, d'un point de vue bioarchéologique, il a exploré la diversité biologique récente et passée en Afrique centrale en analysant la morphologie de l'ensemble du crâne, ainsi que de la morphologie de l'os temporal. Deuxièmement, d'un point de vue méthodologique, l'état fragmentaire des collections ostéologiques d'Afrique centrale a sollicité l'emploi de méthodes alternatives pour analyser cette diversité. En appliquant la morphométrie géométrique 3D et en analysant la morphologie de l'os temporal, cette étude a permis d'analyser en profondeur un corpus de données virtuelles pour l'Afrique centrale et d'approfondir le corpus de données phénotypiques.

Pour discuter des questions posées initialement (voir section 2.4.2) à l'aide des résultats du chapitre 5, le chapitre suivant est organisé en trois sections comme suit : i) la variation crânienne des populations récentes, ii) la variation du crâne vs l'os temporal et iii) la morphologie de l'os temporal à travers le temps.

6.1 La variation crânienne des populations récentes

Les études morphométriques antérieures (Franklin et al., 2010; Relethford, 1994; Relethford et al., 2012; Relethford et Lees, 1982) ont démontré que le pourcentage de la variabilité humaine est faible entre les grandes régions géographique (par exemple entre l'Afrique subsaharienne, l'Europe, l'Asie, l'Amérique du Nord, etc.) et que le pourcentage de la variabilité à l'intérieur de ces régions est élevé. Ce postulat a été attesté en Afrique subsaharienne où la diversité biologique régionale est très élevée (Batini et al., 2011; Botha et al., 2017; Campbell et Tishkoff, 2008; Corruccini, 1991; de Filippo et al., 2011, 2012; Excoffier et al., 1987; Franklin et al., 2010; Hiernaux, 1966, 1976; Hiernaux et al., 1992; Howells, 1989; Irish, 1997; Irish et al., 2014; Li et al., 2014; Lipson et al., 2020; Ribot, 2003, 2004, 2011; Schlebusch et al., 2012; Warren et al., 2015). Par rapport à cela, l'une des questions soulevées par la présente étude tente d'explorer

la variation crânienne intra et inter-groupe au sein de nos échantillons récents en fonction du sexe, des groupes ethniques et du climat en Afrique centrale grâce aux techniques de pointe 3D.

6.1.1 Dimorphisme sexuel

L'analyse de la morphologie de l'ensemble du crâne reflète un faible dimorphisme sexuel (ou même absent) au sein de l'échantillon actuel (ou même absent). D'un côté, la PCA (figure 5.1) illustre une certaine homogénéité morphologique, avec les individus qui se chevauchent sur les composantes principales indépendamment de leur sexe. D'un autre côté, les analyses de la variance tant sur les variables de la forme ($p = 0,33 > 0,05$) que sur les variables de la taille ($p = 0,11 > 0,05$) ne démontrent pas de dimorphisme sexuel statistiquement significatives.

L'expression du dimorphisme sexuel varie d'une population à une autre et s'exprime à des amplitudes différentes (Walker, 2008; Brothwell, 1981). Pour cela, il ne serait pas judicieux de conclure que le dimorphisme sexuel est faible ou absent au sein des groupes de l'Afrique centrale, étant donné que le sexe des individus de notre échantillon a tout de même été déterminé avec la méthode macroscopique de Ferembach et al. (1980) (voir section 4.1.2 et Ribot, 2003). Ainsi, notre résultat peut être expliqué par la méthode sélectionnée, qui vise avant tout à refléter la phylogénie et se focalise peu sur la détection fine des différences morphologiques en lien avec le dimorphisme sexuel, comme la région de la crête nucale et le bord supra-orbitaire (Buikstra et Ubelaker, 1994; Ferembach et al., 1980).

6.1.2 Appartenance ethnique et phylogénie

Des différences morphologiques significatives (tableau A3 et A4 en annexe III) entre les individus en fonction de leur affiliation ethnique confirment la présence d'une variation inter-populationnelle à une échelle très fine, voire locale ou inter-ethnique en Afrique équatoriale. Selon la PCA (figure 5.2), les individus se distinguent sur le graphique et se regroupent clairement en fonction de leur appartenance ethnique, particulièrement les Basukus et les Bahutus. Les individus Mongos et Mamvus ont des affinités morphologiques avec les Basukus, tandis que les individus

Bassokos, Mbutis et Azandes sont morphologiquement proches à la fois des Bahutus et des Basukus. Les résultats de la CVA (figure 5.6) révèlent que les groupes principaux, Basuku et Bahutu se distinguent clairement, tout comme démontré par la PCA (figure 5.2). Les groupes Azande, Bassoko et Mongo se rapprochent du groupe Basuku, tandis que les Mamvus et les Mbutis se rapprochent davantage du groupe Bahutu. Des traits crâniens (figures 5.4 et 5.5) comme la largeur de la voûte crânienne, la proéminence de l'os occipital, la région de l'os temporal, la forme et la taille de l'ouverture nasale et le prognathisme de l'os maxillaire, varient significativement entre les groupes ethniques ($p = 0,02 \leq 0,05$). Ces différences morphologiques concordent avec les observations antérieures (Hiernaux, 1966, 1976; Relethford, 2004; Ribot, 2003, 2004).

Cette différenciation entre les groupes ethniques reflète possiblement les distances géographiques entre les groupes, un facteur contribuant à accentuer les différences morphologiques à l'échelle inter-régionale (Ribot, 2003; Weber et al., 2000). D'ailleurs, à l'échelle globale, les différences morphologiques entre les populations s'amplifient lorsque les distances géographiques entre elles accroissent, et inversement, la diversification morphologique décroît lorsque la distance géographique décroît (Relethford, 2004). Dans le cas de notre analyse, certaines paires de groupes respectent le postulat de Relethford (2004). En effet, les paires de groupes suivants ont des distances de Mahalanobis basses et des distances géographiques courtes : Mamvu/Bahutu, Mbuti/Bahutu, Mongo/Basuku, Mongo/Bassoko et Mbuti/Mamvu (figure 6.1 et tableau 6.1). Également, les paires de groupes suivants ont des grandes distances Mahalanobis et des grandes distances géographiques : Mongo/Bahutu, Mamvu/Basuku, Mbuti/Basuku et Mongo/Mbuti (figure 6.1 et tableau 6.1).

Toutefois, la prémisse de Relethford (2004) ne s'applique pas sur l'ensemble de nos observations, étant donné que les distances de Mahalanobis les plus basses entre certains groupes ne corréleront pas toujours avec les plus courtes distances géographiques (figure 6.1 et tableau 6.1), telles les paires de groupes : Basuku/Azande, Basuku/Bahutu et Bassoko/Basuku où les distances de Mahalanobis sont basses et les distances géographiques sont grandes. Également, des groupes géographiquement proches l'un de l'autre ont des grandes distances de Mahalanobis, comme les paires de groupes suivants : Mamvu/Azande, Mbuti/Azande, Bassoko/Bahutu, Mamvu/Bassoko, Mbuti/Bassoko et Mongo/Mamvu (figure 6.2 et tableau 6.1).

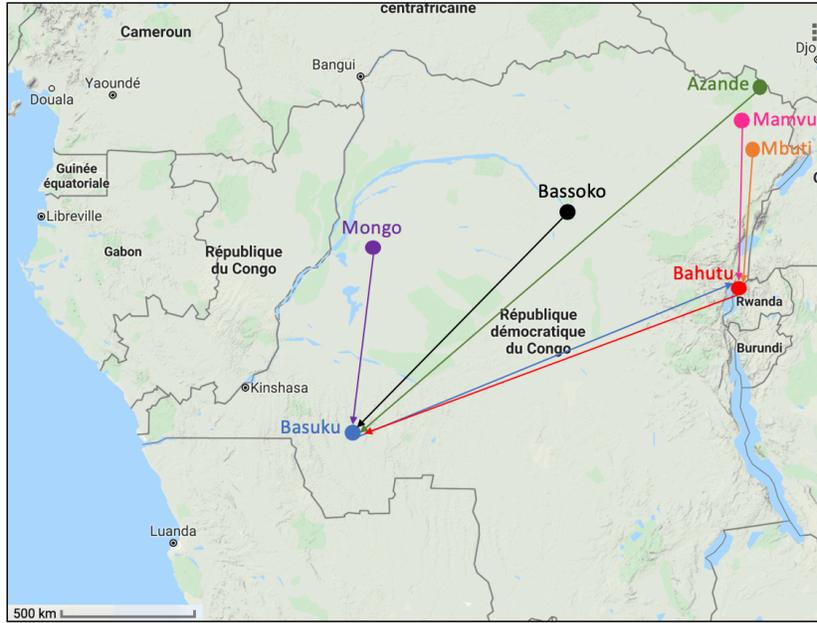


Figure 6.1 Localisation des populations actuelles par affiliation ethnique et affinité la plus proche : les points représentent la localisation des groupes récents. Les flèches pointent vers le groupe qui a la plus courte distance de Mahalanobis (crânes) par rapport à ce dernier (*Google maps*, 2019).

Tableau 6.1 Matrices des distances de Mahalanobis (crânes) et des distances géographiques entre les groupes actuels.

DISTANCES DE MAHALANOBIS / DISTANCES GÉOGRAPHIQUES	AZANDE	BAHUTU	BASUKU	BASSOKO	MAMVU	MBUTI
BAHUTU	14.204968 820 km					
BASUKU	11.655451 1 650 km	9.949002 1 290 km				
BASSOKO	14.279106 690 km	15.902963 620 km	13.490535 1 000 km			
MAMVU	15.274617 120 km	12.650287 580 km	12.842327 1 600 km	16.902478 620 km		
MBUTI	16.367936 220 km	13.005075 460 km	15.075263 1 590 km	19.80828 605 km	14.778011 100 km	
MONGO	14.583527 1 330 km	14.226936 1 170 km	12.490261 590 km	14.175658 680 km	15.974145 1 275 km	17.019329 1 260 km

Les deux distances minimales de Mahalanobis et géographique de chaque groupe sont en couleur orange. Les deux distances maximales de Mahalanobis et géographique de chaque groupe sont en couleur bleu. Encadré bleu : courtes distances de Mahalanobis/courtes distances géographiques. Encadré orange : grandes distances de Mahalanobis/grandes distances géographiques. Encadré vert : courtes distances de Mahalanobis/grandes distances géographiques ou grandes distances de Mahalanobis/courtes distances géographiques.

La discordance entre nos résultats et le modèle de Relethford (2004) peuvent être expliquer avec l’histoire des groupes ethniques. Un mouvement de population, telle l’expansion bantoue, une

origine commune et une isolation géographique sont des facteurs pouvant expliquer les similarités ou différences morphologiques observées au sein de notre échantillon.

6.1.3 Similarités morphologiques : origine commune?

Malgré la distinction des groupes en fonction de l'appartenance ethnique, nos analyses démontrent des similarités morphologiques entre des individus provenant de groupes ethniques distincts. Entre autres, certains individus Basukus et Bahutus se chevauchent dans la PCA (figure 5.2). Les autres groupes ethniques (Mongo, Bassoko, Azande, Mamvu et Mbuti) ont une courte distance de Mahalanobis soit avec les Basukus ou avec les Bahutus, indépendamment de la distance géographique qui les séparent (figure 6.1). Ces similarités morphologiques entre les individus de différents groupes ethniques reflètent une variation continue qui pourrait être expliquée par des échanges génétiques, comme des interactions ou des migrations récentes, ayant contribué possiblement à homogénéiser les populations en lien, par exemple, avec l'expansion bantoue (Alves et al., 2011 ; de Filippo et al., 2011 ; Excoffier et al., 1987; Relethford, 1995 ; Tishkoff et al., 2009).

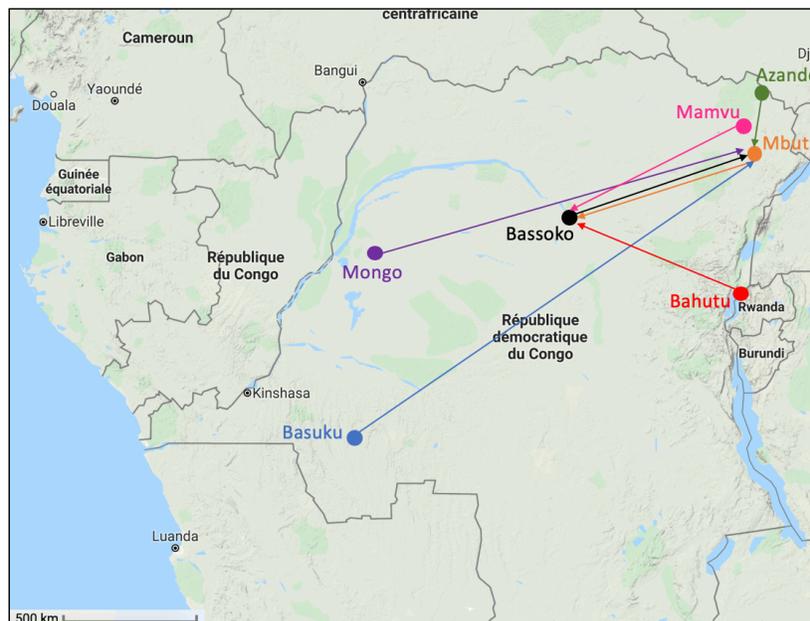


Figure 6.2 Localisation des populations actuelles par affiliation ethnique et affinité la plus éloignée : les points représentent la localisation des groupes récents. Les flèches pointent vers le groupe qui a la plus grande distance de Mahalanobis (crânes) par rapport à ce dernier (Google maps, 2019).

On remarque que les deux groupes Mbuti et Bassoko ont de grandes distances de Mahalanobis avec les autres groupes ethniques (figure 6.2 et tableau 6.1). D'un côté, comme les Mbutis sont des chasseurs-cueilleurs qui ont vécu isolés dans la forêt tropicale de l'Ituri au Nord-Est de la R.D.C., cela expliquerait les distances morphologiques élevées par rapport aux autres groupes. Les études antérieures (Cavalli-Sforza et al., 1994; Diamond, 1991; Froment, 1993; Hart et Hart, 1986) suggèrent que la petite taille des populations « Pygmées » est une conséquence de différentes pressions sélectives, telles une mobilité adaptée à la dense forêt tropicale, une adaptation thermorégulatrice à l'environnement de la forêt tropicale et une réduction de l'apport calorique total dans un environnement où l'alimentation est limitée. Ainsi, une adaptation à l'environnement de forêt tropicale pourrait expliquer la morphologie distinctive des Mbutis de notre échantillon crânien. Entre autres, ils ont un nez court supéroinférieurement, une ouverture nasale légèrement plus large et une face plus courte et prognathe, par rapport à la morphologie des autres groupes (forme moyenne des groupes), concordant avec les observations antérieures (Cavalli-Sforza et al., 1994; Froment, 1993). D'un autre côté, même si les Bassokos sont des Bantous de l'affiliation linguistique kordofanienne (Murdock, 1967), leur isolement géographique (au centre de la forêt tropicale d'Afrique centrale, en R.D.C) pourrait expliquer leur divergence morphologique des autres groupes bantous. Finalement, les facteurs climatiques sont à considérer (voir section 6.1.4) dans la différenciation morphologique des Bassokos, vivants dans un climat de savane équatoriale, humide et des Mbutis, provenant d'un climat de savane équatoriale avec mousson (figure 6.3), les deux groupes occupants une région relativement proche de l'équateur terrestre.

6.1.4 Climat et plasticité crânienne

L'analyse crânienne en fonction des classifications climatiques (figure 5.3) révèle que les individus se regroupent en fonction de deux grandes catégories climatiques : climat de savane équatoriale (avec hiver sec, mousson et humide) ou climat tempéré, chaud et humide (figure 6.3). Les individus provenant de la région climatique tempérée, chaude et humide, notamment les Bahutus, ont des maxillaires prognathes, un nez haut supéroinférieurement, une ouverture nasale large et un processus zygomatique prononcé. Les groupes vivants dans un climat de savane équatoriale, avec hiver sec, comme les Basukus et les Azandes, dans un climat de savane équatoriale humide, comme les Mongos et les Bassokos et dans un climat de savane équatoriale

avec mousson, comme les Mbutis et les Mamvus se regroupent ensemble et ont généralement une face étroite médiolateralement, moins prognathe et une ouverture nasale plus étroite, sauf pour les Mbutis (nez court supéroinférieurement, ouverture nasale large, face courte supéroinférieurement et prognathe). Ces différences comme la taille et la forme du nez entre les groupes ethniques d’Afrique centrale concordent avec les études portant sur la plasticité et l’adaptabilité climatiques (Carey et Steegmann, 1981; Evteev et al., 2014; Franciscus et Long, 1991; Hubbe et al., 2009; Ishida, 1992; Noback et al., 2011; Lieberman et al., 2004; Sparks et Jantz, 2002; von Cramon-Taubadel, 2011, 2014; Weiner, 1954). Ainsi, il est possible de suggérer que les individus de notre échantillon se sont diversifiés en s’adaptant à des régions climatiques divergentes sur plusieurs générations (ex. principes de thermorégulation).

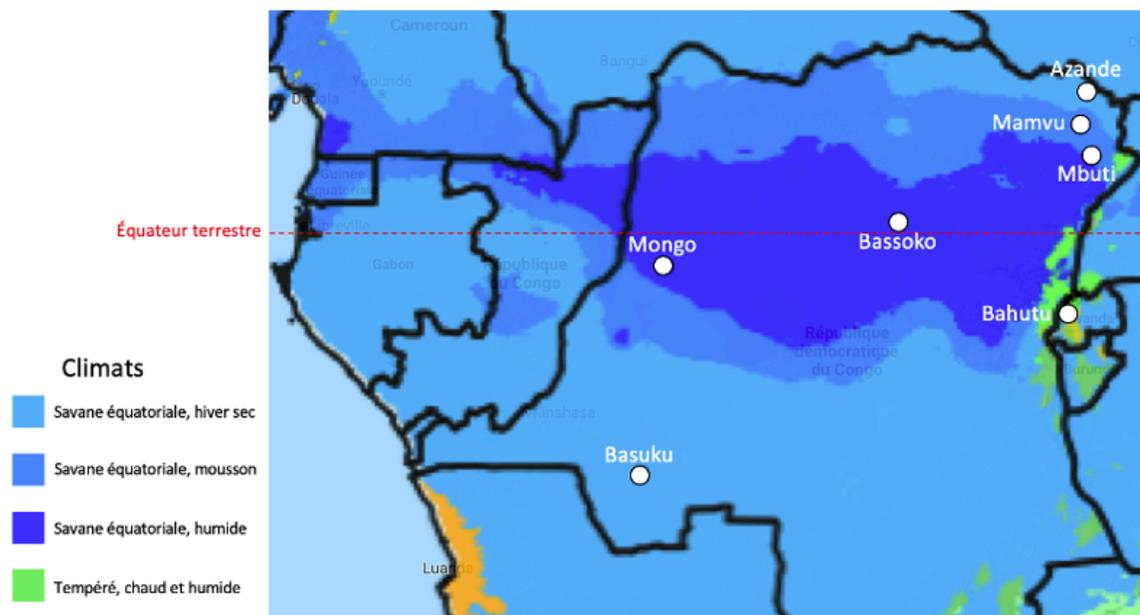


Figure 6.3 Localisation des populations actuelles par affiliation ethnique et classification climatique (Google maps, 2019, Kottke et al., 2006).

