



**SAPIENZA UNIVERSITÀ DI ROMA**

**DIPARTIMENTO DI BIOLOGIA ANIMALE E DELL'UOMO**

**SCUOLA DI DOTTORATO IN BIOLOGIA ANIMALE**

**XXIV CICLO**

**(2009-2011)**

**Fabio Di Vincenzo**

*Tesi di Dottorato di Ricerca*

**CARATTERIZZAZIONE MORFO-DINAMICA  
DELLA REGIONE OCCIPITALE DEL CRANIO  
NEL GENERE *HOMO*:**

*Una prospettiva Evo-Devo*

PhD Dissertation

***MORPHO-DYNAMIC CHARACTERIZATION  
OF THE OCCIPITAL REGION OF THE BRAINCASE  
IN THE GENUS HOMO:***

*An Evo-Devo perspective*

Roma, 2012



*Tesi di Dottorato di Ricerca*

CARATTERIZZAZIONE MORFO-DINAMICA  
DELLA REGIONE OCCIPITALE DEL CRANIO  
NEL GENERE *HOMO*:  
Una prospettiva *Evo-Devo*



Caratterizzazione Morfo-dinamica  
della regione occipitale del cranio  
nel genere *Homo*:

Una prospettiva *Evo-Devo*

*Morpho-dynamic characterization  
of the occipital region of the braincase  
in the genus Homo:*

*An Evo-Devo perspective*

Fabio Di Vincenzo



**SAPIENZA UNIVERSITÀ DI ROMA**

DIPARTIMENTO DI BIOLOGIA ANIMALE E DELL'UOMO

SCUOLA DI DOTTORATO IN BIOLOGIA ANIMALE

XXIV CICLO

Roma, 2012

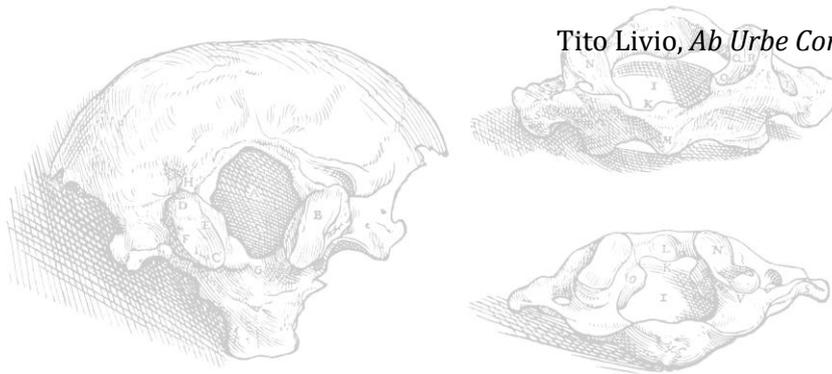


*«La posizione delle ossa del cranio è il risultato di azioni esercitate su di esse durante la evoluzione e lo sviluppo. Queste azioni sono rappresentate da forze di intensità e direzione diverse, che conducono all'equilibrio definitivo degli elementi ossei [...]»*

Sergio Sergi (1934, p. 107)

*«Occipere magistratum »*

Tito Livio, *Ab Urbe Condita*, Liber XXXI, 50





Lista figure	
Lista tabelle	
Abstract / Riassunto	
<b>1. L'OSSO OCCIPITALE NEL GENERE <i>HOMO</i></b>	<b>01</b>
1.1. Osso occipitale: morfologia generale	01
1.1.1. <i>Parte basilare (corpo)</i>	04
1.1.2. <i>Parti laterali (condiloidee) e forame occipitale</i>	06
1.1.3. <i>Squama dell'occipitale</i>	07
1.2. Osso occipitale: Embriogenesi e sviluppo	11
1.2.1. <i>Ontogenesi</i>	11
<b>2. CARATTERI NON-METRICI DEL CRANIO UMANO: IPOSTOSI E IPEROSTOSI</b>	<b>21</b>
2.1. Caratteri non-metrici	21
2.1.1. <i>I caratteri non-metrici e il continuum ipostosi-iperostosi</i>	21
<b>3. RESTAURO DIGITALE DEL CALVARIO DI CEPRANO</b>	<b>35</b>
3.1. Il calvario di Ceprano	35
3.1.1. Rinvenimento e precedenti ricostruzioni	35
3.1.2. Datazione e inquadramento sistematico del reperto	38
3.1.3. Cause delle deformazioni	48
3.2. Restauro digitale tridimensionale del calvario di Ceprano	54
3.2.1. Operazioni preliminari e validazione del metodo	54
3.2.2. Simmetrizzazione del calvario di ceprano tramite GMM	58
3.3. Realizzazione del calco endocranico virtuale	63
3.3.1. Calco endocranico virtuale del calvario di Ceprano	63
<b>4. IL PROGETTO DI RICERCA: SCOPO E GIUSTIFICAZIONE</b>	<b>71</b>
4.1. Propedeutica	71
4.1.1. "Ipotesi zero"	71
<b>5. MATERIALI E METODI</b>	<b>73</b>
5.1. Morfometria geometrica	73
5.1.1. Data-base e campione utilizzato	73
5.1.2. Metodo delle linee spezzate (polilinee)	77
5.1.3. Metodo del <i>Thin Plate Spline</i> (TPS)	78
5.1.4. GMM in 3D	81
5.1.5. Test di modularità	84

5.2. Caratteri non-metrici	85
5.2.1. Campione utilizzato	85
5.2.2. Rilevamento dei caratteri non-metrici	89
5.2.3. Grado di ipostosi ( <i>Hypostotic Scores</i> )	94
5.2.4. Trattamento statistico dei dati	95
5.3. Analisi agli elementi finite	97
5.3.1. Campione e costruzione del modello	97
<b>6. RISULTATI</b>	<b>101</b>
6.1. Caratterizzazione geometrica della squama dell'occipitale	101
6.1.1. Linee spezzate (polilinee)	101
6.1.2. <i>Thin Plate Spline</i> (TPS)	120
6.1.3. Analisi fattoriale e regressioni multivariate	129
6.1.4. Variazione interna alle linee filetiche	132
6.1.5. Analisi di GMM della squama tramite semilandmarks	141
6.1.6. Analisi alle variate canoniche (CVA)	151
6.1.7. Relazione con la taglia	155
6.1.8. Studio delle traiettorie evolutive	156
6.1.9. Modularità e integrazione	157
6.2. Analisi inter-specifica dei caratteri non-metrici del cranio	160
6.2.1. <i>Hypostotic Scores</i> per regioni craniche	160
6.2.2. Confronti a coppie	168
6.3. Analisi combinata	170
6.3.1. Analisi dei Partial Least-Squares in 2 Blocchi	170
6.4. Analisi degli elementi finiti	173
6.4.1. Analisi funzionale della squama tramite FEA	173
<b>7. DISCUSSIONE</b>	<b>176</b>
<b>Ω. CONCLUSIONI</b>	<b>197</b>
Bibliografia	202
Appendice 1	230
Appendice 2	245

## Lista figure

I.1	Morfologia e posizione anatomica dell'osso occipitale nel genere <i>Homo</i> (e-semplificato dalla specie medio pleistocenica <i>Homo heidelbergensis</i> ). Sono indicati i principali piani di suddivisione corporea (a) e direzioni e viste di riferimento (b). FH rappresenta il piano di Francoforte (Frankfort Horizontal). Gli esemplari raffigurati si riferiscono modelli tridimensionali da immagini CT-scan di reperti di Swanscombe (a) e Petralona (b).....	2
I.2	L'osso occipitale nella specie <i>Homo sapiens</i> , posizione anatomica e principali strutture anatomiche. Faccia esocranica (in alto), faccia endocranica (al centro), vista laterale (in basso).....	3
I.3	Confronto tra la superficie endocranica della squama di 4 forme umane distinte. In alto a sinistra <i>H. ergaster</i> , a destra Ceprano, sotto a sinistra <i>H. heidelbergensis</i> a destra <i>H. sapiens</i> , reperti in scala .....	9
I.4	Morfologia schematica della superficie esocranica nella specie <i>H. sapiens</i> .....	10
I.5	Vista intracranica dell'osso occipitale in età perinatale, ancora diviso nei 4 centri di ossificazione epiù l'elemento membranoso .....	12
I.6	Cranio in formazione attorno alla nona settimana, in blu sono indicati gli elementi dermici, in sfumature di verde quelli cartilaginei .....	12
I.7	Rotazione del piano nucale in <i>Homo sapiens</i> , <i>Gorilla gorilla</i> e <i>Pan troglodytes</i> . Linea contigua cranio adulto, linea tratteggiata cranio infantile, L = lambda; I = inion; O = opisthion; PO = porion. (da Mowbray, 2005 ridisegnato) .....	17
I.8	Differenze nelle modalità di accrescimento cranico tra <i>H. sapiens</i> (in alto) e <i>H. neanderthalensis</i> (in basso). Sono indicate in falsi colori le direttrici e l'intensità del cambiamento registrato perpendicolarmente alla superficie, rispettivamente verso l'esterno (in verde) e verso l'interno (in rosso). Le frecce indicano i vettori di cambiamento tangenziali alle superfici (da Ponce de Leon & Zollikofer, 2001) .....	19
2.1	Modelli semplificati di interazioni epigenetiche nello sviluppo ontogenetico a livello a) degli organismi e b) dei singoli caratteri non-metrici (rispettivamente da Lewontin, 1998 e Ricci, 2007) .....	23
2.2	Modello a "soglia" dell'espressione dei caratteri non-metrici (da Ricci, 2007 e Hauser & de Stefano, 1989 ridisegnato) .....	27
2.3	Centri di crescita sovranumerari in feti umani (da Jeanty et al., 2000).....	33
2.4	I neandertaliani presentano tipicamente una grande incidenza di ossa suturali nella regione posteriore del cranio. (In alto) Saccopastore 1, (in basso) Guattari 1 (modificato da Manzi, 2003) .....	34
3.1	Il calvario di Ceprano come si presenta dopo i vari interventi ricostruttivi. a) norma laterale destra; b) norma frontale; c) norma laterale sinistra; d) norma posteriore; e) norma superiore; f) norma inferiore o basale. Si nota l'esteso ricorso al gesso per raccordare i diversi frammenti cranici. Il riferimento metrico è di 5 cm .....	36
3.2	Modello digitale tridimensionale ottenuto da immagini CT-scan attraverso il metodo del "volume rendering". Vista di tre quarti anteriore (in alto) e posteriore (in basso) .....	37
3.3	Quadro sintetico relativo a stratigrafia, geochimica e palinologia dell'area di Campogrande, in relazione alla curva degli stati isotopici marini (MISs) del Pleistocene Medio. Le unità Ce D si riferiscono a contesti deposizionali lacustri in relazione a fasi espansive e regressive del paleolago Lirino (LR1 e LR2), separate tra loro da una fase di discontinuità erosiva. La probabile età cronologica del calvario di Ceprano è evidenziata (da Manzi et al., 2010a) .....	39

3.4	Il rinvenimento di manufatti di Modo 2 nel sito di Campogrande (livello CG 9 superiore) testimonia la diffusione di tale tecnologia litica nella media valle del Sacco-Liri in un periodo compatibile con la presenza del reperto di Ceprano (Cortesia di Italo Biddittu – IsIPU) .....	41
3.5	Altri manufatti provenienti dall'area di Campogrande testimoniano della grande ricchezza archeologica del bacino di Ceprano con riferimento al Paleolitico inferiore. In alto e al centro rispettivamente un chopping-tool in selce (Modo 1) e un bifacciale in calcare provenienti dal livello CG 10 di Campogrande. In basso un bifacciale in selce da livelli coevi al precedente dell'antistante Colle Avarone. Riferimento metrico = 3 cm (Cortesia di Italo Biddittu – IsIPU) .....	42
3.6	Distribuzione crono-stratigrafica dei principali siti del pleistocene Inferiore e medio nell'Europa mediterranea con indicata l'eventuale presenza di resti umani e la tipologia di manufatti litici rinvenuti (modificato da Muttoni et al., 2011).	43
3.7	Popolamento umano del Pleistocene Inferiore e Medio in Europa .....	43
3.8	Albero filogenetico del genere <i>Homo</i> con indicate le distribuzioni crono-geografiche di ciascun taxon (linee continue) e le possibili relazioni filogenetiche (linee punteggiate). Si nota come <i>H. heidelbergensis</i> (non <i>H. erectus</i> considerato qui come una specie esclusivamente asiatica) sia la prima specie realmente cosmopolita dell'umanità, essendo diffusa su tre continenti con linee evolutive semi-indipendenti. L'intervallo relativo al MIS 16 è evidenziato ed emerge come un periodo caratterizzato da un gap nel record paleoantropologico in Europa e in Africa. Ridisegnato da Manzi, 2011 .....	45
3.9	Possibile scenario circa l'evoluzione filogenetica di <i>H. heidelbergensis</i> . In sfumature di viola è rappresentata la distribuzione delle forme umane più arcaiche ( <i>H. erectus</i> , <i>H. ergaster</i> , <i>H. antecessor</i> ), in giallo la possibile area di origine di <i>H. heidelbergensis</i> intorno a 900/800 mila anni dal presente e in sfumature arancio la successiva diffusione del taxon intorno a 300 mila anni fa. I disegni si riferiscono ai reperti di Ceprano (a sinistra), Atapuerca SH 5 (al centro in alto), Kabwe 1 (al centro in basso) e Dali. Da Manzi e Di Vincenzo 2011 .....	47
3.10	Frammenti cranici del calvario di Ceprano che non è stato possibile ricollocare in posizione anatomica (circa 200), alcuni si caratterizzano per dimensioni ridottissime. Scala in cm .....	49
3.11	Vista superiore (in alto) e inferiore (in basso) del calvario di Ceprano da rese tridimensionali di immagini CT. Si nota il maggior grado di frammentazione della volta sul lato sinistro e la asimmetria dei parietali che fa sì che i punti bilaterali di massima ampiezza del cranio (eurion) risultano distanziati antero-posteriormente e a diversa distanza dall'asse di simmetria .....	50
3.12	Vista anteriore (in alto) e posteriore (in basso), si nota come rispetto al frontale il diverso orientamento dei parietali sui due lati rispetto all'asse di simmetria del frontale. Il profilo sinistro (nonostante le porzioni mancanti) appare collassato (appiattito) e schiacciato medialmente, mentre il profilo destro del parietale (più conservato) appare verticalizzato e angolato lateralmente. Si nota anche la rotazione di tutto il complesso cranico posteriore evidenziato dallo sfasamento infero-superiore a livello delle radici delle arcate zigomatiche (in alto) e dall'orientamento fortemente inclinato del toro occipitale trasverso (in basso) .....	51
3.13	E' possibile apprezzare la rotazione dell'occipitale da una sezione coronale del calvario orientato come in figura 3. 12. Con riferimento all'eminenza crociata e al piano di simmetria della squama si vede come questa sia ruotata in senso anti-orario di circa 10° rispetto al piano di simmetria passante per il frontale . . .	52
3.14	Modello semplificato dei possibili eventi tafonomici che hanno portato all'alterazione della morfologia del calvario di Ceprano in base a due diverse ipotesi di giacitura del cranio nel sedimento (spiegazione nel testo) .....	53

3.15	Nella trasformazione affine (o uniforme) tutti i punti di un'immagine vengono traslati di una quantità uniforme e nelle griglie di deformazione le linee parallele si mantengono tali anche dopo la trasformazione (da D'Arcy Thompson, 1917).	54
3.16	Sezione coronale utilizzata per la misura della <i>Bending Energy</i> .....	55
3.17	Configurazioni di landmarks equispaziati per il lato destro e sinistro (appaiati) ..	56
3.18	Valori registrati di BE per la trasformazione del lato sinistro sul destro (in alto a sinistra) e del lato destro sul sinistro (in alto a destra). In basso è mostrato l'aspetto delle rispettive griglie di trasformazione e delle curve di profilo nel caso le deformazioni operate fossero completamente affini (BE = 0) come si può notare la differenza con il caso reale è assolutamente minima e trascurabile. .	57
3.19	Network e set di Landmarks utilizzati sui due crani chirali per il recupero della morfologia originaria del calvario di Ceprano .....	60
3.20	Confronto tra la morfologia originale di Ceprano (a sinistra) e la morfologia restaurata digitalmente (a destra) in norma posteriore. Si nota in questa l'allineamento del toro occipitale trasverso rispetto le radici delle arcate zigomatiche e della squama dell'occipitale rispetto al piano medio sagittale passante per il frontale .....	61
3.21	Confronto tra la morfologia originale di Ceprano (a sinistra) e la morfologia restaurata digitalmente (a destra) in norma superiore .....	62
3.22	Calco endocranico all'interno del cranio in trasparenza. Norma di $\frac{3}{4}$ anteriore (in alto) e posteriore (in basso) .....	63
3.23	Calco endocranico virtuale di Ceprano in norma frontale .....	64
3.24	Calco endocranico virtuale di Ceprano in norma posteriore .....	65
3.25	Calco endocranico virtuale di Ceprano in norma laterale destra .....	66
3.26	Calco endocranico virtuale di Ceprano in norma laterale sinistra .....	67
3.27	Calco endocranico virtuale di Ceprano in norma superiore .....	68
3.28	Calco endocranico virtuale di Ceprano in norma inferiore .....	69
5.1	Confronto tra la volumetria digitale del reperto originale di Ngandong 12 acquisita tramite procedura CT e quella acquisita tramite Laser scanner da un calco di qualità museale .....	77
5.2	Confronto tra la volumetria digitale del reperto originale di Ngandong 12 acquisita tramite procedura CT e quella acquisita tramite Laser scanner da un calco di qualità museale .....	79
5.3	Confronto tra la volumetria digitale del reperto originale di Ngandong 12 acquisita tramite procedura CT e quella acquisita tramite Laser scanner da un calco di qualità museale .....	82
5.4	La configurazione di semilandmarks utilizzata con riferimento al cranio di la Ferrassie 1. In alto norma basale, in basso, vista di tre quarti posteriore in cui si possono apprezzare dettagli circa la copertura di strutture come il toro occipitale e la fossa soprainiaca .....	83
5.5	Configurazioni utilizzate per il test di modularità, i landmarks relativi alla squama dell'occipitale sono colorati in giallo .....	84
5.6	Relazioni filo-geografiche e numerosità dei campioni recenti di <i>H. sapiens</i> utilizzati .....	86
5.7	Caratteri non-metrici visibili in norma frontale .....	90
5.8	Caratteri non-metrici visibili in norma inferiore .....	91
5.9	Caratteri non-metrici visibili in norma posteriore .....	91
5.10	Caratteri non-metrici visibili in norma superiore .....	92
5.11	Caratteri non-metrici visibili in norma laterale .....	92

5.I.2	La configurazione di landmark distribuiti sulla superficie endocranica. I valori in coppia indicano i punti simmetrici, relativamente all'emisfero sinistro e destro. Punti anatomici: FP-Polo frontale; RS-Scissura di Rolando; PS-Scissura perpendicolare; OP-Polo occipitale; TH-Torcular herophili; TO-Temporo-occipitale-cerebellare; SV-Foce della scissura di Silvio; AB-Area di Broca ( <i>pars triangularis</i> , area 45); GF-Eminenza inferiore del giro frontale inferiore; FA-Eminenza esterna del lobo frontale inferiore. I landmarks indicati solamente da numeri sono stati costruiti geometricamente come frazioni delle curve che uniscono i landmarks anatomici .....	96
5.I.3	La configurazione usata per descrivere la superficie esocranica medio-posteriore del cranio. Punti anatomici: BRG-Bregma, LMB-lambda, INI, inion, AST-Asterion (punto simmetrico). I landmarks indicati solamente da numeri sono stati costruiti geometricamente come frazioni delle curve che uniscono i landmarks anatomici .....	96
5.I.4	Area di applicazione delle forze di compressione per l'analisi (FEA) in corrispondenza dell'inserzione del gran complesso (muscolo Semispinale del capo)	99
6.I	Le australopithecine conservano una morfologia nucale da antropomorfa, caratterizzata da creste nicali posteriori ancora ben sviluppate e assenza di toro (reperti non in scala) .....	101
6.2	Nel genere <i>Homo</i> , rispetto alle australopithecine precedenti, si ha una completa riorganizzazione della morfologia nucale già a partire dalle forme più arcaiche (e.g. <i>Homo habilis</i> ), vedi testo per dettagli (reperti non in scala) .....	102
6.3	Variabilità nella morfologia occipitale in Africa e in Asia nel Pleistocene Inferiore (reperti non in scala) .....	103
6.4	Variabilità nella morfologia occipitale in Africa Orientale nel Pleistocene Inferiore (reperti non in scala) .....	104
6.5	Variabilità nella morfologia occipitale in Asia (Isole della Sonda) nel Pleistocene Inferiore (reperti non in scala) .....	105
6.6	Variabilità nella morfologia occipitale in Asia (Cina) nel Pleistocene Medio (reperti non in scala) .....	106
6.7	Variabilità nella morfologia occipitale in Asia (Isole della Sonda) nel Pleistocene Medio e Superiore (reperti non in scala) .....	107
6.8	Variabilità nella morfologia occipitale in Africa nel Pleistocene Medio (reperti non in scala) .....	108
6.9	Variabilità nella morfologia occipitale in Africa nel Pleistocene Medio e Superiore (reperti non in scala) .....	109
6.I.0	Variabilità nella morfologia occipitale in Europa nel Pleistocene Medio. L'occipitale isolato del calvario di Ceprano è riportato nella sua morfologia originaria (in alto a sinistra) e come si presenta dopo il procedimento di simmetrizzazione digitale (a destra) (reperti non in scala) .....	110
6.I.1	Variabilità nella morfologia occipitale in Europa nel Pleistocene Medio (reperti non in scala) .....	111
6.I.2	Variabilità nella morfologia occipitale nel Pleistocene Superiore in Europa (in alto) e nel Vicino Oriente (in basso) (reperti non in scala) .....	112
6.I.3	Variabilità nella morfologia occipitale in Europa nel Pleistocene Superiore (reperti non in scala) .....	113
6.I.4	Variabilità nella morfologia occipitale nel Pleistocene Superiore in Africa (in alto a destra) in Estremo Oriente (in alto a sinistra) e nel Vicino Oriente (in basso). L'area ombreggiata indica una porzione ricostruita e non presente nell'originale (reperti non in scala) .....	114
6.I.5	Variabilità nella morfologia occipitale nel Pleistocene Superiore in Africa (in alto a destra) e in Europa. Il reperto di Fonterossi (in alto a destra) risale all'Olocene (reperti non in scala) .....	115

6.16	Variabilità nella morfologia occipitale nell'Olocene in Europa (in alto a sinistra) e in Australia (in basso). Il reperto in alto a destra risulta indeterminato (reperti non in scala) .....	116
6.17	Variabilità nella morfologia occipitale nell'Olocene in Europa (reperti non in scala)	117
6.18	Variabilità nella morfologia occipitale nell'Olocene in Europa (reperti non in scala)	118
6.19	Variabilità nella morfologia occipitale nell'Olocene in Africa (reperti non in scala) .	119
6.20	Distribuzione del peso relativo delle diverse componenti principali. Le griglie di deformazione con evidenziati in falsi colori i pattern di espansione e contrazione dal consenso (cento degli assi) sono relative agli estremi positivi delle prime tre componenti (autovalore = 1.0) .....	120
6.21	Grafici di dispersione di PC1 vs. PC2 (in alto) e PC1 vs. PC3 (in basso) .....	122
6.22	Distribuzione degli esemplari lungo le prime tre componenti principali (92,3% della variabilità complessiva) con associate le griglie di deformazione della configurazione geometrica agli estremi della varianza. Le frecce indicano la progressione numerica degli autovalori (eigenvalues) .....	123
6.23	(In alto) PC1 e PC2 delle configurazioni di consenso di ogni OTU. Le griglie di deformazione si riferiscono ai confronti a coppie tra ciascun OTU e KNM-ER 1813 ( <i>H. habilis</i> preso come riferimento. (In basso) Analisi di Neighbor Joining delle configurazioni di consenso .....	128
6.24	Analisi fattoriale relativa al 99,4 % della variabilità complessiva .....	130
6.25	Distribuzione attesa dei reperti in base ai valori predetti della regressione. I colori sono associati ad ogni OTU considerato (Materiali e metodi, tab.1) .....	131
6.26	Evoluzione della morfologia dell'osso occipitale internamente al campione africano. Le griglie di deformazione si riferiscono alle morfologie "attese" ai corrispondenti auto-valori (Eigen-values). Scala dei colori come in fig. 6.20 ..	134
6.27	Evoluzione della morfologia dell'osso occipitale internamente al campione asiatico, con i reperti di Zhoukoudian (Cina) come estremo più derivato .....	135
6.28	Evoluzione della morfologia dell'osso occipitale internamente al campione asiatico, con i reperti di Ngandong (Isole della Sonda) come estremo più derivato	136
6.29	Evoluzione della morfologia dell'osso occipitale internamente al campione europeo (con l'esclusione di Ceprano) .....	137
6.30	Confronto tra la morfologia "reale" di Ceprano e la morfologia plesiomorfa attesa sulla base del dato estrapolato dalla traiettoria degli europei. A sinistra, deformazione della configurazione relativa all'occipitale di Ceprano sulla configurazione di consenso degli altri europei, sovrainposta all'immagine dell'occipitale a) e a falsi colori di espansione c). A destra, deformazione relativa alla morfologia plesiomorfa attesa dalla regressione lungo la traiettoria degli europei (calcolata senza Ceprano), sovrainposta all'immagine dell'occipitale di Ceprano e b) a falsi colori d) .....	138
6.31	Distribuzione dei casi (osservati) per valori di forma (shape) e taglia cerebrale (circoli aperti) a confronto con i predetti dalla regressione multivariata (circoli chiusi). Le ellissi rappresentano l'80% di distribuzione degli osservati e i rombi corrispondono ai centroidi di ogni OTU .....	140
6.32	Rapporti spaziali tra le quattro traiettorie individuate. I circoli aperti rappresentano la condizione più plesiomorfa. Si nota la forte divergenza della traiettoria "Asia II" rispetto ad "Asia I", il sub-parallelismo tra questi ultimi e le forme arcaiche africane (KNM-ER 1813 e KNM-ER 37733) .....	140
6.33	Distribuzione del peso relativo delle diverse componenti principali con associati gli estremi della varianza espressi in forma vettoriale dalla configurazione di consenso relativa alla squama dell'occipitale in norma posteriore .....	144
6.34	Dispersione del campione lungo la PC1 e la PC2 .....	144

6.35	Estremi della varianza e configurazione di consenso relativi a PC1 e PC2 rappresentati come deformazione tridimensionale dell'occipitale del reperto KNM-WT 15000 in norma posteriore e laterale .....	145
6.36	Estremi della varianza e configurazione di consenso relativi alla PC 3 rappresentati come deformazione dell'occipitale KNM-WT 15000 in norma posteriore e laterale .....	146
6.37	Dispersione del campione lungo la PC1 e la PC3 .....	146
6.38	La variabilità registrata in ognuno dei quadranti definiti dall'intersezione di PC1 e PC2 visualizzati come deformazione dell'occipitale del reperto KNM-WT 1500 ( <i>Homo ergaster</i> ). Le modificazioni delle restanti porzioni craniche sia per forma che taglia sono dovute alla funzione di interpolazione tra la morfologia originale del reperto e le modifiche dell'occipitale. Sullo sfondo (a colori attenuati) è riportata la distribuzione dei vari reperti come in figura 6.34 .....	148
6.39	La variabilità complessiva rispetto la PC1 e la PC3. Il reperto sottoposto a deformazione è il KNM-WT 1500 ( <i>Homo ergaster</i> ). Distribuzione dei reperti come in figura 6.37 .....	149
6.40	Distribuzione del campione lungo le prime tre componenti principali. Le dimensioni di ciascun individuo sono proporzionali alla taglia centroide associata alla configurazione di punti considerata e in parte, alla profondità di campo .....	150
6.41	Distribuzione le prime tre variate canoniche dei diversi OTU considerate. Le variazioni registrate in forma vettoriale agli estremi di ciascuna variata canonica rispetto alla configurazione di consenso sono mostrate. Le frecce si riferiscono alla progressione degli auto vettori per valori crescenti. Le dimensioni di ciascun esemplare sono proporzionali alla taglia centroide e in parte, alla profondità di campo .....	152
6.42	Albero di Neighbour Joining delle OTU considerate nella CVA. La lunghezza dei rami è proporzionale alla distanza fenetica tra i gruppi .....	154
6.43	Regressione lineare della taglia centroide delle configurazioni relative all'occipitale sulla taglia cerebrale di ogni esemplare in valore assoluto .....	155
6.44	Rapporti di divergenza tra le diverse traiettorie evolutive relative alla variabilità della squama occipitale. Le frecce rappresentano la direzione della progressione evolutiva .....	157
6.45	Test di modularità per la squama dell'occipitale rispetto alle restanti porzioni della volta. Spiegazione nel testo .....	158
6.46	Distribuzione delle frequenze degli <i>Hypostotic scores</i> delle diverse regioni craniche, nel campione considerato in base ai valori riportati in tabella 6.10 .....	160
6.47	Distribuzione dei diversi taxa in relazioni alle variabili riportate in tabella 6.10 con l'esclusione del valore di <i>Hypostotic scores</i> relativo alla faccia .....	161
6.48	Distribuzione dei Valori di <i>Hypostotic scores</i> (%) riportati in tab. 6.11 .....	163
6.49	Distribuzione dei diversi taxa in relazioni alle variabili riportate in tabella 6.11	163
6.50	In alto, distribuzione dei diversi taxa in base ai valori di presenza/assenza dei singoli caratteri non-metrici (tutti). In basso, caratterizzazione degli assi. Le dimensioni delle sfere sono proporzionali al valore degli <i>Hypostotic scores</i> per ciascun taxa .....	164
6.51	Distribuzione dei taxa in base ai valori di presenza/assenza dei caratteri non-metrici della volta laterale e posteriore. Le dimensioni delle sfere sono proporzionali al valore degli <i>Hypostotic scores</i> per ciascun taxa relativo a tale set ridotto di caratteri.	165
6.52	Confronti a coppie tra la morfologia dell'encefalo (in vista posteriore di 3/4) plesiomorfo di <i>H. ergaster</i> e 4 diversi taxa. I vettori di crescita sono indicati in rosso .....	168
6.53	Confronti a coppie tra la morfologia della squama (in vista posteriore di 3/4) di <i>H. habilis</i> e 7 diversi taxa. I vettori di crescita sono indicati in rosso .....	169

6.54	Distribuzione del campione rispetto ai due assi singolari di covariazione. Primo asse di singolarità (in alto) e secondo asse di singolarità (in basso) del campione complessivo di 6 OTU .....	171
6.55	Distribuzione dei carichi di stress muscolare nei tre campioni considerati. In alto il punto di vincolo del cranio è stato applicato in corrispondenza del basion, al margine posteriore del forame occipitale, in posizione ravvicinata al punto di applicazione della forza nelle porzioni più posteriori del piano nucale nelle aree di inserzione del muscolo semispinale del capo. In basso il punto di applicazione della forza è rimasto invariata ma il vincolo è stato spostato in posizione più naturale sui condili occipitali allungando in questo modo il braccio di applicazione della forza. La scala dei falsi colori associata al carico di sforzo sopportato dall'osso è espressa in Mega Pascal (MPa) .....	174
7.1	Modificazioni nell'angolazione della base del cranio e della lunghezza del basioccipitale tra una australopitecina (Sts 5) e <i>H. habilis</i> (ricostruzione Sawyer/Deak che combina elementi di faccia e i volta di KNM-ER 1813 con altri della base di OH 24). Si nota l'espansione dei parietali e la sfericità del neurocranio in <i>H. habilis</i> . Reperti in scala .....	178
7.2	a) Trasformazione tramite TPS del cranio di <i>Au. africanus</i> (Sts 5) in quello di <i>H. habilis</i> (KNM-ER 1813), si nota il forte accorciamento e la flessione della base del cranio accompagnata dall'espansione posteriore della volta. b) trasformazione di <i>H. habilis</i> (KNM-ER 1813) in <i>H. ergaster</i> (KNM-ER 3733), la flessione del basicranio si attenua mentre prosegue l'espansione in direzione posteriore della volta del neurocranio (da Lieberman, 2011 modificato) .....	180
7.3	Trasformazione mediante sovrapposizione di Procruste e analisi dei principali warps del cranio Sts 5 di <i>Au. Africanus</i> (riferimento) in quello di due umani più derivati, <i>H. habilis</i> (KNM-ER 1813 basato sulla ricostruzione di Sawyer/Deak) e <i>H. ergaster</i> (KNM-ER 3733). Le griglie di trasformazione si riferiscono ai cambiamenti registrati lungo l'asse di maggiore variabilità (72,46 % di varianza totale) a partire da una configurazione di consenso (nessuna distorsione di griglia), che ricade in prossimità della configurazione riferita a <i>H. habilis</i> . Si osserva una grande variabilità nella base cranica che risulta espansa in Sts 5 rispetto al consenso e ridotta in KNM-ER 3733 quando osservati in norma laterale (a-c). Le pareti della volta cranica medio posteriore risultano fortemente espanse medio-lateralmente (d-f) e antero-posteriormente (g-i) quando si ci muove dalle forme più plesiomorfe (Sts 5) a quelle progressivamente più derivate (KNM-ER 1813, KNM-ER 3733). Tale andamento si accorda bene con quanto previsto nell'ipotesi dello <i>spatial packing</i> (vedi testo) .....	181
7.4	Accrescimento della base del cranio in <i>H. sapiens</i> , la faccia endocranica va incontro ad assorbimento osseo tranne nella parte mediana in cui si ha apposizione. Nelle porzioni laterali si ha apposizione e deriva che avviene come risultato della rimozione di osso sulla superficie di riassorbimento ad opera degli osteoclasti e contemporanea deposizione di osso sulla faccia opposta ad opera degli osteoclasti (Enlow, 1990) .....	184
7.5	Angolo della flessione della base del cranio CBA misurato in sezione medio-sagittale in diverse specie di ominini (dati originali). Ba = Basion; ST = Sella turcica; FC = Foramen cecum. Reperti non in scala .....	187
7.6	Curve relative all'accrescimento cerebrale in età infantile di diversi ominidi, sono mostrati i valori medi (linea tratteggiata) e la deviazione standard (campitura) e i singoli reperti (circoli con indicata l'incertezza rispetto l'età anagrafica). <i>H. sapiens</i> (in verde) <i>H. neanderthalensis</i> (circoli blu in alto e campitura dello stesso colore in basso) <i>Pan troglodytes</i> (in arancione) modjokerto (circolo grigio, in basso), Dikika (circolo giallo, in basso), Taung (circolo rosso). In alto sono mostrate le traiettorie con i reperti neandertaliani non raggruppati in media e con i valori di Encefalizzazione ECV scalati sulla massa cerebrale del neonato (in basso), le stesse traiettorie con ECV espresso in valori assoluti (Zollikofer & Ponce de León, 2010) .....	188



## Lista tabelle

5.1	Campione utilizzato per le analisi morfometriche .....	75
5.2	Numerosità dei campioni fossili analizzati (caratteri non-metrici) .....	86
5.3	Campione dei reperti fossili (caratteri non-metrici) .....	87
5.4	Elenco dei caratteri non-metrici utilizzati .....	89
6.1	Matrice delle distanze euclidee in base alle coordinate di Procruste dopo il procedimento di sliding .....	121
6.2	Matrice delle distanze euclidee delle coordinate geometriche predette per ciascun esemplare dalla regressione multivariata con la taglia cerebrale.....	133
6.3	Significatività statistica.....	139
6.4	Valori di divergenza .....	139
6.5	Matrice delle distanze euclidee in base alle coordinate di Procruste dopo il procedimento di sliding .....	142
6.6	(continua) .....	143
6.7	Matrice delle distanze di Mahalanobis ( $D^2$ ) tra le OTU della CVA. I numeri nella titolazione corrispondono a quelli delle OTU nella prima colonna .....	154
6.8	Risultati della regressione lineare tra la taglia dell'occipitale (taglia centroide) e la capacità cranica in valore assoluto. Per i risultati significativi sono riportati i valori di $r$ e $r^2$ .....	156
6.9	Risultati delle regressioni multivariate tra variabili di forma e la taglia centroide della squama occipitale .....	157
6.10	Valori di <i>Hyostotic scores</i> (%) delle diverse regioni del cranio, registrati nelle diverse specie considerate .....	160
6.11	Valori di <i>Hyostotic scores</i> (%) relativi alla volta cranica divisa in frontale, laterale e posteriore .....	162
6.12	Valori riassuntivi delle analisi di 2B-PLS .....	172



## Abstract

The PhD project is based on 3D geometric morphometrics analysis (GMM) of the rear portion of the human cranium (the area surrounding the posterior fossa) in fossil and recent samples. The aim is not simply to quantify the differences in occipital morphology between human species and lineages, but also to relate these differences to the phenomenon of encephalization, which should be regarded as the primary determinant for the variability in cranial morphology within the genus *Homo*, from both the ontogenetic and evolutionary perspectives.

With the emergence of the genus *Homo* at the beginning of the Early Pleistocene, the non-allometric increase of cerebral volumes (encephalization) – and the subsequent development of the cranium along differential growth vectors (mainly antero-posterior directed) – has led to disturbance of the postural equilibrium between the skull and the spine that occurred in the Late Miocene with the transition to bipedalism and its maintenance among the australopithecines. This disturbance resulted in functional responses, both direct and indirect, in terms of increased instability in the patterns of cranial ossification (due to differential brain growth, highlighted by the presence of ontogenetic stress indicators such as sutural ossicles on the rear braincase) and in the increase and rearrangement of the nuchal muscles that supports and rotates the skull on the spine. The increase in muscle masses has led in many fossil human species (e.g. *Homo erectus*, Neanderthals) to the occurrence of large insertions and associated bony structures such as tori, ridges and pits. Only with the emergence of our species, in consequence of the achievement of a more globular cranial shape and moving of the nuchal muscles forward and beneath the cerebral and cerebellar volumes, a new and more stable head balance is regained.

Within this evolutionary and developmental milieu, the occurrence and distribution of cranial discrete traits known as hypostotic features (interpreted as an expression of "ontogenetic stress") versus hyperostotic feature, are evaluated in various hominin OTUs by multivariate statistics. Different pat-

terns are observed in the comparison between Middle Pleistocene samples from Africa, Asia and Europe. Using 2block partial least-square analysis, the non-metric variables (discrete traits) are compared to changes in morphology of the cranial vault recorded by 3D geometric morphometrics. These differences appear to be consistent with geographically-distinct trajectories of encephalization. In this framework, the peculiar (i.e., globular) cranial morphology of *H. sapiens* emerges from the fossil record of late *H. heidelbergensis* in Africa, which is characterized by a pattern of "ontogenetic stress" affecting the mid-lateral regions of the cranial vault (in relationship with the expansion, elevation and bending of the parietal lobes of the brain). This suggests a sharp structural reorganization in *H. sapiens*, which minimises the "ontogenetic stress" and allows to recover a morpho-functional balance, combining high degrees of encephalization with a radial distribution of expansion forces that act on the cranial vault. By contrast, in examining the transition in Europe from *H. heidelbergensis* to *H. neanderthalensis*, the analysis carried out in this thesis supported the notion that the increased encephalization – involving first the occipital region, and then the biparietal vault – is associated with the maintenance of a plesiomorphic architecture in the cranial (and encephalic) morphology, with increased instability in growth and osteogenetic processes, as shown by the extreme levels of hypostosis recorded among the Neanderthals.

The influence of the muscular loading forces acting on the external surface of the squama of the occipital (on the nuchal scale in particular) considered as the most powerful external "constraints" in relationship with the occipital interspecific shape variability, are also considered by finite element analysis (FEA).

## Riassunto

Il progetto di dottorato è incentrato sullo studio della morfologia della porzione posteriore del cranio di diverse specie umane del Pleistocene e dell'Olocene tramite morfometria geometrica. Lo scopo del lavoro non è solo quantificare le differenze nella morfologia di questo distretto cranico tra le diverse specie umane considerate, ma di esplorarne la relazione con il fenomeno dell'encefalizzazione considerato come il fattore principale per la variabilità della morfologia cranica nel genere *Homo* sia dal punto di vista ontogenetico che evolutivo.

Con l'emergere del genere *Homo* nel Pleistocene Inferiore, l'aumento evolutivo dei volumi cerebrali (encefalizzazione) e il conseguente sviluppo del cranio lungo i vettori differenziali di crescita (soprattutto in direzione antero-posteriore), ha portato alla "perturbazione" degli equilibri posturali tra il cranio e la colonna vertebrale impostati fin dal Miocene Superiore con il passaggio al bipedismo e mantenuti stabili durante l'evoluzione delle australopithecine. Tale cambiamento è funzionalmente correlato sia in termini diretti che indiretti, all'aumento di instabilità nei modelli di ossificazione del cranio (a causa della crescita differenziale del cervello, evidenziata dalla presenza di indicatori di stress ontogenetici come ossicini sovrannumerari e altri tratti non-metrici), inoltre, tale cambiamento negli equilibri strutturali del cranio si pone anche in relazione con le necessità posturali di una riorganizzazione della muscolatura nucale che supporta e ruota il cranio sulla colonna vertebrale. La maggiore potenza delle masse muscolari per bilanciare un cranio sviluppato in senso antero-posteriore, ha portato in molte specie fossili umane (e.g. *Homo erectus* e Neanderthal) allo sviluppo di caratteristiche sovrastrutture ossee e ad un sistema di rinforzo osseo distribuito in particolare nella regione posteriore del cranio. Solamente con l'emergere della nostra specie, in conseguenza del raggiungimento di una forma più globulare del cranio e lo spostamento delle masse muscolari nucali anteriormente e al di sotto dei volumi cerebrali e cerebellari, un nuovo e più stabile equilibrio del capo torna da instaurarsi.

Nel contesto di tali cambiamenti evolutivi, nella presente tesi si è valutata la distribuzione e frequenza di caratteri cranici non-metrici valutati in base alla loro modalità di ossificazione come iperostotici e ipostotici e consider-

ate come espressione fenotipica di pattern differenziali di encefalizzazione a livello sia intra- ma più specificatamente per le finalità di questo progetto di ricerca, inter-specifico. Utilizzando specifiche analisi di statistica multivariate, tali variabili non-metriche (tratti discreti) sono state messe a confronto con i cambiamenti evolutivi nella morfologia della volta cranica all'interno del genere *Homo*, registrati tramite tecniche di morfometria geometrica in 3D. In questo modo si è potuta valutare la correlazione esistente tra l'espressione di caratteri non-metrici come "sintomo" di differenze inter-specifiche nei pattern di encefalizzazione e l'architettura e organizzazione strutturale del cranio di diverse forme umane del Pleistocene e dell'Olocene.

I risultati ottenuti risultano coerenti con l'esistenza di traiettorie di encefalizzazione geograficamente distinte e specifiche di linee evolutive e filetiche differenti. In questo quadro, la peculiare morfologia globulare del cranio di *Homo sapiens* risulta emergere evolutivamente dalla variabilità di forme africane della specie *H. heidelbergensis* già caratterizzate da pattern di "stress ontogenetico" focalizzati nelle regioni craniche della volta medio-laterale (in rapporto a processi di espansione ed elevazione dei lobi parietali del cervello in un movimento di generale "inarcamento" dell'encefalo).

Ciò suggerisce dell'inizio di una riorganizzazione strutturale profonda dell'encefalo (e in conseguenza del cranio) che in *H. sapiens*, porta alla minimizzazione dello "stress ontogenetico" permettendo di recuperare un nuovo equilibrio morfo-funzionale nel suo complesso, in rapporto ad aspetti strutturali e posturali del cranio, consentendo un elevato grado di espansione cerebrale mediante la distribuzione radiale delle forze di espansione che agiscono sulla volta cranica in accrescimento.

Per contro, esaminando il passaggio da *H. heidelbergensis* a *H. neanderthalensis* in Europa, l'aumento registrato nel grado di encefalizzazione rimane in queste specie, associato al mantenimento di un'architettura plesiomorfa della volta cranica (e dell'encefalo) comportando l'enorme aumento di instabilità nei processi di crescita e ossificazione del cranio e della regione occipitale e poi di quella cranica biparietale in particolare, come dimostrano dagli estremi livelli di ipostosi registrati nel campione neandertaliano.

Anche l'influenza delle forze di carico muscolare che agiscono sulla superficie esterna della squama della occipitale (piano nucale) considerate come un potente vincolo esterno allo sviluppo evolutivo della morfologia dell'occipitale nelle diverse specie umane del Pleistocene, è stata considerata tramite analisi bio-meccanica basata sull'uso di elementi finiti (FEA).



## ***L'osso occipitale nel genere Homo***

### Morfologia e sviluppo

#### *1.1. Osso occipitale: morfologia generale*

Alla nascita la porzione posteriore della nuca è la prima a venire alla luce; gli antichi chiamarono questa regione *occiput* dalle parole latine *ob* (opposto) e *caput* (testa), tale termine è rimasto a designare l'osso occipitale.

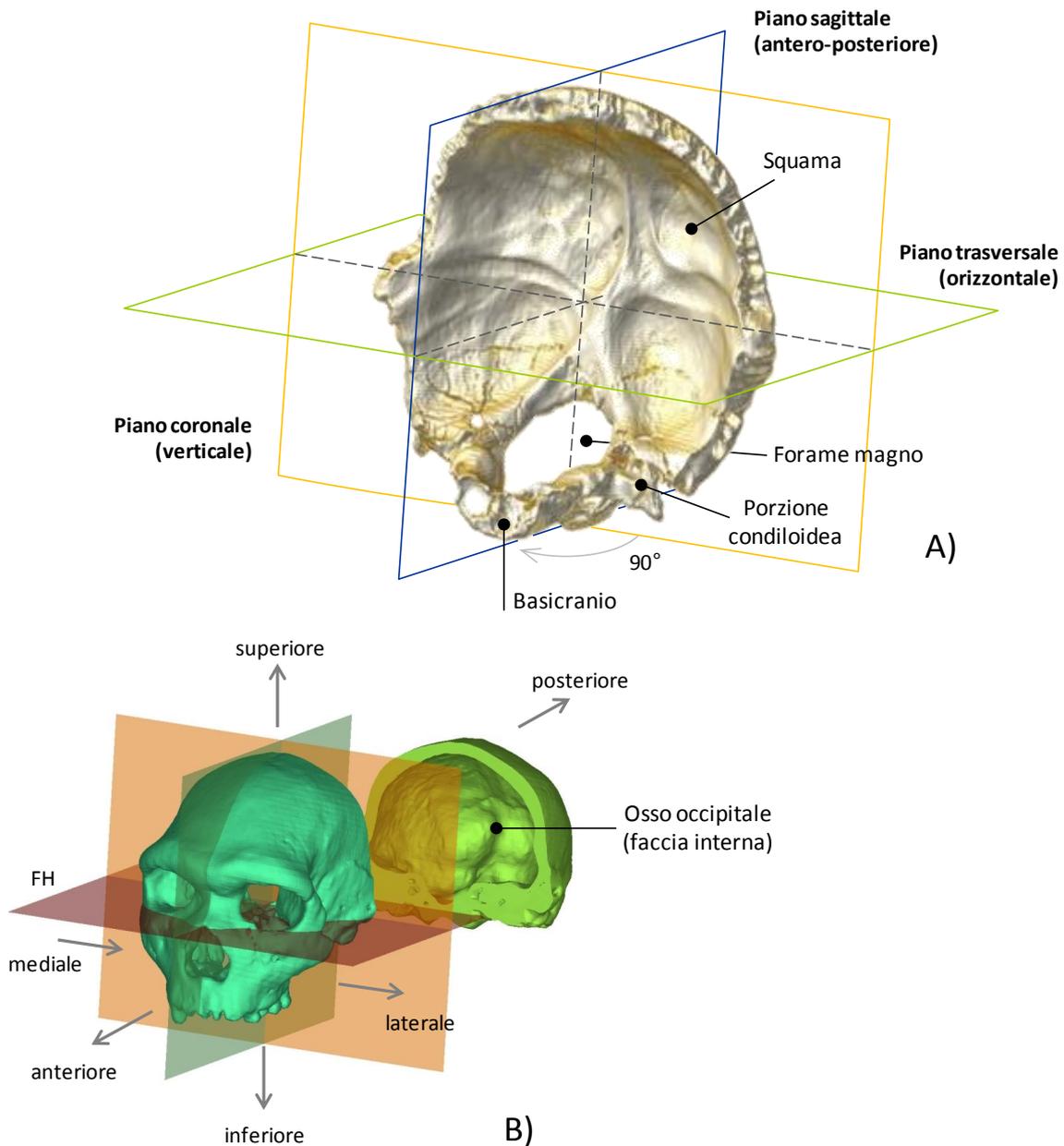
Se guardiamo alla morfologia scheletrica, l'osso occipitale (*os occipitale*<sup>1</sup>) si presenta nel genere *Homo*, come un osso piatto impari e mediano che delimita la scatola cranica posteriormente e inferiormente entrando nella formazione della base e della volta. Supero-lateralmente esso prende contatto con i parietali, inferiormente e lateralmente con le porzioni petro-mastoidee dei temporali e anteriormente con lo sfenoide. Risulta uniformemente incurvato in direzione sagittale e trasversale, con la superficie interna (endocranica) concava e quella esterna (esocranica) convessa. Inferiormente circonda completamente il grande forame occipitale (*foramen magnum*) la più ampia apertura del neurocranio che mette in comunicazione la cavità cranica con il canale vertebrale (*canalis vertebralis*), permettendo la fuoriuscita del midollo allungato (*medulla oblongata*). Tale apertura a contorno ovale con asse maggiore diretto sagittalmente è delimitata lateralmente dai due condili occipitali (*condyli occipitales*; sing. *condylus occipitalis*) per l'articolazione del cranio con le apofisi della prima vertebra cervicale [C1], l'atlante (*atlas*).

L'occipitale è l'unico osso del cranio ad articolarsi con elementi del post-cranio. Con riferimento al *foramen magnum*, si possono riconoscere nell'osso

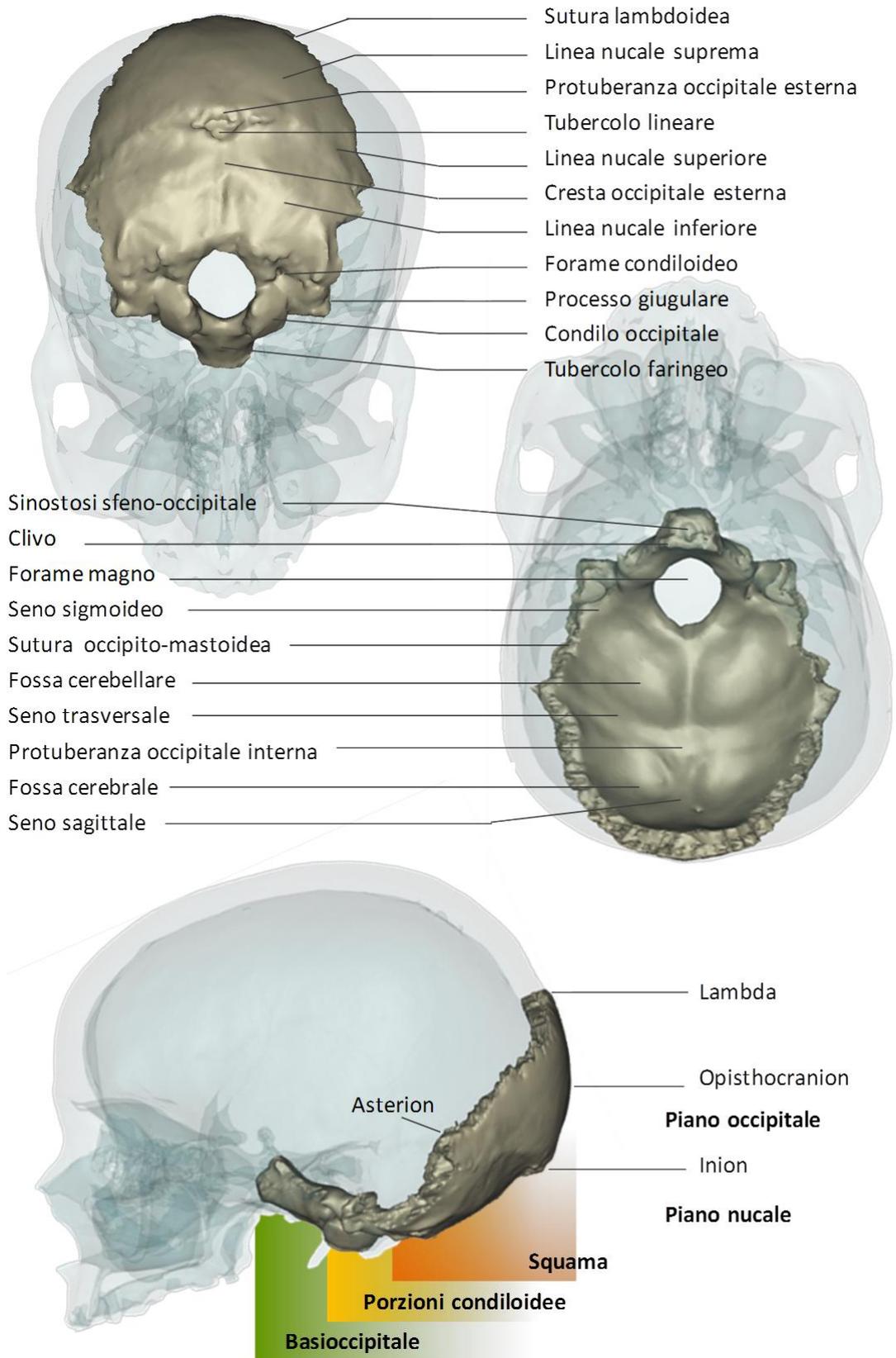
---

<sup>1</sup> Con riferimento alla *Terminologia anatomica: international anatomical terminology* (Federative Committee on Anatomical Terminology, 1998)

occipitale quattro regioni topograficamente distinte: anteriormente al forame si situa la *parte basilare* o *corpo*, lateralmente disposte simmetricamente si collocano le *parti laterali* o *condiloidee* e posteriormente si estende la *squama* divisa in un *piano nucale* che reca le aree di inserzione dei muscoli del collo e un *piano occipitale* superiormente a questo (figg. 1.1 e 1.2).



**Figura 1.1** Morfologia e posizione anatomica dell'osso occipitale nel genere *Homo* (esemplificato dalla specie medio pleistocenica *Homo heidelbergensis*). Sono indicati i principali piani di suddivisione corporea (a) e direzioni e viste di riferimento (b). FH rappresenta il piano di Francoforte (Frankfort Horizontal). Gli esemplari raffigurati si riferiscono modelli tridimensionali da immagini CT-scan di reperti di Swanscombe (a) e Petralona (b).



**Figura 1.2** L'osso occipitale nella specie *Homo sapiens*, posizione anatomica e principali strutture anatomiche. Faccia esocranica (in alto), faccia endocranica (al centro), vista laterale (in basso).

### 1.1.1 PARTE BASILARE (CORPO).

Il corpo dell'occipitale o basioccipitale (*Pars basalis* o *basilaris*), si presenta allungato in direzione antero-posteriore con una sezione uniformemente sub-quadrangolare a partire dalla metà del terzo posteriore.

Procedendo dal forame magno in avanti, il basioccipitale rastrema trasversalmente formando una doccia, il clivo (*clivus*) che si porta obliquamente in continuità con il dorso della sella dell'osso sfenoide (*os sphenoidale*). L'articolazione con l'osso sfenoide avviene in continuità per mezzo di una sottile lamina cartilaginea interposta alla sutura basilare o sincondrosi sfeno-occipitale (*sutura sphenoccipitalis*).

La completa fusione (sinostosi) della sutura basilare si ha al raggiungimento della completa maturità scheletrica dell'individuo e la sinostosi sfeno-occipitale, determina l'arresto dell'accrescimento suturale del neurocranio nel suo complesso. La sequenza di fusione delle sincondrosi del basicranio nella nostra specie, comporta per prima la chiusura della sincondrosi mediosfenoidale, seguita da quella sfeno-etmoide durante la prima adolescenza ed infine a marcare l'inizio dell'età adulta quella sfeno-occipitale (Jeffery & Spoor, 2004). Esiste un'ampia incertezza circa i tempi di saldatura della sincondrosi sfeno-occipitale nella nostra specie, e sebbene molti testi di anatomia riportino un'età compresa tra i 17 e i 25 anni, essa avviene in realtà tra gli 11 e i 17 anni (Scheuer & Black, 2004). I tempi e i modi della saldatura delle suture craniche e della basilare in particolare, comportano notevoli conseguenze in termini di sviluppo e architettura del neurocranio e dell'osso occipitale in particolare tanto che differenze anche marcate nella morfologia cranica tra le diverse specie umane fossili possono essere ricondotte a cambiamenti di carattere eterocronico relativamente ai tassi e ai tempi dello sviluppo ontogenetico del cranio.

Lateralmente, su ciascun lato, il basicranio prende contatto con la porzione petrosa anteriore dell'osso temporale (*os temporale*).

*Superficie endocranica* – La superficie interna, anteriormente al forame magno è interamente occupata da una doccia poco profonda e inclinata verso l'alto il clivo occipitale, che si continua sullo sfenoide a formare il clivo sfeno-occipitale. Il clivo supporta il midollo allungato (bulbo) e la porzione caudale

del ponte di Varolio. Dal margine del forame origina la membrana tectoria (*tenitorium cerebelli*) che separa il cervelletto dai lobi occipitali del cervello. All'articolazione con la piramide del temporale si apre il forame giugulare.

*Superficie esocranica* – Sulla superficie esterna o faccia inferiore della parte basilare, a metà strada tra il margine anteriore del forame magno e la sutura basale, si trova il tubercolo faringeo (*tuberculum pharyngeum*) per l'inserzione del rafe faringeo. Posteriormente al tubercolo si estende una porzione rugosa che dà attacco ai muscoli del collo, lungo del capo (*longus capitis*) e retto anteriore del capo (*rectus capitis anterior*).

*Notazioni filogenetiche* – Nel genere *Homo* e spiccatamente in *Homo sapiens*, il basicranio risulta molto accorciato in proporzioni relative, rispetto a quanto si osserva tra le antropomorfe (Dean & Wood, 1982; Aiello & Dean, 1990). Ciò è da mettere in relazione alla riduzione generalizzata della muscolatura del collo e all'avanzamento del forame magno a seguito dell'adozione della postura bipede ma anche a fattori "progressivi" legati al fenomeno dell'encefalizzazione e alle modalità di accrescimento e sviluppo della base del cranio, differenti nel genere *Homo* all'interno della famiglia Hominidae (Lieberman et al., 2000; Mowbray, 2005). Una lunghezza intermedia del basioccipitale con marcate inserzioni muscolari per il lungo del capo, si rinviene ancora tra le australopitecine (Dean & Wood 1982; Aiello & Dean, 1990) e in particolare negli esemplari di *Australopithecus africanus* Sts 5, Sts 19, Sts 25 e MLD 37/38, così come nell'esemplare KNM-WT 17000 attribuito alla specie *Paranthropus aethiopicus* che si pone alla base della radiazione delle australopitecine robuste. Per le forme di ominini tardo miocenici, Brunet e collaboratori (2002) descrivono in *Sahelanthropus tchadensis* un basioccipitale plesiomorfo con conformazione sub-triangolare differente da quello delle antropomorfe attuali (*Pan*, *Gorilla* e *Pongo*), per essere tronco anteriormente, con una lunghezza di 22,2 mm (Guy et al., 2005), valore che ricade poco al di sopra dell'intervallo di variabilità (20-22 mm) misurato nei successivi ominini (*Australopithecus*, *Paranthropus*, *Homo*) e lontano da quello delle attuali antropomorfe africane (37-26 ± 2 mm). Tale dato deve comunque essere corretto tenendo conto delle dimensioni craniche del reperto (TM 266-01) su cui è stato rilevato. Il basioccipitale di *Ardipithecus* presenta una forma simile a quella di *Sahelanthropus*

(Brunet et al. 2002). I due basioccipitali conservati della specie *Ardipithecus ramidus* (ARA-VP-6/500 e ARA-VP-1/500) di cui solo il secondo relativamente completo, mostrano entrambi una ridotta area di inserzione per i muscoli lungo del capo e retto anteriore rispetto a quanto si osserva nelle antropomorfe attuali (Suwa et al., 2009 SM). La lunghezza del basioccipitale in *Ardipithecus*, stimata in base alla distanza basion-foramen ovale (basi-ovale), ricade nell'intervallo di variabilità dei generi *Australopithecus*, *Paranthropus* e *Homo* (Suwa et al., 2009).

### 1.1.2 PARTI LATERALI (CONDILOIDEE) E FORAME OCCIPITALE

Le parti laterali (sing. *pars lateralis*) dell'occipitale, bordano lateralmente il forame magno e inferiormente sulla superficie esocranica portano i due condili occipitali per l'articolazione con la prima vertebra cervicale. La superficie articolare di ciascun condilo è convessa in direzione trasversale e antero-posteriore. Ciascun condilo si presenta reniforme o ovale con l'asse di massima lunghezza sviluppato in senso antero-mediale così che i due condili risultano tra loro leggermente convergenti anteriormente verso la parte basale dell'occipitale. Posteriormente non si estendono oltre la metà del forame magno. Subito dietro ciascun condilo si sviluppa una leggera depressione, la fossa condiloidea che accoglie il margine posteriore delle faccette articolari superiori dell'atlante quando la testa è completamente estesa. Tale fossetta può a volte risultare perforata dal forame condiloideo posteriore che trasmette una vena emissaria dal seno trasverso. Alla base di ciascun condilo si apre un forame (detto canale dell'ipoglosso o forame condiloideo anteriore) per il passaggio del XII nervo cranico (ipoglosso) e di una branca meningeo dell'arteria faringea ascendente. Tale canale può presentarsi occasionalmente parzialmente o completamente diviso già in fasi precoci della vita intrauterina (Hauser & De Stefano, 1985). La superficie intracranica del canale ipoglosso è saliente a formare il tubercolo giugulare che è incrociato obliquamente da un solco per il passaggio dei nervi cranici IX (glossofaringeo), X (vago) e XI (accessorio).

Lateralmente alla metà posteriore di ogni condilo, si estende il processo giugulare che appare come una lamina ossea quadrangolare posizionata anteriormente con l'incisura giugulare della porzione mastoidea del temporale che

forma la parte posteriore del foro giugulare (o foro lacero posteriore). Il processo giugulare presenta una area ruvida di forma triangolare, che si congiunge alla superficie giugulare dell'osso temporale per mezzo di una lamina cartilaginea, che va incontro a sinostossizzazione entro il venticinquesimo anno di età. La superficie inferiore del processo giugulare è irregolare e dà attacco al muscolo retto laterale della testa (*rectus capitis lateralis*) e al legamento atlanto-occipitale laterale. Sulla superficie superiore del processo giugulare si trova un solco profondo, detto solco sigmoideo, che curva anteromedialmente in continuazione con l'incisura giugulare. Esso ospita la parte terminale del seno trasverso (che prende il nome di seno sigmoideo).

*Foro occipitale*—Detto anche forame magno (*foramen magnum*) mette in comunicazione la cavità cranica con il canale vertebrale. Il foro occipitale è l'apertura in cui il bulbo encefalico si estende nel canale vertebrale a formare il midollo spinale e dà passaggio anche ai nervi accessori e alle arterie vertebrali di entrambi i lati, alle arterie spinale anteriore e posteriore, alla membrana tectoria e ai legamenti alari. Nel genere *Homo*, il foro occipitale ha contorno ovoide, più accentuato in *Homo neanderthalensis*, in relazione alla morfologia del basecranio e allo sviluppo del prognatismo medio-facciale tipico di questa specie, con il diametro maggiore posto in direzione antero-posteriore mentre il diametro minore si restringe anteriormente per la presenza dei condili.

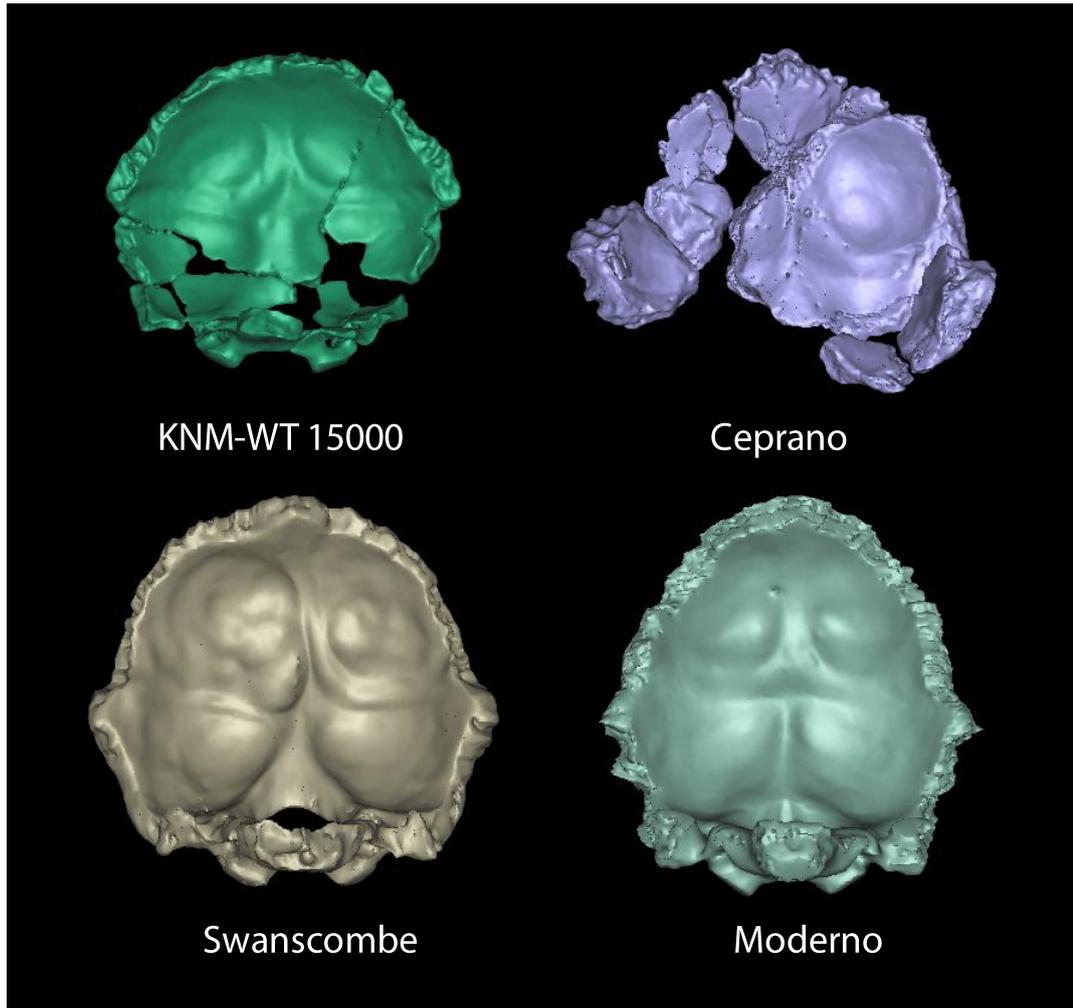
### 1.1.3 SQUAMA DELL' OCCIPITALE

La squama dell'occipitale o porzione squamosa è formata principalmente da un ampio tabulato osseo concavo nella sua faccia interna e convesso esternamente. Inferiormente e anteriormente forma il margine posteriore del foro occipitale al quale sono ancorate le membrane atlanto-occipitali. Lateralmente su entrambi i lati è fuso con le porzioni laterali mentre posteriormente si articola saldamente con la porzione petrosa e mastoidea dei temporali. Posteriormente si sviluppa verso l'alto a partire dall'angolo laterale dei parietali tra i quali, risulta completamente compreso nella parte superiore, articolandosi con questi attraverso la sutura lambdoidea. Questa porzione della squama prende il nome di piano occipitale e presenta un certo grado di angolatura, variabile tra le diverse specie umane fossili, rispetto alla porzione infero-anteriore della squama

che prende il nome di piano nucale (fig. 1.2) e che porta le inserzioni dei muscoli del collo intrinseci ed estrinseci.

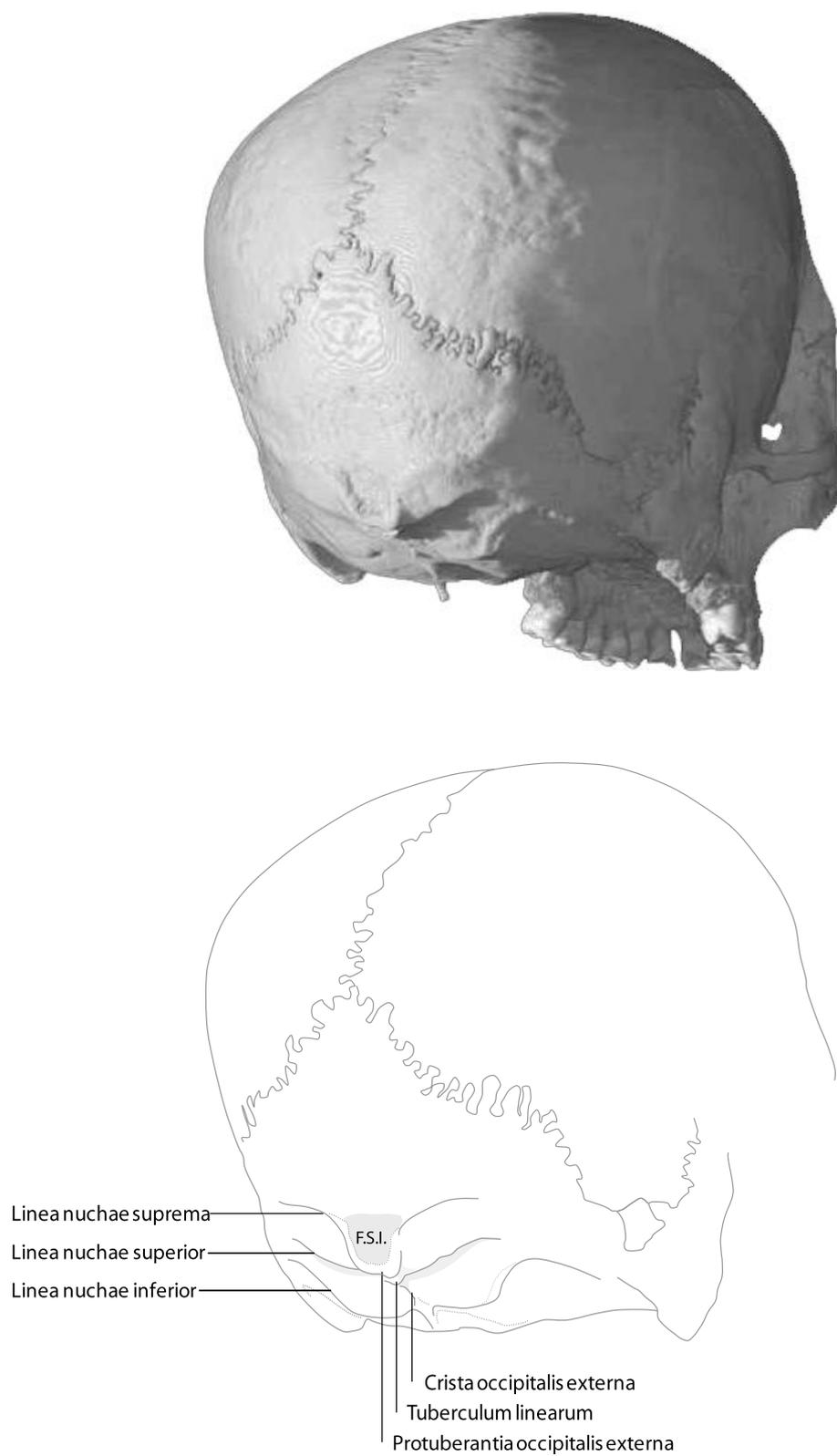
*Superficie endocranica*— Nella superficie interna della squama è possibile osservare un rilievo a forma di croce, l'eminanza crociata, che individua 4 depressioni di cui le 2 superiori sono le fosse cerebrali che accolgono i poli occipitali dell'encefalo e le 2 inferiori sono le fosse cerebellari che ospitano gli emisferi del cervelletto (fig. 1.3). I due bracci di questa croce si incrociano in un rilievo che si trova al centro della squama e che prende il nome di protuberanza occipitale interna. Ciascuna metà del braccio orizzontale è percorsa dal tratto del solco trasverso che accoglie il seno trasverso (venoso) della dura madre. Dalla protuberanza occipitale interna la branca superiore si porta verso l'alto e, da un lato di essa (solitamente il destro) si ha il solco del seno sagittale, che prosegue anteriormente lungo le ossa parietali e frontale. Ai margini di questo solco si attacca la falce cerebrale (*falx cerebri*) che assieme al tentorio cerebellare (*tentorium cerebelli*) costituisce il più importante tensore intracranico. La branca inferiore, invece, è prominente e prende il nome di cresta occipitale interna, che si biforca presso il foro occipitale e dà inserzione alla falce cerebellare. I solchi trasversi si estendono da ciascun lato della protuberanza occipitale interna, portandosi agli angoli laterali dell'osso. Tali solchi ospitano i seni trasversi, e i loro margini prominenti danno attacco al tentorio cerebellare. Il solco trasverso di destra nella nostra specie è solitamente (ma con ampie eccezioni) più ampio di quello sinistro ed è in continuazione con quello del seno sagittale superiore. L'angolo di unione del seno sagittale superiore e dei trasversi è detto confluente dei seni o torcolare di Erofilo, e la sua posizione è indicata da una depressione situata su uno dei due lati della protuberanza occipitale interna.

*Superficie esocranica*—La superficie esterna o esocranica si presenta uniformemente convessa. Al centro si trova la protuberanza occipitale esterna, da essa si diparte inferiormente in posizione sagittale, la cresta occipitale esterna, che non è in corrispondenza con la protuberanza occipitale interna e che dà attacco al legamento nucale e termina all'altezza del forame occipitale, mentre lateralmente si estendono i bracci destro e sinistro della linea nucale superiore (*linea nuchae superior*). La linea nucale superiore dà attacco ai muscoli estrinseci del cranio e divide la faccia esterna della squama in una parte superiore, il



**Figura 1.3** Confronto tra la superficie endocranica della squama di 4 forme umane distinte. In alto a sinistra *H. ergaster*, a destra Ceprano, sotto a sinistra *H. heidelbergensis* a destra *H. sapiens*, reperti in scala.

piano occipitale, che fa parte della volta cranica, e una parte inferiore, il piano nucale, che fa parte della base cranica. Parallelamente e caudalmente alla linea superiore decorre la linea nucale inferiore (*linea nuchae inferior*), che termina in corrispondenza dei tubercoli paracondiloidei. Superiormente alla linea nucale superiore si ha la linea nucale suprema (*linea nuchae suprema*) che decorre interamente sul piano occipitale e segna l'attacco per la *galea capitis* (o aponeurosi epicranica). Nello spazio compreso tra la linea nucale superiore e la suprema in molte specie umane fossili (e.g. *H. erectus*) decorre un rilievo osseo più o meno continuo, il toro occipitale trasverso (*torus occipitalis transversus*), spesso delimitato superiormente da un bordo soproratorale così come da un bordo sotto-



**Figura 1.4** Morfologia schematica della superficie esocranica nella specie *H. sapiens*.

torale inferiormente (Hublin, 1977). Nella porzione più mediale dell'area corrispondente a tale solco in alcune specie umane e tipicamente in *H. neanderthalensis*, si apre anche in assenza di un toro occipitale completamente sviluppato in questa regione, una leggera depressione a forma ovata, la fossa soprainiacca, con il diametro maggiore solitamente disposto trasversalmente.

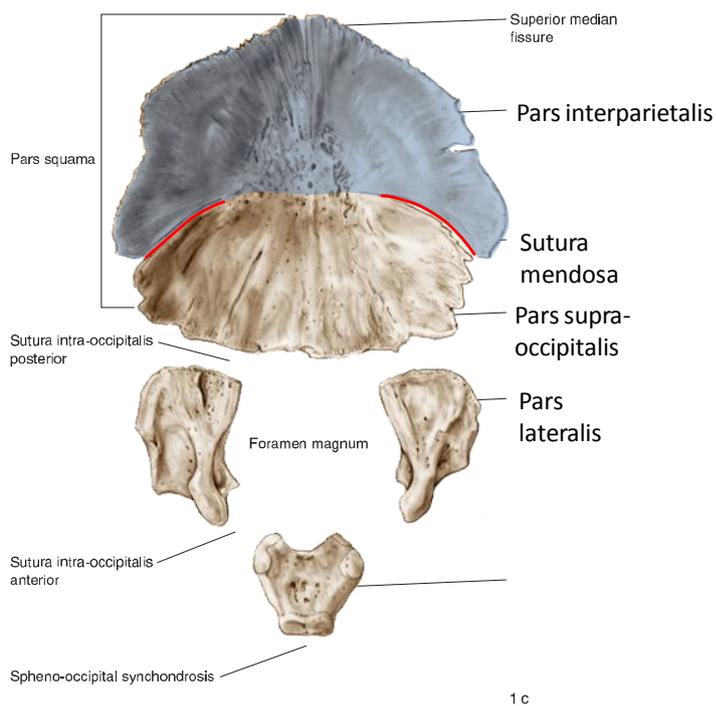
La linea nucale superiore dà origine al muscolo occipitale e al trapezio, ed inserzione allo sternocleidomastoideo e allo splenio del capo. Tra la linea superiore e quella inferiore si inseriscono il muscolo semispinale del capo e l'obliquo superiore del capo, mentre la linea nucale inferiore e l'area al di sotto di essa ricevono le inserzioni del muscolo piccolo retto posteriore del capo e grande retto posteriore del capo. In figura 1.4 sono riportati i rapporti tra le linee nicali e le altre strutture della squama nella specie *H. sapiens*.

## 1.2. Osso occipitale: Embriogenesi e sviluppo

Negli esseri umani come in tutti i mammiferi eccezion fatta per i monotremi, l'occipitale si presenta in età adulta nella forma di un unico osso impari e mediano. Nei pesci cartilaginei e negli agnati l'occipitale non forma un elemento separato, ma persiste come parte del condrocranio per tutta la vita. Nella maggior parte dei vertebrati superiori, il foramen magnum è circondato da un anello di quattro ossa. L'osso basioccipitale è posizionato infero-anteriormente all'apertura, i due esoccipitali si trovano di fianco ad essa da entrambi i lati, e il sopraoccipitale la sovrasta super-posteriormente. In molti pesci ossei e anfibi, il sopraoccipitale non è mai ossificato, e rimane in cartilagine per tutta la vita. Il basioccipitale e gli esoccipitali ricordano il centro e agli archi neurali di una vertebra e si formano in un modo simile nell'embrione. Tale schema "filogenetico" relativo allo sviluppo evolutivo dell'osso occipitale si rinvia anche a livello ontogenetico relativamente alle fasi di sviluppo e accrescimento dell'osso occipitale in età fetale.

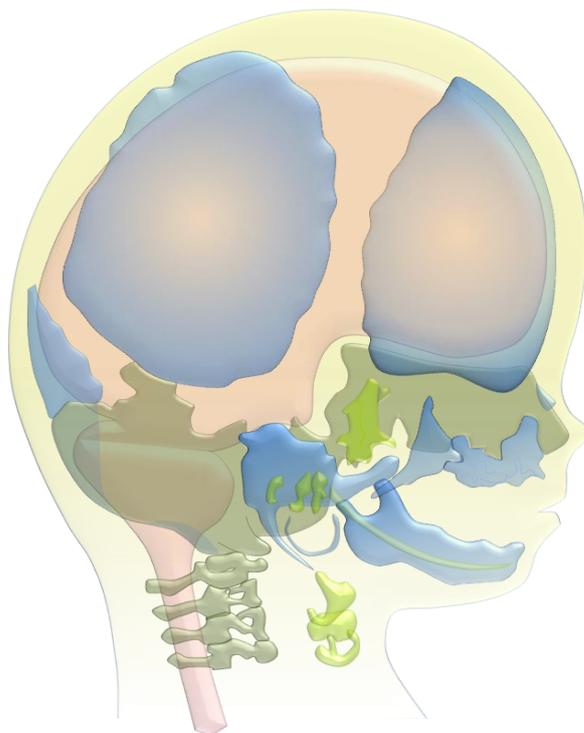
### 1.2.1 ONTOGENESI

Nel corso dello sviluppo fetale diversi centri di ossificazione situati nella porzione posteriore della testa in formazione, si fondono fra loro per



1 c

**Figura 1.5** vista intracranica dell'osso occipitale in età perinatale, ancora diviso nei 4 centri di ossificazione epiù l'elemento membranoso.



**Figura 1.6** Cranio in formazione attorno alla nona settimana, in blu sono indicati gli elementi dermici, in sfumature di verde quelli cartilaginei

dare origine a 4 centri primari cartilaginei di ossificazione, un basioccipitale anteriormente, due esoccipitali lateralmente e un sovraoccipitale posteriormente. Questi si dispongono tra loro nella parte posteriore del condrocranio attorno al tubo neurale a formare i bordi del futuro foro occipitale. Ad essi si unisce un quinto elemento membranoso da cui origina l'osso interparietale (fig. 1.5).

In *Homo sapiens* alla nona settimana di gestazione (fig. 1.6) sono presenti i centri di ossificazione posizionati medialmente al basioccipitale cartilagineo, nelle cartilagini esoccipitali e nel tetto sinotico (per la porzione sovraoccipitale). Alla dodicesima settimana di vita intrauterina il segmento interparietale e quello sovraoccipitale sono fusi lungo la linea mediana, ma rimangono separati lateralmente dalle suture mendosali (Shapiro & Robinson, 1976).

L'ossificazione del segmento sovraoccipitale è più avanzata rispetto a quello interparietale. Alla quattordicesima settimana si nota un'ulteriore unione tra i segmenti interparietale e sovraoccipitale, e le suture mendosali sono ridotte ad una stretta fenditura; l'obliterazione di queste avviene alla fine del secondo anno di vita. L'ossificazione della regione condilare avviene ventralmente tramite l'estensione laterale del processo di ossificazione del basillare e dorsalmente dai centri di ossificazione esoccipitali. Alla nascita il basioccipitale e gli esoccipitali sono separati su entrambi i lati da una sincondrosi prominente (l'obliterazione avviene nei primi 2-4 anni di età). Anche gli esoccipitali sono separati dal segmento sopraoccipitale da una sincondrosi (che ossifica a 2-4 anni di età). Ne è presente una anche tra basioccipitale e sfenoide. L'obliterazione di questa inizia verso i 12-13 anni nelle femmine e 14-15 nei maschi. La completa chiusura avviene circa all'età di 16-17 anni di età (Shapiro & Robinson, 1976) vedi § 1.1.1 per dettagli.