6.1.4 Autres facteurs plausibles expliquant la variation

La structure sociale et les facteurs économiques sont deux facteurs qui peuvent également expliquer la variation intra-populationnelle, mais qui n’ont pas été testés par notre étude. Par exemple, les groupes pratiquant l’exogamie (hors du groupe ethnique) sont plus hétérogènes, car le flux génétique entre les populations contribue à augmenter la variation intra-groupe. Alors que

les populations qui pratiquent davantage l'endogamie sont plus homogènes, car le contact avec des groupes externes est limité et la variabilité tend à baisser (Hiernaux, 1976). Dans le cas des Bahutu et Basuku, un flux génétique avec les populations avoisinantes pourrait expliquer la diversité intra-groupe élevée. Cela pourrait être testé à l'aide des analyses génomiques, entre autres pour obtenir des données plus précises et non-estimées du sexe des individus.

Aussi, il est possible que la diversité économique à l'échelle locale contribue indirectement à la variation morphologique des populations en Afrique centrale. À cause d'un remodelage constant de l'os alvéolaire durant la vie, les contraintes masticatoires modifient la forme de l'os maxillaire (Lieberman et al., 2004; Paschetta et al., 2010; Pinhasi et al., 2008; Shea, 1977; Wang et al., 2015). En effet, ce dernier est une structure anatomique plastique qui reflète une adaptation aux régimes alimentaires. Les groupes de notre échantillon sont tous des agriculteurs, à l'exception des Mbutis qui sont des chasseurs-cueilleurs (Cavalli-Sforza et al., 1994) et des Mongos qui pratiquent la chasse, la pêche et l'agriculture (Riel et al., 1953). Il n'a toutefois pas été possible d'observer des différences entre le regroupement des individus en fonction de leur régime alimentaire en raison de l'inégalité de l'effectif quant au mode de subsistance des groupes.

6.2 La variation du crâne vs l'os temporal des populations récentes

L'étude suivante a examiné le potentiel de la morphologie de l'os temporal à fournir des informations relatives aux affinités biologiques en Afrique centrale. Le résultat de l'analyse des moindres carrés partiels à deux blocs ($P = 0,001$) démontre une forte corrélation ($r = 0,695$) entre la variation de la morphologie de l'ensemble du crâne et la variation de la morphologie de l'os temporal. Cela implique que la variation de la morphologie de l'os temporal peut être un indicateur au même niveau que l'ensemble du crâne, bien que le crâne reflète davantage à la fois les relations phylogénétiques et les adaptations environnementales. La section suivante apporte des réponses à la question posée dans le volet méthodologique concernant la contribution de la morphologie de l'os temporal pour les études phylogénétiques.

6.2.1 Concordances et discordances entre la variation du crâne et de l'os temporal

De manière générale, nos analyses révèlent une variation relativement élevée de la morphologie de l'os temporal au sein de l'Afrique centrale, concordant à la fois avec les études précédentes sur la diversité biologique en Afrique subsaharienne (Batini et al., 2011; Botha et al., 2017; Campbell et Tishkoff, 2008; Corruccini, 1991; de Filippo et al., 2011, 2012; Excoffier et al., 1987; Franklin et al., 2010; Hiernaux, 1966, 1976; Hiernaux et al., 1992; Howells, 1989; Irish, 1997; Irish et al., 2014; Li et al., 2014; Lipson et al., 2020; Ribot, 2003, 2004, 2011; Schlebusch et al., 2012; Warren et al., 2015), et avec nos analyses de la morphologie de l'ensemble du crâne.

Tableau 6.2 Tableau des similarités et des différences entre les résultats de l'analyse du crâne et de l'os temporal des populations récentes.

Variables	Crâne (Différences avec os temporal)	Similarités entre crâne et os temporal	Os temporal (Différences avec crâne)
Dimorphisme sexuel		<ul style="list-style-type: none"> Pas de différences de taille ou de forme entre les hommes et les femmes. 	
Groupes ethniques	<ul style="list-style-type: none"> Bassokos sont proches des Basukus Classification des groupes en fonction des distances Mahalanobis : ((Basuku-Bahutu) Mamvu) Mbuti ((Bassoko-Mongo) Azande) 	<ul style="list-style-type: none"> Pas de différences de taille Différences de forme significatives Bahutus et Basukus se distinguent très bien (PCA); courte distance de Mahalanobis entre les deux groupes (CVA) Azandes et Mongos sont proches des Basukus. Mbutis sont proches des Bahutus Grande distance de Mahalanobis entre Mongos et Mbutis Mamvus proches des Basukus. 	<ul style="list-style-type: none"> Bahutus et Basukus se distinguent, mais la distance est plus courte Bassokos sont proches des Bahutus. Mamvus/Basukus sont très proches (distance accroît par rapport à l'analyse crânienne) Azandes sont très proches des Basukus (distance accroît par rapport à l'analyse crânienne) Classification des groupes en fonction des distances Mahalanobis : ((Bahutu-Basuku) Mamvu) (Azande-Mongo) (Mbuti-Bassoko)
Climat	<ul style="list-style-type: none"> Distinction entre climat de savane équatoriale (hiver sec, humide et mousson) et climat tempéré, chaud/humide. Un individu de climat de savane équatoriale, humide se regroupe avec les individus de climat, chaud et humide. 	<ul style="list-style-type: none"> Distinction entre climat de savane équatoriale avec hiver sec et climat tempéré, chaud/humide Différences significatives. 	<ul style="list-style-type: none"> Groupe de climat de savane équatoriale, mousson se regroupe avec le groupe de climat tempéré, chaud/humide Quelques individus de climat savane équatoriale humide se situent avec les individus de climat tempéré, chaud/humide.

6.2.2 Informations apportées par l'os temporal

Un constat important découle de la comparaison de nos résultats : les analyses de l'os temporal démontrent que les individus se distinguent clairement en fonction de leur appartenance ethnique, tout comme les analyses de l'ensemble du crâne.

6.2.2.1 Relations phylogénétiques

La distinction des individus de l'échantillon en fonction de leur affiliation ethnique (figure 5.17) soutient l'hypothèse que la morphologie de l'os temporal reflète les relations phylogénétiques, concordant ainsi avec les études génétiques et morphologiques (Harvati et Weaver, 2006; Smith, 2009; Smith et al., 2007; von Cramon-Taubadel, 2014; von Cramon-Taubadel, 2009). La distance géographique variable entre ces groupes ethniques peut être un facteur expliquant la variation inter-populationnelle dans la région de l'Afrique centrale comme mentionnée par Relethford (2004), et ce malgré la proximité géographique de certains groupes. En effet, les différences entre les groupes ethniques au niveau de la morphologie de l'os temporal, en général, corréleraient positivement avec les distances géographiques, à quelques exceptions près (tableau 6.3).

Contrairement au résultat de l'analyse en composantes principales (figure 5.2) qui révèle que les crânes des Mbutis et les Bassokos se chevauchent avec les Bahutus et les Basukus, l'analyse de l'os temporal de ces deux groupes les rapproche davantage des individus Bahutus (figure 5.17). Ce changement de résultat pourrait possiblement s'expliquer par la proximité géographique des Mbutis et des Bassokos aux Bahutus (tableau 6.3 et figure 6.4).

Tableau 6.3 Matrices des distances de Mahalanobis (os temporaux) et des distances géographiques entre les groupes actuels.

DISTANCES DE MAHALANOBIS / DISTANCES GÉOGRAPHIQUES	AZANDE	BAHUTU	BASUKU	BASSOKO	MAMVU	MBUTI
BAHUTU	4.636587 820 km					
BASUKU	3.893543 1 650 km	3.517113 1 290 km				
BASSOKO	6.682366 690 km	5.418585 620 km	6.683047 1 000 km			
MAMVU	5.264005 120 km	4.601308 580 km	4.143589 1 600 km	7.57528 620 km		
MBUTI	6.965557 220 km	6.315762 460 km	7.118561 1 590 km	Différence non significative	7.263508 100 km	
MONGO	Différence non significative	5.1386 1 170 km	4.447088 590 km	7.84072 680 km	5.671239 1 275 km	7.923881 1 260 km

Les deux distances minimales de Mahalanobis et géographique de chaque groupe sont en couleur orange. Les deux distances maximales de Mahalanobis et géographique de chaque groupe sont en couleur bleu. Encadré bleu : courtes distances de Mahalanobis/courtes distances géographiques. Encadré orange : grandes distances de Mahalanobis/grandes distances géographiques. Encadré vert : courtes distances de Mahalanobis/grandes distances géographiques ou grandes distances de Mahalanobis/courtes distances géographiques.

Par la suite, on constate que deux groupes, Mbuti et Mongo, ont souvent de grandes distances de Mahalanobis avec les autres groupes ethniques, peu importe la distance géographique qui les séparent (voir tableau 5.1). D'abord, les grandes distances de Mahalanobis des Mbuti avec les autres groupes sont similaires au résultat obtenu avec l'analyse crânienne. Pareillement, leur distinction morphologique pourrait être due à une adaptation à l'environnement de forêt tropicale. Entre autres, la surface squameuse des Mbutis est plus large médiolatralement et plus étroite supéroinférieurement comparativement à la morphologie moyenne des autres groupes. Ensuite, en associant les distances de Mahalanobis avec les distances géographiques, les données du groupe Mongo concordent avec le postulat de Relethford (2004). Les Mongos parlent le Mongo ou le Nkundo, une langue qui fait partie de la branche des langues bénoué-congolaises de la famille des langues nigéro-congolaises (Murdock, 1967). Selon les données historiques, ces groupes sont des agriculteurs, chasseurs et pêcheurs qui ont quitté les savanes du nord-est de la R.D.C pour ensuite occuper le territoire Bafele, à l'ouest du pays (Riel et al., 1953, 8). L'origine des Mongos du nord-est pourrait expliquer la distinction entre ce groupe et d'autres populations bantoues qui ont une origine probable à l'ouest de la R.D.C (Bastin et al., 1999 ; Bostoën, 2018 ; de Maret, 2013), concordant ainsi avec les données génétiques (Lipson et al., 2020 ; Verdu et al., 2009).

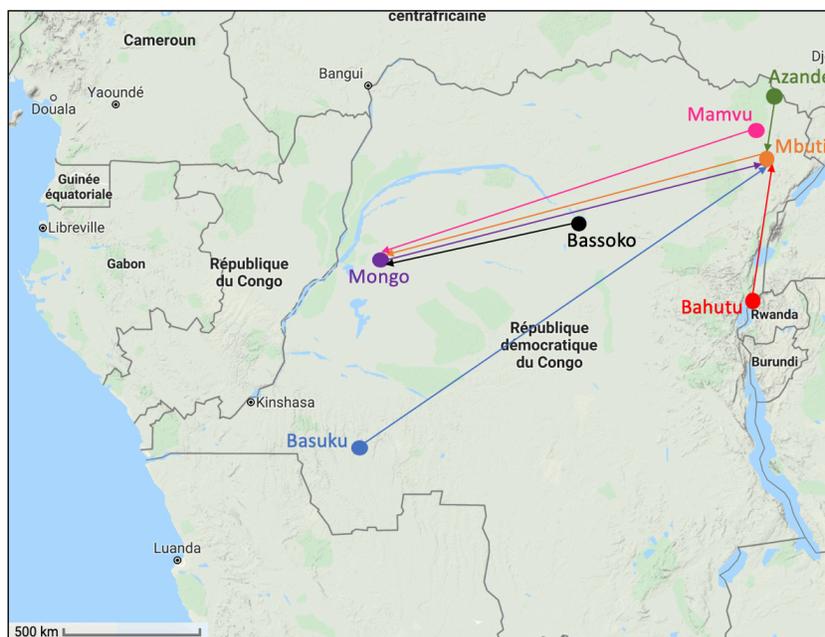


Figure 6.4 Localisation des populations actuelles par affiliation ethnique et affinité la plus éloignée : les points représentent la localisation des groupes récents. Les flèches pointent vers le groupe qui a la plus grande distance de Mahalanobis (os temporaux) par rapport à ce dernier (*Google maps*, 2019).

Finalement, même si la morphologie de l'os temporal semble refléter la phylogénie avec succès, il est intéressant de noter que les individus de l'échantillon récent sont également regroupés en fonction du climat (figure 5.18). Les groupes provenant des régions avec un climat de savane équatoriale avec hiver sec et humide, comme les Basukus, les Azandes, les Mongos et les Bassokos, se distinguent clairement des groupes provenant d'un climat tempéré, comme les Bahutus et d'un climat de savane équatoriale avec mousson, comme les Mbutis et les Mamvus. Ce résultat semble démontrer que les barrières géographiques est/ouest de l'Afrique centrale ont une influence sur le regroupement des individus. Autrement dit, malgré un résultat qui semble refléter les facteurs climatiques, la distribution des individus (PCA, figure 5.18) concorde davantage avec les distances géographiques qu'avec les régimes climatiques. Cela pourrait être expliqué par une différenciation morphologique à l'intérieure d'une région géographique donnée.

6.2.2.2 Traces d'un effet fondateur ?

Les similarités de certains traits morphologiques de l'os temporal entre les individus provenant de différents groupes ethniques (figure 5.17) suggèrent une variation continue ou

possiblement dû à une homogénéisation morphologique expliquée par des migrations ou des interactions récentes entre les groupes ethniques (Excoffier et al., 1987; Hiernaux, 1976; Ribot, 2003, 2004). Évidemment ceci n'est qu'une hypothèse, étant donné qu'il faudrait un échantillon plus grand pour observer un cline systématique.

L'association des courtes distances de Mahalanobis aux courtes distances géographiques (figure 6.5) permet de constater que les groupes bantous, Azande, Mamvu, Bahutu et Mongo sont morphologiquement proches des Basukus. Par ailleurs, les Mbutis, à l'est et les Bassokos, au nord de la R.D.C sont morphologiquement et géographiquement proches des Bahutus, qui se situent à l'est de la R.D.C (figure 6.5). Autrement dit, ces observations démontrent que tous les groupes bantous de notre échantillon, à l'exception des Bassokos et des Mbutis, ont une affinité morphologique avec les Basukus, groupe qui se situe à l'ouest de la R.D.C. Les données ethnographiques (Ginste, 1946; archives citées par Ribot, 2003) indiquent que les Basukus sont descendants de la première vague d'expansion bantoue du centre-ouest de l'Afrique vers l'Afrique centrale durant le premier millénaire. Les courtes distances de Mahalanobis entre les groupes bantous et les Basukus peuvent être expliquées par une origine bantoue commune à l'ouest de l'Afrique où une fission de la population a mené à la formation de nouveaux groupes. Ainsi, en évoluant dans des environnements différents, ces groupes bantous, bien que résultant d'un effet fondateur, se sont probablement différenciés morphologiquement avec le temps (Cavalli-Sforza et Piazza, 1975; Hunley et al., 2009). Ce processus peut s'expliquer par le fait que le changement des fréquences alléliques avec le temps contribue à l'amplification des différences biologiques entre les groupes (Cavalli-Sforza et Piazza, 1975; Hunley et al., 2009). Selon nos résultats, la morphologie de l'os temporal semble, à la fois, refléter des différences phylogénétiques ainsi que des traces d'un effet fondateur à l'échelle locale.

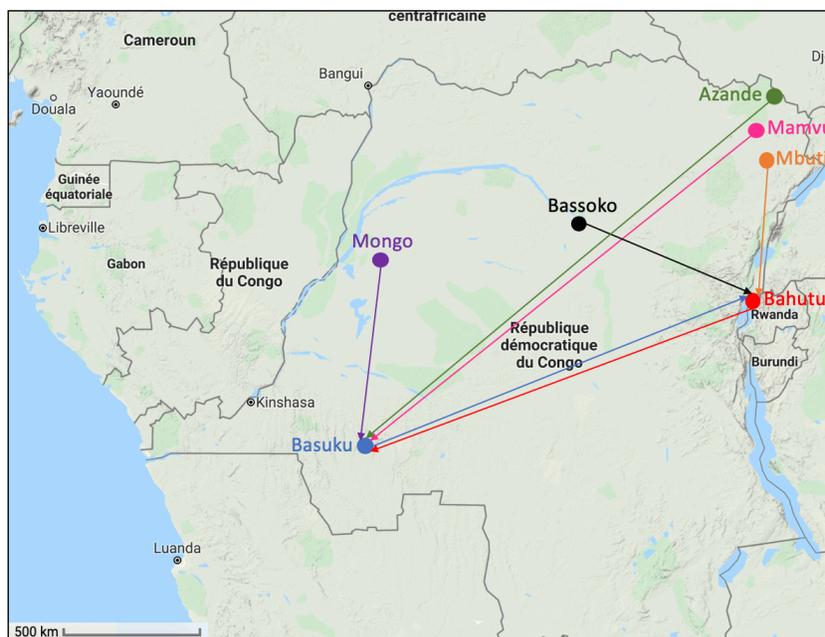


Figure 6.5 Localisation des populations actuelles par affiliation ethnique et affinité la plus proche : les points représentent la localisation des groupes récents. Les flèches pointent vers le groupe qui a la plus courte distance de Mahalanobis (os temporaux) par rapport à ce dernier (Google maps, 2019).

6.3 La variation de l'os temporal à travers le temps

6.3.1 Analyse diachronique de l'os temporal

Nos résultats de l'analyse de la morphologie de l'os temporal indiquent des similarités et des différences morphologiques entre les individus provenant des trois périodes distinctes: l'âge de pierre tardif, l'âge du fer et la période contemporaine.

Tableau 6.4 Tableau des continuités et des différences entre les résultats de l'analyse de l'os temporal des groupes de l'âge de pierre tardif, de l'âge du fer et de la période contemporaine.

Groupes	Différences	Continuités
Âge de pierre tardif (Shum Laka)	<ul style="list-style-type: none"> Fosse mandibulaire de forme circulaire Surface squameuse étroite antéropostérieurement 	<ul style="list-style-type: none"> Les individus se regroupent en fonction de leur groupe ethnique/appartenance, reflétant la phylogénie Les distances de Mahalanobis sont courtes entre les Basukus/groupes ethniques, Basukus/le groupe de l'Upemba et Basukus/Shum Laka Les distances de Mahalanobis reflètent la temporalité (figure 6.5).
Âge du fer (groupes de l'Upemba)	<ul style="list-style-type: none"> Fosse mandibulaire de forme ovale (vers une forme circulaire) Surface squameuse large antéropostérieurement 	
Période contemporaine (divers groupes)	<ul style="list-style-type: none"> Fosse mandibulaire de forme ellipsoïde Morphologie variable d'un groupe à un autre (section 5.2) 	

Une observation pertinente émane de l'analyse diachronique : les distances de Mahalanobis entre les groupes (tableau 5.3) augmentent avec le temps et semblent refléter la temporalité (figure 6.6).