Il processo di formazione di una struttura ossea è un fenomeno continuo; un costante rimodellamento è presente sulle superfici interne ed esterne, dovuto a fattori genetici e ambientali. La crescita ossea in accordo con Moss e Young (1960) dipende in gran parte dal tessuto circostante definito "matrice funzionale" (Enlow, 1990). Questa comprende i tessuti adiacenti che possono applicare dei vincoli o induzioni sull'ontogenesi ossea (osteogenesi). L'osso di per sé non regola il tasso e la direzione della sua crescita; piuttosto il determinante reale del processo di accrescimento risiede negli stimoli prove-

nienti dalla matrice funzionale di tessuti molli che lo circonda. Ovviamente, osso e cartilagine sono coinvolti nella funzionalità della matrice, fornendo informazioni a feedback ai tessuti molli, che in questo modo inibiscono o accelerano il tasso di crescita ossea, così da consentire il raggiungimento di un equilibrio funzionale e strutturale dei vari tessuti coinvolti nell'accrescimento. Riprendendo una prima intuizione di van der Klaauw (1946; 1952), che vedeva il cranio come un'unità formata da un certo numero di componenti funzionali associate a specifiche parti molli, la teoria di Moss e Young afferma che il cranio si forma e matura come parte di un complesso funzionale formato da tessuti molli (e.g. encefalo, muscoli, meningi) e spazi funzionali (e.g. cavità nasale e faringea) in cui le unità scheletriche sono immerse e con il quale interagiscono. Nello specifico le porzioni della matrice che hanno un effetto diretto sullo sviluppo del cranio sono la capsula cerebrale, la base del cranio e le meningi.

L'espansione della massa neurale determina la forza dei vettori di crescita del neurocranio, mentre la direzione degli stessi vettori è determinata soprattutto dall'orientamento delle fibre della dura madre e dal loro rapporto con la base del cranio. Questa può essere considerata come il pavimento su cui si realizza la crescita dell'encefalo, che funziona come una sorta di piano direzionale dei vettori di crescita encefalici (e.g. Lieberman *et al.*, 2000a). Questa importante funzione strutturale spiega l'alto livello di "conservazione" nei Mammiferi dei processi di sviluppo della base, rispetto ad altre regioni del cranio (Olson, 1981; Lieberman *et al.* 2000a; Skelton and McHenry, 1992; Strait *et al.*, 1997; Strait, 1998; McCarthy, 2001) e anche il fatto che il suo sviluppo sia meno soggetto a influenze epigenetiche di quanto lo sia quello del neurocranio (Weidenreich, 1941; Hall, 1978; Babineau e Kronman, 1969; David *et al.*, 1990; Jacobsen, 1993; Thorogood, 1993; Kohn *et al.*, 1995).

I principali determinanti "epigenetici", dovuti cioè all'interazione tra l'espressione genica e il contesto ambientale e microambientale in cui avvengono i fenomeni accrescitivi, che sono coinvolti nello sviluppo e rimodellamento dell'osso occipitale sono: i) i muscoli nucali che "premono" sulla superficie esocranica, ii) la forza di pressione molto bassa (quasi statica) ma costante, generata dall'encefalo in crescita sulla superficie interna, iii) l'attività tensoria delle strutture connettivali, *falx cerebri* e *tentorium cerebelli*.

Il processo di ossificazione si divide in intramembranoso e endocondrale. Nell'ossificazione intramembranosa si ha il passaggio diretto dal tessuto mesenchimale a quello osseo e inizia con la deposizione di piccole spicole ossee da parte delle cellule mesenchimali. In seguito le cellule mesenchimali si differenziano in osteoblasti. Queste cellule secernono una matrice osteoide che in seguito calcificherà a causa della deposizione dei sali di calcio. Gli osteoblasti intrappolati in questa matrice si differenzieranno in osteociti, tuttavia alcune cellule persistono allo stadio osteoblastico accolti in alcune trabecole opportunamente modificate.

L'ossificazione endocondrale prevede invece una fase intermedia con la formazione di un abbozzo cartilagineo e successiva sostituzione della cartilagine con osso. A seguito dell'addensamento del tessuto mesenchimale vengono a formarsi numerosi centri condrogenici in cui le cellule mesenchimali si differenziano in condroblasti. I condroblasti si differenziano in condrociti che aumentando di dimensioni riassorbono la cartilagine circostante, mantenendo solo sottili trabecole. Infine i condrociti degenerano lasciando libere delle lacune che saranno invase dalle cellule osteoprogenitrici ed emopoietiche.

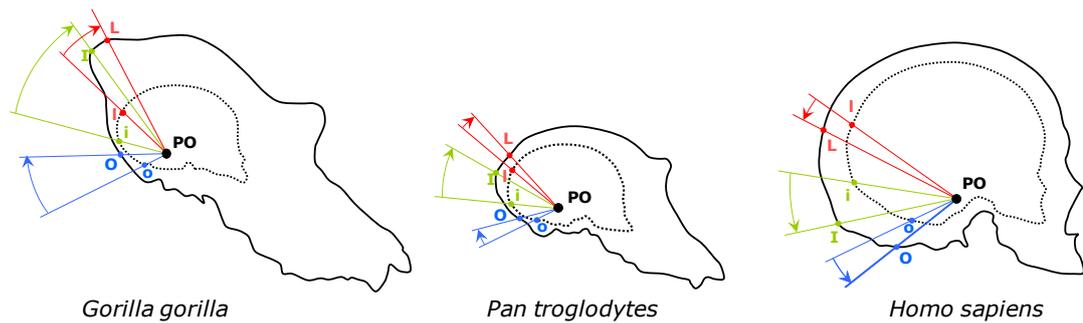
La crescita dell'occipitale coinvolge tre diversi processi, permettendo l'espansione ossea in direzione antero-posteriore, medio-laterale e supero-inferiore: la deposizione per apposizione, l'espansione suturale e la deriva corticale. La deposizione per apposizione avviene tramite l'aggiunta di matrice extracellulare sulla cartilagine più esterna in concomitanza con la proliferazione dei condroblasti del pericondrio; l'ossificazione per espansione suturale sfrutta la proliferazione del tessuto connettivale interposto tra le due ossa, aumentando lo spazio disponibile per l'accrescimento; nella deriva corticale deposizione e riassorbimento rimodellano la superficie ossea. Il rimodellamento osseo è svolto fisiologicamente da cellule osteoblastiche per la deposizione e osteoclastiche per il riassorbimento. L'attività osteoclastica comporta un riassorbimento osseo, a causa dell'inserimento di piccole cavità e fratture, l'attività osteoblastica implica una deposizione di idrossiapatite calcica nelle inclusioni della matrice ossea. Durante la vita adulta nel normale ciclo di deposizione-riassorbimento non si ha uno sbilanciamento dei due processi nel normale turnover delle macromolecole; è nel periodo pre-adulto (con dei pic-

chi nell'infanzia e nell'adolescenza) o in seguito a cambiamenti del microambiente (patologie o fratture) che l'equilibrio può essere spostato determinando un cambiamento morfologico; la crescita differenziale della struttura richiede un controllo e un'espressione differenziale dei campi di crescita dell'osso, questi sono localizzati sul lato interno ed esterno dell'occipitale. I campi di crescita sono disposti a contatto con i tessuti vicini, in modo tale da "rispondere" opportunamente agli stimoli ambientali. Affinché ci sia un aumento di dimensioni, tramite la deriva corticale, gli osteoblasti devono depositare continuamente matrice organica su di un lato; in seguito si formeranno nuove fibre e matrice non ancora mineralizzata, mentre gli osteoclasti riassorbono i minerali ossei dal lato opposto. La crescita del basicranio sia embrionale sia post-natale non è isometrica. Nel periodo fetale il basicranio si accresce con allometria positiva anteriormente, tuttavia sono presenti delle differenze tra *H. sapiens* e gli altri Primati (Duterloo & Enlow, 1970; Mowbray, 2005).

Nell'uomo anatomicamente moderno la crescita antero-posteriore del basioccipitale è minore rispetto alle porzioni esoccipitali e a quella squamosa, mentre negli altri primati la crescita del basioccipitale è maggiore in relazione alle altre porzioni. La diversa "polarità" di crescita delle varie regioni nell'osso occipitale influisce sull'inclinazione del piano nucale: in *H. sapiens* durante lo sviluppo il piano nucale ruota antero-inferiormente (fig. 1.7), laddove negli altri primati (*G. gorilla* e *P. troglodytes*) tende a ruotare verso l'alto (Lieberman et al., 2000a). Secondo Duterloo e Enlow (1970) l'inclinazione del piano nucale è determinata dalle attività dei campi di crescita sulle superfici interna ed esterna del piano stesso; in *H. sapiens* è presente un'attività di deposizione sulla superficie esterna e di riassorbimento sulla superficie endocranica, mentre il contrario avviene in *Pan troglodytes* (Duterloo & Enlow, 1970).

Le differenze nella deposizione e riassorbimento della matrice ossea decidono l'inclinazione del piano nucale e influenzano la posizione del forame magno, posto centralmente al basicranio nei neonati di *H. sapiens* e posteriormente in quasi tutti gli altri primati (*Tarsius* e *Saimiri* fanno eccezione) (Zuckerman, 1954; Lieberman et al., 2000a).

Dopo la nascita l'allungamento dell'osso occipitale verte su due processi: la deposizione ossea lungo la sincondrosi sfeno-occipitale e per deriva



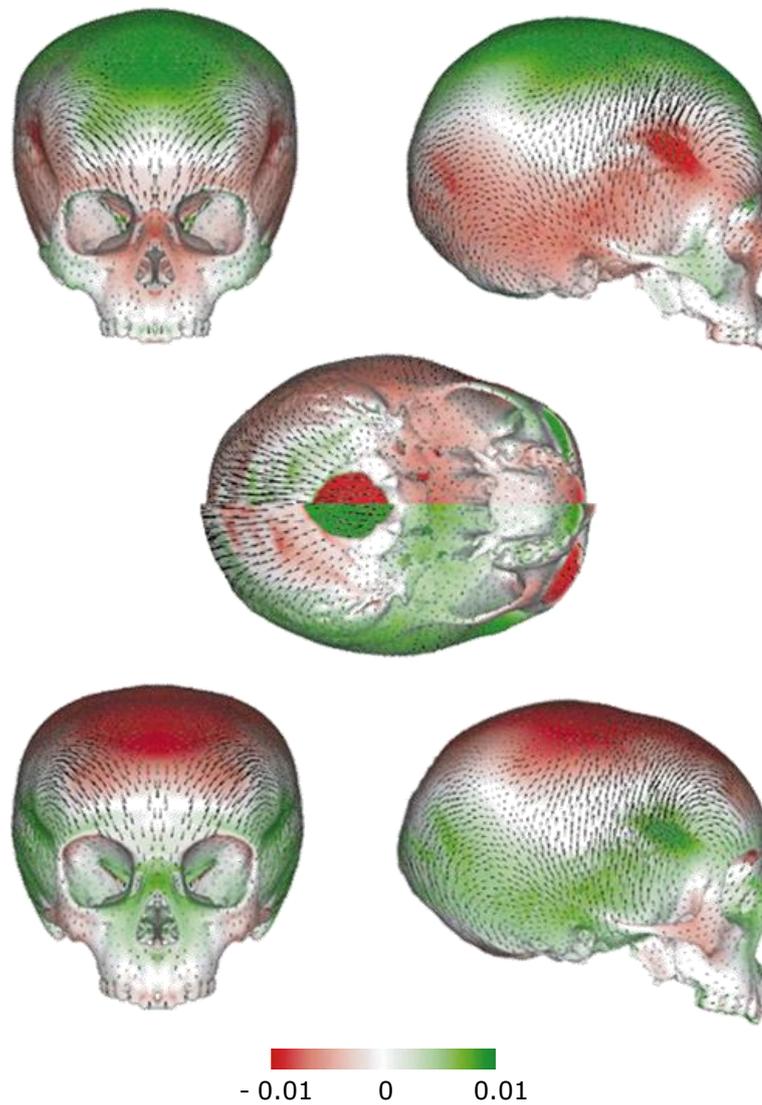
**Figura 1.7** Rotazione del piano nucale in *Homo sapiens*, *Gorilla gorilla* e *Pan troglodytes*. Linea continua cranio adulto, linea tratteggiata cranio infantile, L = lambda; I = inion; O = opisthion; PO = porion. (da Mowbray, 2005 ridisegnato)

corticale nella regione posteriore del forame magno; il basioccipitale raddoppia di lunghezza dalla nascita all'adolescenza in tutti i primati, ma in *H. sapiens* la minore attività di crescita nella fossa cranica posteriore incide sulla conservazione della posizione centrale del forame magno all'interno del basicranio (Lieberman et al., 2000a).

Dal confronto della posizione di diversi punti craniometrici in individui neonati e adulti in *H. sapiens*, *P. troglodytes* e *G. gorilla* (fig. 1.7) si può evidenziare una differente espressione dei campi di crescita degli umani moderni rispetto le antropomorfe. Ipotizzando un accrescimento di tipo isometrico, emerge come in *G. gorilla* e in *P. troglodytes*, passando dalle fasi infantili a quelle adulte, inion, lambda e opisthion vengono traslati postero-superiormente, mentre in *H. sapiens* i tre punti sono traslati antero-inferiormente. L'effetto finale è la rotazione del piano nucale in direzione antero-inferiore in *H. sapiens* e postero-superiormente nelle antropomorfe (Mowbray, 2005).

Utilizzando dei calchi endocranici realizzati con resina epossidica della porzione basicraniale e analizzandoli tramite microscopia elettronica, Mowbray (2005) ha esaminato l'attività dei campi di crescita nelle tre diverse specie. L'analisi del calco permette di differenziare l'attività osteogenica sulla superficie dell'occipitale in osteoblastica, quiescente e osteoclastica. In *H. sapiens* durante l'infanzia si registra una forte attività osteoblastica sul piano occipitale e sulla metà superiore del piano nucale. Mentre una piccola area di riassorbimento si osserva inferiormente e superiormente alla sutura mendo-

sale. Internamente, sul piano nucale nella porzione inferiore e superiore è presente una diffusa componente quiescente che sarà coinvolta nel rimodellamento potendo intraprendere sia un processo osteoclastico sia osteoblastico. La porzione interna a contatto con il lobo occipitale è riassorbitiva, mentre il suo perimetro ha attività deposizionale. Inferiormente alla sutura mendosale è presente un'area di riassorbimento quiescente e superiormente un'area di deposizione quiescente. Individui sub-adulti (saldatura dei centri ossei) di *H. sapiens* presentano un'area di riassorbimento su tutta la fossa cerebellare e inferiormente al seno trasverso. Un'azione deposizionale è messa in evidenza sulla superficie esterna e solo piccole aree di quiescenza e di assorbimento a livello della porzione inferiore del piano nucale. Sul piano occipitale è presente un'azione di deposizione. A differenza, in *P. troglodytes* in età neonatale si evidenzia la presenza sulla superficie esterna di osso in formazione sul piano occipitale e sulla parte superiore del piano nucale. Piccole aree di riassorbimento sono presenti superiormente e inferiormente alla sutura mendosale. Sulla superficie interna è evidenziata un'attività prevalentemente di deposizione, nell'area superiore e inferiore alla sutura mendosale è presente una componente quiescente e riassorbitiva. Infine nell'area inferiore alla fossa cerebellare appare un'attività di riassorbimento. In *P. troglodytes* si ha in età infantile un'attività di deposizione sulla fossa cerebellare, mentre intorno al forame magno un processo di riassorbimento. Sulla faccia interna del basioccipitale è evidenziata sia un'area di deposizione che di quiescenza. La fossa occipitale sembra avere un'attività quiescente di deposizione, mentre piccole aree sulla porzione inferiore del piano nucale e sul basioccipitale hanno proprietà quiescenti di assorbimento. Dal confronto delle impronte dell'osso occipitale in *H. sapiens* e *P. troglodytes* quindi, le tesi di Duterloo e Enlow (1970) relativamente al primo periodo di vita vengono smentite, mentre risultano mantenere la loro validità nel periodo successivo all'eruzione dei primi denti permanenti. In pratica si ha che è presente una crescita molto simile nei primi anni di vita nella regione posteriore del cranio in *H. sapiens* e in *P. troglodytes*, mentre dalla fase pre-adulta in poi emergono delle forti disuguaglianze nella formazione e rimodellamento osseo. *H. sapiens* conserva infatti anche nello stadio adulto i pattern di deposizione e riassorbimento osseo infantili, sulle superfici sia interne che esterne.



**Figura 1.8** Differenze nelle modalità di accrescimento cranico tra *H. sapiens* (in alto) e *H. neanderthalensis* (in basso). Sono indicate in falsi colori le direttrici e l'intensità del cambiamento registrato perpendicolarmente alla superficie, rispettivamente verso l'esterno (in verde) e verso l'interno (in rosso). Le frecce indicano i vettori di cambiamento tangenziali alle superfici (da Ponce de Leon & Zollikofer, 2001).

Da un punto di vista filogenetico tale disposizione pedomorfica dei campi di accrescimento osseo nell'occipitale e nella regione posteriore del cranio può avere un importante significato in termini di sviluppo della particolare morfologia globularizzata (sub-sferica) del neurocranio tipica della nostra specie. In una analisi comparativa condotta Ponce de Leon & Zollikofer (2001) da tra le traiettorie ontogenetiche e i cambiamenti nella morfologia cranica nel

passaggio dalla fase infantile a quella adulta, tra *H. sapiens* e *H. neanderthalensis*, è emerso come le differenze che si riscontrano tra queste due specie emergano molto precocemente durante l'ontogenesi (possibilmente già in fasi prenatali per poi mantenersi durante lo sviluppo) e siano in gran parte riconducibili a modificazioni eterocroniche dei pattern di accrescimento e sviluppo, con i neandertaliani più peramorfici (ipermorfotici) rispetto agli *H. sapiens* tendenzialmente pedomorfici (neotenici). In particolare le due specie presentano modalità di accrescimento e riassorbimento dei rispettivi campi di accrescimento che risultano tra di loro reciprocamente invertite (fig. 1.8), così da lasciar supporre che mutazioni genetiche di portata limitata ma relative a geni regolatori dello sviluppo e della distribuzione dell'attività osteoblastica e osteoclastica in particolare durante le fasi infantili (e in accordo con le osservazioni di Mowbray, 2005 circa il mantenimento di modalità di accrescimento tipiche dell'infanzia anche in età adulta), possano aver giocato un ruolo fondamentale nell'impostazione della globularità cranica di *H. sapiens*. Più in particolare, Ponce de Leon & Zollikofer (2001) fanno notare come una pronunciata flessione del basi cranio raggiunta nella nostra specie prima dei 2 anni di età, comporti il posizionamento dei volumi facciali al di sotto dell'area del neurocranio che insiste sulla fossa cranica anteriore e che, il mantenimento nei Neanderthal di una base cranica poco flessa oltre quell'età risulti di contro determinante per l'impostarsi della particolare morfologia cranio-facciale (dolicocefalia + accentuato prognatismo medio facciale) di questa specie.

---

## *Caratteri non-metrici del cranio umano*

### Ipostosi e iperostosi

#### 2.1. *Caratteri non-metrici*

2.1.1 *I CARATTERI NON-METRICI E IL CONTINUUM IPOSTOSI-IPEROSTOSI* – I caratteri *non-metrici* del cranio (Berry, 1968, 1969) anche detti *discreti* (Rightmire, 1972, 1976; Rosing, 1984), *discontinui* (Ossenberg, 1970) o *epigenetici*<sup>2</sup>, sono tra gli indicatori scheletrici più utilizzati negli studi di biologia delle popolazioni umane (Berry & Berry, 1967; Corruccini, 1974, 1976; Ossenberg, 1976; Trinkaus, 1978; Berry, 1979; Cosseddu et al., 1979; Milne et al., 1983; Vienna & Manzi, 1987; Hauser & De Stefano, 1989; Ishida & Dodo, 1993; Hanihara, T. & H. Ishida, 2001a, 2001b, 2001c, 2001d; Hallgrímsson et al., 2005; Saunders & Rayner, 2007; Ricci et al. 2009), con applicazioni estese anche alla biologia animale e

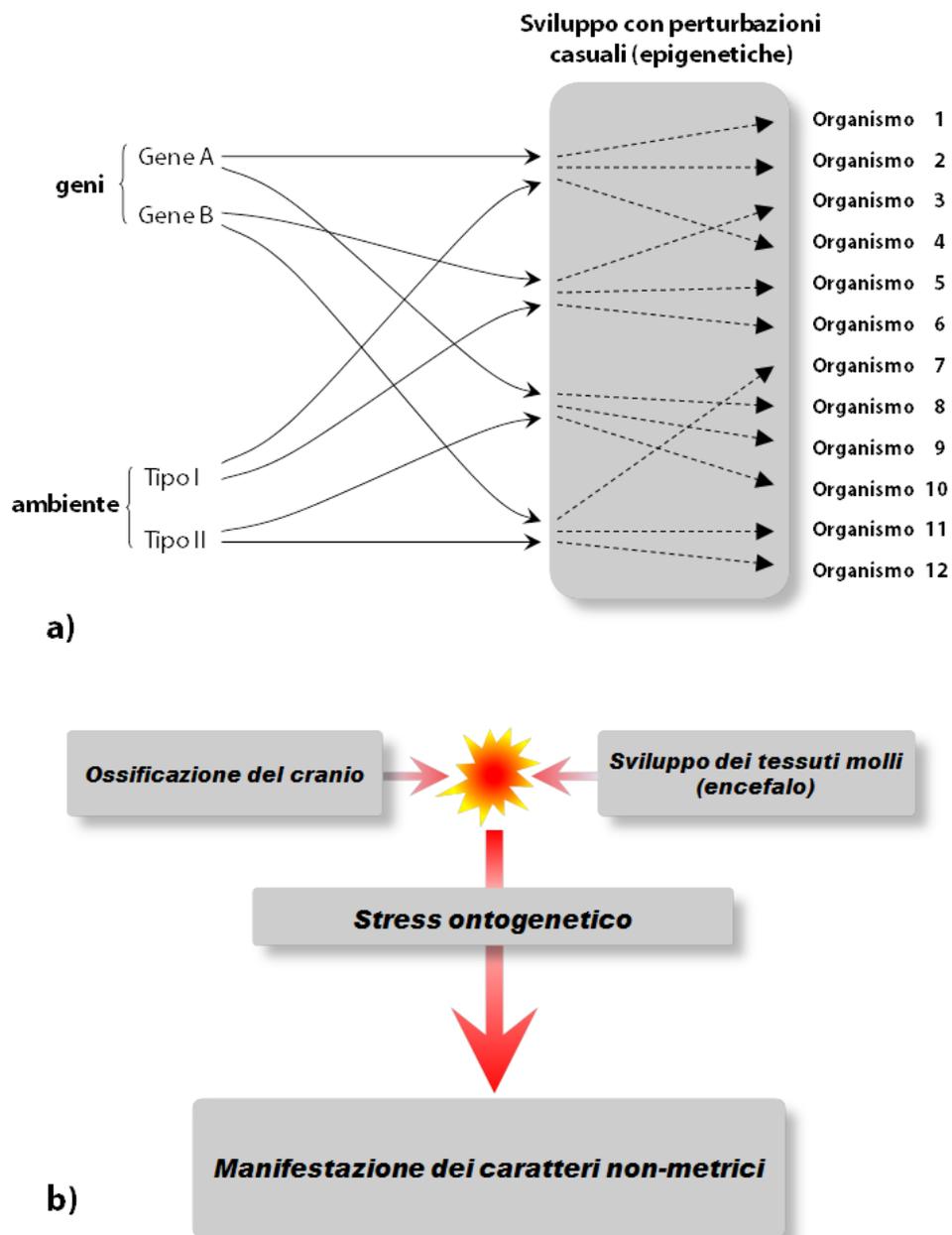
---

<sup>2</sup> L'aggettivo epigenetico (derivato dal sostantivo *epigenesi* dal greco επί- sopra, oltre e γένεσις origine) ha assunto nel corso degli anni significati differenti e a volte non pienamente concordanti nel contesto delle diverse discipline biologiche (genetica, biologia dello sviluppo, anatomia comparata, morfologia funzionale, antropologia) in cui è stato utilizzato (Haig, 2004). Per evitare possibili confusioni è bene chiarire che qui, il termine epigenetico viene utilizzato sostanzialmente nel significato originariamente attribuitogli da Waddington (1939, 1942, 1956, 1968) per indicare il risultato delle interazioni tra i geni e i loro prodotti nel dare origine al fenotipo. Waddington, quindi, con il termine epigenesi (agg. epigenetico) voleva sottolineare la necessità di considerare l'interazione tra i segnali "estrinseci" che provengono dall'ambiente e quelli "intrinseci" del genotipo durante lo sviluppo dell'organismo (Ricci, 2007). Negli anni '60 del secolo scorso Berry & Searle (1963) applicarono il termine epigenetico allo studio della variabilità nello sviluppo scheletrico per spiegare in chiave ontogenetica l'origine delle discontinuità osservate nello scheletro quali appunto caratteri discreti, discontinui o comunque non misurabili (Haig, 2004). Tale interpretazione fu quindi estesa allo studio della variabilità cranica da Berry & Berry (1967). In sintesi, quella qui considerata è una prospettiva interamente ontogenetica e morfogenetica, in cui in accordo con la definizione data da Herring (1983: 472), epigenetico si riferisce alla "entire series of interactions among cells and cell products which leads to morphogenesis and differentiation" con particolare attenzione verso gli agenti estrinseci quali forze bio-meccaniche che possono agire e di fatto agiscono nel corso dello sviluppo ontogenetico, sul grado di espressione di caratteri fenotipici (scheletrici) del cranio.

dei primati non umani (Cheverud et al., 1979; Cheverud & Buikstra, 1981a, 1981b, 1982; Richtsmeier et al., 1984).

In base all'interpretazione tradizionale – modello genetico classico “a soglia” – i caratteri non-metrici sarebbero determinati dall'azione di un certo numero di geni che agiscono in modo additivo (Falconer, 1965) e la cui espressione viene influenzata dalla presenza di soglie di sviluppo; vengono pertanto anche chiamati caratteri “a soglia” (*threshold characters*). Studi condotti sulla deformazione artificiale del cranio (Moss, 1958; Osseberg, 1970; Pucciarelli, 1974; El-Najjar & Dawson, 1977; Anton et al., 1992; Cheverud et al., 1992; Kohn et al., 1993; Konigsberg et al., 1993; White, 1996; O'Loughlin, 2004, Del Papa & Perez, 2007; Sanchez-Lara et al., 2007; Ricci et al., 2008) e su anomalie dei processi di sviluppo encefalico e del processo di ossificazione (e.g. le craniosinostosi sindromiche, in particolare le sindromi di Apert e di Crouzon) (Cohen, 1997; Wilkie, 1997; Elmsie & Reardon, 1998; Nuckolls et al., 1999; Sperber, 1999; Cohen & McLean, 2000; Warren et al., 2001; Wilkie & Morriss-Kay, 2001; Morriss-Kay & Wilkie, 2005; Rice, 2005; Gracia et al., 2009, 2010) hanno dimostrato che diversi tipi e intensità di stress meccanico applicati al cranio in fase di accrescimento possono influenzare la formazione e l'incidenza di almeno alcuni caratteri non-metrici. In questa prospettiva, i tratti non-metrici del cranio sarebbero da interpretare come il risultato non-patologico (epigenetico) di un contrasto tra forze applicate alle varie regioni del cranio nel corso di fasi critiche e perlopiù precoci (età perinatale) dell'accrescimento e sviluppo e comunque prima della loro completa ossificazione: un fenomeno che, sulla scia delle interpretazioni fornite da autori precedenti (e.g. Sergi, 1934; Osseberg, 1970; Trinkaus & LeMay, 1982; Hauser et al., 1991), è stato definito da Manzi e colleghi (1996), “stress ontogenetico” (Manzi & Vienna, 1997; Manzi et al. 2000, Manzi, 2003). Con tale espressione si vuole sottolineare la possibilità che i caratteri non-metrici possano essere utilizzati come indicatori del livello di “disturbo” associato a particolari modalità (non patologiche) di accrescimento e sviluppo delle differenti porzioni ossee e alle interazioni fra di esse e la *matrice funzionale* (Moss & Young, 1960) di accrescimento. L'analisi funzionale del cranio (*sensu* Moss & Young, 1960; Enlow, 1990) supporta tale interpretazione (Moss, 1997), individuando un

simile contrasto fondamentale tra la crescita e lo sviluppo dei tessuti molli (in particolar modo l'encefalo) e il processo di ossificazione del cranio (Cheverud et al., 1979; Manzi, 2003; Ricci et al. 2009) (fig. 2.1). Pertanto, alla luce di tali considerazioni, i caratteri non-metrici possono meglio essere interpretati come indicatori (*markers*) di "dynamic responses to general and local perturbations of the morphogenetic pattern" (Manzi, 2003: 60) particolarmente quando esaminati in termini di Ipostosi vs. Iperostosi (Manzi & Vienna, 1997).



**Figura 2.1** Modelli semplificati di interazioni epigenetiche nello sviluppo ontogenetico a livello a) degli organismi e b) dei singoli caratteri non-metrici (rispettivamente da Lewontin, 1998 e Ricci, 2007).

I termini ipostosi (dal greco ὑπό- sotto, minore e οστέωσης ossificazione) e iperostosi (ὑπέρ- ulteriore, eccessivo e οστέωσης ossificazione) furono introdotti con riferimento all'eziologia dei caratteri non-metrici da Ossenberg (1970). Questo autore, riprendendo un'intuizione di Hess (1946), ha formalizzato la distinzione dei caratteri non-metrici in due categorie basate su "opposte" modalità di ossificazione. In un tale contesto, l'ipostosi è definita in termini di insufficienza nel processo di sviluppo osseo, arresto della morfogenesi e ritenzione di caratteristiche infantili (pedomorfiche). Esempi di caratteri ipostotici sono la persistenza (non obliterazione) di suture craniche, la presenza di ossicini sovranumerari lungo le suture e in corrispondenza delle aree fontanellari. L'iperostosi, al contrario, è un eccesso di ossificazione *non* patologico. Esempi di caratteri iperostotici sono tubercoli, spine, rilievi ossei (Manzi et al., 1996).

Occorre subito precisare quindi, che le condizioni di ipostosi e iperostosi non si riferiscono in questo contesto ad alcuna patologia sindromica specifica quale può essere ad esempio l'iperostosi frontale (*Hyperostosis frontalis interna*) o l'iperostosi porotica (*Hyperostosis porotica*) con le relative sintomatologie associate (e.g. ispessimento del tavolato osseo interno, *cribra orbitalia*). Queste infatti, sono condizioni patologiche che si manifestano generalmente dopo la nascita dell'individuo per cause specifiche ed eterogenee ma principalmente legate a stress metabolici e.g. disfunzioni ghiandolari (fattori ormonali), stress nutrizionali (anemia e/o inedia) (Moore, 1955; Perou, 1964; Stuart-Macadam, 1992; Anton, 1997; Hershkovitz et al., 1999; Salvadei et al., 2001; She & Szakacs, 2004; Oxenham & Cavill, 2010) e che non hanno a che fare con la genesi dei caratteri non-metrici qui considerati.

In quanto manifestazione epigenetica di un eccesso o di un difetto di ossificazione, l'espressione e l'incidenza dei caratteri non-metrici sia iperostotici che ipostotici è correlata ad altri fattori di variazione morfologica intra- e interspecifica che intervengono nel corso dello sviluppo ontogenetico (ed anche evolutivo) quali l'allometria, il dimorfismo sessuale, l'eterocronia, l'asimmetria fluttuante e l'associazione dei caratteri.

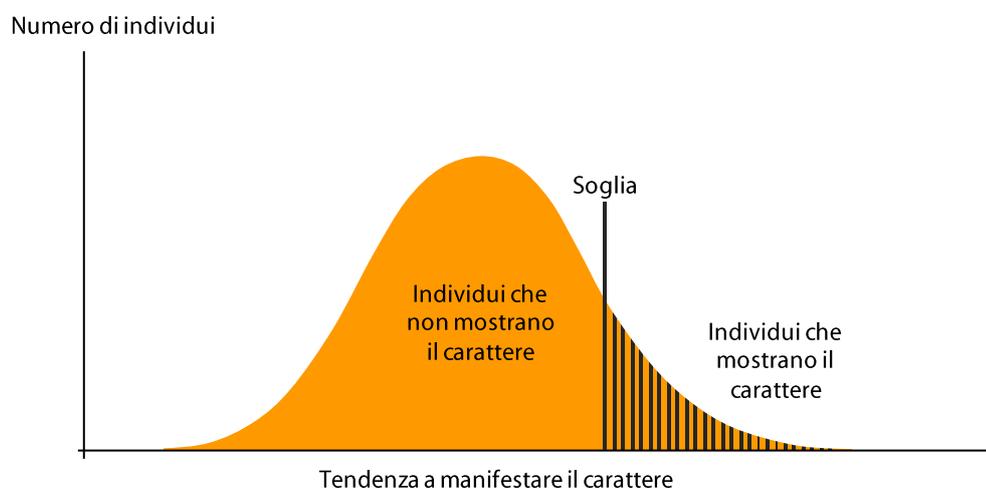
*Allometria*—La correlazione con variazioni nelle dimensioni del cranio nel grado di espressione dei caratteri non-metrici è stata indagata da vari autori (e.g. Corruccini, 1974, 1976; Cheverud et al., 1979; Sjøvold, 1984). Esisto-

no evidenze di una correlazione tra incidenza ed espressione di molti caratteri non-metrici e variazioni nella taglia del cranio (Osseberg, 1969; Korey, 1980; Corruccini, 1976; Saunders, 1978). Questo in relazione sia a fenomeni di *allometria statica*, che attiene a differenze tra individui di una stessa popolazione, a differenti gradi di sviluppo ontogenetico (Cheverud, 1982; Klingenberg & Zimmermann, 1992) (*individual allomorphy* in Gould, 1966) che di *allometria ontogenetica*, che invece riguarda la covariazione tra taglia ed espressioni morfologiche all'interno di una stessa traiettoria ontogenetica. Tali evidenze sono però ritenute deboli da Hauser & De Stefano (1989) e addirittura statisticamente non significative da altri autori (Barry, 1975; Perizonius, 1979; Brasili-Gualandi & Gualdi-Russo, 1989). Per quanto riguarda l'*allometria evolutiva* (*interspecific allometry* in Gould, 1966), studi sulla distribuzione dei caratteri non-metrici in diverse specie umane pleistoceniche, in particolare *Homo neanderthalensis* (Manzi, 1991, 2003) e *Homo heidelbergensis* (Manzi et al., 2000) hanno evidenziato una relazione tra espressione di caratteri non-metrici e grado di encefalizzazione dei reperti considerati e quindi con variazioni della taglia encefalica che si riflettono sia sulle dimensioni che – secondo pattern specie-specifici – soprattutto sulla “forma” (rapporti dimensionali e geometrici tra le diverse componenti) del cranio. Tali dati sono indirettamente confermati da un'estesa analisi eseguita da Ricci (2007) su un campione che include oltre agli umani moderni anche diverse specie umane del Pleistocene e che (con alcune modifiche) è oggetto di studio anche della presente tesi.

Più difficoltoso è stabilire se i fattori allometrici abbiano una qualche influenza sull'espressione di caratteri iperostotici rispetto a quelli ipostotici. Infatti, mentre alcuni autori hanno registrato un aumento di caratteri iperostotici con il procedere dello sviluppo ontogenetico e l'aumento delle dimensioni craniche (e una simmetrica diminuzione nella frequenza di tratti ipostotici), le indicazioni provenienti dalla sintomatologia di sindromi patologiche associate all'espressione di caratteri non-metrici, tendono invece ad indicare un aumento nell'incidenza di caratteri ipostotici con l'aumento (patologico) dei volumi cranici e della pressione intracranica in individui neonatali affetti ad esempio da idrocefalia. Così, al contrario, varie sindromi che portano a microcefalia o a difetti di crescita in varie porzioni cerebrali, sono associate ad una maggiore

incidenza ed espressione di caratteri iperostotici (Manzi, 2003). Apparentemente, un simile pattern di distribuzione di ipostosi vs iperostosi si riscontra anche nel record fossile in cui i reperti neandertaliani caratterizzati da grandi volumi cerebrali (e quindi grandi dimensioni craniche in media) presentano alti livelli di ipostosi rispetto alle forme pre-neandertaliane (tendenzialmente meno encefalizzate) che invece mostrano in proporzione una maggiore incidenza di caratteri iperostotici (Manzi, 1991, 2003; Manzi et al., 1996, 2000). C'è da sottolineare che in base a un più attento esame (Manzi, 2003; Manzi et al., 1996, 2000; Ricci, 2007) però: *i*) i reperti di *Homo sapiens* sia moderni che pleistocenici, che possiedono volumi encefalici e dimensioni craniche comparabili in media con quelle dei Neanderthal, *non* mostrano alcuna tendenza verso l'ipostosi; *ii*) tra i neandertaliani studiati, un'alta incidenza di caratteri ipostotici (e.g. presenza di *ossicula wormiana*) si rinviene in individui di piccola taglia, che possiedono valori di encefalizzazione prossimi alla soglia inferiore del range dimensionale attribuito alla specie (1250-1650 cm<sup>3</sup>), e.g. il cranio di Saccopastore 1 probabilmente appartenente ad un individuo di sesso femminile; *iii*) i reperti di *Homo heidelbergensis* europei (ante-neandertaliani) e quelli di *Homo heidelbergensis* africani (cfr. *Homo rhodesiensis*, vedi appendice 1) pur avendo dimensioni craniche comparabili tra loro, mostrano pattern di distribuzione di caratteri ipostotici e iperostotici assolutamente *non* omogenei; *iv*) i reperti di *Homo ergaster* (cfr. *Homo georgicus* vedi appendice 1) provenienti dal Pleistocene Inferiore con capacità cranica media di < 800 cm<sup>3</sup> mostrano un'incidenza complessiva di caratteri iperostotici che si discosta di poco da quella di *Homo sapiens* moderni e fossili caratterizzati in media per volumi cerebrali quasi doppi. Inoltre studi eseguiti sulla variabilità moderna (Ossenberg, 1969; Saunders, 1978; Molto, 1983) hanno mostrato come, più che con le dimensioni del cranio, molti caratteri iperostotici sembrano correlare con l'aumento dell'età anagrafica degli individui, presumibilmente per via del prolungarsi della deposizione di osso in particolari aree del cranio durante le fasi adulte della vita individuale. Così come, per simili fattori osteogenici legati all'avanzare dell'età (e.g. la tendenza alla completa oblitterazione delle suture craniche), alcuni caratteri ipostotici tendono invece ad essere oblitterati.

In sintesi quindi, per quanto una correlazione seppur debole tra grado di espressione dei caratteri non-metrici e vari fattori allometrici sembra essere presente, non appare essere la variazione di taglia *per se* a “guidare” tale correlazione. Piuttosto, lo sviluppo differenziale (allometrico) delle diverse porzioni craniche per fattori sia ontogenetici che evolutivi, concorre ad “attivare” e/o “disattivare” una serie di vincoli (*constrains*) strutturali (*sensu* Seilacher, 1970; *idem* Gould & Lewontin, 1979; Gould, 2002) all’interno della matrice funzionale di accrescimento del tessuto osseo (Moss & Young, 1960; Moss, 1997), capaci di produrre perturbazioni a livello locale che si esprimono poi nel fenotipo come caratteri non-metrici (Manzi et al., 1996). Ciò in accordo con il già citato modello dell’espressione “a soglia” (*threshold model*) (Wright, 1934, 1984; Grüneberg, 1963; Berry & Berry, 1967; Berry, 1968; Hauser & De Stefano, 1989). Questo prevede per lo sviluppo di un certo carattere non-metrico, l’esistenza di una “predisposizione” su base genetica, però condizionata, o meglio “sollecitata”, dalla presenza di determinate condizioni ambientali (o microambientali) che interagiscono in maniera complessa (non prevedibile) con il gene o l’insieme dei geni che concorrono alla codifica di quel carattere determinandone o meno l’espressione fenotipica. In pratica all’interno di una popolazione naturale, la “tendenza” genetica all’espressione del carattere non-metrico si assume avere una distribuzione normale e la presenza di determinati fattori non-genetici (vincoli) agisce nel determinare la “soglia” oltre la quale si avrà la manifestazione del tratto considerato nei fenotipi (Fig. 2.2).



**Figura 2.2** Modello a “soglia” dell’espressione dei caratteri non-metrici (da Ricci, 2007 e Hauser & de Stefano, 1989 ridisegnato).

*Dimorfismo sessuale*—Strettamente collegata all'allometria è la dipendenza dell'espressione dei caratteri non-metrici dal sesso, in quanto il dimorfismo sessuale nel genere *Homo*, a livello scheletrico del cranio si manifesta generalmente nei termini allometrici di una maggiore "robustezza" delle strutture ossee quale risultato eterocronico di differenze nello sviluppo ontogenetico (e.g. tasso di crescita, durata del periodo di crescita) tra i due sessi (fenomeno del bimaturo) (Tanner, 1962; Leuteneger & Cheverud, 1984; Shea, 1986; Wood et al., 1991; Leigh, 1996, 2001; Leigh & Park, 1998; Hauspie, 2002; Lockwood et al., 2007). Inoltre, la taglia è, nella nostra specie, il fattore più importante nel determinare le differenze del complesso cranio-facciale ossevate tra i sessi (Hall, 1982; Wood et al., 1991; Wood & Lynch, 1996; Rosas & Bastir, 2002; Ricci, 2007). In questa prospettiva può essere letta l'associazione spesso riscontrata tra caratteri iperostotici e sesso maschile e caratteri ipostotici e sesso femminile (Osseberg, 1969; Saunders, 1978, 1989; Molto, 1983; Hanihara & Ishida, 2001b). Tale associazione è stata confermata da Ricci (2007) sulla base di un'analisi condotta su un campione molto esteso di romani moderni (Maschi N=221; Femmine N=151), facenti parte del campione utilizzato anche nel presente lavoro. Come già emerso dalla discussione sulla dipendenza nell'espressione dei caratteri non-metrici (sia iper- che ipostotici) da fattori allometrici, però, anche in questo caso bisogna distinguere tra una dipendenza diretta (causalità) da variazioni di taglia e una comune dipendenza (correlazione) di taglia ed espressione di caratteri ipostotici/iperostotici da fattori sottesi quali le modalità di sviluppo ontogenetico e.g. l'eterocronia e il bimaturo. In quest'ottica, la maggiore incidenza di caratteri iperostotici, così come la maggiore robustezza di strutture e sovrastrutture ossee nei maschi legata all'aumento di taglia (Borgognini Tarli & Repetto, 1986; Ubelaker, 1989) non appaiono allora essere in relazione causale tra loro ma più probabilmente sono entrambi il risultato di tassi di sviluppo più lenti e del ritardo nel raggiungimento della maturità sessuale che caratterizza i maschi rispetto alle femmine (Stini, 1985; Saunders, 2007), da cui consegue il prolungamento della crescita scheletrica e della taglia nei primi; l'inverso ovviamente avviene nelle femmine dove la maggiore incidenza di caratteri ipostotici è associata a "gracilità" e ritenzione di caratteristiche pedomorfiche a livello della morfologia scheletrica.

*Asimmetria fluttuante*—Molti caratteri non-metrici hanno espressione bilaterale (Ricci, 2007) potendo presentare un simile grado di sviluppo su entrambe i lati del cranio o, più frequentemente, esibendo delle differenze nel grado di espressione che possono arrivare fino alla completa non leggibilità di un carattere su di un lato del cranio rispetto al controlaterale. Queste differenze nell'espressione fenotipica sono dipendenti da fattori aleatori (epigenetici), ne deriva che entrambi i lati del cranio hanno un'eguale probabilità di manifestare il carattere (cioè la probabilità di espressione ha una distribuzione normale attorno alla media di zero) (Tomkins & Kotiaho, 2001); tale asimmetria quindi non possiede direzionalità e viene pertanto definita "fluttuante" (Van Valen, 1962; Mc Granth et al., 1984; Klingenberg et al., 2002). Essa è considerata come una misura della stabilità dello sviluppo ontogenetico (*developmental stability*) o "effetto tamponamento" (*buffering*) sensu Waddington (1942b) (Palmer & Strobeck, 1986, 1992; Parsons, 1990; Clarke, 1993; Graham et al., 1993; Palmer, 1996; Møller & Swaddle, 1997; Thornhill & Møller, 1997; Auffray et al., 1999; Gangestad & Thornhill, 1999; Debat et al., 2000; Houle, 2000; Willmore, 2005; Dongen, 2006; Graham et al., 2010) in quanto espressione differenziale di pattern bilaterali di sviluppo ontogenetico e di integrazione e modularità morfologica tra diverse componenti craniche (Leamy 1993; Klingenberg & McIntyre, 1998; Klingenberg et al., 2001; Klingenberg, 2002).

L'espressione bilaterale di caratteri non-metrici può essere considerata come un caso particolare di correlazione tra caratteri, in cui l'associazione avviene sempre tra un certo tratto e il suo corrispettivo controlaterale. Test di interdipendenza nell'espressione dei caratteri-non metrici tra lati sono infatti risultati positivi per la maggioranza dei caratteri bilaterali considerati (e.g. Buijkstra, 1972; Saunders, 1978; Molto, 1983). In questo caso, l'asimmetria fluttuante non riguarderebbe la differenza in termini di presenza/assenza del carattere nell'individuo in forma bilaterale – differenza che in questo caso risulterebbe sotto il controllo genetico o meglio ontogenetico in quanto espressione sottesa a percorsi di sviluppo comuni ad entrambi i lati – ma si manifesterebbe sul "grado" o livello di espressione (in termini di forma e dimensione) con cui un certo tratto si presenta (o evolve ontogeneticamente) rispetto al controla-

terale (Beardmore, 1960; Bader, 1965; Doyle e Johnston, 1977; Di Bennardo e Bailit, 1978; Trinkaus, 1978; Korey, 1980; McGrath et al., 1984).

*Associazione tra caratteri e modularità*—Non risulta alcuna indicazione circa differenze significative nei pattern di espressione bilaterale (e di asimmetria) tra caratteri ipostotici e iperostotici, mentre esistono evidenze di una associazione preferenziale di caratteri non-metrici (nel caso di tratti non bilaterali) in base alla stessa tipologia (ipostatica o iperostotica). In pratica due caratteri differenti possono presentarsi associati (associazione positiva) con una maggiore frequenza se sono entrambi ipostotici o entrambi iperostotici, con una generale maggiore incidenza per le associazioni tra caratteri ipostotici (Comas, 1942; Hess, 1946; Torgersen, 1951; Osseberg, 1969; Haniara & Ishida, 2001b). Per quanto riguarda le associazioni negative (quelle in cui due caratteri sono sempre inversamente o mutualmente escludentisi) invece, queste sono praticamente sempre di natura “eterologa” cioè avvengono tra caratteri appartenenti a categorie differenti (ipostotico/iperostotico e viceversa), ciò a conferma che siano principalmente comuni pattern ontogenetici a guidare tali associazioni.

L'associazione (non-indipendenza) tra caratteri avviene in quanto, come riporta Ricci (2007: 42), tali caratteri sono “espressioni alternative della stessa base genetica o perché, appartenendo alla stessa area funzionale del cranio, il loro sviluppo è soggetto agli stessi meccanismi di controllo, genetici e ambientali” (vedi anche Saunders, 1989). Comunque, si registrano anche associazioni tra caratteri appartenenti a regioni del cranio differenti che sono tra loro adiacenti o che risultano in qualche modo tra loro correlate (Hertzog, 1968; Carpenter, 1976; Hauser & Bergman, 1984; Molto, 1985; Haniara & Ishida, 2001b).

Ricci (2007) ha evidenziato la presenza di associazioni preferenziali tra caratteri appartenenti alla stessa tipologia (iperostotico/iperostotico) e (ipostotico/ipostotico) nelle popolazioni di *Homo sapiens* moderni appartenenti allo stesso campione qui utilizzato. In particolare circa il 60% (57,9%) di tutte le associazioni risultate significative (pari a circa il 19% di tutte le associazioni possibili) è risultato appartenere ad associazioni positive (ipostosi/ipostosi), il 30% ad associazioni positive (iperostosi/iperostosi) e il restante 10% ad as-

sociazioni “eterologhe” (iperostosi/ipostosi). La totalità (100%) delle associazioni negative, invece, è risultata di tipo “eterologa” (iperostosi/ipostosi) (Ricci, 2007). Questo dato estremamente significativo conferma la presenza di associazioni positive tra caratteri appartenenti alla stessa tipologia, particolarmente tra caratteri ipostotici (e.g. ossicini suturali, ritenzione di suture), probabilmente perché più sensibili a variazioni nei pattern generali di crescita ed espansione encefalica e quindi cranica. Tali modificazioni alterano la direzione dei vettori di crescita generando una “reazione” nella matrice funzionale che determina un aggiustamento compensatorio del cranio (Moss, 1958, 1959; Enlow, 2000), attraverso un’alterazione del normale funzionamento suturale fino alla costituzione di centri addizionali di ossificazione e la formazione di ossicini sovrannumerari (Richtsmeier et al., 1984; Ricci, 2007).

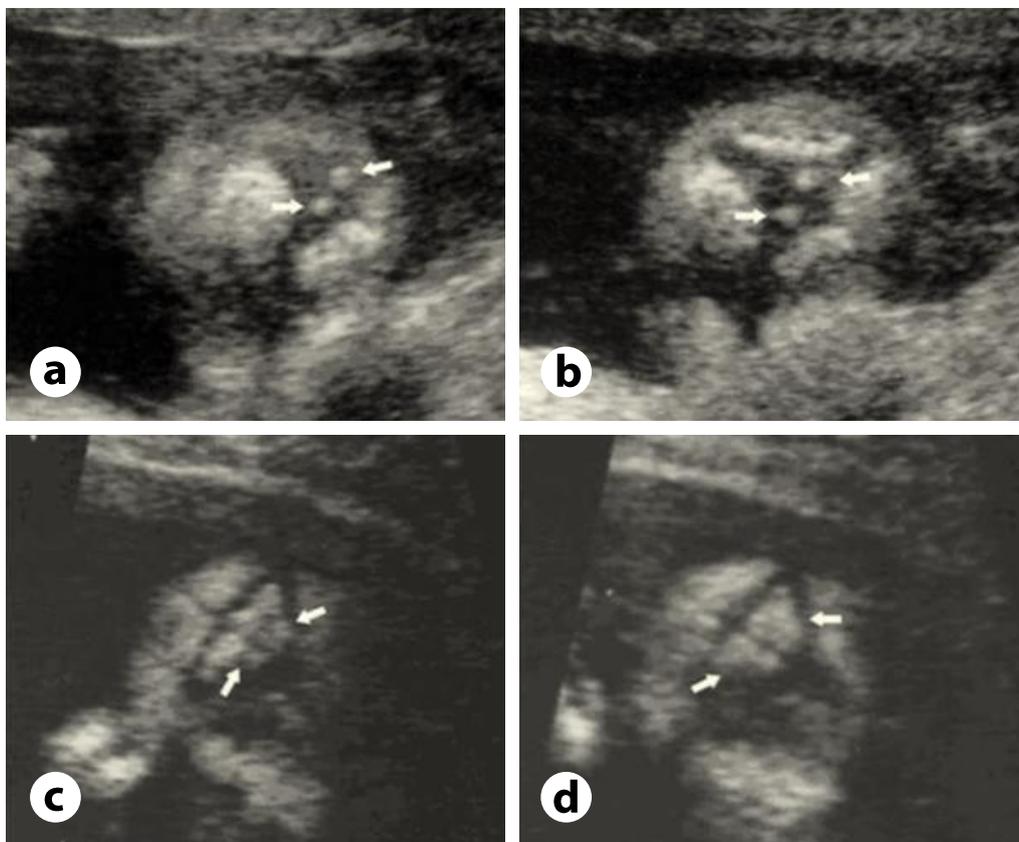
Il contrasto ipostosi/iperostosi in rapporto allo sviluppo “sbilanciato” del cranio rispetto al normale pattern di accrescimento ontogenetico, risulta particolarmente evidente nel caso di condizioni patologiche (e.g. craniosinostosi, idrocefalia, microcefalia) così come nelle deformazioni artificiali del cranio eseguite all’interno di vari gruppi etnici in tempi storici e protostorici, attraverso l’applicazione in fasi precoci dell’infanzia, di bendaggi e supporti rigidi che agiscono da vincoli artificiali alla fisiologica espansione dell’encefalo e quindi del cranio. Tale contrasto è però presente in forma più o meno latente anche in condizioni non-patologiche o non-artificialmente disturbate e si esprime in senso ipostotico e/o iperostotico in ragione di perturbazioni locali dei pattern di accrescimento cranico, che a livello popolazionistico si manifestano nei termini di variabilità intra-specifica individuale (Ricci et al., 2007) o se la loro manifestazione si presenta secondo modalità costanti e ricorrenti tra i diversi gruppi etnici, come indice di variabilità inter-popolazionistica (Ishida & Dodo, 1993; Hanihara, T. & H. Ishida, 2001a, 2001b, 2001c, 2001d).

L’associazione (non indipendenza) dei caratteri è nel genere *Homo*, una delle principali fonti di variabilità fenotipica a livello inter-specifico. Essa al contempo però, concorre a mascherare il significato filogenetico di alcuni tratti considerati tipici o caratterizzanti la morfologia scheletrica di determinati taxa, in quanto non espressione diretta di alleli specie-specifici (che si esprimerebbero nella popolazione con frequenza unitaria;  $x = 1$ ) ma risultato “epi-

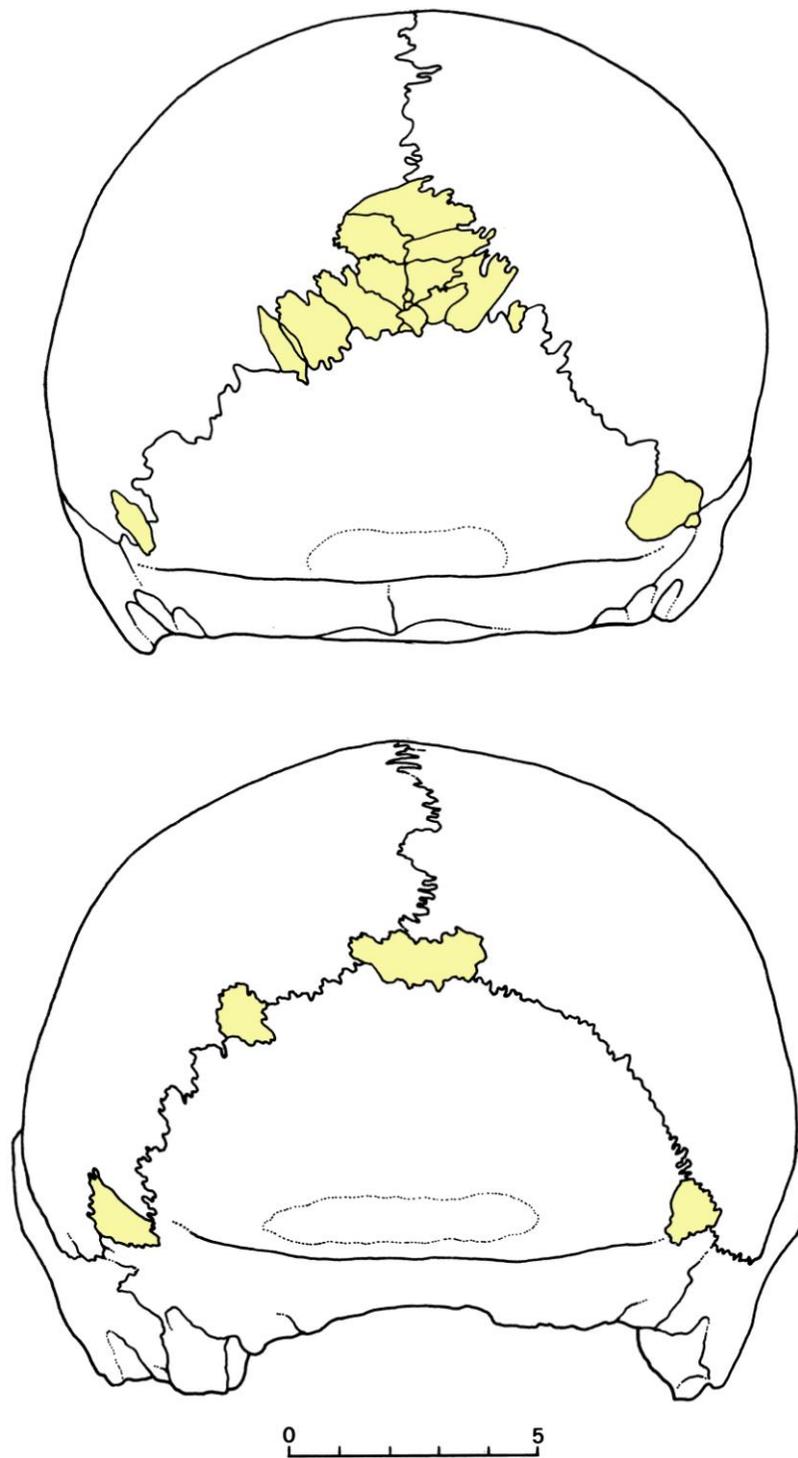
genetico” di pattern di integrazione morfologica e percorsi ontogenetici vincolati da fattori e.g. strutturali, bio-fisici, microambientali che possono anche riprodurre lo stesso carattere con frequenze variabili ( $0 \leq x < 1$ ) in più taxa non necessariamente collegati filogeneticamente (Farris, 1983; Strait & Grine, 2004; Trinkaus, 2006). E’ questo il caso di alcuni tratti (diversi dai caratteri non-metrici qui considerati) e.g. la fossa soprainiacca, lo *chignon* occipitale (*occipital bun*), il profilo sub-circolare dei parietali in vista posteriore, tipicamente considerati come autoapomorfie neandertaliane e ampiamente utilizzati per caratterizzare in senso derivato la morfologia di questo taxon (e.g. Hublin, 1978, 1998; Santa Luca, 1978; Stringer et al., 1984; Condemi, 1991; Schwartz & Tattersall, 1996a b; Tattersall & Schwartz, 1998, 2006). Questi caratteri praticamente sempre presenti nei Neanderthal si esprimono con bassi valori di frequenza anche in popolazioni di *H. sapiens* Pleistoceniche e moderne (e.g., Frayer, 1992a, b; Trinkaus et al., 2003; Cartmill & Smith, 2009) e tale dato è stato ampiamente interpretato come una prova di continuità genetica tra i due taxa (e.g. Jelinek, 1969; Genet-Varcin, 1970; Vlcek, 1970; Smith, 1982, 1984; Bräuer, 1989; Frayer, 1992a, b; Gambier, 1997; Churchill & Smith, 2000; Wolpoff et al., 2001; Trinkaus et al., 2003; Smith et al., 2005; Ahern, 2006). A livello inter-specifico, è probabile che tali caratteri siano il risultato fenotipico della combinazione di più caratteri aventi basi genetiche distinte che si esprimono in sinergia influenzandosi a vicenda, o dell’effetto pleiotropico a livello di locus genici che si esprimono in pattern di modularità e integrazione morfologica tra diverse regioni craniche nel corso dello sviluppo (Olson & Miller, 1958; Cheverud, 1996; Wagner, 1996; Ackermann & Cheverud, 2004; González-José et al., 2004; Bastir et al., 2005; Bruner, 2007; Mitteroecker & Bookstein, 2008). In modo simile, l’espressione di questi caratteri non-indipendenti, in specie differenti a bassi valori di frequenza, è probabilmente in larga parte dipendente dal riprodursi (a varia scala e “intensità”), di meccanismi di risposta funzionale del cranio a “contesti” ontogenetici idonei al loro sviluppo, cioè caratterizzati da pattern di crescita e integrazione morfologica e/o da vincoli bio-fisici, strutturali e microambientali simili, anche se fondati su basi genetiche differenti o anche “storie” filogenetiche differenti (Ackermann, 2002, 2005). Pertanto, tali caratteri non-indipendenti, se considerati in relazione a taxa differenti, sono da conside-

rarsi analoghi (omoplasici) non essendo geneticamente omologhi (Trinkaus & Lemay, 1982; Liebermann et al, 2000) o, con quella che appare essere una forzatura e un uso improprio del termine, “omologhi” da un punto di vista strutturale (vedi Gunz & Harvati, 2007, 2011 per chiarimenti), in quanto espressione comune, di simili pattern di integrazione morfologica.

*Eterocronia*—Perquanto la letteratura riguardante l'importanza dei fattori eterocronici nell'evoluzione umana e nella nascita della nostra specie in particolare sia molto vasta (e.g. Bolk, 1926; de Beer, 1930; Gould, 1977; Shea, 1989; Godfrey & Sutherland, 1996; Penin et al., 2002), non esistono studi specifici che mettano in precisa relazione categoriale l'eterocronia con l'ipostosi e l'iperostosi. In generale si può affermare che l'iperostosi in quanto eccesso di ossificazione rientra all'interno delle categorie della peramorfoosi, e in particolare attiene ai fenomeni di ipermorfoosi, così come l'ipostosi può essere fatta rientrare nella categoria della pedomorfoosi in quanto ritenzione di caratteri “fetal” rappresentati ad esempio da centri di crescita sovranummerari che riamgono attivi per periodi prolungati (figg. 2.3 e 2.4).



**Figura 2.3** Centri di crescita sovranumerari in feti umani (da Jeanty et al., 2000)



**Figura 2.4** I neandertaliani presentano tipicamente una grande incidenza di ossa suturali nella regione posteriore del cranio. (In alto) Saccopastore 1, (in basso) Guattari 1 (modificato da Manzi, 2003).

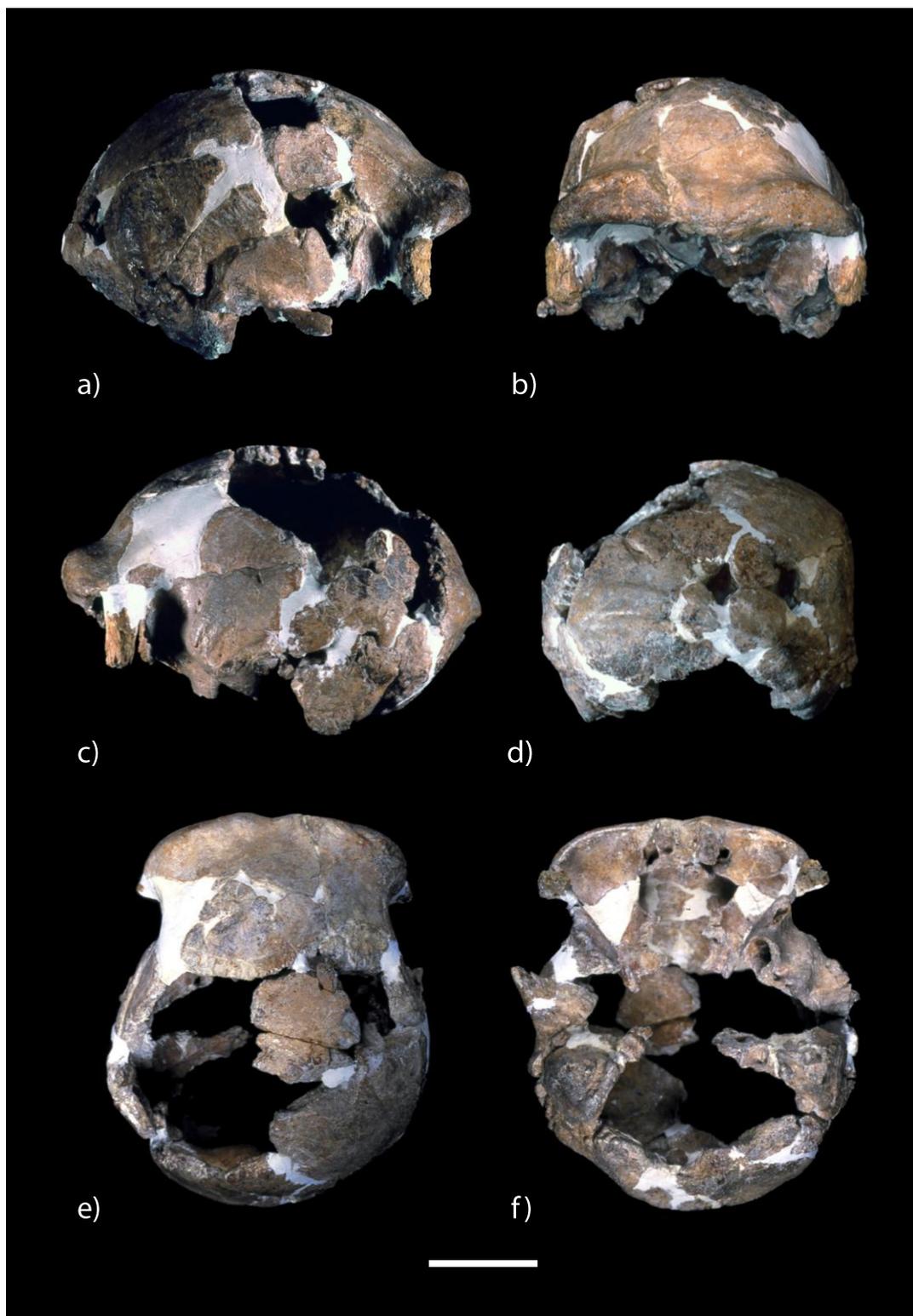
## ***Restauro digitale del calvario di Ceprano (Homo heidelbergensis Schoetensack, 1908)***

Simmetrizzazione tramite GMM

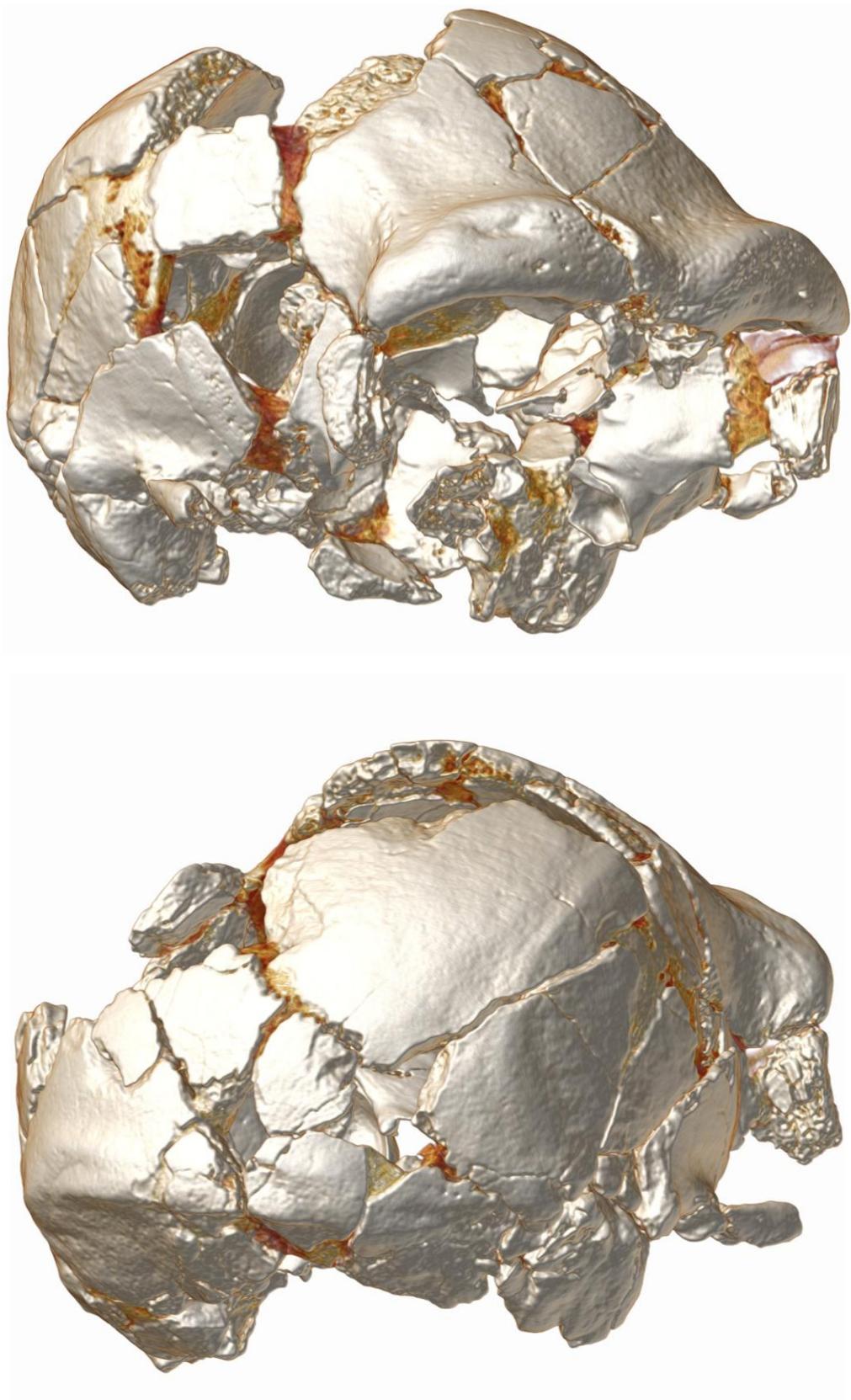
### ***3.1. Il calvario di Ceprano.***

*3.1.1 RINVENIMENTO E PRECEDENTI RICOSTRUZIONI* – Nel marzo del 1994 a seguito di una prospezione archeologica di superficie, un cranio umano fossile privo della faccia, della mandibola e di parte della base, in termini anatomici un calvario (lat. *calvarium*), fu rinvenuto da Italo Bidittu lungo l'asse stradale Pofi-Ceprano allora in costruzione. Il rinvenimento avvenne in località Campogrande (41° 31' N, 13° 54' E), nel territorio amministrativo del comune di Pofi (FR) in un area geologicamente situata all'interno del bacino di Ceprano nella media valle del Sacco-Liri (Ascenzi & Segre, 1997). Al momento della scoperta, il reperto si presentava ridotto in frammenti di varie dimensioni, alcuni sparsi ai piedi e altri ancora posizionati all'interno di una spalletta di sedimenti argillosi posta a ridosso del piano stradale e tagliata di fresco dall'azione di una scavatrice meccanica. A un primo recupero dei frammenti più grandi e visibili (~ 50) è seguito a distanza di tempo il setacciamento dei sedimenti corrispondenti allo strato di provenienza del reperto e il recupero di altri frammenti più minuti (~ 200).

A seguito di un paziente lavoro di ricomposizione anatomica è stata realizzata una prima ricostruzione del reperto principalmente ad opera di Antonio Ascenzi e Pierfrancesco Cassoli (Ascenzi et al., 1996), ampiamente rimangiata in seguito da Ron J. Clarke che ha realizzato una nuova ricostruzione sfruttando una serie di connessioni anatomiche e punti di contatto precedentemente non riconosciuti (Clarke, 2000). Sulla base di quest'ultima ricostruzione



**Figura 3.1** Il calvario di Ceprano come si presenta dopo i vari interventi ricostruttivi. a) norma laterale destra; b) norma frontale; c) norma laterale sinistra; d) norma posteriore; e) norma superiore; f) norma inferiore o basale. Si nota l'esteso ricorso al gesso per raccordare i diversi frammenti cranici. Il riferimento metrico è di 5 cm.



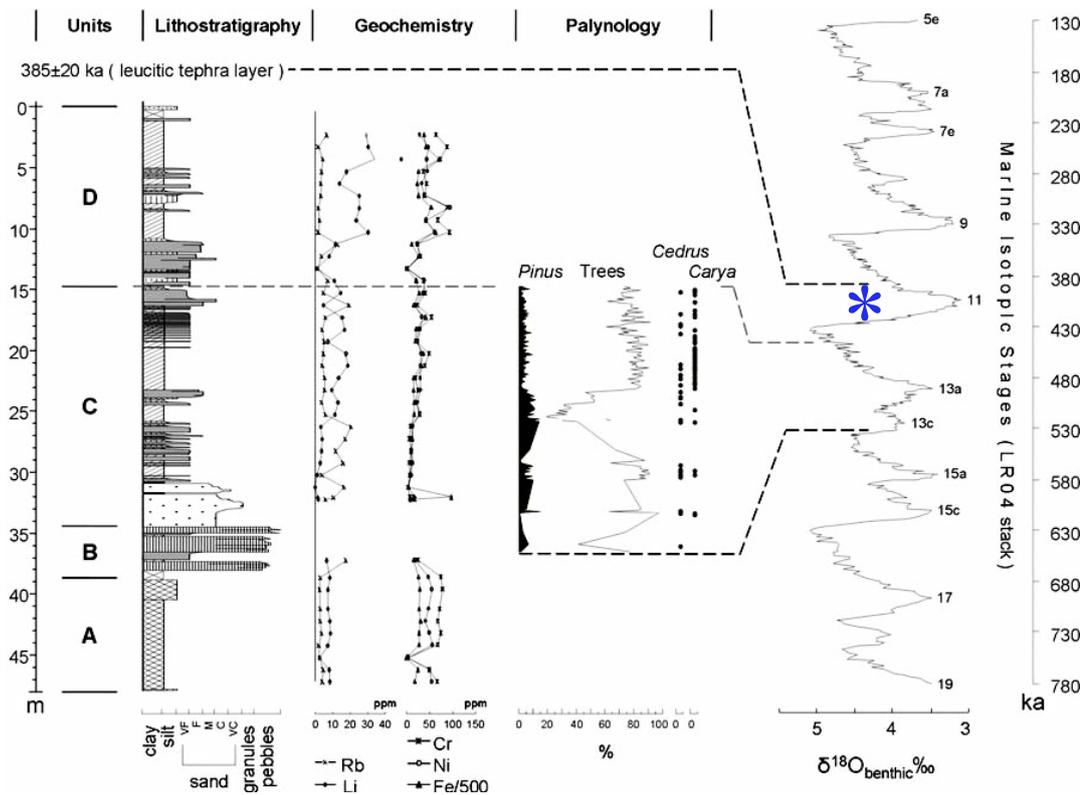
**Figura 3.2** Modello digitale tridimensionale ottenuto da immagini CT-scan attraverso il metodo del “volume rendering”. Vista di tre quarti anteriore (in alto) e posteriore (in basso).

sono state quindi eseguite due successive integrazioni e altre modifiche di minore entità ad opera rispettivamente di Marie-Antoinette de Lumley assieme a Catherine Lanoux e di Francesco Mallegni e Stefano Ricci (Ascenzi et al., 2000) (fig. 3.1).

Il calvario così ricostruito è stato acquisito digitalmente tramite tomografia computerizzata (CT-scan) ad alta risoluzione. Attraverso uno scanner medico modello SIEMENS/Sensation Cardiac 64, sono state ottenute 817 immagini del cranio in sezione coronale con un incremento di passo di 0,3 mm. Queste sono state esportate in formato DICOM con matrice 512 X 512 e 0,354 mm/pixel di risoluzione. In tal modo è stato possibile ottenere modelli digitali in 3D del reperto e studiarne in ogni dettaglio la morfologia cranica sia esterna che interna (fig. 3.2). Con analoga procedura sono stati acquisiti in formato digitale tutti i frammenti cranici rinvenuti e che non è stato possibile ricollocare in posizione anatomica.

*3.1.2 DATAZIONE E INQUADRAMENTO SISTEMATICO DEL REPERTO* – Nel complesso il calvario si presenta massiccio e fortemente mineralizzato (figg. 3.1 e 3.2). Le varie ricostruzioni succedutesi hanno permesso di eseguire una serie di studi di dettaglio, cui si rimanda per la descrizione delle caratteristiche generali della morfologia cranica (e.g. Ascenzi et al., 1996, 1997, 2000; Ascenzi & Segre, 1997a, 1997b; Clarke, 2000; Manzi et al., 2001; Manzi, 2004; Bruner & Manzi, 2005, 2007; Mallegni, 2011; Mounier et al., 2011). Parte di questi stessi studi hanno portato anche a una profonda revisione del quadro interpretativo relativo alla datazione geo-cronologica (Muttoni et al., 2009; Manzi et al., 2010a) e all'attribuzione tassonomica del reperto (Mallegni et al., 2003; Manzi, 2011).

*Datazione*—Il calvario venne inizialmente attribuito all'intervallo cronostatigrafico compreso tra il subcrono di Jaramillo e l'inizio del Crono Brunhes–Matuyama (Subcrono C1r.1r, 0.99–0.78 Ma) (Ascenzi et al., 1996, 1997, 2000; Ascenzi & Segre, 1997a, 1997b; Manzi et al., 2001). Tale attribuzione si basava esclusivamente sull'evidenza stratigrafica e sulle conoscenze allora disponibili circa la geologia regionale del bacino di Ceprano (e.g. Biddittu et al., 1979; Segre & Biddittu, 1981; Segre & Ascenzi, 1984; Fornasieri, 1985), in assenza di elementi faunistici in associazione diretta con il reperto e di materiali



**Figura 3.3** Quadro sintetico relativo a stratigrafia, geochimica e palinologia dell'area di Campogrande, in relazione alla curva degli stati isotopici marini (MISs) del Pleistocene Medio. Le unità Ce D si riferiscono a contesti deposizionali lacustri in relazione a fasi espansive e regressive del paleologo Lirino (LR1 e LR2), separate tra loro da una fase di discontinuità erosiva. La probabile età cronologica del calvario di Ceprano è evidenziata (da Manzi et al., 2010a).

radiogeni provenienti dallo strato di inclusione su cui effettuare datazioni sia bio-stratigrafiche che assolute.

A seguito di nuovi scavi sistematici, la conoscenza geologica dell'area di Campogrande si è arricchita di elementi e un'ampia serie di evidenze ricavate da analisi stratigrafiche e palinologiche combinate con dati sedimentologici, geochimici, micropedologici, tafonomici e archeologici, concordemente indicano che la deposizione dello strato argilloso di inclusione del reperto, è avvenuta contestualmente all'evoluzione di un paleo-alveo lacustre ormai scomparso, il lago Lirino (Manzi et al. 2010a, b), in corrispondenza dello stadio isotopico marino 11 (MIS 11), in un intervallo cronologico caratterizzato da clima temperato caldo umido e compreso tra 430 e 385 Ka (Muttoni et al., 2009; Manzi et al., 2010a, 2010b; Nomade et al. 2011) (fig. 3.3).

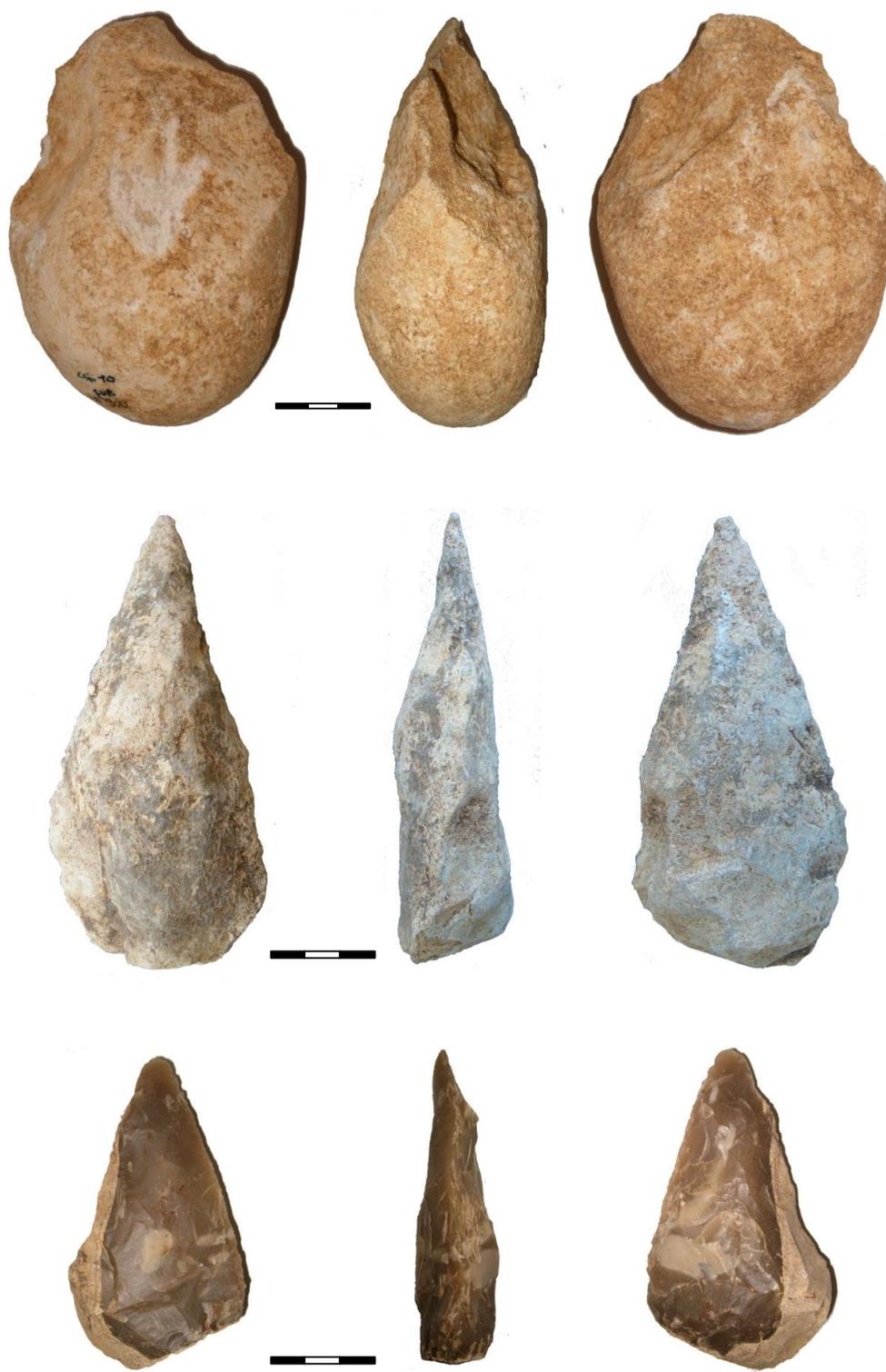
*Classificazione e tassonomia*—La nuova datazione degli strati sedimentari relativi alla sequenza crono-stratigrafica dell'area di Campogrande, con particolare riferimento a quelli dell'unità C, indica un netto "ringiovinimento" del calvario di Ceprano rispetto alle stime formulate al momento della scoperta. L'assenza sul reperto di tracce evidenti di trasporto e fluitazione lascia supporre che il cranio si sia fossilizzato in giacitura primaria (Manzi et al., 2010a) e che pertanto, sia coevo alla formazione delle argille dello strato di rinvenimento.

Il calvario di Ceprano apparterebbe quindi a un periodo dell'evoluzione umana, compreso tra 500 e 300 mila anni fa in cui, ampie porzioni del continente europeo erano popolate da esseri umani arcaici, con un volume cerebrale mediamente sviluppato e dotati di tecnologia litica del Paleolitico inferiore definita di Modo 2 o Acheuleano (fig. 3.4 e 3.5). Tale tecnologia si rinviene in Africa nel Pleistocene Inferiore e Medio a partire da 1,5-1,7 Ma (Asfaw et al., 1992; Lepre et al., 2001; Roche et al., 2003;) quindi nel Vicino Oriente e in Europa a partire rispettivamente da 0,78 Ma (Goren-Inbar, et al., 2000) e < 0,5 Ma (Peretto, 2001; Monnier, 2006; Santonja & Villa, 2006), ma vedi Scott & Gilbert (2009) per una datazione più antica (0.9 Ma) circa le prime (controverse) testimonianze di Acheuleano nella penisola Iberica.

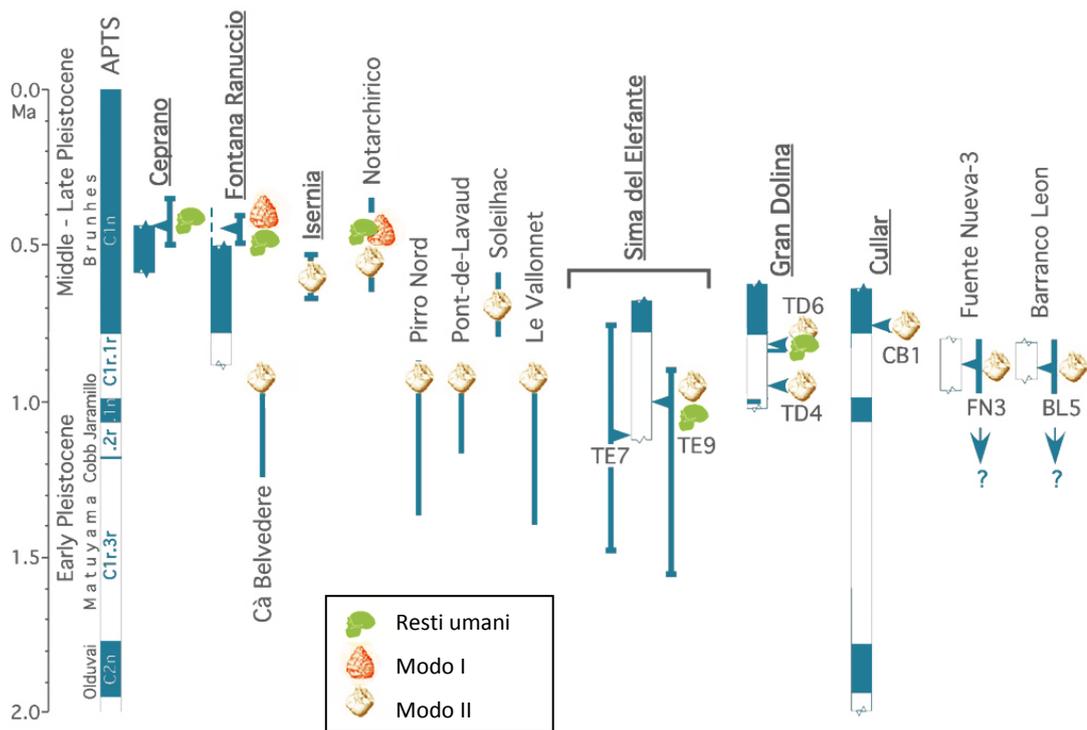
E' possibile che l'ingresso in Europa di tecno-complessi acheuleani, successivamente ad uno dei più rigidi picchi glaciali dell'intero Pleistocene, corrispondente allo stadio isotopico 16 (MIS 16, ~ 650 Ka) (Helmke et al., 2003), segnali la diffusione in Eurasia di una specie umana portatrice di tale tecnologia (e.g. *Homo heidelbergensis*), differente culturalmente e morfologicamente dai primi abitanti europei (*Homo antecessor*) i quali, più affini alla variabilità dei primi *Homo* africani e asiatici, si erano insediati nelle regioni occidentali del continente europeo già a partire dal Paleolitico Inferiore, come testimoniato da evidenze sia fossili (Carbonell et al., 2008) che archeologiche (e.g. Arzarello et al., 2007) (fig. 3.6). Sebbene ciò non implichi di per sé una evidenza di discontinuità nel popolamento pleistocenico dell'Europa (fig. 3.7), è plausibile che la comparsa, relativamente improvvisa di industrie acheuleane nel record archeologico continentale (fig. 3.6), segnali un avvicendamento tra queste due forme umane (Manzi, 2011) nel Pleistocene Medio. Le evidenze fossili disponibili a tutt'oggi, riguardo la possibile continuità filogenetica o la sostituzione tra i due



**Figura 3.4** Il rinvenimento di manufatti di Modo 2 nel sito di Campogrande (livello CG 9 superiore) testimonia la diffusione di tale tecnologia litica nella media valle del Sacco-Liri in un periodo compatibile con la presenza del reperto di Ceprano (Cortesia di Italo Biddittu – IsIPU).



**Figura 3.5** Altri manufatti provenienti dall'area di Campogrande testimoniano della grande ricchezza archeologica del bacino di Ceprano con riferimento al Paleolitico inferiore. In alto e al centro rispettivamente un chopping-tool in selce (Modo 1) e un bifacciale in calcare provenienti dal livello CG 10 di Campogrande. In basso un bifacciale in selce da livelli coevi al precedente dell'antistante Colle Avarone. Riferimento metrico = 3 cm (Cortesia di Italo Biddittu - IsIPU).



**Figura 3.6** Distribuzione crono-stratigrafica dei principali siti del pleistocene Inferiore e medio nell'Europa mediterranea con indicata l'eventuale presenza di resti umani e la tipologia di manufatti litici rinvenuti (modificato da Muttoni et al., 2011).



**Figura 3.7** Popolamento umano del Pleistocene Inferiore e Medio in Europa. Principali siti:

- 1) Atapuerca: Sima del Elefante e Gran Dolina (1,3-0,7 Ma)
- 2) Sima de los Huesos (0,5 Ma)
- 3) Arago (0,3 Ma)
- 4) Terra Amata (0,4 Ma)
- 5) Mauer (0,5 Ma)
- 6) Steinheim (0,3 Ma)
- 7) Bilzingsleben (0,35 Ma)
- 8) Boxgrove (0,5 Ma)
- 9) Pakefield (0,7 Ma)
- 10) Swanscome (0,25 Ma)
- 11) Petralona (0,3 Ma)
- 12) Vertesszollo (0,35 Ma)
- 13) Ceprano (0,4 Ma).

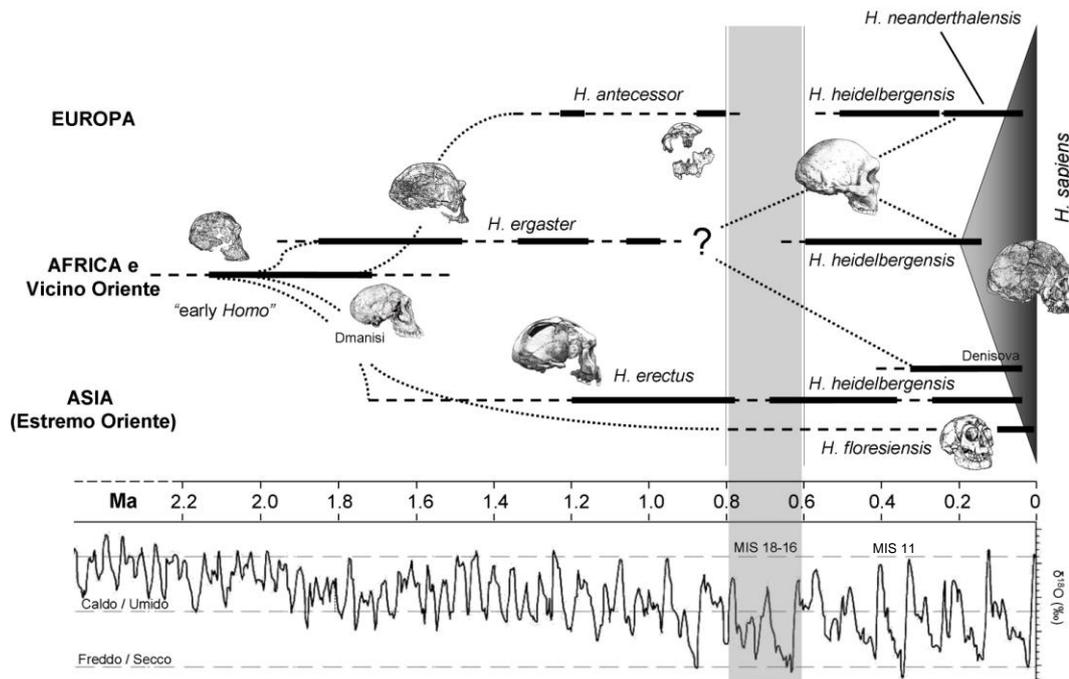
Cortesia De Agostini e N4Studio

taxa, restano purtroppo ambigue (e.g. Bermudez de Castro, et al., 2003, 2011; Hublin, 2009). Non aiuta a risolvere la questione il fatto che l'ipodigma di *H. antecessor*, si compone di elementi frammentari, per lo più appartenenti a porzioni dello scheletro facciale (mascelle e mandibole) di individui giovanili e sub-adulti, poco confrontabili quindi, con gli elementi craniali conosciuti per le forme umane coeve (in Asia e Africa) e successive (nella stessa Europa, incluso il calvario di Ceprano).

Inoltre, per quanto riguarda la specie *H. heidelbergensis*, questo è un taxon caratterizzato da una grande variabilità morfologica che si accompagna ad un'ampia distribuzione geografica (fig. 3.8). Secondo diversi autori (Stringer, 1974, 1983, Bräuer, 1984; Rightmire, 1998, Manzi, 2011; Manzi & Di Vincenzo, 2011) a questa specie apparterebbe l'intera variabilità umana del Pleistocene Medio distribuita tra Europa e Africa, più alcune forme asiatiche (e.g. Narmada, Dali) morfologicamente distinte da *H. erectus s.l.*

*H. heidelbergensis* non presenta nessun tratto che si possa considerare realmente autoapomorfo, la sua caratterizzazione tassonomica resta pertanto problematica in quanto si tratta di un taxon "in evoluzione" che presenta un mosaico di caratteri, arcaici e derivati, con notevoli differenze anche tra reperti geograficamente e cronologicamente vicini. In generale si può dire che i reperti rinvenuti nel continente europeo (*H. heidelbergensis s.s.*), mostrano in vario grado una progressiva acquisizione di caratteri cranio-facciali sempre più derivati, che saranno tipici dei Neanderthal, in accordo con entrambe i principali "modelli" evolutivi proposti per spiegare la relazione filogenetica tra queste due forme umane, l'"accretion model" (Dean et al., 1998; Hublin, 1998; Stringer & Hublin, 1999) e l'"organismal model" (Rosas et al., 2006).

Questa caratterizzazione in senso neandertaliano delle popolazioni europee medio-pleistoceniche (ma non di quelle diffuse in Africa e in Asia), indica un probabile isolamento delle popolazioni che durante le fasi glaciali, oltre all'adattamento per selezione naturale, subirono dei colli di bottiglia che portarono alla fissazione di caratteri per fenomeni di deriva genetica e a perdita di variabilità; tali caratteri, non per forza adattativi, si sarebbero mantenuti nelle fasi interglaciali, quando la ripresa demografica delle popolazioni e il ritiro delle coltri di ghiaccio portava a nuove diffusioni geografiche.



**Figura 3. 8** Albero filogenetico del genere *Homo* con indicate le distribuzioni crono-geografiche di ciascun taxon (linee continue) e le possibili relazioni filogenetiche (linee punteggiate). Si nota come *H. heidelbergensis* (non *H. erectus* considerato qui come una specie esclusivamente asiatica) sia la prima specie realmente cosmopolita dell'umanità, essendo diffusa su tre continenti con linee evolutive semi-indipendenti. L'intervallo relativo al MIS 16 è evidenziato ed emerge come un periodo caratterizzato da un gap nel record paleoantropologico in Europa e in Africa. Ridisegnato da [Manzi, 2011](#).

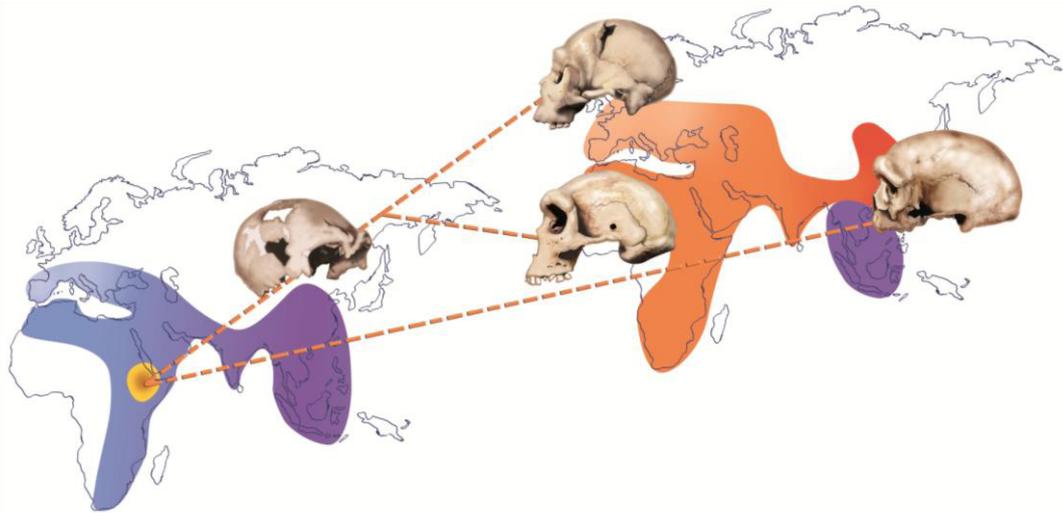
In questo quadro, il calvario di Ceprano, per la combinazione unica di tratti scheletrici arcaici e datazione relativamente recente, in un contesto ecologico e paleoambientale di una possibile area rifugio del Pleistocene Medio rappresentata dal versante tirrenico della penisola italiana, assume un rilievo filogenetico e sistematico del tutto particolare.

Già nella prima descrizione ([Ascenzi et al., 1996](#)), il calvario di Ceprano veniva indicato come "late *Homo erectus*" dove l'aggettivo "late" tardo, non era da intendersi in senso cronologico come "recente" – anche perché al tempo si pensava che il calvario fosse antico di quasi un milione di anni – ma in senso evolutivo e filogenetico come "progressivo" o comunque dotato di caratteristiche tali per cui era distinguibile "ad occhio", dalla variabilità tipicamente associata a *H. erectus*. Tali caratteri, relativi principalmente alle dimensioni encefaliche e a una conformazione peculiare del toro sopraorbitario, non presentano deriva-

zioni o specializzazioni in senso neandertaliano nè tanto meno moderno ma distinguono il reperto di Ceprano nel contesto più ampio delle forme umane del Pleistocene.

Tale unicità è stata interpretata in chiave cladistica e formalizzata con l'istituzione della specie *Homo cepranensis* Mallegni et al., 2003. In base ad un'analisi dei caratteri cranici selezionati tra quelli preservati e leggibili sul calvario di Ceprano condotta su reperti del Pleistocene Inferiore e Medio, Mallegni e colleghi (2003), concludono che Ceprano si ponga come sister-taxon del reperto anch'esso privo della faccia di Daka (BOU-VP-2/66) proveniente dai livelli datati a circa un milione di anni della media valle del fiume Awash in Etiopia (Asfaw et al., 2002) e che entrambi questi reperti si inseriscano internamente alla variabilità di *H. heidelbergensis* s.l. (crown-group) interponendosi tra un clade di reperti medio-pleistocenici africani ed europei con morfologia arcaica (Kabwe, Saldanha, Bodo, Petralona e Arago) e un clade più derivato in senso neandertaliano formato dai reperti di Atapuerca Sima de los Huesos (crani 4 e 5) provenienti dalla Spagna con in più il reperto tedesco di Steinheim (Mallegni et al., 2003 fig. 4). C'è comunque da rilevare, che contestualmente alla descrizione del reperto di Daka, Asfaw e colleghi (2002) presentano un'analisi cladistica con incluso anche il reperto di Ceprano, che non ha restituito risultati coincidenti con l'analisi prodotta da Mallegni e colleghi (2003), inoltre Gilbert e collaboratori (2003) hanno contestato la validità del campionamento di parte dei caratteri utilizzati da Mallegni e collaboratori (2003).

Ciò che appare in qualche modo abbastanza chiaro è che il calvario di Ceprano nella sua unicità si distingue dalla variabilità di *H. erectus* (asiatico) sia in senso plesiomorfo (e.g. dalle popolazioni di Dmanisi, Trinil e Sangiran) sia più derivato (e.g. Zhoukoudian, Ngandong) mentre presenta dei punti di contatto con la variabilità più arcaica di *H. heidelbergensis* s.l. In particolare, la morfologia del toro sopraorbitario di Ceprano (figg. 3.1 e 3.2) in base alle varie analisi condotte (Manzi et al., 2001; Manzi et al., 2003; Mallegni et al., 2003; Manzi & Bruner, 2006; Mallegni, 2011), può essere considerato un tratto apomorfico di un clade (?) di reperti distribuiti tra Africa ed Europa (e.g. Bodo, Arago) generalmente riconosciuti come rappresentanti basali del taxon *H. heidelbergensis*. Anche la morfologia dell'osso occipitale e della squama in particolare, nonostante



**Figura 3. 9** Possibile scenario circa l'evoluzione filogenetica di *H. heidelbergensis*. In sfumature di viola è rappresentata la distribuzione delle forme umane più arcaiche (*H. erectus*, *H. ergaster*, *H. antecessor*), in giallo la possibile area di origine di *H. heidelbergensis* intorno a 900/800 mila anni dal presente e in sfumature arancio la successiva diffusione del taxon intorno a 300 mila anni fa. I disegni si riferiscono ai reperti di Ceprano (a sinistra), Atapuerca SH 5 (al centro in alto), Kabwe 1 (al centro in basso) e Dali. Da Manzi e Di Vincenzo 2011.

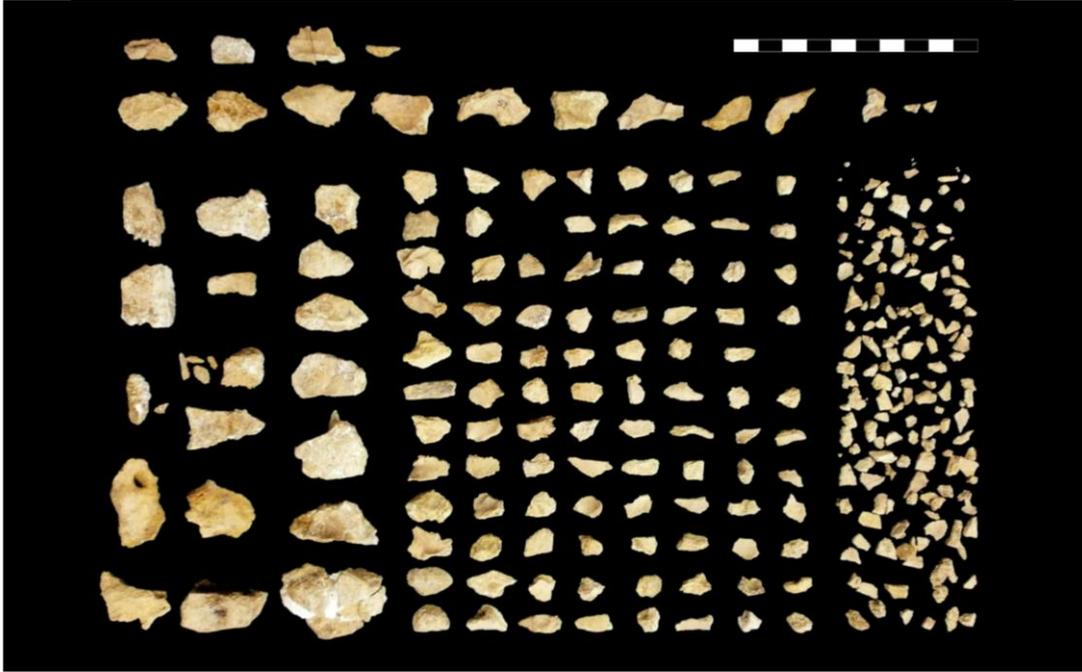
la forte angolatura e la coincidenza tra inion e opistocranion, presenta delle similitudini architettoniche nella conformazione del toro e nelle modalità con cui questo prende contatto con la cresta occipitale esterna con i reperti dalla morfologia occipitale particolarmente plesiomorfa come Petralona (Grecia) e per quanto è possibile apprezzare, con l'occipitale frammentario di Bilzingsleben (Bilzingsleben A1 e Bilzingsleben A2) (Germania), il primo riconosciuto come appartenente a *H. heidelbergensis* (Rightmire, 1998) il secondo interpretato in maniera più problematica (Mania, D. & E. Vlcek, 1987; Mania et al., 1995).

La recente scoperta in Africa rispettivamente in Etiopia e in Somalia, dei resti craniali di Daka (Asfaw et al., 2002) e Buia (Abbate et al., 1998; Macchiarelli et al., 2004) entrambi riferibili a un orizzonte cronologico di circa 1 Ma e alla variabilità di *H. ergaster* ma con caratteri di forte "progressività" nella morfologia cranica, ha enormemente ampliato le conoscenze relative a un passaggio cruciale dell'evoluzione umana che forse in corrispondenza del brusco cambiamento climatico associato al MIS 16 ha visto l'emergere (probabilmente proprio in Africa e probabilmente da popolazioni tarde di *H. ergaster*) e il diffondersi nella stessa Africa e in Eurasia, di *H. heidelbergensis* (fig. 3. 9).

In quest'ottica il calvario di Ceprano è meglio interpretabile da un punto di vista filogenetico, come un rappresentante basale, affine alle forme di Bodo, Petralona e Arago ma con maggiori tratti di plesiomorfia, della specie *H. heidelbergensis*, "sopravvissuto" fino in tempi relativamente recenti, in un area rifugiale rispetto le glaciazioni quaternarie e isolata rispetto alle principali rotte di diffusione umana nel continente europeo, in accordo con l'interpretazione fornita da Manzi (2011) e da Manzi e Di Vincenzo (2011).

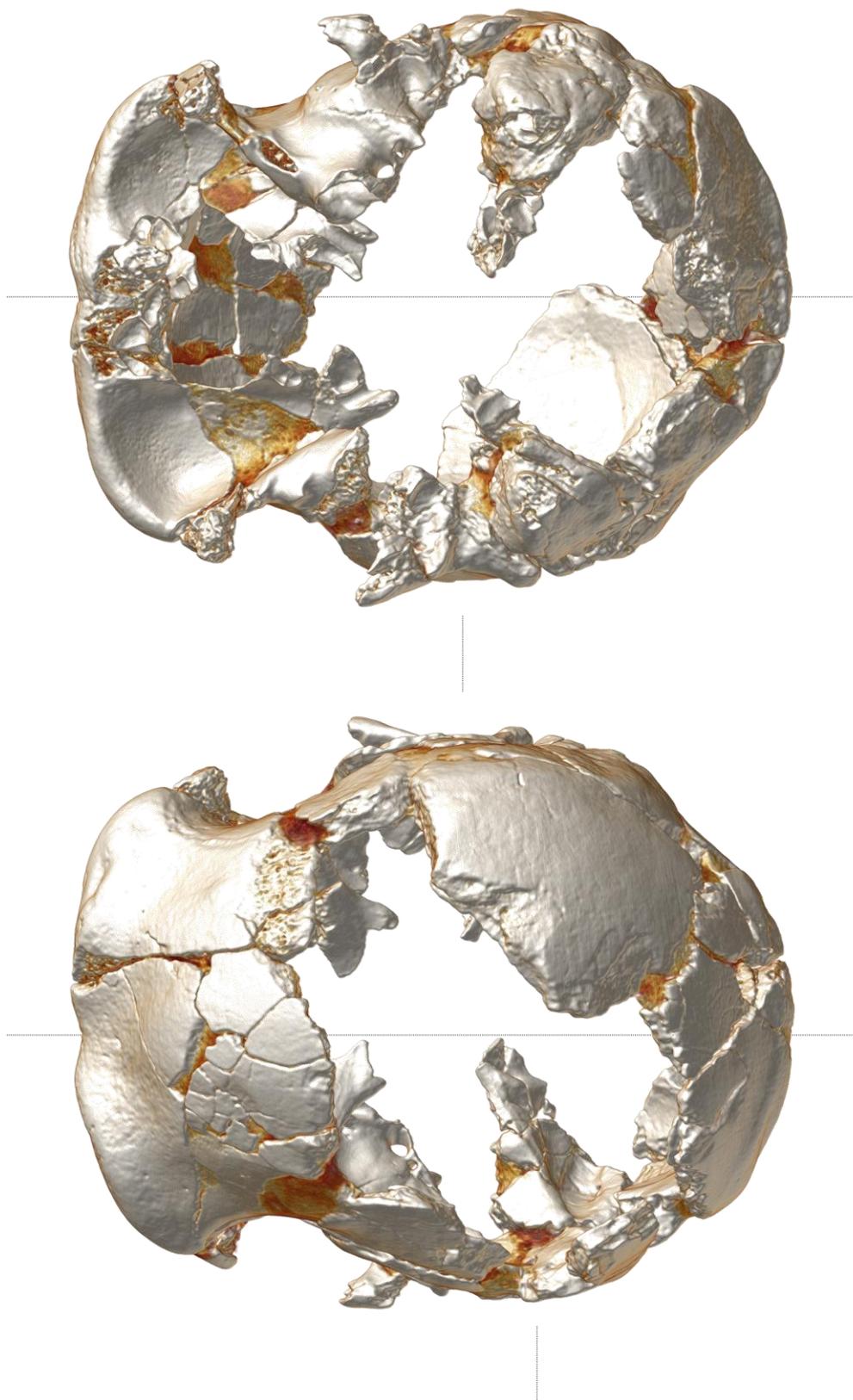
3.1.3 CAUSE DELLE DEFORMAZIONI – Il calvario di Ceprano nella sua condizione attuale risulta sicuramente deformato rispetto alla morfologia originaria, oltre ovviamente frammentato e fortemente danneggiato. Ci sono almeno quattro possibili cause recenti e antiche di danneggiamento e di deformazione in vita e post-mortem, che possono dare conto della morfologia travisata del calvario di Ceprano come si presenta attualmente. Esse non sono mutualmente escludentisi ma al contrario, hanno probabilmente concorso a produrre effetti addittivi solo in parte discriminabili tra loro. La causa sicuramente più importante di danneggiamento riguarda le modalità stesse della messa in luce del reperto. La scoperta del calvario di Ceprano infatti, non è avvenuta nel contesto di uno scavo controllato ma in occasione di una ricognizione archeologica occasionale da parte del Prof. Italo Bidittu presso il cantiere di scavo dell'asse stradale Pofi-Ceprano. Qui, l'azione di sbancamento operata da una scavatrice meccanica di un piccolo rilievo argilloso posto sul tracciato viario, aveva portato in superficie i livelli sedimentari Pleistocenici liberando il cranio, causandone al contempo la frantumazione per contatto diretto o indiretto e forse la completa distruzione di alcune porzioni. Il successivo recupero avvenuto in più giorni dei frammenti cranici dalla risulta di terreno e dallo stesso strato esposto, ha consentito di ricomporre parte della volta e della base, mentre nessun elemento facciale o dentario è stato rinvenuto. La figura 3.10 rende conto dell'estremo stato di danneggiamento riportato dal calvario a seguito delle modalità del rinvenimento.

Data l'estrema frammentarietà degli elementi recuperati, non è stata possibile una ricollocazione completa, inoltre la sequenza delle diverse ricostruzioni succedutesi (§ 3.1), se da un lato dimostra l'estrema difficoltà e la perizia che ha

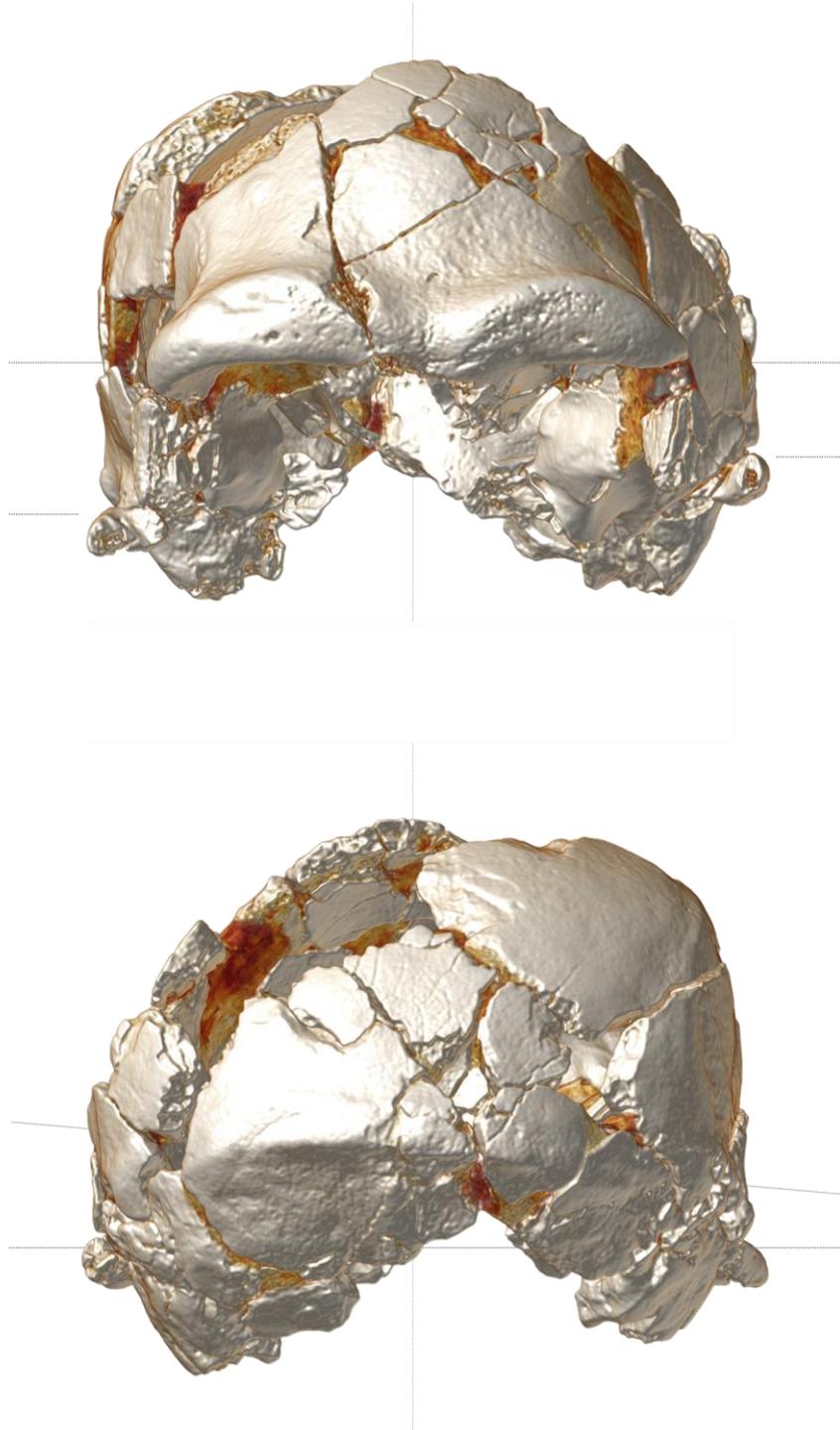


**Figura 3. 10** Frammenti cranici del calvario di Ceprano che non è stato possibile ricollocare in posizione anatomica (circa 200), alcuni si caratterizzano per dimensioni ridottissime. Scala in cm.

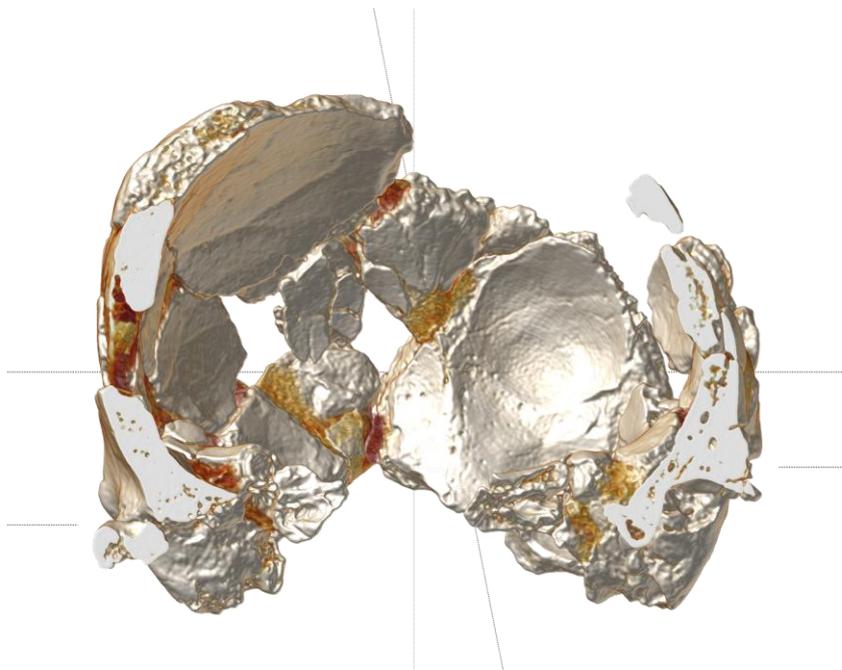
richiesto il lavoro di ricomposizione, dall'altro depone a favore della presenza di "errori" di malposizionamento dovuti al fraintendimento di una anatomia tanto frammentaria. Una causa di deformazione della morfologia cranica, questa volta *in antiquo* è rappresentata da possibili fattori paleopatologici e traumatici che possono aver causato la forte asimmetria tra il lato sinistro e il destro che si osserva in norma posteriore e superiore nell'orientamento dei parietali. Perquanto il calvario mostri segni di patologie scheletriche (in particolare una malformazione congenita a livello del recesso laterale del seno sfenoideo) e di un trauma da contatto all'altezza dell'arco sopraciliare destro (Ascenzi et al., 1997) è estremamente improbabile che esse possano essere la causa diretta o indiretta della forte asimmetria. La condizione deformata che riguarda principalmente le porzioni parietali, temporali e occipitali della volta rispetto al frontale che invece appare essere esente da deformazioni deve pertanto trovare una diversa giustificazione. La deformazione riguarda la porzione medio posteriore del cranio e in particolare, oltre al diverso orientamento dei parietali si assiste alla inclinazione di circa 10-11° dell'intero complesso della squama, evidenziabile dall'orientamento del toro occipitale trasverso, rispetto il piano di simmetria passante per il frontale (figg. 3. 11 – 3. 13).



**Figura 3. 11** Vista superiore (in alto) e inferiore (in basso) del calvario di Ceprano da rese tri-dimensionali di immagini CT. Si nota il maggior grado di frammentazione della volta sul lato sinistro e la asimmetria dei parietali che fa sì che i punti bilaterali di massima ampiezza del cranio (euryon) risultano distanziati antero-posteriormente e a diversa distanza dall'asse di simmetria.



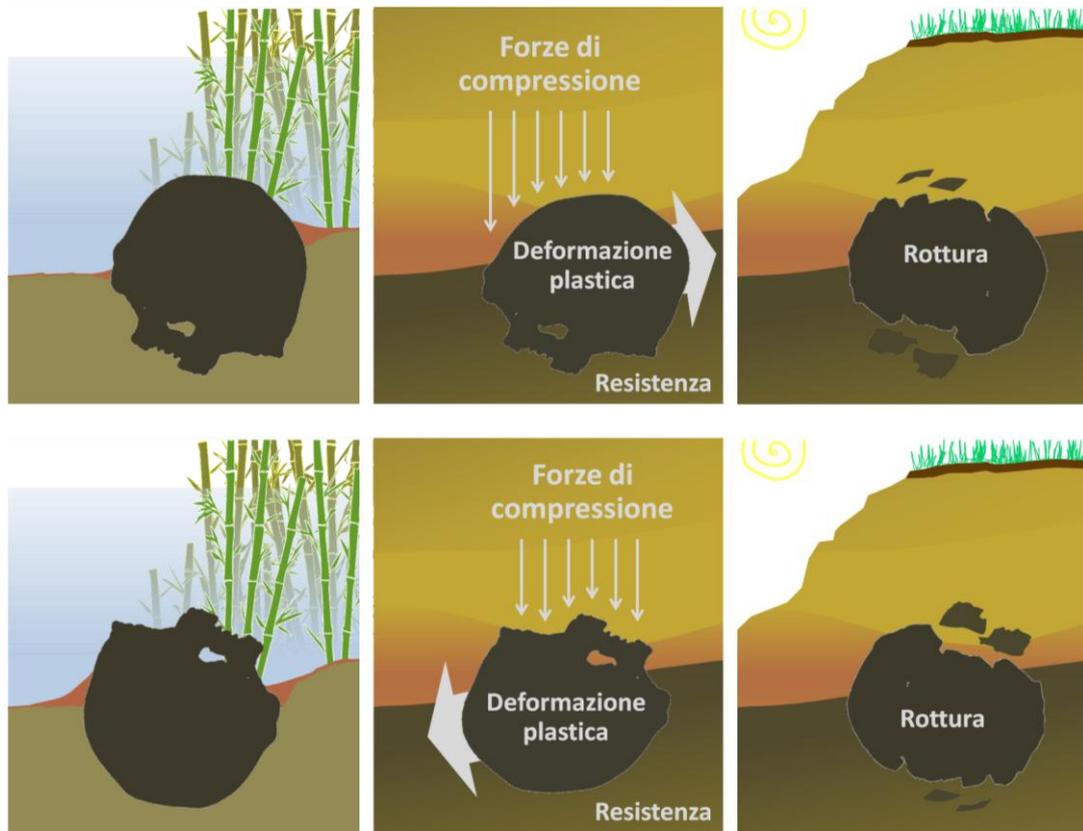
**Figura 3. 12** Vista anteriore (in alto) e posteriore (in basso), si nota come rispetto al frontale il diverso orientamento dei parietali sui due lati rispetto all'asse di simmetria del frontale. Il profilo sinistro (nonostante le porzioni mancanti) appare collassato (appiattito) e schiacciato medialmente, mentre il profilo destro del parietale (più conservato) appare verticalizzato e angolato lateralmente. Si nota anche la rotazione di tutto il complesso cranico posteriore evidenziato dallo sfasamento infero-superiore a livello delle radici delle arcate zigomatiche (in alto) e dall'orientamento fortemente inclinato del toro occipitale trasverso (in basso).



**Figura 3. 13** E' possibile apprezzare la rotazione dell'occipitale da una sezione coronale del calvario orientato come in figura 3. 12. Con riferimento all'eminenza crociata e al piano di simmetria della squama si vede come questa sia ruotata in senso anti-orario di circa 10° rispetto al piano di simmetria passante per il frontale.

La causa di tale deformazione è da ricercarsi nelle ingenti pressioni esercitate dai pacchi di sedimenti sovrastanti il reperto nel momento della sua progressiva sepoltura e fossilizzazione, quindi a partire dalle fasi successive alla morte dell'individuo. In particolare durante il processo di fossilizzazione probabilmente durante le fasi ancora iniziali, con l'osso non o non completamente mineralizzato, il cranio è stato sottoposto da una forte pressione sul lato sinistro a livello del parietale che ha prodotto una deformazione prima plastica e quindi, superato una certa soglia critica di carico, clastica (Raffi & Serpagli, 1998).

E' quindi probabile che il danneggiamento e il depauperamento di materiale osseo del lato sinistro sia una conseguenza tafonomica e non sia dovuta all'opera di disarticolazione dell'escavatrice, in quanto i bordi di alcune porzioni fratturate in quest'area appaiono consumate e "antiche". Non è chiaro se anche la mancanza delle porzioni facciali sia dovuta ai vari eventi che hanno preceduto e seguito la fossilizzazione o siano imputabili all'azione umana.



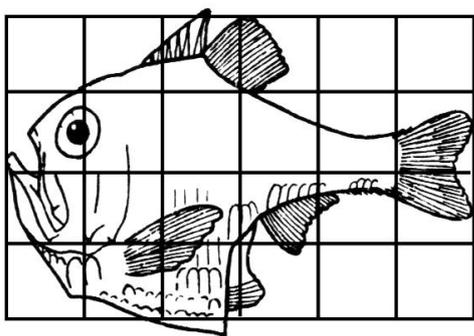
**Figura 3. 14** Modello semplificato dei possibili eventi tafonomici che hanno portato all’alterazione della morfologia del calvario di Ceprano in base a due diverse ipotesi di giacitura del cranio nel sedimento (spiegazione nel testo).

La natura tafonomia della deformazione del calvario era già stata riconosciuta al momento della prima ricostruzione mentre divergenti sono le interpretazioni sull’estensione di tale deformazione. Mallegni e colleghi (2003) hanno sostenuto che la deformazione è limitata al solo lato sinistro mentre il destro sarebbe conforme alla morfologia originaria. In base a tale assunto Mallegni (2011) ha presentato una ricostruzione bidimensionale del profilo della volta in norma posteriore attraverso *mirroring* fotografico. Bruner e Manzi (2005) utilizzando una più sofisticata tecnica ricostruttiva in 2D del profilo di consenso dei parietali tramite *Thin Plate Spline* (TPS), hanno dimostrato che la deformazione è bilaterale e complementare in accordo a quanto già sostenuto da Manzi (2004). Quindi la pressione esercitata sul lato sinistro si è trasmessa al lato destro causandone la “traslazione” uniforme in direzione opposta. In figura 3. 14 sono riportati due possibili scenari in accordo con tale interpretazione.

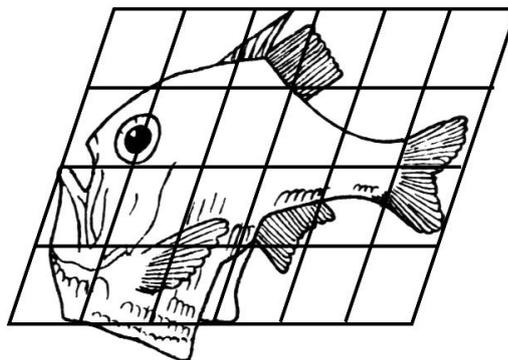
### 3.2. Restauro digitale tridimensionale del calvario di Ceprano.

3.2.1 OPERAZIONI PRELIMINARI E VALIDAZIONE DEL METODO– La procedura adottata da Bruner e Manzi (2005) è stata utilizzata come standard per dimostrare che la deformazione subita dal calvario di Ceprano è di tipo *uniforme* o *affine* cioè dovuta alla traslazione di tutti i punti presenti sulla superficie rispetto al loro piano di giacitura originario. Ciò significa che la pressione esercitata sul parietale sinistro ha causato su questo lato lo schiacciamento del profilo della volta medialmente e sul lato conto laterale (il destro) ha prodotto uno spostamento in direzione equivalente ed opposta senza che nel complesso il calvario subisse una distorsione (che invece equivale ad una trasformazione non-affine). In figura 3. 15 sono visualizzati gli effetti di una trasformazione affine sulla base delle celebri griglie di trasformazione ideate da D'Arcy Wentworth Thompson nella sua pionieristica opera *On Growth and Form* (1917).

In questo modo poiché i vettori della trasformazione si mantengono tra loro in una condizione di parallelismo, è possibile “revertire” il procedimento di distorsione facendo riacquisire all’oggetto la sua forma originaria, utilizzando per così dire l’informazione di posizione decomposta nei due lati tra loro complementari. Se la trasformazione fosse non-uniforme, quell’informazione sarebbe persa (o resa impossibile da decifrare) e l’operazione di trasformazione inversa risulterebbe o impossibile o improntata ad una grande aleatorietà.



*Argyropelecus*



*Sternoptyx*

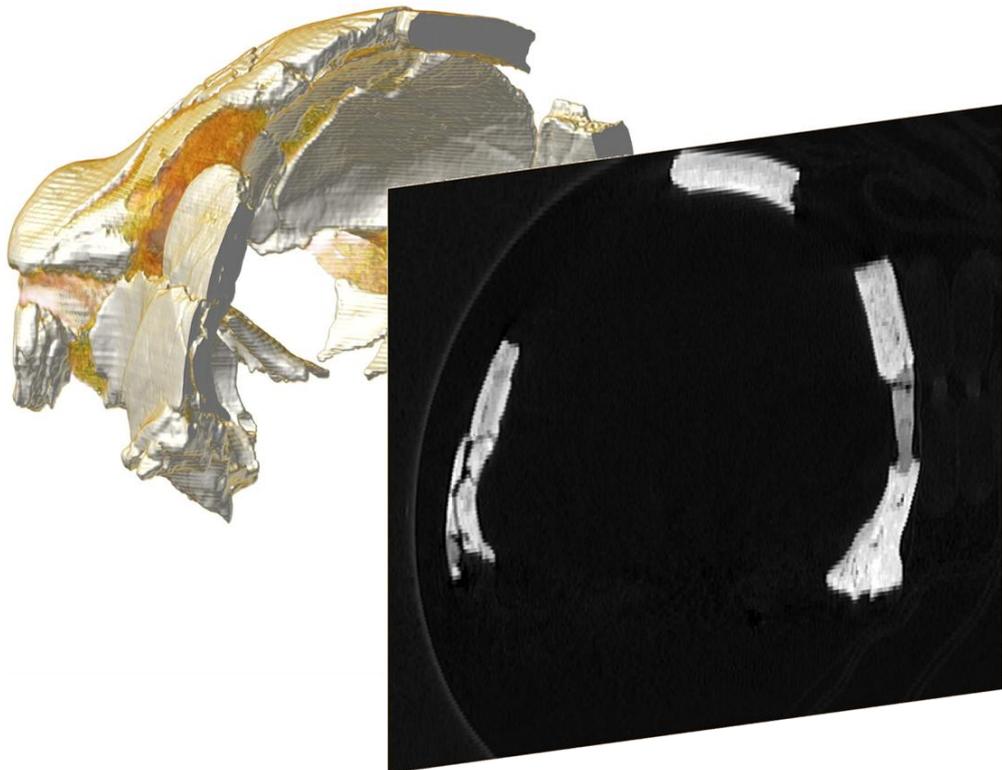
**Figura 3. 15** Nella trasformazione affine (o uniforme) tutti i punti di un’immagine vengono traslati di una quantità uniforme e nelle griglie di deformazione le linee parallele si mantengono tali anche dopo la trasformazione (da D’Arcy Thompson, 1917).

Dalla funzione accoppiata di spline (mostrata solo per la direzione della trasformazione lungo l'asse x)

$$f_x(X,Y) = \underbrace{A_{x1} + A_{xx}X + A_{xy}Y}_{\text{Componente affine}} + \underbrace{\sum_{i=1}^k W_{xi} U(X - X_i, Y - Y_i)}_{\text{Componente nonaffine}}$$

dove A descrive la deformazione affine (vedi Zelditch et al., 2004 per la spiegazione di tutti i termini), è possibile eliminare completamente la componente non-affine e trattare la trasformazione come uno spostamento traslazionale.

Per dimostrare la validità di tale assunto ci si deve accertare che il valore della così detta *Bending energy* (BE) cioè dell'energia di piegamento che è una misura della trasformazione non-affine nella funzione di *spline* equivalga a zero o sia molto prossima allo zero e che lo sia per entrambi i lati che hanno subito la trasformazione. Per calcolare il valore della BE è stata selezionata una sezione lungo l'asse coronale del calvario (fig. 3. 16) in cui fosse conservata una



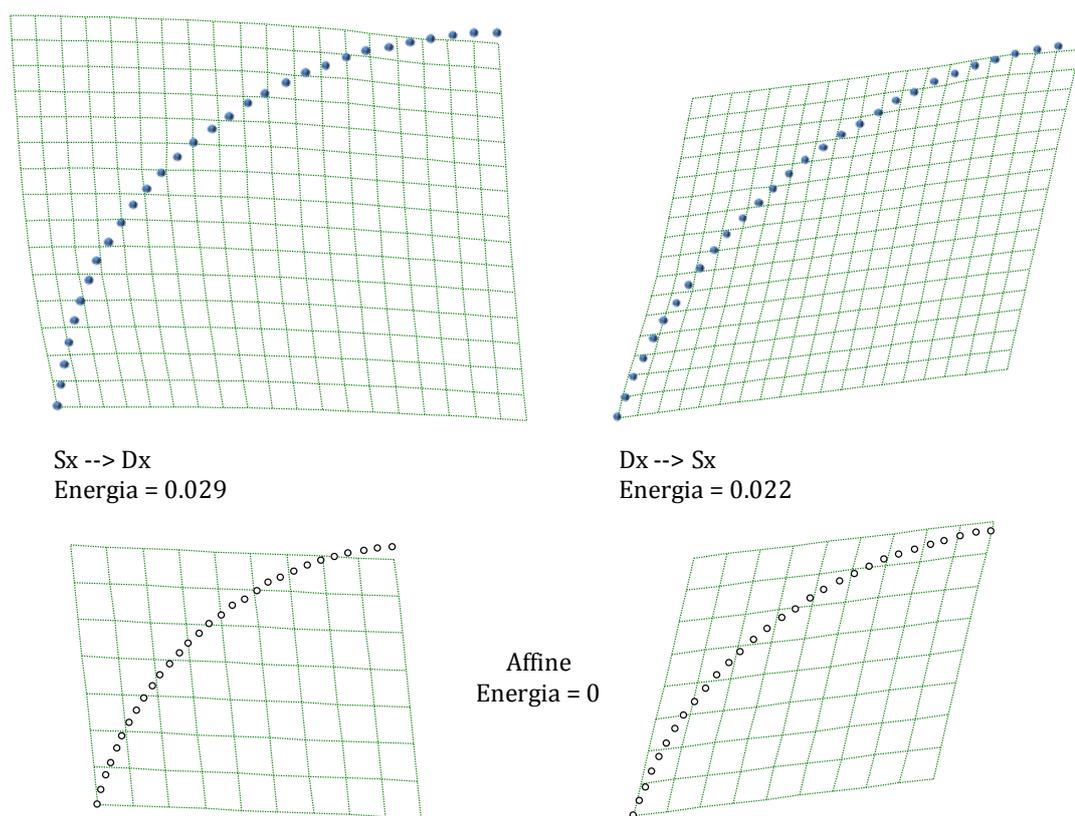
**Figura 3. 16** Sezione coronale utilizzata per la misura della *Bending Energy*.

buona percentuale del profilo della volta, in maniera simile a quanto operato da Bruner e Manzi (2005). Questa sezione corrisponde di fatto ad una singola slice, con procedura digitale automatizzata è stata individuata la curva di raccordo tra le porzioni mancanti avente il miglior rapporto curvatura/distanza in termini di ortodromia, quindi il profilo della volta è stato diviso nelle componenti destra e sinistra rispetto al piano sagittale (stimato) e il profilo della volta di ogni metà è stato suddiviso in 30 landmarks equispaziati con procedura automatizzata tramite TpsDig 2 (Rohlf, 2006a) (fig. 3. 17). Successivamente la configurazione del profilo destro è stata rispecchiata per renderla confrontabile con il sinistro e le due configurazioni sono state sovrapposte attraverso il procedimento di *superimposizione generalizzata di Procruste* (GPS) (Bookstein, 1991) che opera una rotazione di tutte le configurazioni secondo i minimi quadrati e le sovrappone scalandole ad una taglia unitaria. Quindi le due configurazioni antimere sono state confrontate tra loro e il valore della BE associato ad ogni trasformazione (lato sinistro su destro e lato destro su sinistro) è stato registrato, i risultati sono riportati in fig. 3.18.

Il risultato dimostra che la Bending Energy associata alle trasformazioni reciproche è assolutamente prossima allo zero con valori estremamente simili



**Figura 3. 17** Configurazioni di landmarks equispaziati per il lato destro e sinistro (appaiati).



**Figura 3. 18** Valori registrati di BE per la trasformazione del lato sinistro sul destro (in alto a sinistra) e del lato destro sul sinistro (in alto a destra). In basso è mostrato l'aspetto delle rispettive griglie di trasformazione e delle curve di profilo nel caso le deformazioni operate fossero completamente affini ( $BE = 0$ ) come si può notare la differenza con il caso reale è assolutamente minima e trascurabile.

tra loro con differenze registrate solo alla terza cifra decimale (0,029 e 0,022). Questo risultato dimostra che il tipo di deformazione subita da ciascun lato è conforme alla trasformazione traslazionale di tipo affine (valori di BE praticamente nulli) e soprattutto che la stessa deformazione che ha agito sul lato sinistro ha prodotto effetti di pari grado ma di direzione opposta sul lato destro deformandolo.

In questo modo si è avuta una indicazione di massima che la deformazione registrata dalle porzioni medio-posteriori del calvario di Ceprano è di tipo lineare (traslazione) e pertanto recuperabile attraverso tecniche di GMM.

Si è quindi proceduto alla simmetrizzazione (retrodeformazione) digitale del reperto in un ambiente tridimensionale tramite software specifici.

3.2.2 *SIMMETRIZZAZIONE DEL CALVARIO DI CEPRANO TRAMITE GMM* – Negli ultimi anni, con l'avanzare delle tecnologie informatiche applicate allo studio della variabilità biologica e con il diffondersi di metodologie digitali riferibili alla così detta "antropologia virtuale" (*virtual anthropology*) (Weber & Bookstein, 2011) sono stati sviluppati e resi disponibili diversi protocolli applicativi per il restauro digitale di reperti fossili in termini di ricostruzione di parti mancanti e simmetrizzazione di campioni deformati, a partire da dati morfologici ottenuti tramite tomografia computerizzata (CT-scan) e con l'assistenza di supporti digitali per il rendering tridimensionale e la modellizzazione sterolitografica (e.g. Kalvin et al. 1995; Zollikofer et al., 1995, 2005; Ponce de Leòn & Zollikofer, 1999; 2001; Gunz, 2005; Bruner & Manzi, 2006; Ulhaas, 2007; Ponce de Leon, 2008; Gunz et al. 2009; Weaver & Hublin, 2009; Benazzi et al, 2011; Freidline et al., 2012).

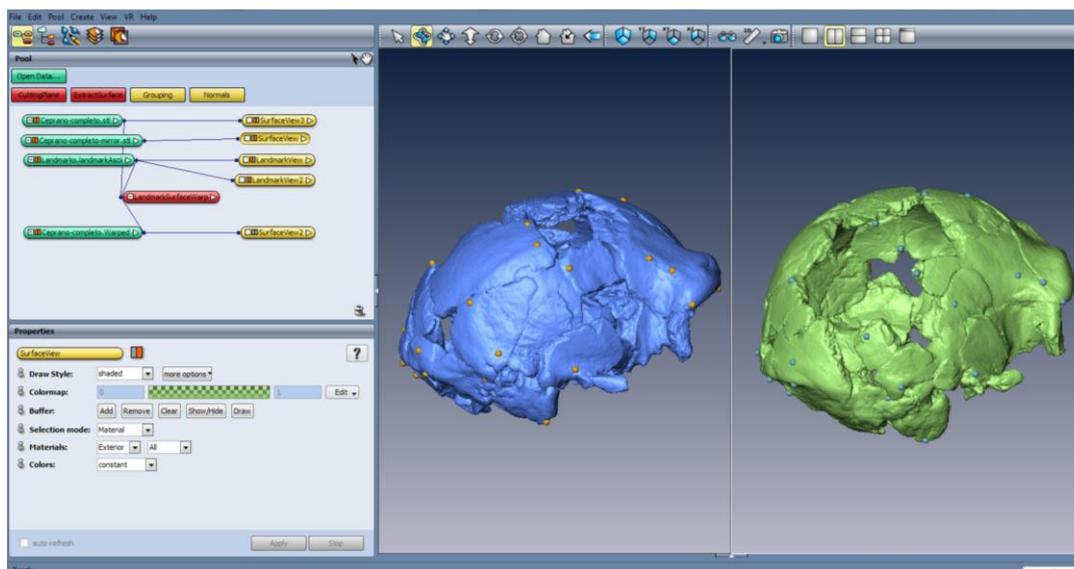
Nonostante la grande versatilità di tali protocolli e la loro applicabilità a una grande varietà di reperti fossili danneggiati e deformati, essi generalmente presuppongono per il raggiungimento di un risultato ottimale, la non concomitanza di deformazioni e lacune (parti mancanti) nello stesso individuo. Le metodologie digitali sviluppate per l'integrazione di parti mancanti tramite interpolazione di dati, basate su rispecchiamento (*mirroring*) lungo un piano definito, prevedono che le parti simmetriche da reintegrare siano preservate integre e non deformate almeno su di un lato; quelle che si basano su informazioni morfologiche ricavate da un campione di confronto, interpolazione geometrica tramite funzione di spline (Gunz et al., 2009) e interpolazione statistica tramite regressioni multivariate di coordinate geometriche basate sull'*Expectation Maximization Algorithm* (Weaver & Hublin, 2009) d'altro canto, prevedono la integrazione di porzioni scheletriche non particolarmente estese, in base al confronto con un campione di riferimento il più possibile omogeneo dal punto di vista morfologico con il reperto da restaurare. Le metodologie sviluppate per la simmetrizzazione digitale di reperti che hanno subito distorsioni plastiche infine, presuppongono la possibilità di eseguire un rispecchiamento (*mirroring*) e una interpolazione di consenso tra le porzioni rispecchiate (Gunz et al., 2009) che non presentino parti mancanti. Tutte queste pre-condizioni non sono soddisfatte nel caso del calvario di Ceprano che si presenta come un reperto dalla morfo-

logia “unica” non direttamente assimilabile a quella di *H. erectus* e/o *H. heidelbergensis*, e con la contemporanea presenza di estese porzioni mancanti proprio in corrispondenza delle aree (del lato sinistro) che hanno subito la maggiore deformazione plastica. Pertanto per procedere con la simmetrizzazione digitale del reperto di Ceprano si è dovuto applicare un procedimento differente da quelli descritti in letteratura, di rispecchiamento e interpolazione tramite funzione di spline, basato su morfometria geometrica (GMM) e tecniche di *computer-aided design* (CAD).

La superficie digitale del reperto di Ceprano è stata sottoposta a procedimento di *mirroring* da cui si è ricavata una copia del calvario con le stesse caratteristiche morfologiche dell'originale ma speculare ad essa. In questo modo si sono ottenuti due oggetti digitali chirali identici, sui quali sono stati posizionati due set formati da 41 landmarks ciascuno geometricamente omologhi (82 landmarks complessivi) (fig. 3. 19). Ogni landmark era quindi in relazione con un suo corrispettivo contro-laterale. I landmarks sono stati distribuiti sull'intera superficie degli oggetti tridimensionali e particolarmente nella regione medio-posteriore del cranio che risulta maggiormente deformata.

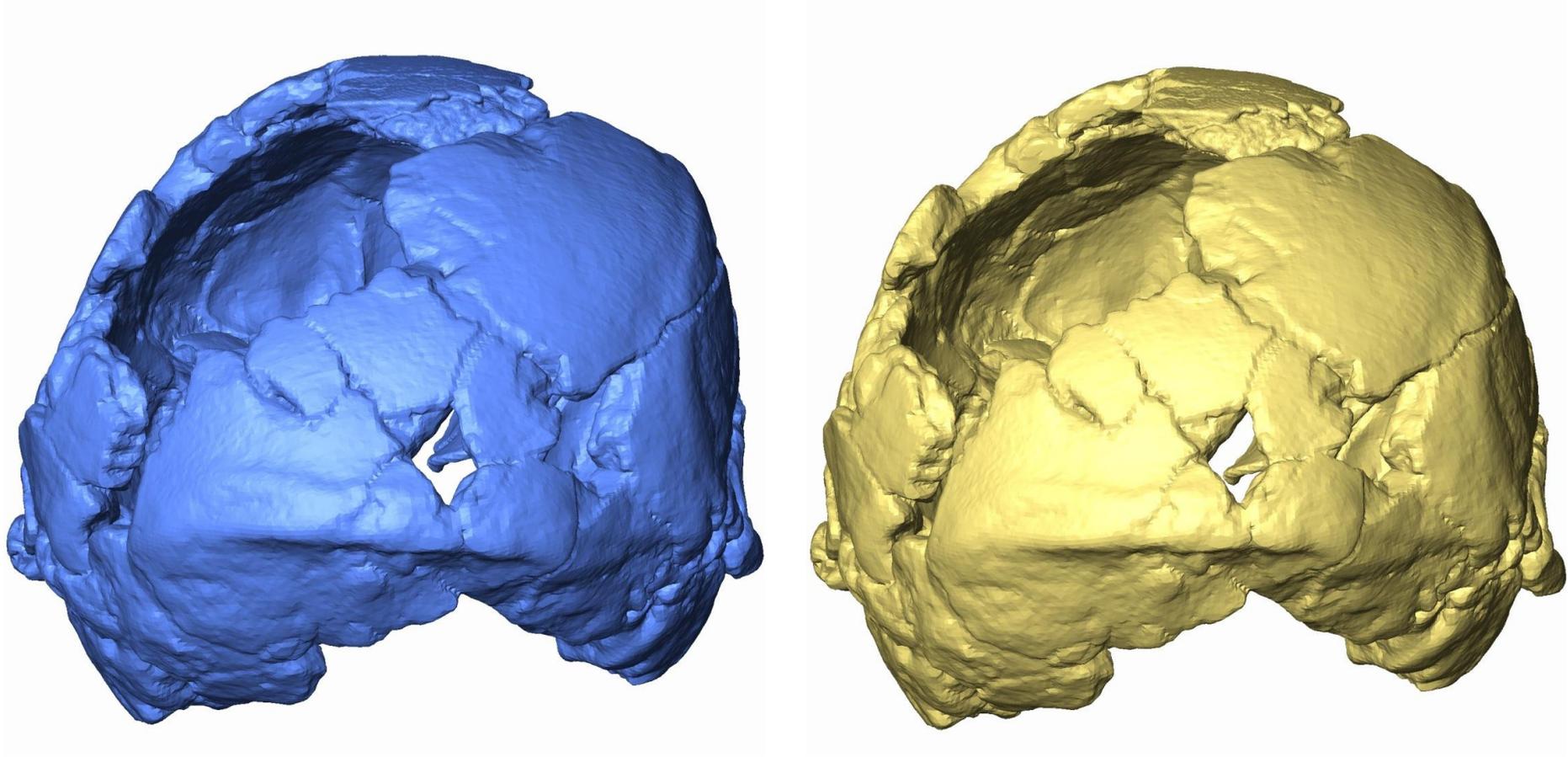
Per il posizionamento di due landmarks in corrispondenza delle porzioni mancanti dei parietali sul lato sinistro, per garantire la corretta simmetrizzazione anche nelle porzioni di cranio deficitarie contro-lateralmente, attraverso le funzioni CAD, precedentemente al mirroring è stata tracciata una impalcatura di curve dello spessore di un voxel, a raccordo delle porzioni mancanti usando la funzione di ottimizzazione automatica della curvatura in base al principio dell'ortodromia (miglior rapporto distanza/curvatura) rispetto l'andamento del profilo della volta, individuato a partire dalle porzioni preservate dei parietali.

Attraverso la funzione di warping tridimensionale con trasformazione di tipo affine e algoritmo di *Flow (scattered data interpolation)* con Beta value pari a 9.0 (<http://www.amira.com/documentation/manuals-and-release-notes.html>; Landmark Warp Module), il software ha generato una superficie di consenso tra i due oggetti corrispondente al recupero della morfologia originaria del calvario in base alla informazione di posizione decomposta nella componente sinistra e destra del cranio originale.

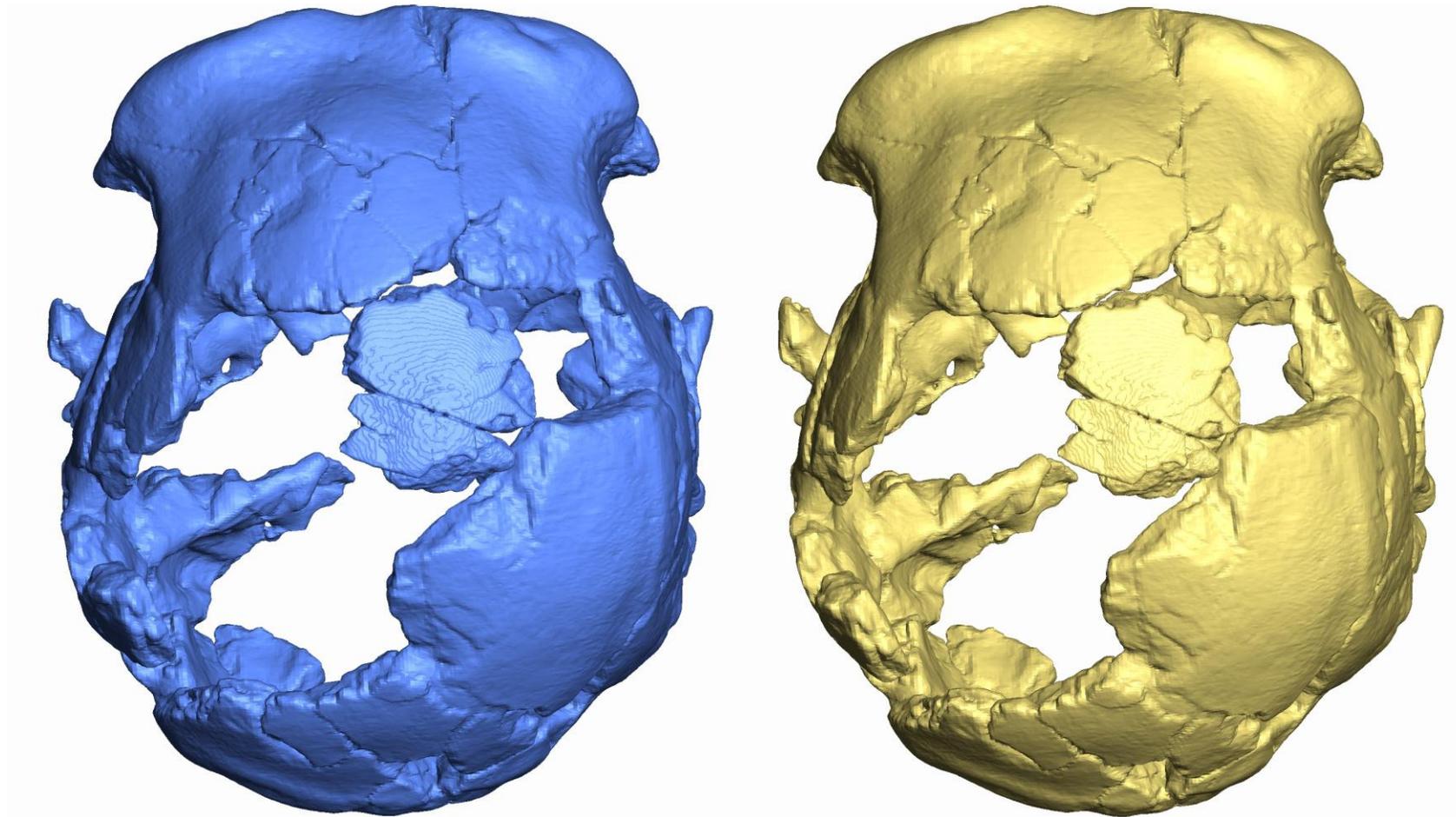


**Figura 3.19** Network e set di Landmarks utilizzati sui due crani chirali per il recupero della morfologia originaria del calvario di Ceprano

Nelle figure 3.20 e 3.21 sono riportati i confronti tra la morfologia attuale del calvario di Ceprano e quella ricavata a seguito del restauro digitale. Si nota in generale in “raddrizzamento” delle porzioni posteriori del cranio e in particolare della squama occipitale come evidenziato dall’allineamento tra il piano medio sagittale della squama e quello passante per il frontale e dall’andamento maggiormente rettilineo del toro occipitale trasverso che si allinea alle radici delle arcate zigomatiche. Anche i parietali sia sul lato sinistro che sul destro acquisiscono una curvatura più uniforme e il cranio in vista superiore acquista una maggiore dolicocefalia che lo allinea maggiormente alla morfologia delle forme medio pleistoceniche europee e africane. La massima ampiezza del cranio si posiziona superiormente alle creste sopramastoidee anche in questo caso avvicinando maggiormente il reperto di ceprano alla variabilità di *H. heidelbergensis*. Il cranio così restaurato può essere utilizzato per analisi di morfometria geometrica e analisi metriche per la comparazione con le altre forme umane del Pleistocene.



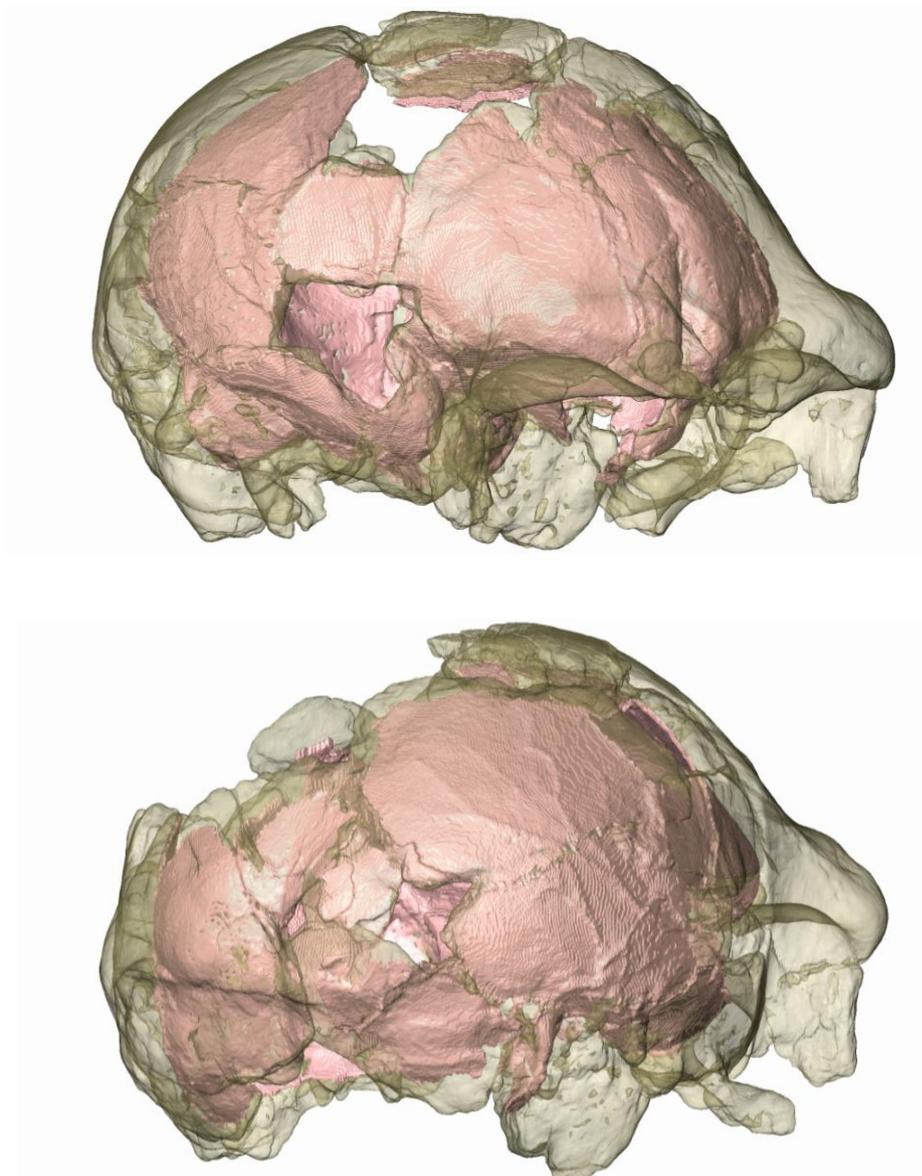
**Figura 3. 20** Confronto tra la morfologia originale di Ceprano (a sinistra) e la morfologia restaurata digitalmente (a destra) in norma posteriore. Si nota in questa l'allineamento del toro occipitale trasverso rispetto le radici delle arcate zigomatiche e della squama dell'occipitale rispetto al piano medio sagittale passante per il frontale.



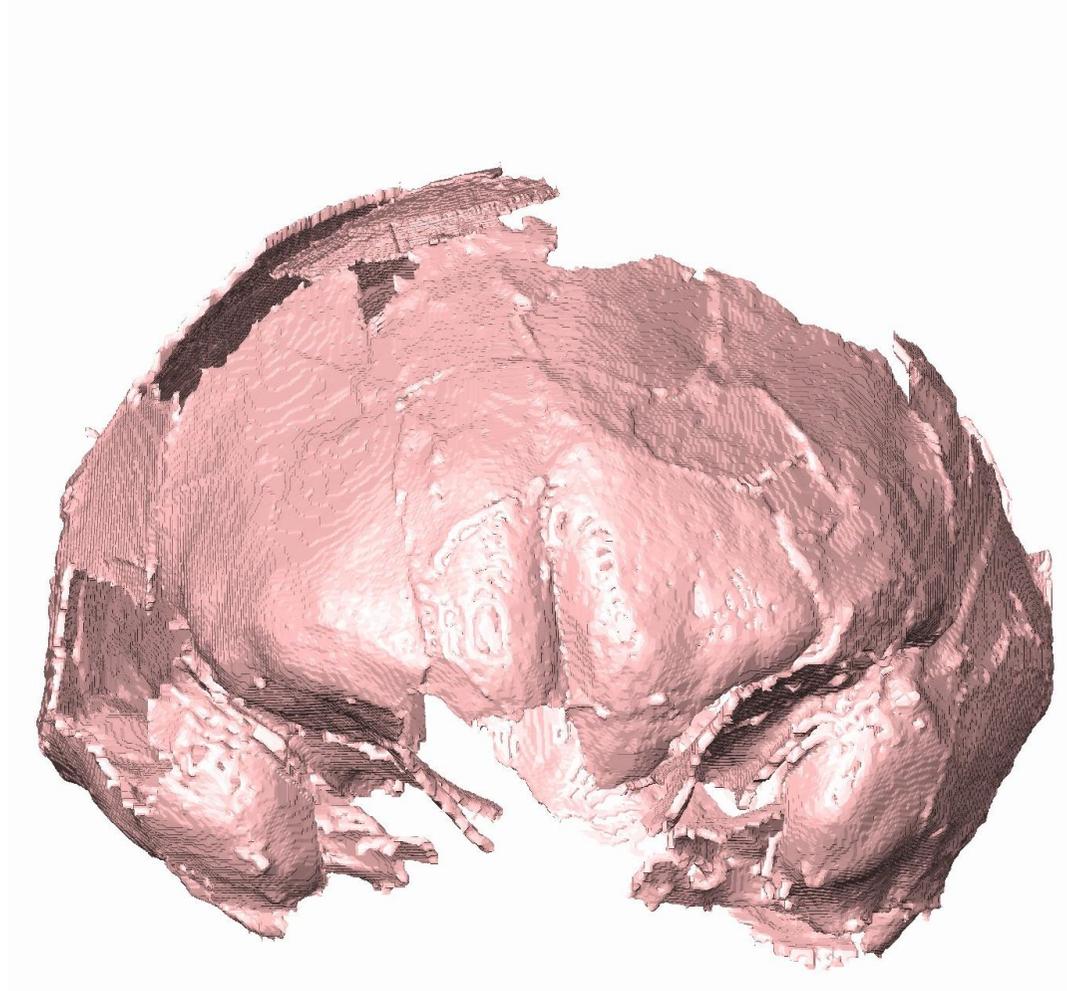
**Figura 3. 21** Confronto tra la morfologia originale di Ceperano (a sinistra) e la morfologia restaurata digitalmente (a destra) in norma superiore.

### 3.3. Realizzazione del calco endocranico virtuale.

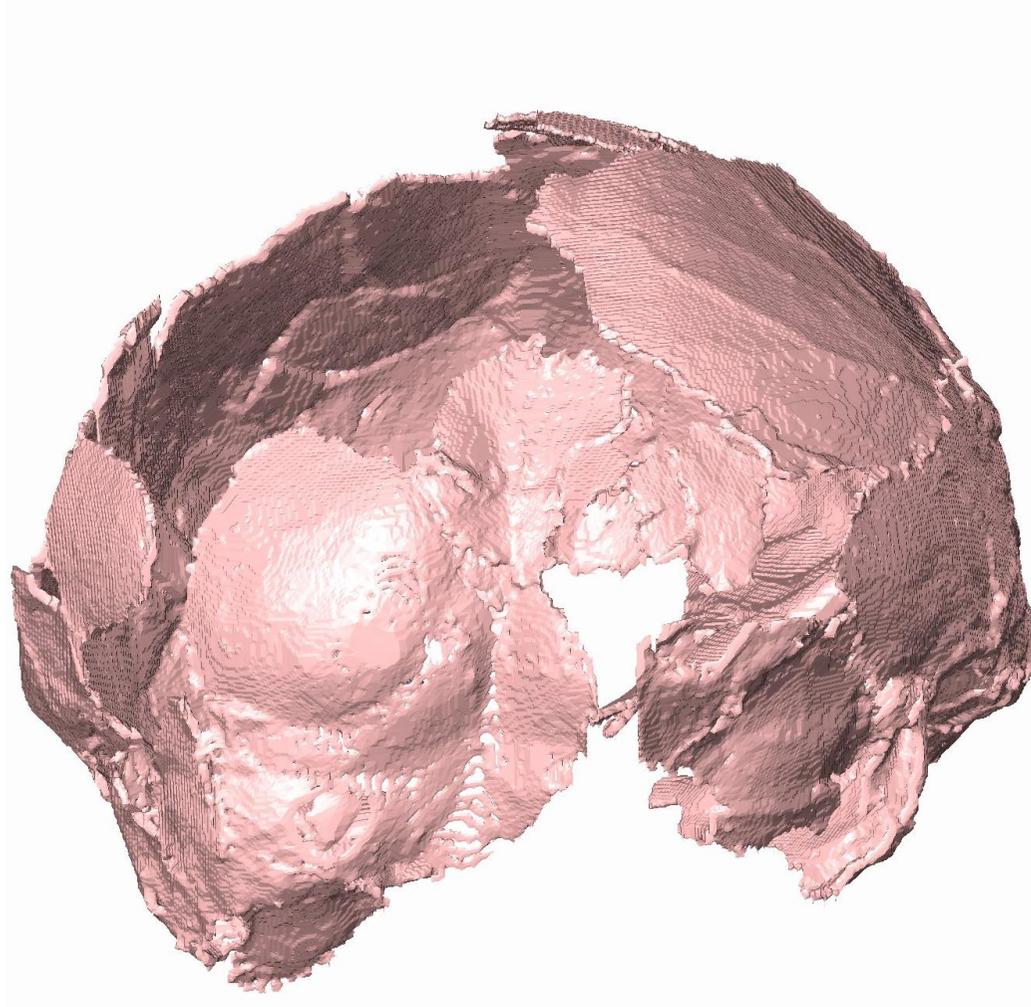
3.2.1 CALCO ENDOCRANICO VIRTUALE DEL CALVARIO DI CEPRANO – E' stato per la prima volta eseguito un calco endocranico virtuale del reperto relativo a tutte le superfici endocraniche preservate. Contestualmente al restauro digitale del calvario, il calco è stato sottoposto a procedimento di retro-deformazione. Tale risultato potrà essere utilmente impiegato in future indagini paleo-neurologiche ampliando notevolmente le nostre conoscenze circa l'anatomia di questo importante fossile. Il calco è illustrato nelle immagini da 3.22 a 3.