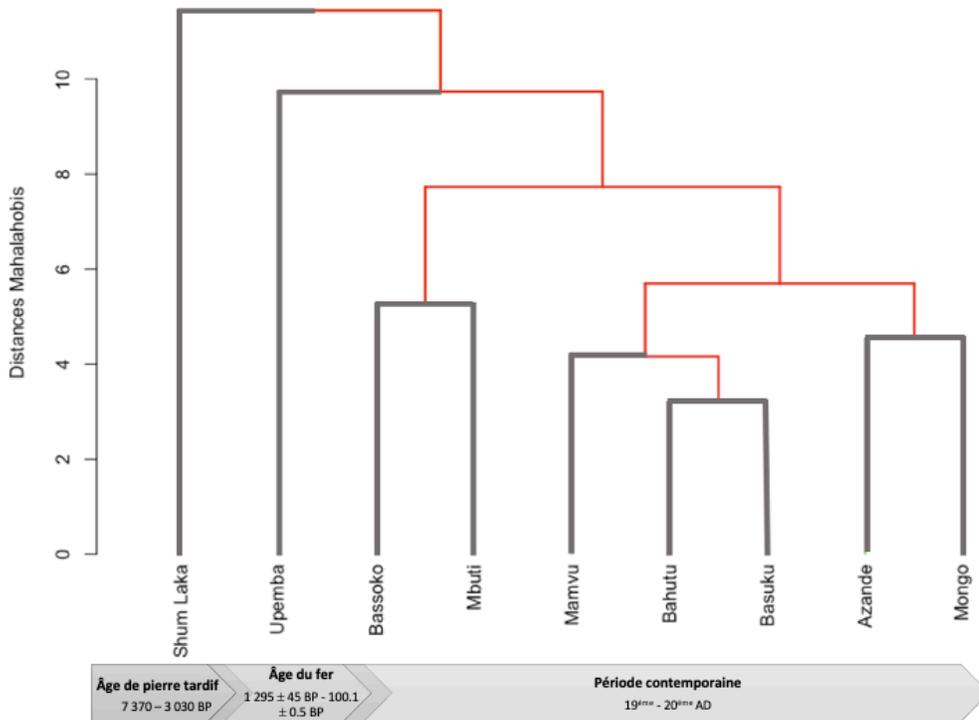


Figure 6.6 Dendrogramme des distances de Mahalanobis (os temporeux) entre les groupes récents et passés, associé aux périodes temporelles.

6.3.2 Les sites de l'Upemba, une continuité ou discontinuité biologique ?

D'abord, les individus de la dépression de l'Upemba se regroupent (figure 5.26), suggérant une homogénéité morphologique au sein de l'échantillon de l'âge du fer. D'ailleurs des analyses morphologiques dentaires de divers groupes de l'Upemba (Dlamini, 2014) ont démontré une stabilité des traits non-métriques, c'est-à-dire, une continuité biologique dans le temps. Ainsi, l'homogénéité morphologique de l'os temporel observée chez les populations de l'âge du fer renforce cette hypothèse de continuité génétique entre les sites de l'Upemba au cours du temps, concordant ainsi avec les preuves archéologiques d'une continuité dans l'occupation des sites (de Maret, 1999 ; Reece, 1981).

Ensuite, de manière générale, le regroupement archéologique Upemba, à l'exception de SGA_18 et KUL_T1, se rapproche des populations ethniques récentes. Plus précisément, ce groupe archéologique a une courte distance de Mahalanobis (tableau 5.3) avec le groupe Basuku, impliquant des affinités (continuités) morphologiques entre les individus de l'âge du fer et les individus de la période contemporaine. D'ailleurs, des études craniométriques (Hiernaux, 1966, 1968, 1976; Hiernaux et al., 1992) ont déjà suggéré que, d'une part, les habitants de Katongo sont morphologiquement similaires aux groupes bantous actuels du Nigeria et du Cameroun, et que d'autre part, les habitants de Sanga partagent des traits morphologiques avec les populations Luba modernes (R.D.C). Autrement dit, ces études (Dlamini, 2014; Hiernaux, 1966, 1968, 1976; Hiernaux et al., 1992) supposent que la constitution génétique des populations de l'âge du fer est restée similaire au fil du temps. Subséquemment, une recherche bioarchéologique (Warren et al., 2015) démontre une continuité des traits crâniens entre les populations bantoues sud-africaines de l'âge du fer, moderne et contemporaine. Cette continuité est attribuable à la combinaison d'une ascendance partagée et d'un flux génétique entre les populations. Cette explication pourrait être étendue aux populations de l'âge du fer et récentes de l'Afrique centrale composant notre échantillon où les affinités observées pourraient être expliquées par une origine commune (ex. l'expansion bantoue) ainsi qu'un flux génétique accru entre les populations.

Enfin, malgré une certaine homogénéité du groupe de l'Upemba, nos analyses (figure 5.26 et 5.27) détectent une variation intra-groupe, pour les sites de Kikulu et de Sanga. En effet, deux individus, KUL_T1 et SGA_18, démontrent des différences morphologiques par rapport à l'ensemble de l'échantillon de l'âge du fer et à leurs homologues provenant du même site archéologique (tableau 6.5). La particularité morphologique de ces deux individus pourrait être due à des périodes d'inhumation différentes par rapport à leurs homologues (tableau 6.5) ou à une provenance de l'extérieur du groupe (exogamie).

Tableau 6.5 Comparaison des individus marginaux, KUL_T1 et SGA_18, à leurs homologues de l'autre sexe KUL_T7 et SGA_T172. Encadrés rouges : KUL_T1 et SGA_18

Individus	Kikulu		Sanga	
	KUL_T1 : femme	KUL_T7 : homme	SGA_18 : homme	SGA_T172 : femme
Période	Luba récent : 100.8 ± 1.2 BP	Kissalien classique : 1295 ± 45 BP	Kissalien classique : 1240 ± 120 BP	Kissalien : 770 ± 95 BP
Traits morphologiques	<ul style="list-style-type: none"> • Processus mastoïdien moins prononcé • Surface squameuse étroite supéroinférieurement • Fosse mandibulaire plus large médiolatéralement 	<ul style="list-style-type: none"> • Processus mastoïdien robuste • Surface squameuse large supéroinférieurement • Fosse mandibulaire légèrement plus petite que KUL_T1 	<ul style="list-style-type: none"> • Surface squameuse plus large supéroinférieurement • Processus mastoïdien robuste • Fosse mandibulaire plus étroite antéropostérieurement et plus large médiolatéralement 	<ul style="list-style-type: none"> • Surface squameuse légèrement plus étroite supéroinférieurement • Processus mastoïdien moins robuste • Fosse mandibulaire plus large antéropostérieurement

6.3.3 Les individus de Shum Laka

Les os temporaux des deux femmes de Shum Laka sont morphologiquement divergents l'un de l'autre (tableau 6.6). À l'égard de la différence d'âge entre les deux individus, les différences morphologiques entre eux pourrait être expliquée par le processus biologique de la dégénérescence. Étant donné que l'articulation temporo-mandibulaire se dégrade avec l'âge, il est possible que celle-ci influence sur la morphologie de la fosse mandibulaire de l'os temporal (Paknahad et al., 2016). D'autant plus, la résorption alvéolaire de l'os mandibulaire, causée par une perte de dentition modifie la morphologie de la mandibule (Ogden 2008) et par conséquent peut avoir un effet sur l'articulation temporo-mandibulaire, et par ricochet sur la fosse mandibulaire. Ces deux hypothèses peuvent expliquer la variabilité morphologique entre les deux femmes 6/SEIII et 6/SEIV.

Tableau 6.6 Comparaison morphologique des os temporaux des deux individus de Shum Laka

Individus	Shum Laka : 3 370 – 3 030 BP	
	6/SEIII : femme (autour de 20-30 ans)	6/SEIV : femme (autour de 30-55 ans)
Traits morphologiques	<ul style="list-style-type: none"> • Processus mastoïdien gracile • Landmark astériorion inférieur • Fosse mandibulaire légèrement large médiolatéralement : l'éminence auriculaire médiale et l'entoglénoïde plus prononcés 	<ul style="list-style-type: none"> • Processus mastoïdien robuste et prononcé • Landmark astériorion postérieur • Fosse mandibulaire plus large antéropostérieurement : centre de l'éminence auriculaire plus prononcé

Ensuite, les deux femmes, 6/SEIII et 6/SEIV correspondent à une phase de transition (*Stone to Metal Age*) qui voit l'apparition d'une économie de plus en plus sédentaire, malgré la persistance de l'exploitation des ressources forestières (Ribot et al., 2001; Lipson et al., 2020). Les analyses

morphométriques (Ribot et al., 2001) de la taille et la forme de leurs os maxillaire et palatin suggèrent que ces femmes sont morphologiquement proches des populations contemporaines de l’Afrique de l’Ouest, bien que la mandibule pour 6/SEIII (uniquement) se démarque davantage de par sa robustesse. Ces deux individus n’ont pas fourni de l’ADN ancien assez bien conservé, toutefois, les analyses mtDNA et du chromosome Y (Lipson et al., 2020) ont révélé que quatre autres individus enterrés à quelques mètres et pour la même phase chronologique sont similaires à ceux des chasseurs-cueilleurs actuels de l’ouest de l’Afrique centrale. Nos analyses révèlent que malgré la morphologie particulière de leurs fosses mandibulaires et de leur variation intra-groupe, 6/SEIII et 6/SEIV ont des affinités avec les groupes ethniques récents. En effet, les deux femmes de Shum Laka ont de courtes distances de Mahalanobis (tableau 5.3) avec les Bahutus et les Basukus, deux groupes bantous probablement issus de l’Afrique Centre-Ouest (Brabant, 1963; Ginste, 1946 ; archives citées dans Ribot, 2003). Ainsi, même si le site a été utilisé par plusieurs groupes différents (Lavachery, 2001), après un longue période d’occupation, les habitants de Shum Laka se sont homogénéiser (morphologiquement et génétiquement) et ont laissé des descendants qui se sont subdiviser à travers le temps.

6.3.4 La fosse mandibulaire, une variabilité écomorphologique ?

Nous avons observé que les distances de Mahalanobis entre les groupes de l’âge de pierre tardif, de l’âge du fer et de la période contemporaine (figure 6.5) augmentent avec le temps et que la morphologie de la fosse mandibulaire semble évoluer vers une forme ellipsoïde (figure 5.30). Il a été démontré que la région de l’articulation temporo-mandibulaire subit des influences externes et se remodèle en conséquence (Hinton et Carlson, 1979 ; Tanaka et al., 2008). Étant donné que la morphologie de la mandibule subit des pressions et des contraintes fonctionnelles des différentes activités masticatoires en fonction des modes de subsistance (Lieberman et al., 2004), la fosse mandibulaire, en relation directe avec le processus condyalaire de la mandibule, subit également ces forces mécaniques (Hinton et Carlson, 1979 ; Paknahad et al., 2016 ; Smith et al., 2013; Solberg et al., 1985; Tanaka et al., 2008). Les femmes de Shum Laka présentent plusieurs particularités (ex. usure horizontale de la surface occlusale des molaires, usure linguale des dents antérieures, régime alimentaire mixte basé sur des ressources forestières et de savane) fréquentes chez les populations de chasseurs-cueilleurs qui ont une alimentation coriace (ex. consommation de tubercules). De

surcroît, la mandibule bien conservée de 6/SEIII présente des caractéristiques de robustesse unique (Ribot et al., 2001; Lipson et al., 2020). Sachant que le condyle mandibulaire transfère les forces biomécaniques de la mandibule directement à la fosse mandibulaire, la particularité des fosses mandibulaires de Shum Laka peut être expliquée par l'impact d'un ensemble de facteurs environnementaux sur la mandibule. Ceci dit, la forme circulaire/ronde des fosses mandibulaires de ces deux femmes aurait possiblement été sélectionnée pour une résistance biomécanique à une alimentation coriace. Quant à la forme ovale des groupes de l'Upemba, elle pourrait être expliquée par une alimentation moins coriace durant l'âge du fer. Alors que la forme plutôt ellipsoïde des groupes ethniques récents refléterait une alimentation plus molle durant la période contemporaine. Nous proposons que les modes de subsistance pourraient expliquer la diversité de la morphologie de la fosse mandibulaire observée dans notre échantillon. Cette hypothèse peut être supportée par une étude des populations nubiennes durant la période de transition économique (Hinton et Carlson, 1979) qui a démontré que les chasseurs-cueilleurs ont une fosse mandibulaire plus large que les agriculteurs. Ainsi, la réduction de la taille de la fosse mandibulaire de ces populations est due à des forces masticatoires plus faibles à cause d'une alimentation plus tendre chez les agriculteurs. Cependant, dans le cadre de notre étude, la réduction de la taille de la fosse mandibulaire n'a pas été évaluée. Toutefois, nous considérons que l'explication de Hinton et Carlson (1979) pourrait être étendue à nos observations et suggérons donc l'implication du régime alimentaire dans la variation de la morphologie de la fosse mandibulaire au cours du temps.

Tableau 6.7 Tableau récapitulatif des résultats et des hypothèses

	Observations	Hypothèses
Crâne	1) Distinction en fonction des groupes ethniques	→ • Relations phylogénétiques et origine commune
	2) Distinction en fonction du climat	→ • Adaptation à l'environnement → thermorégulation.
Os temporal	1) Distinction en fonction des groupes ethniques	→ • Relations phylogénétiques et effet fondateur
	2) Variabilité de la fosse mandibulaire	→ • Adaptation à l'environnement → résistance biomécanique.

6.4 Conclusion

L'analyse en morphométrie géométrique 3D de l'ensemble du crâne et de l'os temporal concorde avec les données génétiques (Batini et al., 2011; Campbell et Tishkoff, 2008; de Filippo et al., 2011, 2012; Excoffier et al., 1987; Li et al., 2014; Lipson et al., 2020; Schlebusch et al., 2012), et morphométriques antérieures (Botha et al., 2017; Corruccini, 1991; Franklin et al., 2010; Hiernaux, 1966, 1976; Hiernaux et al., 1992; Howells, 1989; Irish, 1997; Irish et al., 2014; Ribot, 2003, 2004, 2011; Warren et al., 2015), exposant un niveau de diversité élevé entre les populations au cours du temps et à l'intérieur des populations à l'échelle régionale.

Malgré notre échantillon relativement petit, l'exploration de la diversité biologique des populations récentes et passées d'Afrique centrale a permis de constater que premièrement, la morphologie crânienne reflète, à la fois la phylogénie et les facteurs environnementaux, conformément aux études antérieures (Hefner et al., 2016; Hubbe et al., 2009 ; Larsen, 2018 ; Noback et al., 2011; Pietrusewsky, 2014 ; Relethford, 1994, 2001 ; Roseman, 2004).

Deuxièmement, notre recherche confirme que l'os temporal reflète effectivement les affinités biologiques, tel que supporté par la littérature (Harvati et Weaver, 2006; Smith, 2009; Smith et al., 2007; von Cramon-Taubadel, 2009, 2014) et que sa morphologie peut être une région anatomique alternative à l'ensemble du crâne pour estimer les relations phylogénétiques.

Troisièmement, il a été possible de détecter une continuité de certains traits morphologique de l'os temporal à travers le temps, ainsi que l'adaptation de certaines régions anatomiques. Entre autres, l'analyse 3D des os temporaux a identifié une variabilité au niveau de la forme de la fosse mandibulaire entre les groupes des trois périodes chronologiques, un trait autrement imperceptible à l'œil nu. Cette région anatomique s'est révélée extrêmement variable d'une population à une autre, mais aussi à l'intérieur d'une même population. De surcroît, cette étude a analysé indirectement la morphologie mandibulaire *via* la fosse articulaire et suggère l'influence possible des facteurs écologiques et économiques (ex. diète et activités).

Finalement, cette recherche est la première à appliquer une analyse de la morphométrie géométrique 3D sur des collections ostéologiques récentes et passées d’Afrique centrale. Dans une région géographique où les collections ostéologiques sont fragmentaires, la morphométrie géométrique 3D appliquée à l’analyse de l’os temporal, mieux conservé que les autres os du crâne, s’est avérée pertinente. Ainsi, cette méthode alternative à l’analyse de l’ensemble du crâne et aux données génétiques a permis d’explorer des collections ostéologiques qui, en raison de leur état fragmentaire, n’ont jamais été étudiées auparavant, comme les individus de la dépression de l’Upemba.

6.5 Limites et perspectives de recherche

Les points de repère sélectionnés détectent les relations phylogénétiques à l’échelle des populations/ou groupes ethniques, toutefois, un choix alternatif aurait pu permettre de mieux cerner le dimorphisme sexuel au sein des populations. D’ailleurs, des études en morphométrie géométrique 3D (Bulut et al., 2016; Franklin et al., 2006; Franklin et al., 2012) ont déjà évalué le niveau de dimorphisme sexuel des populations, en se focalisant davantage sur des régions anatomiques comme le processus zygomatique de l’os temporal, le processus mastoïde, l’os zygomatique et l’os frontal. Étant donné la petite taille de l’effectif archéologique, il n’a pas été possible d’évaluer le degré du dimorphisme sexuel chez les groupes passés.

Comme la conservation de l’information génétique et environnementale diverge en fonction des régions crâniennes, il serait pertinent de continuer à étudier davantage le crâne séparément, tel qu’effectuer dans la présente étude. Cela permettrait d’évaluer la nature de l’information qui peut être fournie par chacune des régions crâniennes et de collecter des données, particulièrement lorsque les collections ostéologiques sont fragmentées.

Enfin, les études ultérieures pourraient tester la corrélation entre la forme de la fosse mandibulaire et le régime alimentaire chez les populations récentes et passées à l’échelle globale afin de

confirmer ou infirmer nos observations en lien avec l'impact des facteurs externes sur cette région anatomique de l'os temporal.

Références bibliographiques

- Adams, D. C., et Collyer, M. L. (2016). On the comparison of the strength of morphological integration across morphometric datasets : BRIEF COMMUNICATION. *Evolution*, 70(11), 2623-2631.
- Adams, D. C., et Collyer, M. L. (2019). Comparing the strength of modular signal, and evaluating alternative modular hypotheses, using covariance ratio effect sizes with morphometric data. *Evolution*, 73(12), 2352-2367.
- Adams, D. C., Michael, C., et Antogni, K. (2019). *Geometric Morphometric Analyses of 2D/3D Landmark Data* (version 3.2.1) [Programme informatique].
- Adams, D. C., et Otárola-Castillo, E. (2013). geomorph : An r package for the collection and analysis of geometric morphometric shape data. *Methods in Ecology and Evolution*, 4(4), 393-399.
- Adams, D. C., Rohlf, F. J., et Slice, D. E. (2004). Geometric morphometrics : Ten years of progress following the 'revolution'. *Italian Journal of Zoology*, 71(1), 5-16.
- Agisoft LLC. (2006). *Agisoft PhotoScan* (version 1.4.0) [Programme informatique].
- Allam, A. F. (1969). V Pneumatization of the Temporal Bone. *Annals of Otolaryngology, Rhinology et Laryngology*, 78(1), 49-64.
- Allsworth-Jones, P., Harvati, K., et Stringer, C. (2010). The archaeological context of the Iwo Eleru cranium from Nigeria and preliminary results of new morphometric studies. Dans P. Allsworth-Jones (Éd.), *West African Archaeology New developments, new perspectives* (pp. 29-42). Sheffield: Archeopress
- Alves, I., Coelho, M., Gignoux, C., Damasceno, A., Prista, A., & Rocha, J. (2011). Genetic homogeneity across Bantu-speaking groups from Mozambique and Angola challenges early split scenarios between East and West Bantu populations. *Human Biology*, 83(1), 13-38.
- Ambrose, S. H. (1998). Chronology of the Later Stone Age and Food Production in East Africa. *Journal of Archaeological Science*, 25(4), 377-392.
- Ansari Pour, N., Plaster, C. A., et Bradman, N. (2013). Evidence from Y-chromosome analysis for a late exclusively eastern expansion of the Bantu-speaking people. *European Journal of Human Genetics*, 21(4), 423-429.
- Arensburg, B., Harell, M., et Nathan, H. (1981). The human middle ear ossicles : Morphometry, and taxonomic implications. *Journal of Human Evolution*, 10(2), 199-205.
- Balasse, M., Brugal, J.-P., Dauphin, Y., Geigl, E.-M., et Oberlin, C. (2015). *Messages d'os : Archéométrie du squelette animal et humain*. Éditions des Archives Contemporaines.
- Baltsavias, E. P. (1999). Airborne laser scanning : Basic relations and formulas. *ISPRS Journal of Photogrammetry and Remote Sensing*, 54(2-3), 199-214.
- Barham, L., et Mitchell, P. (2008a). Introducing the African Record. Dans L. Barham et P. Mitchell (Éds.), *The First Africans: African Archaeology from the Earliest Toolmakers to Most Recent Foragers* (pp. 1-28). Cambridge: Cambridge University Press.
- Barham, L., et Mitchell, P. (2008b). Transitions: From the Peistocene to the Holocene. Dans L. Barham, et P. Mitchell (Éds.), *The First Africans : African Archaeology from the Earliest Toolmakers to Most Recent Foragers* (pp. 308-355). Cambridge: Cambridge University Press.
- Barham, L. S., and Smart, P. L. (1996). An early date for the Middle Stone Age of central Zambia. *Journal of Human Evolution* 30: 587-590.
- Bass, W. M. (2005). *Human osteology : A laboratory and field manual*. Columbia: Missouri Archaeological Society.
- Bast, T. H., et Forester, H. B. (1939). Origin and Distribution of Air Cells in The Temporal Bone : Observations on Specimens From Twenty-Seven Infants and Sixty-Nine Human Fetuses. *Archives of Otolaryngology*, 30(2), 183-205.
- Bastin, Y., Coupez, A., et Mann, M. (1999). *Continuity and divergence in the Bantu languages : Perspectives from a lexicostatistic study*. Tervuren: Royal Museum for Central Africa.

- Bastin, Y., et Piron, P. (1999). Classifications lexicostatistiques : Bantou, bantou et bantoïde: de l'intérêt des « groupes flottant ». Dans J. M. Hombert, et Hyman (Éds.) *Bantu historical linguistics : Theoretical and empirical perspectives* (pp. 149-163). Standford: CSLI Publications.
- Batini, C., Coia, V., Battaglia, C., Rocha, J., Pilkington, M. M., Spedini, G., Comas, D., Destro-Bisol, G., et Calafell, F. (2007). Phylogeography of the human mitochondrial L1c haplogroup : Genetic signatures of the prehistory of Central Africa. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 43(2), 635-644.
- Batini, C., Lopes, J., Behar, D. M., Calafell, F., Jorde, L. B., van der Veen, L., Quintana-Murci, L., Spedini, G., Destro-Bisol, G., et Comas, D. (2011). Insights into the Demographic History of African Pygmies from Complete Mitochondrial Genomes. *Molecular Biology and Evolution*, 28(2), 1099-1110.
- Battarbee, R. W., Gasse, F., et Stickley, C. E. (2004). *Past Climate Variability through Europe and Africa*. Netherlands : Springer.
- Bayon, G., Dennielou, B., Etoubleau, J., Ponzevera, E., Toucanne, S., et Bermell, S. (2012). Intensifying weathering and land use in Iron Age Central Africa. *Science*, 335(6073), 1219-1222.
- Beals, K. L. (1972). Head form and climatic stress. *American Journal of Physical Anthropology*, 37(1), 85-92.
- Beals, K. L., Smith, C. L., et Dodd, S. M. (1983). Climate and the evolution of brachycephalization. *American Journal of Physical Anthropology*, 62(4), 425-437.
- Betti, L., Balloux, F., Hanihara, T., et Manica, A. (2010). The relative role of drift and selection in shaping the human skull. *American Journal of Physical Anthropology*, 141(1), 76-82.
- Bookstein, F. L. (1992). *Morphometric Tools for Landmark Data by Fred L. Bookstein*. Cambridge Core.
- Bostoen, K. (2007). Pots, words and the Bantu problem : On lexical reconstruction and early African history. *Journal of African History*, 48(2), 173-199.
- Bostoen, K. (2018). The Bantu Expansion. Dans *Oxford research encyclopedia of African history*. Oxford: Oxford University Press.
- Bostoen, K., Clist, B.-O., Doumenge, C., Grollemund, R., Hombert, J.-M., Koni Muluwa, J., et Maley, J. (2015). Middle to late holocene paleoclimatic change and the early Bantu expansion in the rain forests of Western Central Africa. *CURRENT ANTHROPOLOGY*, 56(3), 354-384.
- Botha, D., Steyn, M., Scholtz, Y., et Ribot, I. (2017). Revisiting historical Khoe-San skeletal remains in European collections : A search for identity through craniometric analysis. *HOMO*, 68(4), 243-255.
- Bouchneb, L., et Crevecoeur, I. (2009). The inner ear of Nazlet Khater 2 (Upper Paleolithic, Egypt). *Journal of Human Evolution*, 56(3), 257-262.
- Brabant, H. (1963). *Observations anthropologiques et odontologiques sur les dents des Hutu du Rwanda*. Tervuren: Musée royal de l'Afrique centrale.
- Brothwell, D. R. (1981). *Digging Up Bones : The Excavation, Treatment, and Study of Human Skeletal Remains*. New York : Cornell University Press.
- Brooks, A. S., & Smith, C. C. (1987). Ishango revisited : New age determinations and cultural interpretations. *African Archaeological Review*, 5(1), 65-78.
- Brothwell, D., et Shaw, T. (1971). A Late Upper Pleistocene Proto-West African Negro from Nigeria. *Man*, 6(2), 221-227.
- Buikstra, J. E., Frankenberg, S. R., et Konigsberg, L. W. (1990). Skeletal biological distance studies in American Physical Anthropology : Recent trends. *American Journal of Physical Anthropology*, 82(1), 1-7.
- Buikstra, J. E., et Ubelaker, D. H. (1994). *Standards for data collection from human skeletal remains* (Report Number 44). Fayetteville: Arkansas Archeological Survey.
- Bulut, O., Petaros, A., Hizliol, İ., Wärmländer, S. K. T. S., et Hekimoglu, B. (2016). Sexual dimorphism in frontal bone roundness quantified by a novel 3D-based and landmark-free method. *Forensic Science International*, 261, 162.e1-162.e5.
- Butaric, L. N., McCarthy, R. C., et Broadfield, D. C. (2010). A preliminary 3D computed tomography study of the human maxillary sinus and nasal cavity. *American Journal of Physical Anthropology*, 143(3), 426-436.

- Campbell, M. C., et Tishkoff, S. A. (2008). AFRICAN GENETIC DIVERSITY : Implications for Human Demographic History, Modern Human Origins, and Complex Disease Mapping. *Annual review of genomics and human genetics*, 9, 403-433.
- Campbell, M. C., et Tishkoff, S. A. (2010). The evolution of human genetic and phenotypic variation in Africa. *Current Biology: CB*, 20(4), R166-173.
- Campbell, N. A., et Atchley, W. R. (1981). The Geometry of Canonical Variate Analysis. *Systematic Zoology*, 30(3), 268-280.
- Carey, J. W., et Steegmann, A. T. (1981). Human nasal protrusion, latitude, and climate. *American Journal of Physical Anthropology*, 56(3), 313-319.
- Carlson, D. S. (1976). Temporal variation in prehistoric Nubian crania. *American Journal of Physical Anthropology*, 45(3), 467-484.
- Carlson, D. S., et Gerven, D. P. V. (1977). Masticatory function and post-pleistocene evolution in Nubia. *American Journal of Physical Anthropology*, 46(3), 495-506.
- Carlson, D. S., et Gerven, D. P. V. (1979). Diffusion, Biological Determinism, and Biocultural Adaptation in the Nubian Corridor. *American Anthropologist*, 81(3), 561-580.
- Cavalli-Sforza, L. L. (1986). *African pygmies*. Orlando: Academic Press.
- Cavalli-Sforza, L. L., et Bodmer, W. F. (1999). *The Genetics of Human Populations*. San Francisco: Courier Corporation.
- Cavalli-Sforza, L. L., Menozzi, P., et Piazza, A. (1994). *The History and Geography of Human Genes*. New Jersey: Princeton University Press.
- Cavalli-Sforza, L. L., et Piazza, A. (1975). Analysis of evolution : Evolutionary rates, independence and treeness. *Theoretical Population Biology*, 8(2), 127-165.
- Cheverud, J. M. (1982). Phenotypic, Genetic, and Environmental Morphological Integration in the Cranium. *Evolution*, 36(3), 499-516.
- Chevrier, B., Huysecom, É., Soriano, S., Rasse, M., Lespez, L., Lebrun, B., & Tribolo, C. (2018). Between continuity and discontinuity : An overview of the West African Paleolithic over the last 200,000 years. *Quaternary International*, 466, 3-22.
- Clark, J. D. (1971). Human behavioral differences in Southern Africa during the Late Pleistocene. *American Anthropologist* 73: 1213–1236.
- Clist, B. (1995). *Gabon: 100.000 ans d'Histoire*. Libreville : Centre Culturel Français de Libreville.
- Collins, R. O., et Burns, J. M. (2013a). *European colonial rule in Africa*. Dans R. O. Collins et J. M. Burns (Éds.), *A History of Sub-Saharan Africa* (pp. 295-207). Cambridge: Cambridge University Press.
- Collins, R. O., et Burns, J. M. (2013b). The Lake Plateau of East Africa. Dans R. O. Collins et J. M. Burns (Éds.), *A History of Sub-Saharan Africa* (pp. 114-128). Cambridge: Cambridge University Press
- Cornelissen, E. (2002). Human Responses to Changing Environments in Central Africa Between 40,000 and 12,000 B.P. *Journal of World Prehistory*, 16(3), 197-235.
- Cornelissen, E. (2013). Hunting and Gathering in Africa's Tropical Forests at the End of The Pleistocene and in the Early Holocene. Dans L. Barham et P. Mitchell (Éds.), *The Oxford Handbook of African Archaeology* (pp. 403-417). Oxford: Oxford University Press.
- Corruccini, R. S. (1991). Skull shapes and the map : Craniometric analyses in the dispersion of modern homo. *American Journal of Human Biology*, 3(3), 304-305.
- Crevecoeur, I. (2007). New discovery of an Upper Paleolithic auditory ossicle : The right malleus of Nazlet Khater 2. *Journal of Human Evolution*, 52(3), 341-345.
- Crevecoeur, I., Brooks, A., Ribot, I., Cornelissen, E., et Semal, P. (2016). Late Stone Age human remains from Ishango (Democratic Republic of Congo) : New insights on Late Pleistocene modern human diversity in Africa. *Journal of Human Evolution*, 96, 35-57.
- Crick, F. H. C., Watson, J. D., et Bragg, W. L. (1954). The complementary structure of deoxyribonucleic acid. *Proceedings of the Royal Society of London. Series A. Mathematical and Physical Sciences*, 223(1152), 80-96.

- Crognier, E. (1981). Climate and anthropometric variations in Europe and the Mediterranean area. *Annals of Human Biology*, 8(2), 99-107.
- Cronin, T. M., Dwyer, G. S., Kamiya, T., Schwede, S., et Willard, D. A. (2003). Medieval Warm Period, Little Ice Age and 20th century temperature variability from Chesapeake Bay. *Global and Planetary Change*, 36(1), 17-29.
- Cruciani, F., Santolamazza, P., Shen, P., Macaulay, V., Moral, P., Olckers, A., Modiano, D., Holmes, S., Destro-Bisol, G., Coia, V., Wallace, D. C., Oefner, P. J., Torroni, A., Cavalli-Sforza, L. L., Scozzari, R., et Underhill, P. A. (2002). A back migration from Asia to sub-Saharan Africa is supported by high-resolution analysis of human Y-chromosome haplotypes. *American Journal of Human Genetics*, 70(5), 1197-1214.
- Cucchi, T., & Evin, A. M. J. (2015). Morphométrie géométrique et archéozoologie : Concepts, méthodes et applications. Dans M. Balasse Brugal, J.-P., Dauphin, Y., Geigl, E.-M., et Oberlin, C. (Éds.), *Messages d'os Archéométrie du squelette animal et humain* (p. 197-216). Paris: Éditions des archives contemporaines.
- de Calonne, B. (1921). *Azande*. [Livre numérique]. <https://library.si.edu/digital-library/book/azandeintroducti00calo>
- de Filippo, C., Barbieri, C., Whitten, M., Mpoloka, S. W., Gunnarsdóttir, E. D., Bostoen, K., Nyambe, T., Beyer, K., Schreiber, H., de Knijff, P., Luiselli, D., Stoneking, M., et Pakendorf, B. (2011). Y-chromosomal variation in Sub-Saharan Africa : Insights into the history of Niger-Congo groups. *Molecular biology and evolution*, 28(3), 1255-1269.
- de Filippo, C., Bostoen, K., Stoneking, M., et Pakendorf, B. (2012). Bringing together linguistic and genetic evidence to test the Bantu expansion. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279(1741), 3256-3263.
- de Maret, P. (1977). Sanga : New Excavations, More Data, and Some Related Problems. *The Journal of African History*, 18(3), 321-337.
- de Maret, P. (1985). Recent Archaeological Research and Dates from Central Africa. *The Journal of African History*, 26(2-3), 129-148.
- de Maret, P. (1986). The Ngovo Group : An industry with polished stone tools and pottery in Lower Zaïre. *African Archaeological Review*, 4(1), 103-133.
- de Maret, P. (1992). *Fouilles Archéologiques dans la Vallée du Haut-Lualaba, Zaire : III Kamilamba, Kikulu et Malemba-Nkulu, 1975*. Annales Sciences Humaines 131.
- de Maret, P. (1999). The power of symbols and the symbols of power through time : Probing the Luba past. Dans S. K. McInosk (Éd.), *Beyond Chiefdoms: Pathways to Complexity in Africa*, (151-165). Cambridge: Cambridge University Press.
- de Maret, P. (2013a). Archaeologies of the Bantu Expansion. Dans L. Barham et P. Mitchell (Éds.), *The Oxford Handbook of African Archaeology* (pp. 627-643). Oxford: Oxford University Press.
- de Maret, P. (2013b). Recent Farming Communities and States in the Congo Basin and its Environs. Dans L. Barham et P. Mitchell (Éds.), *The Oxford Handbook of African Archaeology* (pp. 875-886). Oxford: Oxford University Press.
- de Maret, P., Clist, B., et van Neer, W. (1987). Résultats des premières fouilles dans l'abris de Shum Laka et d'Abeke au Nord-Ouest du Cameroun. *L'Anthropologie*, 91(2), 559-584.
- de Maret, P., et Nsuka, F. (1977). History of Bantu Metallurgy : Some Linguistic Aspects. *History in Africa*, 4, 43-65.
- deMenocal, P., Ortiz, J., Guilderson, T., et Sarnthein, M. (2000). Coherent High- and Low-Latitude Climate Variability During the Holocene Warm Period. *Science*, 288(5474), 2198-2202.
- Destro-Bisol, G., Donati, F., Coia, V., Boschi, I., Verginelli, F., Caglià, A., Tofanelli, S., Spedini, G., et Capelli, C. (2004). Variation of female and male lineages in sub-Saharan populations : The importance of sociocultural factors. *Molecular Biology and Evolution*, 21(9), 1673-1682.
- Diamond, J. M. (1991). Why are pygmies small? *Nature*, 354(6349), 111-112.
- Diamond, J. M., et Bellwood, P. (2003). Farmers and Their Languages : The First Expansions. *Science*, 300(5619), 597-603.
- Dlamini, N. (2014). *The early inhabitants of the Upemba Depression, the Democratic Republic of Congo* [Thèse de doctorat]. Cape Town : University of Cape Town.

- Driese, S. G., Ashley, G. M., Li, Z.-H., Hover, V. C., et Owen, R. B. (2004). Possible Late Holocene equatorial palaeoclimate record based upon soils spanning the Medieval Warm Period and Little Ice Age, Loboï Plain, Kenya. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 213(3), 231-250.
- Dryden, I. (2019). *Statistical Shape Analysis*. (version 1.2.5) [Programme informatique].
- Eggert, M. K. H. (1992). The Central African Rain Forest : Historical Speculation and Archaeological Facts. *World Archaeology*, 24(1), 1-24.
- Eggert, M. K. H. (2014). *The Archaeology of the Central African Rainforest : Its Current State*. The Cambridge World Prehistory; Cambridge University Press.
- Evans-Pritchard, E. E., et Gillies, E. (1976). *Witchcraft, oracles, and magic among the Azande*. Oxford: Oxford University Press.
- Evteev, A., Cardini, A. L., Morozova, I., et O'Higgins, P. (2014). Extreme climate, rather than population history, explains mid-facial morphology of northern asians. *American Journal of Physical Anthropology*, 153(3), 449-462.
- Excoffier, L., Pellegrini, B., Sanchez-Mazas, A., Simon, C., et Langaney, A. (1987). Genetics and history of sub-Saharan Africa. *American Journal of Physical Anthropology*, 30(S8), 151-194.
- Ferembach, D., Schwindevsky, I., et Stoukal, M. (1980). Recommendation for Age and Sex Diagnoses of Skeletons. *Journal of Human Evolution*, 9, 517-549.
- Franciscus, R. G., et Long, J. C. (1991). Variation in human nasal height and breadth. *American Journal of Physical Anthropology*, 85(4), 419-427.
- Franklin, D., Freedman, L., Milne, N., et Oxnard, C. E. (2006). A geometric morphometric study of sexual dimorphism in the crania of indigenous southern Africans. *South African Journal of Science*, 107(5-6), 229-238.
- Franklin, D., Cardini, A., Flavel, A., et Kuliukas, A. (2012). The application of traditional and geometric morphometric analyses for forensic quantification of sexual dimorphism : Preliminary investigations in a Western Australian population. *International Journal of Legal Medicine*, 126(4), 549-558.
- Franklin, D., Cardini, A., et Oxnard, C. E. (2010). A geometric morphometric approach to the quantification of population variation in sub-Saharan African crania. *American Journal of Human Biology: The Official Journal of the Human Biology Council*, 22(1), 23-35.
- Freeman, B. G. (2017). Little evidence for Bergmann's rule body size clines in passerines along tropical elevational gradients. *Journal of Biogeography*, 44(3), 502-510.
- Froment, A. (1992). La différenciation morphologique de l'Homme moderne : Congruence entre forme du crâne et répartition géographique du peuplement. *La différenciation morphologique de l'Homme moderne : congruence entre forme du crâne et répartition géographique du peuplement*, 315(8), 323-329.
- Froment, A. (1993). Adaptation biologique et variation dans l'espèce humaine : Le cas des Pygmées d'Afrique. *Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris*, 5(3), 417-448.
- Froment, A. (1998). Le peuplement de l'Afrique Centrale : Contribution de l'anthropologie. Dans M. Delneuf, J. M. Essomba, et A. Froment (Éds.), *Paléo-anthropologie en Afrique centrale : Un bilan de l'archéologie au Cameroun* (pp. 13-90). Paris: L'Harmattan.
- Fuller, D. Q., et Hildebrand, E. (2013). Domesticating Plants in Africa. Dans L. Barham, et P. Mitchell (Éds.), *The Oxford Handbook of African Archaeology* (pp. 507-525). Oxford: Oxford University Press.
- Galland, M., et Friess, M. (2016). A three-dimensional geometric morphometrics view of the cranial shape variation and population history in the New World. *American Journal of Human Biology*, 28(5), 646-661.
- Ginste, F. V. D. (1946). Anthropometric study on the Bapende and Basuku of the Belgian Congo. *American Journal of Physical Anthropology*, 4(2), 125-152.
- Gökalp, H., Türkkahraman, H., et Bzeizi, N. (2001). Correlation between eminence steepness and condyle disc movements in temporomandibular joints with internal derangements on magnetic resonance imaging. *European Journal of Orthodontics*, 23(5), 579-584.
- Gomez, F., Hirbo, J., et Tishkoff, S. A. (2014). Genetic Variation and Adaptation in Africa : Implications for Human Evolution and Disease. *Cold Spring Harbor Perspectives in Biology*, 6(7):a008524