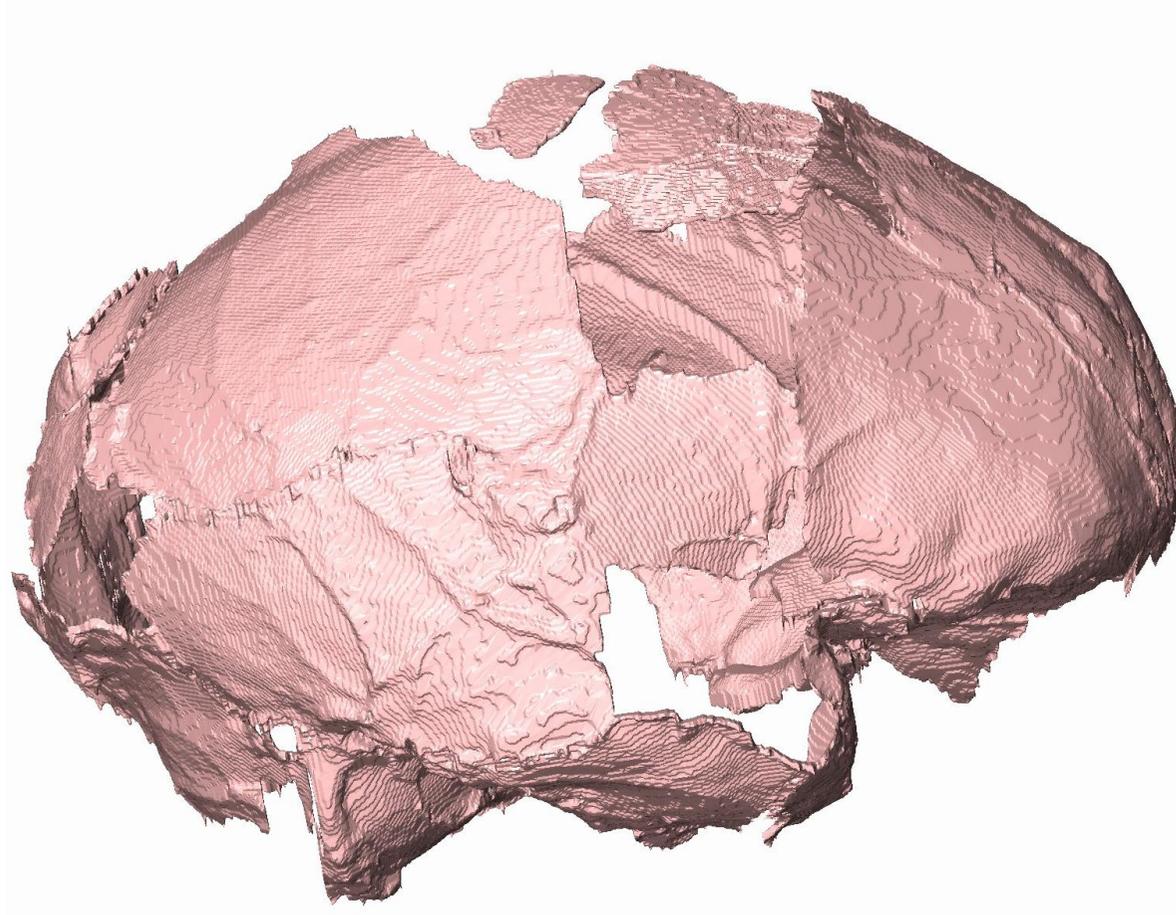
**Figura 3. 22** Calco endocranico all'interno del cranio in trasparenza. Norma di  $\frac{3}{4}$  anteriore (in alto) e posteriore (in basso)



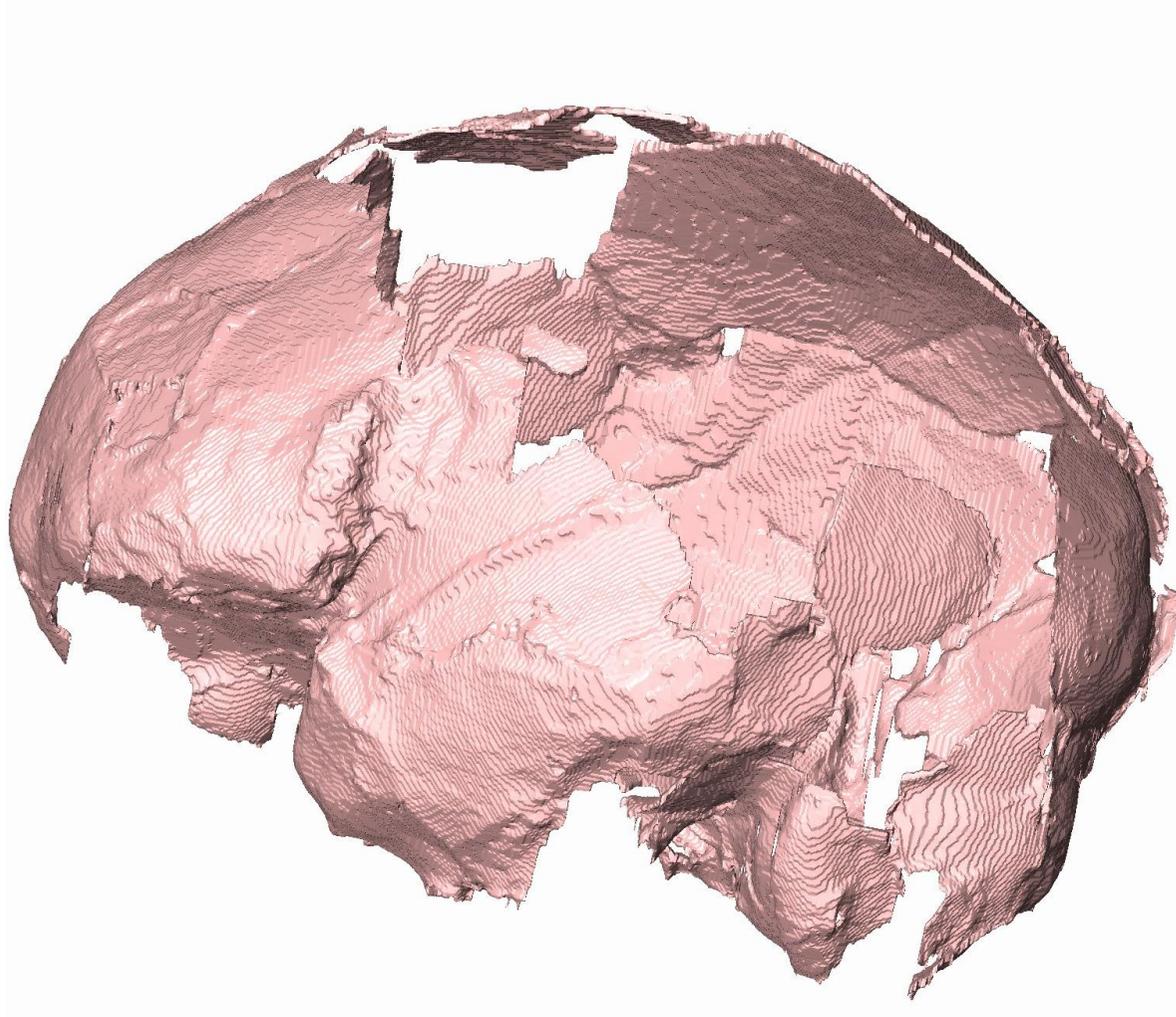
**Figura 3. 23** Calco endocranico virtuale di Ceprano in norma frontale



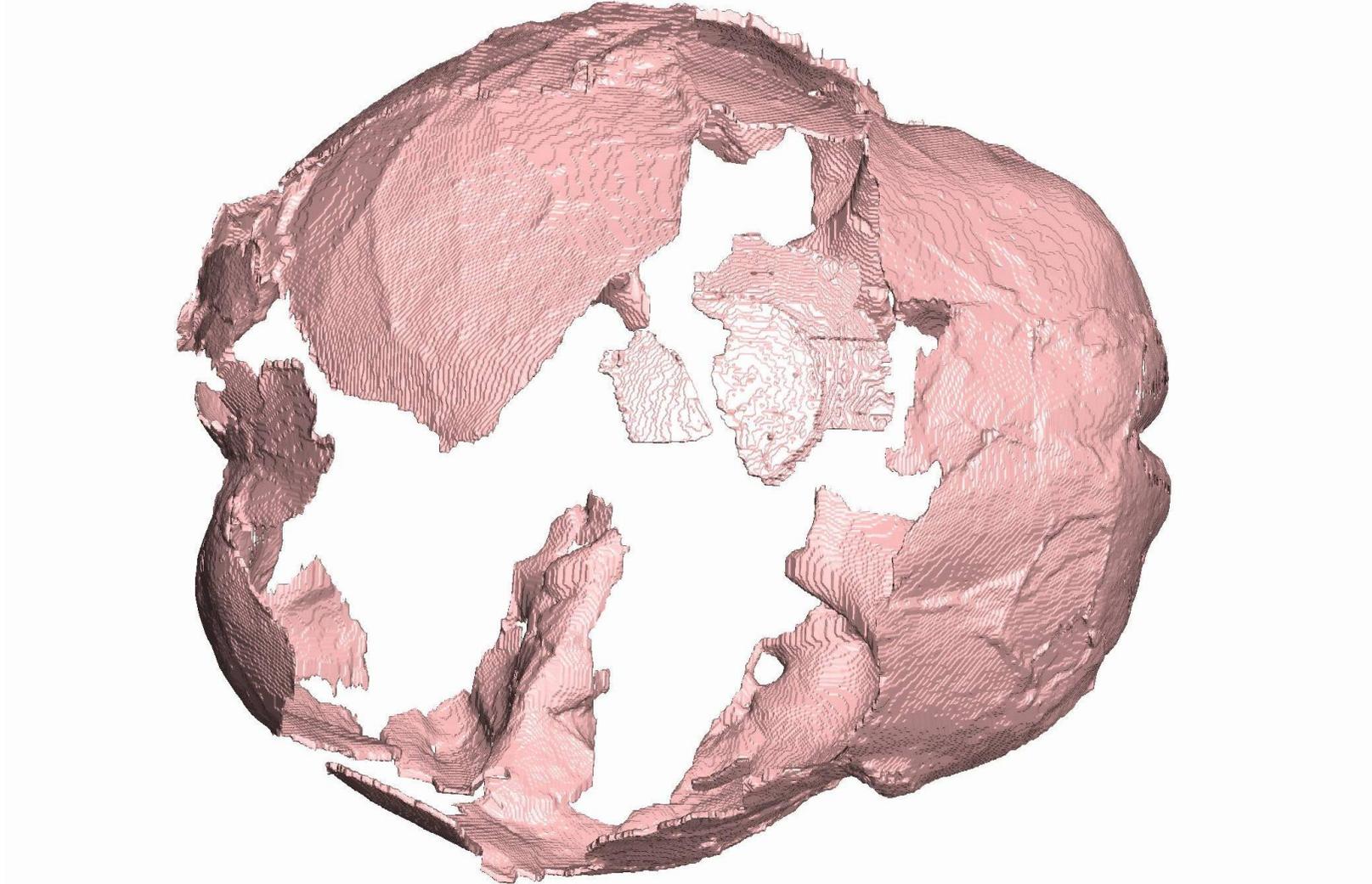
**Figura 3. 24** Calco endocranico virtuale di Ceprano in norma posteriore



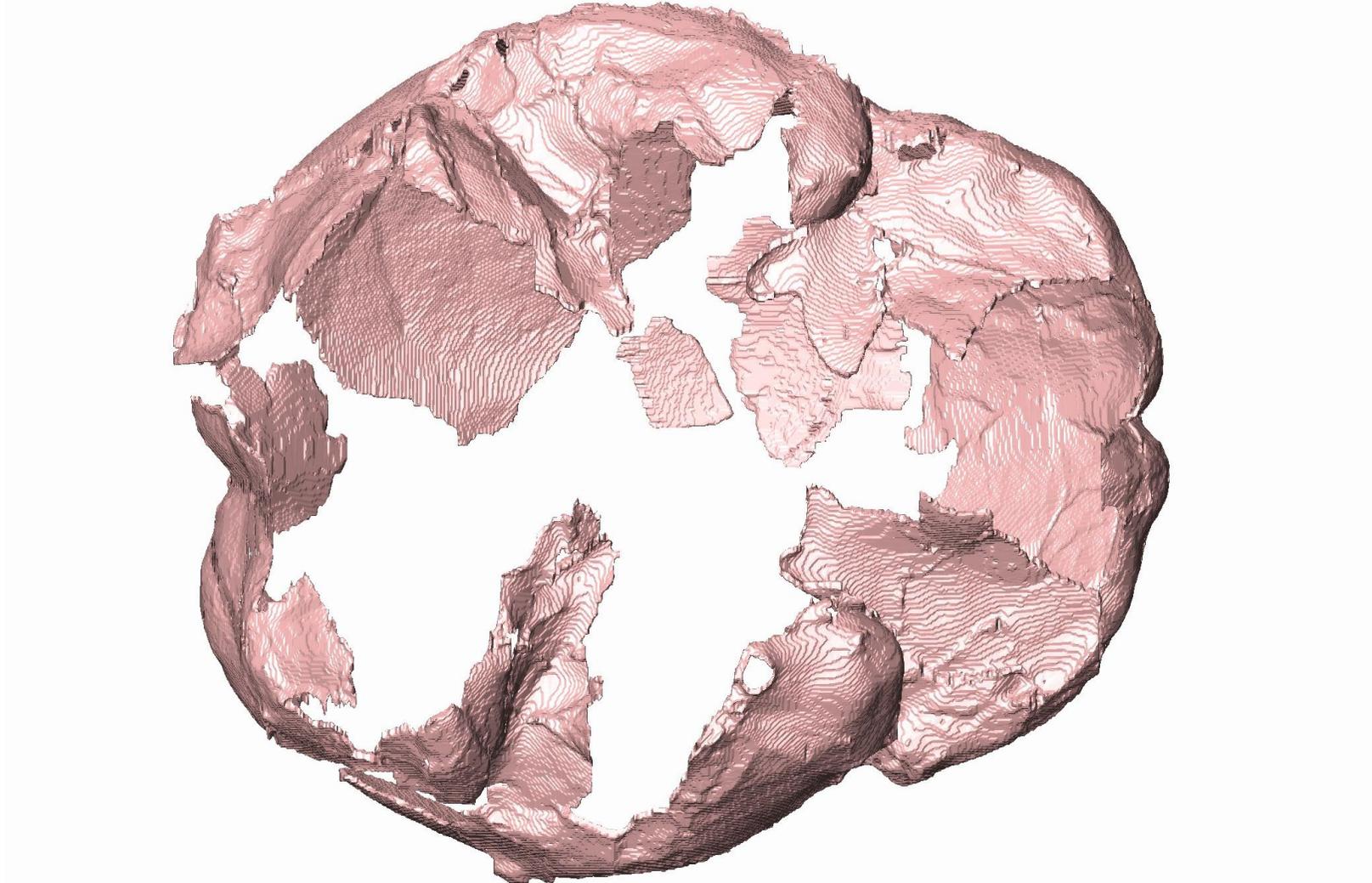
**Figura 3. 25** Calco endocranico virtuale di Ceprano in norma laterale destra



**Figura 3. 26** Calco endocranico virtuale di Ceprano in norma laterale sinistra



**Figura 3. 27** Calco endocranico virtuale di Ceprano in norma superiore



**Figura 3. 28** Calco endocranico virtuale di Ceprano in norma inferiore



---

## *Il progetto di ricerca*

### Scopo e giustificazione del lavoro

*“Fuggi da ciò che è foggato  
verso i regni indefiniti delle forme possibili”.*

Johann Wolfgang von Goethe, Faust

#### *4.1. Propedeutica euristica*

4.1.1 “IPOTESI ZERO” – Si è proceduto alla caratterizzazione di dettaglio della morfologia dell’osso occipitale (principalmente delle porzioni esocraniche della squama) nel genere *Homo* tramite tecniche di morfometria geometrica (GMM) e statistica multivariata. Sono state in tal modo individuate le principali “traiettorie” di variazione nella morfologia dell’occipitale e della regione postero-laterale della volta cranica all’interno di distinte linee evolutive che, a partire dalle prime forme umane (e.g. *Homo habilis*) comparse in Africa nel Pleistocene Inferiore, hanno portato alla comparsa di morfotipi (o specie) differenti; in particolare, *Homo neanderthalensis* in Europa, *Homo erectus* in Asia e *Homo sapiens* nella stessa Africa.

Scopo del lavoro è esplorare i pattern di variazione nella morfologia scheletrica della porzione posteriore del cranio in relazione allo sviluppo evolutivo del cervello (fenomeno dell’encefalizzazione) che ha caratterizzato il genere *Homo* durante l’intero corso del Pleistocene.

Per fare ciò le variabili forma (*shape*) ottenute tramite GMM sono state confrontate tramite statistica multivariata e correlate alla distribuzione e la frequenza dei caratteri-non metrici del cranio (in particolare quelli della regione medio-laterale e posteriore della volta ricavati per ciascun taxa dal calcolo

degli *Hypostotic scores*), considerati come espressione fenotipica di pattern differenziali di accrescimento evolutivo dell'encefalo, in relazione all'ipotesi dello "stress ontogenetico" (*ontogenetic stress*) come elaborata da Manzi e collaboratori (1996). Si è in pratica voluto esplorare in una prospettiva *evo-devo* gli aspetti dinamici sottesi a diverse espressioni fenotipiche che insistono nella regione occipitale e medio posteriore del cranio, sia in termini di variabili discrete (caratteri non-metrici) che di variabili geometriche in relazione a fenomeni accrescitivi ed evolutivi delle volumetrie cerebrali all'interno del genere *Homo*.

La variazione dei vettori di crescita dell'encefalo e la conseguente modificazione degli assetti architetturali e posturali del cranio sulla colonna vertebrale ha determinato una diversa distribuzione della muscolatura nucale in differenti specie umane. Per visualizzare ed interpretare il ruolo svolto dalle pressioni e sollecitazioni esercitate dalle masse muscolari della regione del collo in corrispondenza della superficie esocranica della squama nucale, in rapporto alle variazioni morfologiche osservate, uno studio comparativo tramite analisi degli elementi finiti (FEA), limitato ad un numero rappresentativo di reperti fossili è inoltre presentato.

---

## ***Materiali e metodi***

Morfometria geometrica (GMM); Caratteri non-metrici (Hypostotic scores); Analisi degli elementi finiti (FEA).

### *5.1. Morfometria geometrica*

*5.1.1 DATA-BASE E CAMPIONE UTILIZZATO* – Per le analisi morfologiche e morfometriche tramite *morfometria geometrica* (GMM) (Bookstein, 1991; Zelditch et al., 2004), è stato utilizzato un campione formato unicamente da reperti digitali in 3D. A tale scopo è stato costituito presso il laboratorio di paleoantropologia e bio-archeologia del Dipartimento di Biologia Ambientale della “Sapienza” Università di Roma, un apposito data-base di reperti appartenenti a varie specie di Hominoidea sia attuali che fossili istituito a partire da acquisizioni in formato digitale (CT-scan e Laser-scan) di materiali osteologici conservati presso il Museo di Antropologia “G. Sergi” della “Sapienza”. Tale data-base è stato ampliato attraverso acquisizioni da banche dati digitali, consorzi e altri enti fornitori rappresentati da istituzioni museali e universitarie di livello internazionale, tra cui: NESPOS/EVAN Digital Archive, Virtual Anthropology Digital Archive of Fossil Hominoids, Hull-York Medical School, Kenya National Museum. L'utilizzo dei materiali digitali per le finalità scientifiche previste dalla presente tesi, è pertanto regolamentato da accordi previamente pattuiti con ciascuno di tali enti fornitori.

Da tale data-base sono stati selezionati in base al grado di completezza, un totale di 80 reperti cranici in formato digitale in 3D (tabella 5.1). La tabella include nella prima colonna i vari reperti in base alla denominazione e alla sigla di accessione museale correnti. Di un reperto appartenente alla variabilità di *H. sapiens* non è stato possibile fornire una completa identificazione e per-

tanto è indicato con la notazione di *indeterminato*. La seconda colonna riporta per ciascun esemplare la classificazione prevalentemente accettata in letteratura (e.g. Wood & Richmond, 2000). La terza colonna si riferisce alla provenienza geografica del reperto originale. La quarta è una colonna cumulativa relativa all'età cronologica (indicativa) del reperto, espressa in milioni di anni, seguita nel caso vi sia incertezza in letteratura circa l'esatta datazione, da un punto interrogativo. In più, nella stessa colonna, è riportato lo stadio di sviluppo ontogenetico dell'individuo secondo la seguente notazione: (A) = individuo adulto; (SA) = sub-adulto; (J) = giovanile. Per il campione dei moderni è riportata in parentesi l'età anagrafica dell'individuo, quando nota. La quinta colonna riporta le modalità di acquisizione delle volumetrie digitali, da immagini ottenute da tomografia computerizzata CT (Ct-s) o da scansioni tramite laser scanner (Lr-s). La prima metodologia permette l'acquisizione ad alta risoluzione dell'anatomia sia esterna che interna del reperto (Weber & Bookstein, 2011), il secondo procedimento, che utilizza un fascio di luce coerente monocromatica (LASER), permette l'acquisizione della superficie visibile dell'oggetto tridimensionale con un grado di risoluzione che, nei dispositivi ad alta risoluzione (HD), è comparabile con quello delle moderne CT medicali (Friess, 2010) (fig. 5.1).

Tutte le scansioni laser sono state eseguite, dal compilatore della tesi, tramite Laser Scanner digitale HD modello Next Engine Desktop 3D, presso la sede del Museo di Antropologia "G. Sergi" su calchi di qualità museale ivi conservati. La sesta colonna indica per quali analisi morfometriche è stato utilizzato ciascun reperto: P = Analisi delle polilinee; 2D = Analisi di *Thin Plate Spline* (TPS) applicato alle polilinee; 3D = analisi di GMM in 3D tramite semi-landmarks.

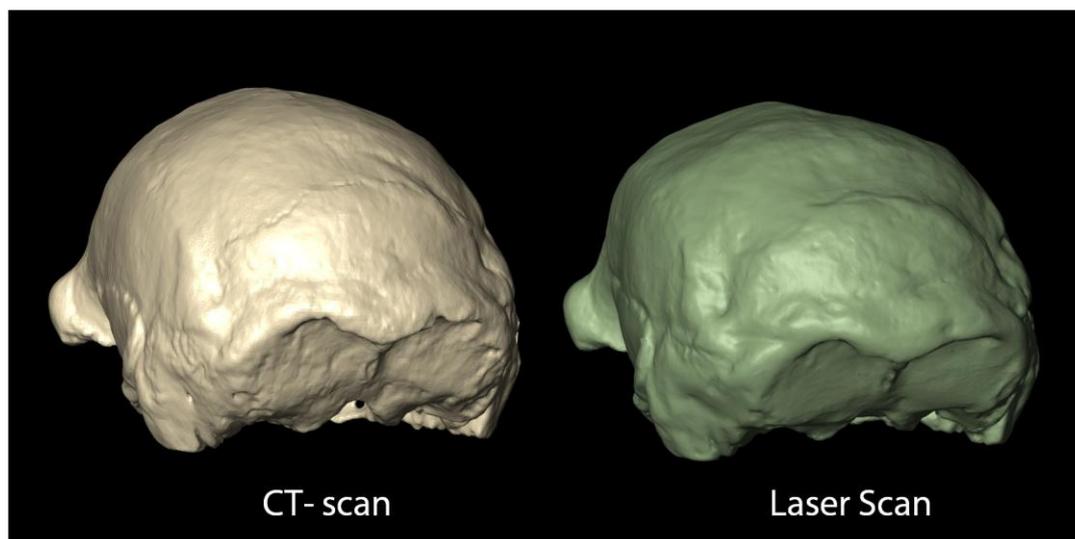
Per meglio interpretare i pattern di variabilità associati alla distribuzione geografica e cronologica dei vari reperti, il campione è stato diviso in *unità tassonomiche operative* (OTU) riportate nella settima colonna della tabella 5.1 (in appendice 1 dettagli sulla tassonomia utilizzata). L'ottava e nona colonna infine, danno conto rispettivamente del sesso dell'individuo, riportato in parentesi se stimato in base all'anatomia scheletrica, e della sigla utilizzata per identificare gli esemplari nei diagrammi di dispersione associati alle analisi statistiche. Gli asterischi indicano un dato mancante o non utilizzato.

**Tabella 5.1** Il campione utilizzato per le analisi morfometriche.

Esemplare	Specie	Provenienza	Età	Modello	Analisi	OTU	Sesso	Sigla
SMF PA PC 6	<i>P. troglodytes</i>	Africa	0.0 (A)	Ct-s	P	*	♂	*
STS 5	<i>Au. africanus</i>	Sud Africa	2.1 (A)	Ct-s	P	*	(♀)	*
KNM-ER 1813	<i>H. habilis</i>	Kenya	1.9 (A)	Ct-s	P; 2D; 3D	<i>H. habilis</i>	*	ER 1813
KNM ER 3733	<i>H. ergaster</i>	Kenya	1.7 (A)	Ct-s	P; 2D; 3D	<i>H. ergaster</i>	*	ER 3733
KNM-ER 3883	<i>H. ergaster</i>	Kenya	1.7 (A)	Ct-s	P; 3D	<i>H. ergaster</i>	(♂)	ER 3883
KNM-WT 15000	<i>H. ergaster</i>	Kenya	1.55 (SA)	Ct-s	P; 3D	<i>H. ergaster</i>	(♂)	WT 17000
OH 9	<i>H. ergaster</i>	Tanzania	1.3 (A)	Ct-s	P; 3D	<i>H. ergaster</i>	(♂)	*
Dmanisi 2282	<i>H. ergaster</i>	Georgia	1.75 (A)	Lr-s	P; 2D; 3D	<i>H. georgicus</i>	(♀)	D 2282
Dmanisi 2880	<i>H. ergaster</i>	Georgia	1.75 (A)	Lr-s	P; 2D; 3D	<i>H. georgicus</i>	(♂)	D 2880
Modjokerto	<i>H. erectus</i>	Indonesia	1,8 ? (J)	Lr-s	P	*	*	*
Sangiran 2	<i>H. erectus</i>	Indonesia	1,5 ? (A)	Cts	P; 2D; 3D	<i>H. erectus</i>	(♀)	Sng 2
Sangiran 3	<i>H. erectus</i>	Indonesia	1,5 ? (A)	Ct-s	P	*	*	*
Sangiran 17	<i>H. erectus</i>	Indonesia	1,5 ? (A)	Lr-s	P; 2D; 3D	<i>H. erectus</i>	(♂)	Sng 17
Trinil 2	<i>H. erectus</i>	Indonesia	1,0 ? (A)	Lr-s	P; 2D; 3D	<i>H. erectus</i>	(♀)	Trl 2
Zhoukoudian I Locus E	<i>H. erectus</i>	Cina	0,65 ? (A)	Lr-s	P; 2D; 3D	<i>H. erectus</i>	*	Zhk 1 E
Zhoukoudian I Locus L	<i>H. erectus</i>	Cina	0,65 ? (A)	Lr-s	P; 2D; 3D	<i>H. erectus</i>	*	Zhk 1 L
Zhoukoudian II Locus L	<i>H. erectus</i>	Cina	0,65 ? (A)	Lr-s	P; 2D; 3D	<i>H. erectus</i>	*	Zhk 2 L
Zhoukoudian III Locus L	<i>H. erectus</i>	Cina	0,65 ? (A)	Lr-s	P; 2D; 3D	<i>H. erectus</i>	*	Zhk 3 L
Sambungmacan 3	<i>H. erectus</i>	Indonesia	0,3 ? (A)	Ct-s	P; 2D; 3D	<i>H. soloensis</i>	(♂)	Smb 3
Ngandong 7	<i>H. erectus</i>	Indonesia	0,05 ? (A)	Ct-s	P; 2D; 3D	<i>H. soloensis</i>	(♂)	Ngd 7
Ngandong 12	<i>H. erectus</i>	Indonesia	0,05 ? (A)	Ct-s	P; 2D; 3D	<i>H. soloensis</i>	(♂)	Ngd 12
Saldanha (Hopefield)	<i>H. heidelbergensis</i>	Sud Africa	0,5 ? (A)	Lr-s	P; 3D	<i>H. rhodesiensis</i>	(♂)	Sld
Salé (Rabat)	<i>H. heidelbergensis</i>	Marocco	0,4 ? (A)	Lr-s	P	*	*	*
Ndutu	<i>H. heidelbergensis</i>	Tanzania	0,4 ? (A)	Ct-s	P	*	*	*
Kabwe 1 (Broken Hill)	<i>H. heidelbergensis</i>	Zambia	0,3 ? (A)	Ct-s	P	*	(♂)	*
Eyasi 1	<i>H. heidelbergensis</i>	Tanzania	0,3 ? (A)	Lr-s	P	*	*	*
KNM-ES 11693	<i>H. heidelbergensis</i>	Kenya	0,2 ? (A)	Ct-s	P; 2D; 3D	<i>H. rhodesiensis</i>	*	ES 11693
Laetoli 18 (Ngaloba)	<i>H. heidelbergensis</i>	Tanzania	0,13 ? (A)	Ct-s	P; 2D; 3D	<i>H. rhodesiensis</i>	*	Ltl 18
Jebel Irhoud 1	<i>H. heidelbergensis</i>	Marocco	0,19 ? (A)	Lr-s	P	*	*	*
Singa	<i>H. heidelbergensis</i>	Sudan	0,13 (A)	Ct-s	P; 3D	*	*	Sin
Dali	<i>H. heidelbergensis</i>	Cina	0,2 ? (A)	Lr-s	P; 3D	Dali	*	Dal
Ceprano	<i>H. heidelbergensis</i>	Italia	0.45 (A)	Ct-s	P; 2D; 3D	<i>Ceprano</i>	(♂)	Cpr / Cpr Re
Petralona	<i>H. heidelbergensis</i>	Grecia	0,3 ? (A)	Ct-s	P; 2D; 3D	<i>H. heidelbergensis</i>	(♂)	Ptr
Atapuerca SH 4	<i>H. heidelbergensis</i>	Spagna	0,5 ? (A)	Lr-s	P; 3D	<i>H. heidelbergensis</i>	(♂)	SH 4
Atapuerca SH 5	<i>H. heidelbergensis</i>	Spagna	0,5 ? (A)	Ct-s	P; 2D; 3D	<i>H. heidelbergensis</i>	(♂)	SH 5
Steinheim	<i>H. heidelbergensis</i>	Germania	0,3 ? (A)	Ct-s	P	*	(♀)	*
Swanscombe	<i>H. heidelbergensis</i>	Inghilterra	0,25 ? (A)	Ct-s	P; 2D; 3D	*	(♀)	*
Saccopastore 1	<i>H. neanderthalensis</i>	Italia	0.13 (A)	Ct-s	P; 2D; 3D	<i>H. neanderthalensis</i>	(♀)	Scc
Gibraltar 1	<i>H. neanderthalensis</i>	Gibilterra	0,1 ? (A)	Ct-s	P	<i>H. neanderthalensis</i>	(♀)	*
Tabun C 1	<i>H. neanderthalensis</i>	Israele	0,12 (A)	Ct-s	P	<i>H. neanderthalensis</i>	(♀)	*
Amud 1	<i>H. neanderthalensis</i>	Israele	0,05 (A)	Ct-s	P; 3D	<i>H. neanderthalensis</i>	(♂)	Amd
Shanidar 1	<i>H. neanderthalensis</i>	Israele	0,06 (A)	Lr-s	P; 3D	<i>H. neanderthalensis</i>	*	Shn

Tabella 5.1 (continua)

Esemplare	Specie	Provenienza	Età	Modello	Analisi	OTU	Sesso	Sigla
La Ferrassie 1	<i>H. neanderthalensis</i>	Francia	0,07 (A)	Ct-s	P; 2D; 3D	<i>H. neanderthalensis</i>	(♂)	LFs
La Chapelle-aux-Saints	<i>H. neanderthalensis</i>	Francia	0,05 (A)	Ct-s	P; 2D; 3D	<i>H. neanderthalensis</i>	(♂)	LCS
La Quina 5	<i>H. neanderthalensis</i>	Francia	0,05 (A)	Lr-s	P; 3D	<i>H. neanderthalensis</i>	(♀)	LQn
Guattari 1	<i>H. neanderthalensis</i>	Italia	0,05 (A)	Ct-s	P; 3D	<i>H. neanderthalensis</i>	(♂)	Gtt
Skull V	<i>H. sapiens</i>	Israele	0,1 (A)	Ct-s	P; 3D	<i>H. sapiens</i> UP	(♂)	SkI V
Skull IX	<i>H. sapiens</i>	Israele	0,1 (A)	Ct-s	P	*	*	SkI IX
Nazlet Khater 2	<i>H. sapiens</i>	Egitto	0,03 (A)	Ct-s	P; 3D	<i>H. sapiens</i> UP	(♂)	NzK
Fonterossi (Maiella)	<i>H. sapiens</i>	Italia	0,007 (A)	Ct-s	P	*	(♀)	*
Cioclovina	<i>H. sapiens</i>	Romania	0,03 (A)	Lr-s	P; 3D	<i>H. sapiens</i> UP	*	Ccl
Oberkassel 1	<i>H. sapiens</i>	Germania	0,01 (A)	Lr-s	P; 3D	<i>H. sapiens</i> UP	*	Obk
(Indeterminato)	<i>H. sapiens</i>	*	0 (A)	Ct-s	P; 3D	<i>H. sapiens</i> moderni	*	*
VA 023 CR	<i>H. sapiens</i>	(Africa)	0 (50)	Ct-s	P; 3D	<i>H. sapiens</i> moderni	♂	*
VA 014 CR	<i>H. sapiens</i>	(Africa)	0 (35)	Ct-s	P; 3D	<i>H. sapiens</i> moderni	♀	*
VA 019 CR	<i>H. sapiens</i>	(Africa)	0 (20)	Ct-s	P; 3D	<i>H. sapiens</i> moderni	♀	*
VA 024 CR	<i>H. sapiens</i>	(Africa)	0 (20)	Ct-s	P	*	♀	*
VA 035 CR	<i>H. sapiens</i>	(Africa)	0 (35)	Ct-s	P	*	♀	*
VA 026 CR	<i>H. sapiens</i>	(Asia)	0 (35)	Ct-s	P; 3D	<i>H. sapiens</i> moderni	♂	*
VA 0027 CR	<i>H. sapiens</i>	(Asia)	0 (35)	Ct-s	P; 3D	<i>H. sapiens</i> moderni	♂	*
VA 013 CR	<i>H. sapiens</i>	(Australia)	0 (20)	Ct-s	P; 3D	<i>H. sapiens</i> moderni	♀	*
VA 017 CR	<i>H. sapiens</i>	(Australia)	0 (30)	Ct-s	P; 3D	<i>H. sapiens</i> moderni	♂	*
VA 020 CR	<i>H. sapiens</i>	(Australia)	0 (45)	Ct-s	P; 3D	<i>H. sapiens</i> moderni	♂	*
VA 016 CR	<i>H. sapiens</i>	(Australia)	0 (20)	Ct-s	P	*	♂	*
VA 004 CR	<i>H. sapiens</i>	(Europa)	0 (30)	Ct-s	P; 3D	<i>H. sapiens</i> moderni	♀	*
Va 005 CR	<i>H. sapiens</i>	(Europa)	0 (45)	Ct-s	P; 3D	<i>H. sapiens</i> moderni	♀	*
VA 033 CR	<i>H. sapiens</i>	(Europa)	0 (32)	Ct-s	P; 3D	<i>H. sapiens</i> moderni	♀	*
VA 022 CR	<i>H. sapiens</i>	(Europa)	0 (51)	Ct-s	P	*	♂	*
VA 030 CR	<i>H. sapiens</i>	(Europa)	0 (23)	Ct-s	P	*	♀	*
OL794	<i>H. sapiens</i>	(Europa)	0 (47)	Ct-s	P; 3D	<i>H. sapiens</i> moderni	♂	*
OL866	<i>H. sapiens</i>	(Europa)	0 (59)	Ct-s	P	*	♂	*
OL1112	<i>H. sapiens</i>	(Europa)	0 (23)	Ct-s	P; 3D	<i>H. sapiens</i> moderni	♂	*
OL1192	<i>H. sapiens</i>	(Europa)	0 (67)	Ct-s	P; 3D	<i>H. sapiens</i> moderni	♂	*
OL1193	<i>H. sapiens</i>	(Europa)	0 (58)	Ct-s	P; 3D	<i>H. sapiens</i> moderni	♂	*
OL1197	<i>H. sapiens</i>	(Europa)	0 (30)	Ct-s	P; 3D	<i>H. sapiens</i> moderni	♀	*
OL1199	<i>H. sapiens</i>	(Europa)	0 (39)	Ct-s	P; 3D	<i>H. sapiens</i> moderni	♀	*
OL1214	<i>H. sapiens</i>	(Europa)	0 (42)	Ct-s	P; 3D	<i>H. sapiens</i> moderni	♂	*
OL1282	<i>H. sapiens</i>	(Europa)	0 (66)	Ct-s	P; 3D	<i>H. sapiens</i> moderni	♂	*
OL1428	<i>H. sapiens</i>	(Europa)	0 (77)	Ct-s	P; 3D	<i>H. sapiens</i> moderni	♀	*
VA 030 CR	<i>H. sapiens</i>	(Europa)	0 (30)	Ct-s	P; 3D	<i>H. sapiens</i> moderni	♀	*



**Figura 5.1** Confronto tra la volumetria digitale del reperto originale di Ngandong 12 acquisita tramite procedura CT e quella acquisita tramite Laser scanner da un calco di qualità museale.

5.1.2 *METODO DELLE LINEE SPEZZATE (POLILINEE)* – La funzione di interpolazione di catene poligonali chiuse (polilinee), giacenti su piani ortogonali all’asse di massima lunghezza della volta pari alla corda glabella-opistocranion (gl-op), permette di riprodurre “topograficamente” la morfologia scheletrica di un reperto digitale in 3D, approssimando sulla superficie cranica delle curve di livello (isoipse) tra loro equispaziate. Se la stessa procedura viene ripetuta su più esemplari aventi in comune orientazione e punto di origine delle polilinee (considerato come livello di riferimento), risulta possibile “mappare” le diverse morfologie in termini di anatomia descrittiva e comparativa.

Per l’analisi eseguita, le polilinee sono state generate digitalmente per ogni individuo in serie di poligoni chiusi non sovrapposti ed equidistanziati di 2,0 mm. Tale distanza è risultata ottimale per lo studio di dettaglio della anatomia e per il successivo posizionamento di landmarks sulla proiezione bidimensionale di ciascun reperto (Vedi di seguito per dettagli). Poichè molti reperti fossili non presentano le porzioni facciali preservate, risulta impossibile un corretto orientamento lungo il piano di Francoforte; l’opistocranion è stato quindi individuato digitalmente come il punto posizionato sulla squama, più distante dalla glabella (che è il punto posto sul piano mediosagittale alla confluenza delle arcate sopraciliari) si è in questo modo anche definito un asse di massima lunghezza cranica (gl-op). A partire dall’opistocranion sono state quindi generate

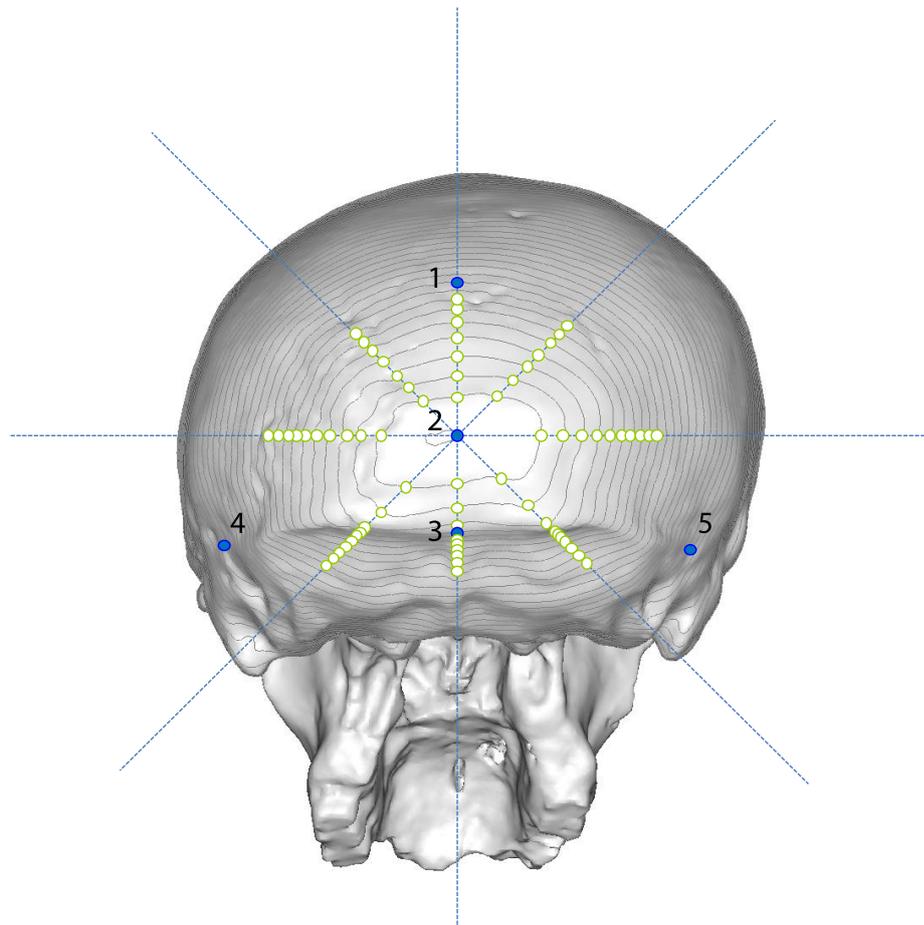
tutte le polilinee giacenti su piani ortogonali all'asse gl-op. In questo modo è stato possibile mettere in rilievo in una prospettiva "fotogrammetrica" le varie strutture e sovrastrutture osee che insistono sulla squama (e.g. toro occipitale trasverso, fossa soprainiaca).

5.1.3 *METODO DEL THIN PLATE SPLINE (TPS)* – Per quantificare e rendere disponibile per le analisi di statistica multivariata, l'informazione "geometrica" ricavata con il metodo delle polilinee, è stata definita una configurazione 76 punti ripetuta su 24 esemplari fossili (con Ceprano considerato sia nella condizione originale che post- restauro). La configurazione di punti è stata rilevata con il software TpsDig v2.10 (Rohlf, 2006a) sulle proiezioni bidimensionali in norma posteriore, dei volumi digitali definiti dalla superficie di ciascun reperto interpolata al set delle polilinee. Dopo il posizionamento di 5 landmarks corrispondenti ad altrettanti punti craniometrici (fig. 5.2):

- 1 – *lambda*, all'intersezione tra le suture lamboidea e sagittale
- 2 – *opistocranion*, individuato in base alla procedura descritta al § 5.1.2.
- 3 – *inion*, alla convergenza delle linee nicali superiori lungo il piano medio-sagittale.
- 4 – *asterion sx*, punto di incontro delle suture lambdoidea, occipito-mastoidea e parieto-mastoidea sul lato sinistro
- 5 – *asterion dx*, punto di incontro delle suture lambdoidea, occipito-mastoidea e parieto-mastoidea sul lato destro,

sono stati definiti 4 assi centrati sull'opistocranion e ruotati reciprocamente di 45° così da individuare 8 segmenti distribuiti a "tela di ragno" sulla proiezione della squama, su cui posizionare i restanti 71 semi-landmarks al punto di intersezione di ogni asse con le curve di livello (polilinee) 5 segmenti "nicali" ognuno con 10 semi-landmarks e 3 segmenti "occipitali" con 7 semi-landmarks ciascuno (fig. 5.2).

In questo modo l'informazione tridimensionale rappresentata dal diradarsi e dall'infittirsi e delle polilinee nella proiezione bidimensionale può essere analizzata e utilizzata per analisi comparative. Prima però deve essere stabilita l'omologia geometrica (Bookstein, 1991) tra i semi-landmarks utilizzati.



**Figura 5.2** Configurazione a “tela di ragno” individuata sulla proiezione bidimensionale della superficie digitale del reperto di Saccopastore 1 (in norma posteriore) associata al set di polilinee. I landmarks corrispondono ai i cerchi pieni, mentre i cerchi aperti rappresentano i semi-landmarks definiti a seguito del procedimento di *sliding* (vedi testo per dettagli).

*Il procedimento di sliding e il problema dell’omologia*—Ad eccezione dei 5 punti di repere anatomici (lambda, opistocranion, inion e i due asterion) tutti i punti della configurazione sono stati individuati a partire dall’intersezione tra gli assi incentrati sull’opistocranion uniformemente ruotati rispetto al piano medio sagittale del reperto e la proiezione bidimensionale (in norma posteriore) del set di polilinee visualizzato sulla superficie esocranica (fig. 5.2). Questi punti possono essere equiparati a landmarks di III tipo nella terminologia adottata da Bookstein (1991) in quanto punti distribuiti sulla superficie cranica agli “estremi” di rilievi individuati dalle curve di livello (isolinee). Pertanto questi punti, in accordo con Bookstein (1997) e Gunz et al. (2005) devono essere sottoposti ad una procedura volta a garantirne l’omologia geometrica (Bookstein, 1991) in quanto essi sono “informative just in one direction. The

other coordinates are deficient and should be estimated by the sliding algorithm whenever using landmark based statistics” Gunz et al. (2005, p. 88).

In accordo il metodo di *spline relaxation* (Bookstein, 1996, 1997), i semi-landmarks sono stati quindi sottoposti al procedimento di *sliding* tramite minimizzazione della *bending energy* (BE) (Bookstein et al., 1999, 2003) attraverso il quale “target landmarks are freed to slide along lines” (Bookstein, 1997). Tale metodo quindi non si applica solamente in relazione a punti giacenti su curve ma anche su segmenti rettilinei (*lines*) passanti per landmarks di riferimento, come nel caso dei semi-landmarks definiti lungo il segmento che unisce i punti 1, 2 e 3 della fig. 5.2. In questo caso la direzione tangente su cui i semi-landmarks sono liberi di muovere è rappresentata dalle congiungenti i landmarks di riferimento e la loro posizione definitiva è definita in accordo con il file di *sliding* in rapporto alla posizione originaria di ciascuno di essi rispetto a questi ultimi.

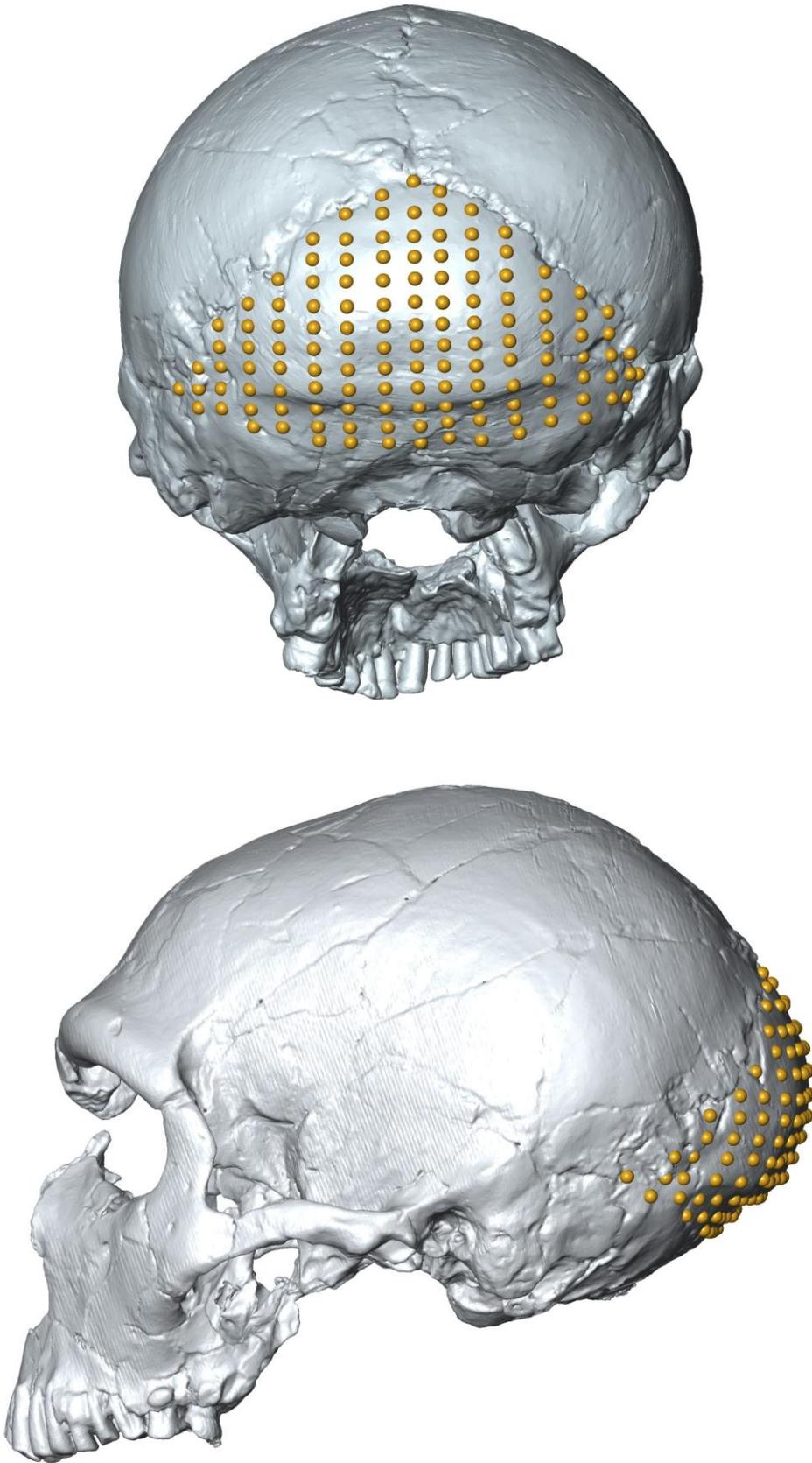
Le coordinate dei landmarks e dei semi-landmarks così trasposti, sono state allineate tramite *sovraimposizione generalizzata di Procruste* (GPS) (Rohlf & Slice, 1990) che rimuove l’informazione relativa alla posizione e all’orientamento delle diverse configurazioni e le scala ad una taglia unitaria, così che alla fine di tale processamento le diverse configurazioni si trovano ad essere tra loro sovrainposte e iso-orientate e possono essere confrontate in ragione di differenze nei reciproci scarti quadratici. Le nuove coordinate di Procruste così ottenute sono state utilizzate per le analisi di statistica multivariata. Il programma TpsRelw v.1.41 (Rohlf, 2006b) è stato utilizzato per decomporre la matrice di varianza-covarianza basata sulle distanze euclidee fra le nuove coordinate di forma (*shape*), in un nuovo spazio multivariato definito dall’*analisi delle componenti principali* (PCA).

Le analisi di Neighbor Joining (NJ) (Saitou & Nei, 1987) sono state eseguite tramite il programma statistico PAST v. 2.08 (Hammer et al., 2001) così come la visualizzazione delle griglie tramite *expansion factor*, l’analisi fattoriale e la regressione multivariata. Lo studio delle traiettorie evolutive è stato eseguito tramite R (<http://www.r-project.org>) con l’aiuto del dott. Paolo Piras. Per la visualizzazione del fenogramma si è utilizzato il pacchetto di FigTree v.1.3.1 (<http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree>).

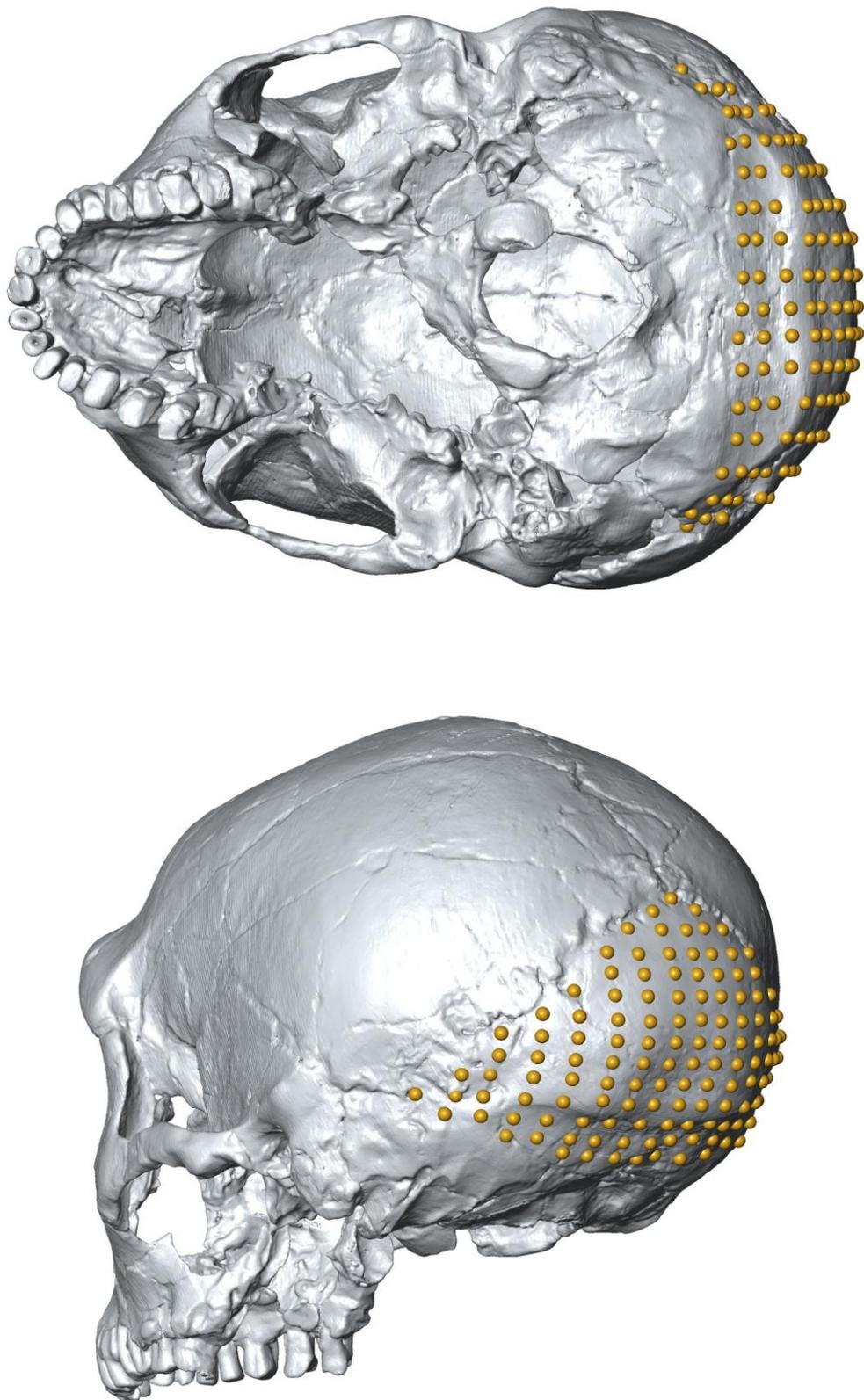
3.1.4 *GMM IN 3D* – L'analisi di dettaglio della morfologia tridimensionale della squama occipitale (superficie esocranica) è stata eseguita su un campione complessivo di 58 individui sia fossili che attuali mediante una configurazione di 133 punti complessivi distribuiti sull'intera superficie ossea compresa tra le linee nicali inferiori e il lambda (figg. 5.3 e 5.4).

La configurazione dei punti è stata digitalizzata attraverso il programma per analisi tridimensionali EVAN Toolbox v. 1.0 ([www.evan-society.org](http://www.evan-society.org)). Con lo stesso software si è eseguito il procedimento di *sliding* in 3D. In questo modo sono stati definiti 129 semi-landmarks in relazione a 4 landmarks fissi presenti in tutti i campioni e rappresentati da lambda, inion e dai due asterion. Lo *spline relaxation* (Bookstein, 1996, 1997) è stato effettuato tramite sliding dei semi-landmarks su piani tangenti alla superficie di ciascuna volumetria digitale (Gunz et al., 2005). Tale procedura comporta la minimizzazione della BE relativamente alla distribuzione dei semi-landmarks sulla superficie dell'oggetto tridimensionale (non su una singola curva) in riferimento alla posizione dei landmarks fissi selezionati e assicura la omologia geometrica (Gunz et al., 2005) dei punti tra le configurazioni. Sempre tramite lo stesso pacchetto per GMM in 3D è stata eseguita la procustizzazione (Rohlf & Slice, 1990) delle coordinate geometriche e l'analisi delle stesse all'interno di un nuovo spazio di forma (*shape space*) definito dall'analisi delle componenti principali (PCA). Sempre tramite Evan Toolbox è stata eseguita la visualizzazione della variabilità agli estremi degli assi e nello spazio multivariato, attraverso la deformazione registrata sulla osso occipitale isolato e sull'intero cranio del reperto KNM-WT 15000.

L'analisi delle variate canoniche (CVA) (Albrecht, 1980) effettuata con MorphoJ 1.01c (Klingenberg, 2011) è stata utilizzata per valutare le relazioni fenetiche e filogenetiche tra i diversi OTU considerati. L'analisi di NJ ottenuta a partire dalla matrice delle distanze di Mahalanobis è stata realizzata con PAST così come le regressioni multivariate e lineari. I dati relativi alla taglia cerebrale provengono da misurazioni dirette su volumetrie digitali di endocast ricavati dai dati CT e da scansioni laser di endocast della collezione del Museo di Antropologia "G. Sergi", integrate con dati di letteratura (Holloway et al., 2004).

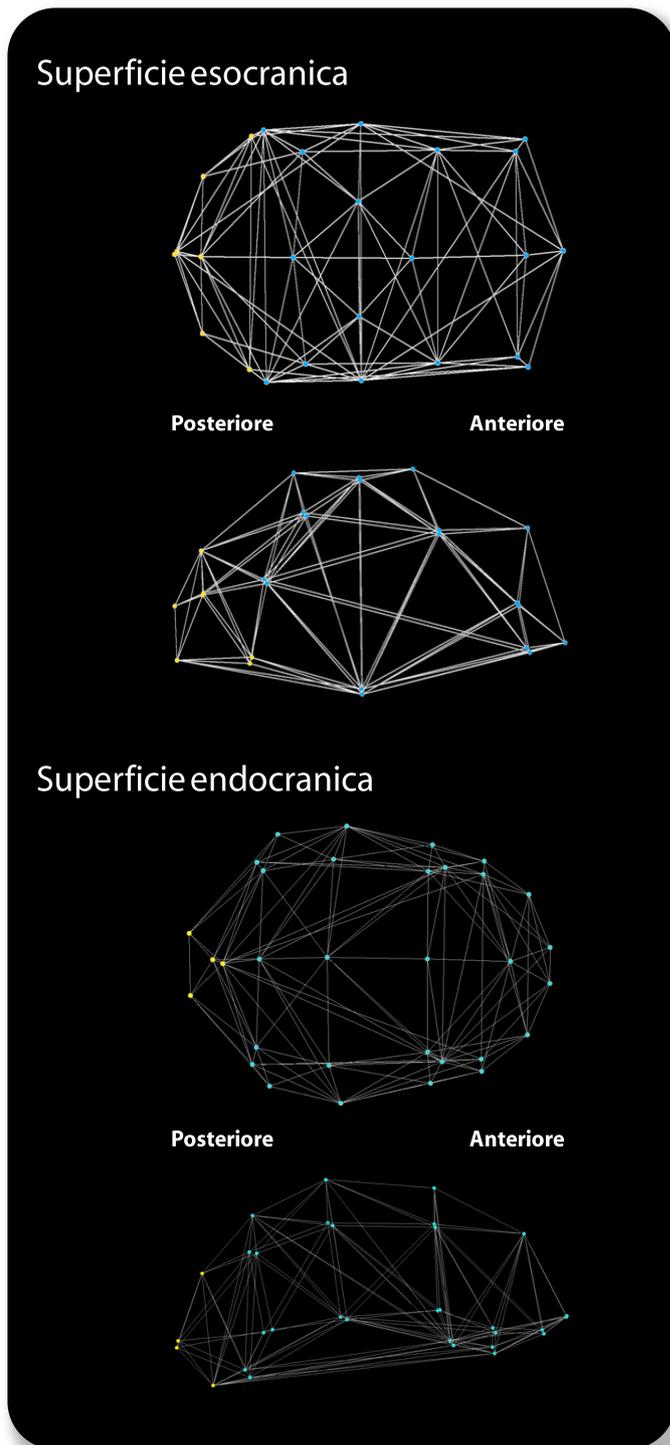


**Figura 5.3** La configurazione di semilandmarks utilizzata con riferimento al cranio neandertaliano di la Ferrassie 1. In alto norma posteriore, in basso norma laterale.



**Figura 5.4** La configurazione di semilandmarks utilizzata con riferimento al cranio di la Ferrassie 1. In alto norma basale, in basso, vista di tre quarti posteriore in cui si possono apprezzare dettagli circa la copertura di strutture come il toro occipitale e la fossa soprainiacca.

3.1.5 *TEST DI MODULARITA'*– Per valutare il grado di integrazione morfologica della squama dell'occipitale è stato realizzato il test di modularità (Escoufier, 1973) tramite il programma MorphoJ 1.01c su una configurazione di landmarks relativi alla superficie endocranica di occipitale e intera volta, e su una seconda configurazione relativa alla superficie esocranica (vedi fig. 5.5 per dettagli).



**Figura 5.5** Configurazioni utilizzate per il test di modularità, i landmarks relativi alla squama dell'occipitale sono colorati in giallo.

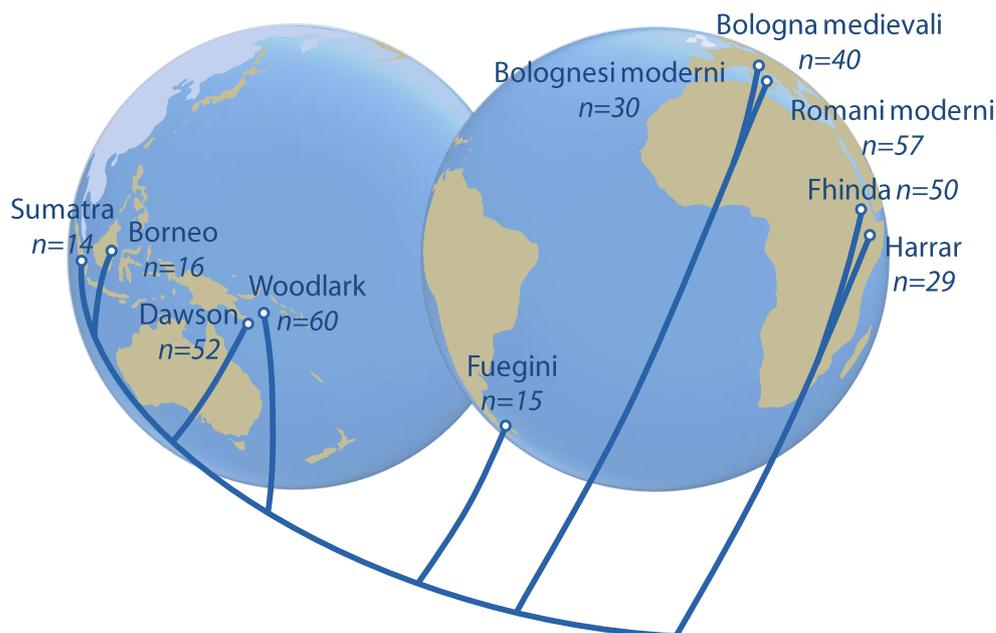
## 5.2. Caratteri non-metrici

5.2.1 CAMPIONE UTILIZZATO – Per il presente progetto di ricerca si è utilizzato nella parte relativa allo studio dei caratteri non-metrici, una versione aggiornata del campione precedentemente apparso nella tesi dottorale di Francesca Ricci (2007) a sua volta derivato dai lavori preliminari di Manzi e collaboratori (Manzi et al., 1996; Manzi e Vienna, 1997; Manzi, 2003).

La principale modifica rispetto a questi precedenti riguarda l'aggiunta al campione di una popolazione fossile molto rilevante nel quadro della presente indagine, quella rappresentata dai reperti provenienti dal sito cinese di Zhoukoudian vicino la città di Pechino e rappresentativi della variabilità di *H. erectus*, una specie che date le caratteristiche peramorfiche della morfologia cranica caratterizzata da potenti sovrastrutture osee del cranio e dell'osso occipitale in particolare, si profila come tipicamente associata ad alti livelli di iperostosi.

In coerenza con le precedenti indagini, il rilevamento dei caratteri non-metrici è stato svolto con procedura standard dal prof. Manzi con l'aiuto della dott.ssa Ricci. Pertanto, con riferimento all'errore statistico associato al rilevamento, questo si presenta omogeneamente distribuito su tutto il campione. Il rilevamento dei caratteri non-metrici nella popolazione di Zhoukoudian è stato eseguito su calchi in gesso coevi al periodo della scoperta dei reperti, di straordinaria qualità e accuratezza, conservati presso la sede dell'Istituto Italiano di Paleontologia Umana (IsIPU) in quanto il materiale originale è andato perduto alla fine del II conflitto mondiale.

Il campione utilizzato si compone complessivamente di 841 individui, di cui 746 *H. sapiens* moderni, tutti conservati presso il Museo di Antropologia "G. Sergi" della "Sapienza" Università di Roma e provenienti da diversi continenti, rappresentativi quindi di popolazioni geneticamente differenti. Nello specifico sono stati individuati 11 campioni moderni appartenenti a 5 aree geografiche distinte: Italia, Corno d'Africa, Indonesia, Papua-Nuova Guinea e Sudamerica, in figura 5. 6 sono riportate le diverse popolazioni moderne utilizzate e le relazioni filo-geografiche che le caratterizzano ricavate in base alla distribuzione degli aplotipi (dati genetici provenienti da *The Genographic Project*: <https://genographic.nationalgeographic.com/genographic/index.html>).



**Fig. 5. 6** - Relazioni filo-geografiche e numerosità dei campioni recenti di *H. sapiens* utilizzati.

Nel presente progetto di ricerca la variabilità di *H. sapiens* non è stata comunque indagata a livello intraspecifico (se non nel confronto con i reperti di morfologia moderna del Paleolitico Superiore, vedi di seguito), pertanto si rimanda alla tesi di dottorato di Francesca Ricci (2007) per la caratterizzazione dettagliata delle singole popolazioni e per i riferimenti di accessione museale e di diagnosi di sesso ed età dei singoli reperti.

I 95 reperti fossili utilizzati nello studio sono riportati in tabella 5.2 in termini di numerosità campionaria e in tabella 5.3 per la caratterizzazione dei parametri utilizzati nell'analisi.

**Tab. 5.2** - Numerosità dei campioni fossili analizzati (caratteri non-metrici)

OTU	N
<i>Homo georgicus</i> (Dmanisi)	3
<i>Homo erectus</i> (Zhoukoudian)	6
<i>Homo heidelbergensis</i>	36
<i>Homo neanderthalensis</i>	21
<i>Homo rhodesiensis</i>	10
<i>Homo sapiens</i> (Pleistocene)	19
<b>Totale</b>	<b>95</b>

**Tab. 5.3** – Campione dei reperti fossili (caratteri non-metrici)

Individuo	OTU	Datazione	Condizione	Età	Sesso	OTU
Dmanisi D2280	<i>Homo ergaster</i>	1.75	Originale	A	(♂)	<i>Homo georgicus</i>
Dmanisi D2282	<i>Homo ergaster</i>	1.75	Originale	A	(♀)	<i>Homo georgicus</i>
Dmanisi D2700	<i>Homo ergaster</i>	1.75	Originale	SA	*	<i>Homo georgicus</i>
Zhoukoudian I L	<i>H. erectus</i>	0.65 ?	Calco	A	*	<i>H. erectus</i>
Zhoukoudian II L	<i>H. erectus</i>	0.65 ?	Calco	A	*	<i>H. erectus</i>
Zhoukoudian III L	<i>H. erectus</i>	0.65 ?	Calco	A	*	<i>H. erectus</i>
Zhoukoudian I D	<i>H. erectus</i>	0.65 ?	Calco	A	*	<i>H. erectus</i>
Zhoukoudian 553 E	<i>H. erectus</i>	0.65 ?	Calco	A	*	<i>H. erectus</i>
Zhoukoudian III E	<i>H. erectus</i>	0.65 ?	Calco	A	*	<i>H. erectus</i>
Petralona	<i>H. heidelbergensis</i>	0.3 ?	Originale	A	(♂)	<i>H. heidelbergensis</i>
Steinheim	<i>H. heidelbergensis</i>	0.3 ?	Calco	A	(♀)	<i>H. heidelbergensis</i>
Swanscombe	<i>H. heidelbergensis</i>	0.25 ?	Originale	A	(♀)	<i>H. heidelbergensis</i>
Atapuerca SH1	<i>H. heidelbergensis</i>	0.5 ?	Originale	A	(♂)	<i>H. heidelbergensis</i>
Atapuerca SH2	<i>H. heidelbergensis</i>	0.5 ?	Originale	A	(♀)	<i>H. heidelbergensis</i>
Atapuerca SH3	<i>H. heidelbergensis</i>	0.5 ?	Originale	J	(♀)	<i>H. heidelbergensis</i>
Atapuerca SH4	<i>H. heidelbergensis</i>	0.5 ?	Originale	A	(♂)	<i>H. heidelbergensis</i>
Atapuerca SH5	<i>H. heidelbergensis</i>	0.5 ?	Originale	A	(♂)	<i>H. heidelbergensis</i>
Atapuerca SH6	<i>H. heidelbergensis</i>	0.5 ?	Originale	J	(♂)	<i>H. heidelbergensis</i>
Atapuerca SH7	<i>H. heidelbergensis</i>	0.5 ?	Originale	J	*	<i>H. heidelbergensis</i>
Atapuerca SH8	<i>H. heidelbergensis</i>	0.5 ?	Originale	A	(♂)	<i>H. heidelbergensis</i>
Atapuerca SH9	<i>H. heidelbergensis</i>	0.5 ?	Originale	J	*	<i>H. heidelbergensis</i>
Atapuerca SH10	<i>H. heidelbergensis</i>	0.5 ?	Originale	J	(♀)	<i>H. heidelbergensis</i>
AT-465	<i>H. heidelbergensis</i>	0.5 ?	Originale	J	*	<i>H. heidelbergensis</i>
AT-404	<i>H. heidelbergensis</i>	0.5 ?	Originale	*	*	<i>H. heidelbergensis</i>
AT-767	<i>H. heidelbergensis</i>	0.5 ?	Originale	*	*	<i>H. heidelbergensis</i>
AT-1100	<i>H. heidelbergensis</i>	0.5 ?	Originale	*	*	<i>H. heidelbergensis</i>
AT-1545	<i>H. heidelbergensis</i>	0.5 ?	Originale	*	*	<i>H. heidelbergensis</i>
AT-1680	<i>H. heidelbergensis</i>	0.5 ?	Originale	*	*	<i>H. heidelbergensis</i>
AT-628	<i>H. heidelbergensis</i>	0.5 ?	Originale	*	*	<i>H. heidelbergensis</i>
AT-768	<i>H. heidelbergensis</i>	0.5 ?	Originale	*	*	<i>H. heidelbergensis</i>
AT-200	<i>H. heidelbergensis</i>	0.5 ?	Originale	*	*	<i>H. heidelbergensis</i>
AT-237	<i>H. heidelbergensis</i>	0.5 ?	Originale	*	*	<i>H. heidelbergensis</i>
AT-400	<i>H. heidelbergensis</i>	0.5 ?	Originale	*	*	<i>H. heidelbergensis</i>
AT-630	<i>H. heidelbergensis</i>	0.5 ?	Originale	*	*	<i>H. heidelbergensis</i>
AT-84	<i>H. heidelbergensis</i>	0.5 ?	Originale	*	*	<i>H. heidelbergensis</i>
AT-124	<i>H. heidelbergensis</i>	0.5 ?	Originale	*	*	<i>H. heidelbergensis</i>
AT-421	<i>H. heidelbergensis</i>	0.5 ?	Originale	*	*	<i>H. heidelbergensis</i>
AT-643	<i>H. heidelbergensis</i>	0.5 ?	Originale	*	*	<i>H. heidelbergensis</i>
AT-1178	<i>H. heidelbergensis</i>	0.5 ?	Originale	*	*	<i>H. heidelbergensis</i>
AT-362	<i>H. heidelbergensis</i>	0.5 ?	Originale	*	*	<i>H. heidelbergensis</i>
AT-459	<i>H. heidelbergensis</i>	0.5 ?	Originale	*	*	<i>H. heidelbergensis</i>
AT-632	<i>H. heidelbergensis</i>	0.5 ?	Originale	*	*	<i>H. heidelbergensis</i>
AT-1600	<i>H. heidelbergensis</i>	0.5 ?	Originale	*	*	<i>H. heidelbergensis</i>
AT-1663	<i>H. heidelbergensis</i>	0.5 ?	Originale	*	*	<i>H. heidelbergensis</i>
AT-1722	<i>H. heidelbergensis</i>	0.5 ?	Originale	*	*	<i>H. heidelbergensis</i>
Kabwe	<i>H. heidelbergensis</i>	0.3 ?	Originale	A	(♂)	<i>H. rhodesiensis</i>

Laetoli (Ngaloba) H18	<i>H. heidelbergensis</i>	0.13 ?	Calco	A	*	<i>H. rhodesiensis</i>
KNM-ES 11693	<i>H. heidelbergensis</i>	0.2 ?	Calco	A	*	<i>H. rhodesiensis</i>
Florisbad	<i>H. heidelbergensis</i>	0.2 ?	Calco	A	*	<i>H. rhodesiensis</i>
Saldanha	<i>H. heidelbergensis</i>	0.5 ?	Calco	A	*	<i>H. rhodesiensis</i>
Jebel Irhoud 1	<i>H. heidelbergensis</i>	0.19 ?	Calco	A	*	<i>H. rhodesiensis</i>
Jebel Irhoud 2	<i>H. heidelbergensis</i>	0.19 ?	Calco	A	*	<i>H. rhodesiensis</i>
Ndutu	<i>H. heidelbergensis</i>	0.4 ?	Calco	A	*	<i>H. rhodesiensis</i>
Omo (Kibish) 2	<i>H. heidelbergensis</i>	0.2	Calco	A	*	<i>H. rhodesiensis</i>
Narmada	<i>H. heidelbergensis</i>	0.4 ?	Calco	A	*	<i>H. rhodesiensis</i>
Saccopastore 1	<i>H. neanderthalensis</i>	0.13	Originale	A	(♀)	<i>H. neanderthalensis</i>
Saccopastore 2	<i>H. neanderthalensis</i>	0.13	Originale	A	(♂)	<i>H. neanderthalensis</i>
Guattari 1	<i>H. neanderthalensis</i>	0.05 ?	Originale	A	(♂)	<i>H. neanderthalensis</i>
Gibraltar 1	<i>H. neanderthalensis</i>	0.1 ?	Originale	A	(♀)	<i>H. neanderthalensis</i>
Le Moustier 1	<i>H. neanderthalensis</i>	0.04 ?	Calco	SA	(♂)	<i>H. neanderthalensis</i>
Spy 1	<i>H. neanderthalensis</i>	*	Calco	A	(♀)	<i>H. neanderthalensis</i>
Spy 2	<i>H. neanderthalensis</i>	*	Calco	A	(♂)	<i>H. neanderthalensis</i>
La Ferrassie 1	<i>H. neanderthalensis</i>	0.07	Originale	A	(♂)	<i>H. neanderthalensis</i>
La Chapelle-aux-Saints	<i>H. neanderthalensis</i>	0.05	Originale	A	(♂)	<i>H. neanderthalensis</i>
Gibraltar 2	<i>H. neanderthalensis</i>	*	Originale	J	*	<i>H. neanderthalensis</i>
La Quina H5	<i>H. neanderthalensis</i>	0.05 ?	Originale	A	(♀)	<i>H. neanderthalensis</i>
Peche de L'aze	<i>H. neanderthalensis</i>	0.05 ?	Originale	J	*	<i>H. neanderthalensis</i>
Krapina 1	<i>H. neanderthalensis</i>	0.1 ?	Originale	SA	*	<i>H. neanderthalensis</i>
Krapina 3	<i>H. neanderthalensis</i>	0.1 ?	Originale	A	(♀)	<i>H. neanderthalensis</i>
Krapina 6	<i>H. neanderthalensis</i>	0.1 ?	Originale	A	(♀)	<i>H. neanderthalensis</i>
Krapina 20	<i>H. neanderthalensis</i>	0.1 ?	Originale	A	(♂)	<i>H. neanderthalensis</i>
Amud 1	<i>H. neanderthalensis</i>	0.05 ?	Originale	A	(♂)	<i>H. neanderthalensis</i>
Tabun C-1	<i>H. neanderthalensis</i>	0.12 ?	Originale	A	(♀)	<i>H. neanderthalensis</i>
Teshik-Tash 1	<i>H. neanderthalensis</i>	*	Calco	J	*	<i>H. neanderthalensis</i>
Shanidar 1	<i>H. neanderthalensis</i>	0.06 ?	Calco	A	*	<i>H. neanderthalensis</i>
Shanidar 5	<i>H. neanderthalensis</i>	0.06 ?	Calco	A	*	<i>H. neanderthalensis</i>
Pavlov 1	<i>H. sapiens</i> UP	0.025	Calco	A	(♂)	<i>H. sapiens</i> UP
Stetten 1	<i>H. sapiens</i> UP	*	Calco	A	(♀)	<i>H. sapiens</i> UP
Predmosti 3	<i>H. sapiens</i> UP	0.025	Calco	A	(♂)	<i>H. sapiens</i> UP
Predmosti 4	<i>H. sapiens</i> UP	0.025	Calco	A	(♀)	<i>H. sapiens</i> UP
Engis 1	<i>H. sapiens</i> UP	*	Calco	A	*	<i>H. sapiens</i> UP
Oberkassel 2	<i>H. sapiens</i> UP	0.01	Calco	A	(♀)	<i>H. sapiens</i> UP
Cro-Magnon 1	<i>H. sapiens</i> UP	0.03	Originale	A	(♂)	<i>H. sapiens</i> UP
Cro-Magnon 2	<i>H. sapiens</i> UP	0.03	Originale	A	(♀)	<i>H. sapiens</i> UP
Cro-Magnon 3	<i>H. sapiens</i> UP	0.03	Originale	A	(♂)	<i>H. sapiens</i> UP
Abri-Pataud 1	<i>H. sapiens</i> UP	0.02	Originale	A	(♀)	<i>H. sapiens</i> UP
Cheddar 1	<i>H. sapiens</i> UP	*	Originale	A	(♂)	<i>H. sapiens</i> UP
Qafzeh 6	<i>H. sapiens</i> UP	0.09	Calco	A	*	<i>H. sapiens</i> UP
Qafzeh 9	<i>H. sapiens</i> UP	0.09	Originale	A	*	<i>H. sapiens</i> UP
Qafzeh 11	<i>H. sapiens</i> UP	0.09	Originale	SA	*	<i>H. sapiens</i> UP
Skuhl 5	<i>H. sapiens</i> UP	0.1	Calco	A	(♂)	<i>H. sapiens</i> UP
Skuhl 4	<i>H. sapiens</i> UP	0.1	Originale	A	*	<i>H. sapiens</i> UP
Skuhl 9	<i>H. sapiens</i> UP	0.1	Originale	A	*	<i>H. sapiens</i> UP
Border Cave 1	<i>H. sapiens</i> UP	0.12	Calco	A	*	<i>H. sapiens</i> UP
Omo (Kibish) 1	<i>H. sapiens</i> UP	0.19	Calco	A	*	<i>H. sapiens</i> UP

5.2.2 *RILEVAMENTO DEI CARATTERI NON-METRICI* – In questa sezione verranno riprese le linee guida per il rilevamento dei caratteri non-metrici formalizzate da Manzi e Vienna (1997) e successivamente sviluppate da Manzi e collaboratori (2000) e Manzi (2003). Le stesse sono riportate in dettaglio in Ricci (2007).

Un totale di 21 caratteri non-metrici non patologici, distribuiti sull'intero cranio (neurocranio e splancnocranio con l'esclusione della mandibola) sono stati selezionati tra quelli descritti in letteratura (e.g. Berry e Berry, 1967; Ossenbergs, 1970; Hauser e De Stefano, 1989) in base alle valutazioni espresse in Ricci (2007) e principalmente in relazione alla possibilità di poter attribuire il carattere alle categorie di ipostosi/iperostosi. Nel complesso sono stati selezionati 12 caratteri ipostotici e 9 iperostotici riportati in tabella 5.4.

**Tab. 5.4** - Elenco dei caratteri non-metrici utilizzati

Regione del cranio	Carattere	Tipologia
Faccia	<i>Supraorbital notch/foramen</i> – Incisura sopraorbitale (SNF)	iperostotico
	<i>Marginal tubercle</i> – Tubercolo marginale (MRT)	iperostotico
	<i>Infraorbital suture persistence</i> – Persistenza sutura infraorbitale (IOS)	ipostotico
	<i>Zygomaxillary tubercle</i> – Tubercolo zigomascellare (ZMT)	iperostotico
	<i>Palatine torus</i> – Toro palatino (PLT)	iperostotico
Base	<i>Pharyngeal tubercle</i> – Tubercolo faringeo (PHT)	iperostotico
	<i>Oval/spinous foramen incompleteness</i> – Forame ovale incompleto (OSF)	ipostotico
	<i>Hypoglossal canal bridging</i> – ponte osseo del canale ipoglosso (HCB)	iperostotico
	<i>Paracondylar process</i> – Processo paracondilare (PCP)	iperostotico
	<i>Suprameatal spine and depression</i> – Spina e depression soprameatale (SSD)	iperostotico
Regione frontale	<i>Frontal grooves</i> – Solchi frontali (FGR)	iperostotico
	<i>Metopic suture persistence</i> – Persistenza sutura metopica (MTS)	ipostotico
	<i>Ossicle/s at bregma</i> – Osso al bregma (OBR)	ipostotico
	<i>Epipteric bone/s</i> – Osso epipterico completo (EPB)	ipostotico
	<i>False epipteric bone/s</i> – Osso epipterico falso (fEPB)	ipostotico
Volta (postero-laterale)	<i>Sagittal ossicle/s</i> – Ossicini sagittali (SGO)	ipostotico
	<i>Ossicle/s at lambda</i> – Osso al lambda (OLB)	ipostotico
	<i>Lambdoid ossicle/s</i> – Ossicini lambdoidei (LBO)	ipostotico
	<i>Ossicle/s at asterion</i> – Osso all'asterion (OAS)	ipostotico
	<i>Parietal notch bone/s</i> – Osso dell'incisura parietale (PNB)	ipostotico
	<i>Squamomastoid suture persistence</i> – Persistenza sutura squamomastoide (SMS)	ipostotico

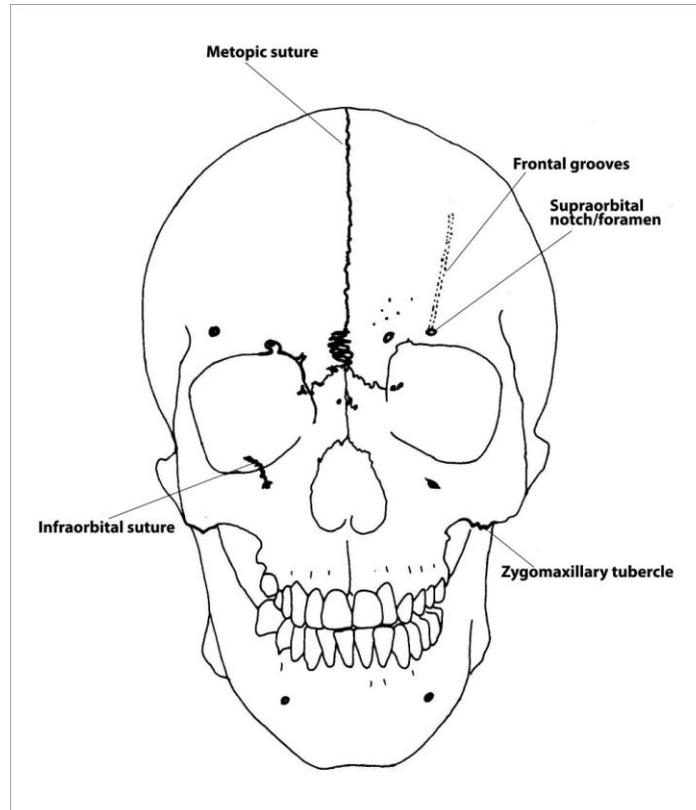
I caratteri rilevati sono stati suddivisi in diverse regioni craniche. Tale distribuzione è stata realizzata sulla base di criteri anatomici, per limitare il più possibile il numero di frazionamenti e rendere omogenee in quanto a numero di caratteri le regioni individuate, sono pertanto considerate:

- faccia (fino al margine superiore delle orbite)
- osso frontale
- base cranica
- volta postero-laterale.

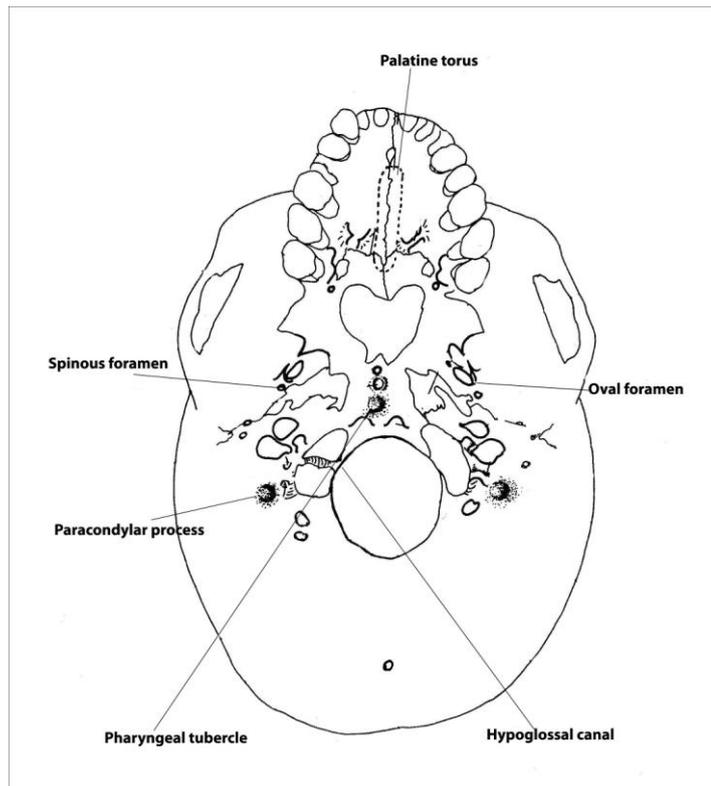
Quest'ultima è ulteriormente suddivisa in volta laterale (OAS; PNB; SMS) e volta posteriore (SGO; OLB; LBO).

Una descrizione dettagliata di ogni carattere considerato è fornita in appendice 2.

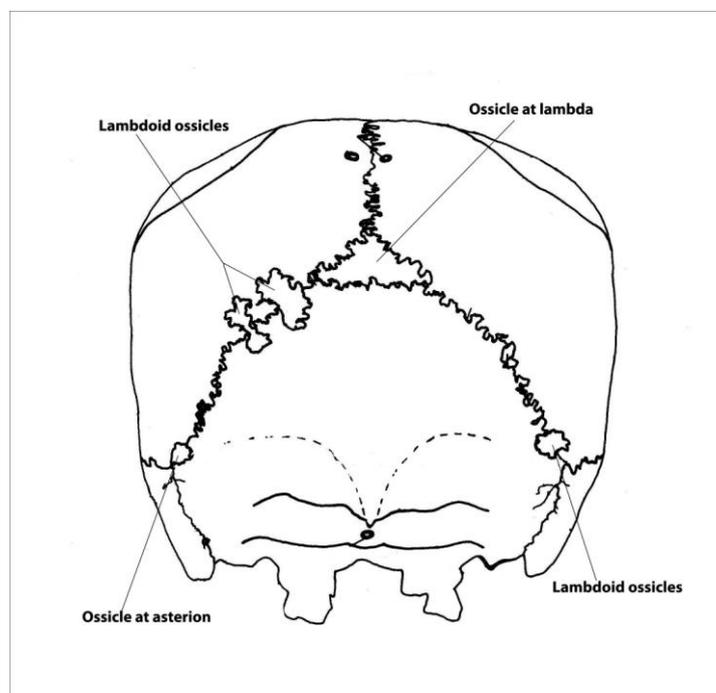
In figg 5. 7- 5. 11 è riportata la distribuzione dei 21 caratteri non-metrici considerati, nelle diverse regioni del cranio. Tutte le immagini sono state modificate da originali presenti in Hauser e De Stefano (1989)



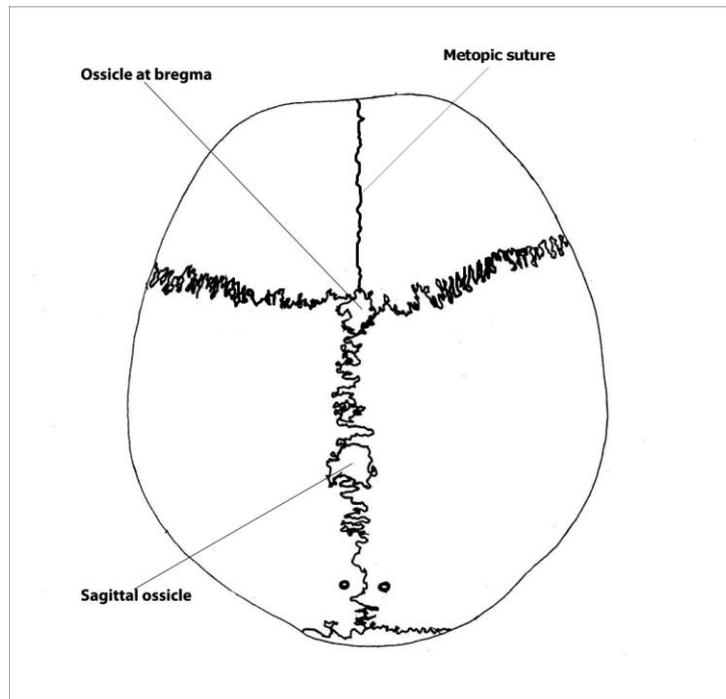
**Fig. 5. 7** - Caratteri non-metrici visibili in norma frontale



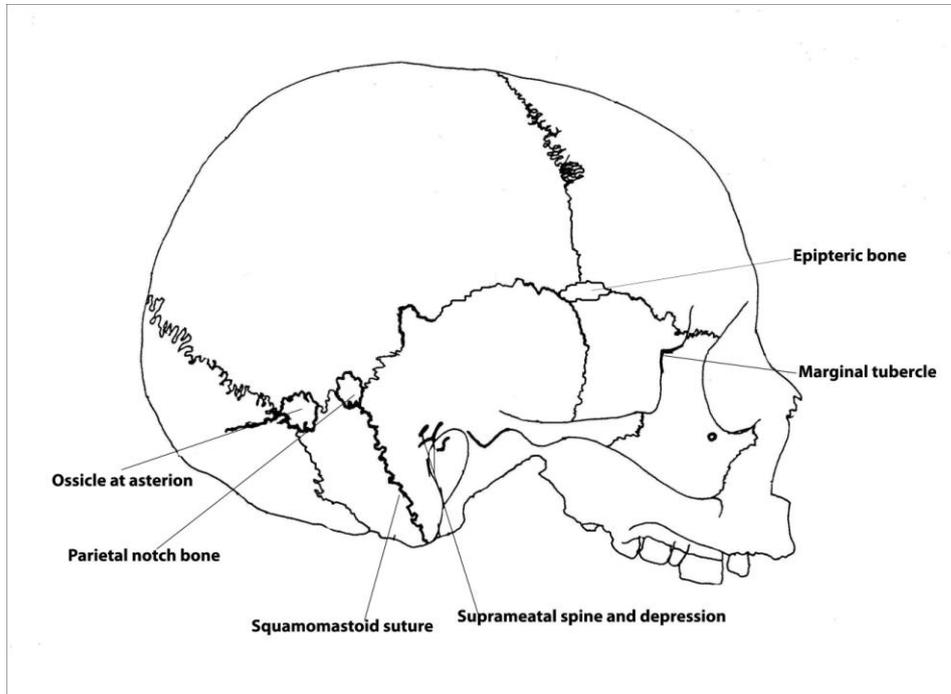
**Fig. 5. 8** - Caratteri non-metrici visibili in norma inferiore



**Fig. 5. 9** - Caratteri non-metrici visibili in norma posteriore



**Fig. 5. 10** - Caratteri non-metrici visibili in norma superiore



**Fig. 5. 11** - Caratteri non-metrici visibili in norma laterale

Il metodo, in accordo con quanto esposto in Ricci (2007), prevede il rilevamento di variabili descrittive della manifestazione del carattere, differenti per ogni carattere considerato: *grado* (per es., debole, forte ...); *numero* (per es., uno, due ...); *dimensione* (per es., piccolo, medio ...); *posizione* (per es., mediale, laterale ...); *estensione* (per es., frontale, apicale ...); *tipo* (per es., arrotondato, a margini vivi ...). Per ogni variabile descrittiva sono state individuate alcune categorie discrete (espresse in numeri che possono andare da 0 a 7), e una cura particolare è stata rivolta alla descrizione della prima variabile che, da sola, indica il grado di espressione di ciascun carattere e che può essere successivamente tradotta in termini di presenza/assenza mediante un sistema di “soglie” definite dal metodo stesso.

Nel caso di caratteri presenti più di una volta su uno stesso lato (per es., due o più ossicini sovranumerari lungo una branca di una sutura) vengono indicate le caratteristiche del carattere più grande. Nel caso di caratteri bilaterali, il rilevamento viene eseguito su entrambi i lati (per raccogliere tutte le informazioni presenti); tuttavia, per le analisi (calcolo della frequenza del carattere) viene considerato un solo lato e più precisamente il lato che presenta l'espressione più forte del carattere (si assume che essa sia la espressione epigenetica più forte, vale a dire il risultato più netto del cosiddetto “*tug-of-war*” tra genotipo e ambiente; Manzi e Vienna, 1997).

Il concetto di soglia è stato introdotto per limitare gli errori di campionamento (*intra- e inter-observer error*). Ispirandosi al concetto di soglia utilizzato nel rilevamento dei caratteri morfologici dei denti (e.g Turner *et al.*, 1991) il metodo utilizzato prevede l'introduzione di “soglie” relative alla prima variabile descrittiva: tali soglie possono avere un valore diverso a seconda del carattere. Il concetto di soglia dovrebbe attenuare i problemi potenzialmente legati a una diversa percezione dei vari osservatori di cosa sia la “presenza” o la “assenza” nella espressione dei singoli caratteri. In 13 casi la soglia cade esattamente tra l'assenza effettiva (o completa) e i vari gradi di espressione (vale a dire tra il valore 0 e il valore 1 della prima variabile descrittiva), mentre in 8 casi la soglia è stata posizionata tra il valore 1 e il valore 2 della prima variabile descrittiva. Questo significa che per questi 8 caratteri si ritiene che una semplice traccia di espressione (valore 1 della prima variabile) non

possa essere considerata come una manifestazione effettiva del carattere, soprattutto per il fatto che questo livello di manifestazione viene percepito come presenza da alcuni osservatori e assenza da altri.

Decodificando i valori registrati nella prima (o unica) variabile descrittiva con le soglie suggerite, si ottiene un set di dati che possono essere analizzati in termini di presenza/assenza sia per mezzo di tecniche di statistica descrittiva che multivariata in accordo con le finalità di tale progetto di ricerca.

5.2.3 *GRADO DI IPOSTOSI (HYPOSTOTIC SCORES)* – Come riportato i 21 caratteri non-metrici considerati sono stati attribuiti alle due categorie di ipostosi e iperostosi. I due fenotipi (ipostosi e iperostosi) sono dicotomici ma espressione dello stesso meccanismo epigenetico e quindi poli opposti di uno stesso spettro di variabilità (*tug-of-war*, Grüneberg, 1963). In quest'ottica, l'iperostosi può essere vista come una estrema assenza di ipostosi e, viceversa, la sua assenza può essere interpretata come l'indicazione della presenza di ipostosi.

In base a questa assunzione, i punteggi dei caratteri iperostotici possono essere invertiti, dando alla presenza dei caratteri iperostotici valore di assenza di ipostosi e, viceversa, alla loro assenza il valore di presenza di ipostosi, ottenendo così un dato omogeneo definito *hypostotic score* (grado di ipostosi).

Questa procedura ha la finalità di gestire un solo dato numerico come misura del grado di ipostosi e quindi dello stress ontogenetico. Questo indice (definito come frequenza percentuale) viene calcolato per ogni singolo campione esaminato (sommando i risultati dei singoli individui) e per diverse regioni del cranio. Nello specifico, conteggiando le presenze dei caratteri ipostotici e le assenze dei caratteri iperostotici, gli *hypostotic scores* sono calcolati mediante il rapporto tra il numero totale di ipostosi ( $\Sigma$  ipostosi = presenze dei caratteri ipostotici + assenze dei caratteri iperostotici) e il numero totale di osservazioni (N) dei caratteri (presenze + assenze): *Hypostotic score* =

$$\Sigma_{(0,1)_{ipo}} / N * 100$$

Dove N = Occorrenza dei caratteri di presenza (1) e assenza (0) nell'individuo e/o nella popolazione (con l'esclusione dei dati mancati).

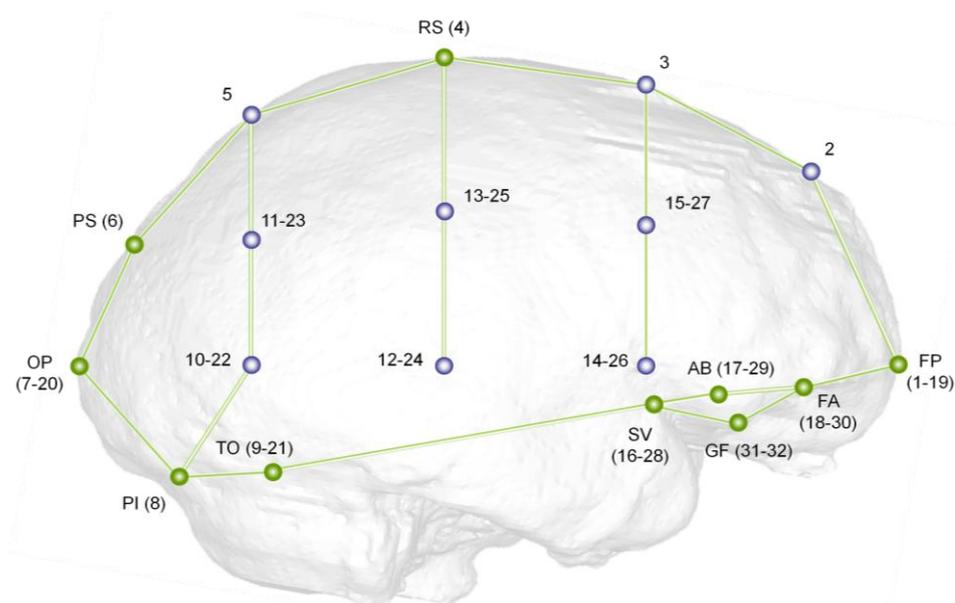
5.2.4 *TRATTAMENTO STATISTICO DEI DATI* – La matrice di presenza/assenza dei 21 caratteri ipostotici per un totale di 841 individui ripartiti in 7 OTU (tab. 5.2 con l'aggiunta come OTU singolo dei campioni di *H. sapiens* moderni riportati in fig. 5.6) è stata analizzata tramite *Analisi delle Corrispondenze Multiple* (MCA), funzionale alla natura “categoriale” o discreta dei nostri dati. Tale tecnica permette la rappresentazione sintetica di un numero elevato di variabili e/o casi in un numero ridotto di fattori o dimensioni. L'analisi è stata condotta tramite il pacchetto statistico SPSS v.13.0 (SPSS Inc., Chicago, IL).

*Confronti a coppie*—Per individuare i vettori di variazione tra diversi taxa in relazione alla morfologia esocranica ed endocranica della porzione medio-posteriore del cranio sono stati eseguiti dei confronti a coppie (*pairwise comparisons*) tra le configurazioni di consenso di diversi taxa. Per la superficie endocranica è stata elaborata una configurazione di 32 landmarks distribuiti sulla superficie di endocast (calchi endocranici) ottenuti digitalmente (tramite CT-scan e laser scanner) (figura 5.12 per dettagli). Tutti i confronti sono stati eseguiti utilizzando *H. ergaster* come riferimento in quanto configurazione endocranica più plesiomorfa tra quelle disponibili. Le configurazioni medie sono state ottenute tramite MorphoJ 1.01c per i seguenti OTU: *H. ergaster* (N = 2); *H. erectus* (N = 4); *H. heidelbergensis* (N = 2); *H. neanderthalensis* (N = 4); *H. sapiens* fossili (N = 2).

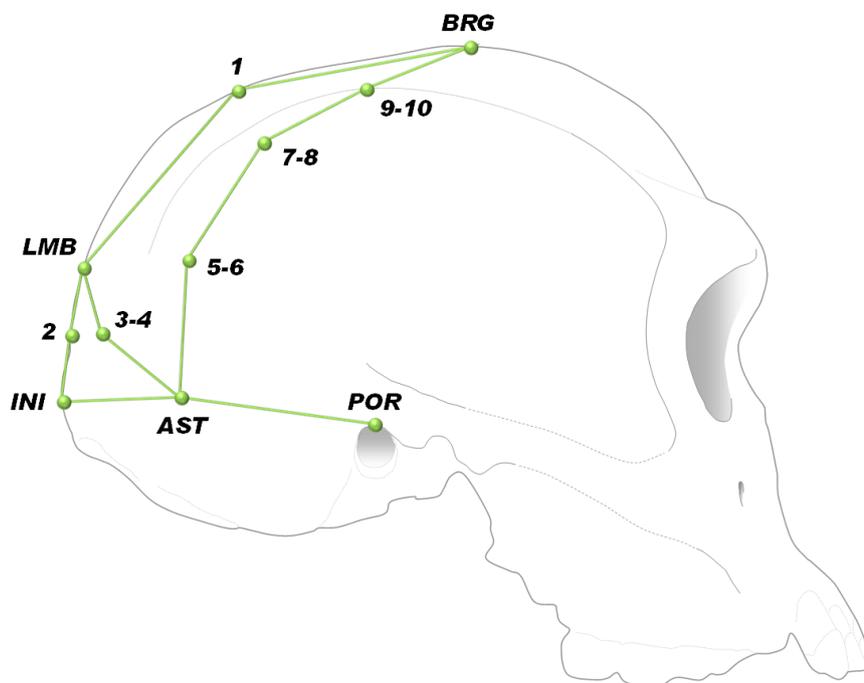
Per la superficie esocranica si è utilizzata una configurazione di 16 landmarks distribuiti sulla superficie medio-posteriore del cranio (osso occipitale, parietali e temporali) (figura 5.13 per dettagli). Come riferimento è stata utilizzata la configurazione relativa a *H. habilis* (reperto KNM-ER 1813) il più plesiomorfo tra gli esemplari considerati. Le configurazioni medie sono state ottenute tramite MorphoJ 1.01c per i seguenti OTU: *H. habilis* (N = 1); *H. ergaster* (N = 3); *H. georgicus* (N = 2); *H. erectus* (N = 4); *H. heidelbergensis* (N = 3); *H. neanderthalensis* (N = 5); *H. rhodesiensis* (N = 2); *H. sapiens* (N = 10).

Tutti i confronti sono stati eseguiti e visualizzati tramite il software Morpheus et al. (Slice, 1998).

Quest'ultima configurazione è stata utilizzata per ricavare le variabili di forma (shape) da correlare con le variabili categoriali ricavate dall'analisi di MCA dei caratteri non-metrici.



**Figura 5.12** La configurazione di landmark distribuiti sulla superficie endocranica. I valori in coppia indicano i punti simmetrici, relativamente all'emisfero sinistro e destro. Punti anatomici: FP-Polo frontale; RS-Scissura di Rolando; PS-Scissura perpendicolare; OP-Polo occipitale; TH-Torcular herophili; TO-Temporo-occipitale-cerebellare; SV-Foce della scissura di Silvio; AB-Area di Broca (*pars triangularis*, area 45); GF-Eminenza inferiore del giro frontale inferiore; FA-Eminenza esterna del lobo frontale inferiore. I landmarks indicati solamente da numeri sono stati costruiti geometricamente come frazioni delle curve che uniscono i landmarks anatomici.



**Figura 5.13** La configurazione usata per descrivere la superficie esocranica medio-posteriore del cranio. Punti anatomici: BRG-Bregma, LMB-lambda, INI, inion, AST-Asterion (punto simmetrico). I landmarks indicati solamente da numeri sono stati costruiti geometricamente come frazioni delle curve che uniscono i landmarks anatomici.

*Analisi dei minimi-quadratici parziali in 2 blocchi*—Il confronto tra le variabili categoriali (caratteriali) espresse come coordinate delle componenti principali e le variabili di forma (shape) della configurazione di landmarks riportata in fig. 5. 13 relativa alla porzione postero-laterale della volta cranica, è stata eseguita tramite Analisi dei minimi-quadratici parziali in 2 blocchi (*Two-Blocks Partial Least-Squares Analysis*) (2B-PLS) (Rohlf & Corti, 2000) tramite i software, PAST e EVAN Toolbox, al fine di individuare variabili latenti di covarianza tra i due set (blocchi) di espressione fenotipica.

### 5.3. Analisi degli elementi finiti

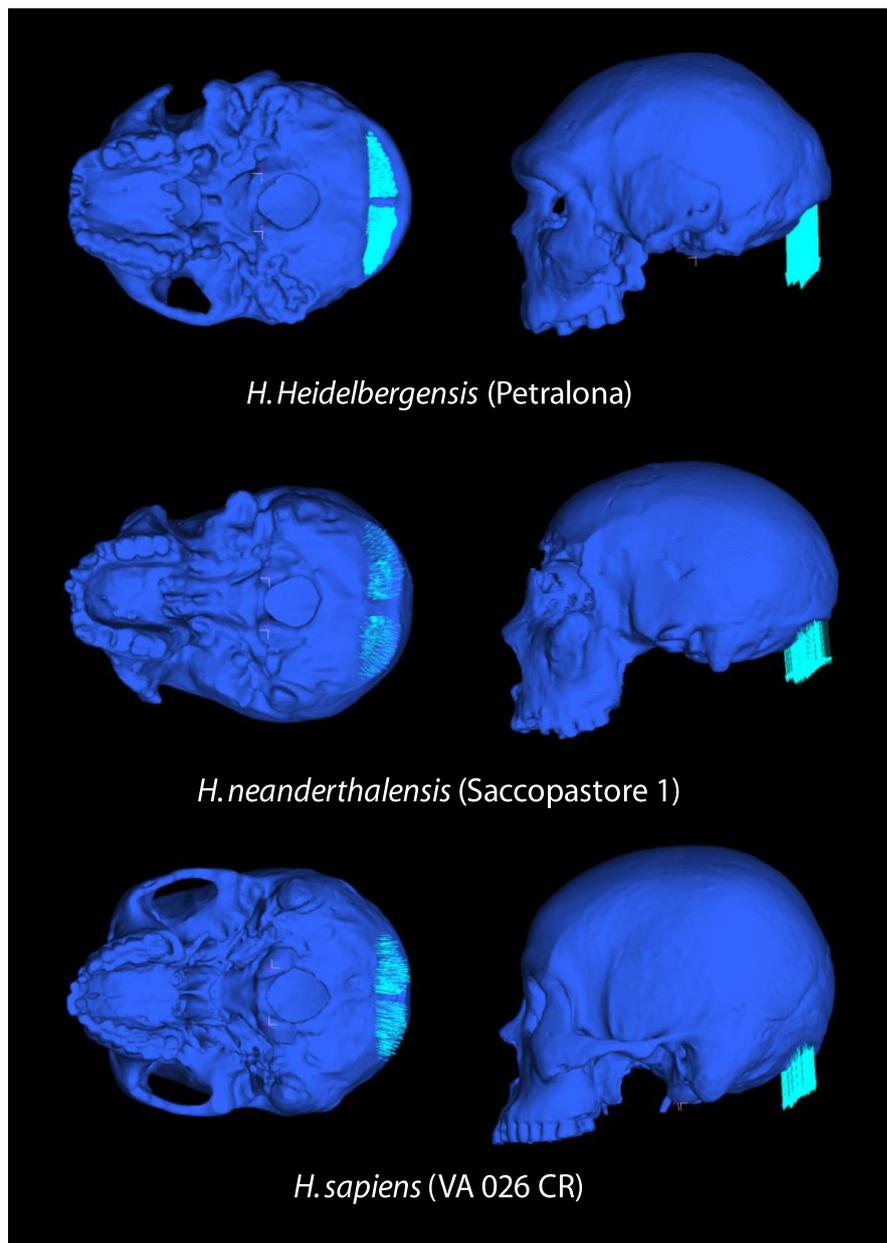
5.1.1 CAMPIONE E COSTRUZIONE DEL MODELLO— I caratteri non-metrici sono un'espressione fenotipica di processi che implicano un'interazione tra processi morfogenetici e ontogenetici "interni" all'organismo e un contesto esterno di natura micro-ambientale (fetale e intra-uterino) che nei termini di una *matrice funzionale*, agisce come determinante formale della morfologia ossea in accrescimento. Altri processi, anch'essi inclusi all'interno della matrice funzionale nelle fasi fetali, continuano ad agire dall'esterno, durante l'intero corso della vita di un organismo, andando ad interagire con altri tessuti in accrescimento in ragione della domanda funzionale imposta, agendo quindi sullo sviluppo di terze parti come un "vincolo strutturale" (*structural constrain*) di natura dinamica.

Un esempio di tale processo è rappresentato dalle modificazioni indotte sulla struttura esterna (corticale) ed interna (spongiosa) delle ossa, dal carico funzionale di stress esercitato dalle masse muscolari durante la loro attività motoria a livello delle aree di inserzione.

Tale osservazione empirica, relativa al rimodellamento funzionale o adattativo del tessuto osseo in conseguenza dei carichi di stress muscolari, formalizzata alla fine del XIX secolo dall'anatomista Julius Wolff in quella che dal suo nome è nota come "legge di Wolff", può essere ulteriormente integrata tenendo conto di varie considerazioni circa il fatto che da dati sperimentali si conosce che il rimodellamento è innescato non da condizioni statiche di stress dovute alla presenza di tono nelle masse muscolari in condizioni di riposo ma durante le fasi attive, dinamiche e ripetitive di flessione, contrazione e trazione.

Da una prospettiva evolutiva inoltre, emerge come le particolari necessità di ordine funzionale legate a locomozione e postura hanno dovuto trovare nel corso dell'evoluzione umana un loro "accomodamento" rispetto ad altre necessità strutturali e funzionali già impostate o in evoluzione, relative alla morfologia e ai pattern di accrescimento e sviluppo delle porzioni scheletriche sia craniche che assili. Queste contrastanti "necessità" interagendo fra di loro hanno innescato dinamiche evolutive e adattative differenti in diverse linee evolutive umane. In questa ottica che potremmo definire bio-dinamica, si è tentato di interpretare le differenze che si riscontrano nella squama dell'occipitale tra le diverse specie umane del Pleistocene, con particolare riferimento alla presenza e allo sviluppo di sovrastrutture osee come il toro occipitale trasverso in corrispondenza dell'area di inserzione dei più potenti muscoli nucali rappresentati dal gran complesso. È stata quindi approntata un'analisi degli elementi finiti (FEA) delle regioni posteriori del cranio interessate dall'inserzione di tali muscoli per visualizzare e quantificare i diversi comportamenti mostrati dalle regioni craniche interessate dal carico di sforzo muscolare, alla luce delle diverse morfologie e della diversa architettura cranica che caratterizza ciascuna specie umana pleistocenica.

La FEA è una metodologia di riduzione della complessità geometrica di un oggetto digitale (nel nostro caso le volumetrie digitali dei crani ottenute da immagini CT) in un numero finito di elementi dotati di una geometria semplice ed è particolarmente indicata per gli studi di bio-meccanica fin dalle sue prime applicazioni (Courant, 1943) per lo studio delle proprietà meccaniche delle ossa (Bourne & van der Meulen, 2004; Boryor et al., 2008; Panzer & Cronin, 2009), il rimodellamento osseo (Al Nazer et al., 2008; Nowlan et al., 2008) o di tessuti molli (Portnoy et al. 2008). Essa si realizza in una serie di passi successivi che vanno dalla preparazione del modello, all'assegnazione di proprietà (moduli) ai diversi materiali per definire il loro comportamento in ragione di sollecitazioni alla deformazione trasversale e longitudinale (modulo di Poisson) e o alle sollecitazioni elastiche (modulo di Young) fino alla soluzione finale del modello in cui i risultati della deformazione sono visualizzati ed analizzati. Tutte queste fasi in relazione agli studi di biologia e paleontologia umana tramite FEA sono descritte in Panagiotopoulou (2009) cui si rimanda per ulteriori dettagli.



**Fig. 5.14** – Area di applicazione delle forze di compressione per l’analisi (FEA) in corrispondenza dell’inserzione del gran complesso (muscolo Semispinale del capo).

L’analisi di Fea è stata eseguita in collaborazione con il *Computational Biomechanics Research Group* (CBRG) dell’università del New South Wells diretto dal prof. Stephen Wroe. L’analisi è stata eseguita su tre reperti rappresentativi di tre distinte linee umane, il reperto di Petralona (*H. heidelbergensis*) che presenta una morfologia della squama arcaica, Saccopastore 1 (*H. neanderthalensis*) con una morfologia occipitale derivata in senso neandertaliano e infine

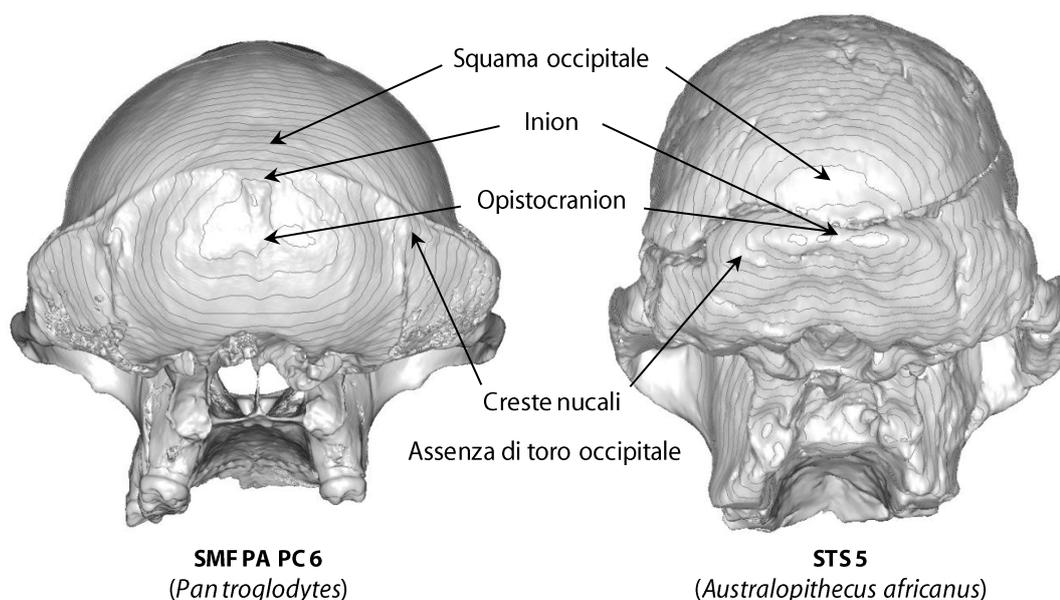
un moderno (VA 026 CR). L'analisi è stata eseguita a partire da un procedimento di *meshing* (riduzione) della superficie cranica tramite il software MIMICS v. 13.01 ([www.materialize.com](http://www.materialize.com)) e quindi di soluzione dei modelli con il software Strand 7 v. 2.4 ([www.strand7.com](http://www.strand7.com)). Le forze pari a 100 N sono state applicate nelle aree muscolari indicate in fig. 5.14. I crani sono stati vincolati a livello dei due condili occipitali e in una seconda analisi con le stesse caratteristiche, a livello dell'opisthion. Alla superficie ossea di tutti i reperti sono stati assegnati i seguenti valori corticali: Coefficiente di Poisson = 0.3, Modulo di Young = 18 GPa.

## Risultati

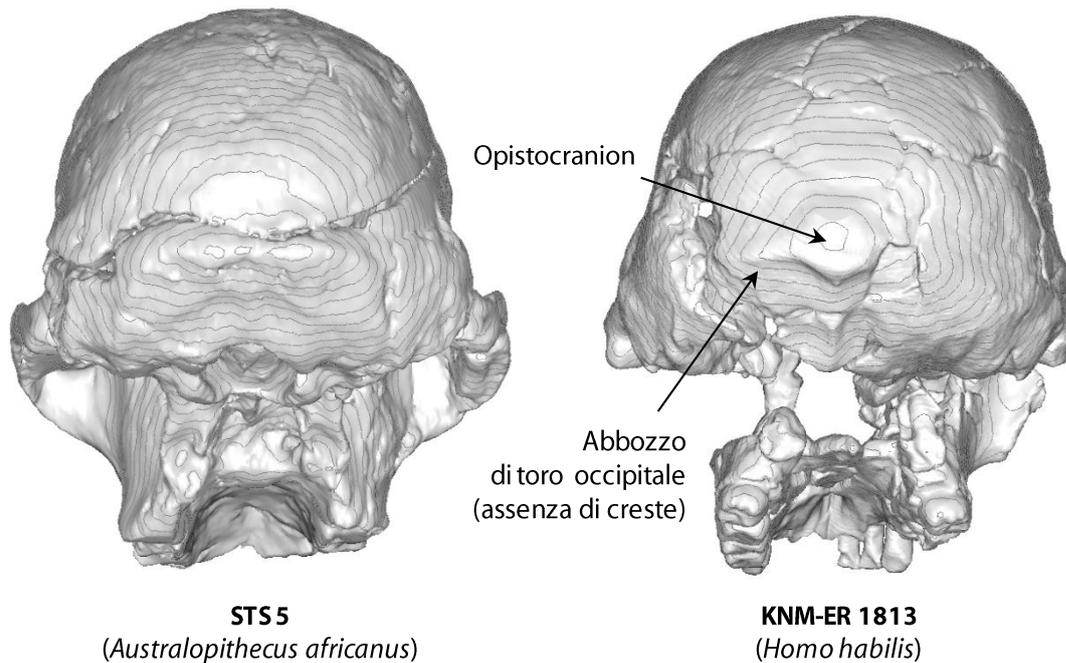
Morfometria geometrica (GMM); Caratteri non-metrici (Hypostotic scores); Analisi degli elementi finiti (FEA).

### 6.1. Caratterizzazione geometrica della squama dell'occipitale

6.1.1 LINEE SPEZZATE (POLILINEE) – La funzione di interpolazione di catene poligonali chiuse (polilinee), giacenti su piani ortogonali all'asse di massima lunghezza della volta (gl-op), permette di riprodurre "topograficamente" la morfologia scheletrica di un reperto digitale in 3D, approssimando sulla superficie cranica delle curve di livello (isopse) tra loro parallele ed equispaziate. Se la stessa procedura viene ripetuta su più esemplari aventi in comune orientazione e punto di origine delle polilinee, risulta possibile "mappare" le diverse morfologie in termini di anatomia descrittiva e comparativa.



**Figura 6. 1** Le australopitecine conservano una morfologia nucale da antropomorfa, caratterizzata da creste nucali posteriori ancora ben sviluppate e assenza di toro (reperti non in scala).

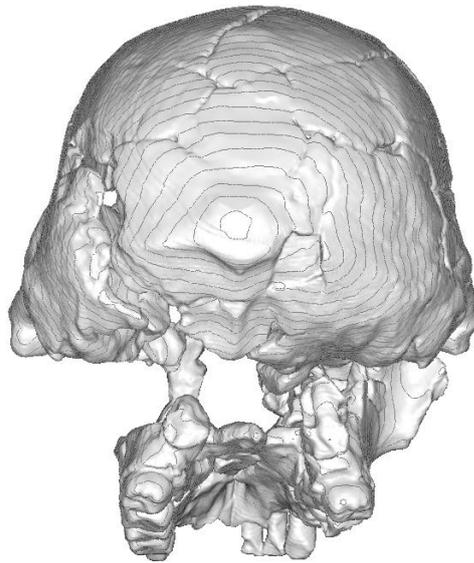


**Figura 6.2** Nel genere *Homo*, rispetto alle australopithecine precedenti, si ha una completa riorganizzazione della morfologia nucale già a partire dalle forme più arcaiche (e.g. *Homo habilis*), vedi testo per dettagli (reperti non in scala).

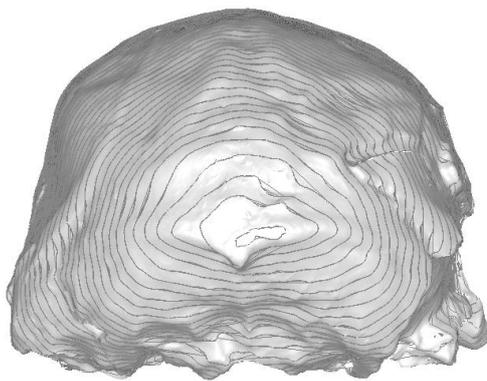
L'analisi delle polilinee ha messo in evidenza la struttura unica e derivata della regione nucale nel genere *Homo* rispetto sia alle precedenti australopithecine che alle antropomorfe (figg. 6.1 e 2). In particolare, alla completa perdita delle creste temporo-nucali si accompagna l'emergere di sovrastrutture ossee principalmente nella forma di un rinforzo osseo (toro occipitale) al margine superiore dell'area di inserzione dei muscoli nicali nella porzione compresa tra la linea nucale superiore (inferiormente) e la linea nucale suprema (superiormente). Anche la porzione occipitale della squama si espande in senso antero-superiore così che l'opisthocranium nel genere *Homo*, si trova sempre a giacere sulla porzione occipitale della squama, in corrispondenza dell'inion, nelle forme più arcaiche, o in posizione distaccata ed elevata rispetto a questo, nelle specie maggiormente encefalizzate. Tale organizzazione strutturale della regione nucale, seppur con varie modificazioni, si rinviene come caratteristica derivata e condivisa (sinapomorfia) da tutte le forme appartenenti al genere *Homo*.

L'utilizzo delle polilinee risulta particolarmente efficace per la caratterizzazione anatomica delle strutture e sovrastrutture osse presenti sulla squama.

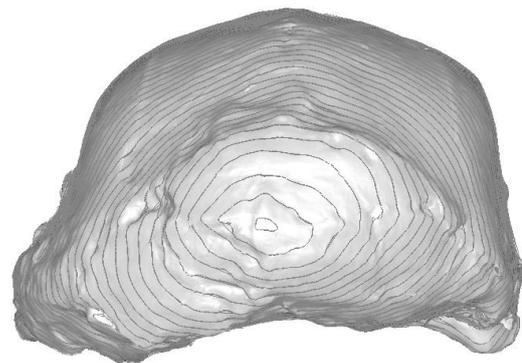
## Pleistocene Inferiore (Africa, Asia)



**KNM-ER 1813**  
(*H. habilis*)



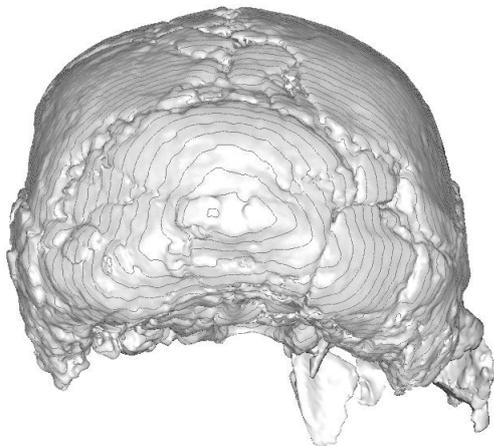
**D 2880**  
(*H. ergaster cf. georgicus*)



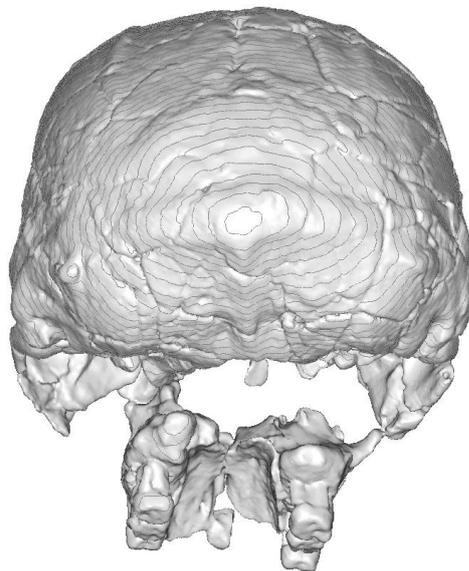
**D 2282**  
(*H. ergaster cf. georgicus*)

**Figura 6.3** Variabilità nella morfologia occipitale in Africa e in Asia nel Pleistocene Inferiore (reperiti non in scala).

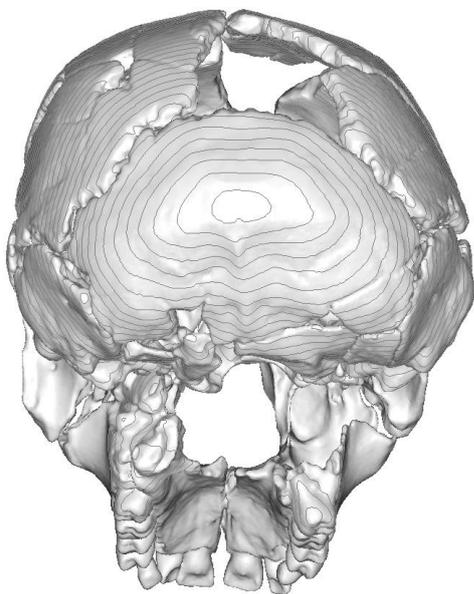
## Pleistocene Inferiore (Africa)



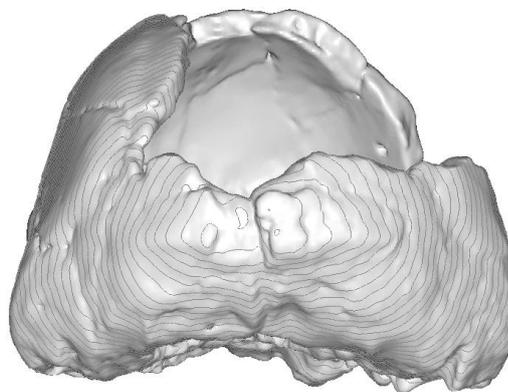
**KNM-ER 3883**  
(*H. ergaster*)



**KNM-ER 3733**  
(*H. ergaster*)



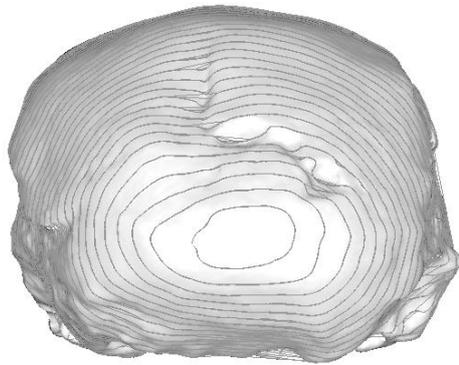
**KNM-WT 15000**  
(*H. ergaster*)



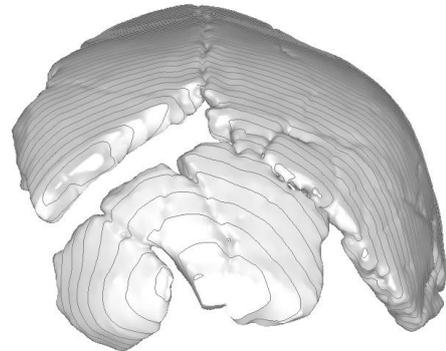
**OH 09**  
(*H. ergaster*)

**Figura 6.4** Variabilità nella morfologia occipitale in Africa Orientale nel Pleistocene Inferiore (reperiti non in scala).

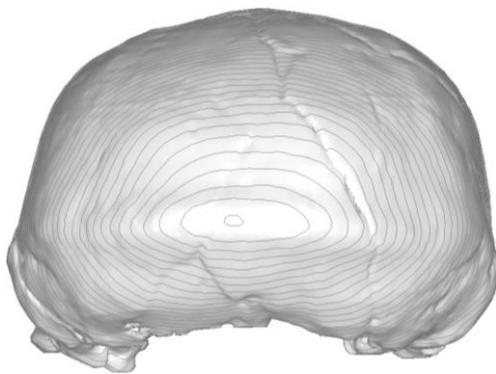
## Pleistocene Inferiore (Asia)



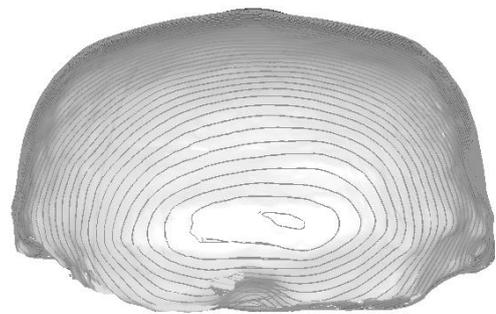
**Modjokerto**  
(*H. erectus*; subadulto)



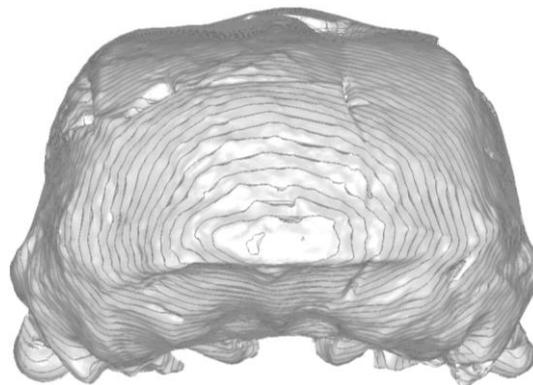
**Sangiran 3**  
(*H. erectus*)



**Sangiran 2**  
(*H. erectus*)



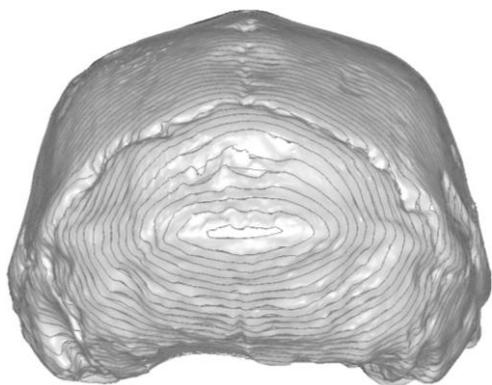
**Trinil 2**  
(*H. erectus*)



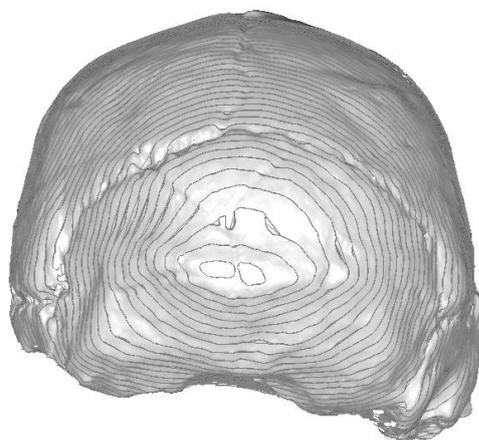
**Sangiran 17**  
(*H. erectus*)

**Figura 6.5** Variabilità nella morfologia occipitale in Asia (Isole della Sonda) nel Pleistocene Inferiore (reperti non in scala).

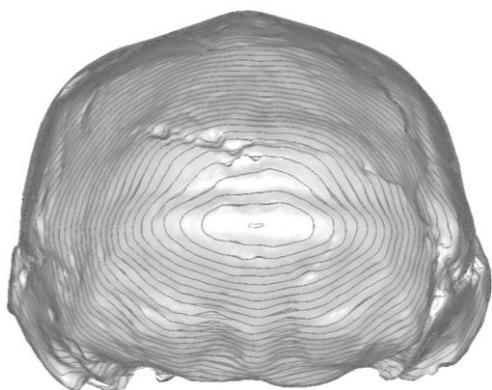
## Pleistocene Medio (Asia)



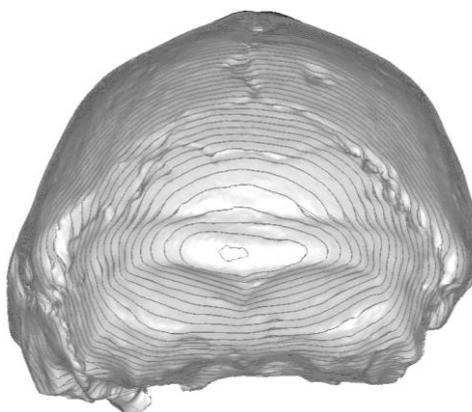
**Zhoukoudian I Locus E**  
(*H. erectus*)



**Zhoukoudian I Locus L**  
(*H. erectus*)



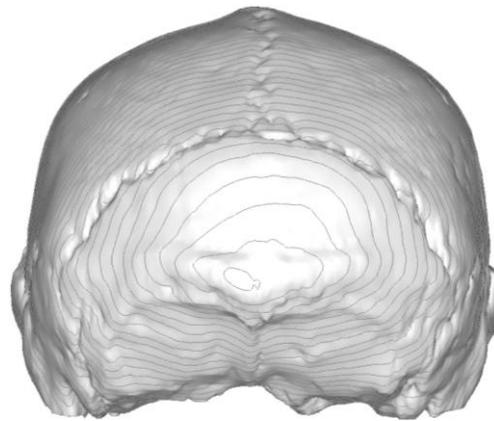
**Zhoukoudian II Locus L**  
(*H. erectus*)



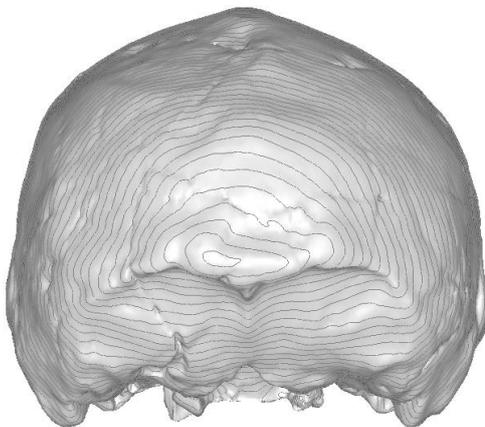
**Zhoukoudian III Locus L**  
(*H. erectus*)

**Figura 6.6** Variabilità nella morfologia occipitale in Asia (Cina) nel Pleistocene Medio (reperti non in scala).

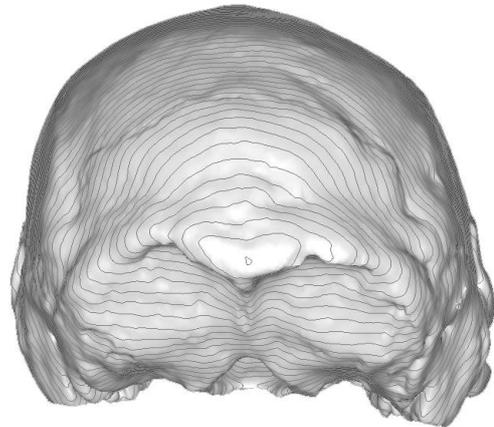
## Pleistocene Medio e Superiore (Asia)



**Sambungmacan 3**  
(*H. erectus*)



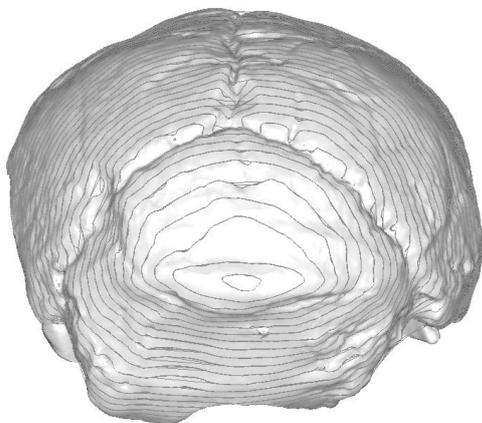
**Ngandong 7**  
(*H. erectus*)



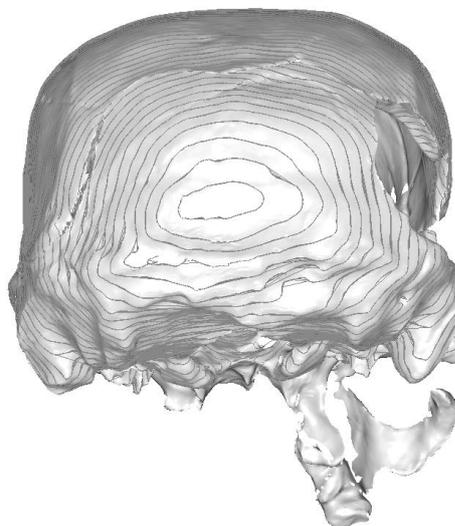
**Ngandong 12**  
(*H. erectus*)

**Figura 6.7** Variabilità nella morfologia occipitale in Asia (Isole della Sonda) nel Pleistocene Medio e Superiore (reperti non in scala).

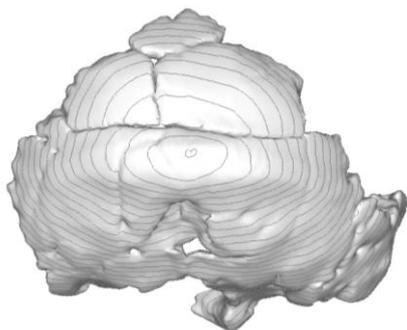
## Pleistocene Medio (Africa)



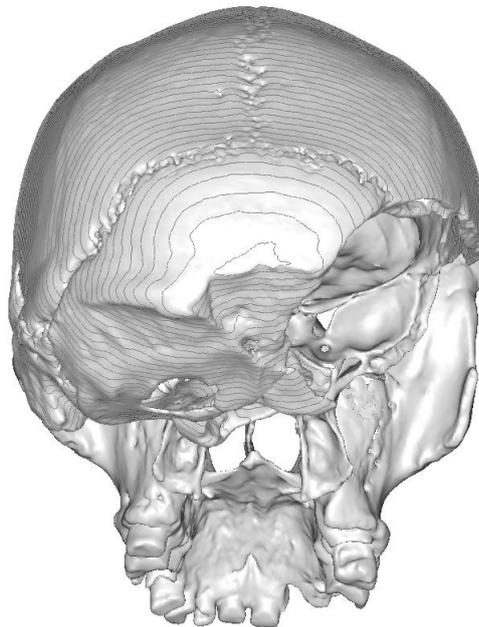
**Saldanha**  
(*H. heidelbergensis*)



**Salè**  
(*H. heidelbergensis*)



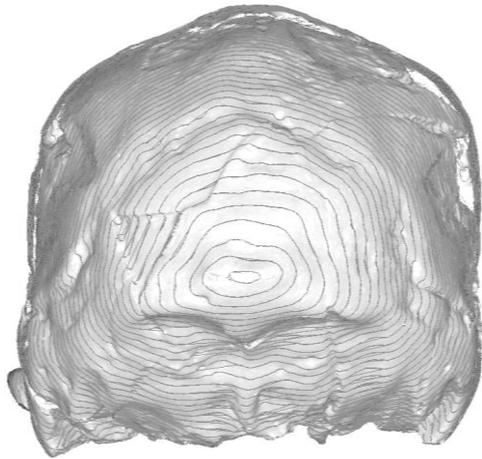
**Ndotu**  
(*H. heidelbergensis*)



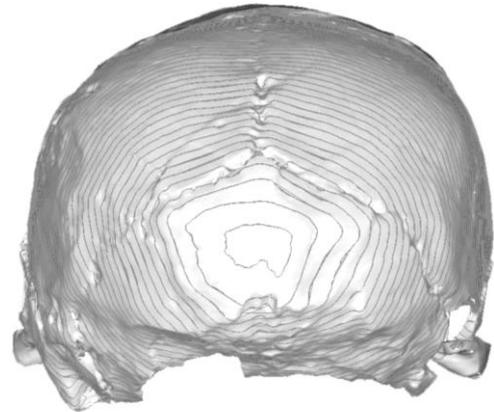
**Kabwe 1**  
(*H. heidelbergensis*)

**Figura 6.8** Variabilità nella morfologia occipitale in Africa nel Pleistocene Medio (reperti non in scala).

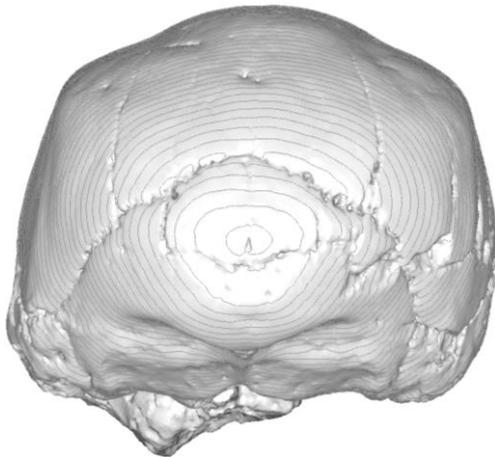
## Pleistocene Medio e Superiore (Africa)



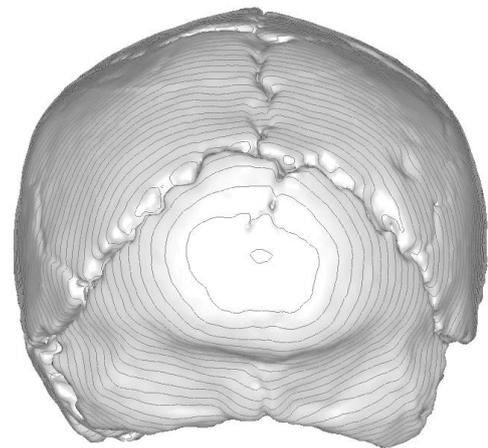
**Eyasi 1**  
(*H. heidelbergensis*)



**Jebel Irhoud 1**  
(*H. heidelbergensis*)



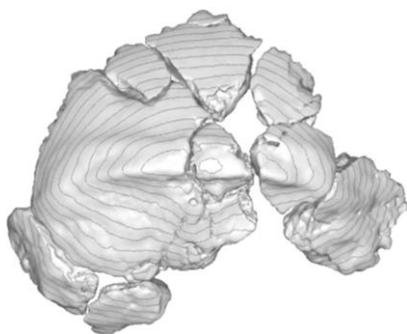
**KNM-ES 11693**  
(*H. heidelbergensis*)



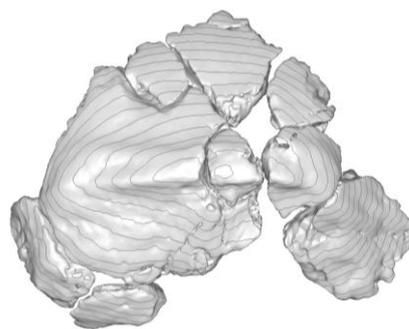
**Laetoli 18**  
(*H. heidelbergensis*)

**Figura 6.9** Variabilità nella morfologia occipitale in Africa nel Pleistocene Medio e Superiore (reperti non in scala).

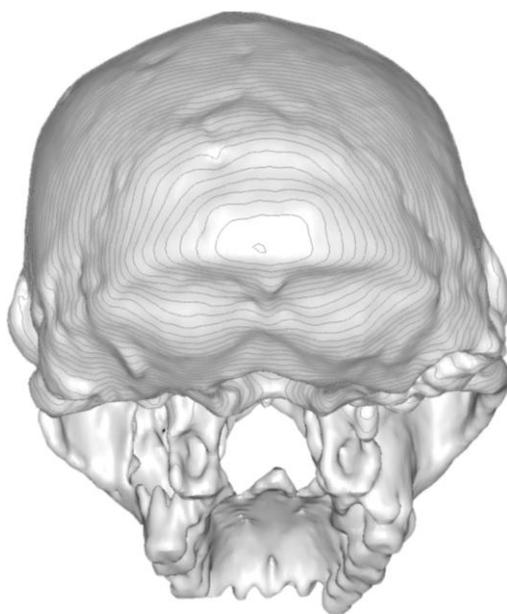
## Pleistocene Medio (Europa)



**Ceprano (originale)**  
(*H. heidelbergensis*)



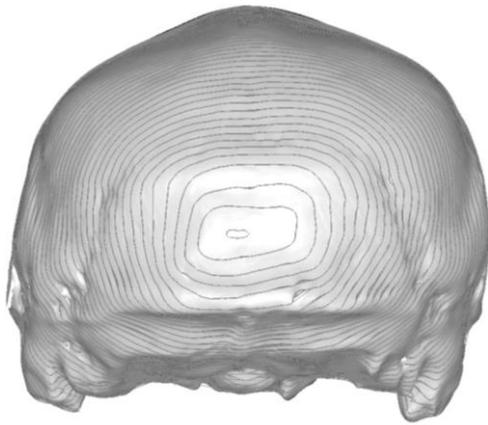
**Ceprano (simmetrizzato)**  
(*H. heidelbergensis*)



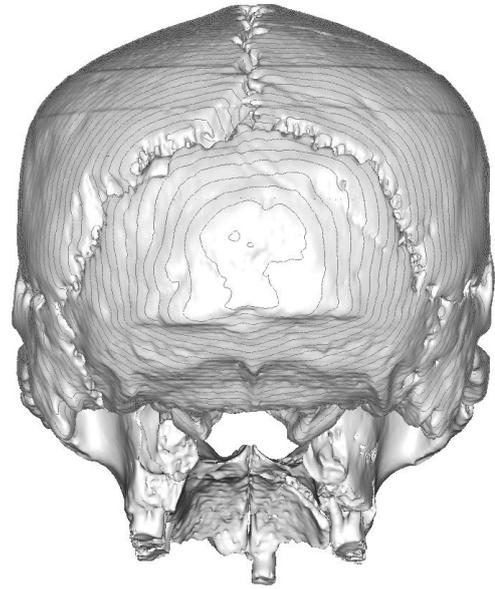
**Petralona**  
(*H. heidelbergensis*)

**Figura 6.10** Variabilità nella morfologia occipitale in Europa nel Pleistocene Medio. L'occipitale isolato del calvario di Ceprano è riportato nella sua morfologia originaria (in alto a sinistra) e come si presenta dopo il procedimento di simmetrizzazione digitale (a destra) (reperti non in scala).

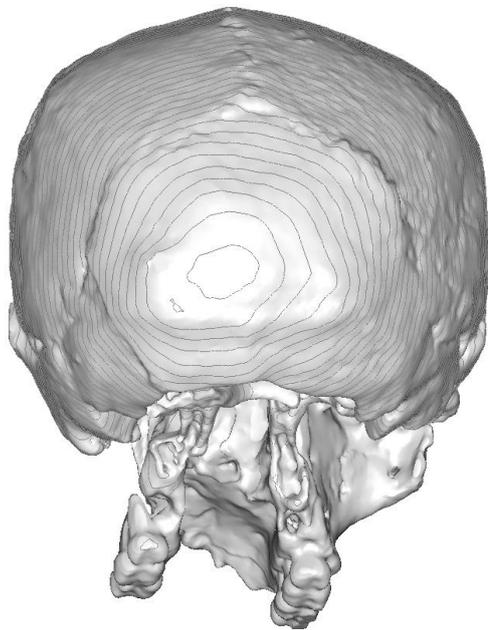
## Pleistocene Medio (Europa)



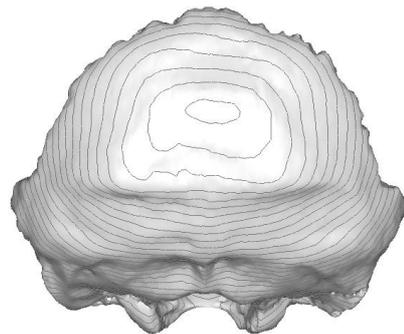
**Atapuerca SH 4**  
(*H. heidelbergensis*)



**Atapuerca SH 5**  
(*H. heidelbergensis*)



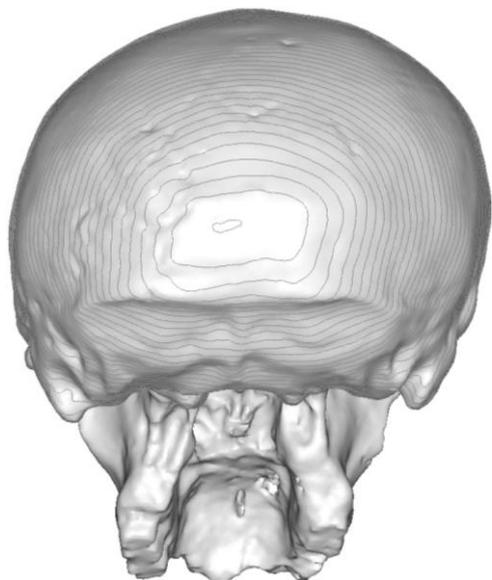
**Steinheim**  
(*H. heidelbergensis*)



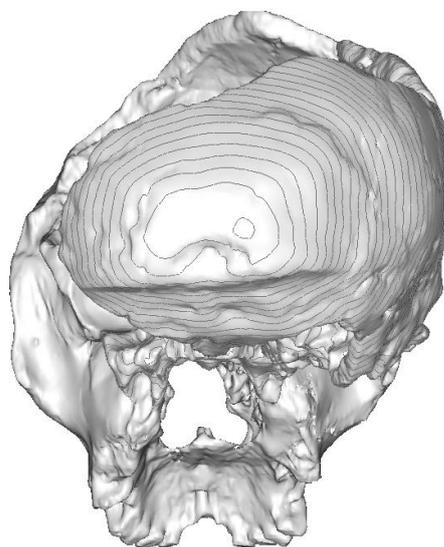
**Swanscombe**  
(*H. heidelbergensis*)

**Figura 6.11** Variabilità nella morfologia occipitale in Europa nel Pleistocene Medio (reperti non in scala).

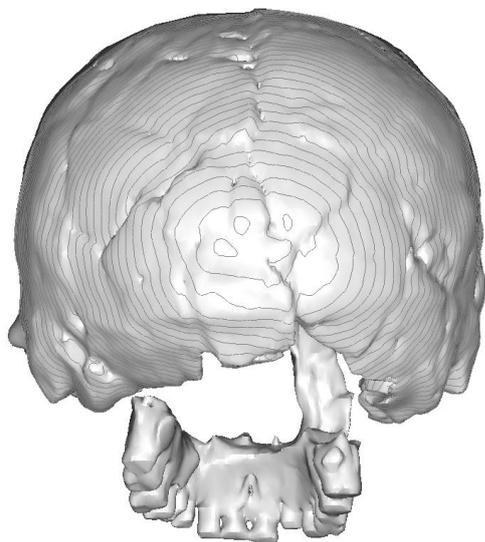
## Pleistocene Superiore (Europa, Asia)



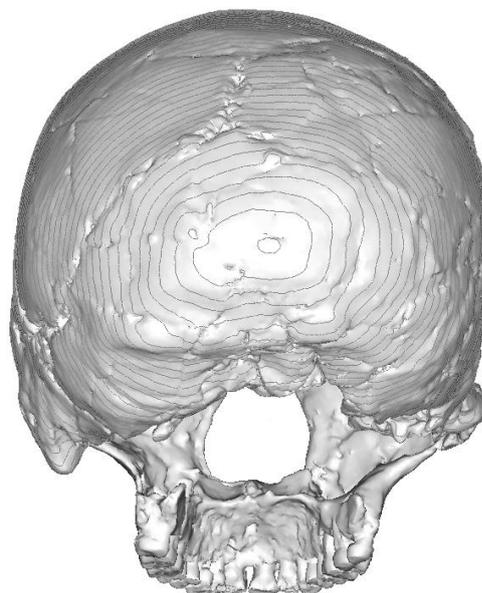
**Saccopastore 1**  
(*H. neanderthalensis*)



**Gibraltar 1**  
(*H. neanderthalensis*)



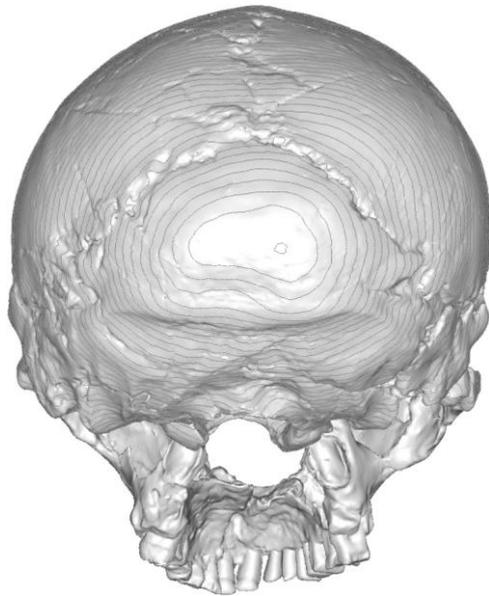
**Tabun C 1**  
(*H. neanderthalensis*)



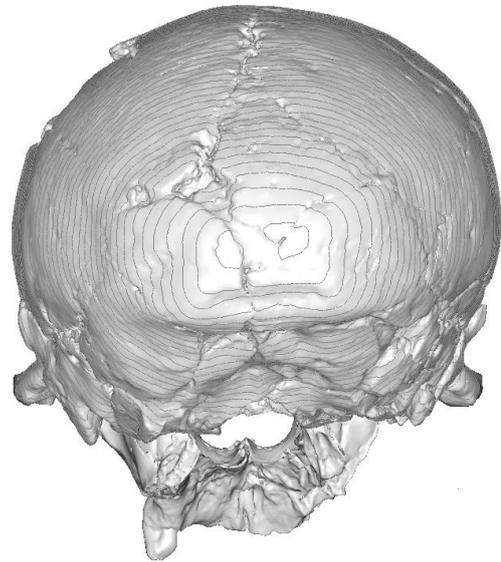
**Amud 1**  
(*H. neanderthalensis*)

**Figura 6.12** Variabilità nella morfologia occipitale nel Pleistocene Superiore in Europa (in alto) e nel Vicino Oriente (in basso) (reperti non in scala).

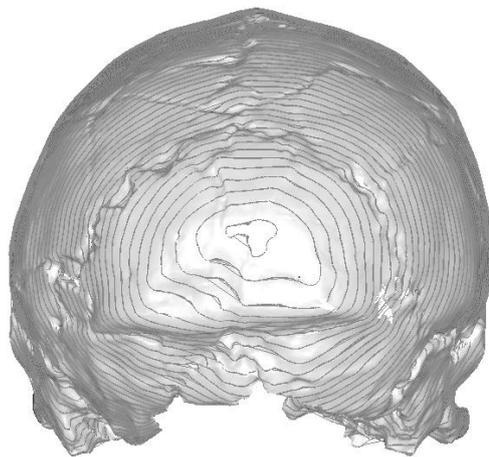
## Pleistocene Superiore (Europa)



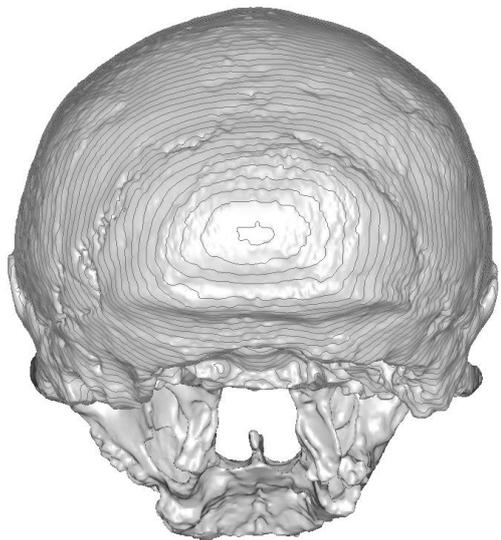
**La Ferrassie 1**  
(*H. neanderthalensis*)



**La Chapelle-aux-Saints**  
(*H. neanderthalensis*)



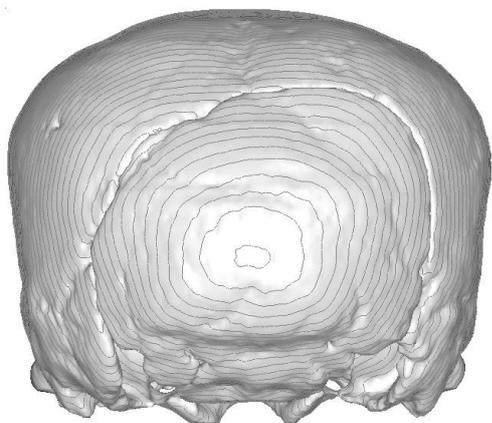
**La Quina 5**  
(*H. neanderthalensis*)



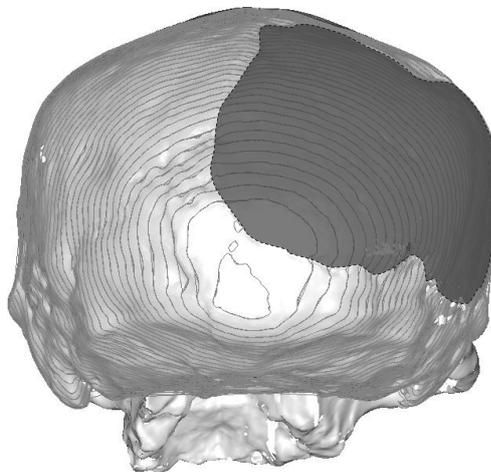
**Guattari 1**  
(*H. neanderthalensis*)

**Figura 6.13** Variabilità nella morfologia occipitale in Europa nel Pleistocene Superiore (reparti non in scal)

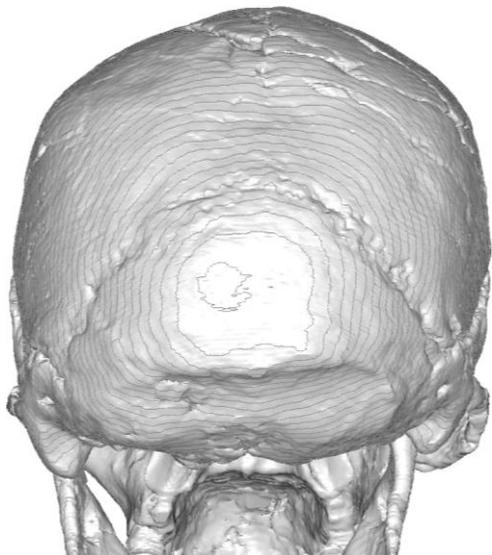
## Pleistocene Superiore (Africa, Asia)



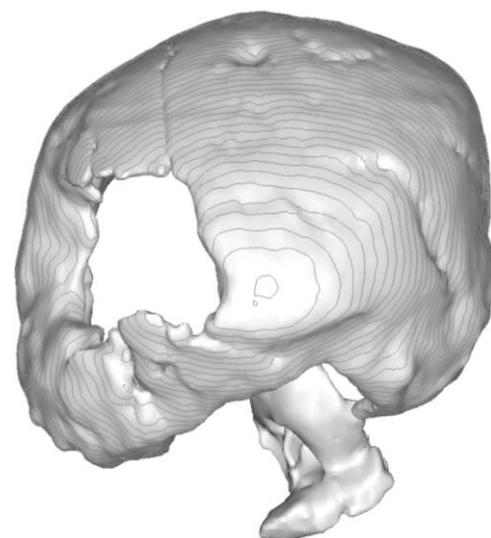
**Singa**  
(*H. heidelbergensis*)



**Dali**  
(*H. heidelbergensis*)



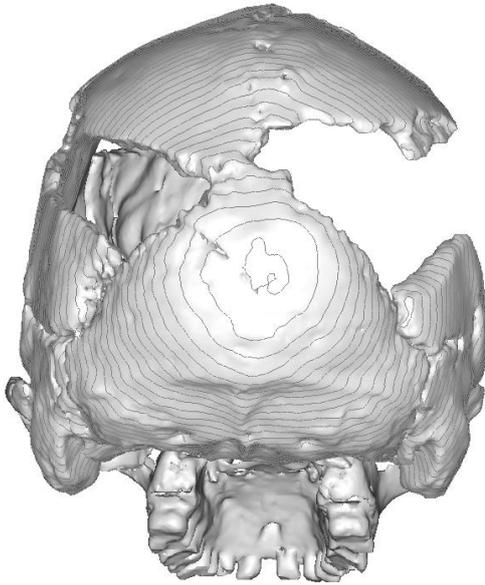
**Skull V**  
(*H. sapiens*)



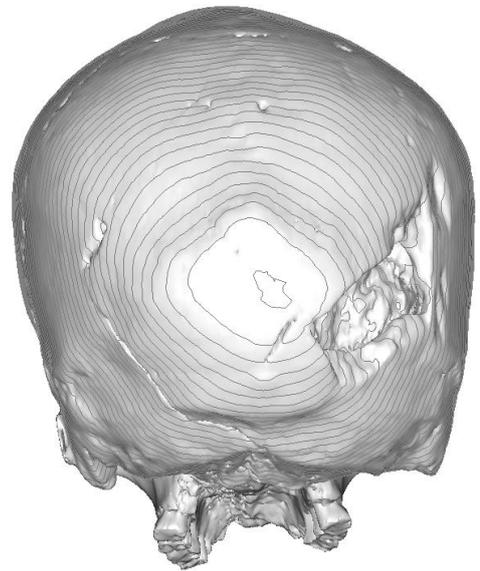
**Skull IX**  
(*H. sapiens*)

**Figura 6.14** Variabilità nella morfologia occipitale nel Pleistocene Superiore in Africa (in alto a destra) in Estremo Oriente (in alto a sinistra) e nel Vicino Oriente (in basso). L'area ombreggiata indica una porzione ricostruita e non presente nell'originale (reperti non in scala).

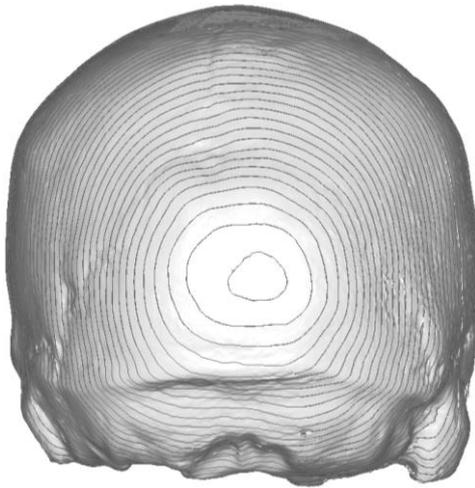
## Pleistocene Superiore (Africa, Europa)



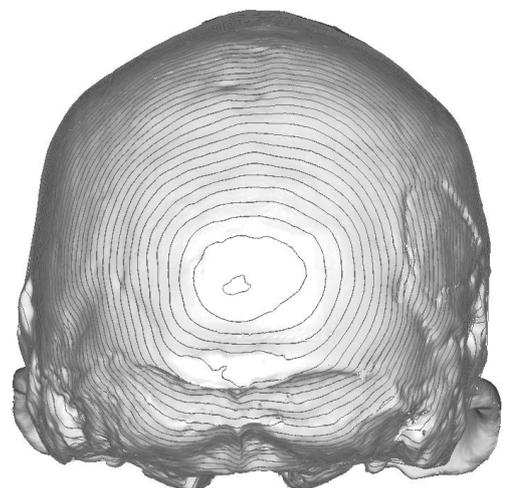
**Nazlet Khater**  
(*H. sapiens*)



**Fonterossi**  
(*H. sapiens*)



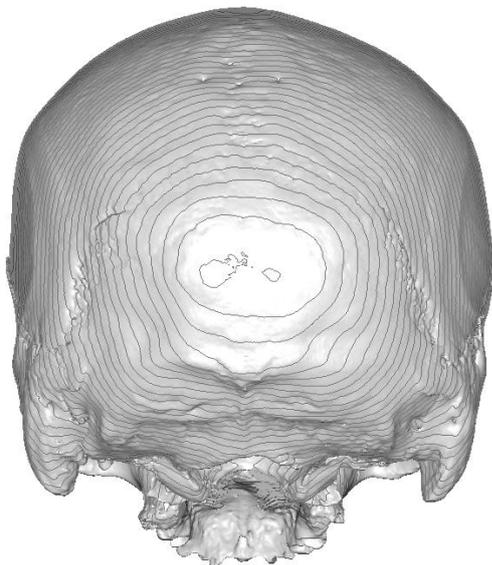
**Cioclovina**  
(*H. sapiens*)



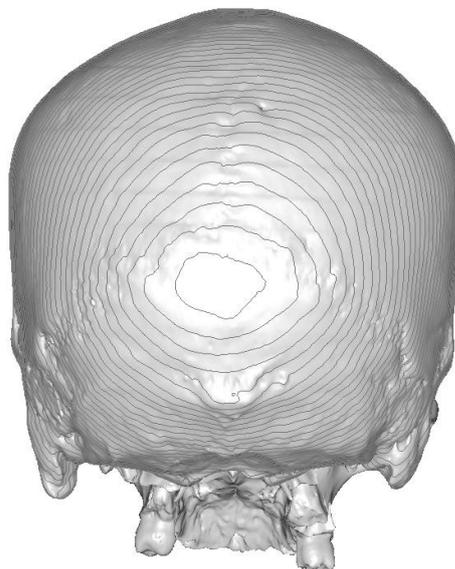
**Oberkassel**  
(*H. sapiens*)

**Figura 6.15** Variabilità nella morfologia occipitale nel Pleistocene Superiore in Africa (in alto a destra) e in Europa. Il reperto di Fonterossi (in alto a destra) risale all'Olocene (reperti non in scala).

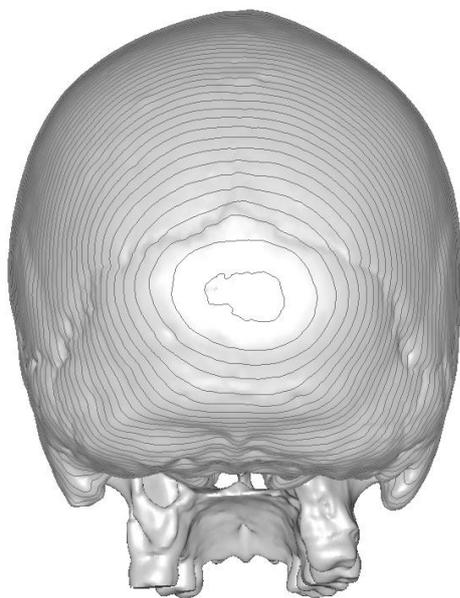
## Olocene (Europa, Australia)



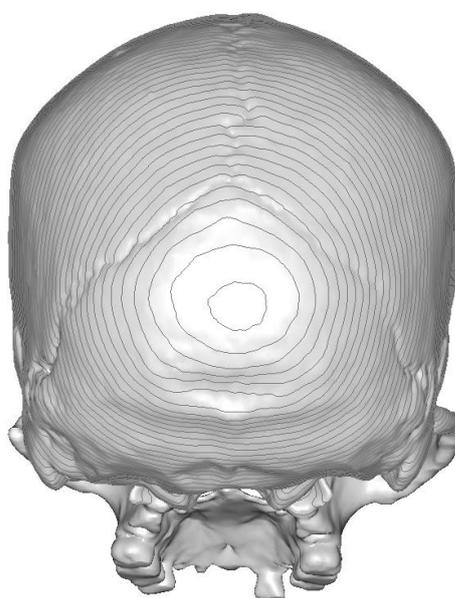
**Indeterminato**  
(*H. sapiens*)



**OL 1112 (M 23)**  
(*H. sapiens*)



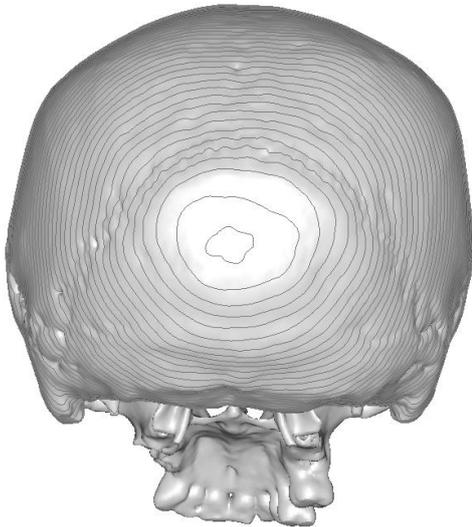
**VA-016-CR (M 20)**  
(*H. sapiens*)



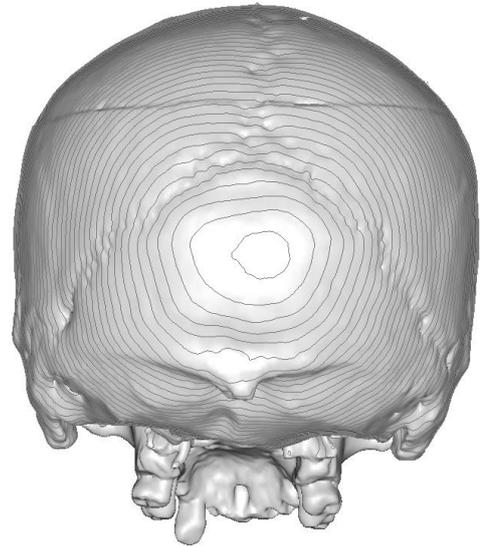
**VA-017-CR (M 30)**  
(*H. sapiens*)

**Figura 6.16** Variabilità nella morfologia occipitale nell'Olocene in Europa (in alto a sinistra) e in Australia (in basso). Il reperto in alto a destra risulta indeterminato (reperti non in scala).