- González-José, R., Ramírez-Rozzi, F., Sardi, M., Martínez-Abadías, N., Hernández, M., et Pucciarelli, H. M. (2005). Functional-cranial approach to the influence of economic strategy on skull morphology. *American Journal of Physical Anthropology*, 128(4), 757-771.
- González-José, R., Van Der Molen, S., González-Pérez, E., et Hernández, M. (2004). Patterns of phenotypic covariation and correlation in modern humans as viewed from morphological integration. *American Journal of Physical Anthropology*, 123(1), 69-77.
- Google (n.d.). *Google maps*, Afrique centrale. (2019).
- Gray, H. (1918). *Anatomy of the human body*. Philadelphia: Lea & Febiger. (Gray's Anatomy, 20^{ème} édition de 1918 est dans le domaine public après l'expiration de son brevet. Des images numérisées sont disponibles en ligne sur bartleyby.com et Yahoo).
- Greenberg, J. H. (1964). Historical inferences from linguistic research in sub-saharan africa. *Boston University Papers in African History*, 1, 1-15.
- Grollemund, R., Branford, S., Bostoen, K., Meade, A., Venditti, C., et Pagel, M. (2015). Bantu expansion shows that habitat alters the route and pace of human dispersals. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(43), 13296-13301.
- Gronau, I., Hubisz, M. J., Gulko, B., Danko, C. G., & Siepel, A. (2011). Bayesian inference of ancient human demography from individual genome sequences. *Nature Genetics*, 43(10), 1031-1034.
- Hammer, M. F., Karafet, T. M., Redd, A. J., Jarjanazi, H., Santachiara-Benerecetti, S., Soodyall, H., et Zegura, S. L. (2001). Hierarchical patterns of global human Y-chromosome diversity. *Molecular Biology and Evolution*, 18(7), 1189-1203.
- Hart, T. B., et Hart, J. A. (1986). The ecological basis of hunter-gatherer subsistence in African Rain Forests : The Mbuti of Eastern Zaire. *Human Ecology*, 14(1), 29-55.
- Harvati, K., Stringer, C., Grün, R., Aubert, M., Allsworth-Jones, P., et Folorunso, C. A. (2011). The Later Stone Age Calvaria from Iwo Eleru, Nigeria : Morphology and Chronology. *PLOS ONE*, 6(9), e24024.
- Harvati, K., et Weaver, T. D. (2006). Human cranial anatomy and the differential preservation of population history and climate signatures. *The Anatomical Record Part A: Discoveries in Molecular, Cellular, and Evolutionary Biology*, 288A(12), 1225-1233.
- Hassan, F. A. (1997). Holocene Palaeoclimates of Africa. *The African Archaeological Review*, 14(4), 213-230.
- Hefner, J. T., Pilloud, M. A., Buikstra, J. E., et Vogelsberg, C. C. M. (2016). Chapter 1—A Brief History of Biological Distance Analysis. Dans M. A. Pilloud et J. T. Hefner (Éds.), *Biological Distance Analysis* (pp. 3-22). San Diego: Elsevier Academic Press.
- Heine, B. (1980). *Methods in comparative Bantu linguistics. The problem of Bantu linguistic classification*. Dans : L.H. Hyman et J. Voorhoeve (Éds.), *L'expansion bantoue* (pp. 295-320). Paris: SELAF.
- Heine, Bernd, et Nurse, D. (2000). *African languages : An introduction*. Cambridge : Cambridge University Press.
- Hernández, M., Fox, C. L., et Garcia-Moro, C. (1997). Fuegian cranial morphology : The adaptation to a cold, harsh environment. *American Journal of Physical Anthropology*, 103(1), 103-117.
- Hewlett, B. S. (2017). *Hunter-Gatherers of the Congo Basin : Cultures, Histories, and Biology of African Pygmies*. New York: Routledge.
- Hiernaux, J. (1966). Human Biological Diversity in Central Africa. *Man*, 1(3), 287-306.
- Hiernaux, J. (1968). Bantu Expansion : The Evidence from Physical Anthropology Confronted with Linguistic and Archaeological Evidence. *The Journal of African History*, 9(4), 505-515.
- Hiernaux, J. (1976). Physical Anthropology of the Living Populations of Sub-Saharan Africa. *Annual Review of Anthropology*, 5(1), 149-168.
- Hiernaux, J., et Basu, A. (1980). *La Diversité biologique humaine = human biological diversity*. Masson : Presses de l'Université de Montréal.
- Hiernaux, J., Plantier, M., et de Buyst, J. (1992). Étude ostéométrique des restes humains de Sanga et Katoto (Age du fer, Zaïre). *Anthropologie et Préhistoire. Anthropologie et Préhistoire*, 103, 9-44.
- Hinton, R. J., et Carlson, D. S. (1979). Temporal changes in human temporomandibular joint size and shape. *American Journal of Physical Anthropology*, 50(3), 325-333.

- Hoelzmann, P., Keding, B., Berke, H., Kröpelin, S., et Kruse, H.-J. (2001). Environmental change and archaeology : Lake evolution and human occupation in the Eastern Sahara during the Holocene. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 169(3), 193-217.
- Holden, C. J. (2002). Bantu Language Trees Reflect the Spread of Farming across Sub-Saharan Africa : A Maximum-Parsimony Analysis. *Proceedings: Biological Sciences*, 269(1493), 793-799.
- Howells, W. W. (1989). *Skull Shapes and the Map : Craniometric Analyses in the Dispersion of Modern Homo*. Harvard: Peabody Museum of Archaeology and Ethnology.
- Hubbe, M., Hanihara, T., et Harvati, K. (2009). Climate Signatures in the Morphological Differentiation of Worldwide Modern Human Populations. *The Anatomical Record*, 292(11), 1720-1733.
- Hunley, K. L., Healy, M. E., et Long, J. C. (2009). The global pattern of gene identity variation reveals a history of long-range migrations, bottlenecks, and local mate exchange : Implications for biological race. *American Journal of Physical Anthropology*, 139(1), 35-46.
- IDAV: Evolutionary Morphing* (version 3.6) [Programme informatique]. Californie: University of California.
- Irish, J. D. (1997). Characteristic high- and low-frequency dental traits in sub-Saharan African populations. *American Journal of Physical Anthropology*, 102(4), 455-467.
- Irish, J. D., Black, W., Sealy, J., et Ackermann, R. R. (2014). Questions of khoesan continuity : Dental affinities among the indigenous holocene peoples of South Africa. *American Journal of Physical Anthropology*, 155(1), 33-44.
- Ishida, H. (1992). Flatness of facial skeletons in Siberian and other circum-Pacific populations. *Zeitschrift für Morphologie und Anthropologie*, 79(1), 53-67.
- Jolliffe, I. T. (2002). *Principal Component Analysis*. New York: Springer-Verlag.
- Jolly, D., Harrison, S. P., Damnati, B., et Bonnefille, R. (1998). Simulated climate and biomes of Africa during the late quaternary : Comparison with pollen and lake status data. *Quaternary Science Reviews*, 17(6), 629-657.
- Katz, D., et Friess, M. (2014). Technical Note : 3D From Standard Digital Photography of Human Crania—A Preliminary Assessment. *American Journal of Physical Anthropology*, 154(1), 152-158.
- Klingenberg, C. P. (2008). Morphological Integration and Developmental Modularity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 39(1), 115-132.
- Klingenberg, C. P. (2009). Morphometric integration and modularity in configurations of landmarks : Tools for evaluating a priori hypotheses. *Evolution et Development*, 11(4), 405-421.
- Klingenberg, C. P. (2014). Studying morphological integration and modularity at multiple levels : Concepts and analysis. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 369(1649).
- Klingenberg, C. P., et Monteiro, L. R. (2005). Distances and Directions in Multidimensional Shape Spaces : Implications for Morphometric Applications. *Systematic Biology*, 54(4), 678-688.
- Kottek, M., Grieser, J., Beck, C., Rudolf, B., et Rubel, F. (2006). World Map of the Köppen-Geiger climate classification updated. *Meteorologische Zeitschrift*, 15(3), 259-263.
- Lande, R. (1976). Natural Selection and Random Genetic Drift in Phenotypic Evolution. *Evolution*, 30(2), 314-334.
- Lande, R. (1977). The Influence of the Mating System on the Maintenance of Genetic Variability in Polygenic Characters. *Genetics*, 86(2), 485-498.
- Lande, R. (1979). Quantitative Genetic Analysis of Multivariate Evolution, Applied to Brain:body Size Allometry. *Evolution*, 33, 402-416.
- Lande, R. (1980). The Genetic Covariance Between Characters Maintained by Pleiotropic Mutations. *Genetics*, 94(1), 203-215.
- Lane, P. J. (2013). The Archaeology of Pastoralism and Stock-Keeping in East Africa. Dans L. Barham, et P. Mitchell (Éds.), *The Oxford Handbook of African Archaeology* (pp. 585-601). Oxford: Oxford University Press.
- Larsen, C. S. (2018). Bioarchaeology. Dans W. Trevathan (Éd.), *The International Encyclopedia of Biological Anthropology* (pp. 1-14). New Jersey: Wiley-Blackwell.
- Lavachery, P. (2001). The Holocene Archaeological Sequence of Shum Laka Rock Shelter (Grassfields, Western Cameroon). *African Archaeological Review*, 18(4), 213-247.
- Lavachery, P., Cornelissen, E., et Moeyersons, J. (1996). 30 000 ans d'occupation, 6 mois de fouilles : Shum Laka, un site exceptionnel en Afrique centrale. *Anthropologie et Préhistoire*, 107, 197-211.

- Laval, G., Patin, E., Barreiro, L. B., & Quintana-Murci, L. (2010). Formulating a Historical and Demographic Model of Recent Human Evolution Based on Resequencing Data from Noncoding Regions. *PLoS ONE*, 5(4).
- Lézine, A.-M., Holl, A., Lebamba, J., Vincens, A., Assi-Khadjis, C., Février, L., et Sultan, E. (2013). Temporal relationship between Holocene human occupation and vegetation change along the northwestern margin of the Central African rainforest. *Comptes Rendus Géoscience*, 345, 327-335.
- Lézine, A.-M., et Mckey, D. (2013). The impact of a major environmental crisis on species, populations and communities : The fragmentation of African forests at the end of the Holocene. *Comptes Rendus Géoscience*, 345, 263-265.
- Li, S., Schlebusch, C., et Jakobsson, M. (2014). Genetic variation reveals large-scale population expansion and migration during the expansion of Bantu-speaking peoples. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281(1793), 20141448.
- Lieberman, D. E., Krovitz, G. E., Yates, F. W., Devlin, M., et St. Claire, M. (2004). Effects of food processing on masticatory strain and craniofacial growth in a retrognathic face. *Journal of Human Evolution*, 46(6), 655-677.
- Lieberman, D. E., Ross, C. F., et Ravosa, M. J. (2000). The primate cranial base : Ontogeny, function, and integration. *American Journal of Physical Anthropology, Suppl 31*, 117-169.
- Lipson, M., Ribot, I., Mallick, S., Rohland, N., Olalde, I., Adamski, N., Broomandkshobacht, N., Lawson, A. M., López, S., Oppenheimer, J., Stewardson, K., Asombang, R. N., Bocherens, H., Bradman, N., Culleton, B. J., Cornelissen, E., Crevecoeur, I., de Maret, P., Fomine, F. L. M., ... Reich, D. (2020). Ancient West African foragers in the context of African population history. *Nature*, 577(7792), 665-670.
- Locay, L. (1989). From Hunting and Gathering to Agriculture. *Economic Development and Cultural Change*, 37(4), 737-756.
- MacPhee, R. D. E., et Cartmill, M. (1986). *Basicranial structures and primate systematics*. New York : Alan R.Liss, Inc.
- Maley, J. (2002). A Catastrophic Destruction of African Forests about 2,500 Years Ago Still Exerts a Major Influence on Present Vegetation Formations. *IDS Bulletin*, 33(1), 13-30.
- Mallick, S., Li, H., Lipson, M., Mathieson, I., Gymrek, M., Racimo, F., Zhao, M., Chennagiri, N., Nordenfelt, S., Tandon, A., Skoglund, P., Lazaridis, I., Sankararaman, S., Fu, Q., Rohland, N., Renaud, G., Erlich, Y., Willems, T., Gallo, C., ... Reich, D. (2016). The Simons Genome Diversity Project : 300 genomes from 142 diverse populations. *Nature*, 538(7624), 201-206.
- Mascie-Taylor, C.G.N et Bogin, B. (1995). *Human Variability and Plasticity*. Cambridge : Cambridge University Press.
- Marret, F., Maley, J., et Scourse, J. (2006). Climatic instability in west equatorial Africa during the Mid- and Late Holocene. *Quaternary International*, 150(1), 71-81.
- Mcbrearty, S., et Brooks, A. S. (2000). The revolution that wasn't : A new interpretation of the origin of modern human behavior. *Journal of Human Evolution*, 39(5), 453-563.
- Mercader, J., et Brooks, A. S. (2001). Across Forests and Savannas : Later Stone Age Assemblages from Ituri and Semliki, Democratic Republic of Congo. *Journal of Anthropological Research*, 57(2), 197-217.
- Mitteroecker, P., et Gunz, P. (2009). Advances in Geometric Morphometrics. *Evolutionary Biology*, 36(2), 235-247.
- Moeyersons, J., Cornelissen, E., Lavachery, P., and Doutrelepon, H. (1996). L'abri sous-roche de Shum Laka (Cameroun Occidental): données climatologiques et occupation humaine depuis 30.000 ans. *Gééo-Eco-Trop* 20(1-4): 39-60.
- Murdock, G. P. (1959). *Africa : Its peoples and their culture history*. New York: McGraw-Hill.
- Murdock, G. P. (1967). *Ethnographic atlas*. Pittsburgh: University of Pittsburgh Press.
- Neer, W. V., et Lanfranchi, R. (1985). Study of the faunal remains from the Tshitolian rock shelter of Ntadi Yomba (Peoples Republic of Congo). *Anthropologie*, 89(3), 351-364
- Neumann, K., Bostoen, K., Höhn, A., Kahlheber, S., Ngomanda, A., et Tchiengué, B. (2012). First farmers in the Central African rainforest : A view from southern Cameroon. *Quaternary International*, 249, 53-62.

- Nicholson, S. E., et Flohn, H. (1980). African environmental and climatic changes and the general atmospheric circulation in late pleistocene and holocene. *Climatic Change*, 2(4), 313-348.
- Noback, M. L., Harvati, K., et Spoor, F. (2011). Climate-related variation of the human nasal cavity. *American Journal of Physical Anthropology*, 145(4), 599-614.
- Nurse, D., et Philippson, G. (2003). *The Bantu languages*. New York: Routledge.
- O'Connell, J. F. (1999). Genetics, archaeology, and Holocene hunter-gatherers. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 96(19), 10562-10563.
- O'Rourke, D. H. (2018). Paleogenetics. *The International Encyclopedia of Biological Anthropology*, 1-8.
- Ogen, A. (2008). Advances in the palaeopathology of teeth and jaws. Dans R. Pinhasi, et S. Mays (Éds.), *Advances in Human Palaeopathology* (pp. 283-308). Chichester: John Wiley and Sons.
- Olson, E. C., et Miller, R. L. (1999). *Morphological integration*. Chicago : University of Chicago Press.
- Orban, R., Semal, P., et Twiesselmann, F. (2001). Sur la biométrie des mandibules et des dents humaines d'Ishango (LSA, République démocratique du Congo). *Bulletins et mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris*, 13(1-2), 1-13.
- Oslisly, R. (2001). The history of the human settlement in the middle Ogooué Valley Gabon. Implications for the environment. Dans W. Weber, L. J. T. White, L. Naughton-Treves, et A. Vedder, *African Rain Forest Ecology and Conservation : An Interdisciplinary Perspective* (p. 101-118). New York: Yale University Press.
- Pakendorf, B., Bostoen, K., et de Filippo, C. (2011). Molecular Perspectives on the Bantu Expansion : A Synthesis. *Language Dynamics and Change*, 39, 50-88
- Paknahad, M., Shahidi, S., Akhlaghian, M., et Abolvardi, M. (2016). Is Mandibular Fossa Morphology and Articular Eminence Inclination Associated with Temporomandibular Dysfunction? *Journal of Dentistry*, 17(2), 134-141.
- Paschetta, C., Azevedo, S. de, Castillo, L., Martínez-Abadías, N., Hernández, M., Lieberman, D. E., et González-José, R. (2010). The influence of masticatory loading on craniofacial morphology : A test case across technological transitions in the Ohio valley. *American Journal of Physical Anthropology*, 141(2), 297-314.
- Patin, E., Laval, G., Barreiro, L. B., Salas, A., Semino, O., Santachiara-Benerecetti, S., Kidd, K. K., Kidd, J. R., Veen, L. V. der, Hombert, J.-M., Gessain, A., Froment, A., Bahuchet, S., Heyer, E., et Quintana-Murci, L. (2009). Inferring the Demographic History of African Farmers and Pygmy Hunter-Gatherers Using a Multilocus Resequencing Data Set. *PLoS Genetics*, 5(4), e1000448.
- Petaras, A., Sholts, S. B., Slaus, M., Bosnar, A., et Wärmländer, S. K. T. S. (2015). Evaluating sexual dimorphism in the human mastoid process : A viewpoint on the methodology. *Clinical Anatomy*, 28(5), 593-601.
- Phillipson, D. W. (1977). The Spread of the Bantu Language. *Scientific American*, 4(236), 106-114.
- Phillipson, D. W. (2005). *African Archaeology*. Cambridge : Cambridge University Press.
- Pietrusewsky, M. (2014). Biological Distance in Bioarchaeology and Human Osteology. Dans C. Smith (Éd.), *Encyclopedia of Global Archaeology* (p. 889-902). New York: Springer-Verlag.
- Pinhasi, R., Eshed, V., et Shaw, P. (2008). Evolutionary changes in the masticatory complex following the transition to farming in the southern Levant. *American Journal of Physical Anthropology*, 135(2), 136-148.
- Pinhasi, R., et von Cramon-Taubadel, N. (2009). Craniometric Data Supports Demic Diffusion Model for the Spread of Agriculture into Europe. *PLoS ONE*, 4(8), e6747
- Ponce de León, M. S., Koesbardiati, T., Weissmann, J. D., Milella, M., Reyna-Blanco, C. S., Suwa, G., Kondo, O., Malaspinas, A.-S., White, T. D., & Zollikofer, C. P. E. (2018). Human bony labyrinth is an indicator of population history and dispersal from Africa. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 115(16), 4128-4133.
- Prugnolle, F., Manica, A., et Balloux, F. (2005). Geography predicts neutral genetic diversity of human populations. *Current Biology*, 15(5), R159-R160.
- Quintana-Murci, L., Quach, H., Harmant, C., Luca, F., Massonnet, B., Patin, E., Sica, L., Mougouma-Daouda, P., Comas, D., Tzur, S., Balanovsky, O., Kidd, K. K., Kidd, J. R., Veen, L. van der, Hombert, J.-M., Gessain, A., Verdu, P., Froment, A., Bahuchet, S., ... Behar, D. M. (2008). Maternal traces of deep common ancestry and

- asymmetric gene flow between Pygmy hunter-gatherers and Bantu-speaking farmers. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(5), 1596-1601.
- Rak, Y., et Clarke, R. J. (1979). Ear ossicle of *Australopithecus robustus*. *Nature*, 279(5708), 62-63.
- Reefe, T. Q. (1981). *The rainbow and the kings : A history of the Luba Empire to 1891*. Californie: University of California Press.
- Relethford, J. H. (1991). Effect of changes in population size on genetic microdifferentiation. *Human Biology*, 63(5), 629-641.
- Relethford, J. H. (1994). Craniometric variation among modern human populations. *American Journal of Physical Anthropology*, 95(1), 53-62.
- Relethford, J. H. (1995). Genetics and modern human origins. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 4(2), 53-63.
- Relethford, J. H. (2000). *The Human Species : An Introduction to Biological Anthropology*. Californie: Mayfield.
- Relethford, J. H. (2001). *Genetics and the search for modern human origins*. New York: John Wiley and Sons.
- Relethford, J. H. (2004). Global Patterns of Isolation by Distance Based on Genetic and Morphological Data. *Human Biology*, 76(4), 499-513.
- Relethford, J. H., Cartmill, M., et Brown, K. (2012). *Human Population Genetics*. John Wiley et Sons.
- Relethford, J. H. (2016). Biological distances and population genetics in bioarchaeology. In *Biological Distance Analysis* (pp. 23-33). Academic Press.
- Relethford, J. H., et Lees, F. C. (1982). The use of quantitative traits in the study of human population structure. *American Journal of Physical Anthropology*, 25(S3), 113-132.
- Relethford, J. H., et Lees, F. C. (1983). Correlation Analysis of Distance Measures Based on Geography, Anthropometry, and Isonymy. *Human Biology*, 55(3), 653-665.
- Rexová, K., Bastin, Y., et Frynta, D. (2006). Cladistic analysis of Bantu languages : A new tree based on combined lexical and grammatical data. *Naturwissenschaften*, 93(4), 189-194.
- Ribot, I. (2003). Craniometrical analysis of Central and East Africans in relation to history. A case study based on unique collections of known ethnic affiliation. *Anthropologica et Praehistorica*, 114, 25-50.
- Ribot, I. (2004). Differentiation of modern sub-Saharan African populations : Craniometric interpretations in relation to geography and history. *Bulletins et Mémoires de La Société d'Anthropologie de Paris*, 16, 3-4.
- Ribot, I. (2011). *A Study through Skull Morphology on the Diversity of Holocene African Populations in a Historical Perspective*. Oxford: British Archaeological Report. International Series.
- Ribot, I., Orban, R. et de Maret, P. (2001). The prehistoric burials of Shum Laka rockshelter (North-West Cameroon). *Annales du Musée Royal de l'Afrique Centrale, Tervuren (Sciences Humaines) 164*. 218p.
- Ribot I., Ghalem, Y. et Crevecoeur I. (Sous presse). The position of the Hofmeyr Skull within the Late Pleistocene and Holocene African regional diversity. Dans F. Grine (Éd.), *Late Pleistocene Human Skull from Hofmeyr, South Africa* (44 p.). New York: Springer Science et Business Media Publishers.
- Rohlf, F. J., et Corti, M. (2000). Use of two-block partial least-squares to study covariation in shape. *Systematic Biology*, 49(4), 740-753.
- Roseman, C. C. (2004). Detecting interregionally diversifying natural selection on modern human cranial form by using matched molecular and morphometric data. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 101(35), 12824-12829.
- RStudio Team. (2019). *R Studio* (version 1.1.453) [Programme informatique].
- Ruff, C.B. (1994). Morphological adaptation to climate in modern and fossil hominids. *American Journal of Physical Anthropology*, S19(37), 65-107.
- Runge, J. (1996). Palaeoenvironmental Interpretation of Geomorphological and Pedological Studies in the Rain Forest "Core-Areas" of Eastern Zaire (central Africa). *South African Geographical Journal*, 78(2), 91-97.
- Russell, T., Silva, F., et Steele, J. (2014). Modelling the Spread of Farming in the Bantu-Speaking Regions of Africa : An Archaeology-Based Phylogeography. *PLoS ONE*, 9(1), e87854.
- Scheuer, L., et Black, S. (2004). *The Juvenile Skeleton*. New York: Elsevier Academic press.

- Schlager, S., Jefferis, G., et Dryden, I. (2019). *Calculations and Visualisations Related to Geometric Morphometrics* (version 2.7) [Programme informatique]. R package.
- Schlebusch, C. M., Malmström, H., Günther, T., Sjödin, P., Coutinho, A., Edlund, H., Munters, A. R., Vicente, M., Steyn, M., Soodyall, H., Lombard, M., & Jakobsson, M. (2017). Southern African ancient genomes estimate modern human divergence to 350,000 to 260,000 years ago. *Science*, 358(6363), 652-655.
- Schlebusch, C. M., Prins, F., Lombard, M., Jakobsson, M., et Soodyall, H. (2016). The disappearing San of southeastern Africa and their genetic affinities. *Human Genetics*, 135(12), 1365-1373.
- Schlebusch, C. M., Skoglund, P., Sjödin, P., Gattepaille, L. M., Hernandez, D., Jay, F., Li, S., Jongh, M. D., Singleton, A., Blum, M. G. B., Soodyall, H., et Jakobsson, M. (2012). Genomic Variation in Seven Khoe-San Groups Reveals Adaptation and Complex African History. *Science*, 338(6105), 374-379.
- Schwartz, D. (1992). Assèchement climatique vers 3000 B.P. et expansion Bantu en Afrique centrale atlantique : Quelques réflexions. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 163(3), 353-361.
- Seddon, D. (1968). The Origins and Development of Agriculture in East and Southern Africa. *Current Anthropology*, 9(5), 489-509.
- Shea, B. T. (1977). Eskimo craniofacial morphology, cold stress and the maxillary sinus. *American Journal of Physical Anthropology*, 47(2), 289-300.
- Slice, D. E. (2005). *Modern Morphometrics in Physical Anthropology*. New York: Springer-Verlag
- Smith, H. F. (2009). Which cranial regions reflect molecular distances reliably in humans? Evidence from three-dimensional morphology. *American Journal of Human Biology*, 21(1), 36-47.
- Smith, H. F., Ritzman, T., Otárola-Castillo, E., et Terhune, C. E. (2013). A 3-D geometric morphometric study of intraspecific variation in the ontogeny of the temporal bone in modern Homo sapiens. *Journal of Human Evolution*, 65(5), 479-489.
- Smith, H. F., Terhune, C. E., et Lockwood, C. A. (2007). Genetic, geographic, and environmental correlates of human temporal bone variation. *American Journal of Physical Anthropology*, 134(3), 312-322.
- Solberg, W. K., Hansson, T. L., et Nordström, B. B. (1985). The temporomandibular joint in young adults at autopsy : A morphologic classification and evaluation. *Journal of Oral Rehabilitation*, 12(4), 303-321.
- Sparks, C. S., et Jantz, R. L. (2002). A reassessment of human cranial plasticity : Boas revisited. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99(23), 14636-14639.
- Spoor, F., Hublin, J.-J., Braun, M., et Zonneveld, F. (2003). The bony labyrinth of Neanderthals. *Journal of Human Evolution*, 44(2), 141-165.
- Sülün, T., Cemgil, A. T., Duc, J. T., Rammelsberg, P., Jäger, L., et Gernet, W. (2001). Morphology of the mandibular fossa and inclination of the articular eminence in patients with internal derangement and in symptom-free volunteers. *Oral Surgery, Oral Medicine, Oral Pathology, Oral Radiology, and Endodontics*, 92(1), 98-107.
- Tanaka, E., Detamore, M. S., et Mercuri, L. G. (2008). Degenerative Disorders of the Temporomandibular Joint : Etiology, Diagnosis, and Treatment. *Journal of Dental Research*, 87(4), 296-307.
- Terhune, C. E., Kimbel, W. H., et Lockwood, C. A. (2007). Variation and diversity in Homo erectus : A 3D geometric morphometric analysis of the temporal bone. *Journal of Human Evolution*, 53(1), 41-60.
- Thornton, J. (2001). The Origins and Early History of the Kingdom of Kongo, c. 1350-1550. *The International Journal of African Historical Studies*, 34(1), 89-120.
- Tishkoff, S. A., Reed, F. A., Friedlaender, F. R., Ehret, C., Ranciaro, A., Froment, A., Hirbo, J. B., Awomoyi, A. A., Bodo, J.-M., Doumbo, O., Ibrahim, M., Juma, A. T., Kotze, M. J., Lema, G., Moore, J. H., Mortensen, H., Nyambo, T. B., Omar, S. A., Powell, K., ... Williams, S. M. (2009). The Genetic Structure and History of Africans and African Americans. *Science*, 324(5930), 1035-1044.
- Triska, P., Soares, P., Patin, E., Fernandes, V., Cerny, V., et Pereira, L. (2015). Extensive Admixture and Selective Pressure Across the Sahel Belt. *Genome Biology and Evolution*, 7(12), 3484-3495.
- Ubelaker, D. H. (1999). *Human Skeletal Remains : Excavation, Analysis, Interpretation*. Washington : Taraxacum.
- Urquiza, R., Botella, M., et Ciges, M. (2005). Study of a temporal bone of Homo heidelbergensis. *Acta Oto-Laryngologica*, 125(5), 457-463.
- Van Moorsel, H. (1968). Atlas de Préhistoire de la Plaine de Kinshasa, Université Lovanium, Kinshasa.

- van Riel, J., et Allard, R. (1953). *Contribution à l'étude de la dénatalité dans l'ethnie mongo*. Bruxelles: Institut Royal Colonial Belge.
- Vansina, J. (1995). New Linguistic Evidence and 'The Bantu Expansion'. *The Journal of African History*, 36(2), 173-195.
- Verdu, P., Austerlitz, F., Estoup, A., Vitalis, R., Georges, M., Théry, S., Froment, A., Le Bomin, S., Gessain, A., Hombert, J.-M., Van der Veen, L., Quintana-Murci, L., Bahuchet, S., et Heyer, E. (2009). Origins and Genetic Diversity of Pygmy Hunter-Gatherers from Western Central Africa. *Current Biology*, 19(4), 312-318.
- von Cramon-Taubadel, N. (2009). Congruence of individual cranial bone morphology and neutral molecular affinity patterns in modern humans. *American Journal of Physical Anthropology*, 140(2), 205-215.
- von Cramon-Taubadel, N. (2011a). The relative efficacy of functional and developmental cranial modules for reconstructing global human population history. *American Journal of Physical Anthropology*, 146(1), 83-93.
- von Cramon-Taubadel, N. (2011b). Global human mandibular variation reflects differences in agricultural and hunter-gatherer subsistence strategies. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(49), 19546-19551.
- von Cramon-Taubadel, N. (2014). Evolutionary insights into global patterns of human cranial diversity : Population history, climatic and dietary effects. *Journal of Anthropological Sciences = Rivista Di Antropologia: JASS*, 92, 43-77.
- von Cramon-Taubadel, N., et Pinhasi, R. (2011). Craniometric data support a mosaic model of demic and cultural Neolithic diffusion to outlying regions of Europe. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278(1720), 2874-2880.
- Walker, P. L. (2008). Sexing skulls using discriminant function analysis of visually assessed traits. *American Journal of Physical Anthropology*, 136(1), 39-50.
- Wang, Q., Carlson, D., Buschang, P., et Dechow, P. (2015). Biomechanical properties of the masticatory system in ancient Nubian populations. *The FASEB Journal*, 29(1_supplement), 865.10.
- Warren, K., Hall, S., et Ackermann, R. R. (2015). Cranio-dental Evidence from Inter-population Homogeneity in the Archeological Records of Routhern Iron Age Peoples. *The South African Archaeological Bulletin*, 70(201), 76-88.
- Weaver, T. D., Roseman, C. C., et Stringer, C. B. (2007). Were neandertal and modern human cranial differences produced by natural selection or genetic drift? *Journal of Human Evolution*, 53(2), 135-145.
- Weaver, T. D., Roseman, C. C., et Stringer, C. B. (2008). Close correspondence between quantitative- and molecular-genetic divergence times for Neandertals and modern humans. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(12), 4645-4649.
- Weber, W., Nash, D. J., Motulsky, A. G., Henneberg, M., Crawford, M. H., Martin, S. K., Goldsmith, J. M., Spedini, G., Glidewell, S., et Schanfield, M. S. (2000). Phylogenetic Relationships of Human Populations in Sub-Saharan Africa. *Human Biology*, 72(5), 753-772.
- Weiner, J. S. (1954). Nose shape and climate. *American Journal of Physical Anthropology*, 12(4), 615-618.
- Westoby, M. J., Brasington, J., Glasser, N. F., Hambrey, Michael. J., et Reynolds, J. M. (2012). 'Structure-from-Motion' photogrammetry : A low-cost, effective tool for geoscience applications. *Geomorphology*, 179, 300-314.
- White, T., Black, M., et Folkens, P. (2011). *Human Osteology—3rd Edition*. San Diego: Elsevier Academic Press.
- Whitlock, M. C., et Mccauley, D. E. (1999). Indirect measures of gene flow and migration : $F_{ST} \approx 1/(4Nm+1)$. *Heredity*, 82(2), 117-125.
- Wright, S. (1931). Evolution in Mendelian Populations. *Genetics*, 16(2), 97-159.
- Wroe, S., Ferrara, T. L., McHenry, C. R., Curnoe, D., et Chamoli, U. (2010). The craniomandibular mechanics of being human. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277(1700), 3579-3586.
- Zelditch, M. L., Swiderski, D. L., Sheets, H. D., et Fink, W. L. (2004). *Geometric Morphometrics for Biologists*. San Diego: Elsevier Academic Press.
- Zhivotovsky, L. A., Rosenberg, N. A., et Feldman, M. W. (2003). Features of Evolution and Expansion of Modern Humans, Inferred from Genomewide Microsatellite Markers. *The American Journal of Human Genetics*, 72(5), 1171-1186.

Annexe I – Détermination du sexe

Tableau A1 Traits observés pour déterminer le sexe des crânes selon la méthode macroscopique de Ferembach et al., (1980).

Traits observés	Poids	Hyper-féminin (-2)	Féminin (-1)	Indifférent (0)	Masculin (+1)	Hyper-masculin (+2)
Glabele	3	Lisse (0)	Légèrement délimitée (1)	Délimitée (2)	Marquée (3)	Massive, proéminente, très large (4-5)
Processus mastoïde	3	Très petit	Petit	Moyen	Large	Très large
Lignes nucales	3	Lisse	Légères traces des lignes nucales	Lignes nucales et crête occipitale évidentes	Lignes nucales et crêtes nucales marquées	Lignes nucales et crêtes occipitales avec surface rugueuse.
Processus zygomatiques	3	Très fin et bas	Fin et bas	Moyen	Épais et haut	Très élevé et haut
Arcade supra-sourcilière	2	Lisse	Légèrement délimité	Délimitée, marquée	Marquée	Très marquée, arquée
Tubérosités frontale et pariétale	2	Marquées	Moyennes	Modérées	Indistinctes	Absentes
Protubérance occipitale externe	2	Lisse (0)	Légère (1)	Moyenne (2)	Marquées (3)	Très marquée (4-5)
Os zygomatique	2	Très bas, lisse	Bas, lisse	Moyen	Haut	Très haut
Inclinaison frontale	1	Surface verticale	Presque verticale	Un peu inclinée	Moyennement inclinées	Fortement inclinée
Forme des orbites	1	Très ronde, bords tranchant	Ronde, bord tranchant	Forme transitoire	Quadrangulaire, arrondi	Quadrangulaire très arrondi

Tableau A2 Liste de tous les individus inclus dans l'étude.

Populations récentes										
	Code individu	Période	Datation approximative et C14	Population	Site	Pays actuel	Région	Age	Sexe	Lieu d'accès
Basuku										
1	AF20.252	Moderne	19-20ème siècle	Basuku ou Suku	Feshi	RDC	Afrique centrale	Adulte	Homme	IRScNB
2	AF20.253	Moderne	19-20ème siècle	Basuku ou Suku	Feshi	RDC	Afrique centrale	Adulte	Homme	IRScNB
3	AF20.254	Moderne	19-20ème siècle	Basuku ou Suku	Feshi	RDC	Afrique centrale	Adulte	Homme	IRScNB
4	AF22.267	Moderne	19-20ème siècle	Basuku ou Suku	Feshi	RDC	Afrique centrale	Adulte	Homme	IRScNB
5	AF23.275	Moderne	19-20ème siècle	Basuku ou Suku	Feshi	RDC	Afrique centrale	Adulte	Homme	IRScNB
6	AF23.281	Moderne	19-20ème siècle	Basuku ou Suku	Feshi	RDC	Afrique centrale	Adulte	Homme	IRScNB
7	AF24.283	Moderne	19-20ème siècle	Basuku ou Suku	Feshi	RDC	Afrique centrale	Adulte	Homme	IRScNB
8	AF24.286	Moderne	19-20ème siècle	Basuku ou Suku	Feshi	RDC	Afrique centrale	Adulte	Homme	IRScNB

9	AF24.287	Moderne	19-20ème siècle	Basuku ou Suku	Feshi	RDC	Afrique centrale	Adulte	Homme	IRScNB
10	AF34.363	Moderne	19-20ème siècle	Basuku ou Suku	Feshi	RDC	Afrique centrale	Adulte	Homme	IRScNB
11	AF34.364	Moderne	19-20ème siècle	Basuku ou Suku	Feshi	RDC	Afrique centrale	Adulte	Homme	IRScNB
12	AF34.366	Moderne	19-20ème siècle	Basuku ou Suku	Feshi	RDC	Afrique centrale	Adulte	Homme	IRScNB
13	AF34.367	Moderne	19-20ème siècle	Basuku ou Suku	Feshi	RDC	Afrique centrale	Adulte	Homme	IRScNB
14	AF34.368	Moderne	19-20ème siècle	Basuku ou Suku	Feshi	RDC	Afrique centrale	Adulte	Homme	IRScNB
15	AF35.370	Moderne	19-20ème siècle	Basuku ou Suku	Feshi	RDC	Afrique centrale	Adulte	Homme	IRScNB
16	AF35.377	Moderne	19-20ème siècle	Basuku ou Suku	Feshi	RDC	Afrique centrale	Adulte	Homme	IRScNB
17	AF36.383	Moderne	19-20ème siècle	Basuku ou Suku	Feshi	RDC	Afrique centrale	Adulte	Homme	IRScNB
18	AF36.385	Moderne	19-20ème siècle	Basuku ou Suku	Feshi	RDC	Afrique centrale	Adulte	Homme	IRScNB
19	AF38.394	Moderne	19-20ème siècle	Basuku ou Suku	Feshi	RDC	Afrique centrale	Adulte	Homme	IRScNB
20	AF38.395	Moderne	19-20ème siècle	Basuku ou Suku	Feshi	RDC	Afrique centrale	Adulte	Homme	IRScNB
21	AF38.396	Moderne	19-20ème siècle	Basuku ou Suku	Feshi	RDC	Afrique centrale	Adulte	Homme	IRScNB
22	AF31.340	Moderne	19-20ème siècle	Basuku ou Suku	Feshi	RDC	Afrique centrale	Adulte	Homme	IRScNB
23	AF31.342	Moderne	19-20ème siècle	Basuku ou Suku	Feshi	RDC	Afrique centrale	Adulte	Homme	IRScNB
24	AF37.388	Moderne	19-20ème siècle	Basuku ou Suku	Feshi	RDC	Afrique centrale	Adulte	Homme	IRScNB
25	AF37.393	Moderne	19-20ème siècle	Basuku ou Suku	Feshi	RDC	Afrique centrale	Adulte	Homme	IRScNB
26	AF39.408	Moderne	19-20ème siècle	Basuku ou Suku	Feshi	RDC	Afrique centrale	Adulte	Homme	IRScNB
27	AF32.353	Moderne	19-20ème siècle	Basuku ou Suku	Feshi	RDC	Afrique centrale	Adulte	Homme	IRScNB
28	AF32.346	Moderne	19-20ème siècle	Basuku ou Suku	Feshi	RDC	Afrique centrale	Adulte	Homme	IRScNB
29	AF33.360	Moderne	19-20ème siècle	Basuku ou Suku	Feshi	RDC	Afrique centrale	Adulte	Homme	IRScNB
30	AF25.297	Moderne	19-20ème siècle	Basuku ou Suku	Feshi	RDC	Afrique centrale	Adulte	Homme	IRScNB
31	AF19.242	Moderne	19-20ème siècle	Basuku ou Suku	Feshi	RDC	Afrique centrale	Adulte	Femme	IRScNB
32	AF19.243	Moderne	19-20ème siècle	Basuku ou Suku	Feshi	RDC	Afrique centrale	Adulte	Femme	IRScNB