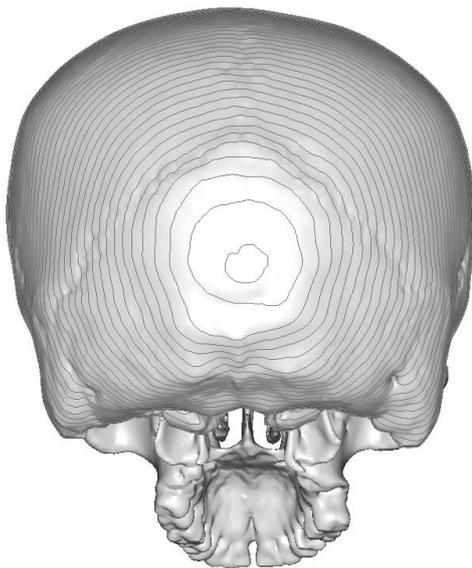
## Olocene (Europa)



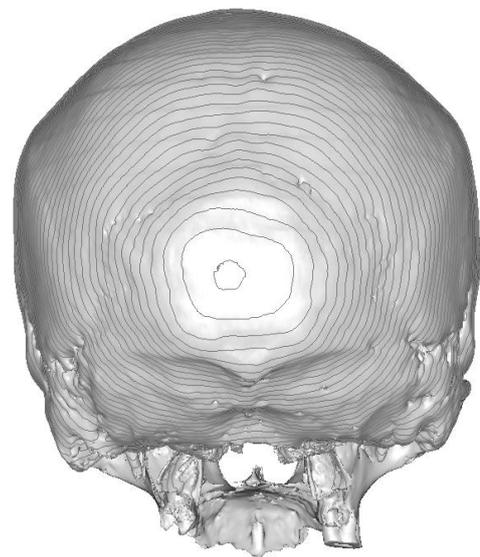
**VA-33-CR (F 20)**  
(*H. sapiens*)



**VA-22-CR (M 51)**  
(*H. sapiens*)



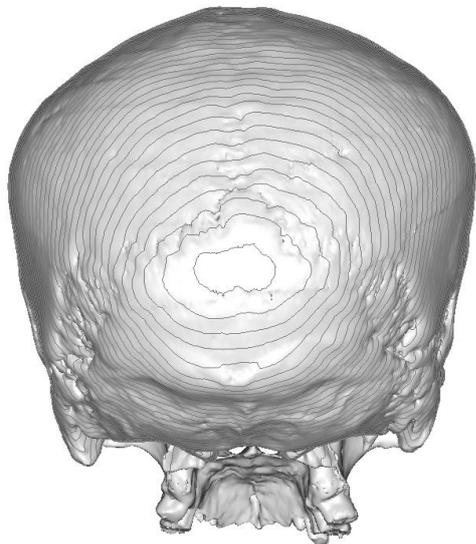
**VA-030-CR (F 23)**  
(*H. sapiens*)



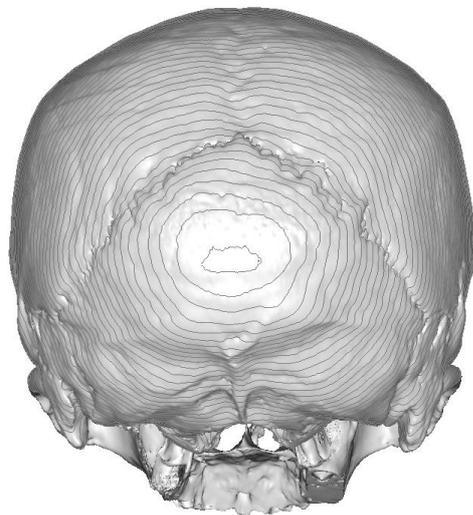
**OL 1193 (M 58)**  
(*H. sapiens*)

**Figura 6.17** Variabilità nella morfologia occipitale nell'Olocene in Europa (reperti non in scala).

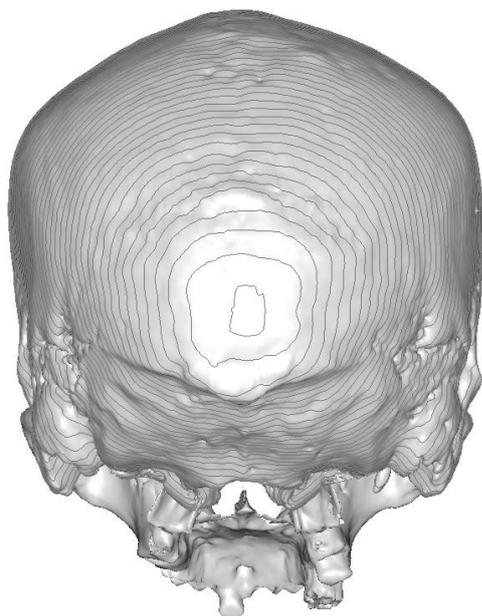
## Olocene (Europa)



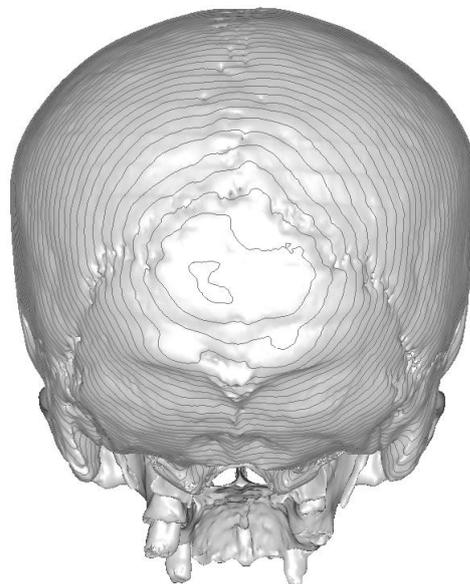
**OL 794 (M 47)**  
(*H. sapiens*)



**OL 1282 (M 66)**  
(*H. sapiens*)



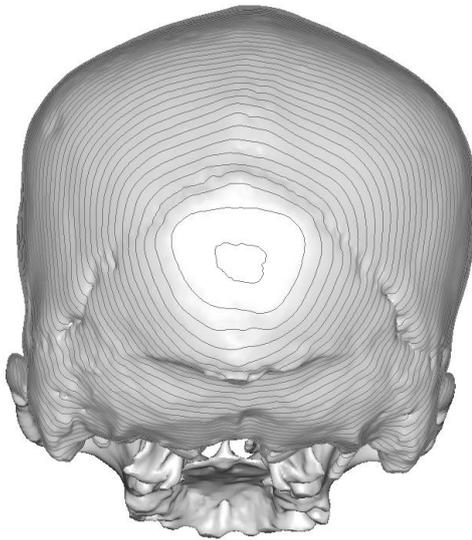
**OL 866 (M 59)**  
(*H. sapiens*)



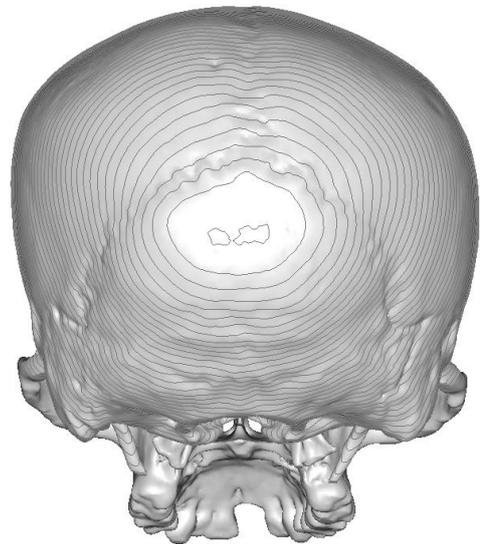
**OL 1192 (M 67)**  
(*H. sapiens*)

**Figura 6.18** Variabilità nella morfologia occipitale nell'Olocene in Europa (reperti non in scala).

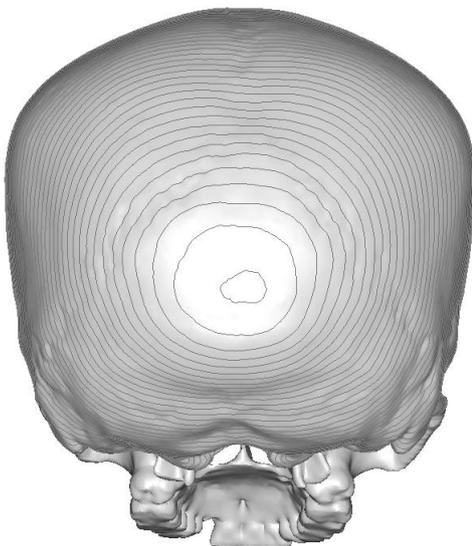
## Olocene (Africa)



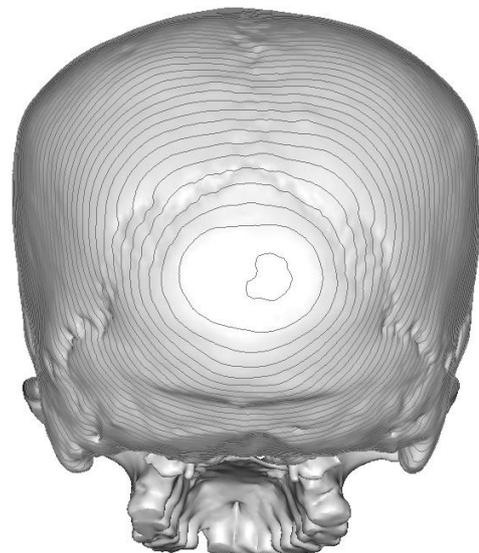
**VA-023-CR (M 50)**  
(*H. sapiens*)



**VA-024-CR (F 20)**  
(*H. sapiens*)



**VA-019-CR (F 20)**  
(*H. sapiens*)

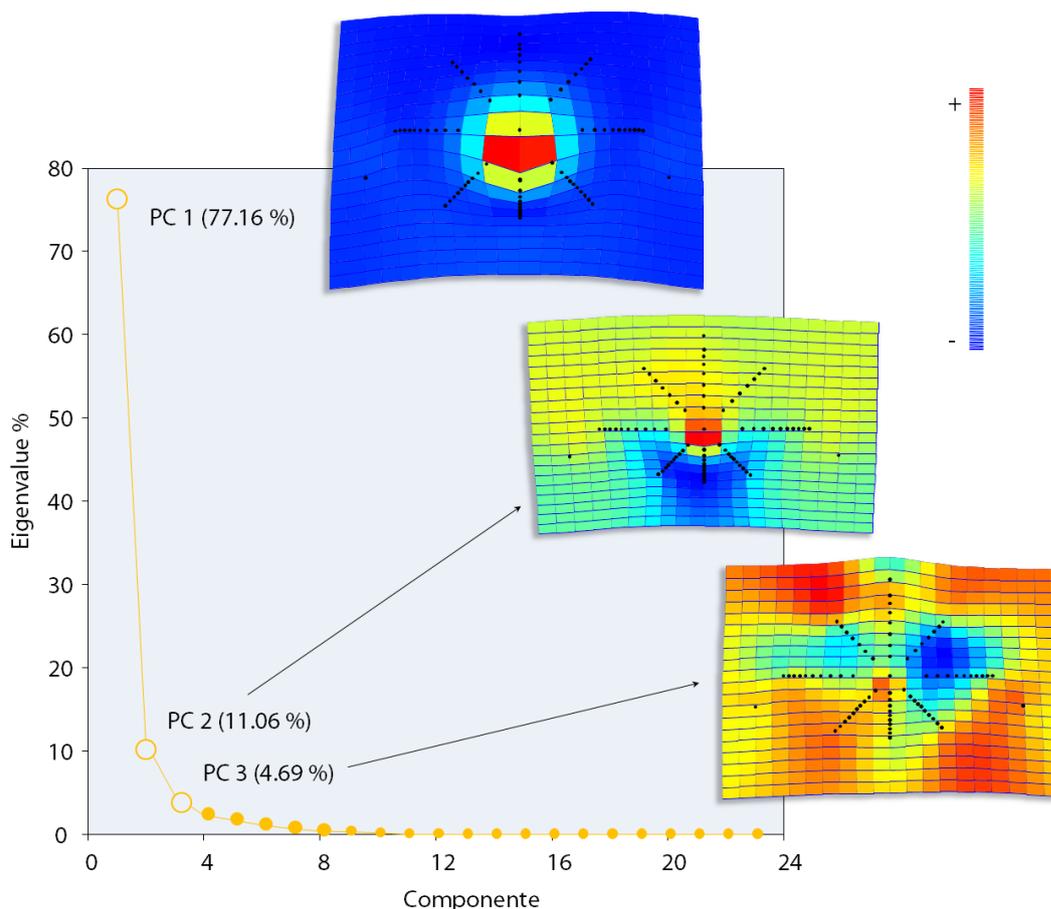


**VA-35-CR (F 35)**  
(*H. sapiens*)

**Figura 6.19** Variabilità nella morfologia occipitale nell'Olocene in Africa (reperti non in scala).

6.1.2 *THIN PLATE SPLINE (TPS)* – Al fine di quantificare e rendere disponibile per le analisi di statistica multivariata, l'informazione "geometrica" ricavata con il metodo delle polilinee, è stata approntata un'analisi esplorativa di morfometria geometrica utilizzando landmarks e semilandmarks su un campione limitato ma rappresentativo di reperti fossili (24 in totale). La matrice delle distanze euclidee delle coordinate geometriche ottenute dopo la sovrapposizione di Procruste (GPA) e il procedimento di sliding (Tabella 6.1), è stata utilizzata per eseguire l'analisi delle componenti principali (PCA).

Le prime tre componenti della PCA spiegano assieme il 92,3% della varianza complessiva (fig. 6.20). La distribuzione dei singoli esemplari (figg. 6.21 e 6.22) lungo la PC 1, cui è associato il 77,16 % della varianza complessiva appare essere fortemente polarizzata. La PC1 rende conto principalmente di variazioni



**Figura 6.20** Distribuzione del peso relativo delle diverse componenti principali. Le griglie di deformazione con evidenziati in falsi colori i pattern di espansione e contrazione dal consenso (centro degli assi) sono relative agli estremi positivi delle prime tre componenti (autovalore = 1.0).

**Tabella 6.1** Matrice delle distanze euclidee in base alle coordinate di Procruste dopo il procedimento di sliding.

ID	KNM-EF	KNM-EF D2282	D2880	Sangiran	Sangiran	Trinil 2	Zhouko	Zhouko	Zhouko	Zhouko	Sambur	Ngando	Ngando	Cepranc	Cepranc	Petralor	Atapuer	Swansc	Saccopa	La Chap	La Ferra	Laetoli	KNM-EF	
KNM-ER-1813	0	0,081	0,143	0,095	0,121	0,209	0,135	0,084	0,063	0,106	0,092	0,132	0,197	0,204	0,118	0,128	0,113	0,244	0,274	0,245	0,238	0,246	0,298	0,319
KNM-ER-3733	0,081	0	0,113	0,087	0,099	0,203	0,116	0,051	0,066	0,072	0,068	0,148	0,201	0,182	0,1	0,131	0,141	0,276	0,296	0,273	0,273	0,275	0,338	0,353
D2282	0,143	0,113	0	0,112	0,089	0,224	0,096	0,09	0,122	0,079	0,082	0,17	0,212	0,21	0,117	0,124	0,172	0,304	0,316	0,291	0,302	0,298	0,354	0,374
D2880	0,095	0,087	0,112	0	0,069	0,18	0,066	0,056	0,084	0,094	0,068	0,088	0,18	0,179	0,143	0,164	0,121	0,303	0,325	0,294	0,292	0,299	0,355	0,369
Sangiran 2	0,121	0,099	0,089	0,069	0	0,157	0,065	0,069	0,11	0,09	0,066	0,11	0,162	0,16	0,147	0,16	0,13	0,322	0,341	0,313	0,312	0,311	0,367	0,383
Sangiran 17	0,209	0,203	0,224	0,18	0,157	0	0,205	0,194	0,198	0,221	0,174	0,143	0,092	0,105	0,251	0,258	0,148	0,409	0,434	0,396	0,385	0,384	0,442	0,445
Trinil 2	0,135	0,116	0,096	0,066	0,065	0,205	0	0,081	0,133	0,103	0,094	0,126	0,204	0,201	0,152	0,168	0,156	0,316	0,334	0,306	0,308	0,31	0,365	0,382
Zhoukoudian 1 E	0,084	0,051	0,09	0,056	0,069	0,194	0,081	0	0,072	0,051	0,047	0,121	0,188	0,175	0,104	0,128	0,132	0,291	0,309	0,285	0,284	0,288	0,345	0,363
Zhoukoudian 1 L	0,063	0,066	0,122	0,084	0,11	0,198	0,133	0,072	0	0,087	0,074	0,131	0,195	0,197	0,124	0,142	0,134	0,274	0,3	0,272	0,272	0,279	0,334	0,349
Zhoukoudian 2 L	0,106	0,072	0,079	0,094	0,09	0,221	0,103	0,051	0,087	0	0,08	0,16	0,221	0,204	0,11	0,128	0,162	0,281	0,296	0,277	0,282	0,281	0,335	0,356
Zhoukoudian 3 L	0,092	0,068	0,082	0,068	0,066	0,174	0,094	0,047	0,074	0,08	0	0,112	0,155	0,155	0,099	0,118	0,116	0,303	0,322	0,293	0,293	0,296	0,354	0,371
Sambungmacan 3	0,132	0,148	0,17	0,088	0,11	0,143	0,126	0,121	0,131	0,16	0,112	0	0,135	0,165	0,192	0,207	0,105	0,334	0,36	0,324	0,311	0,323	0,374	0,382
Ngandong 7	0,197	0,201	0,212	0,18	0,162	0,092	0,204	0,188	0,195	0,221	0,155	0,135	0	0,094	0,218	0,221	0,127	0,398	0,422	0,383	0,371	0,373	0,427	0,439
Ngandong 12	0,204	0,182	0,21	0,179	0,16	0,105	0,201	0,175	0,197	0,204	0,155	0,165	0,094	0	0,203	0,217	0,143	0,405	0,422	0,388	0,381	0,378	0,44	0,451
Ceprano	0,118	0,1	0,117	0,143	0,147	0,251	0,152	0,104	0,124	0,11	0,099	0,192	0,218	0,203	0	0,05	0,158	0,271	0,282	0,258	0,264	0,265	0,324	0,352
Ceprano Retrodeform	0,128	0,131	0,124	0,164	0,16	0,258	0,168	0,128	0,142	0,128	0,118	0,207	0,221	0,217	0,05	0	0,164	0,27	0,283	0,258	0,265	0,263	0,314	0,348
Petralona	0,113	0,141	0,172	0,121	0,13	0,148	0,156	0,132	0,134	0,162	0,116	0,105	0,127	0,143	0,158	0,164	0	0,285	0,31	0,268	0,257	0,261	0,317	0,329
Atapuerca SH 5	0,244	0,276	0,304	0,303	0,322	0,409	0,316	0,291	0,274	0,281	0,303	0,334	0,398	0,405	0,271	0,27	0,285	0	0,058	0,063	0,064	0,07	0,095	0,113
Swanscombe	0,274	0,296	0,316	0,325	0,341	0,434	0,334	0,309	0,3	0,296	0,322	0,36	0,422	0,422	0,282	0,283	0,31	0,058	0	0,064	0,088	0,078	0,099	0,117
Saccopastore 1	0,245	0,273	0,291	0,294	0,313	0,396	0,306	0,285	0,272	0,277	0,293	0,324	0,383	0,388	0,258	0,258	0,268	0,063	0,064	0	0,061	0,058	0,106	0,115
La Chapelle-aux-Sain	0,238	0,273	0,302	0,292	0,312	0,385	0,308	0,284	0,272	0,282	0,293	0,311	0,371	0,381	0,264	0,265	0,257	0,064	0,088	0,061	0	0,05	0,096	0,1
La Ferrassie	0,246	0,275	0,298	0,299	0,311	0,384	0,31	0,288	0,279	0,281	0,296	0,323	0,373	0,378	0,265	0,263	0,261	0,07	0,078	0,058	0,05	0	0,084	0,094
Laetoli 18	0,298	0,338	0,354	0,355	0,367	0,442	0,365	0,345	0,334	0,335	0,354	0,374	0,427	0,44	0,324	0,314	0,317	0,095	0,099	0,106	0,096	0,084	0	0,077
KNM-ER 116931	0,319	0,353	0,374	0,369	0,383	0,445	0,382	0,363	0,349	0,356	0,371	0,382	0,439	0,451	0,352	0,348	0,329	0,113	0,117	0,115	0,1	0,094	0,077	0

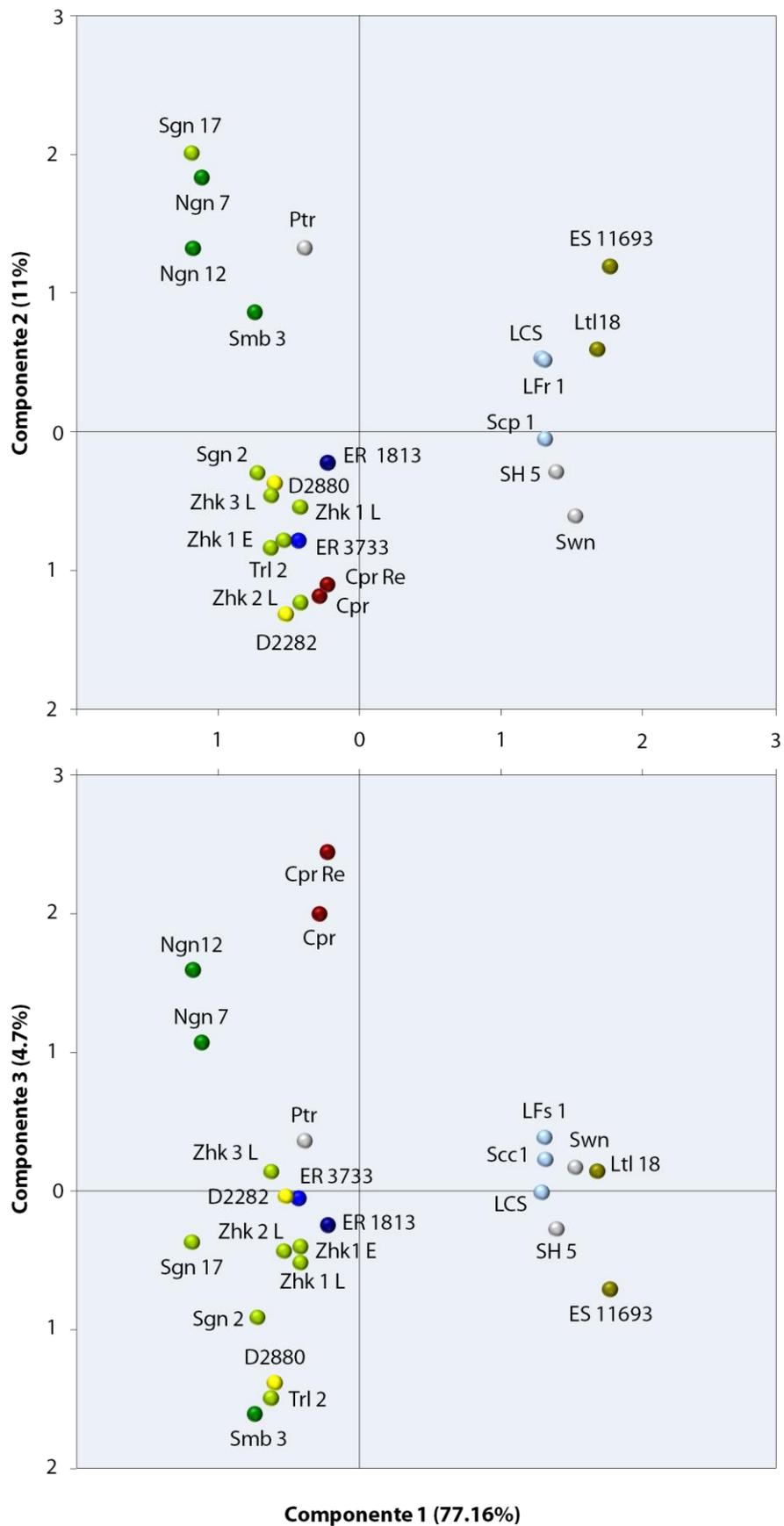
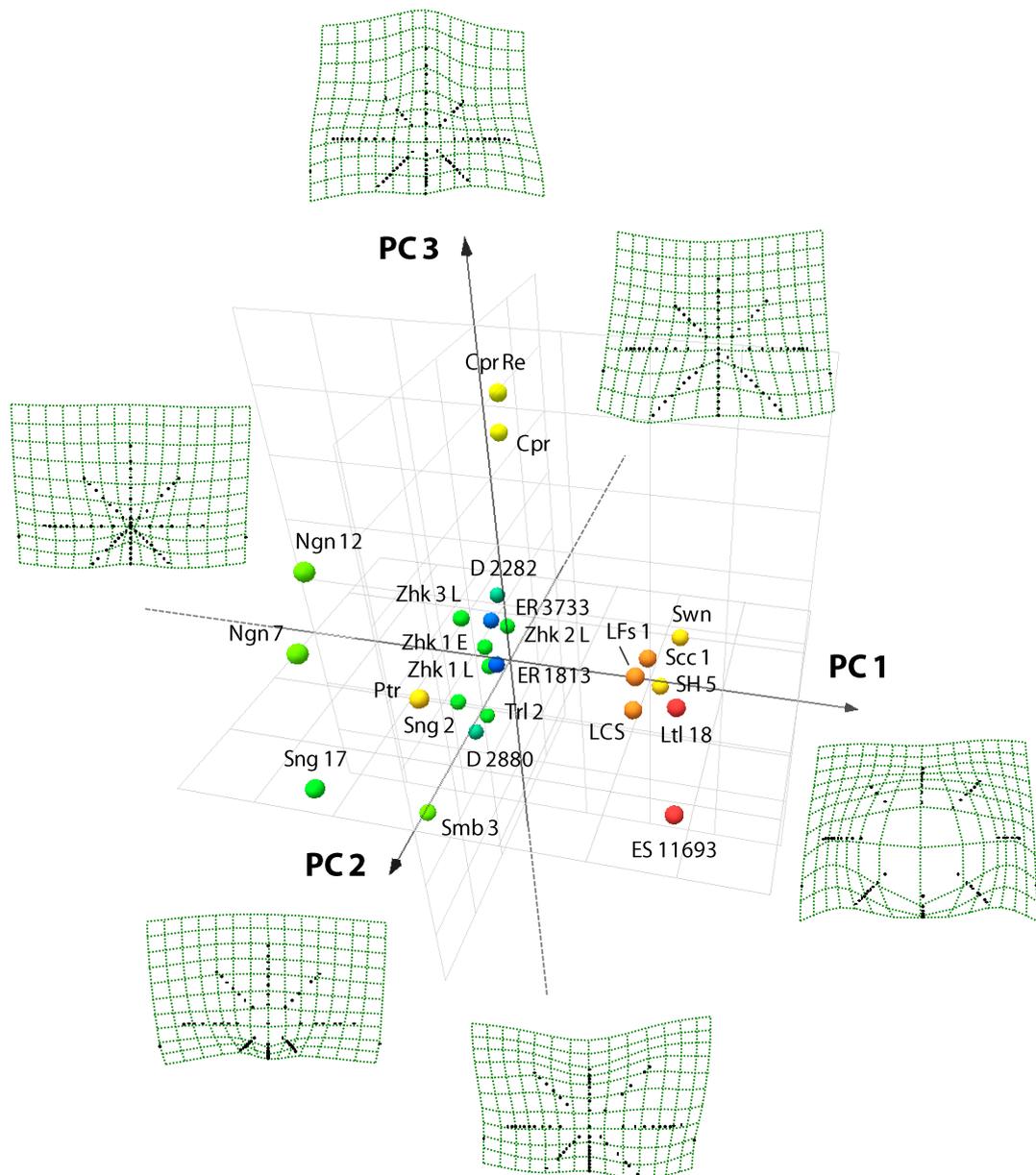


Figura 6.21 Grafici di dispersione di PC1 vs. PC2 (in alto) e PC1 vs. PC3 (in basso)



**Figura 6.22** Distribuzione degli esemplari lungo le prime tre componenti principali (92,3% della variabilità complessiva) con associate le griglie di deformazione della configurazione geometrica agli estremi della varianza. Le frecce indicano la progressione numerica degli autovallori (eigenvalues).

relative alla porzione mediana della squama ed è fortemente influenzata dalla posizione dell'opistocranion relativamente all'inion. In particolare agli estremi negativi si distribuiscono con numerose sovrapposizioni, tutti gli esemplari che presentano coincidenza tra inion e opistocranion (e.g. i fossili di Sangiran,

Ngandong, Zhoukoudian) o una moderata elevazione di quest'ultimo lungo la porzione occipitale della squama (e.g. Petralona), mentre per valori positivi si raggruppano per gruppi tassonomici, gli esemplari in cui i due punti craniometrici risultano ben distanziati. A tale movimento di "distanziamento" ed espansione relativa della squama corrisponde il progressivo flettersi delle porzioni nucleari occupate dal toro occipitale. Quest'ultimo, dal confronto con il dato "fotogrammetrico" visualizzato con il metodo delle polilinee (figg. 6.3-6.19), passa da una estensione bi-asterionica continua e rettilinea per valori sempre più negativi, ad una limitazione alle porzioni più mediali della squama cui si associa una progressiva bipartizione laterale e perdita di "unità" strutturale, spostandosi verso gli estremi positivi della variabilità.

La seconda e la terza componente principale spiegano rispettivamente circa l'11% e il 4,7% della varianza complessiva. La PC 2 registra principalmente cambiamenti nell'estensione in senso antero-posteriore della squama e conseguentemente anche nell'orientamento del piano nucale e più in generale delle porzioni nucleari poste inferiormente all'opistocranion rispetto a quelle situate superiormente. Tale variazione è espressa nella proiezione bidimensionale dall'infittirsi e dal rarefarsi delle polilinee e nella realtà corrisponde a variazioni di lunghezza della porzione posteriore del cranio che si verificano in direzione antero-posteriore (cioè lungo il piano dell'osservatore). Quando aggiunta alla PC 1, la PC 2 (fig. 6.21 in alto) discrimina nel primo quadrante (valori negativi di PC1 e positivi di PC 2), gli esemplari che possiedono opistocranion e inion coincidenti (o ravvicinati) e che presentano un piano nucale allungato in senso antero-posteriore, con andamento sub-orizzontale rispetto al piano di orientamento (gl-op) dei reperti. Questa conformazione (sempre per valori di PC 2 positivi), corrisponde a un infittimento prospettico delle polilinee e nella griglia di deformazione viene visualizzato come una contrazione delle maglie inferiori (fig. 6.22). In particolare si viene a definire un morfospazio rappresentato dalla variabilità dei tardi *H. erectus* del Sud-Est Asiatico (Ngandong, Sambungmacan) che presentano come tratto sinapomorfico la grande espansione dell'area di inserzione del gran complesso (*semispinalis capitis*) che occupa quasi per intero il piano nucale "schiacciando" in posizione molto arretrata il complesso dei retti del capo. In queste forme (particolarmente nel campione di

Ngandong), le porzioni semispinali del piano nucale risultano quindi espanse antero-posteriormente e appiattite (quasi scavate) tanto che il toro occipitale massiccio, emerge sovrastandolo il piano nucale come un “cercine” osseo (*bourrelet sensu Hublin, 1978*) continuo, delimitato superiormente da un solco sopratorale (*sillon*) ampio e “spiovente” e inferiormente da linee nicali superiori aggettanti che formano una cresta a sbalzo (*crete en surplomb*) bilaterale, rilevata al passaggio tra il bordo inferiore del toro occipitale e il piano nucale. Tale cresta è separata medialmente da un forte ispessimento osseo in corrispondenza della protuberanza occipitale esterna e del *tuberculum linearum* che si allunga inferiormente in continuità con la cresta occipitale esterna (fig. 6.7). Interessante è la clusterizzazione con queste forme “tardive” o “progressive” di *H. erectus*, di Sangiran 17 che rispetto a tutti i fossili del gruppo di Trinil-Sangiran (fig. 6.5), appare essere il reperto con i caratteri di toro occipitale, toro angolare e cresta occipitale esterna (e più in generale di tutte le strutture e sovrastrutture associate alla squama occipitale) più espressi, probabilmente in ragione di fattori di natura allometrica considerate le sue massicce proporzioni craniche. L’allineamento con questo gruppo del reperto medio pleistocenico europeo di Petralona, si spiega in ragione della combinazione di una morfologia pleisiomorfa della squama occipitale dell’occipitale, descritta sulla PC 1 come modesta elevazione dell’opistocranion rispetto all’inion e una morfologia della squama nucale che lungo la PC 2 pone tale reperto all’estremo positivo della variabilità di *H. heidelbergensis* (in particolare le forme africane cfr. *H. rhodesiensis*, Laetoli 18 e KNM-ES 11693). Ciò conferma nell’occipitale le forti somiglianze riscontrate nella morfologia generale di Petralona con i reperti medio pleistocenici africani, probabilmente in relazione alla assenza nella morfologia scheletrica della volta di Petralona (rispetto ai penecontemporanei europei), di ogni carattere derivato in senso “neandertaliano”.

Le forme che sulla PC 1 si riuniscono per valori positivi, discriminano lungo la PC2 in accordo al maggiore o minore sviluppo del “rigonfiamento” posteriore del piano occipitale (maggiore curvatura del profilo medio sagittale della squama), cioè in base alla presenza o assenza di “occipital bun” (o *chignon*) tipico delle forme neandertaliane e di “emi-bun”, tratto variabile riscontrabile tra le tarde forme di *H. heidelbergensis* in Africa (cfr. *H. rhodesiensis* e *H. helmei*,

vedi appendice 1) così come in diversi esemplari di *H. sapiens* appartenenti in particolare a popolazioni pleistoceniche. In particolare per valori positivi della PC 2 si raggruppano gli esemplari medio pleistocenici africani (Laetoli 18, KNM ES 11693) caratterizzati da una squama occipitale dell'occipitale priva di toro occipitale ma "rigonfia" nella porzione mediana a formare una protuberanza rotondeggiante (*bulge*) bordata inferiormente dalle linee nicali superiori che si uniscono per approfondirsi inferiormente e medialmente a sovrastare la protuberanza occipitale esterna e il *tuberculum linearum* che è in continuità con una cresta occipitale esterna molto ben sviluppata (fig. 6.9).

Subito di seguito a queste forme, troviamo i Neandertaliani, con gli esemplari Würmiani "classici" (la Ferrassie 1 e la Chapelle-aux-Saints) caratterizzati da valori più positivi della PC 2 (cui corrisponde una maggiore curvatura sagittale dell'occipitale o in altri termini uno *chignon* più sviluppato) a parità di elevazione dell'opistocranion sulla squama (PC 1), rispetto all'unico esemplare appartenente alla variabilità post-Rissiana (Saccopastore 1).

Nei Neanderthal (figg. 6.11, 6.12) l'opistocranion si proietta posteriormente al di sopra di un modesto toro occipitale che generalmente non si estende lateralmente oltre i limiti rappresentati dall'inserzione sulla squama nucale del gran complesso. Nella parte mediale il toro si flette inferiormente e "rientra" anteriormente così che visto dall'alto il toro appare genicolato lungo i piani parasagittali di entrambi i lati (massima protrusione bilaterale del toro occipitale). Tale rientranza corrisponde in ampiezza all'estensione trasversale della fossa soprainiaca che occupa la porzione centrale del solco sopratorale e si estende inferiormente all'opistocranion. Il minor sviluppo del toro occipitale nella porzione centrale della squama è reso più evidente dall'assenza nei Neanderthal della protuberanza occipitale esterna e dal fatto che la cresta occipitale esterna si estingue nel terzo posteriore della squama nucale senza prendere contatto con il toro.

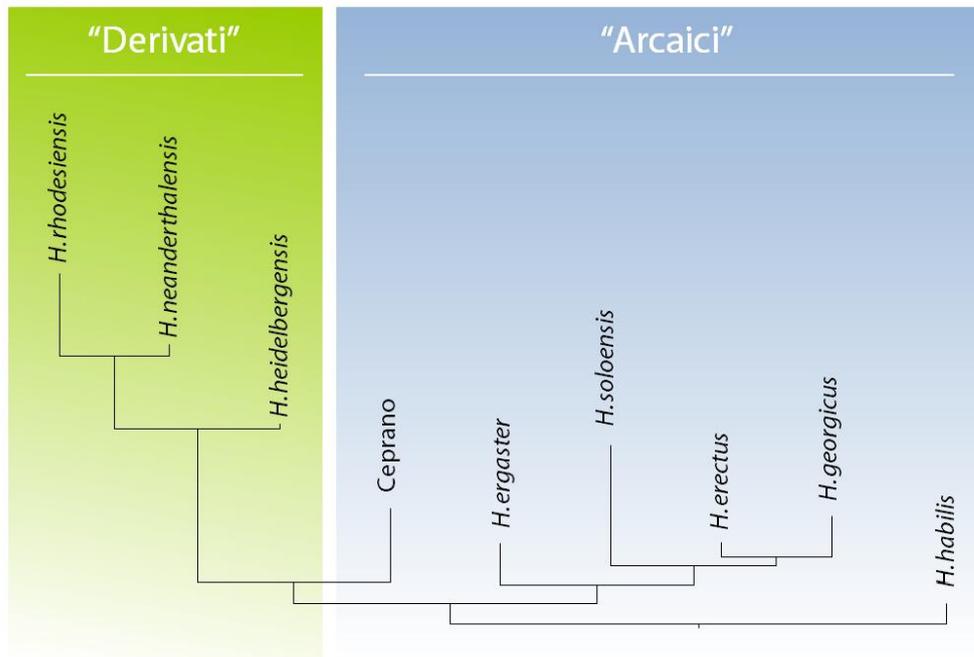
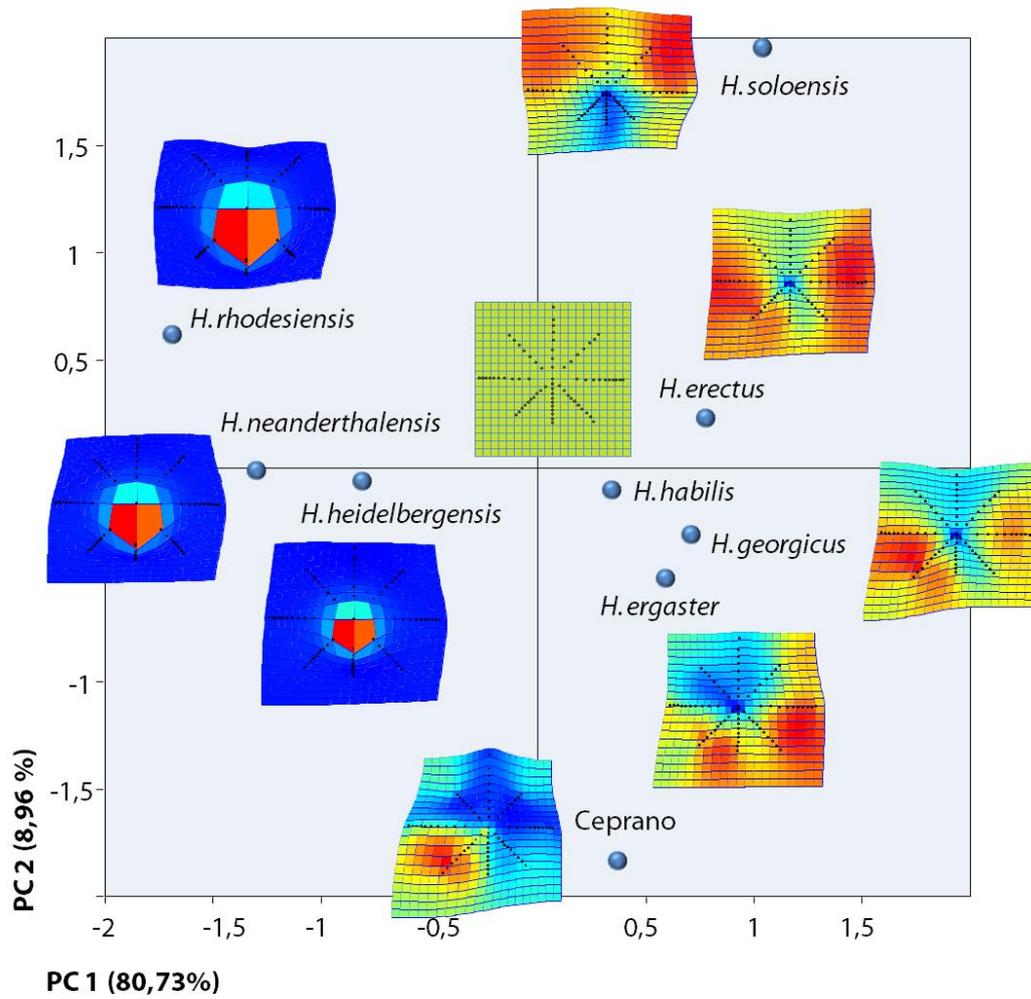
L'analisi delle polilinee (figg. 6.11, 6.12) e la PCA intercettano bene tale variabilità morfologica tanto che lungo la PC 2 gli esemplari di *H. heidelbergensis* con morfologia dell'occipitale più derivata (Swanscombe, Atapuerca SH 5) si separano per valori negativi dai Neanderthal proprio in ragione del grado di sviluppo della protrusione posteriore della squama (*chignon*) e di modifica-

zioni dell'area sottesa alla fossa soprainiacca. Per il resto la PC 1 e la PC 2 insieme definiscono per valori entrambi negativi un gruppo di forme plesiomorfe riferibili in genere alla variabilità di *H. erectus* (*sensu lato*). All'interno di questo gruppo, KNM-ER 1813 (*H. habilis*) che rappresenta la morfologia occipitale più plesiomorfa di tutto il campione studiato, si pone in corrispondenza dell'intersezione degli assi affiancato lungo la PC 1, dal reperto KNM-ER 3733 e in maniera interessante anche Ceprano e Petralona.

La PC 3 con un modesto 4,69 % della varianza complessiva (fig. 6.21 in basso), rende conto di cambiamenti del piano occipitale. In particolare, per valori positivi si riferisce ad uno "schiacciamento" delle curve di livello contro il bordo superiore del toro occipitale (linea nucale suprema) maggiormente accentuato lungo i piani parasagittali che medialmente, per l'interposizione tra il toro e la porzione saliente della squama di un solco sopratorale spiovente. Tale asse discrimina la variabilità di Ngandong e Ceprano dal resto del Campione.

Se le prime tre componenti principali vengono considerate contemporaneamente (fig. 6.22), la PC1 emerge chiaramente come l'asse di discontinuità morfologica tra due "morfotipi" distinti o, forzando la mano, tra due diversi piani strutturali (*bauplan*) relativamente alla morfologia della squama. Uno "arcaico" che rappresenta la condizione plesiomorfa in cui l'opistocranion non si distingue dall'inion (o rimane poco elevato sopra di esso) e una più derivata in cui la squama si sviluppa in ampiezza in senso antero-posteriore e infero-superiore con grande espansione del piano occipitale evidenziata dall'allontanamento lungo l'asse medio sagittale di inion, opistocranion e lambda.

Considerando il dato aggregato per singoli OTU (fig. 6.23 in alto) e confrontando le configurazioni di consenso di ciascun gruppo preso in esame (tab 5.1 in materiali e metodi) tramite PCA, emerge come le prime due componenti spieghino insieme quasi il 90 % della varianza complessiva (89,42%). Rispetto la distribuzione dei vari OTU la condizione più plesiomorfa rappresentata dal reperto KNM-ER 1813 si posiziona, come nella precedente PCA per individui, alla convergenza degli assi di varianza e rispetto ad esso i diversi morfotipi si dispiegano tracciando traiettorie differenti e tra loro in parte divergenti mantenendo però una forte polarità che discrimina tra una morfologia della squama "arcaica" (plesiomorfa) e una più derivata come graficamente evidenziato



**Figura 6.23** (In alto) PC1 e PC2 delle configurazioni di consenso di ogni OTU. Le griglie di deformazione si riferiscono ai confronti a coppie tra ciascun OTU e KNM-ER 1813 (*H. habilis* preso come riferimento). (In basso) Analisi di Neighbor Joining delle configurazioni di consenso.

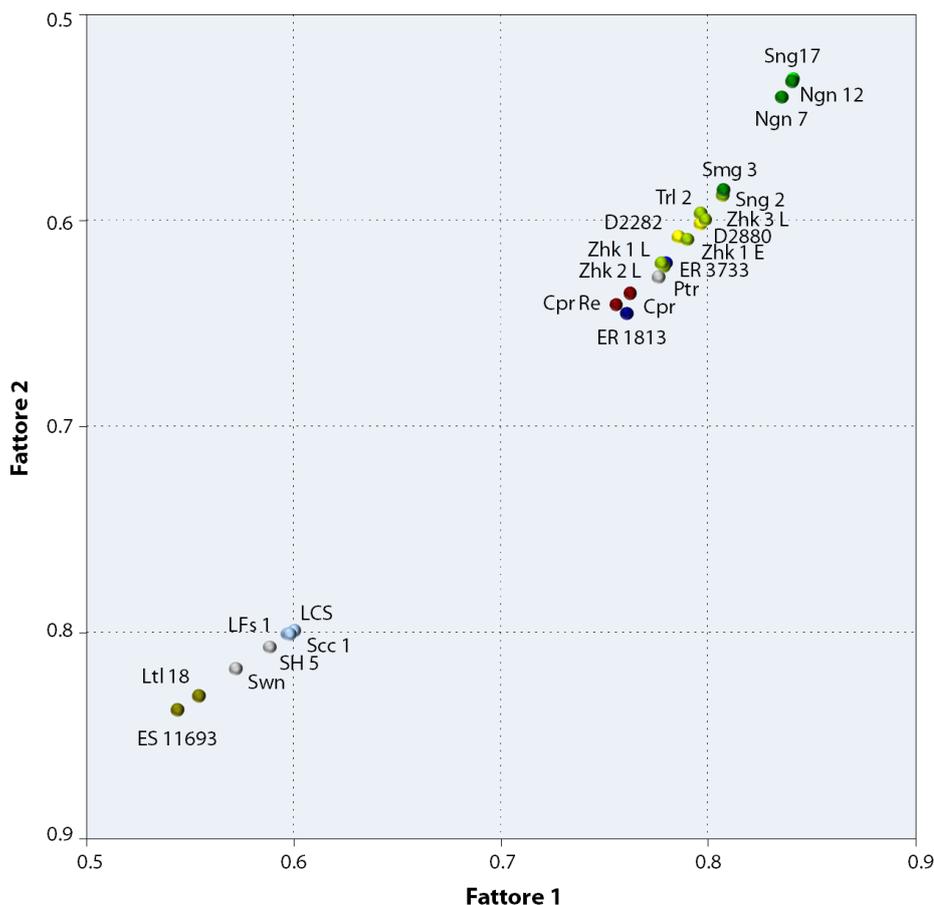
nei confronti a coppie (*pairwise comparisons*) tra le morfologie di consenso di ogni OTU, rispetto alla condizione di *H. habilis* presa come riferimento (fig. 6.23 in alto).

Lo stesso dato emerge con chiarezza dall'analisi di Neighbor Joining (fig. 6.23 in basso) eseguita sulla matrice delle distanze euclidee delle nuove coordinate di consenso, in cui si evidenzia il ruolo di “cerniera” rappresentato dalla morfologia del reperto di Ceprano che si pone come sister taxon rispetto l'intera variabilità “derivata” e si interpone tra questa e un clade che ha alla base *H. ergaster* e internamente diversifica un gruppo che da conto dell'intera variabilità associata a *H. erectus* (*sensu lato*) in Asia. Gli *H. rhodesiensis* (*H. heidelbergensis* africani, tab.5.1 e appendice 1) che filogeneticamente “preannunciano” la variabilità di *H. sapiens*, definiscono assieme ai Neandertaliani un clade interamente derivato, che emerge dalla variabilità degli *H. heidelbergensis* che invece includono al loro interno individui dalla morfologia occipitale ancora plesiomorfa (e.g. Petralona).

6.1.3 ANALISI FATTORIALE E REGRESSIONE MULTIVARIATA – Per assegnare una polarità e definire percorsi omogenei di variazione morfologica all'interno di singole linee filetiche ed evolutive (cioè per studiare il cambiamento di forma in relazione alla filogenesi), è stata eseguita sugli stessi dati, un'analisi fattoriale (*CABFAC factor analysis*) con un numero di fattori ridotto rispetto alla PCA, al fine di individuare dei cluster omogenei.

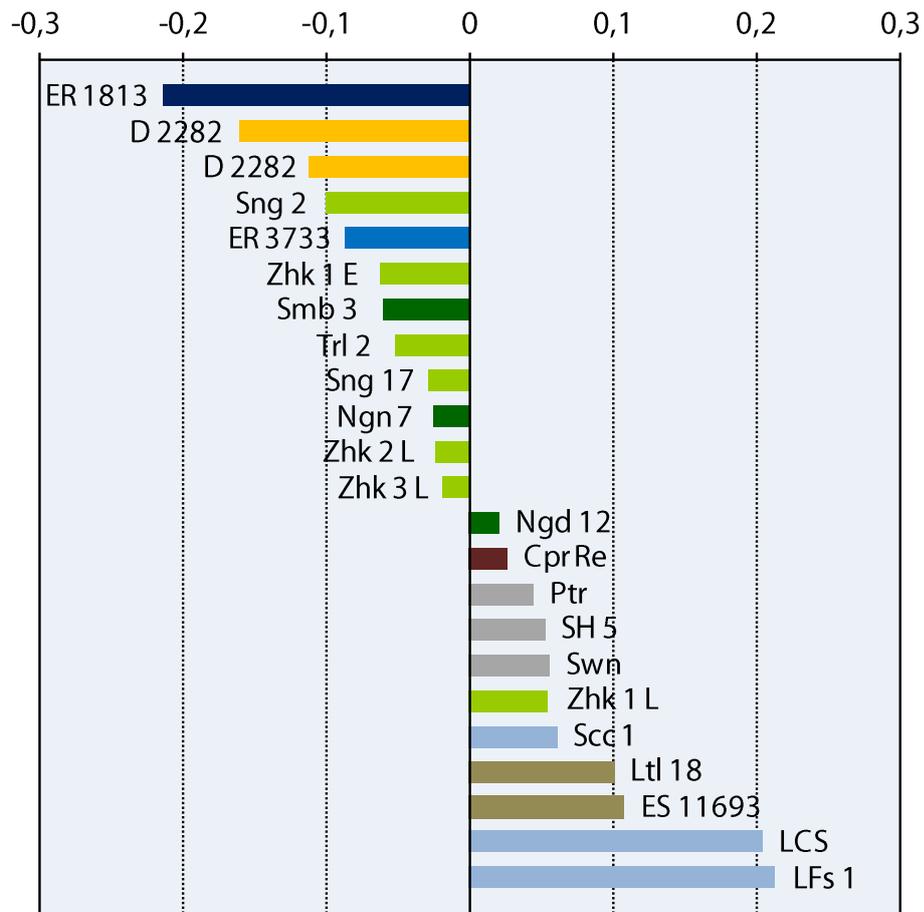
Successivamente i vari reperti sono stati “ordinati” in base ai risultati attesi (predetti) dalle regressioni multivariate eseguite su tutto il campione e poi separatamente per gruppi definiti *a priori* (in base ai risultati dell'analisi fattoriale, della filogenesi e della distribuzione geografica), sulle variabili di forma (coordinate di Procruste) rispetto a una variabile indipendente rappresentata dalla massa cerebrale di ogni reperto espressa in valore assoluto.

La variabile taglia cerebrale è stata scelta in quanto carattere “progressivo” all'interno di ciascuna linea evolutiva umana considerata, al solo scopo di ordinare i vari reperti in accordo con una polarità plesiomorfo/derivato indipendente (almeno in parte) dalla morfologia scheletrica, pertanto, non è necessario che le regressioni abbiano significatività statistica.



**Figura 6.24** Analisi fattoriale relativa al 99,4 % della variabilità complessiva.

*CABFAC factor analysis* —Dopo il processo di “riduzione” a 4 fattori della variabilità individuale espressa dalla matrice di distanze delle coordinate di Procruste (Tab. 6.1), la variabilità spiegata dal primo fattore si è attestata oltre il 95° percentile (97,36%) cui si aggiunge il 2% associato al secondo fattore; in pratica l’intera variabilità morfologica è spiegata da questi due assi (fig. 6.24). A parte la forte polarizzazione “derivati/arcaici”, si evidenziano delle clusterizzazioni in successione che da destra a sinistra definiscono: un gruppo di reperti “progressivi” o derivati, di *H. erectus* del Sud-Est Asiatico (Ngandong 7 e 12, Sangiran 17, Sambungmacan 3); un gruppo di *H. erectus* s.s. (Sangiran *partim*, Trinil 1 e gli esemplari di Zhoukoudian) confusi con i reperti del Pleistocene Inferiore di Dmanisi; un gruppo rappresentato dai reperti plesiomorfi di *H. ergaster* (KNM-ER 3733) e *H. habilis* (KNM-ER 1823) affiancati da fossili europei medio pleistocenici con morfologia occipitale arcaica (Ceprano, Petralona); un



**Figura 6.25** Distribuzione attesa dei reperti in base ai valori predetti della regressione. I colori sono associati ad ogni OTU considerato (Materiali e metodi, tab.1)

gruppo degli esemplari europei e africani con morfologia derivata, *H. neanderthalensis*, *H. heidelbergensis* (*partim*), *H. rhodesiensis*. In base alle conoscenze circa la filogenesi di tali taxa e la loro distribuzione geografica, è comunque probabile che questi ultimi, si allineino non su una ma su due distinte traiettorie evolutive solo in parte parallele, rispettivamente europea e africana.

*Regressione multivariata*—La regressione multivariata condotta sull'intero campione, è servita ad individuare le nuove coordinate geometriche relative alle morfologie attese (predette) dai valori di taglia cerebrale. Dalla scomposizione della matrice delle nuove distanze euclidee riportate in tab. 6.2, si è ottenuto il nuovo asse dei predetti, lungo il quale i singoli esemplari si ridistribuiscono come in fig. (6.25). Tale distribuzione conforta i risultati precedenti con i

diversi esemplari che si distribuiscono in sostanziale accordo con le OTU di appartenenza e aggiunge particolari sull'allineamento e la successione evolutiva dei reperti europei medio pleistocenici (Ceprano, Petralona, Atapuerca SH 5 e Swanscombe) che si raggruppano.

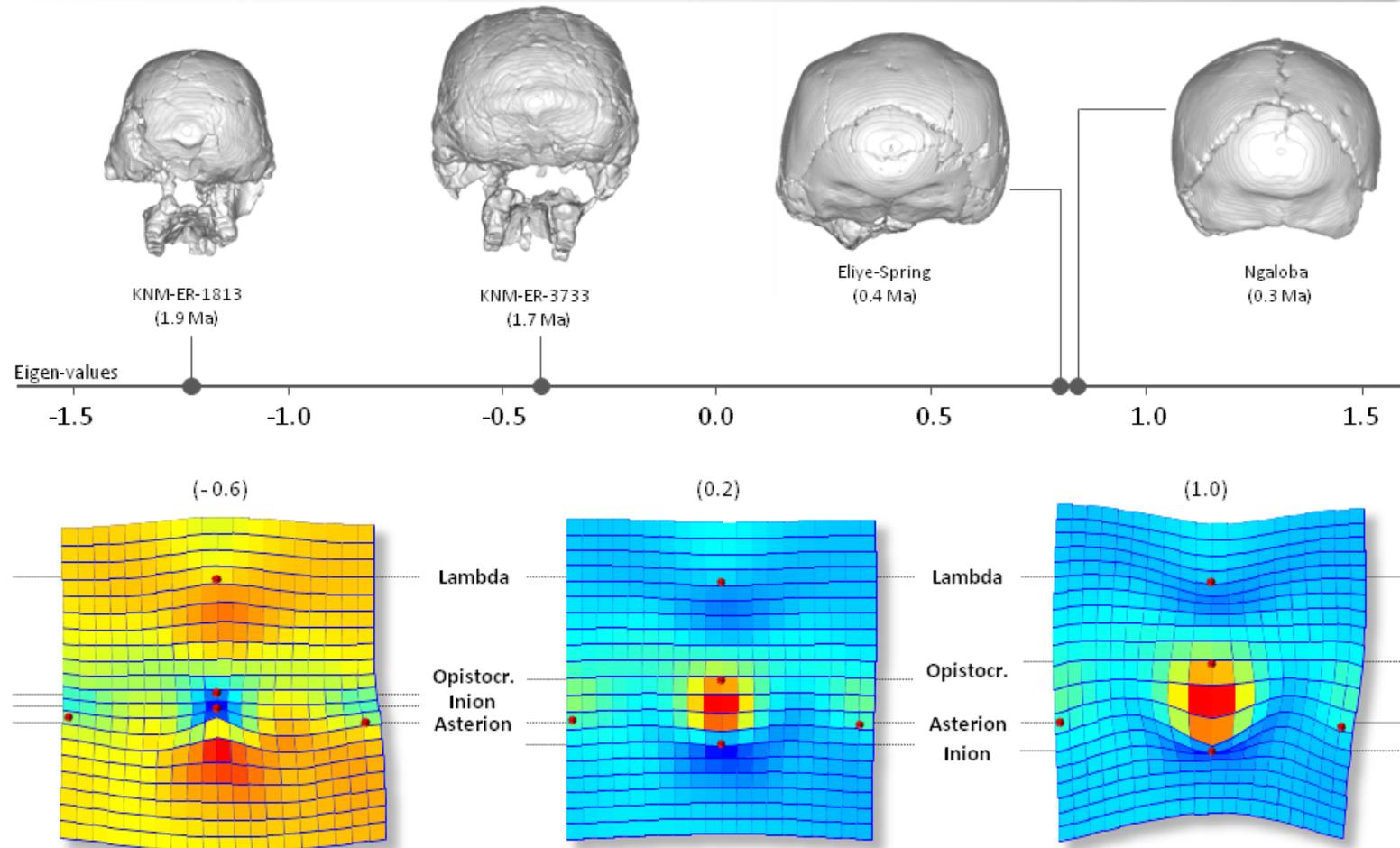
6.1.4 *VARIAZIONE INTERNA ALLE LINEE FILETICHE* – Da quanto emerso dalle analisi precedenti risulta come sia possibile individuare e isolare singole traiettorie di variabilità della morfologia dell'osso occipitale, in accordo con quanto noto circa la filogenesi dei taxa considerati e la distribuzione geografica per aree continentali: Africa, Asia ed Europa. Sempre in base ai risultati delle precedenti analisi fattoriali (PCA e CABFAC) risulta come la variabilità asiatica sia meglio interpretabile considerando due traiettorie distinte che partendo da elementi comuni (campione di Dmanisi, Sangiran), divergono nelle forme più derivate di Zhoukoudian in Asia continentale e Sambungmacan e Ngandong nel Sud-Est asiatico.

Sono state quindi estrapolate dal campione complessivo quattro traiettorie evolutive distinte che descrivono il cambiamento di forma (*shape*) relativo all'occipitale, avvenuto in quattro linee filetiche di taxa africani (Africa), asiatici (Asia I e Asia II) ed europei. Per fare ciò si sono utilizzati i valori predetti (attesi) dalle regressioni multivariate eseguite per ciascun gruppo definito a priori e in accordo con le evidenze analitiche già discusse, sulle variabili di forma (*shape*) rispetto la taglia cerebrale nota per ciascun singolo reperto. I risultati di tali analisi: distribuzione dei reperti lungo le diverse traiettorie; variazioni della morfologia occipitale visualizzate dalle distorsioni delle griglie di TPS rispetto al consenso (eigenvalues = 0) e interpolate con la funzione di espansione a falsi colori (*expansion factor*); posizione relativa di vari punti cranio metrici (lambda, opistocranion, inion, asterion dx e sx), sono riportati di seguito (figure da 6.26 a 6.29). La traiettoria relativa alla linea filetica *H. heidelbergensis/H. neanderthalensis* (fig. 6. 29), è stata calcolata con l'esclusione del reperto di Ceprano. Questo presenta la morfologia della squama occipitale maggiormente plesiomorfa rispetto l'intero campione europeo, presentando opistocranion e inion tra loro coincidenti. Ceprano si presenta come un candidato ideale a rappresentare la morfologia priva di ogni caratterizzazione in senso derivato posta alla base di tutta la successiva variabilità europea. Poiché le traiettorie ottenute sono in pratica dei

**Tabella 6.2** Matrice delle distanze euclidee delle coordinate geometriche predette per ciascun esemplare dalla regressione multivariata con la taglia cerebrale.

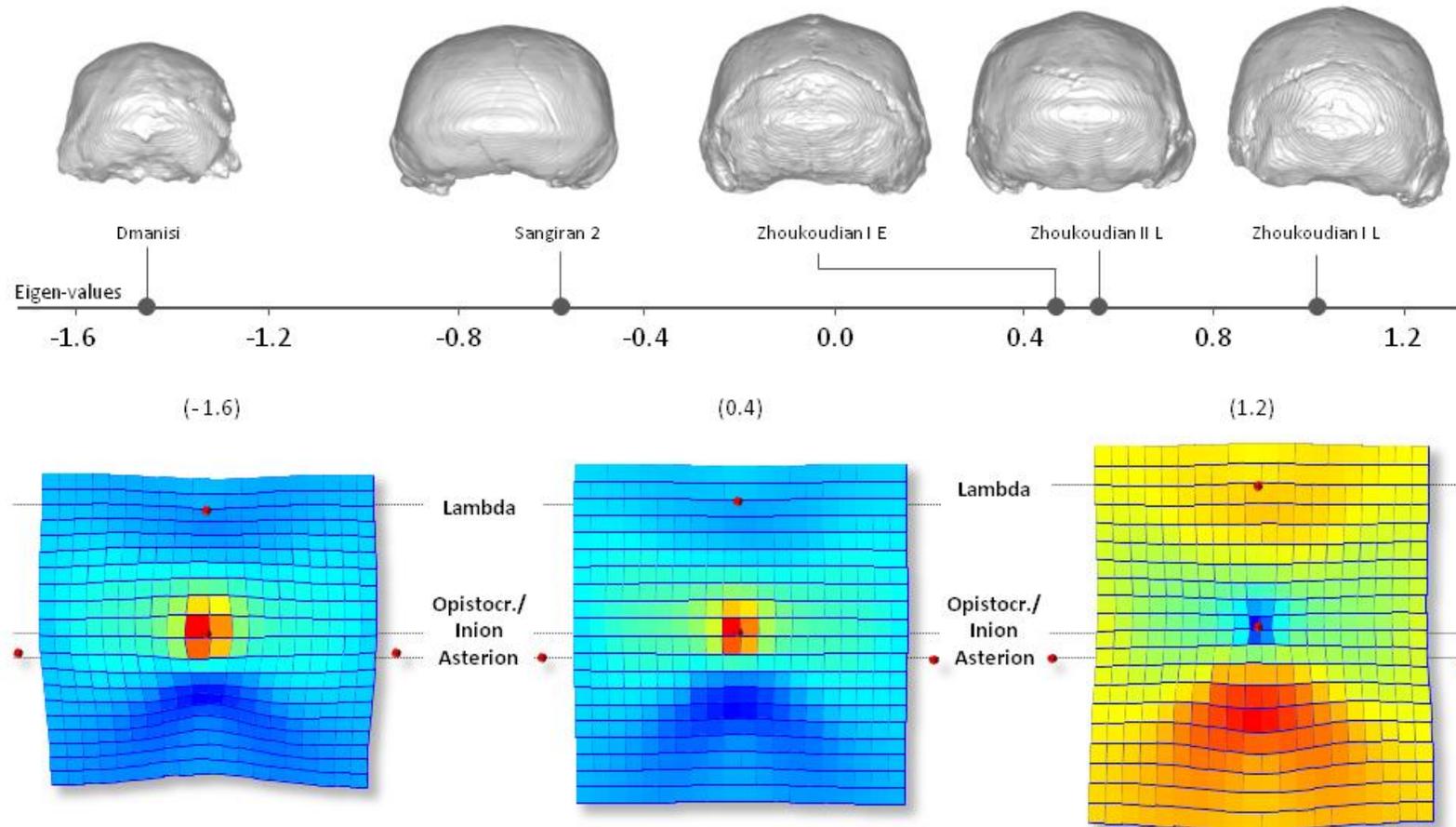
ID	KNM-EF	KNM-EF D2282	D2880	Sangiran	Sangiran	Trinil_2	Zhoukoi	Zhoukoi	Zhoukoi	Zhoukoi	Sanbung	Ngando	Ngando	Ceprano	Petralona	Sima_5	Swanscombe	Saccopastore	Le_Chapelle	La_Ferrassie	KNM-ES	Laetoli-18	
KNM-ER-1813	0	0,1242	0,0517	0,0993	0,1114	0,1813	0,1579	0,1487	0,2623	0,1854	0,1909	0,1495	0,1846	0,2293	0,2348	0,2641	0,2257	0,2989	0,2696	0,4089	0,418	0,3081	0,3143
KNM-ER-3733	0,1242	0	0,0725	0,0249	0,0128	0,0572	0,0337	0,0245	0,1381	0,0612	0,0667	0,0253	0,0604	0,1051	0,1106	0,14	0,1015	0,1748	0,1454	0,2847	0,2938	0,1839	0,1901
D2282	0,0517	0,0725	0	0,0476	0,0597	0,1297	0,1062	0,0971	0,2107	0,1337	0,1392	0,0978	0,133	0,1777	0,1832	0,2125	0,174	0,2473	0,218	0,3572	0,3664	0,2565	0,2627
D2880	0,0993	0,0249	0,0476	0	0,0121	0,0821	0,0586	0,0495	0,163	0,0861	0,0916	0,0502	0,0854	0,1301	0,1356	0,1649	0,1264	0,1997	0,1704	0,3096	0,3187	0,2088	0,2151
Sangiran_2	0,1114	0,0128	0,0597	0,0121	0	0,07	0,0465	0,0374	0,1509	0,074	0,0795	0,0381	0,0733	0,118	0,1235	0,1528	0,1143	0,1876	0,1583	0,2975	0,3066	0,1967	0,203
Sangiran_17	0,1813	0,0572	0,1297	0,0821	0,07	0	0,0234	0,0326	0,081	0,004	0,0095	0,0319	0,0033	0,048	0,0535	0,0828	0,0443	0,1176	0,0883	0,2275	0,2367	0,1268	0,133
Trinil_2	0,1579	0,0337	0,1062	0,0586	0,0465	0,0234	0	0,0092	0,1044	0,0275	0,033	0,0084	0,0267	0,0714	0,0769	0,1062	0,0678	0,1411	0,1117	0,251	0,2601	0,1502	0,1564
Zhoukoudian_1_E	0,1487	0,0245	0,0971	0,0495	0,0374	0,0326	0,0092	0	0,1136	0,0366	0,0421	0,0007	0,0359	0,0806	0,0861	0,1154	0,0769	0,1502	0,1209	0,2601	0,2693	0,1594	0,1656
Zhoukoudian_1_L	0,2623	0,1381	0,2107	0,163	0,1509	0,081	0,1044	0,1136	0	0,0769	0,0714	0,1128	0,0777	0,033	0,0275	0,0018	0,0366	0,0366	0,0073	0,1465	0,1557	0,0458	0,052
Zhoukoudian_2_L	0,1854	0,0612	0,1337	0,0861	0,074	0,004	0,0275	0,0366	0,0769	0	0,0055	0,0359	0,0007	0,044	0,0495	0,0788	0,0403	0,1136	0,0843	0,2235	0,2326	0,1227	0,129
Zhoukoudian_3_L	0,1909	0,0667	0,1392	0,0916	0,0795	0,0095	0,033	0,0421	0,0714	0,0055	0	0,0414	0,0062	0,0385	0,044	0,0733	0,0348	0,1081	0,0788	0,218	0,2271	0,1172	0,1235
Sambungmacan_3	0,1495	0,0253	0,0978	0,0502	0,0381	0,0319	0,0084	0,0007	0,1128	0,0359	0,0414	0	0,0352	0,0799	0,0854	0,1147	0,0762	0,1495	0,1202	0,2594	0,2685	0,1586	0,1649
Ngandong_7	0,1846	0,0604	0,133	0,0854	0,0733	0,0033	0,0267	0,0359	0,0777	0,0007	0,0062	0,0352	0	0,0447	0,0502	0,0795	0,041	0,1143	0,085	0,2242	0,2334	0,1235	0,1297
Ngandong_12	0,2293	0,1051	0,1777	0,1301	0,118	0,048	0,0714	0,0806	0,033	0,044	0,0385	0,0799	0,0447	0	0,0055	0,0348	0,0037	0,0696	0,0403	0,1795	0,1887	0,0788	0,085
Ceprano_Retrodef	0,2348	0,1106	0,1832	0,1356	0,1235	0,0535	0,0769	0,0861	0,0275	0,0495	0,044	0,0854	0,0502	0,0055	0	0,0293	0,0092	0,0641	0,0348	0,174	0,1832	0,0733	0,0795
Petralona	0,2641	0,14	0,2125	0,1649	0,1528	0,0828	0,1062	0,1154	0,0018	0,0788	0,0733	0,1147	0,0795	0,0348	0,0293	0	0,0385	0,0348	0,0055	0,1447	0,1539	0,044	0,0502
Sima_5	0,2257	0,1015	0,174	0,1264	0,1143	0,0443	0,0678	0,0769	0,0366	0,0403	0,0348	0,0762	0,041	0,0037	0,0092	0,0385	0	0,0733	0,044	0,1832	0,1923	0,0824	0,0887
Swanscombe	0,2989	0,1748	0,2473	0,1997	0,1876	0,1176	0,1411	0,1502	0,0366	0,1136	0,1081	0,1495	0,1143	0,0696	0,0641	0,0348	0,0733	0	0,0293	0,1099	0,1191	0,0092	0,0154
Saccopastore_1	0,2696	0,1454	0,218	0,1704	0,1583	0,0883	0,1117	0,1209	0,0073	0,0843	0,0788	0,1202	0,085	0,0403	0,0348	0,0055	0,044	0,0293	0	0,1392	0,1484	0,0385	0,0447
Le_Chapelle_aux_S	0,4089	0,2847	0,3572	0,3096	0,2975	0,2275	0,251	0,2601	0,1465	0,2235	0,218	0,2594	0,2242	0,1795	0,174	0,1447	0,1832	0,1099	0,1392	0	0,0092	0,1008	0,0945
La_Ferrassie	0,418	0,2938	0,3664	0,3187	0,3066	0,2367	0,2601	0,2693	0,1557	0,2326	0,2271	0,2685	0,2334	0,1887	0,1832	0,1539	0,1923	0,1191	0,1484	0,0092	0	0,1099	0,1037
KNM-ES-11693	0,3081	0,1839	0,2565	0,2088	0,1967	0,1268	0,1502	0,1594	0,0458	0,1227	0,1172	0,1586	0,1235	0,0788	0,0733	0,044	0,0824	0,0092	0,0385	0,1008	0,1099	0	0,0062
Laetoli-18	0,3143	0,1901	0,2627	0,2151	0,203	0,133	0,1564	0,1656	0,052	0,129	0,1235	0,1649	0,1297	0,085	0,0795	0,0502	0,0887	0,0154	0,0447	0,0945	0,1037	0,0062	0

## Evoluzione occipitale: Africa

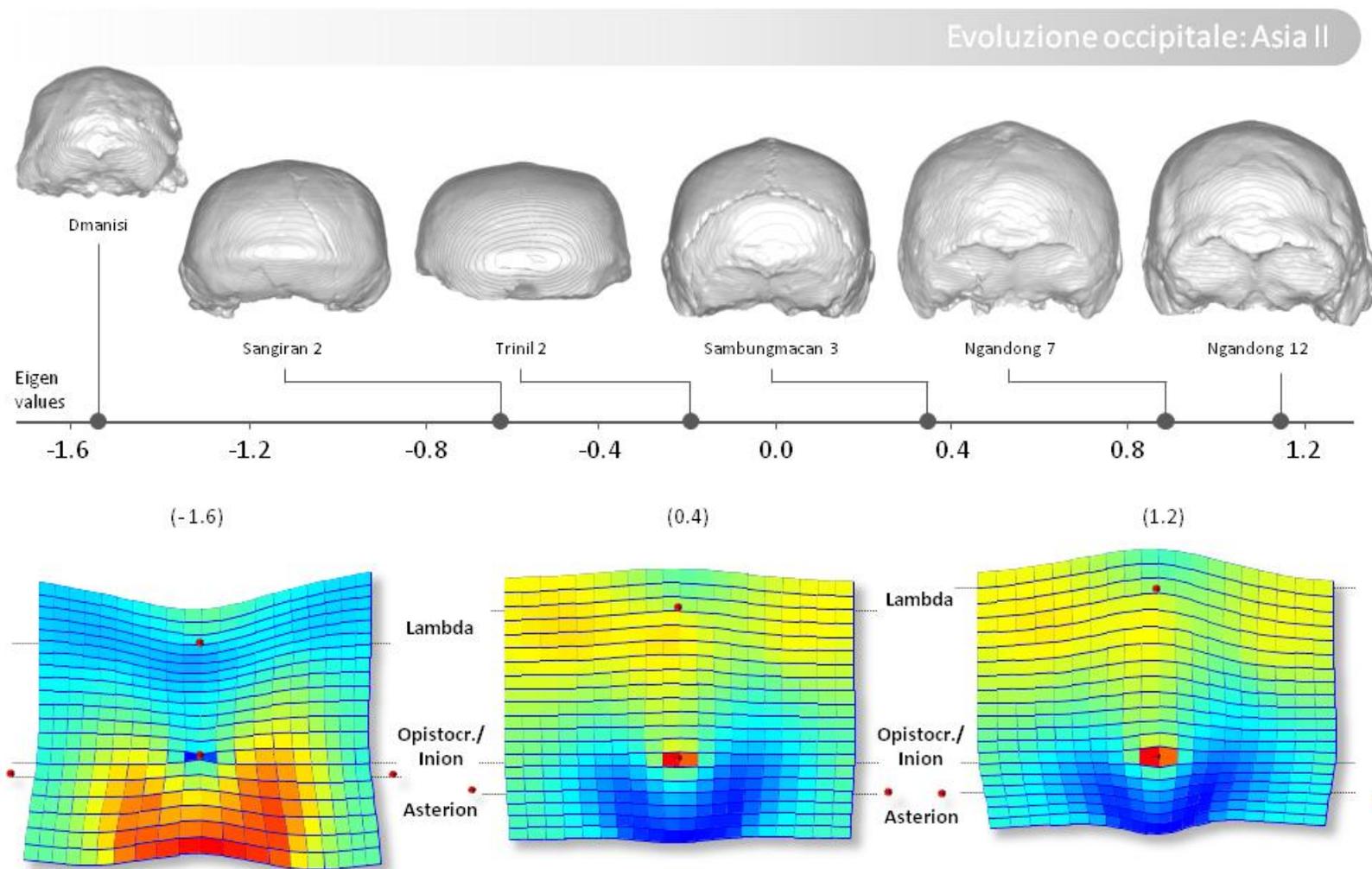


**Figura 6.26** Evoluzione della morfologia dell'osso occipitale internamentem al campione africano. Le griglie di deformazione si riferiscono alle morfologie "attese" ai corrispondenti auto-valori (Eigen-values). Scala dei colori come in fig. 6.20

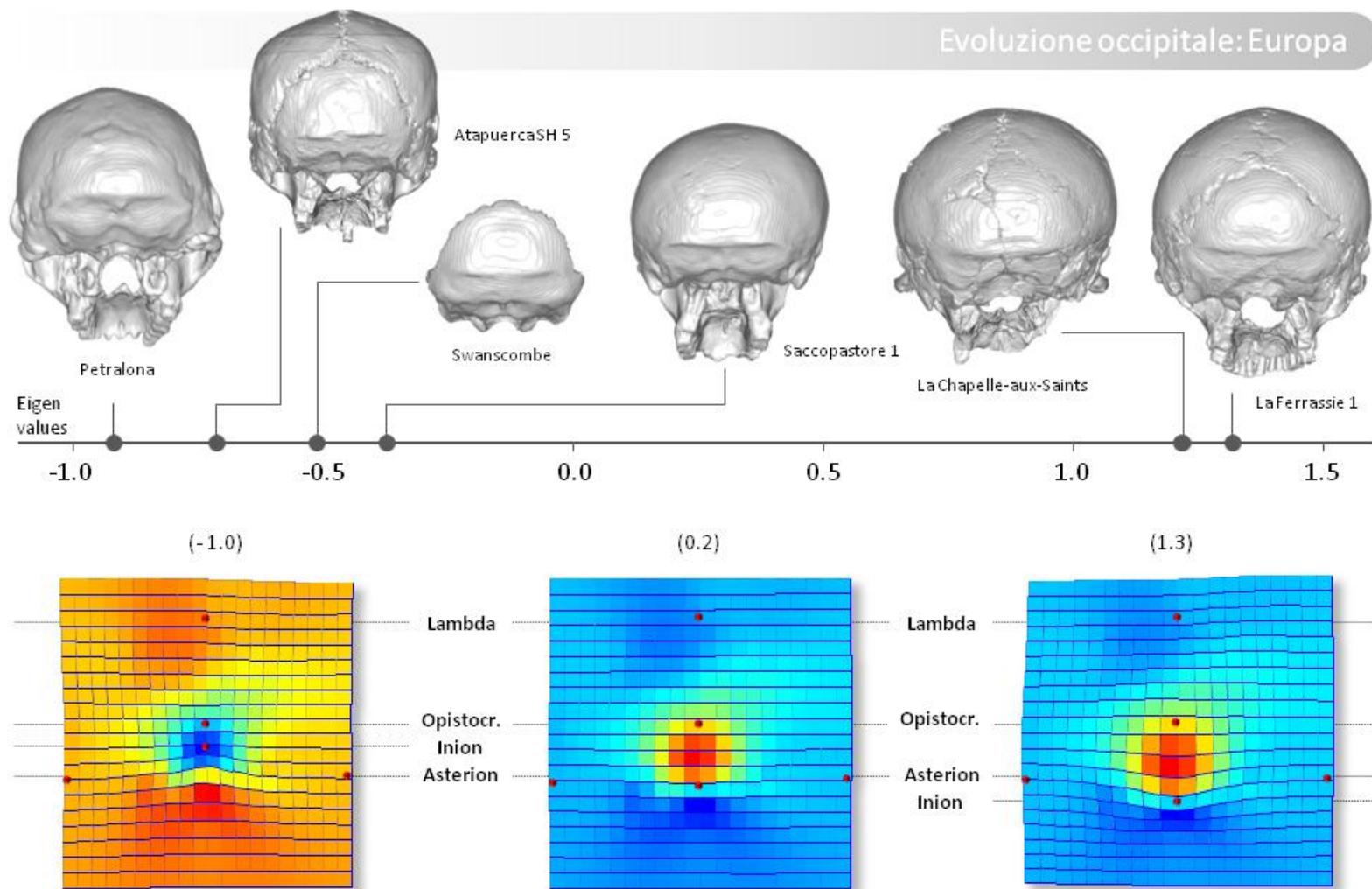
## Evoluzione occipitale: Asia I



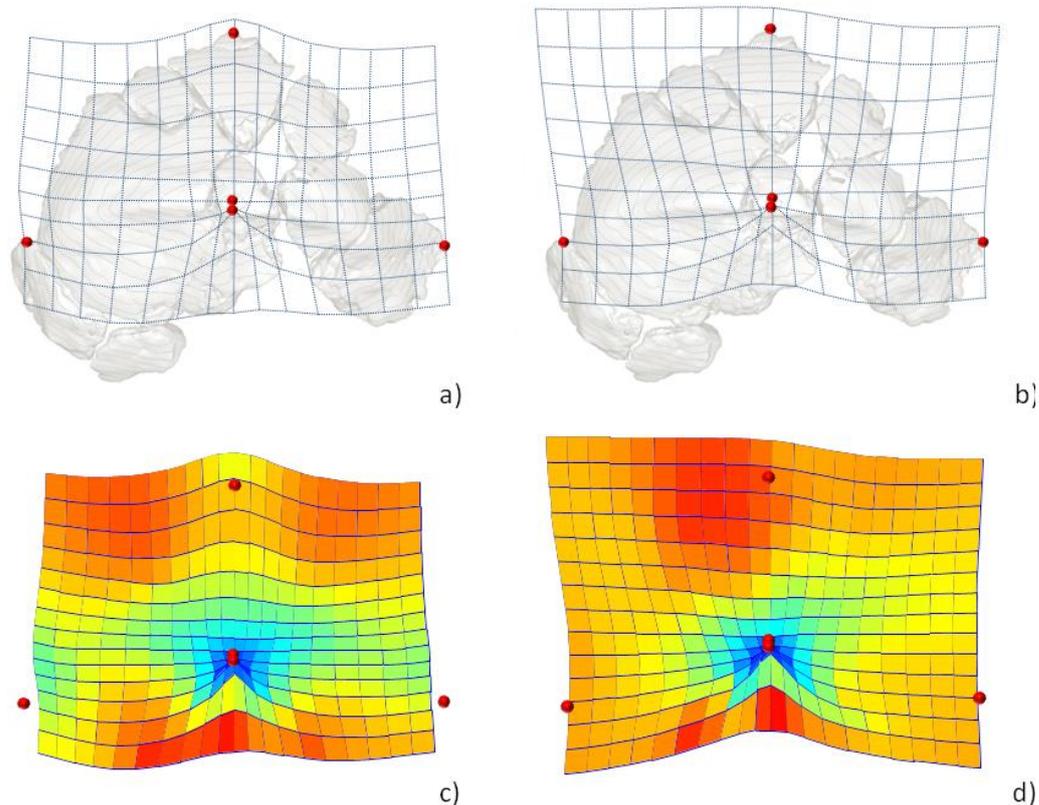
**Figura 6.27** Evoluzione della morfologia dell'osso occipitale internamente al campione asiatico, con i reperti di Zhoukoudian (Cina) come estremo più derivato



**Figura 6.28** Evoluzione della morfologia dell'osso occipitale internamente al campione asiatico, con i reperti di Ngandong (Isole della Sonda) come estremo più derivato



**Figura 6.29** Evoluzione della morfologia dell'osso occipitale internamente al campione europeo (con l'esclusione di Ceprano)



**Figura 6.30** Confronto tra la morfologia “reale” di Ceprano e la morfologia plesiomorfa attesa sulla base del dato estrapolato dalla traiettoria degli europei. A sinistra, deformazione della configurazione relativa all’occipitale di Ceprano sulla configurazione di consenso degli altri europei, sovrainposta all’immagine dell’occipitale a) e a falsi colori di espansione c). A destra, deformazione relativa alla morfologia plesiomorfa attesa dalla regressione lungo la traiettoria degli europei (calcolata senza Ceprano), sovrainposta all’immagine dell’occipitale di Ceprano e b) a falsi colori d).

descrittori di forma (*shape*) in base alla taglia, è stato possibile “testare” la plausibilità di tale ipotesi individuando lungo la traiettoria dei predetti la configurazione plesiomorfa alla base della linea evolutiva europea. Tale morfologia corrisponde alla deformazione della griglia di TPS rispetto al consenso (Eigen values = 0) tale che inion e opistocranion risultino coincidenti e ricade nel campo dei valori negativi della retta, cioè posti all’estremo sinistro della traiettoria rappresentata nella fig. 6.29. La deformazione così ottenuta, corrispondente alla regressione della “morfologia” (*shape*) media degli europei (calcolata senza Ceprano) per valori di taglia cerebrali sempre più piccoli, è stata confrontata con la deformazione ottenuta dal confronto a coppie (*pair wise comparison*) tra la configurazione di landmarks e semilandmarks relativa al reper-

to di Ceprano e quella di consenso calcolata sul campione europeo (sempre senza Ceprano). I risultati sono riportati in figura 6.30 e in pratica confermano la plausibilità di Ceprano come morfotipo più plesiomorfo posto all'origine della diversificazione morfologica di *H. heidelbergensis* in Europa e in continuità filetica con questa specie, dei successivi Neandertaliani.

*Concordanza tra traiettorie (divergenza, parallelismo, convergenza)*—La condizione di divergenza parallelismo e convergenza tra le diverse traiettorie ottenute è stata testata statisticamente. I risultati della significatività statistica sono riportati in tab. 6.3. Sebbene il dato statistico sia risultato solo parzialmente significativo (anche in ragione della scarsità campionaria associata) i risultati ottenuti offrono utili informazioni. In particolare si osserva una forte divergenza (significativa) tra le due traiettorie asiatiche individuate in relazione a pattern evolutivi divergenti tra il campione di Zhoukoudian rispetto a Ngandong nonostante che in base a valutazione qualitative (dato osservativo) questi appaiano rispetto alla morfologia dell'occipitale, simili.