33	AF19.244	Moderne	19-20ème siècle	Basuku ou Suku	Feshi	RDC	Afrique centrale	Adulte	Femme	IRScNB
34	AF19.247	Moderne	19-20ème siècle	Basuku ou Suku	Feshi	RDC	Afrique centrale	Adulte	Femme	IRScNB
35	AF19.248	Moderne	19-20ème siècle	Basuku ou Suku	Feshi	RDC	Afrique centrale	Adulte	Femme	IRScNB
36	AF20.250	Moderne	19-20ème siècle	Basuku ou Suku	Feshi	RDC	Afrique centrale	Adulte	Femme	IRScNB
37	AF20.251	Moderne	19-20ème siècle	Basuku ou Suku	Feshi	RDC	Afrique centrale	Adulte	Femme	IRScNB
38	AF20.255	Moderne	19-20ème siècle	Basuku ou Suku	Feshi	RDC	Afrique centrale	Adulte	Femme	IRScNB
39	AF20.256	Moderne	19-20ème siècle	Basuku ou Suku	Feshi	RDC	Afrique centrale	Adulte	Femme	IRScNB
40	AF22.269	Moderne	19-20ème siècle	Basuku ou Suku	Feshi	RDC	Afrique centrale	Adulte	Femme	IRScNB
41	AF22.270	Moderne	19-20ème siècle	Basuku ou Suku	Feshi	RDC	Afrique centrale	Adulte	Femme	IRScNB
42	AF22.271	Moderne	19-20ème siècle	Basuku ou Suku	Feshi	RDC	Afrique centrale	Adulte	Femme	IRScNB
43	AF22.272	Moderne	19-20ème siècle	Basuku ou Suku	Feshi	RDC	Afrique centrale	Adulte	Femme	IRScNB
44	AF22.273	Moderne	19-20ème siècle	Basuku ou Suku	Feshi	RDC	Afrique centrale	Adulte	Femme	IRScNB
45	AF23.276	Moderne	19-20ème siècle	Basuku ou Suku	Feshi	RDC	Afrique centrale	Adulte	Femme	IRScNB
46	AF23.277	Moderne	19-20ème siècle	Basuku ou Suku	Feshi	RDC	Afrique centrale	Adulte	Femme	IRScNB
47	AF23.279	Moderne	19-20ème siècle	Basuku ou Suku	Feshi	RDC	Afrique centrale	Adulte	Femme	IRScNB
48	AF23.280	Moderne	19-20ème siècle	Basuku ou Suku	Feshi	RDC	Afrique centrale	Adulte	Femme	IRScNB
49	AF24.285	Moderne	19-20ème siècle	Basuku ou Suku	Feshi	RDC	Afrique centrale	Adulte	Femme	IRScNB
50	AF24.288	Moderne	19-20ème siècle	Basuku ou Suku	Feshi	RDC	Afrique centrale	Adulte	Femme	IRScNB
51	AF24.289	Moderne	19-20ème siècle	Basuku ou Suku	Feshi	RDC	Afrique centrale	Adulte	Femme	IRScNB
52	AF34.365	Moderne	19-20ème siècle	Basuku ou Suku	Feshi	RDC	Afrique centrale	Adulte	Femme	IRScNB
53	AF34.369	Moderne	19-20ème siècle	Basuku ou Suku	Feshi	RDC	Afrique centrale	Adulte	Femme	IRScNB
54	AF35.373	Moderne	19-20ème siècle	Basuku ou Suku	Feshi	RDC	Afrique centrale	Adulte	Femme	IRScNB
55	AF35.374	Moderne	19-20ème siècle	Basuku ou Suku	Feshi	RDC	Afrique centrale	Adulte	Femme	IRScNB
56	AF35.375	Moderne	19-20ème siècle	Basuku ou Suku	Feshi	RDC	Afrique centrale	Adulte	Femme	IRScNB

57	AF36.378	Moderne	19-20ème siècle	Basuku ou Suku	Feshi	RDC	Afrique centrale	Adulte	Femme	IRScNB
58	AF36.379	Moderne	19-20ème siècle	Basuku ou Suku	Feshi	RDC	Afrique centrale	Adulte	Femme	IRScNB
59	AF36.380	Moderne	19-20ème siècle	Basuku ou Suku	Feshi	RDC	Afrique centrale	Adulte	Femme	IRScNB
60	AF36.381	Moderne	19-20ème siècle	Basuku ou Suku	Feshi	RDC	Afrique centrale	Adulte	Femme	IRScNB
61	AF38.397	Moderne	19-20ème siècle	Basuku ou Suku	Feshi	RDC	Afrique centrale	Adulte	Femme	IRScNB
62	AF38.399	Moderne	19-20ème siècle	Basuku ou Suku	Feshi	RDC	Afrique centrale	Adulte	Femme	IRScNB
Bahutu										
63	AF4.586	Moderne	19-20ème siècle	(Ba)-hutu	Ruhengeri	Rwanda	Afrique de l'Est	Adulte	Homme	IRScNB
64	AF4.587	Moderne	19-20ème siècle	(Ba)-hutu	Ruhengeri	Rwanda	Afrique de l'Est	Adulte	Homme	IRScNB
65	AF9.625	Moderne	19-20ème siècle	(Ba)-hutu	Ruhengeri	Rwanda	Afrique de l'Est	Adulte	Homme	IRScNB
66	AF9.626	Moderne	19-20ème siècle	(Ba)-hutu	Ruhengeri	Rwanda	Afrique de l'Est	Adulte	Homme	IRScNB
67	AF6.605	Moderne	19-20ème siècle	(Ba)-hutu	Ruhengeri	Rwanda	Afrique de l'Est	Adulte	Homme	IRScNB
68	AF10.635	Moderne	19-20ème siècle	(Ba)-hutu	Ruhengeri	Rwanda	Afrique de l'Est	Adulte	Homme	IRScNB
69	AF11.643	Moderne	19-20ème siècle	(Ba)-hutu	Ruhengeri	Rwanda	Afrique de l'Est	Adulte	Homme	IRScNB
70	AF11.644	Moderne	19-20ème siècle	(Ba)-hutu	Ruhengeri	Rwanda	Afrique de l'Est	Adulte	Homme	IRScNB
71	AF12.650	Moderne	19-20ème siècle	(Ba)-hutu	Ruhengeri	Rwanda	Afrique de l'Est	Adulte	Homme	IRScNB
72	AF12.651	Moderne	19-20ème siècle	(Ba)-hutu	Ruhengeri	Rwanda	Afrique de l'Est	Adulte	Homme	IRScNB
73	AF13.659	Moderne	19-20ème siècle	(Ba)-hutu	Ruhengeri	Rwanda	Afrique de l'Est	Adulte	Homme	IRScNB
74	AF14.667	Moderne	19-20ème siècle	(Ba)-hutu	Ruhengeri	Rwanda	Afrique de l'Est	Adulte	Homme	IRScNB
75	AF15.675	Moderne	19-20ème siècle	(Ba)-hutu	Ruhengeri	Rwanda	Afrique de l'Est	Adulte	Homme	IRScNB
76	AF3.581	Moderne	19-20ème siècle	(Ba)-hutu	Ruhengeri	Rwanda	Afrique de l'Est	Adulte	Homme	IRScNB
77	AF7.608	Moderne	19-20ème siècle	(Ba)-hutu	Ruhengeri	Rwanda	Afrique de l'Est	Adulte	Homme	IRScNB
78	AF7.611	Moderne	19-20ème siècle	(Ba)-hutu	Ruhengeri	Rwanda	Afrique de l'Est	Adulte	Homme	IRScNB
79	AF7.612	Moderne	19-20ème siècle	(Ba)-hutu	Ruhengeri	Rwanda	Afrique de l'Est	Adulte	Homme	IRScNB

80	AF8.621	Moderne	19-20ème siècle	(Ba)-hutu	Ruhengeri	Rwanda	Afrique de l'Est	Adulte	Homme	IRScNB
81	AF8.615	Moderne	19-20ème siècle	(Ba)-hutu	Ruhengeri	Rwanda	Afrique de l'Est	Adulte	Homme	IRScNB
82	AF3.575	Moderne	19-20ème siècle	(Ba)-hutu	Ruhengeri	Rwanda	Afrique de l'Est	Adulte	Homme	IRScNB
83	AF6.603	Moderne	19-20ème siècle	(Ba)-hutu	Ruhengeri	Rwanda	Afrique de l'Est	Adulte	Femme	IRScNB
84	AF2.569	Moderne	19-20ème siècle	(Ba)-hutu	Ruhengeri	Rwanda	Afrique de l'Est	Adulte	Femme	IRScNB
85	AF2.570	Moderne	19-20ème siècle	(Ba)-hutu	Ruhengeri	Rwanda	Afrique de l'Est	Adulte	Femme	IRScNB
86	AF4.584	Moderne	19-20ème siècle	(Ba)-hutu	Ruhengeri	Rwanda	Afrique de l'Est	Adulte	Femme	IRScNB
87	AF4.588	Moderne	19-20ème siècle	(Ba)-hutu	Ruhengeri	Rwanda	Afrique de l'Est	Adulte	Femme	IRScNB
88	AF4.589	Moderne	19-20ème siècle	(Ba)-hutu	Ruhengeri	Rwanda	Afrique de l'Est	Adulte	Femme	IRScNB
89	AF9.627	Moderne	19-20ème siècle	(Ba)-hutu	Ruhengeri	Rwanda	Afrique de l'Est	Adulte	Femme	IRScNB
90	AF9.628	Moderne	19-20ème siècle	(Ba)-hutu	Ruhengeri	Rwanda	Afrique de l'Est	Adulte	Femme	IRScNB
91	AF11.638	Moderne	19-20ème siècle	(Ba)-hutu	Ruhengeri	Rwanda	Afrique de l'Est	Adulte	Femme	IRScNB
92	AF14.669	Moderne	19-20ème siècle	(Ba)-hutu	Ruhengeri	Rwanda	Afrique de l'Est	Adulte	Femme	IRScNB
93	AF15.674	Moderne	19-20ème siècle	(Ba)-hutu	Ruhengeri	Rwanda	Afrique de l'Est	Adulte	Femme	IRScNB
94	AF15.676	Moderne	19-20ème siècle	(Ba)-hutu	Ruhengeri	Rwanda	Afrique de l'Est	Adulte	Femme	IRScNB
95	AF15.677	Moderne	19-20ème siècle	(Ba)-hutu	Ruhengeri	Rwanda	Afrique de l'Est	Adulte	Femme	IRScNB
96	AF16.681	Moderne	19-20ème siècle	(Ba)-hutu	Ruhengeri	Rwanda	Afrique de l'Est	Adulte	Femme	IRScNB
97	AF7.610	Moderne	19-20ème siècle	(Ba)-hutu	Ruhengeri	Rwanda	Afrique de l'Est	Adulte	Femme	IRScNB
98	AF8.618	Moderne	19-20ème siècle	(Ba)-hutu	Ruhengeri	Rwanda	Afrique de l'Est	Adulte	Femme	IRScNB
99	AF8.619	Moderne	19-20ème siècle	(Ba)-hutu	Ruhengeri	Rwanda	Afrique de l'Est	Adulte	Femme	IRScNB
100	AF8.620	Moderne	19-20ème siècle	(Ba)-hutu	Ruhengeri	Rwanda	Afrique de l'Est	Adulte	Femme	IRScNB
101	AF11.645	Moderne	19-20ème siècle	(Ba)-hutu	Ruhengeri	Rwanda	Afrique de l'Est	Adulte	Femme	IRScNB
102	AF7.607	Moderne	19-20ème siècle	(Ba)-hutu	Ruhengeri	Rwanda	Afrique de l'Est	Adulte	Femme	IRScNB
103	AF10.634	Moderne	19-20ème siècle	(Ba)-hutu	Ruhengeri	Rwanda	Afrique de l'Est	Adulte	Femme	IRScNB

104	AF12.646	Moderne	19-20ème siècle	(Ba)-hutu	Ruhengeri	Rwanda	Afrique de l'Est	Adulte	Femme	IRScNB
105	AF3.579	Moderne	19-20ème siècle	(Ba)-hutu	Ruhengeri	Rwanda	Afrique de l'Est	Adulte	Femme	IRScNB
106	AF16.682	Moderne	19-20ème siècle	(Ba)-hutu	Ruhengeri	Rwanda	Afrique de l'Est	Adulte	Femme	IRScNB
107	AF17.164	Moderne	19-20ème siècle	(Ba)-hutu	Kivu	Rwanda	Afrique de l'Est	Adulte	Femme	IRScNB
108	AF17.165	Moderne	19-20ème siècle	(Ba)-hutu	Kivu	Rwanda	Afrique de l'Est	Adulte	Femme	IRScNB
109	AF17.167	Moderne	19-20ème siècle	(Ba)-hutu	Kivu	Rwanda	Afrique de l'Est	Adulte	Femme	IRScNB
110	AF17.168	Moderne	19-20ème siècle	(Ba)-hutu	Kivu	Rwanda	Afrique de l'Est	Adulte	Femme	IRScNB
111	AF17.169	Moderne	19-20ème siècle	(Ba)-hutu	Kivu	Rwanda	Afrique de l'Est	Adulte	Femme	IRScNB
112	AF17.170	Moderne	19-20ème siècle	(Ba)-hutu	Kivu	Rwanda	Afrique de l'Est	Adulte	Femme	IRScNB
113	AF17.163	Moderne	19-20ème siècle	(Ba)-hutu	Kivu	Rwanda	Afrique de l'Est	Adulte	Femme	IRScNB
114	AF44.50	Moderne	19-20ème siècle	(Ba)-hutu	Kivu	Rwanda	Afrique de l'Est	Adulte	Femme	IRScNB
115	AF44.53	Moderne	19-20ème siècle	(Ba)-hutu	Kivu	Rwanda	Afrique de l'Est	Adulte	Femme	IRScNB
Pygmées Irumu (Mbuti)										
116	AF57.213	Moderne	19-20ème siècle	Mbuti	Bassin de L'Ituri	RDC	Afrique centrale	Adulte	Femme	IRScNB
117	AF54.212	Moderne	19-20ème siècle	Mbuti	Bassin de L'Ituri	RDC	Afrique centrale	Adulte	Homme	IRScNB
118	AF56.208	Moderne	19-20ème siècle	Mbuti	Bassin de L'Ituri	RDC	Afrique centrale	Adulte	Femme	IRScNB
Autres groupes ethniques										
119	AF52.24	Moderne	19-20ème siècle	Azande	Uele	RDC	Afrique centrale	Adulte	Homme	IRScNB
120	AF52.30	Moderne	19-20ème siècle	Azande	Uele	RDC	Afrique centrale	Adulte	Homme	IRScNB
121	AF52.29	Moderne	19-20ème siècle	Azande	Uele	RDC	Afrique centrale	Adulte	Homme	IRScNB
122	AF59.39	Moderne	19-20ème siècle	Azande	Uele	RDC	Afrique centrale	Adulte	Homme	IRScNB
123	AF58.35	Moderne	19-20ème siècle	Azande	Uele	RDC	Afrique centrale	Adulte	Femme	IRScNB
124	AF46.40	Moderne	19-20ème siècle	Mamvu	Watsa	RDC	Afrique centrale	Adulte	Homme	IRScNB
125	AF46.37	Moderne	19-20ème siècle	Mamvu	Watsa	RDC	Afrique centrale	Adulte	Homme	IRScNB

126	AF45.33	Moderne	19-20ème siècle	Mamvu	Watsa	RDC	Afrique centrale	Adulte	Homme	IRScNB
127	AF45.31	Moderne	19-20ème siècle	Mamvu	Watsa	RDC	Afrique centrale	Adulte	Homme	IRScNB
128	AF45.26	Moderne	19-20ème siècle	Mamvu	Watsa	RDC	Afrique centrale	Adulte	Femme	IRScNB
129	AF73.8	Moderne	19-20ème siècle	Mongo	Bafele	RDC	Afrique centrale	Adulte	Femme	IRScNB
130	AF73.7	Moderne	19-20ème siècle	Mongo	Bafele	RDC	Afrique centrale	Adulte	Femme	IRScNB
131	AF73.6	Moderne	19-20ème siècle	Mongo	Bafele	RDC	Afrique centrale	Adulte	Femme	IRScNB
132	AF73.2	Moderne	19-20ème siècle	Mongo	Bafele	RDC	Afrique centrale	Adulte	Homme	IRScNB
133	AF73.4	Moderne	19-20ème siècle	Mongo	Bafele	RDC	Afrique centrale	Adulte	Homme	IRScNB
134	AF73.3	Moderne	19-20ème siècle	Bassoko	Kisangani	RDC	Afrique centrale	Adulte	Femme	IRScNB
135	AF74.15	Moderne	19-20ème siècle	Bassoko	Kisangani	RDC	Afrique centrale	Adulte	Homme	IRScNB
136	AF74.16	Moderne	19-20ème siècle	Bassoko	Kisangani	RDC	Afrique centrale	Adulte	Homme	IRScNB
Populations passées										
137	T1 S	Kabambien	-	Dépression de l'Upemba	MAK	RDC	Afrique centrale	Adulte	Homme	ULB
138	T19	kabambien B	100.1 ± 0.5 BP	Dépression de l'Upemba	MAK	RDC	Afrique centrale	Adulte	?	ULB
139	T35 S	Kabambien B	860 ± 55 BP	Dépression de l'Upemba	MAK	RDC	Afrique centrale	Adulte	Femme	ULB
140	T1 S	Luba récent	100.8 ± 1.2 BP	Dépression de l'Upemba	KUL	RDC	Afrique centrale	Adulte	Femme	ULB
141	T7 S	Kisalien	-	Dépression de l'Upemba	KUL	RDC	Afrique centrale	Adulte	Homme	ULB
142	T14 S	<i>Early</i> Kisalien	1295 ± 45 BP	Dépression de l'Upemba	KUL	RDC	Afrique centrale	Adulte	Femme	ULB
143	T3S1	Kabambien B	-	Dépression de l'Upemba	KTG	RDC	Afrique centrale	Adulte	Femme	ULB
144	T172	Kisalian classique	770 ± 95 BP	Dépression de l'Upemba	SGA	RDC	Afrique centrale	Adulte	Femme	ULB
145	T18	<i>Early</i> Kisalien	1240 ± 120 BP	Dépression de l'Upemba	SGA	RDC	Afrique centrale	Adulte	Homme	IRScNB
146	SE III	Âge de pierre tarif – âge du fer	3 000 BP	Période récente	Shum Laka	Cameroun	Afrique de l'Ouest	Adulte	Femme	IRScNB
147	SE IV	Âge de pierre tardif – âge du fer	3 000 BP	Période récente	Shum Laka	Cameroun	Afrique de l'Ouest	Adulte	Femme	IRScNB