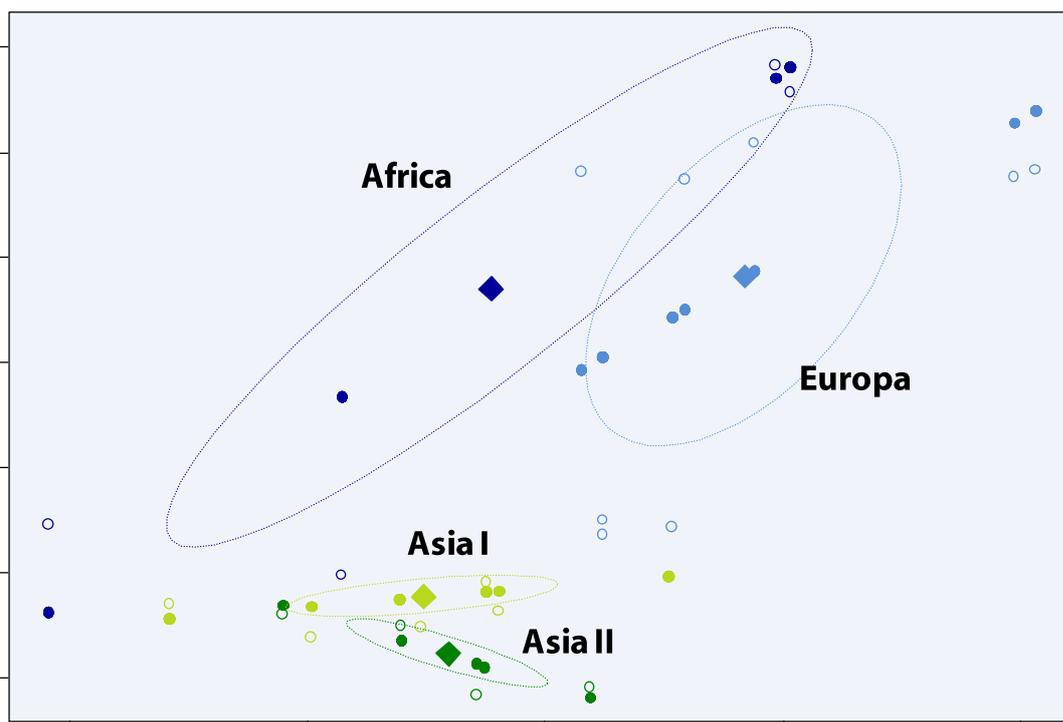
In generale si osserva la divergenza della traiettoria “Asia II” rispetto le restanti traiettorie (tab. 6.4, figg. 6.31 e 6.32) che invece non risultano sufficientemente discriminate tra loro in base al modello statistico (Tab. 6.3). In particolare le traiettorie di Africa e Europa tendono ad avere un andamento sub-parallelo e le morfologie delle forme più derivate rispettivamente *H. rhodesiensis* e *H. neanderthalensis*, non risultano divergere in maniera significativa sulla base dei fattori congiunti di forma (*shape*) e taglia considerati.

**Tabella 6.3** Significatività statistica

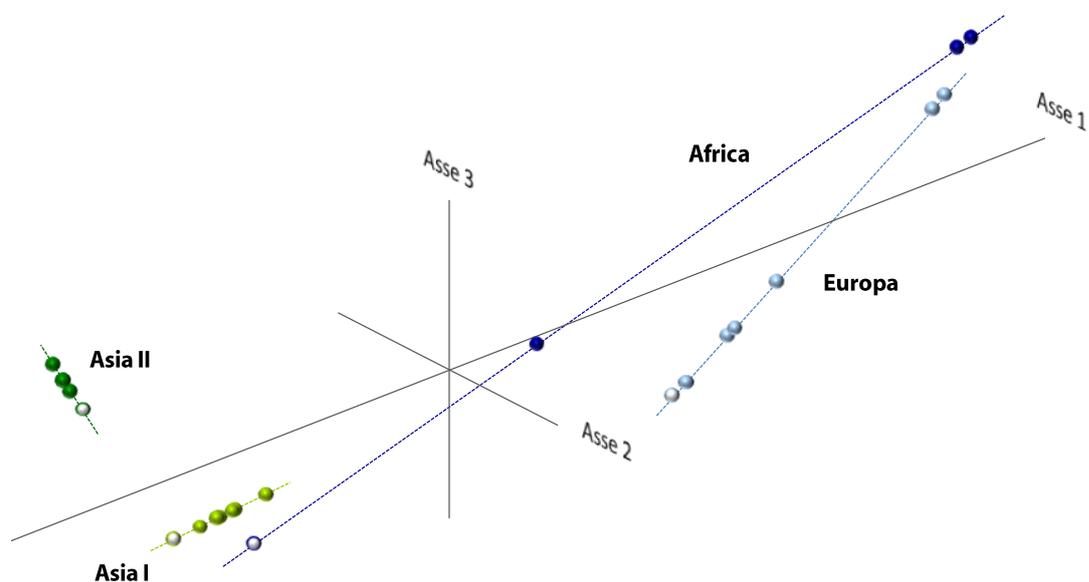
p.value				
	Africa	Asia I	Asia II	Europa
Africa	0	0.08091908	0.017982018	0.87812188
Asia I	--	0	0.007992008	0.28071928
Asia II	--	--	0	0.06693307
Europa	--	--	--	0

**Tabella 6.4** Valori di divergenza

Diff. min. e max (- divergenza; + convergenza)				
	Africa	Asia I	Asia II	Europa
Africa	0	-0.2913903	-0.5578467	-0.02448161
Asia I	--	0	-0.2911546	-0.14082447
Asia II	--	--	0	-0.37480284
Europa	--	--	--	0



**Figura 6.31** Distribuzione dei casi (osservati) per valori di forma (shape) e taglia cerebrale (circoli aperti) a confronto con i predetti dalla regressione multivariata (circoli chiusi). Le ellissi rappresentano l'80% di distribuzione degli osservati e i rombi corrispondono ai centroidi di ogni OTU.



**Figura 6.32** Rapporti spaziali tra le quattro traiettorie individuate. I cerchi aperti rappresentano la condizione più plesiomorfa. Si nota la forte divergenza della traiettoria "Asia II" rispetto ad "Asia I", il sub-parallelismo tra questi ultimi e le forme arcaiche africane (KNM-ER 1813 e KNM-ER 37733).

L'analisi della variabilità geometrica associata alla squama dell'occipitale è stata estesa allo studio delle componenti osee tridimensionali espresse sulla superficie esocranica (e.g. toro occipitale trasverso, *occipital bun*, fossa sopra-iniaca) e ai rapporti della squama con le porzioni medio laterali del cranio e della volta. Sono state quindi approntate delle idonee configurazioni mediante l'esteso impiego di semi-landmarks per la caratterizzazione anatomica di "dettaglio" della squama, e di landmarks distribuiti sulla volta sia eso- che endocranica, per lo studio dei pattern di integrazione e covarianza della squama con le regioni medio-posteriori del cranio.

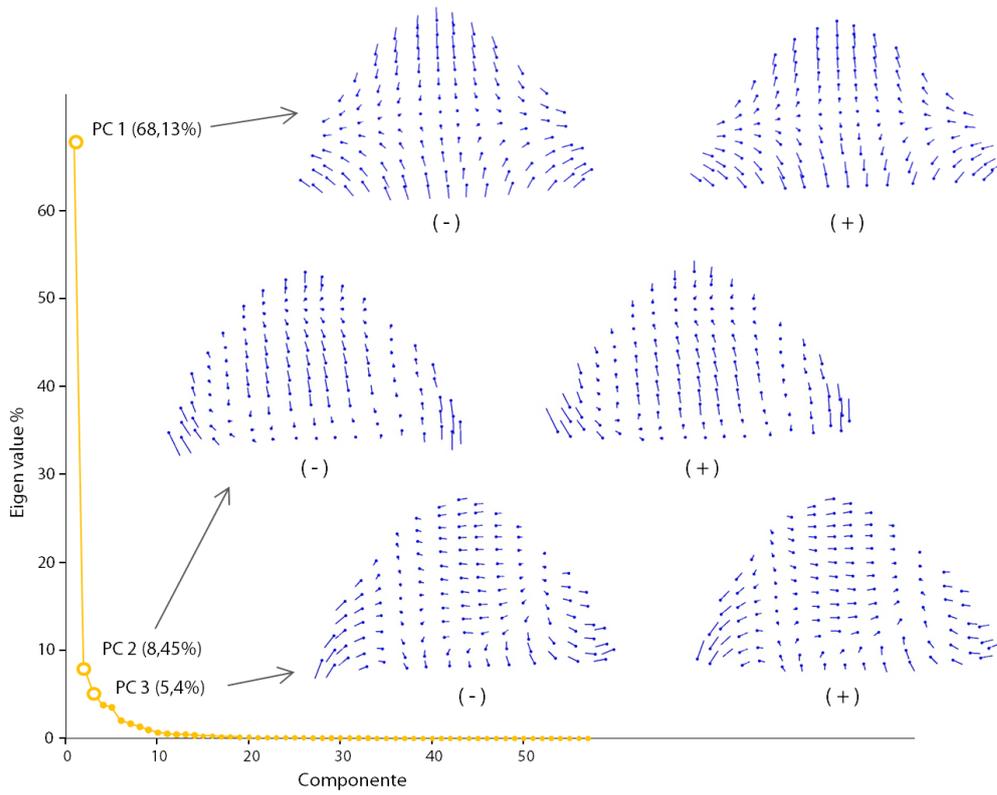
*6.1.5 ANALISI DI GMM DELLA SQUAMA TRAMITE SEMILANDMARKS* – La squama occipitale (superficie esocranica) di 58 individui sia fossili che attuali è stata analizzata mediante una configurazione di 133 punti complessivi distribuiti sull'intera superficie ossea compresa tra il margine superiore delle linee nucaali inferiori e il lambda.

Tramite processo di *sliding* sono stati definiti i semilandmarks e successivamente alla *sovraimposizione generalizzata di Procruste* (GPS) di tutte le configurazioni sono state ricavate le nuove coordinate geometriche utilizzabili per le analisi di statistica multivariata. Dalla matrice delle distanze euclidee riportata in tab. 6.5, sono state eseguite l'analisi delle componenti principali (PCA), la regressione multivariata delle variabili di forma (shape) rispetto alla taglia centroide e l'analisi delle variate canoniche (CVA).

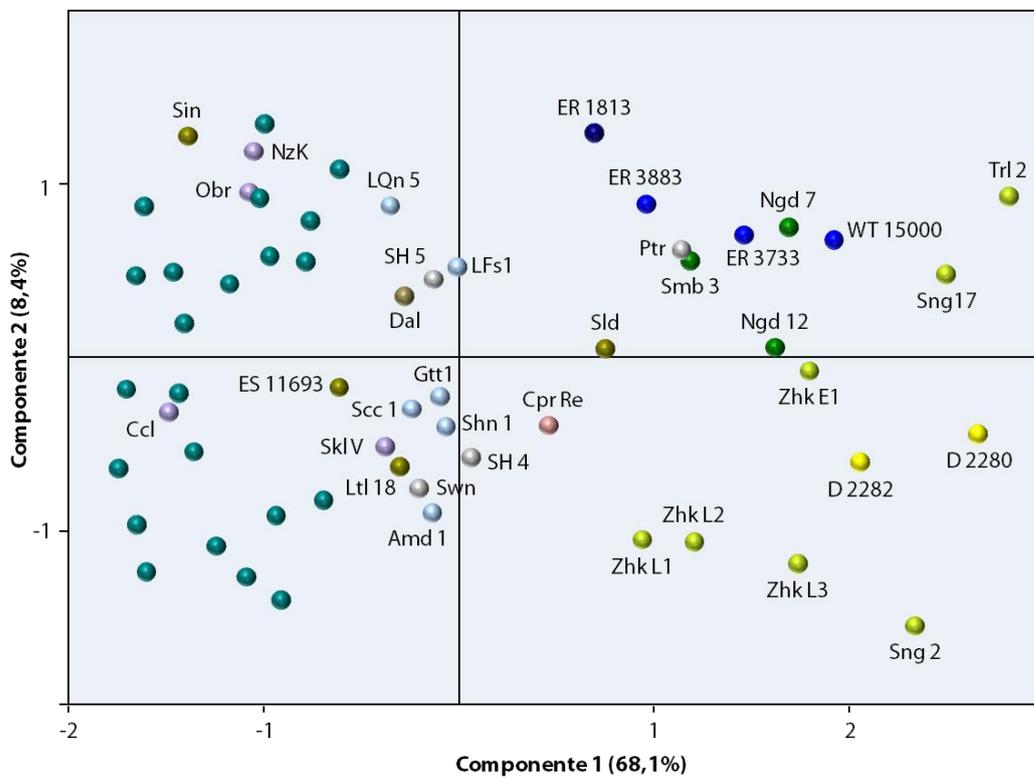
*Analisi delle componenti principali*—Le prime tre componenti della PCA spiegano assieme l'81,7 % della variabilità complessiva (fig. 6.33). I risultati registrati lungo la PC1 (fig. 6.34 e 6.35) cui è associata il 68,1 % della variabilità, confermano il dato emerso dall'analisi tramite polilinee, di una forte polarizzazione dei taxa relativamente a due "modelli" strutturali di organizzazione della morfologia dell'occipitale e della squama in particolare. Nel campo dei valori negativi di PC1 si distribuiscono gli esemplari che mostrano una morfologia "arcaica" (plesiomorfa) della squama, caratterizzata da un modesto sviluppo in senso infero-superiore e in proporzione una maggiore ampiezza trasversale, con un toro occipitale trasverso (*torus occipitalis transversus*) rettilineo e con estensione bi-asterionica, interposto al passaggio tra il piano nucale



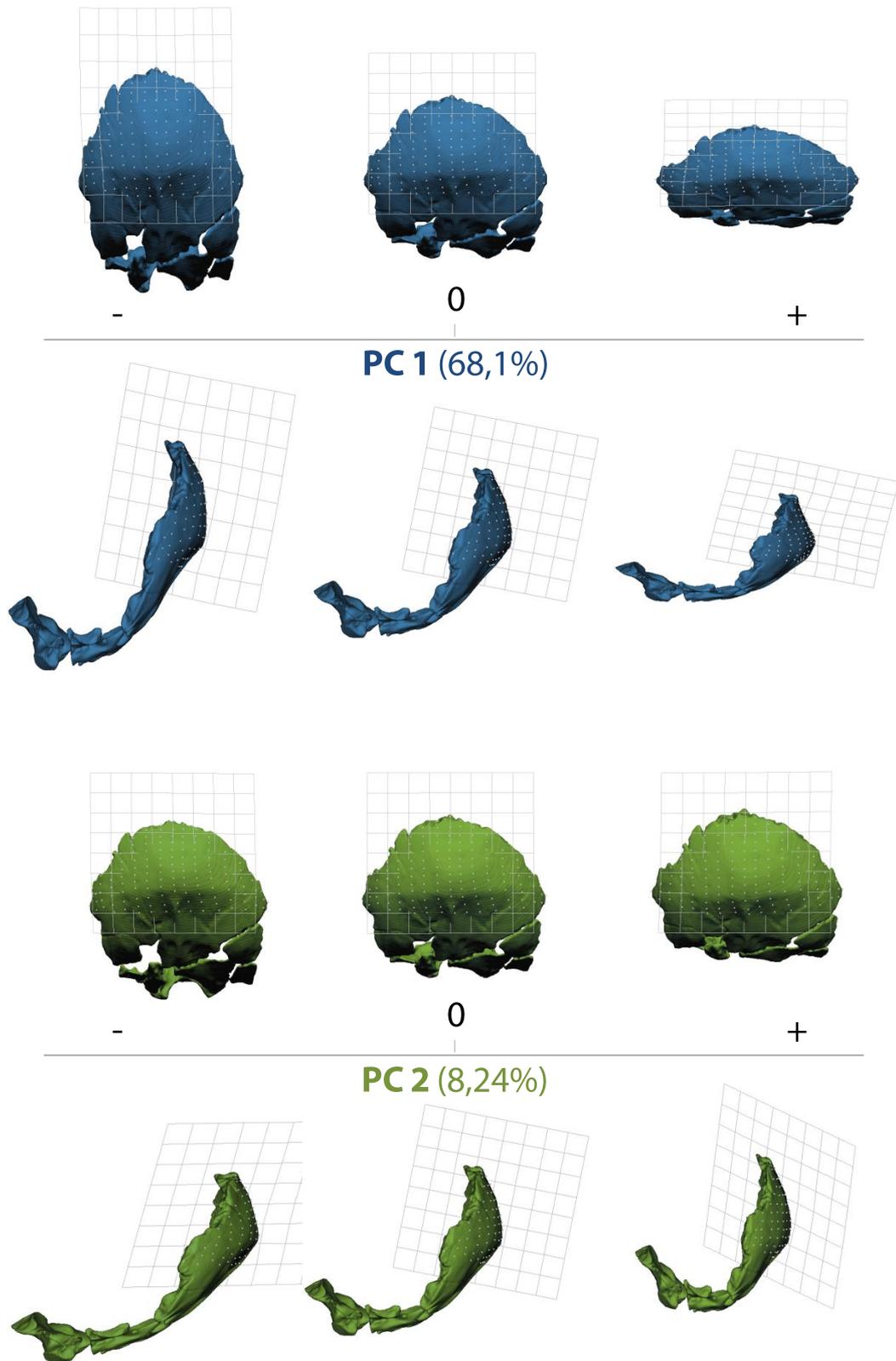




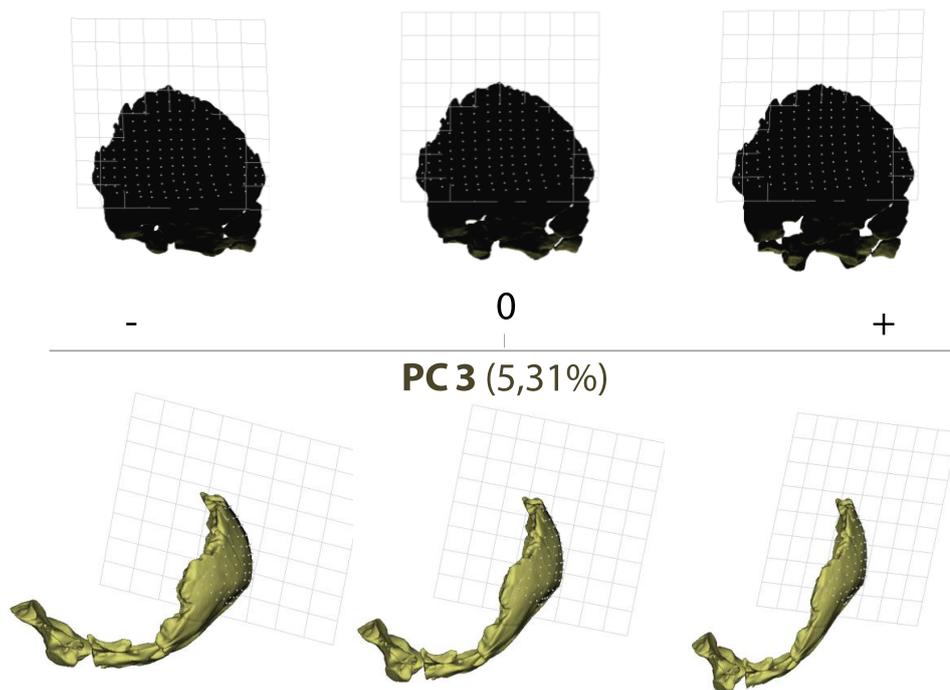
**Figura 6.33** Distribuzione del peso relativo delle diverse componenti principali con associati gli estremi della varianza espressi in forma vettoriale dalla configurazione di consenso relativa alla squama dell'occipitale in norma posteriore.



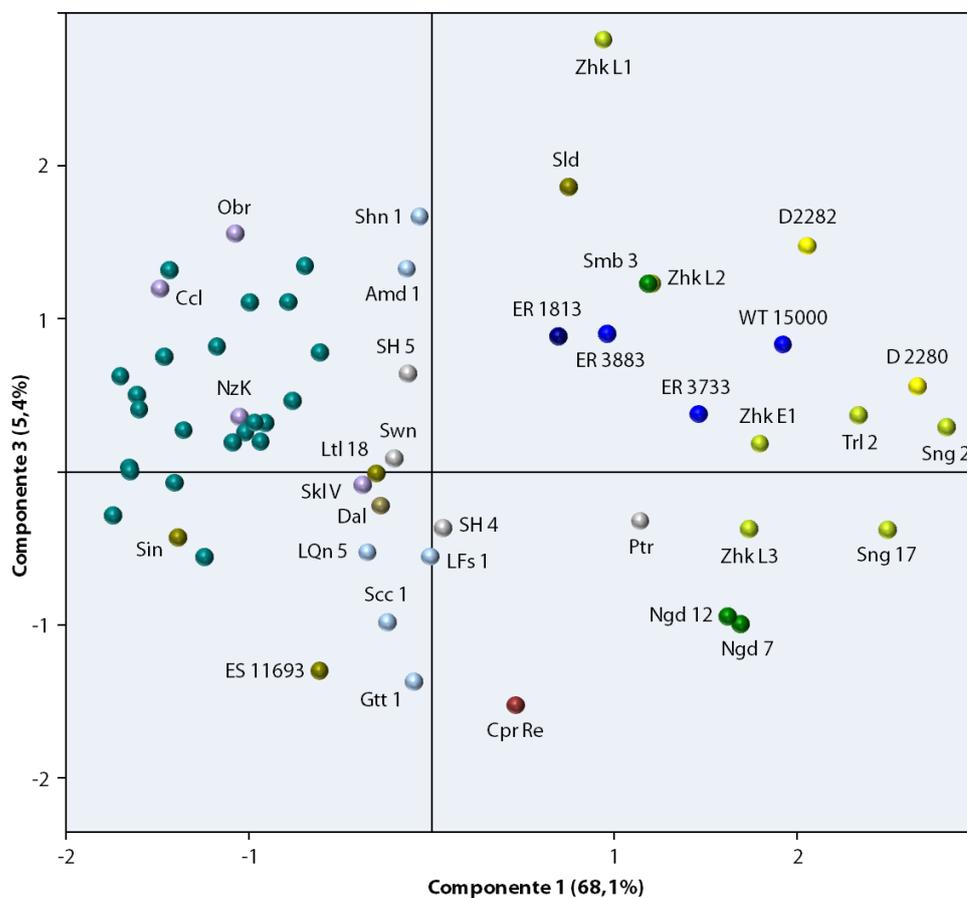
**Figura 6.34** Dispersione del campione lungo la PC1 e la PC2.



**Figura 6.35** Estremi della varianza e configurazione di consenso relativi a PC1 e PC2 rappresentati come deformazione tridimensionale dell'occipitale del reperto KNM-WT 15000 in norma posteriore e laterale.



**Figura 6.36** Estremi della varianza e configurazione di consenso relativi alla PC 3 rappresentati come deformazione dell'occipitale KNM-WT 15000 in norma posteriore e laterale.

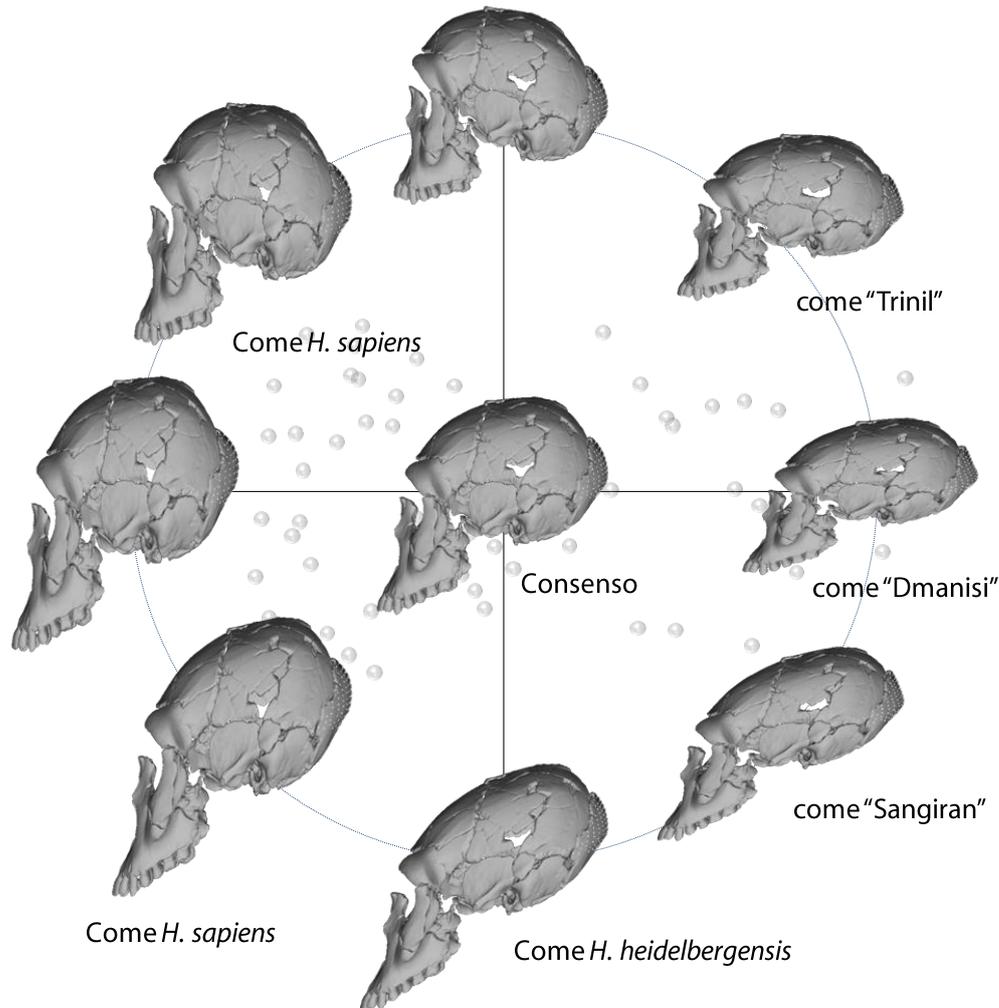


**Figura 6.37** Dispersione del campione lungo la PC1 e la PC3.

e quello occipitale. A questo modello si contrappone una morfologia derivata interamente distribuita nel campo dei valori positivi della PC1, caratteristica di forme medio-tardo pleistoceniche (e.g. *H. neanderthalensis*, *H. sapiens*), in cui la massima proiezione posteriore della squama (opistocranion) si eleva e si distanzia nettamente dall'inion così che la squama (particolarmente il piano occipitale) risulta "dilatata" in direzione infero-superiore e antero-posteriore. A tale movimento di espansione segue la modificazione del toro occipitale trasverso che parasagittalmente si arcua "scomponendosi" bilateralmente, rimanendo limitato alle porzioni più mediali della squama o, come nel caso delle forme relative alla variabilità di *H. sapiens* e dei suoi immediati predecessori africani, venendo completamente "obliterato" dalla forte espansione della porzione di squama sottesa all'arco inion-lambda, e sostituito da una estesa protuberanza di forma globulare (*bulge*) che insiste sulle linee nicali superiori, sia medialmente che a lateralmente.

La PC 2 (8,24%) e la PC 3 (5,31%) danno conto di modificazioni relative al grado di protrusione posteriore della squama e alla posizione relativa degli asterion rispetto all'inion (figg. 6.33, 6.35-6.37). La PC 2 riguarda principalmente i rapporti di estensione e inclinazione relativa del piano nucale rispetto al piano occipitale. Il complesso della variabilità espressa da questa componente in associazione con la PC 1 è mostrata in figura 6.38, tramite deformazioni registrate sulla superficie digitale dell'esemplare KNM-WT 15000. Questo è un esemplare che presenta una morfologia plesiomorfa dell'occipitale associata alla variabilità di *H. ergaster* (Pleistocene Inferiore), filogeneticamente e morfologicamente (feneticamente) vicina all'"origine" di tutta la successiva variabilità umana. Inoltre essendo un individuo giovanile il suo occipitale si presenta sufficientemente "generalizzato" per dare conto delle diverse trasformazioni senza "sofisticazioni" dovute alla sua particolare morfologia.

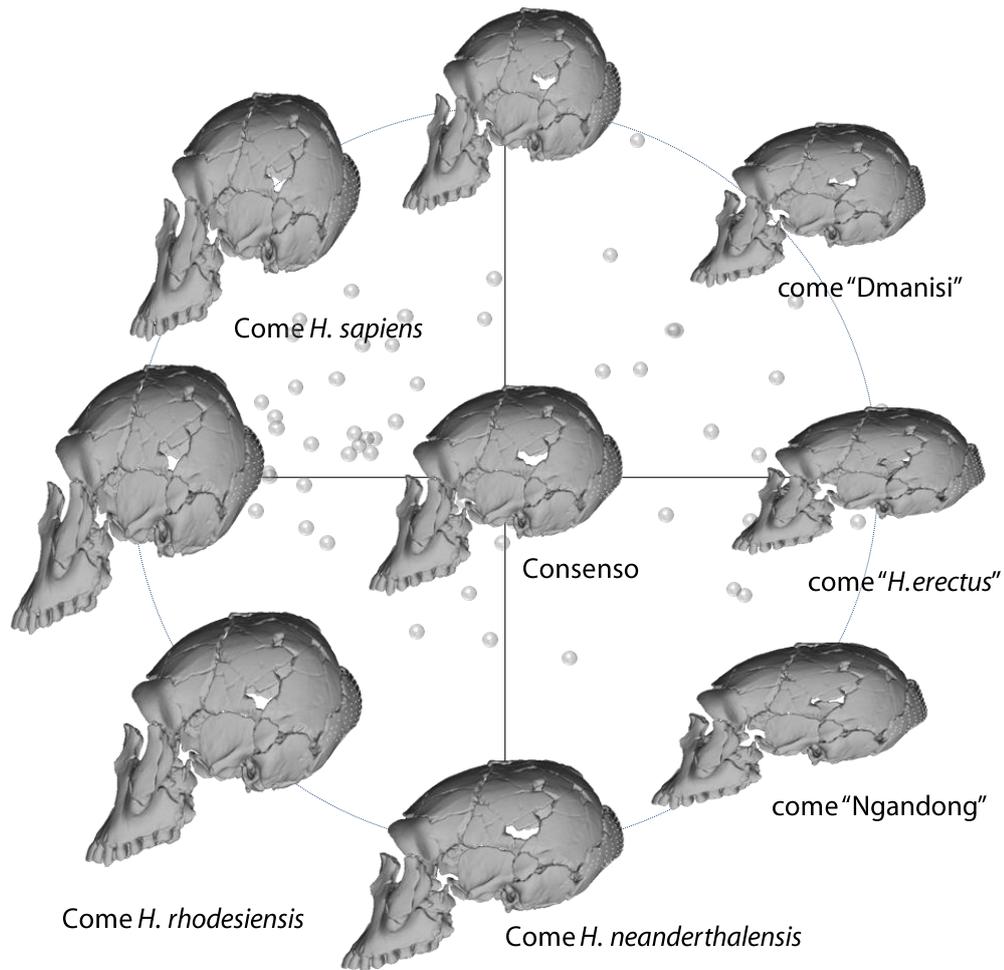
La PC 3 (figg. 6.33, 6.36 e 6.37), pur spiegano solamente un modesto 5,3% della variabilità complessiva, rende conto di variazioni nella morfologia occipitale considerate importanti negli studi di filogenesi relativamente alla presenza di un solco (*sillon*) sopratorale, se in combinazione con una morfologia della squama occipitale di tipo arcaico (e.g. Ngandong, Ceprano) o, con lo sviluppo di un rigonfiamento del piano occipitale a *chignon* (*occipital bun* e *emi-bun*) se



**Figura 6.38** La variabilità registrata in ognuno dei quadranti definiti dall'intersezione di PC1 e PC2 visualizzati come deformazione dell'occipitale del reperto KNM-WT 1500 (*Homo ergaster*). Le modificazioni delle restanti porzioni craniche sia per forma che taglia sono dovute alla funzione di interpolazione tra la morfologia originale del reperto e le modifiche dell'occipitale. Sullo sfondo (a colori attenuati) è riportata la distribuzione dei vari reperti come in figura 6.34.

riferita ad una morfologia della squama derivata (e.g. *H. neanderthalensis*, *H. rhodesiensis*, *H. sapiens*). Le variazioni complessive nella morfologia della squama registrate lungo la PC3 in combinazione con la PC1 sono sintetizzate in figura 6.39. Nel complesso i cambiamenti registarti lungo la PC1, PC2 e PC3 della presente analisi, si conformano a quanto emerso dalla precedente analisi di GMM tramite TPS e polilinee confermandone indirettamente la validità.

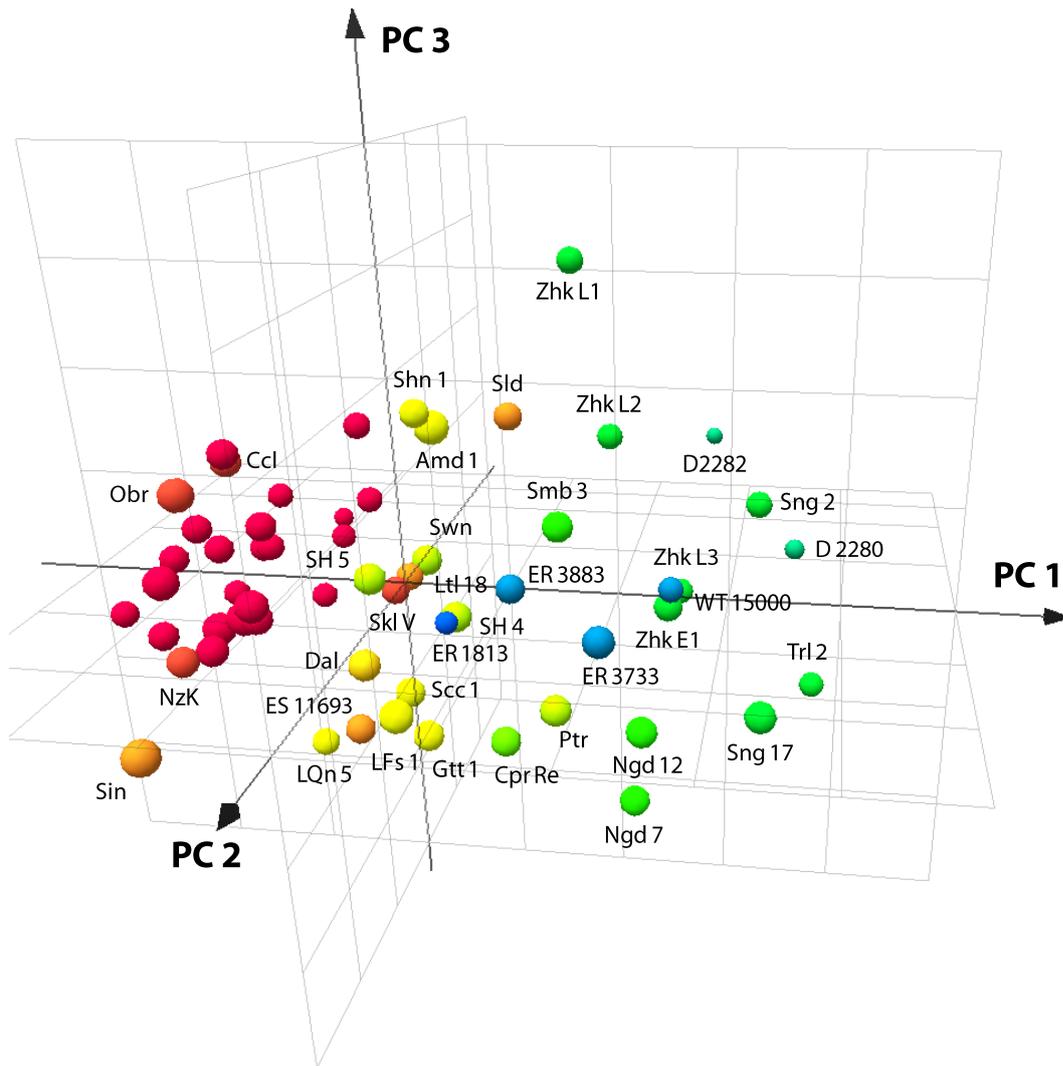
L'analisi di GMM in 3D eseguita, seppur limitata alla sola superficie esocranica della squama occipitale, fornisce buone indicazioni circa le relazioni fenetiche e possibilmente filogenetiche tra i diversi esemplari, con riferimento



**Figura 6.39** La variabilità complessiva rispetto la PC1 e la PC3. Il reperto sottoposto a deformazione è il KNM-WT 1500 (*Homo ergaster*). Distribuzione dei reperti come in figura 6.37.

alle OTU considerate. I diversi esemplari infatti, tendono a raggrupparsi con regolarità in maniera da definire “morfo-spazi” discreti sufficientemente discriminati tra loro (figg. 6.34, 6.35) e privi di eccessive sovrapposizioni quando le prime tre componenti principali sono considerate congiuntamente (fig. 6.40). Inoltre tali gruppi così definiti, si distribuiscono tra loro in coerenza con le relazioni filogenetiche attese per ciascun OTU, in particolar modo, con riferimento alla forte polarizzazione registrata lungo il primo asse di variazione (PC 1).

In questo quadro risulta di particolare interesse la distribuzione delle forme riferibili alla variabilità di *H. heidelbergensis sensu lato* tanto per quanto riguarda il campione europeo (*H. heidelbergensis s.s.*) che per quello africano (*H. rhodesiensis*). Infatti, in entrambe le popolazioni il dato che emerge è quello di una discontinuità nella morfologia dell’occipitale tra una prima e più antica



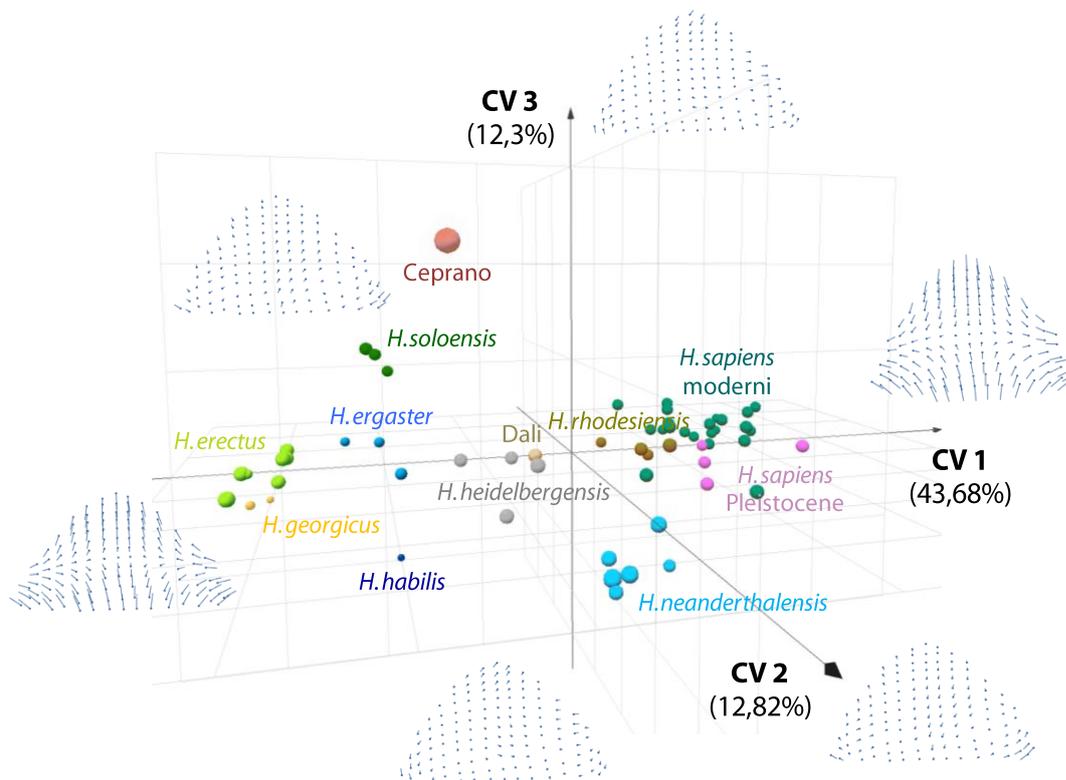
**Figura 6.40** Distribuzione del campione lungo le prime tre componenti principali. Le dimensioni di ciascun individuo sono proporzionali alla taglia centroide associata alla configurazione di punti considerata e in parte, alla profondità di campo.

variabilità e una morfologia della squama già impostata in senso derivato. In particolare, reperti come Petralona e Ceprano per quanto riguarda le forme europee e Saldanha (Hopefield) tra le popolazioni africane, si allineano lungo la PC1 con la variabilità degli “arcaici” mantenendosi però ben differenziati rispetto al campione di *H. erectus sensu lato* e più prossimi alla condizione interpretata come plesiomorfa del gruppo *H. habilis/H. ergaster*. Quest’ultimo gruppo di individui sembra rappresentare il punto di partenza per una serie di traiettorie evolutive divergenti che da un lato (per estremi della PC1 negativi) portano alla variabilità tipicamente associata a *H. erectus s.l.*, dall’altra (valori

positivi) esprimono una variabilità che a partire dal Pleistocene Medio caratterizzerà sempre più la morfologia della squama occipitale in senso sia Neandertaliano che moderno (fig. 6. 40). Quello che appare quindi è che un cambiamento (*shift*) strutturale nei rapporti geometrici di forma della squama occipitale sia avvenuto “internamente” al taxon *H. heidelbergensis s.l.* tanto in Europa che in Africa. Ciò pone una problematica circa il fatto che la divergenza tra le morfologie derivate di *H. neanderthalensis* (già sostanzialmente espressa nei campioni pre-neandertaliani europei di Atapureca Sima de los Huesos e Swanscombe) da un lato e di *H. sapiens* (in parte già sviluppata nei predecessori africani come KNM-ES 11693, Laetoli 18 e Singa) dall’altro, possa essere successiva a tale mutamento che avrebbe allora interessato una singola e antica popolazione di *H. heidelbergensis* diffusa tra Africa ed Europa, o se invece il cambiamento sia avvenuto parallelamente come conseguenza di fattori di crescita cerebrale (in particolare dei lobi parietali e occipitali) in due linee evolutive già distinte, *H. heidelbergensis s.s.* in Europa e *H. rhodesiensis* in Africa. In questo contesto il reperto di Ceprano e la sua posizione in prossimità della convergenza di PC1 e PC2 (fig. 6. 34) in pratica al “crocevia” tra diverse morfologie occipitali sia arcaiche che derivate, riveste una particolare rilevanza.

6.1.6 ANALISI DELLE VARIATE CANONICHE (CVA)– Per meglio “evidenziare” il pattern di distribuzione tra i diversi taxa, registrato su base fenetica dalla PCA e interpretare il segnale filogenetico che appare esservi associato, è stata approntata un’analisi delle variate canoniche tra i diversi esemplari suddivisi in OTU definiti *a priori* (tab. 6.1).

Le prime tre variate canoniche risultano associate al 68,81% della variabilità complessiva. La CV1 spiega poco meno della metà della varianza totale (43,6%) e la CV2 e la CV3 hanno simile rilevanza con rispettivamente il 12,8% e il 12,3%. Lungo la CV1 (fig. 6.41) i diversi OTU si distribuiscono in sostanziale accordo con il dato registrato lungo la PC1 della precedente PCA, ripetendone di fatto il medesimo pattern di forte polarizzazione tra “arcaici” e derivati. Rispetto alla precedente PCA però per effetto della funzione discriminante, tale pattern si definisce in maniera molto più ordinata, in sostanziale coerenza con quanto noto in letteratura circa le relazioni filogenetiche tra i diversi taxa. All’estremo



**Figura 6.41** Distribuzione le prime tre variate canoniche dei diversi OTU considerate. Le variazioni registrate in forma vettoriale agli estremi di ciascuna variata canonica rispetto alla configurazione di consenso sono mostrate. Le frecce si riferiscono alla progressione degli auto vettori per valori crescenti. Le dimensioni di ciascun esemplare sono proporzionali alla taglia centroide e in parte, alla profondità di campo.

negativo della varianza si posizionano i reperti riferibili alla variabilità di *H. erectus s.l.* con il campione di *H. erectus s.s.* e Dmanisi che clusterizzano assieme differenziandosi rispetto alla CV2 con per valori positivi e negativi rispettivamente. Di seguito a questi spostandosi verso la convergenza degli assi, in uno stretto segmento di variabilità troviamo raggruppati assieme i reperti pleiomorfi di *H. habilis* e *H. ergaster* che si differenziano dal campione di *H. soloensis* solo rispetto la CV3. Mentre la coincidenza di *H. habilis* e *H. ergaster* può assumere un possibile significato filogenetico in una relazione del tipo antenato/discendente, la forte somiglianza della morfologia della squama di questi con quella dei reperti di Ngandong e Sambungmacan è più probabilmente da considerarsi come un effetto di modificazioni strutturali dovute a pattern interni al gruppo di evoluzione locale a partire da una morfologia cranica simile

quella di *H. erectus* s.s. in prossimità di questo stesso segmento di variabilità ma differenziato dalle precedenti forme sia sulla CV2 che sulla CV3 troviamo il reperto di Ceprano trattato in questa analisi come OTU singolo, che si interpone lungo la CV1 tra la variabilità africana arcaica (*H. habilis*/*H. ergaster*) e quella riferibile alla specie europea *H. heidelbergensis* cui si affianca anche il reperto di Dali anch'esso trattato come OTU singolo. *H. heidelbergensis* al proprio interno appare come "stirato" lungo la CV1 per la presenza del reperto di Petralona che tende ad appaiarsi sulla CV1 con Ceprano e dei reperti di Atapurca Sima de los Huesos 4 e 5, e Swanscombe, che invece già approssimano la morfologia occipitale derivata tipica dei Neandertal. Infatti, subito a seguire ma nel campo della variabilità positiva, si situa il taxon *H. neanderthalensis* che si differenzia dai precedenti ante-neandertaliani europei anche lungo la CV2 in relazione ad un maggior grado di sviluppo della protrusione posteriore della squama (*occipital bun*). Ai valori estremi della variabilità positiva si distribuisce infine la variabilità di *H. sapiens* con i due OTU sovrapposti dei moderni e delle forme del Pleistocene Superiore. Un dato interessante che emerge è l'allineamento lungo la CV1 e la parziale sovrapposizione tra la variabilità di *H. sapiens* e quella di *H. rhodesiensis*. Questo taxon nell'analisi di CVA non tende a clusterizzare con gli *H. heidelbergensis* europei e risulta lungo la CV 1 interamente spostato verso la variabilità moderna nonostante la presenza al suo interno del reperto di Saldanha che mostra una morfologia della squama di tipo arcaico.

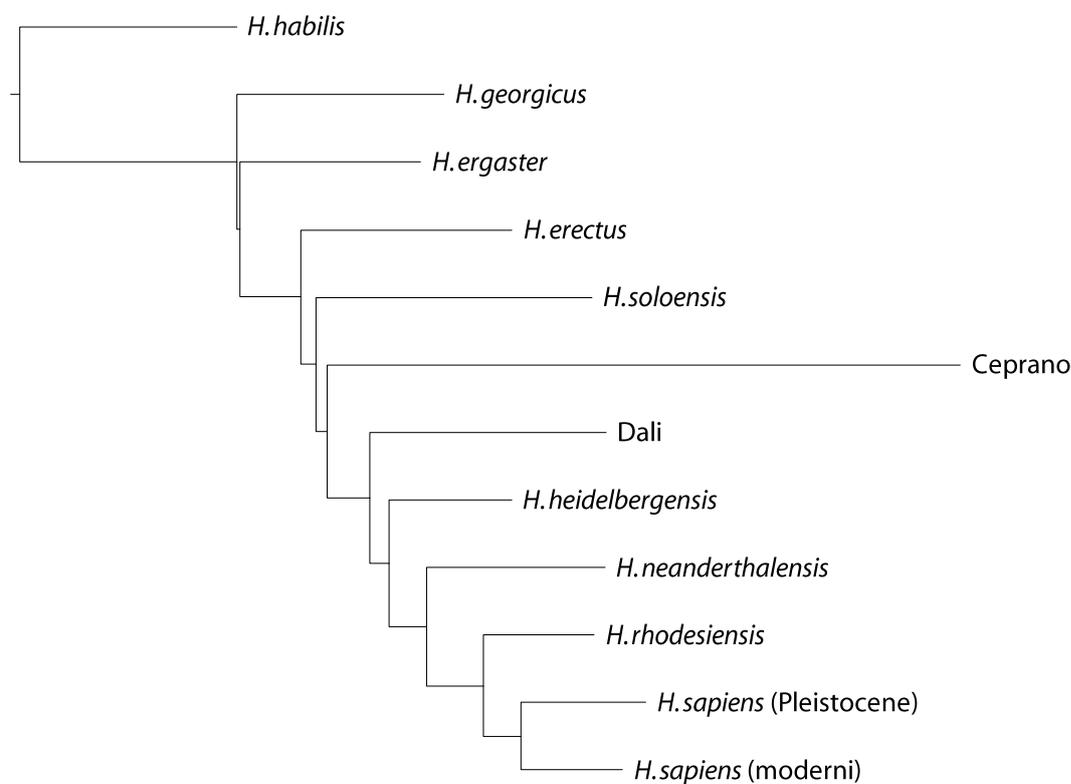
*Neighbor Joining*—Tale pattern di relazione fenetiche si ritrova con piccole variazioni nell'analisi di Neighbor Joining eseguita sulle distanze di Mahalanobis ( $D^2$ ) tra le OTU in base alla funzione discriminata della CVA (tab. 6. 7).

L'albero ottenuto (fig. 6.42) evidenzia la netta distinzione della morfologia occipitale di *H. habilis* (rappresentato dal solo reperto KNM-ER 1813) rispetto a tutta la variabilità successiva. Questa si dispone in una serie di OTU, continua e ordinata a pettine, in cui nei rami più esterni risalta la somiglianza fenetica tra *H. ergaster* e *H. georgicus* e la forte diversità del reperto di Ceprano che si pone alla base della variabilità di *H. heidelbergensis* (con l'interposizione del reperto incompleto di Dali). Nei rami più interni corrispondenti alla morfologia della squama più derivata, si evidenzia la relazione tra *H. heidelbergensis* e i Neanderthal e si conferma la non omogeneità fenetica tra *H. heidelbergensis*

e *H. rhodesiensis* che “oltrepassando” i neandertaliani si pone invece alla base della variabilità di *H. sapiens*.

**Tabella 6.7** Matrice delle distanze di Mahalanobis ( $D^2$ ) tra le OTU della CVA. I numeri nella titolazione corrispondono a quelli delle OTU nella prima colonna.

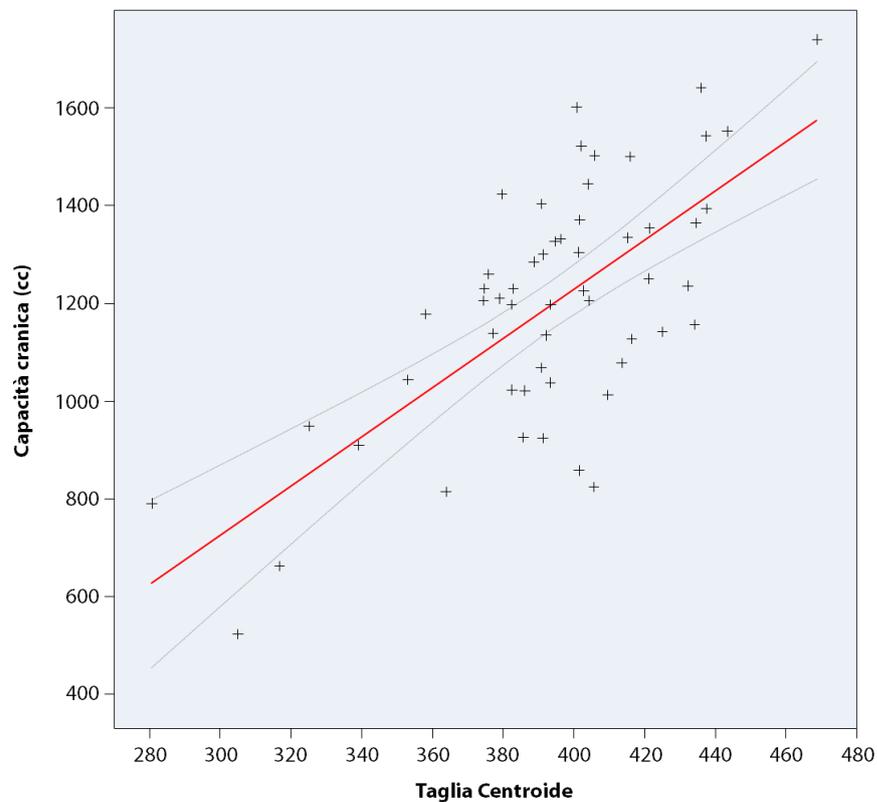
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
1 <i>H. habilis</i>	0										
2 <i>H. sapiens moderni</i>	16,2454	0									
3 <i>H. georgicus</i>	13,7497	14,0504	0								
4 Dali	15,6208	9,7523	13,7895	0							
5 <i>H. neanderthalensis</i>	15,5594	8,3639	12,7834	9,6149	0						
6 <i>H. rhodesiensis</i>	16,008	5,519	12,5236	8,8597	7,8422	0					
7 <i>H. ergaster</i>	13,2246	11,2568	8,4109	12,1455	12,0545	11,1234	0				
8 <i>H. soloensis</i>	17,3607	12,4513	12,1437	11,7316	13,5097	11,0463	11,4775	0			
9 Ceprano	24,5535	19,4208	20,1998	19,2588	18,986	20,1994	19,2307	19,6485	0		
10 <i>H. erectus</i>	16,2316	12,4594	9,1156	11,1464	11,1385	11,9607	9,7893	10,599	18,8445	0	
11 <i>H. sapiens Pleist.</i>	17,0119	4,8701	14,4192	11,0382	7,3332	5,6891	12,4911	13,1439	19,8079	13,313	0
12 <i>H. heidelbergensis</i>	14,913	7,7948	10,5157	8,6915	7,2749	6,9871	8,266	10,6542	18,3113	8,2922	8,0628



**Figura 6.42** Albero di Neighbour Joining delle OTU considerate nella CVA. La lunghezza dei rami è proporzionale alla distanza fenetica tra i gruppi.

6.1.7 *RELAZIONE CON LA TAGLIA* –Per indagare possibili effetti dovuti ad allometria, in relazione alle differenze di forma (*shape*) registrate dalle precedenti analisi, è stata eseguita la regressione multivariata delle variabili di forma (coordinate di Procruste) sul valore della taglia centroide della configurazione di semilandmarks ottenuta per ciascun individuo.

Il risultato della regressione multivariata sul totale delle variabili di forma è risultato non significativo ( $p = 0,28$ ) mentre la stessa eseguita utilizzando solo le prime tre componenti della PCA (81,7% della varianza) ha restituito un valore di  $p = 0,0019$  con un valore di Wilks' lambda = 0,76. Per accertare un possibile effetto di scalatura della taglia della squama occipitale (rappresentata dalla taglia centroide) in relazione alle dimensioni cerebrali di ciascun individuo, è stata eseguita la regressione lineare tra queste due variabili. La regressione (fig. 6.43) eseguita sull'intero campione (con l'esclusione di due reperti moderni di cui è stato possibile stimare il volume cerebrale) è risultata altamente significativa ( $p = 5,3 \text{ E }^{-9}$ ) con un valore di  $r = 0,7$ . La stessa regressione ripetuta per gruppi tassonomici ha fornito i risultati riportati in tabella 6.8.



**Figura 6.43** Regressione lineare della taglia centroide delle configurazioni relative all'occipitale sulla taglia cerebrale di ogni esemplare in valore assoluto.

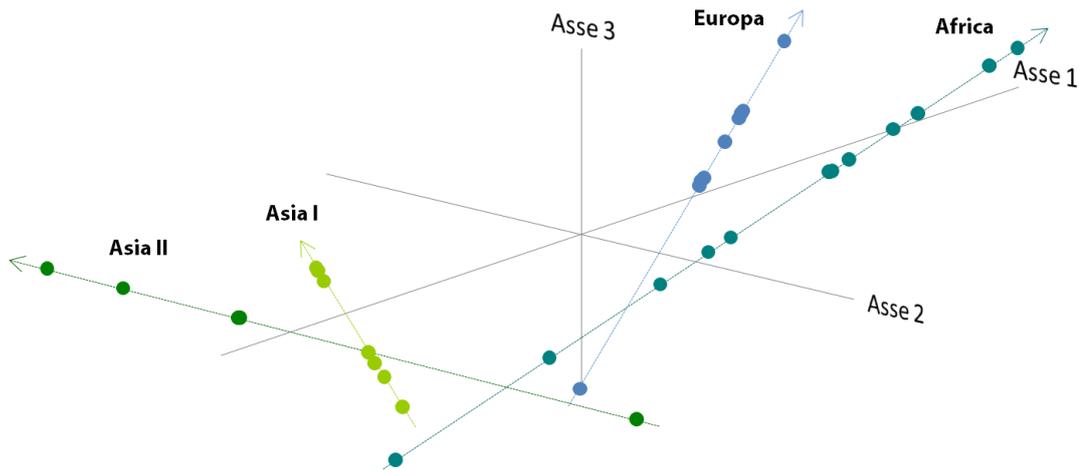
**Tabella 6.8** Risultati della regressione lineare tra la taglia dell'occipitale (taglia centroide) e la capacità cranica in valore assoluto. Per i risultati significativi sono riportati i valori di  $r$  e  $r^2$ .

	p	r	r <sup>2</sup>
<b>Totale (N = 55)</b>	5,3 E-09	0,71	0,51
<b><i>H. erectus (sensu lato)</i> (N = 12)</b>	0,03	0,55	0,3
<b>Europei (<i>H. heidelbergensis</i> + Neanderthal) (N = 10)</b>	0,06	--	--
<b>Europei con Ceprano (N = 11)</b>	0,1	--	--
<b><i>H. rhodesiensis</i> + <i>H. sapiens</i> (N = 27)</b>	0,00026	0,64	0,41
<b><i>H. sapiens</i> (N = 23)</b>	0,003	0,58	0,34

I risultati riportati in tabella 6.6 sembrano indicare in generale una correlazione tra la taglia della squama occipitale e le dimensioni del cervello (> del 30% della varianza spiegata in termini di taglia in ogni gruppo). Anche nel caso della non-significatività del campione europeo rappresentato dalla linea evolutiva *H. heidelbergensis/H. neanderthalensis*, la probabilità che i due parametri siano correlati si attesta comunque al 94° percentile, a un passo cioè, dalla piena significatività. Per quanto riguarda la perdita di significatività che si registra con l'aggiunta di Ceprano, occorre far presente che la capacità cranica di questo reperto è stimata sulla base di un calvario frammentato e danneggiato, pertanto il dato di tale regressione può non essere considerato rilevante. Questi dati lasciano supporre che in relazione alle variazioni di taglia del cervello, che condizionano lo sviluppo anche di altre regioni craniche e particolarmente della volta, l'osso occipitale deve risultare ben integrato con altri distretti cranici e che tende a covariare con essi. Per verificare tale ipotesi è stato eseguito uno specifico test di modularità.

6.1.8 STUDIO DELLE TRAIETTORIE EVOLUTIVE –Con una procedura simile a quella descritta al § 6.1.4, sono state ricavate le traiettorie evolutive associate alla variabilità di diverse linee filetiche umane del Pleistocene. Anche in questo caso si sono considerate due linee distinte per il campione asiatico generalmente riferito a *H. erectus* in base alle giustificazioni già precedentemente discusse.

In questo caso, per ciascuna regressione sono state utilizzate le variabili di forma (*shape*) relative agli esemplari utilizzati nell'analisi di GMM in 3D (§



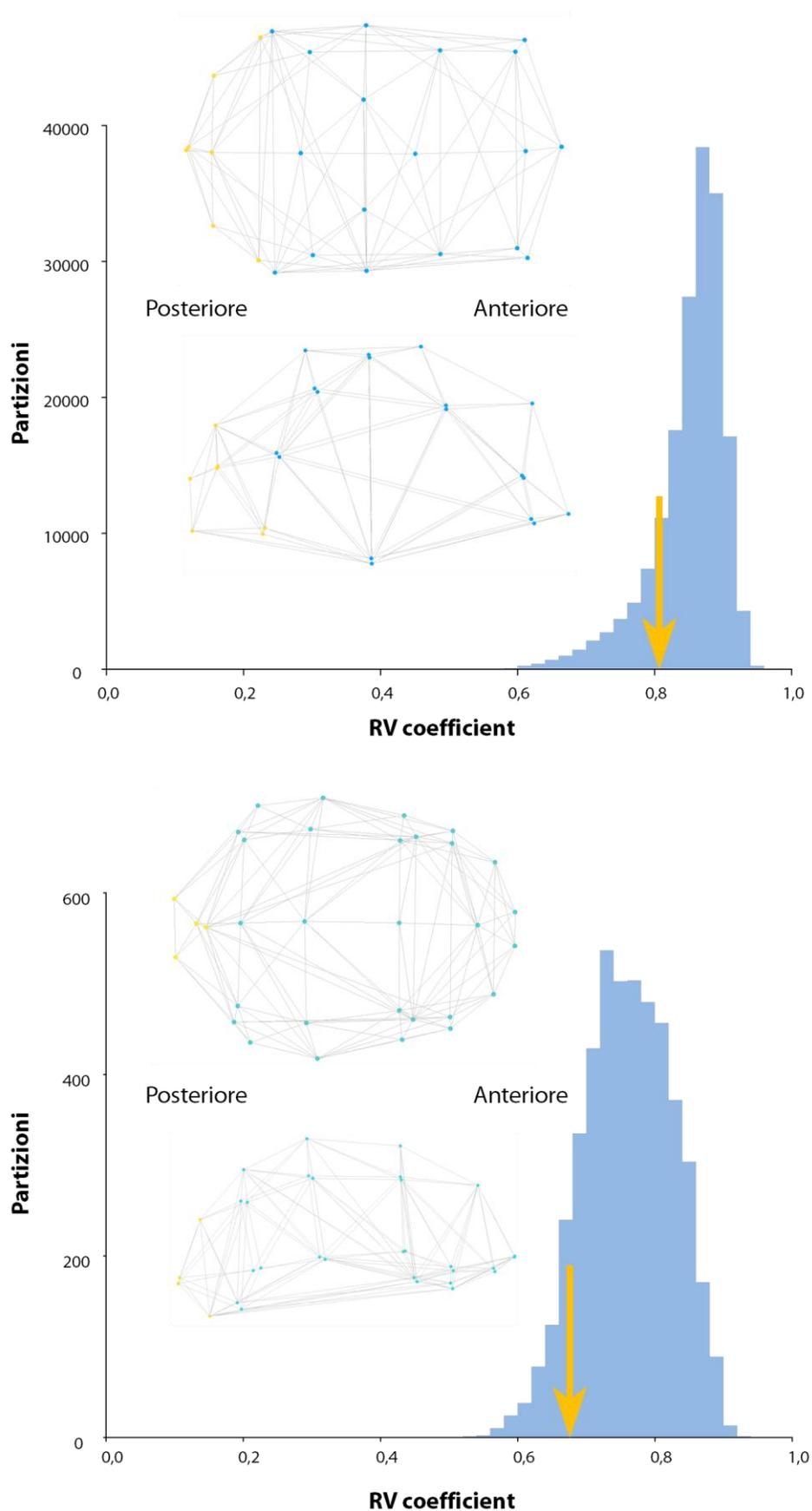
**Figura 6.44** Rapporti di divergenza tra le diverse traiettorie evolutive relative alla variabilità della squama occipitale. Le frecce rappresentano la direzione della progressione evolutiva.

6.1.5) divisi in base alla distribuzione geografica (tab. 5.1); la taglia centroide (*centroid size*) di ciascun individuo, della configurazione di semi-landmarks relativa alla squama occipitale (figg. 5.3 e 5.4) è stata utilizzata come variabile indipendente, per ricavare le nuove coordinate degli attesi (predetti). Inoltre per polarizzare ogni linea filetica è stato incluso in ogni gruppo il reperto KNM-ER 1813 come forma più plesiomorfa, molto vicina all'origine del genere *Homo* nel suo insieme. I risultati riportati in figura 6.44 e in tab. 6.9 concordano con il dato ricavato per l'analisi eseguita a partire dalle polilinee di una sostanziale divergenza evolutiva tra le diverse linee filogenetiche considerate.

**Tabella 6.9** Risultati delle regressioni multivariate tra variabili di forma e la taglia centroide della squama occipitale

	R <sup>2</sup>	p value
Africa	0.356	0.007
Asia I	0.217	0.018
Asia II	0.423	0.053
Europa	0.273	0.018

6.1.9 *MODULARITÀ E INTEGRAZIONE* – Per verificare se l'occipitale rispetto ad altri distretti cranici, anch'essi condizionati dallo sviluppo cerebrale, si comporti come un modulo distinto o al contrario risulti con essi fortemente integrato e covariante, è stato eseguito il test di Escoufier sia per la superficie esocranica della squama che per quella endocranica, i risultati sono mostrati in fig. 6. 45.



**Figura 6.45** Test di modularità per la squama dell'occipitale rispetto alle restanti porzioni della volta. Spiegazione nel testo.

I test di modularità eseguiti sia sulla la superficie esocranica della squama, che su quella endocranica (corrispondente all'estensione dei lobi occipitali dell'encefalo), hanno confermato che le porzioni di occipitale considerate non si comportano come moduli distinti ma risultano ben ben integrate con le restanti porzioni della volta (parietali, temporali e frontali).

Entrambe infatti, hanno restituito valori del coefficiente RV (che rappresenta una misura statistica del grado di integrazione e covarianza di un ipotetico modulo rispetto a un più ampio set di variabili) rispettivamente pari a 0,8 e 0,66 (su 4712 partizioni generate casualmente) cioè non significativamente differenti da quelli ottenuti per n-partizioni di moduli generati stocasticamente (fig. 6. 45). Nella parte alta della figura 6.45 è mostrato il modulo (punti gialli della configurazione) di cui si è voluta testare l'indipendenza rispetto ad una serie di partizioni generate sull'intera superficie della volta cranica, per un totale di 177599 partizioni alternative generate in maniera casuale e la cui distribuzione è rappresentata dall'andamento della curva. La freccia è associata alla probabilità statistica che il modulo proposto sia differenzi significativamente da tale distribuzione casuale. Come si vede il valore ricavato ricade pienamente all'interno di tale distribuzione e pertanto l'ipotesi di una sua indipendenza deve essere rifiutata.

Nella parte bassa della figura la stessa procedura è stata eseguita sulla superficie endocranica dell'occipitale (punti gialli) rispetto alle restanti porzioni della volta. Anche in questo caso su un totale di 4712 partizioni generate casualmente l'ipotesi di modularità è risultata statisticamente non significativa e deve pertanto essere rigettata.

In base ai risultati delle regressioni multivariate e lineari eseguite, si è appurato che la morfologia della squama rappresentata dalla forma geometrica (*shape*) della configurazione di punti considerata, è nei diversi taxa, parzialmente correlata ai valori della taglia centroide e che questa a sua volta è dipendente da variazioni della taglia complessiva del cervello. Inoltre il test di modularità ha confermato come le porzioni occipitali sia eso- che endocraniche covariano per forma e dimensioni con le restanti porzioni craniche in relazione a variazioni nella morfologia e nella taglia del cervello. Si appronterà quindi ora lo studio di tali variazioni in relazione all'espressione di caratteri cranici discreti.

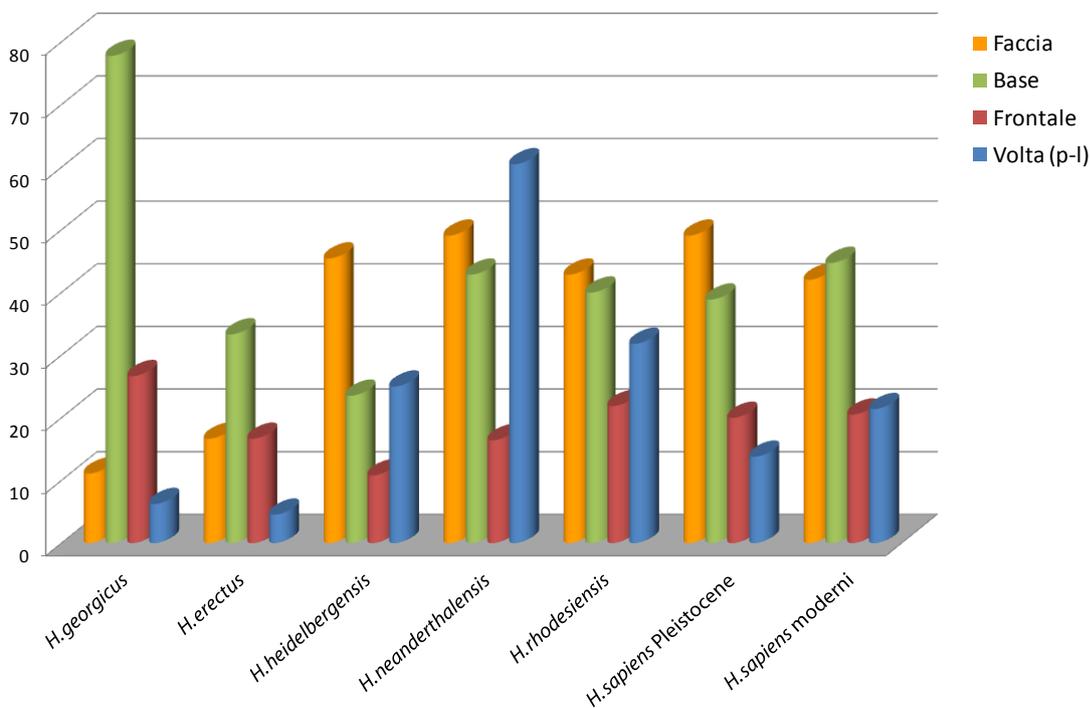
## 6.2. Analisi inter-specifica dei caratteri non-metrici del cranio

6.2.1 *HYPOSTOTIC SCORES PER REGIONI CRANICHE* – Sono stati calcolati i valori di *Hypostotic scores* in diverse regioni craniche sia per il cranio intero che per le sole regioni postero-laterali della volta.

*Cranio completo*—I valori di *Hypostotic scores* relativi a faccia, base cranica, frontale e volta postero-laterale sono riportati in tabella 6.10 e figura 6. 46.

**Tabella 6.10** Valori di *Hypostotic scores* (%) delle diverse regioni del cranio, registrati nelle diverse specie considerate.

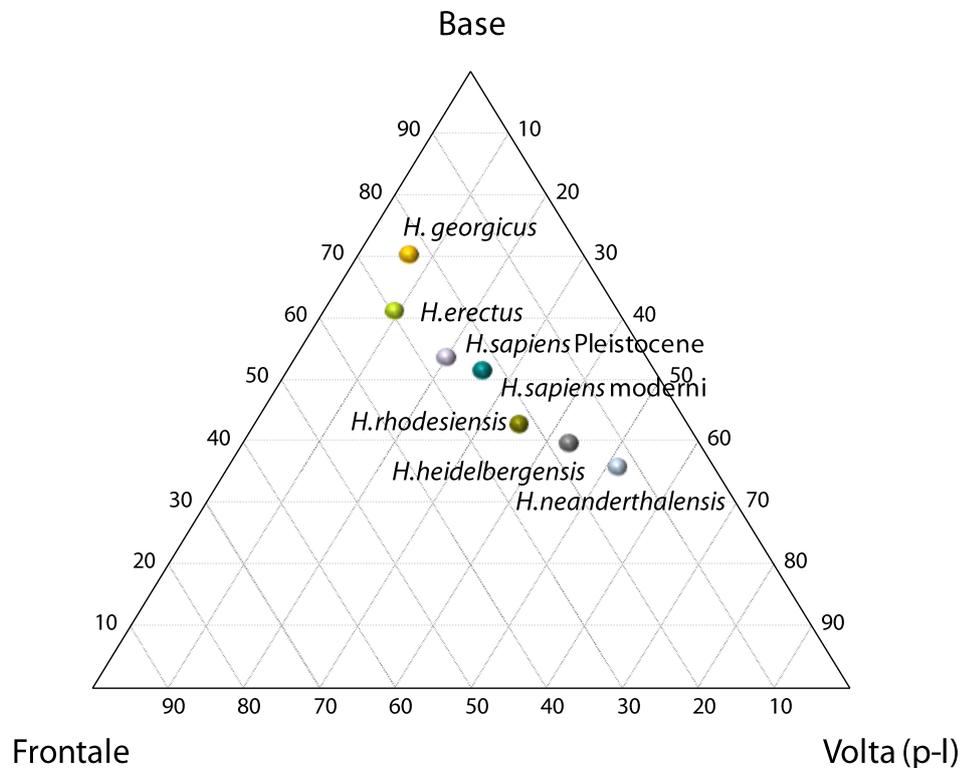
Taxa	Faccia	Base	Frontale	Volta (p-l)
<i>H. georgicus</i>	11,111	77,778	26,667	6,25
<i>H. erectus</i>	16,667	33,333	16,667	4,545
<i>H. heidelbergensis</i>	45,455	23,529	10,811	25
<i>H. neanderthalensis</i>	49,091	42,857	16,418	60,494
<i>H. rhodesiensis</i>	42,857	40	21,875	31,818
<i>H. sapiens</i> Pleistocene	49,091	38,889	20	13,793
<i>H. sapiens</i> moderni	42,047	44,735	20,521	21,402



**Figura 6.46** Distribuzione delle frequenze degli *Hypostotic scores* delle diverse regioni craniche, nel campione considerato in base ai valori riportati in tabella 6.10.

Il dato che emerge sulla base della distribuzione dei valori di *Hypostotic scores* per l'intero cranio è l'elevato livello di ipostosi della base cranica in praticamente tutti i taxa con l'eccezione di *H. heidelbergensis*, il valore registrato per il campione di Dmanisi (*H. georgicus*) è probabilmente un artefatto della bassa numerosità campionaria del gruppo (N = 3). Di grande interesse è il dato che emerge in relazione alla volta medio posteriore in cui taxa arcaici poco encefalizzati (*H. georgicus*, *H. erectus*) mostrano bassi valori di ipostosi (in accordo con la morfologia fortemente caratterizzata in senso iperostotico delle regioni occipitali di queste specie per la presenza di massicce sovrastrutture ossee e.g. toro occipitale, toro angolare) mentre tali valori crescono nelle forme più encefalizzate per raggiungere un picco estremo nel caso di *H. neanderthalensis*. *H. sapiens* moderni e pleistoceni mostrano un simile valore di ipostosi in tale regione e nonostante gli alti valori di capacità cranica, meno elevato rispetto alle forme del Pleistocene Medio (*H. heidelbergensis* e *H. rhodesiensis*) e dei Neanderthal.

Tralasciando il dato relativo alla faccia, la distribuzione dei diversi Taxa in base ai valori di Hypostotic Scores relativi a Base e Volta (Frontale e Volta Postero-Laterale) è visualizzata in figura 6. 47.



**Figura 6.47** Distribuzione dei diversi taxa in relazioni alle variabili riportate in tabella 6.10 con l'esclusione del valore di Hypostotic scores relativo alla faccia.

*Volta Frontale e postero-laterale*—Il Test del chi-quadro ( $\chi^2$ ) di Pearson applicato per ognuno dei caratteri non metrici a 5 OTU, con l'esclusione dei taxa con bassa numerosità campionaria (*H.georgicus* e *H. erectus*), ha restituito significatività statistica per 5 caratteri ipostotici (EPB, OLB, LBO, OAS, SMS) e 3 crateri iperostotici (PHT, SSD, FGR). Con l'eccezione di PHT e SSD che appartengono alla base, gli altri caratteri fanno parte della volta frontale e postero-laterale (per i singoli valori di significatività si rimanda alla tesi di dottorato di Francesca Ricci 2007 che per tale test ha utilizzato il medesimo campione).

Da tale analisi risulta che tali distretti sono i più indicati a discriminare tra i diversi taxa anche in relazione al fatto che la volta cranica è più sensibile di altri distretti cranici a modificazioni nei pattern di encefalizzazione, a livello sia inter- che intraspecifico.

Pertanto il dato aggregato relativo alla volta postero-laterale è stato diviso nelle due componenti posteriore e laterale e analizzato assieme alla volta frontale. I valori di *Hypostotic scores* sono riportati in tabella 6.11 e in fig. 6.48 (rispetto ai precedenti valori per il frontale quelli relativi alla volta frontale sono stati calcolati eliminando l'incidenza dell'osso epiterico EPB). La dispersione del campione rispetto queste variabili è riportata in figura 6.49.

Il dato che emerge con forza è l'altissimo valore di ipostosi registrato nella volta posteriore dei Neanderthal e in misura minore di *H. heidelbergensis*, così come pure il valore nullo per le stesse porzioni craniche (che corrisponde a un valore massimo di iperostosi) associato a *H. erectus*.

**Tabella 6.11** Valori di *Hypostotic scores* (%) relativi alla volta cranica divisa in frontale, laterale e posteriore.

Taxa	Volta frontale	Volta laterale	Volta posteriore
<i>H. georgicus</i>	33,333	0	11,111
<i>H. erectus</i>	25	9,09	0
<i>H. heidelbergensis</i>	17,391	7,407	44
<i>H. neanderthalensis</i>	13,207	57,777	63,888
<i>H. rhodesiensis</i>	22,727	45,454	18,181
<i>H. sapiens</i> Pleistocene	23,403	9,302	18,181
<i>H. sapiens</i> moderni	24,965	16,108	27,657

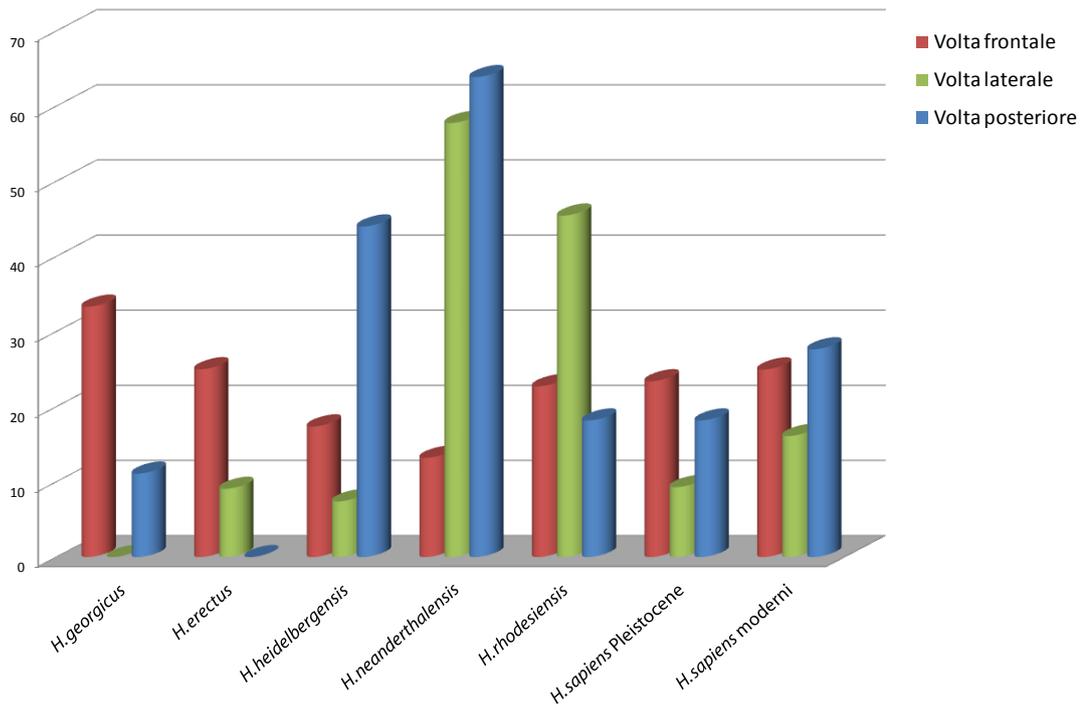


Figura 6. 48 Distribuzione dei Valori di *Hyostotic scores* (%) riportati in tab. 6.11.

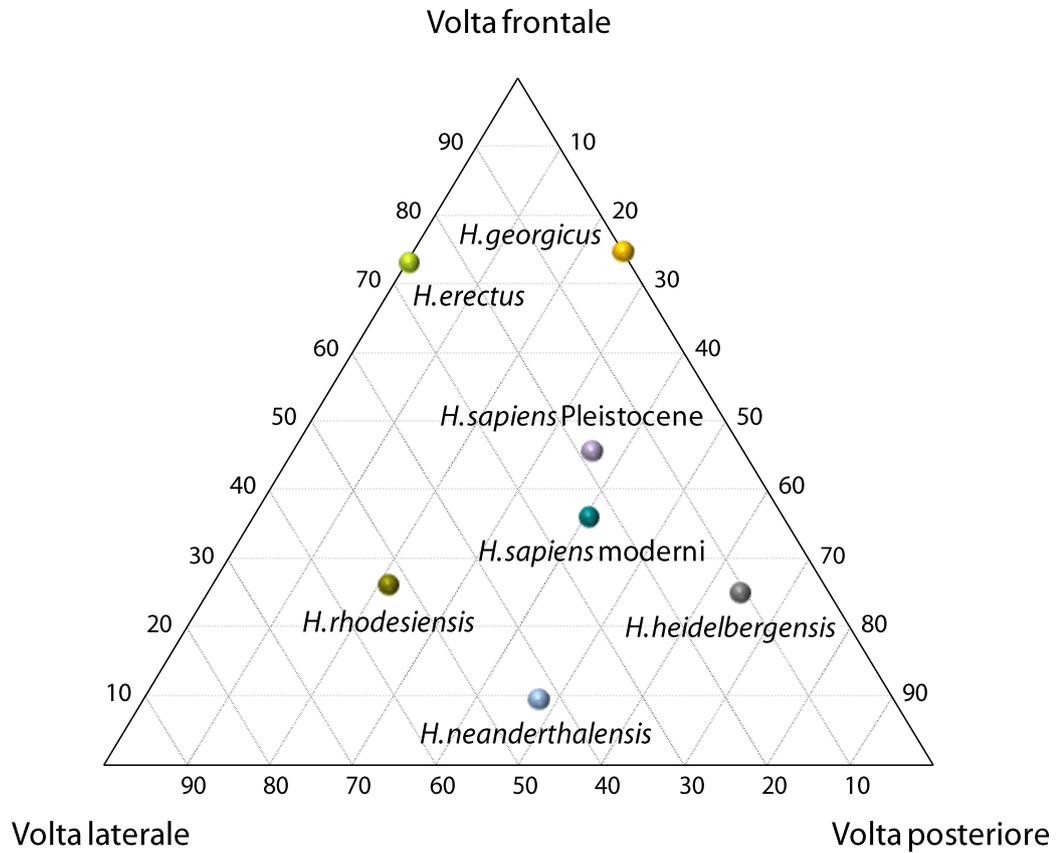
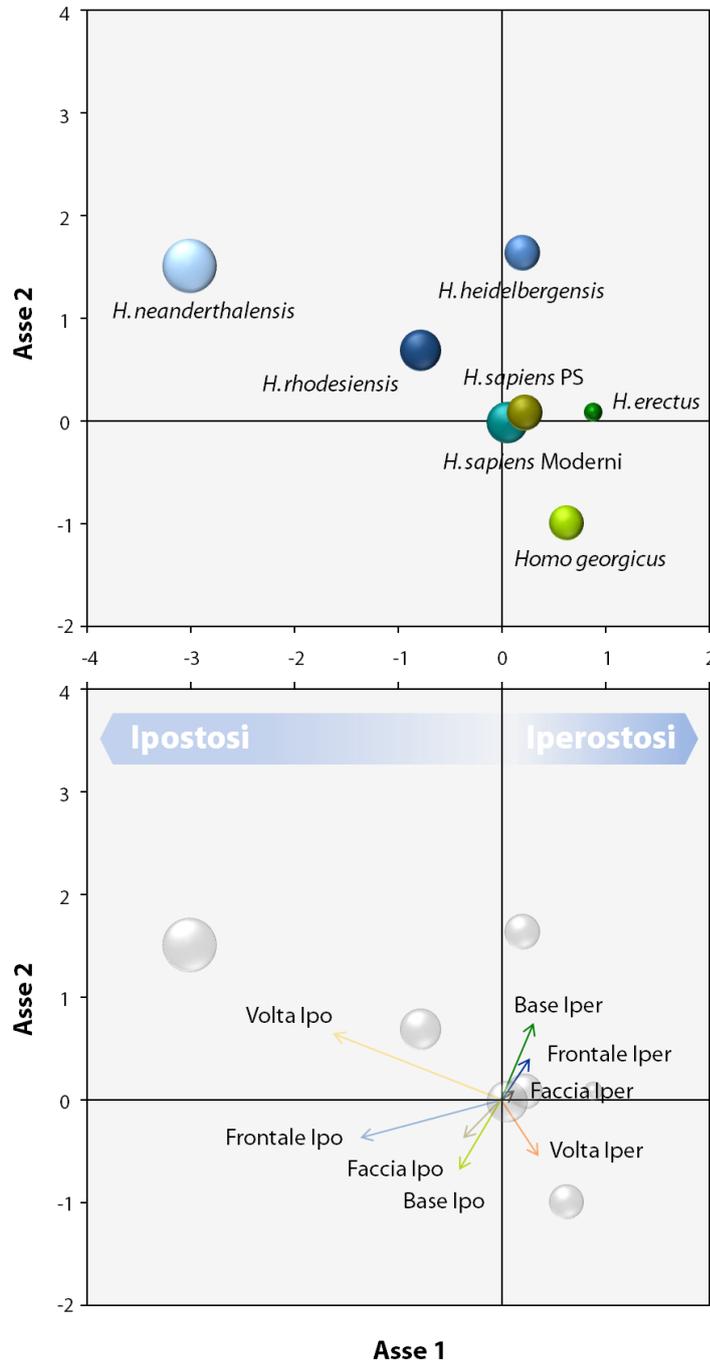
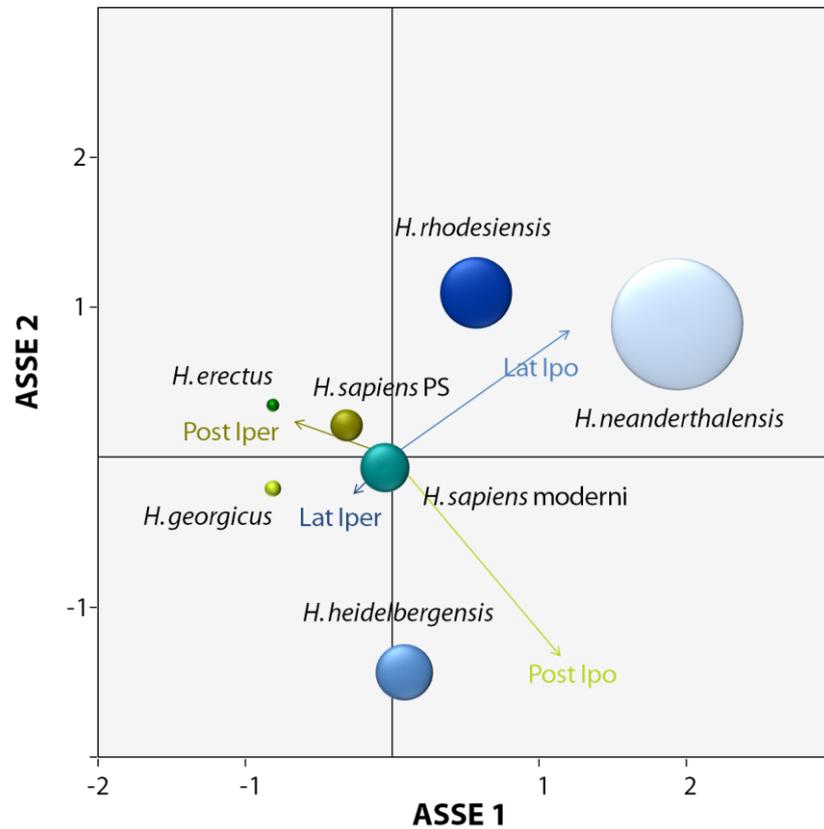


Figura 6. 49 Distribuzione dei diversi taxa in relazioni alle variabili riportate in tabella 6.11

*Analisi fattoriali*—Per interpretare i pattern di distribuzione del grado di ipostosi/iperostosi associato a ciascun OTU è stata eseguita l'*analisi delle corrispondenze multiple* (MCA) a partire dai dati individuali di presenza assenza dei singoli caratteri ipostostotici (dati non-metrici o discreti) prima rispetto al cranio completo (fig. 6.50) poi per le porzioni postero-laterali della volta (fig. 6.51).