Annexe II – Listes des points de repère

Tableau A1 Points repères collectés sur l'ensemble du crâne

#	Points anatomiques	Définitions	Sources
Points repères bilatéraux (droits et gauches)			
1 et 45	Frontotemporale (ft)	Le point antéro-médial de la ligne temporale avec l'os frontal	(Franklin et al., 2006)
2 et 46	Fronto-zygomatique (fmt)	Point sur la suture frontale et zygomatique (postérieure)	(Franklin et al., 2006)
3 et 47	Ptériion (pt)	Point à l'intersection à la partie fronto-pariétal et la partie postérieure de la suture fronto-sphénoïde	(Franklin et al., 2006)
4 et 48	Frontopariétal temporal (fpt)	Point sur la suture coronal à l'intersection avec la ligne temporal supérieure	(Franklin et al., 2006)
5 et 49	Euryon (eu)	Points au sommet de l'éminence pariétale	(Bass, 2005)
6 et 50	Astérion (ast)	Point de jonction des sutures lambdoïde, pariéto-mastoïde et occipitomastoïde	(Franklin et al., 2006)
7 et 51	Mastoïde (ms)	Point inférieur sur le processus mastoïde	(Franklin et al., 2006)
8 et 52	Porion (po)	Point sur la marge supérieur du conduit auditif externe	(Franklin et al., 2006)
9 et 53	Auriculaire (au)	Point postérolatéral sur l'élément tympanique (en dessus du porion) de l'os temporal	(Harvati et Weaver, 2006) (Smith, Terhune et Lockwood, 2007)
10 et 54	Glénoïdale (ge)	Point sur la marge supérieure du processus zygomatique, au niveau de la fosse glénoïdale	(Franklin et al., 2006)
11 et 55	Radiculaire (ae)	Bord latéral de l'éminence articulaire: point le plus profond de la courbure.	(Smith, Terhune et Lockwood, 2007)
12 et 56	Zygon (zy)	Point le plus latéral de l'arcade zygomatique	(Smith, Terhune et Lockwood, 2007)
13 et 57	Zygotemporal supérieur (sz)	Point supérieur de la suture zygomatocotemporale	(Franklin et al., 2006)
14 et 58	Zygotemporal inférieur (pz)	Point inférieure de la suture zygotemporale	(Franklin et al., 2006)
15 et 59	Tubérosité maxillaire (mt)	Point postérieur de la marge alvéolaire du maxillaire	(Franklin et al., 2006)
16 et 60	Ectomolaire (ecm)	Point sur la surface externe de la marge alvéolaire, au milieu de la deuxième molaire maxillaire	(Franklin et al., 2006)
17 et 61	Canine-alvéolaire antérieur (ca)	Point sur la marge alvéolaire antérieure au niveau de la canine	(Franklin et al., 2006)
18 et 62	Zygo-maxillaire (zm)	Point inférieur de la suture zygomatocmaxillaire	(Franklin et al., 2006)
19 et 63	Zygo-orbitaire (zmo)	Point sur la suture zygomaxillaire sur la marge de l'orbite	(Franklin et al., 2006)
20 et 64	Frontozygomatique-orbitaire (fo)	Suture frontozygomatique sur la marge de l'orbite	(Franklin et al., 2006)
21 et 65	Supraorbitale (s)	Point sur la marge orbitale (longueur de l'orbite)	(Franklin et al., 2006)

22 et 66	Lacrymal orbitaire (lo)	Point sur la marge orbitale médiale, à côté du canal naso-lacrymal	(Franklin et al., 2006)
23 et 67	Nasomaxillaire (nx)	Point à l'intersection de l'os nasal, maxillaire et frontal	(Franklin et al., 2006)
24 et 68	Alare	Point le plus latéral de l'aperture nasale	(Franklin et al., 2006)
Points repères unilatéraux			
25	Prosthion /alvéolaire (ids)	Point à la suture intermaxillaire sur la marge antérieure de l'alvéole, entre les deux incisives centrales supérieures.	(Franklin et al., 2006)
26	Épine nasale inférieure/nasospinale	Point à la suture intermaxillaires sur la marge inférieure de l'aperture nasale, sur la pointe de l'épine nasale	(Franklin et al., 2006)
27	Nasion	Point à l'intersection des sutures internasale et nasofrontale	(Franklin et al., 2006)
28	Glabelle (g)	Point le plus projetant au milieu de l'os frontal, au niveau des arcades sourcilières et en dessous de la suture frontale	(Bass, 2005) (Franklin et al., 2006)
29-34	Arc frontal (arf)	Une série de 6 points pris à une intervalle de 10mm au-dessus de la glabelle	(Franklin et al., 2006)
35	Bregma (b)	Point à l'intersection des sutures coronale et sagittale	(Franklin et al., 2006)
36	Lambda (l)	Point à l'intersection des sutures sagittale et lambdoïde	(Franklin et al., 2006)
37	mi-sagittale (m)	Point au milieu du bregma et du lambda	(Franklin et al., 2006)
38	Opisthocrânion (op)	Point le plus postérieur en plan sagittale sur l'os occipital : le point postérieur marquant la longueur maximale du crâne ; pas sur la protubérance occipitale externe.	(Bass, 2005)
39	Inion (crête nucale)	Protubérance la plus éminente sur la crête nucale supérieure	(Franklin et al., 2006) (Bass, 2005)
40	Opisthion (o)	Point postérieur sur la marge du foramen magnum dans le plan sagittal	(Franklin et al., 2006)
41	Basion (ba)	Point antérieure sur la marge du foramen magnum dans le plan sagittal	(Franklin et al., 2006)
42	Vomer inférieur	Point sur la base du vomer au contact avec l'os sphénoïde	(Franklin et al., 2006)
43	Palatin (p)	Point postérieur sur la suture inter-palatine; point le plus postérieur de l'os palatin.	(Franklin et al., 2006)
44	Interpalatin	Point à l'intersection des sutures palatale médiane et latérale (milieu de l'os palatin ; suture entre les deux)	(Bass, 2005)

Tableau A2 Points repères collectés sur l'os temporal.

#	Points anatomiques	Définitions	Sources
1	Éminence auriculaire antérieure	Point antérieur sur la surface articulaire de l'éminence auriculaire	(Smith, Terhune et Lockwood, 2007)
2	Centre de l'éminence auriculaire	Centre de l'éminence auriculaire, point le plus profond	(Smith, Terhune et Lockwood, 2007)
3	Éminence auriculaire médiale	Point inférieur sur la marge médiale de la surface articulaire de l'éminence auriculaire	(Smith, Terhune et Lockwood, 2007)
4	Entoglénoïde inférieure	Point inférieure du processus entoglénoïde	(Smith, Terhune et Lockwood, 2007)
5	Milieu de l'éminence auriculaire	Le point milieu de la marge latérale de la surface articulaire de l'éminence auriculaire	(Smith, Terhune et Lockwood, 2007)
6	Éminence auriculaire Latéral	Point profond de l'éminence auriculaire latérale	(Smith, Terhune et Lockwood, 2007)
7	Fosse mandibulaire	Point profond de la fosse mandibulaire	(Smith, Terhune et Lockwood, 2007)
8	Processus postglénoïde	Point inférieur du processus postglénoïde	(Smith, Terhune et Lockwood, 2007)
9	Foramen Styloïde	Point sur le foramen styloïde, entre le processus styloïde et le processus mastoïde de l'os temporal	(Harvati et Weaver, 2006) (Smith, Terhune et Lockwood, 2007)
10	Fosse jugulaire	Le point latéral sur la fosse jugulaire	(Harvati et Weaver, 2006) (Smith, Terhune et Lockwood, 2007)

11	Mastoïde	Point inférieur sur le processus mastoïde	(Harvati et Weaver, 2006) (Smith, Terhune et Lockwood, 2007)
12	Élément tympanique	Point inféro-latéral sur l'élément tympanique de l'os temporal	(Smith, Terhune et Lockwood, 2007)
13	Méat acoustique	Point inférieur du méat acoustique externe	(Smith, Terhune et Lockwood, 2007)
14	Porion (po)	Point sur la marge supérieur du conduit auditif externe	(Harvati et Weaver, 2006) (Smith, Terhune et Lockwood, 2007)
15	Auriculaire (au)	Point postérolatéral sur l'élément tympanique (en dessus du porion) de l'os temporal	(Harvati et Weaver, 2006) (Smith, Terhune et Lockwood, 2007)
16	Radiculaire (ae)	Point le plus latéral sur le processus zygomatique : point le plus profond de la courbure.	(Smith, Terhune et Lockwood, 2007)
17	Échancrure pariétal	Point sur l'échancrure pariétal ; rencontre entre les sutures squameuses et priétomastoïde	(Harvati et Weaver, 2006) (White, Black et Folkens, 2011)
18	Astérion (ast)	Point de jonction des sutures lambdoïde, pariétomastoïde et occipitomastoïde	(Harvati et Weaver, 2006) (Smith, Terhune et Lockwood, 2007)

Annexe III– Tests statistiques

Tableau A1 Résultats du test de Student appliqué sur les moyennes des tailles centroïdes des crânes des hommes et des femmes (populations récentes).

Variables	N	Moyenne	Std. deviation	df	t	p
Homme	63	0.7763564	0.1069259	134	-1.625658	0.1064
Femme	73	0.6025314				

$p < 0.05$; les résultats qui ont une valeur de p plus petite que 0.05 sont significatifs.

Tableau A2 Résultats du test de Student appliqué sur les variables de la forme des crânes des hommes et des femmes (populations récentes).

Variables	N	Moyenne	Std. deviation	df	t	p
Homme	63	0.0007936937	0.01148901	406	-0.96335	0.3359
Femme	73	-0.0006455375				

$p < 0.05$; les résultats qui ont une valeur de p plus petite que 0.05 sont significatifs.

Tableau A3 Résultats du test de Student appliqués sur les variables de la forme des crânes Bahutu et des Basuku.

Variables	N	Moyenne	Std. deviation	df	t	p
Bahutu	53	0.001019037	0.01200388	343	2.2962	0.02227
Basuku	62	-0.002679991				

$p < 0.05$; les résultats qui ont une valeur de p plus petite que 0.05 sont significatifs.

Tableau A4 Résultats du test Kruskal-Wallis appliqué sur les variables de la forme des crânes Azandes, Bassokos, Mamvus, Mbutis et Mongos.

Variables	N	Moyenne	df	p
Azande	5	-0.005669161	4	0.3021
Bassoko	3	-0.008408921		
Mamvu	5	-0.01980299		
Mbuti	3	-0.004774889		
Mongo	5	-0.01737524		

$p < 0.05$; les résultats qui ont une valeur de p plus petite que 0.05 sont significatifs.

Résultat des comparaisons par paires entre les groupes (*pairwise wilcox test*).

	Azande	Mamvu	Mongo	Mbuti
Mamvu	0,15	-	-	-
Mongo	0,15	0,84	-	-
Mbuti	0,79	0,25	0,14	-
Bassoko	0,9	0,39	0,79	0,7

$p < 0.05$; les résultats qui ont une valeur de p plus petite que 0.05 sont significatifs.

Tableau A5 Résultats du test de Student appliqué sur les moyennes des tailles centroïdes des crânes Bahutu et des Basuku.

Variables	N	Moyenne	Std. deviation	df	t	p
Bahutu	53	0.8307995	0.1251553	113	1.9238	0.0569
Basuku	62	0.5900308				

$p < 0.05$; les résultats qui ont une valeur de p plus petite que 0.05 sont significatifs.

Tableau A6 Résultats du test Kruskal-Wallis appliqué sur les moyennes des tailles centroïdes des Azandes, Bassokos, Mamvus, Mbutis et Mongos.

Variabes	N	Moyenne	df	p
Azande	5	0,562	4	0.6808
Bassoko	3	0,578		
Mamvu	5	0,578		
Mbuti	3	0,561		
Mongo	5	0,567		

$p < 0.05$; les résultats qui ont une valeur de p plus petite que 0.05 sont significatifs.

Résultat des comparaisons par paires entre les groupes (*pairwise wilcox test*).

	Azande	Mamvu	Mongo	Mbuti
Mamvu	0,31	-	-	-
Mongo	0,9	-	-	-
Mbuti	0,9	0,31	0,57	-
Bassoko	0,79	0,24	0,9	0,7

$p < 0.05$; les résultats qui ont une valeur de p plus petite que 0.05 sont significatifs.

Tableau A7 Résultats du test de Student appliqué sur les variables de la forme des crânes de climat équatoriale avec hiver sec et des crânes de climat tempéré chaud et humide.

Variabes	N	Moyenne	Std. deviation	df	t	p
Équatorial, hiver sec	53	-0.003822431	0.001556266	240	-4.7791	0.04073
Tempéré, chaud et humide	62	0.006189649				

$p < 0.05$; les résultats qui ont une valeur de p plus petite que 0.05 sont significatifs.

Tableau A8 Résultats du test U de Mann-Whitney appliqué sur les variables de la forme des crânes de climat équatorial humide et des crânes de climat équatorial avec mousson.

Variabes	N	Moyenne	p
Équatorial, humide	53	0.007368273	0.2912
Équatorial, mousson	62	0.00430938	

$p < 0.05$; les résultats qui ont une valeur de p plus petite que 0.05 sont significatifs.

Tableau A9 Résultats du test de Student appliqué sur les variables de la forme des os temporaux des hommes et des femmes (populations récentes).

Variabes	N	Moyenne	Std. deviation	df	t	p
Homme	53	0.001637402	0.003417003	406	1.2403	0.2156
Femme	62	-0.002600606				

$p < 0.05$; les résultats qui ont une valeur de p plus petite que 0.05 sont significatifs.

Tableau A10 Résultats du test de Student appliqué sur les moyennes des tailles centroïdes des os temporaux hommes et femmes (populations récentes).

Variabes	N	Moyenne	Std. deviation	df	t	p
Homme	53	0.11650411	0.0159798	134	1.6237	0.1068
Femme	62	0.09055778				

$p < 0.05$; les résultats qui ont une valeur de p plus petite que 0.05 sont significatifs.

Tableau A11 Résultat du test de Student appliqué sur les variables de la forme des os temporaux des Bahutus et des Basukus.

Variabes	N	Moyenne	Std. deviation	df	t	p
Bahutu	53	0.005817313	0.01870934	343	2.9913	0.0029
Basuku	62	-0.005288411				

$p < 0.05$; les résultats qui ont une valeur de p plus petite que 0.05 sont significatifs.

Tableau A12 Résultats du test Kruskal-Wallis appliqué sur les variables de la forme des crânes Azandes, Bassokos, Mamvus, Mbutis et Mongo.

Variabes	N	Moyenne	df	p
Azande	5	-0.04331696	4	0.04884
Bassoko	3	0.006130064		
Mamvu	5	0.004066434		
Mbuti	3	0.0597659		
Mongo	5	-0.03367118		

$p < 0.05$; les résultats qui ont une valeur de p plus petite que 0.05 sont significatifs.

Résultat des comparaisons par paires entre les groupes (*pairwise wilcox test*).

	Azande	Mamvu	Mongo	Mbuti
Mamvu	0,54	-	-	-
Mongo	0,9	0,09	-	-
Mbuti	0,036	0,036	0,036	-
Bassoko	0,57	0,9	0,143	0,2

$p < 0.05$; les résultats qui ont une valeur de p plus petite que 0.05 sont significatifs.

Tableau A13 Résultats du test de Student appliqué sur les moyennes des tailles centroïdes des os temporaux Bahutus et Basukus.

Variabes	N	Moyenne	Std. deviation	df	t	p
Bahutu	53	0.12447961	0.01870934	113	1.9147	0.058
Basuku	62	0.08865615				

$p < 0.05$; les résultats qui ont une valeur de p plus petite que 0.05 sont significatifs.

Tableau A14 Résultats du test Kruskal-Wallis appliqué sur les moyennes des tailles centoides des os temporaux Azande, Bassoko, Mamvu, Mbuti et Mongo.

Variabes	N	Moyenne	df	p
Azande	5	0.08524823	4	0.18
Bassoko	3	0.08946406		
Mamvu	5	0.08769311		
Mbuti	3	0.08483368		
Mongo	5	0.08450906		

$p < 0.05$; les résultats qui ont une valeur de p plus petite que 0.05 sont significatifs.

Résultat des comparaisons par paires entre les groupes (*pairwise wilcox test*).

	Azande	Mamvu	Mongo	Mbuti
Mamvu	0,31	-	-	-
Mongo	0,9	0,31	-	-
Mbuti	0,9	0,25	0,57	-
Bassoko	0,79	0,9	0,9	0,7

$p < 0.05$; les résultats qui ont une valeur de p plus petite que 0.05 sont significatifs.

Tableau A15 Résultats du test de Student appliqué sur les variables de la forme des os temporaux de climat équatoriale avec hiver sec et des os temporaux de climat tempéré chaud et humide.

Variables	N	Moyenne	Std. deviation	df	t	p
Équatorial, hiver sec	53	-0.003625804	0.003615236	240	-1.9915	0.04699
Tempéré, chaud et humide	62	0.003573985				

$p < 0.05$; les résultats qui ont une valeur de p plus petite que 0.05 sont significatifs.

Tableau A16 Résultats du test U de Mann-Whitney appliqué sur les variables de la forme des os temporaux de climat équatorial humide et des os temporaux de climat équatorial avec mousson.

Variables	N	Moyenne	p
Équatorial, humide	53	0.001789432	0.2131
Équatorial, mousson	62	0.007453629	

$p < 0.05$; les résultats qui ont une valeur de p plus petite que 0.05 sont significatifs.

Tableau A17 Résultats du test Kruskal-Wallis appliqué sur les moyennes des tailles centoides des os temporaux archéologiques.

Variables	N	Moyenne	df	p
Katongo	1	0.0888010	4	0.4405
Kikulu	3	0.086734		
Malemba-Nkulu	3	0.0992107		
Sanga	2	0.0843816		
Shum Laka	2	0.0958016		

$p < 0.05$; les résultats qui ont une valeur de p plus petite que 0.05 sont significatifs.

Résultat des comparaisons par paires entre les groupes (*pairwise wilcox test*).

	Katongo	Kikulu	M.Nkulu	Sanga
Kikulu	0,5	-	-	-
M.Nkulu	0,5	0,1	-	-
Sanga	0,67	0,8	0,2	-
Shum Laka	0,67	0,4	0,2	0,67

$p < 0.05$; les résultats qui ont une valeur de p plus petite que 0.05 sont significatifs.

Annexe IV- Figure supplémentaire

Figure A1. Graphique bivarié pour les résultats de l'Analyse en Composante Principale basés sur les données de conformation de l'os temporal des populations actuelles et passées. Ellipse de confiance à 95% ($p = 0,05$) pour les individus archéologiques.