**Figura 6.50** In alto, distribuzione dei diversi taxa in base ai valori di presenza/assenza dei singoli caratteri non-metrici (tutti). In basso, caratterizzazione degli assi. Le dimensioni delle sfere sono proporzionali al valore degli *Hypostotic scores* per ciascun taxa.



**Figura 6.51** Distribuzione dei taxa in base ai valori di presenza/assenza dei caratteri non-metrici della volta laterale e posteriore. Le dimensioni delle sfere sono proporzionali al valore degli *Hypostotic scores* per ciascun taxa relativo a tale set ridotto di caratteri.

In base alla natura dei dati considerati era atteso che il primo asse (in entrambe le analisi), risultasse associato alla polarizzazione ipostosi/iperostosi, come ben evidenziato dai valori di *Hypostotic scores* proporzionali nei grafici, alle dimensioni delle sfere di ciascun OTU. Ciò che risulta estremamente interessante è la caratterizzazione dei singoli assi di varianza in base ai vettori della distribuzione dei centroidi dei vari set di caratteri non-metrici relativi alle diverse porzioni craniche. In pratica si nota come rispetto al dato complessivo (fig. 6.50 in basso), il *continuum* ipostosi/iperostosi sia principalmente a carico di differenze nella volta cranica sia frontale che postero-laterale (come anche evidenziato dalla lunghezza relativa dei vettori associati), le regioni come ricordato nella sezione precedente, più sensibili a variazioni nei pattern di encefalizzazione tra i diversi taxa. Le differenze nella faccia e nella base sembrano in questo caso giocare un ruolo di minore importanza e discriminano gli OTU princi-

palmente lungo il secondo asse di varianza, in cui come d'altra parte atteso dalle relazioni topologiche tra le componenti craniche, la faccia tende ad allinearsi con il vettore della fronte e in maniera più inattesa, il vettore della base cranica in entrambi i campi di ipostosi e iperostosi si dispone ortogonalmente a quello della volta posteriore indicando che i cambiamenti nell'espressione fenotipica di caratteri ipo- e iperostotici in questi due distretti cranici si distribuiscono in maniera sostanzialmente alternativa, tra i diversi taxa.

Rispetto alla distribuzione dei caratteri della volta postero-laterale (fig. 6.51) il pattern appena descritto per base e volta si ripete per le due componenti scisse della volta laterale e di quella posteriore i cui vettori nei diversi campi di variazione si dispongono tra loro ortogonalmente. Il dato che emerge in maniera interessante è il diverso comportamento registrato in entrambe le analisi dal campione Medio-Pleistocenico riferito a *H. heidelbergensis* s.l. e che in queste analisi è stato diviso in due OTU (vedi tab. 5.3) relative alla variabilità europea (*H. heidelbergensis* s.s.) e africana (*H. rhodesiensis*). Come emerso anche dalle precedenti analisi di GMM (§ 6.1) nonostante le forti somiglianze morfologiche apprezzabili "a vista", quando si passa a considerare da un punto di vista quantitativo la variabilità associata ai due taxa, questi, mostrano tra loro un comportamento molto differente a volte quasi opposto. Se consideriamo assieme il dato metrico e quello discreto ci si può azzardare a immaginare che il disordine strutturale relativo alla volta posteriore di *H. heidelbergensis* (europei) (fig. 6.52) "preannunci" i cambiamenti di forma della porzione posteriore del cranio tipicamente associati alla morfologia derivata dei Neanderthal (§ 6.1), anche in considerazione della continuità filogenetica tra i due taxa. Con la piena affermazione della morfologia neandertaliana, si ha una relativa "stabilizzazione" delle porzioni più posteriori (occipitali) mentre il continuo accrescimento cerebrale dovuto al fenomeno dell'encefalizzazione comincia a far sentire i suoi effetti anche sulle porzioni laterali dei parietali, alla cui espansione si associa la tipica morfologia *en bombe* del profilo del cranio in norma posteriore, e la cui entità è registrata dall'altissimo grado di ipostosi associato in questa specie alla volta laterale (fig. 6.51).

Un meccanismo del tutto simile ma spostato in avanti rispetto alle porzioni craniche, può essere immaginato per la relazione filogenetica *H. rhode-*

*siensis* / *H. sapiens*, in cui gli alti valori di *Hypostotic scores* manifestati da *H. rhodesiensis* per la volta laterale (parietali) in modo simile al caso precedente, sembrano preannunciare i cambiamenti radicali che si registrano con la nascita di *H. sapiens*, cui si associa una forte crescita verticale delle porzioni dei parietali anteriori – in relazione all’espansione delle corrispondenti aree del cervello sempre per fattori di encefalizzazione – che “trascinano” con se in un movimento di generale verticalizzazione il frontale (e a livello dell’encefalo i lobi frontali e la corteccia pre-frontale) con associata la complessiva compattazione (globularizzazione) dell’intero neurocranio.

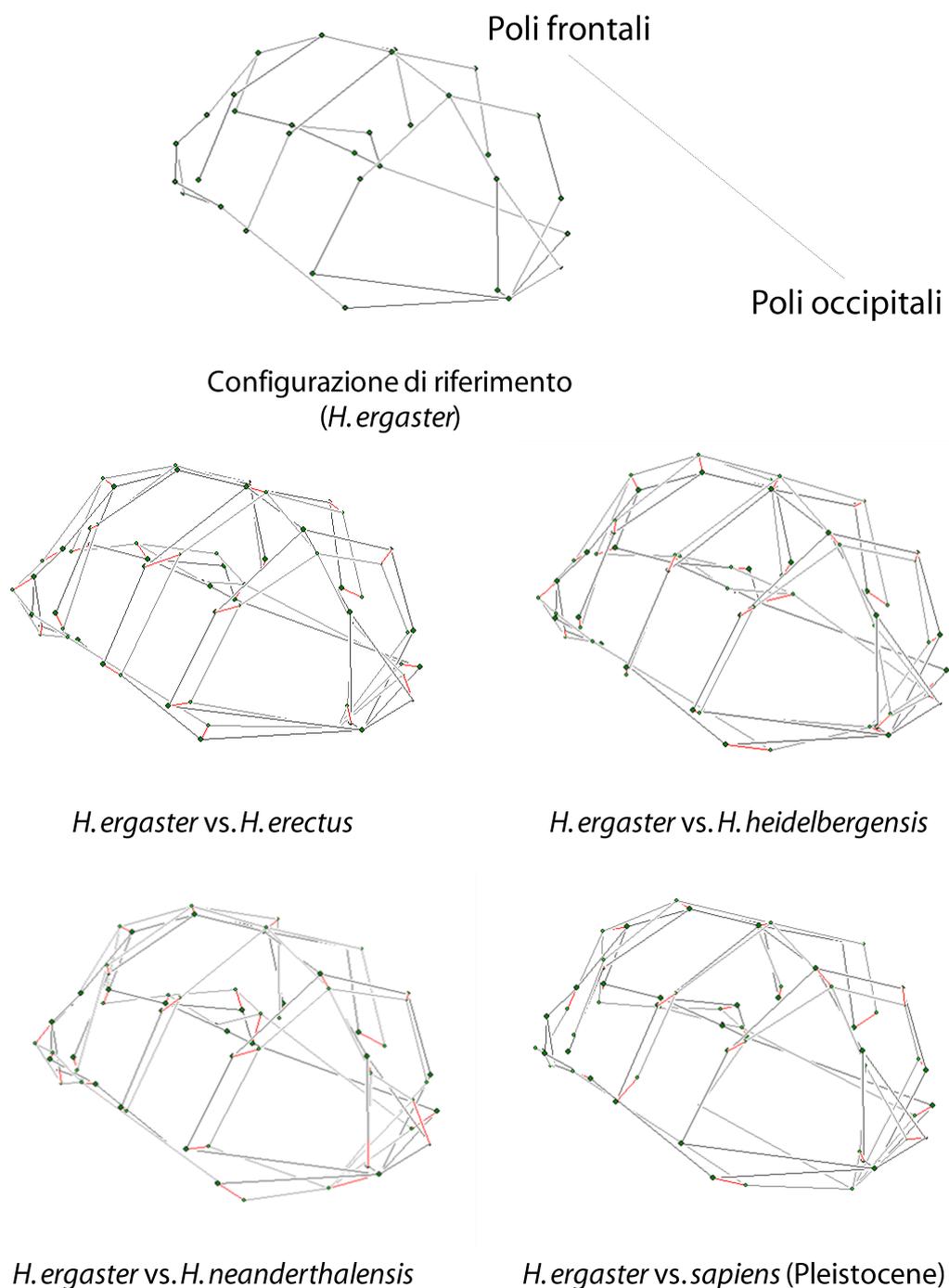
Tale nuova conformazione cranica approssimando una condizione subsferica risulta molto più stabile e resiliente allo stress ontogenetico come testimoniato dall’abbattimento dei valori di *Hypostotic scores* e dal fatto che i moderni si trovino rispetto al *continuum* ipostosi/iperostosi sempre in una condizione di perfetto equilibrio come visibile dalle figg. 6.50 e 6.51. Il campione di *H. sapiens* infatti, si posiziona “indisturbato” alla convergenza degli assi in entrambe le analisi. Che tale posizione non sia un artefatto statistico dovuto alla maggiore numerosità campionaria dei moderni è testimoniato dal fatto che le forme di *H. sapiens* del Pleistocene Superiore numericamente comparabili per composizione campionaria con gli altri OTU, mostano lo stesso identico pattern di distribuzione, che si mantiene tale anche a seguito dell’eliminazione dall’analisi dell’intero campione di *H. sapiens* moderni (dato non mostrato).

Per valutare appieno la verosimiglianza di tale ipotesi, i dati emersi dalla MCA per la volta postero-laterale, sono stati confrontati con le variabili di forma della volta cranica postero-laterale attraverso l’analisi dei *Partial Least Squares* che permette di valutare il grado di correlazione tra due set di variabili andando ad esplicitare delle nuove variabili latenti e non precedentemente riconoscibili.

Prima però sono stati visualizzati i vettori di cambiamento di ciascun OTU rispetto alla condizione più plesiomorfa attraverso confronto a coppie che hanno riguardato i valori medi per ciascun taxa di configurazioni di landmarks relative sia alla superficie esocranica della volta postero-laterale, sia la superficie endocranica che corrisponde alla volumetria della forma cerebrale degli endocast. I risultati sono riportati alle figg. 6.52 e 6.53.

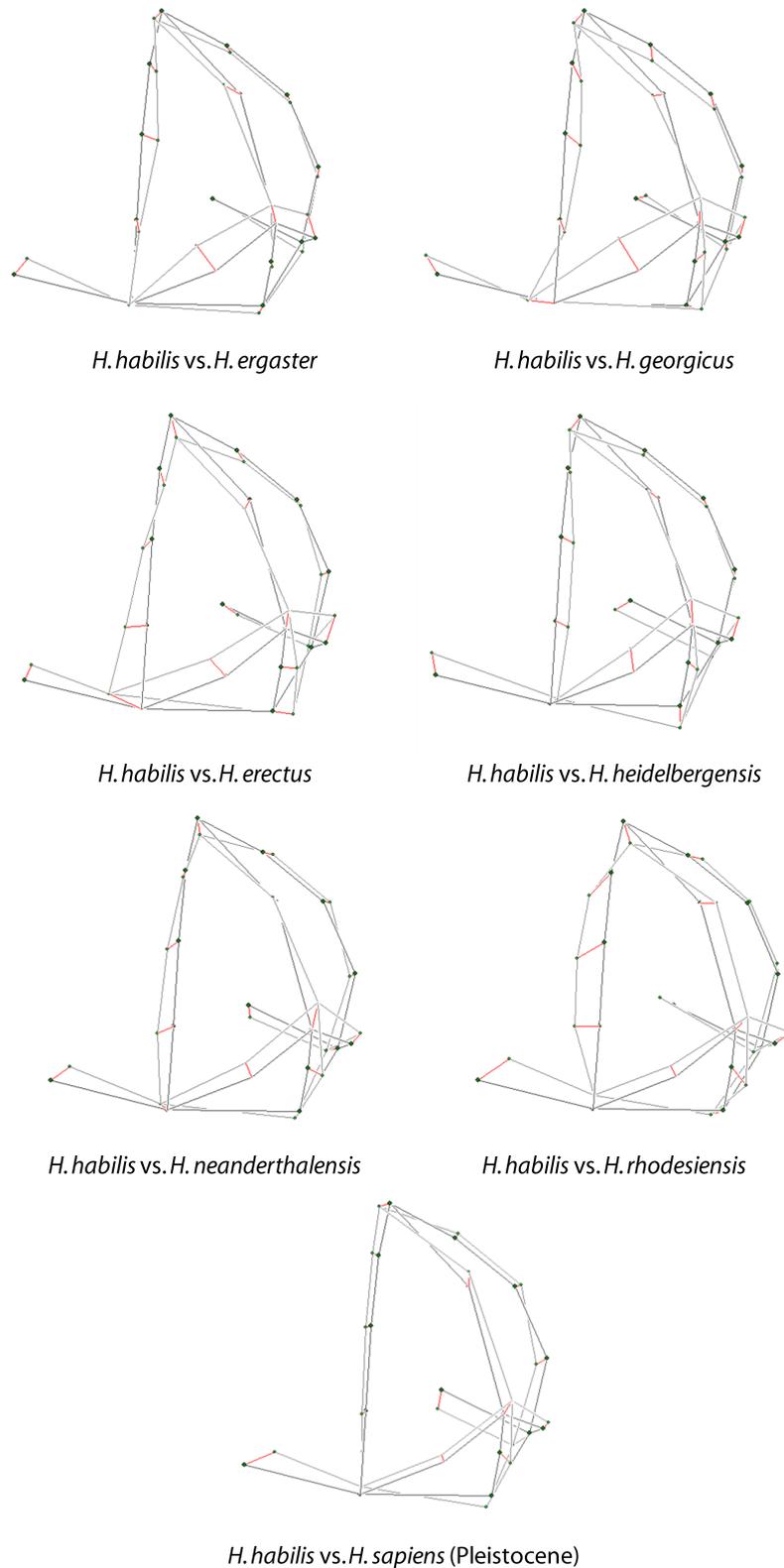
6.2.2 *CONFRONTI A COPPIE*—Sono stati eseguiti i confronti a coppie (*pair-wise comparisons*) tra le configurazioni medie di ciascun OTU per individuare i vettori di cambiamento associato alle regioni postero-laterali di volta e ed encefalo.

*Superficie endocranica*—Allo scopo è stata utilizzata la configurazione di punti riportata in fig. 5.12



**Figura 6. 52** Confronti a coppie tra la morfologia dell'encefalo (in vista posteriore di 3/4) pleiomorfo di *H. ergaster* e 4 diversi taxa. I vettori di crescita sono indicati in rosso.

*Superficie esocranica della squama*—Allo scopo è stata utilizzata la configurazione di punti riportata in fig. 5.13.



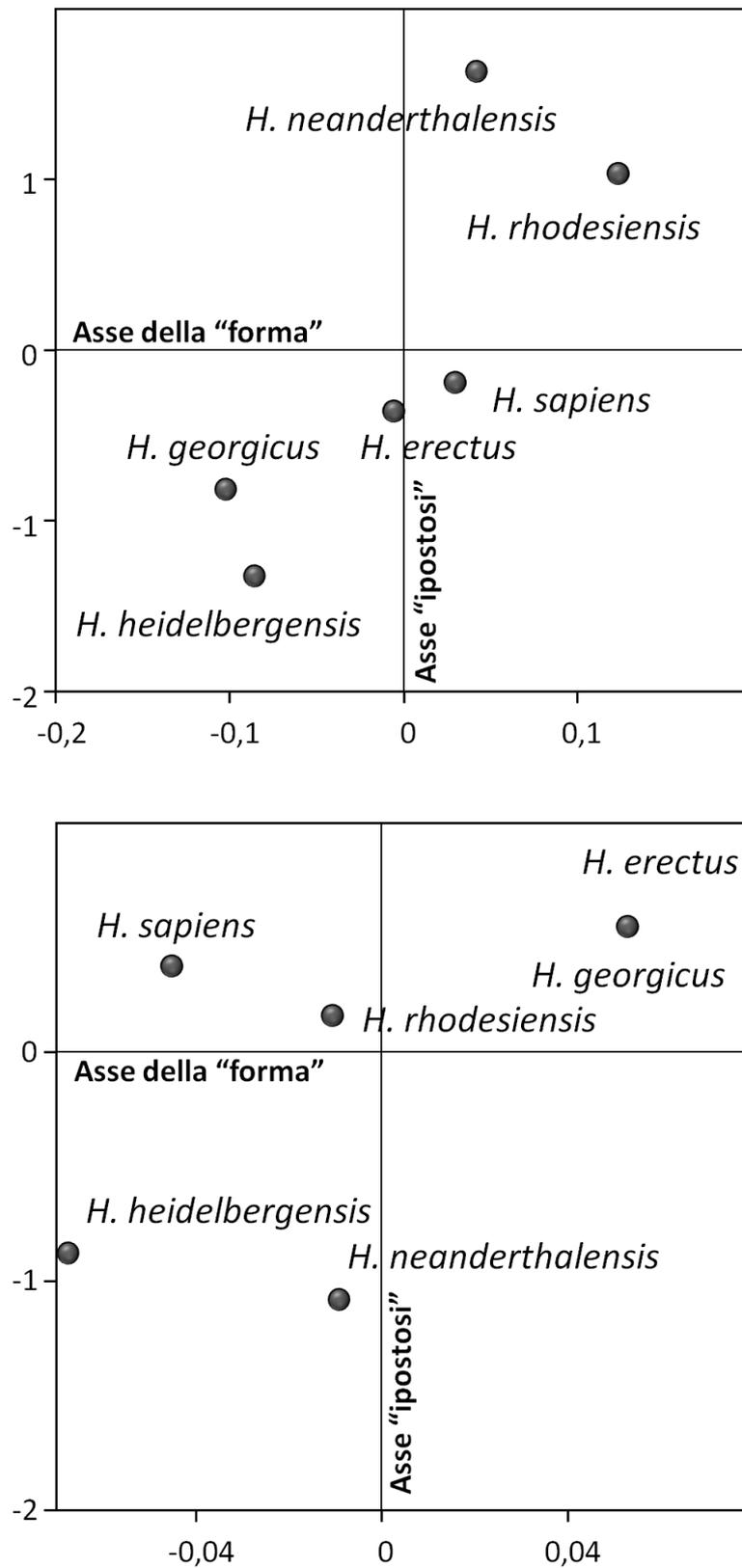
**Figura 6. 53** Confronti a coppie tra la morfologia della squama (in vista posteriore di 3/4) di *H. habilis* e 7 diversi taxa. I vettori di crescita sono indicati in rosso.

Dai confronti a coppie emerge come tra l'accrescimento encefalico e della squama, vi siano differenze significative e ricorrenti tra i taxa. Le forme arcaiche appartenenti alla variabilità di *H. erectus s.l.* (*H. ergaster*, *H. georgicus*, *H. erectus*) tendono ad avere vettori di crescita che non possiedono alcuna componente verticale e l'accrescimento è limitato alle porzioni inferiori dei parietali e ai lobi occipitali secondo un orientato diretto quasi esclusivamente in senso antero-posteriore e trasversale. In *H. heidelbergensis* si assiste ad una rotazione infero anteriore delle porzioni occipitali in accordo con l'elevato valore di *Hypostotic scores* registrato in questa regione per questo taxon. Si registra anche un accrescimento laterale dei parietali che si fa più marcato nelle forme pleistoceniche più derivate (*H. rhodesiensis* e *H. neanderthalensis*) anche questo dato in accordo con quanto rilevato dall'analisi dei caratteri-non metrici. *H. sapiens* infine registra un accrescimento uniforme e quasi isometrico nella morfologia della squama rispetto ad *H. habilis*, in relazione probabilmente alla globularità cranica che per ragioni differenti contraddistingue i due taxa.

### 6.3. Analisi combinata

6.3.1 ANALISI DEI PARTIAL LEAST-SQUARES IN 2 BLOCCHI – Per mettere in evidenza i pattern di correlazione tra la morfologia della porzione postero-laterale del cranio e l'espressione e distribuzione dei caratteri non-metrici, è stata eseguita l'analisi dei minimi quadrati parziali tra due blocchi di variabili (2B-PLS) e in particolare, tra le variabili continue di forma (*shape*) ricavate dall'analisi di GMM relativa alla configurazione di landmarks descritta in fig. 5.13 e i valori (*scores*) della MCA eseguita sui caratteri non-metrici della volta cranica (fig. 6.51). L'analisi di PLS permette di evidenziare pattern di correlazione e l'esistenza di set di variabili sottese o latenti, anche là dove sia presente una forte sproporzione tra numero di variabili e numero di casi utilizzabili e non sia quindi possibile (o sia sconsigliabile) eseguire analisi di regressione multivariata.

I risultati riportati in tabella 6.12 e in figura 6.54, non permettono di giustificare la presenza di una stretta correlazione tra i due set di variabili, in quanto il fattore di covarianza complessivo espresso come covarianza quadratica (*squared covariance %*), è inferiore al 30 % (27,72 %) e la distribuzione dei reperti rispetto il primo asse di singolarità (fig. 6.54 in alto) cui è associato



**Figura 6.54** Distribuzione del campione rispetto ai due assi singolari di covariazione. Primo asse di singolarità (in alto) e secondo asse di singolarità (in basso) del campione complessivo di 6 OTU.

**Tabella 6.12** Valori riassuntivi delle analisi di 2B-PLS

	Singularità	Sing. Val.	Covarianza %	Covarianza quadratica %
Campione complessivo (6 OTU)	1	0,077912	87,319	27,72
	2	0,029692	12,681	
Campione senza <i>H. neanderthalensis</i> e <i>H. heidelbergensis</i> (4 OTU)	1	0,082230	98,626	59,15
	2	0,009706	01,374	
Campione senza <i>H. rhodesiensis</i> e <i>H. sapiens</i> (4 OTU)	1	0,084560	67,285	38,83
	2	0,058963	32,715	

l'87,3 % della covarianza del campione, non appare omogenea, con in particolare *H. neanderthalensis* che si differenzia da una traiettoria comune per valori molto elevati lungo l'asse di "ipostosi" cioè l'asse dei valori della MCA. Rispetto al secondo asse di singularità (fig. 6.54 in basso) che rappresenta il restante 12,7% della covarianza associata al campione (tab. 6.12), si definiscono due traiettorie distinte e parallele lungo l'asse della "forma" cioè quello relativo alle componenti della PCA ricavata sui dati di GMM. Anche in questo caso *H. neanderthalensis*, accompagnato da *H. heidelbergensis* si differenzia dal resto del campione lungo l'asse di "ipostosi".

Tale distribuzione suggerisce che esistano almeno due distinti pattern di correlazione tra morfologia cranica ed espressione di caratteri non-metrici relativamente al diverso comportamento che si osserva per le specie umane più derivate e in particolare per quanto riguarda le traiettorie filogenetiche *H. heidelbergensis*/*H. neanderthalensis* da un lato e *H. rhodesiensis*/*H. sapiens* dall'altro.

Questa interpretazione è confortata dai risultati delle analisi di 2B-PLS riportate in tab. 6.12 eseguite per il campione scorporato come indicato dai valori di covarianza quadratica paria circa il 40% e il 60% per le correlazioni che considerano alternativamente il confronto tra solo 4 OTU.

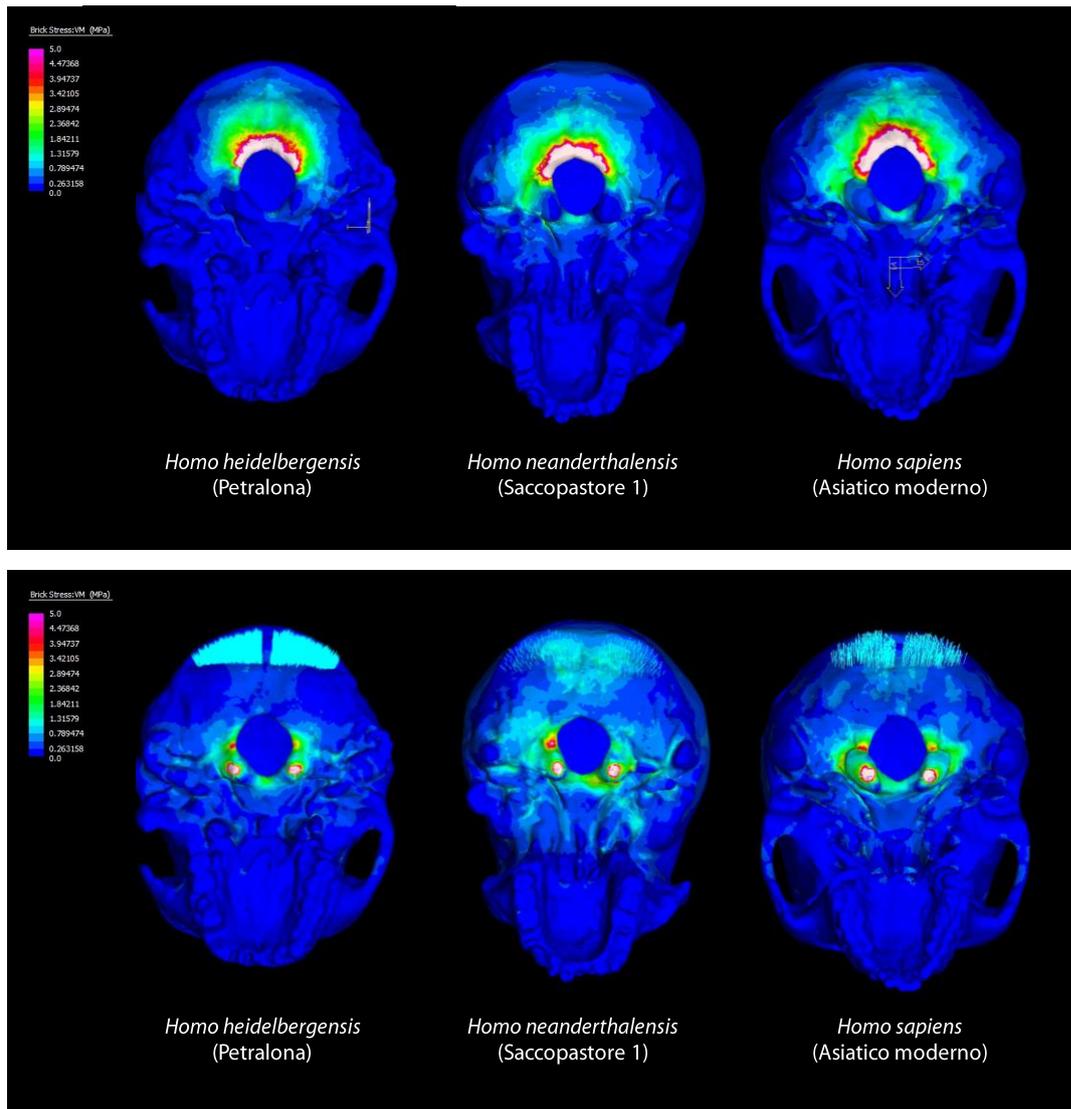
Da questi dati emerge come i bassi valori di covarianza registrati per il campione complessivo (6 OTU) siano interpretabili nei termini di una "interferenza" tra almeno due distinti pattern i covarianza tra morfologia cranica e fenomeno di encefalizzazione nel genere *Homo* durante il Pleistocene in accordo con la presenza di distinte linee evolutive e filogenetiche.

#### 6.4. Analisi degli elementi finiti

6.4.1 ANALISI FUNZIONALE DELLA SQUAMA TRAMITE FEA – Per valutare il comportamento della squama dell'occipitale in risposta alle sollecitazioni biomeccaniche esercitate dalle masse muscolari del gran complesso (semispinale del capo) e comparare la risposta funzionale associata alle morfologie nicali di diverse specie umane caratterizzate oltre che da una differente architettura scheletrica dell'area interessata, anche e soprattutto dal diverso grado di espressione di strutture osse di rinforzo (e.g. il toro occipitale trasverso) è stata approntata una simulazione tramite FEA i cui risultati in termini descrittivi e visivi sono riportati in figura 6.55.

Per quanto si assista ad un comportamento simile nei tre reperti studiati appartenenti alle specie (*H. heidelbergensis*, *H. neanderthalensis* e *H. sapiens*) in relazione allo sforzo cui sono stati uniformemente sottoposti (100 Newton di carico muscolare in trazione), si possono cogliere delle differenze che danno utili informazioni di carattere funzionale ed anche morfo-genetico. Infatti, nel reperto di Petralona che mostra tra gli *H. heidelbergensis* una morfologia della squama arcaica con la presenza di un toro occipitale trasverso ben sviluppato e relativamente continuo su tutta la squama, questo agisce da barriera alla diffusione dello stress che non arriva a diffondere nelle porzioni superiori della squama di pertinenza del piano occipitale.

Di contro il reperto neandertaliano mostra un punto di sfogo nella posizione più mediana della squama in corrispondenza della fossa soprainiacca che appare sollecitata quanto le porzioni nicali sottostanti. Lateralmente invece ridotto toro occipitale che presenta un ispessimento in posizione parasagittale, contribuisce a spezzare il carico di stress. Quando il punto in cui il cranio risulta vincolato viene spostato in una posizione più naturale all'altezza dei condili, l'effetto dello stress nelle aree adiacenti alla fossa soprainiacca diminuisce mentre aumenta e si diffonde lateralmente attraverso i parietali ad interessare in progressione negativa con la distanza, l'intera volta. Anche le porzioni più anteriori della base fino agli pterigoidei sembrano risentire dello sforzo applicato (figura 6.55 in basso). In *Homo sapiens* lo stress sembra distribuirsi trasversalmente sull'intera squama nucale fino ad interessare le porzioni



**Figura 6.55** Distribuzione dei carichi di stress muscolare nei tre campioni considerati. In alto il punto di vincolo del cranio è stato applicato in corrispondenza del basion, al margine posteriore del forame occipitale, in posizione ravvicinata al punto di applicazione della forza nelle porzioni più posteriori del piano nucale nelle aree di inserzione del muscolo semispinale del capo. In basso il punto di applicazione della forza è rimasto invariata ma il vincolo è stato spostato in posizione più naturale sui condili occipitali allungando in questo modo il braccio di applicazione della forza. La scala dei falsi colori associata al carico di sforzo sopportato dall'osso è espressa in Mega Pascal (MPa).

più mediali delle mastoidi. Con il punto di vincolo posizionato in corrispondenza del basion, quindi in posizione ravvicinata rispetto al punto di applicazione della forza sembra che la porzione mediana della squama con la sua conformazione “rigonfia” e con la presenza della protuberanza occipitale esterna, agisca come un piccolo toro che limita e devia lateralmente la diffusione dei carichi di stress. In generale sembra che rispetto a quanto registrato nel reperto di Sacco-

pastore 1, le porzioni craniche esterne all'osso occipitale siano meno sollecitate dai carichi sforzo subiti, con forse l'eccezione delle mastoidi il cui grande sviluppo nella nostra specie può risultare non totalmente estraneo a fattori di rinforzo e contenimento degli stress associati al piano nucale, come conseguenza della mutata architettura della volta posteriore nella nostra specie con la perdita definitiva di ogni sovrastruttura ossea di rinforzo rappresentata dal toro occipitale trasverso con le sue diramazioni laterali ed inferiori.

Pertanto, per quanto limitata in termini di numerosità campionaria e risultati quantitativi, tale analisi può comunque fornire utili informazioni di carattere adattativo, morfo-funzionale e bio-strutturale.

---

## ***Discussione***

La morfologia di un organismo, così come di una qualunque sua parte, è il risultato di una lunga serie di interazioni complesse che riguardano aspetti genetici così come macro e microambientali che agiscono nel processo di morfogenesi in qualità di vincoli (*constrains*). Questi non sono riducibili a semplici *limiti* ma devono essere pienamente interpretati come condizioni (stati formativi) necessarie perché possa realizzarsi lo sviluppo delle strutture biologiche.

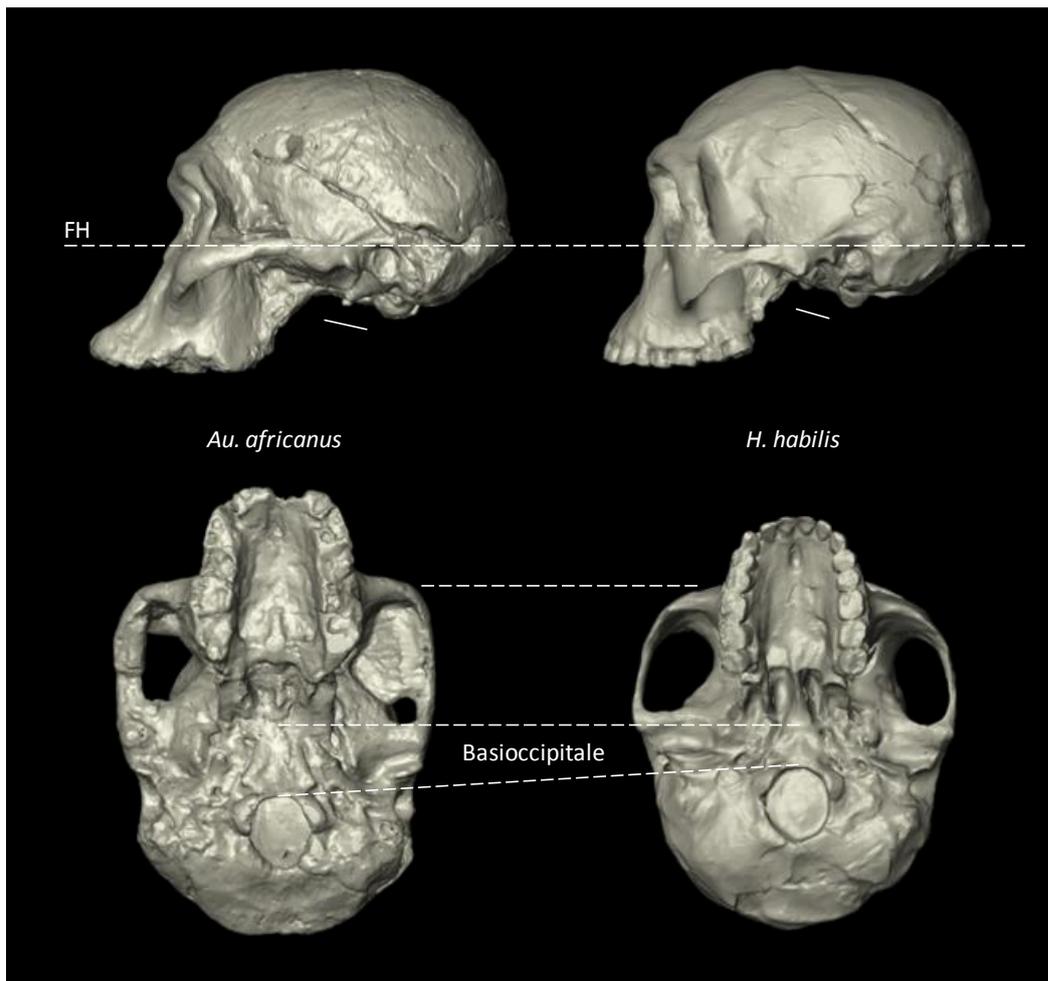
L'approccio strutturalista della *Konstruktions-morphologie* sviluppata da Seilacher (1970) così come quello della morfologia funzionale (*functional morphology*) di D'Arcy Thompson (1917) ha principalmente l'obiettivo di interpretare i processi morfogenetici e morfodinamici che osserviamo, alla luce dei vincoli (*constrains*) storici (filogenetici), funzionali (adattativi) e costruttivi (fisici e materiali) – secondo l'organizzazione del così detto triangolo adattativo (Seilacher, 1970; Gould 2002) – che insieme, concorrono a determinare la morfologia di un organismo e di ogni parte che lo costituisce ad ogni livello di organizzazione gerarchica e strutturale. Il contributo differenziale offerto da tali agenti evolutivi, interagendo all'interno di un *medium* (matrice) funzionale allo sviluppo, al differenziamento e alla crescita dell'organismo, produce tutte le morfologie individuali soggette ai vincoli imposti dalla loro stessa presenza. In una prospettiva centrata sull'organismo (*Organisme-centered perspective sensu Zollikofer, 2006*) e sulla sua storia individuale e ontogenetica, fenomeni come l'allometria, l'eterocronia così come le interazioni epigenetiche che si realizzano con l'ambiente individuale, devono essere considerati come agenti primari della diversità biologica, con una importanza pari a quella dell'adattamento.

Nello studio dello sviluppo delle strutture craniche l'approccio morfodinamico sviluppato da Moss e Young (1960) e Enlow (1990) ma già delineato nella sua piena potenzialità esplicativa da Sergi (1934, 1944), riconosce nell'ontogenesi, nell'evoluzione e nella variabilità, il risultato di equilibri a un tempo strutturali e dinamici tra contrastanti forze bio-meccaniche, funzionali e biogenetiche. Pertanto nulla nello studio della craniologia può essere considerato preordinato o atteso ma tutto può essere spiegato come fenomeno dinamico (interattivo) di una complessità gerarchicamente crescente che partendo dal gene muove per vie ecologicamente canalizzate verso la realtà individuale che realizza nei fenotipi, quelle "infinite forme bellissime" che affascinarono Darwin.

In questa chiave, le conoscenze relative alla radiazione del genere *Homo* avvenuta nelle sue diverse diramazioni a partire dal Pleistocene Inferiore fino alla nascita della nostra specie con la sua morfologia cranica assai particolare e derivata saranno interpretate alla luce dei risultati ottenuti.

*Spatial Paking Theory e globularità*—Ross e Ravosa (1993) e Lieberman (2008, 2011) hanno suggerito che la presenza di una base cranica fortemente accorciata combinata allo sviluppo anche modesto, dei sovrastanti volumi cerebrali, abbia portato nelle primissime forme del genere *Homo* (*Homo habilis*), ad una complessiva compattazione (*spatial packing*) e globularizzazione del neurocranio come ben evidenziato dall'orientamento più coronale di parietali e temporali e dal frontale sagittalmente più arcuato, rispetto a quanto si osserva nelle precedenti australopithecine (fig. 7.1). L'acquisizione in *Homo habilis* di un neurocranio maggiormente sferico risulterebbe quindi dalla necessità di "creare spazio" per alloggiare i volumi cerebrali in accrescimento al di sopra della base cranica che risulta ruotata in direzione infero-anteriore e perciò maggiormente angolata e accorciata rispetto a quella delle australopithecine. In questa fase dell'evoluzione umana ad espandersi sono principalmente i lobi occipitali (aree visive) e le porzioni inferiori dei lobi parietali (aree associative) in direzione antero-posteriore e trasversale (Holloway, 1983; Bruner et al., 2003; Bruner, 2004; Di Vincenzo & Manzi, 2007).

Lieberman nel suo importante trattato sull'evoluzione del cranio, *The evolution of the human head* (Lieberman, 2011) ripota i risultati della trasformazione (*warping*) del cranio di una australopithecina (Sts 5) in quello di *Homo*



**Figura 7.1** Modificazioni nell'angolazione della base del cranio e della lunghezza del basioccipitale tra una australopitecina (Sts 5) e *H. habilis* (ricostruzione Sawyer/Deak che combina elementi di faccia e i volta di KNM-ER 1813 con altri della base di OH 24). Si nota l'espansione dei parietali e la sfericità del neurocranio in *H. habilis*. Reperti in scala.

*habilis* (KNM-ER 1813) e di questo nel cranio di una forma umana successiva, *Homo ergaster* (KNM-ER 3733), utilizzando come riferimento una configurazione di landmarks (punti omologhi) distribuiti sulla base, sulla volta e sulla faccia e visualizzando poi i vettori di cambiamento relativo tramite griglie di deformazione secondo il metodo del *thin-plate spline* (TPS) (Bookstein, 1991). In questo modo è possibile registrare in quali aree si concentrano le maggiori differenze nella morfologia cranica, che corrispondono a quelle più interessate dall'evoluzione nel processo di diversificazione dei taxa considerati. I confronti a coppie, riportati in fig. 7.2, confermano per quanto riguarda la morfologia cranica di *H. habilis*, quanto sostenuto nell'ipotesi dello *spatial packing* (Bolk,

1926; Gould, 1977; Ross & Ravosa, 1993; Strait, 1999; Lieberman, 2011), circa la relazione tra espansione dei volumi cerebrali e accorciamento del basicranio nello sviluppo della globularità cranica. Gli stessi dati evidenziano come nella trasformazione da *H. habilis* (KNM-ER 1813) a *H. ergaster* (KNM-ER 3733), in conseguenza dell'ulteriore espansione cerebrale lungo le stesse direttrici postero-trasversali, prevalga l'allungamento relativo del cranio in direzione antero-posteriore (dolicocefalia) sulla globularità, aspetto questo che costituisce un tratto costante per l'intera variabilità cranica nel genere *Homo* fino alla comparsa di *H. sapiens*.

Le più antiche forme del genere *Homo*, in particolare *Homo habilis*, si caratterizzano quindi: *i*) per la netta discontinuità nella morfologia della base e della volta cranica posteriore rispetto alle precedenti australopithecine<sup>3</sup> e; *ii*) per una maggiore globularità del cranio rispetto alle successive forme umane del Pleistocene. Questi punti costituiscono importanti aspetti per comprendere la variabilità cranica nell'evoluzione del genere *Homo* e interpretare i successivi cambiamenti occorsi con la nascita di *Homo sapiens*. In tale ottica l'analisi di *warping* di Lieberman (fig. 7.2) assume un particolare rilievo ed è stata pertanto ripetuta in questa sede, utilizzando ricostruzioni digitali CT-scan degli stessi reperti (Sts 5, KNM-ER 1813<sup>4</sup>, KNM-ER 3733) e una configurazione tridimensionale di landmarks e semi-landmarks distribuiti su volta, base e faccia. I risultati dei confronti riportati in figura 7.3 mostrano il medesimo pattern di progressivo accorciamento e flessione della base cranica ben apprezzabile in norma laterale (fig. 7.3 a-c) e di espansione medio-laterale (trasversale) (d-f) e antero-posteriore (g-i) della volta e della fossa cranica posteriore<sup>5</sup> nel passaggio dalle forme plesiomorfe (*Au. Africanus*) a quelle progressivamente più derivate (genere *Homo*).

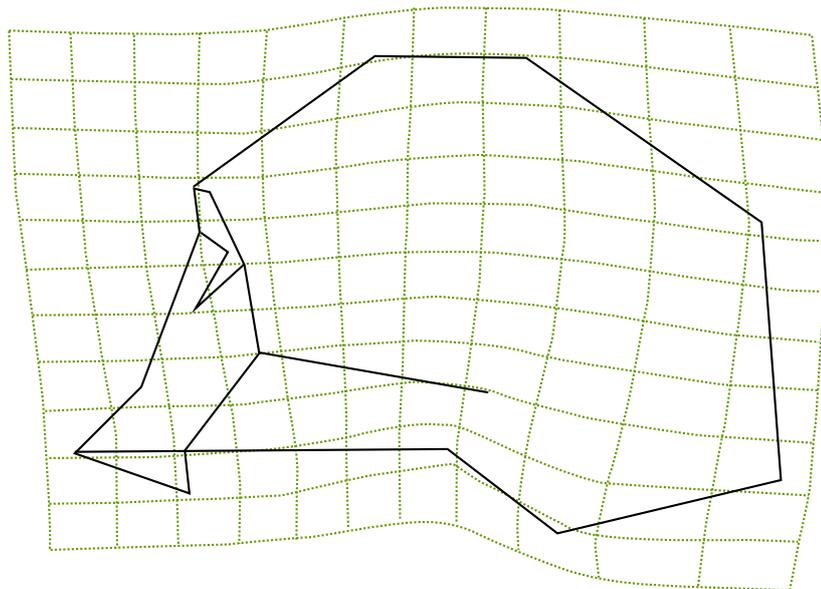
Spoor (1997) ha analizzato la relazione esistente tra la taglia del cervello e la morfologia (lunghezza e flessione) del basicranio nelle australopithecine

---

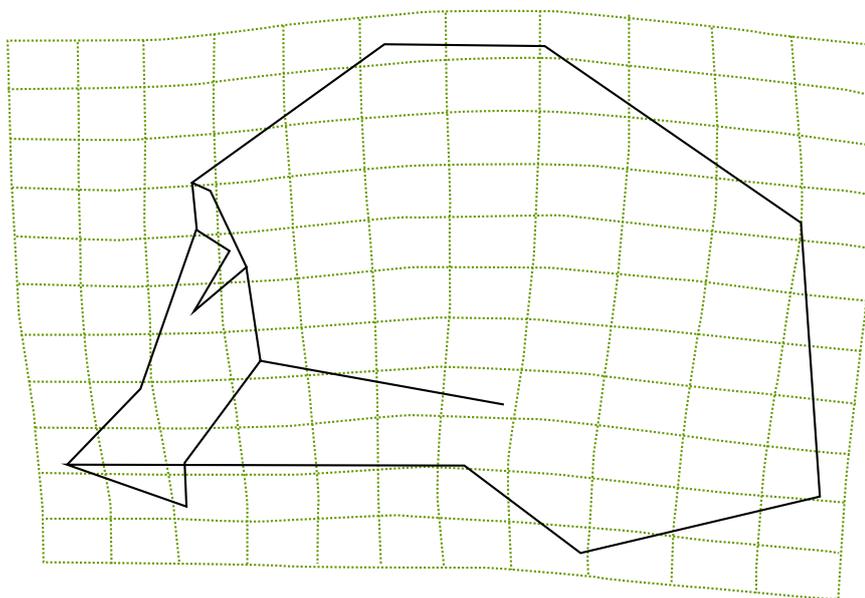
<sup>3</sup> Cui si associa la perdita definitiva delle creste nucleari e sviluppo nella parte posteriore del cranio di nuove sovrastrutture ossee (e.g. il toro occipitale).

<sup>4</sup> Basato sulla ricostruzione di Sawyer/Deak che integra elementi della base non preservati in KNM-ER 1813 con quelli di OH 24 considerato appartenente alla stessa specie.

<sup>5</sup> La fossa cranica posteriore include le porzioni scheletriche della base delimitate posteriormente dalla linea nucale superiore, lateralmente dalle parti inferiori della squama del temporale e anteriormente dalla sutura sfeno-occipitale.



a) Trasformazione di Sts 5 (*Au. africanus*) in KNM-ER 1813 (*H. habilis*)



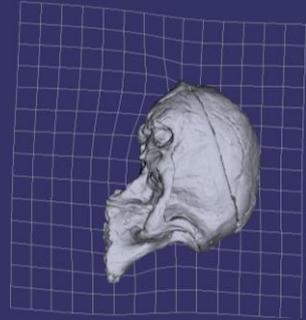
b) Trasformazione di KNM-ER 1813 (*H. habilis*) in KNM-ER 3733 (*H. ergaster*)

**Figura 7.2** a) Trasformazione tramite TPS del cranio di *Au. africanus* (Sts 5) in quello di *H. habilis* (KNM-ER 1813), si nota il forte accorciamento e la flessione della base del cranio accompagnata dall'espansione posteriore della volta. b) trasformazione di *H. habilis* (KNM-ER 1813) in *H. ergaster* (KNM-ER 3733), la flessione del basicranio si attenua mentre prosegue l'espansione in direzione posteriore della volta del neurocranio (da Lieberman, 2011 modificato).

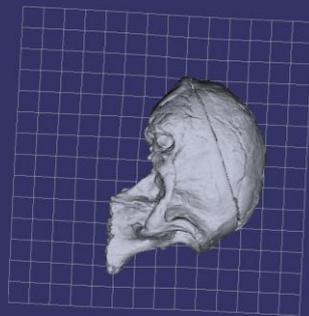
STS 5

KNM-ER 1813

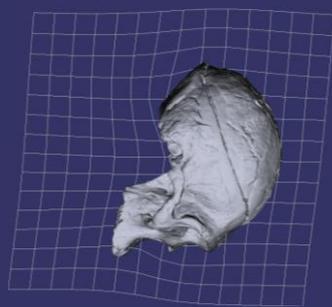
KNM-ER 3733



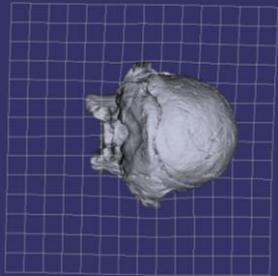
a)



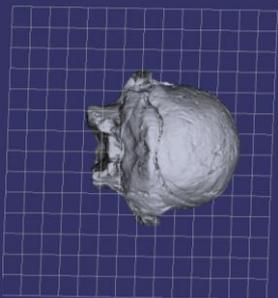
b)



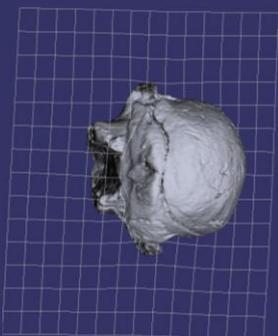
c)



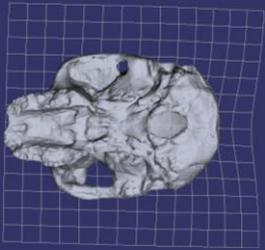
d)



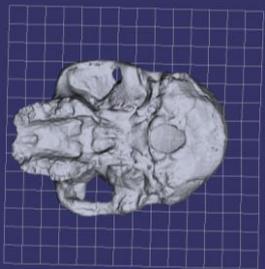
e)



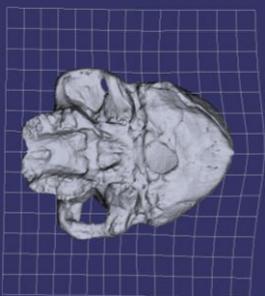
f)



g)



h)



i)

**Figura 7.3** ◀ (Pagina precedente). Trasformazione mediante sovrapposizione di Procruste e analisi dei principal warps del cranio Sts 5 di *Au. africanus* (riferimento) in quello di due umani più derivati, *H. habilis* (KNM-ER 1813 basato sulla ricostruzione di Sawyer/Deak) e *H. ergaster* (KNM-ER 3733). Le griglie di trasformazione si riferiscono ai cambiamenti registrati lungo l'asse di maggiore variabilità (72,46 % di varianza totale) a partire da una configurazione di consenso (nessuna distorsione di griglia), che ricade in prossimità della configurazione riferita a *H. habilis*. Si osserva una grande variabilità nella base cranica che risulta espansa in Sts 5 rispetto al consenso e ridotta in KNM-ER 3733 quando osservati in norma laterale (a-c). Le pareti della volta cranica medio posteriore risultano fortemente espanse medio-lateralmente (d-f) e antero-posteriormente (g-i) quando si ci muove dalle forme più plesiomorfe (Sts 5) a quelle progressivamente più derivate (KNM-ER 1813, KNM-ER 3733). Tale andamento si accorda bene con quanto previsto nell'ipotesi dello *spatial packing* (vedi testo).

e in altri ominidi Plio-Pleistocenici, trovando una correlazione tra i due fenomeni come già evidenziato da Ross & Henneberg (1995) all'interno delle Anthropoidea. In entrambi questi studi la correlazione appare molto forte tra i primati non umani e tra le antropomorfe, con *Au. africanus* (Sts 5) che si allinea a tale trend (Ross & Henneberg, 1995; Spoor, 1997). Quando si passa a considerare il genere *Homo* però, la correlazione perde di forza (ma non di significatività), in particolare per quanto attiene alle specie umane più encefalizzate (Ross & Henneberg, 1995; Lieberman 2011). Così, in *Homo sapiens*, la base cranica misurata come angolo CBA<sup>6</sup>, pur essendo molto flessa in valore assoluto,  $134^\circ \pm 3,1^\circ$  in media, contro ad esempio i  $147^\circ$  di Sts 5 (*Au. africanus*) e i  $141^\circ$  in media di *H. erectus* (Lieberman 2011), risulta meno flessa di quanto atteso in base ai valori di taglia cerebrale sia assoluti che relativi (Ross & Henneberg, 1995; Lieberman 2011) ma si veda McCharty (2001) per una valutazione differente. La relazione tra sviluppo dei volumi encefalici e flessione del basicranio nello sviluppo della globularità cranica come formulata nell'ipotesi dello *spatial packing* spiega bene i cambiamenti di forma del neurocranio che si osservano tra i primati non umani, nelle australopitecine (genere *Australopithecus*, non però *Paranthropus*, si veda Spoor, 1997 per dettagli) e nelle primissime forme del genere *Homo* (*H. habilis*), mentre altri fattori devono essere presi in considerazione per quanto riguarda l'evoluzione cranica delle specie umane successive (Lieberman et al., 2000; Lieberman, 2011). Come riportato

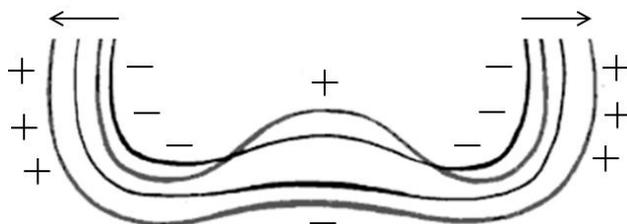
<sup>6</sup> L'angolo della base del cranio (CBA) (Strait, 1999) o indice di flessione del basi cranio, equivalente alla misura CBA1 in Lieberman & McCarthy (1999), è l'angolo misurato sul piano medio-sagittale, tra la corda Basion-Sella e Sella Foramen caecum. Per gli altri angoli usati per la misura della flessione del cranio si veda Lieberman & McCarthy (1999).

da Ross & Henneberg (1995, p. 590): “if basicranial flexion is a mechanism for accommodating an expanding brain *among* non-hominid primates, other mechanisms must be at work among hominids” (corsivo originale). E' dunque possibile che esistano vincoli (*constrains*) di varia natura, principalmente architetture volti a prevenire l'eccessiva flessione del basicranio per valori prossimi o di poco superiori all'angolo retto (Ross & Henneberg, 1995; Ross et al. 2004). Nel quadro della definizione di tali vincoli e di una interpretazione adattativa della flessione del basicranio in relazione alla globularità cerebrale per la minimizzazione delle distanze neuronali tra le parti del cervello, Strait (1999) conclude che la correlazione tra il CBA e l'indice di encefalizzazione relativa (IRE) calcolato la come radice cubica del volume cerebrale diviso la lunghezza del basicranio, deve essere corretta tenendo in considerazione il fatto che l'indice IRE è fortemente condizionato dal valore assunto dal denominatore, la lunghezza del basicranio. Questo infatti, scala negativamente con il valore della massa corporea e si vincola alle dimensioni delle porzioni non corticali del cervello (diencefalo, mesencefalo, midollo allungato) che scalano anch'esse negativamente in relazione alla massa corporea probabilmente per fattori di risparmio energetico (Strait, 1999). Similmente Ross e colleghi (2004, p. 185) concludono che “much of the variance in basicranial flexion can *still* be explained as a mechanical consequence of *brain enlargement relative to basicranial length*” (corsivo aggiunto).

Sicuramente un vincolo di estrema importanza da considerare per comprendere la relazione che intercorre tra la morfologia della base cranica e la forma del cranio, è quello rappresentato dai tempi e dalle modalità dello sviluppo ontogenetico del basicranio e del cervello durante le prime fasi di vita embrionale. Jeffery & Spoor (2002, 2004) e Jeffery (2003) hanno analizzato i cambiamenti della base del cranio che avvengono tra la 10<sup>a</sup> e la 29<sup>a</sup> settimana di vita intrauterina in cui nella nostra specie, la crescita cerebrale è più rapida rispetto a qualunque altra fase dello sviluppo ontogenetico. Contrariamente a quanto si osserva nel successivo sviluppo postnatale, durante tale intervallo, la base del cranio sotto l'influsso del cervello in rapida crescita si espande per retroflessione invece che flettersi (Sperber, 1989; Jeffery & Spoor, 2002, 2004; Jeffery, 2003; Bastir et al., 2010; Lieberman, 2011). I tempi relativi dello svi-

luppo cerebrale (tassi differenziali di crescita) in età prenatale, sembrano dunque essere importanti nel determinare il grado cui si attesterà (con successive modificazioni) la flessione della base del cranio nell'individuo adulto. Questo dato potrebbe essere di grande importanza per dare conto della ridotta flessione della base cranica che si osserva in *Homo sapiens* rispetto al valore che essa dovrebbe assumere prendendo in considerazione unicamente la correlazione con il livello di encefalizzazione. Anche se la differenza nel grado di encefalizzazione relativa (IRE) tra un ominino plesiomorfo che precede la radiazione del genere *Homo*, *Au. africanus* (Sts 5) e *Homo sapiens* (media) è pari a circa 1/6 (1.0 contro 1.17; Spoor, 1997), la differenza di taglia cerebrale in termini assoluti è di circa 2/3 (485 cm<sup>3</sup> per Sts 5 contro i 1496 cm<sup>3</sup> in media per *H. sapiens*; Holloway et al., 2004). Se si utilizzano le traiettorie ontogenetiche delle Hominoidea attuali per stimare tramite regressione i tempi dello sviluppo negli ominidi fossili (Smith et al., 1995; Harvey & Clutton-Brock, 1985; Hemmer, 2009), la differenza che si registra tra *Au. africanus* e *H. sapiens* nei tempi di eruzione dentaria e raggiungimento della maturità sessuale (scheletrica) è pari a 1/2 (e.g. 3 anni contro 5,4 per l'eruzione del primo molare inferiore; Hemmer, 2009). Da un semplice confronto si evince quindi che rispetto ad *Au. africanus*, nella nostra specie il cervello continua ad accrescersi non solo per più tempo ma anche con tassi di crescita più "rapidi" in rapporto all'allungamento dei tempi dello sviluppo scheletrico; dato questo che emerge anche dal confronto con le attuali antropomorfe in particolare con lo scimpanzé (Ponce de León et al., 2008; Zollikofer & Ponce de León, 2010).

Il cervello in rapido accrescimento genera tensioni sulla superficie interna del cranio inducendo la crescita della base del cranio (fig. 7.4), di tipo



**Figura 7.4** Accrescimento della base del cranio in *H. sapiens*, la faccia endocranica va incontro ad assorbimento osseo tranne nella parte mediana in cui si ha apposizione. Nelle porzioni laterali si ha apposizione e deriva che avviene come risultato della rimozione di osso sulla superficie di riassorbimento ad opera degli osteoclasti e contemporanea deposizione di osso sulla faccia opposta ad opera degli osteoclasti (Enlow, 1990).

endocondrale nella zona assiale (mediana) a livello delle suture e per apposizione e deriva (drift) nelle porzioni laterali (fosse craniche) (Duterloo & Enlow, 1970; Lieberman, 1996, Lieberman et al. 2000). La zona mediana (basioccipitale e basisfenoide) cresce più lentamente delle porzioni più laterali in quanto le strutture encefaliche che la sovrastano (e.g. ponte, midollo allungato), hanno una crescita più lenta rispetto alle parti corticali (Baume, 1968) e come evidenziato da Strait (1999) tendono a scalare negativamente all'aumento della taglia corporea. Stante tali differenze però, non solo le diverse parti della base ma queste assieme alla volta, tendono a crescere in modo coordinato compensando la crescita differenziale delle rispettive parti e influenzandosi vicendevolmente a formare una unità morfologica integrata (modulo) che Lieberman e collaboratori (2000) hanno definito *complesso neuro-basicraniale* (NBC). L'NBC si sviluppa all'"interno" di una stessa matrice funzionale (Moss & Young 1960; Enlow, 1990; Lieberman et al., 2000; Lieberman, 2011) che include oltre agli abbozzi delle ossa in formazione, l'insieme dei connettivi cranici (incluse le cartilagini, le meningi e le membrane tentorie), i seni e i vasi, gli spazi funzionali connessi e che ha il suo centro di crescita nell'encefalo in espansione. E' in questa sede che le differenze nei pattern ontogenetici e le variazioni nei tassi di sviluppo cerebrale tra i diversi taxa (occorsi principalmente per fenomeni eterocronici), fanno probabilmente sentire la loro influenza determinando all'interno del genere *Homo*, lo scostamento osservato rispetto ai valori di flessione cranica (CBA) attesi dalla correlazione con il livello di encefalizzazione (IRE), che come visto, si mantiene invece valida in tutti i primati non-umani.

Nel genere *Homo*, le specie che presentano il maggiore scostamento tra valori di flessione attesi e osservati sono quelle che mostrano un'"accelerazione" nei tassi di sviluppo cerebrale oltre che ad avere un elevato livello di encefalizzazione<sup>7</sup> (*Homo sapiens* e *Homo neanderthalensis*). Il caso dei Neanderthal

---

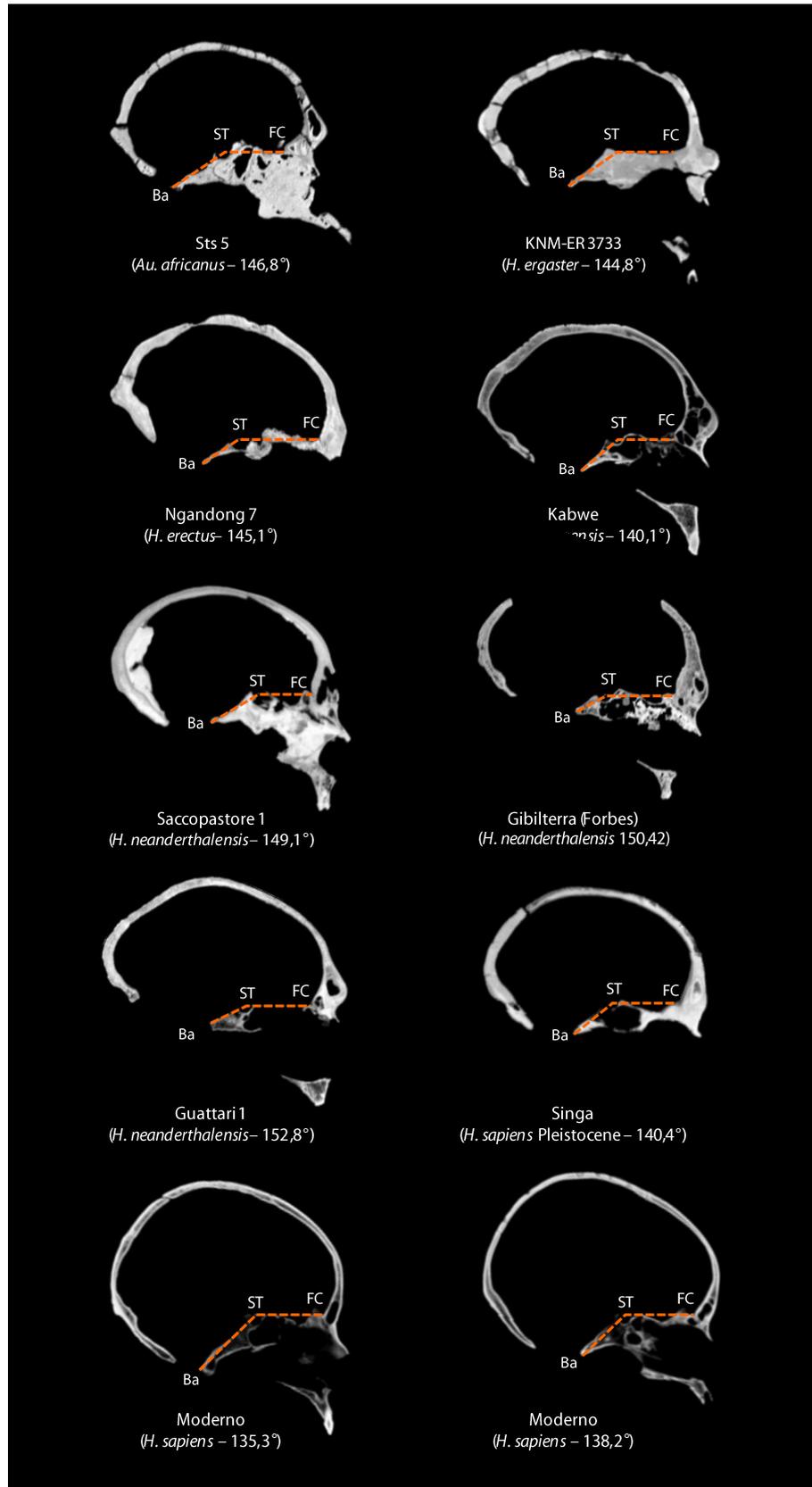
<sup>7</sup> I due fenomeni potrebbero essere ovviamente correlati. Cambiamenti eterocronici nello sviluppo del cervello come è noto si possono riflettere immediatamente sulla taglia dello stesso (Gould, 1977; Vrba, 1998) e quindi sul grado di encefalizzazione. In questo caso encefalizzazione relativa e tempi di sviluppo relativi diventano termini intercambiabili nella correlazione CBA/IRE e non ha pertanto senso sostituirli. Qui però ci si riferisce a modifiche specie specifiche nei tassi di crescita del cervello in particolari periodi sensibili per lo sviluppo della morfologia cranica. In questo caso la maggiore o minore rapidità dello sviluppo cerebrale in relazione all'attività osteogenica e ai tempi di ossificazione primaria e secondaria, può produrre delle modificazioni nel grado di flessione della base del cranio (CBA) indipendenti dal grado di encefalizzazione relativa (IRE).

(*Homo neanderthalensis*) appare per molti versi emblematico. Questa specie tipica del Pleistocene Superiore di Europa e Vicino Oriente presenta un angolo della base del cranio (CBA) meno flesso in valore assoluto rispetto a *H. sapiens* e a ogni altra forma umana precedente, associato ad una capacità cranica e a un grado di encefalizzazione comparabile se non superiore a quello dei moderni (Holloway et al., 2004). In particolare i Neanderthal presentano un grande cervello che si sviluppa in senso antero-posteriore (e che si riflette nella morfologia cranica allungata ed espansa lateralmente a livello dei parietali) e una base del cranio poco flessa, con un basioccipitale che si presenta ampio nella parte posteriore.

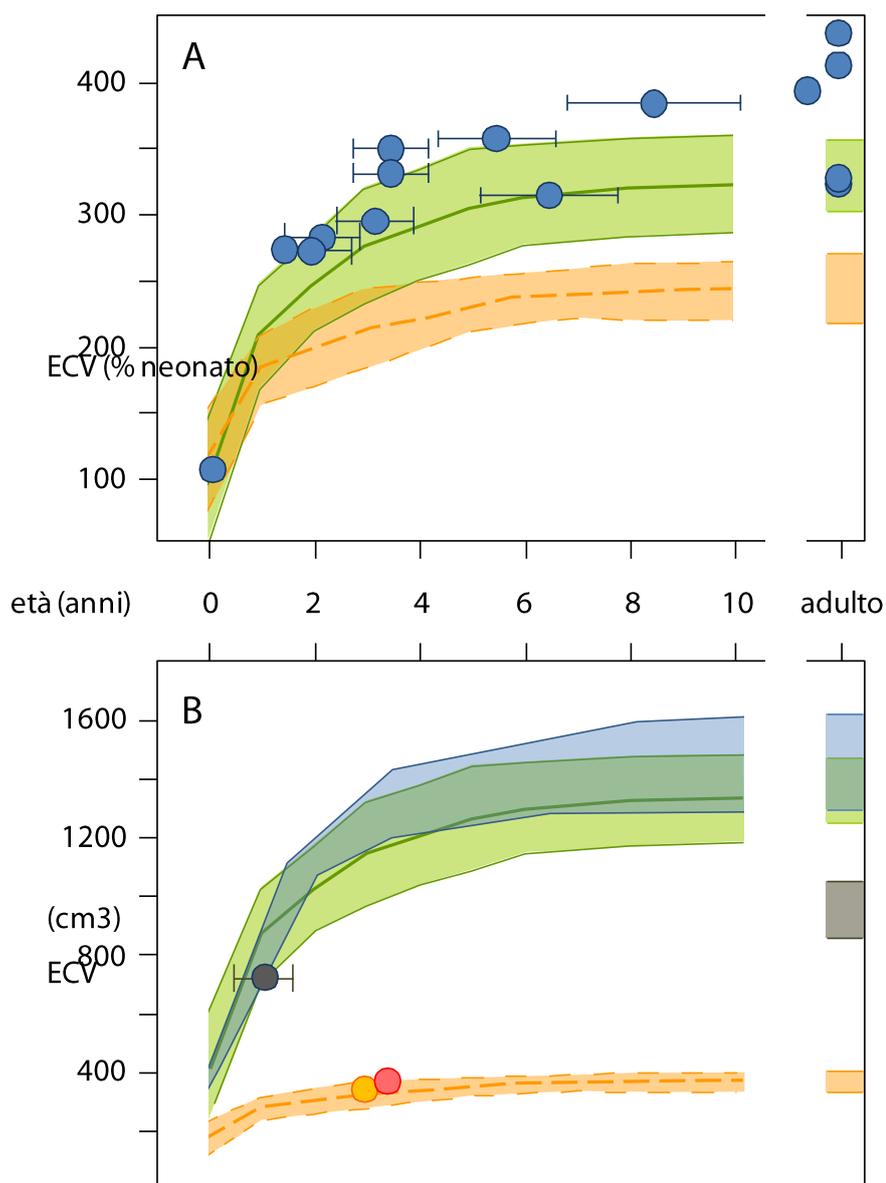
I valori di flessione della base del cranio nei Neanderthal per l'angolo CBA, si attestano sui 150° in media (N=2, Lieberman, 2011) contro i 134 ± 3.0 in media per *H. sapiens* (Lieberman and McCarthy, 1999). La misura digitale eseguita nel presente studio sul reperto neandertaliano di Saccopastore 1 (non presente in Lieberman, 2011) che conserva la base del cranio integra e perfettamente conservata (Sergi, 1948), ha restituito un valore di 149,1° la misura sul reperto di Gibilterra 1 (Forbes' Quarry), stimata da Lieberman (2011) in 150°, è risultata pari a 150,2° mentre Guattari 1 è risultato ancora meno flesso con un angolo di 152, 8° (Fig. 7.5). la media complessiva quindi per i valori di flessione della base del cranio per i Neanderthal misurati digitalmente per il presente studio è 150,7 (N = 3).

Se questi dati relativi alla riduzione della flessione cranica nelle forme umane fortemente encefalizzate, in particolare i Neanderthal vengono confrontati con i tempi relativi all'accrescimento cerebrale nella prima infanzia ricavati estrapolando la variazione della taglia cerebrale in relazione all'età stimata dei reperti (Ponce de León et al., 2008; Zollikofer & Ponce de León, 2010) (fig. 7.6) emerge come i Neanderthal con una massa cerebrale pari alla nostra ma probabilmente con tempi di sviluppo ontogenetico poco più accelerati (Hemmer, 2010) rispetto a *Homo sapiens*, risultino avere dei tempi di accrescimento cerebrale molto veloci e "precoci" quindi dire accelerati anche se di poco rispetto a *H. sapiens* (7.6).

Nella sua interpretazione dell'ipotesi della "bi-direzionalità" Biegert (Bastir et al., 2010) ha supposto che il grado di flessione della base del cranio



**Figura 7.5** Angolo della flessione della base del cranio CBA misurato in sezione medio-sagittale in diverse specie di ominini (dati originali). Ba = Basion; ST = Sella turcica; FC = Foramen cecum. Reperti non in scala.



**Figura 7.6** Curve relative all'accrescimento cerebrale in età infantile di diversi ominidi, sono mostrati i valori medi (linea tratteggiata) e la deviazione standard (campitura) e i singoli reperti (circoli con indicata l'incertezza rispetto l'età anagrafica). *H. sapiens* (in verde) *H. neanderthalensis* (circoli blu in alto e campitura dello stesso colore in basso) *Pan troglodytes* (in arancione) modjokerto (circolo grigio, in basso), Dikika (circolo giallo, in basso), Taung (circolo rosso). In alto sono mostrate le traiettorie con i reperti neandertaliani non raggruppati in media e con i valori di Encefalizzazione ECV scalati sulla massa cerebrale del neonato (in basso), le stesse traiettorie con ECV espresso in valori assoluti (Zollikofer & Ponce de León, 2010).

sia dipendente anche dall'aumento della taglia della faccia relativamente alle dimensioni cerebrali. In questo caso un aumento relativo delle dimensioni fac-

ciali a parità di massa cerebrale sovrastante la base, provoca un retroflessione (o estensione) dell'angolo CBA. Quindi si instaurerebbe un equilibrio dinamico tra le varie componenti facciali che agiscono come una altalena imperniata sul fulcro della base. E' altresì interessante pensare che la relazione sia in qualche modo inversa e che la moderata flessione della base per fattori di rapidità nello sviluppo dell'encefalo provochi una espansione del massiccio facciale, in questo secondo caso, la peculiare morfologia facciale dei neandertaliani associata alla bassa flessione della base sarebbe determinata dagli stessi fattori di sviluppo cerebrale che "allungano" in senso antero-posteriore la porzione occipitale del cranio, così il Neanderthal si caratterizza come una specie "in equilibrio" nel tentativo di accomodare in una posizione di relativa stabilità le diverse forze che agiscono sulla sua architettura cranica plesiomorfa (Bruner et al. 2003). Ancora una volta partendo da tali considerazioni emerge come la morfologia globulare del cranio di *H. sapiens* con i suoi bassi valori di stress ontogenetico nella porzione posteriore del cranio, con lo spostamento infero anteriore delle masse muscolari nuchali al di sotto dei volumi cerebrali dei parietali, con i suoi parietali anteriori sviluppati in altezza e il frontale in posizione sub-verticale, con la sua faccia ridotta e corta e la base del cranio relativamente flessa si trovi ad essere in una condizione di equilibrio statico (non dinamico come nel caso del cranio dei Neanderthal) nonostante i volumi cerebrali estremamente sviluppati.

*Morfologia della porzione posteriore del cranio alla luce dei fattori di stress ontogenetico*—Dalle analisi eseguite sia relativamente allo studio della morfologia cranica (§ 6.1) che della distribuzione e frequenza di caratteri non-metrici come evidenza fenotipica di pattern di sviluppo cerebrale differenziali durante il Pleistocene (§6.2) e particolarmente dallo studio combinato dei due fenomeni (§ 6.3) e dall'interpretazione seppur preliminare e parziale dei risultati ottenuti dalle analisi bio-meccaniche eseguite sulla squama occipitale di differenti specie umane sia fossili che attuali (*H. heidelbergensis*; *H. neanderthalensis*; *H. sapiens*) un quadro interpretativo il carattere generale può essere tracciato in relazione alle modifiche della morfologia cranica e in particolare a carico dell'osso occipitale e della regione posteriore del cranio occorse duran-

te l'evoluzione del genere *Homo* a seguito della riorganizzazione delle volumetrie cerebrali in merito al fenomeno dell'encefalizzazione e della conseguente modificazione degli assetti posturali del cranio sulla colonna vertebrale.

Rispetto alle antropomorfe infatti, l'osso occipitale degli Ominini, si caratterizza per la riduzione relativa del piano nucale rispetto al piano occipitale, in conseguenza della rotazione in avanti del *foramen magnum* (e delle aree condilari connesse) principalmente a seguito dell'acquisizione della postura eretta. Come conseguenza l'area di inserzione dei muscoli nicali si trova a giacere al disotto di una consistente porzione dei volumi neurocranici posteriori. Ciò ha comportato un miglior bilanciamento del cranio sulla colonna vertebrale e la conseguente riduzione delle fasce muscolari (e dei relativi tendini) del collo che originano (o si inseriscono) dal piano nucale.

Un equilibrio dinamico viene quindi ad instaurarsi per almeno 4 milioni di anni di evoluzione degli ominini fino alle forme arcaiche del genere *Homo*, tra la squama nucale e quella occipitale, con l'Inion non separato dall'opistocranion, che si trova a giacere su di un piano che approssima il F.H. venendosi così a collocare in una posizione "neutrale" tra l'inion elevato delle antropomorfe e quello ruotato inferiormente delle forme derivate del genere *Homo*.

Le principali modificazioni a carico dell'occipitale nella Australopithecine riguardano la progressiva perdita di importanza delle creste temporo-nucali a favore di un incremento della cresta temporale anteriore e mediosagittale per adattamenti legati alla meccanica della masticazione.

Con la nascita delle prime forme del genere *Homo* si ha l'istaurarsi di una morfologia dell'osso occipitale "tipica" e derivata per via della perdita pressoché completa di creste nicali sulla squama occipitale e l'emergere di sovrastrutture ossee nella forma di un rinforzo osseo (toro occipitale) all'estremo superiore di inserzione dei muscoli nicali in corrispondenza della linea nucale superiore.

Nel genere *Homo*, la particolare geometria dell'occipitale e delle strutture ad esso riferibili, sembra risentire fortemente del processo di encefalizzazione relativamente alle modalità di accrescimento della squama occipitale e del bilanciamento relativo che i volumi cranici della volta esercitano rispetto alle forze di trazione muscolare esercitate sul piano nucale, nonché ai vincoli strutturali imposti dalle strutture tensive interne (*falx cerebri*, *tentorium*)

Nelle forme in cui si comincia a riscontrare uno shift non-allometrico tra le proporzioni encefaliche rispetto alle dimensioni corporee (forme encefalizzate) ma con volumi endocranici ancora ridotti, come nel reperto KNM-ER 1813, l'occipitale, che presenta un andamento del profilo arrotondato e sub-verticale in norma laterale, risulta ben bilanciato dallo spessore dei volumi cranici situati al disopra del piano nucale. In queste forme un toro occipitale appena rilevato sul profilo della squama è quindi sufficiente a mantenere condizioni di stabilità strutturale ed equilibrio rispetto le differenti (o contrastanti) forze che agiscono sulla squama. In generale in *Homo habilis*, una morfologia dell'occipitale non derivata (inion = opisthocranion) è associata a ridotta presenza di sovrastrutture osee di rinforzo.

Con l'istaurasi, nel corso della successiva evoluzione, di una traiettoria allometrica di incremento encefalico (Bruner et al. 2003), i volumi cefalorachidiani cominciano ad esercitare una pressione intarcranica sulle superfici endocraniche della volta sempre maggiore, ciò comporta ontologicamente un grado di *displacent* tra ossa adiacenti accentuato e una maggiore crescita perisuturale (Moss e Young 1960, Enlow, 1990), evolutivamente e morfologicamente ciò si traduce in una modificazione differenziale dei rapporti geometrici tra i volumi delle matrici funzionali e le ossa della volta e della base

Nel caso di *Homo erectus* s.l. l'accrescimento encefalico è soprattutto a carico delle porzioni posteriori, con i lobi occipitali che sovrastano gli emisferi cerebellari e si situano dietro i lobi parietali e non al disotto di essi (Grimaud-Hervé, 1997) (nelle forme asiatiche questo spostamento è così forte da determinare l'insorgenza di una sella lungo il profilo mediosagittale a ridosso della parte posteriore dei lobi parietali) e della parte basale con ampliamento trasversale parieto-temporale.

Questo incremento trasverso-longitudinale, praticamente privo di componente verticale, dell'encefalo, determina un allargamento basale e un allungamento posteriore della volta cranica ma non una sua elevazione, ne consegue un aumento relativo di platicefalia e l'instaurasi di una morfologia "a cuneo" dell'occipitale alla saldatura tra il piano nucale e quello occipitale.

All'aumento di angolazione occipitale corrisponde, in termini relativi, una diminuzione (o un assottigliamento) dei volumi neurocranici sovrastanti.

In queste condizioni l'azione di bilanciamento esercitata dalla volta risulta (sempre in termini relativi) meno efficiente e quella muscolare non più compensata. Questa situazione di stress, potrebbe essere alla base di una risposta fisiologico-ormonale di deposizione ossea supplementare nella forma di un rilievo osseo trasversale (bi-asterionico) in corrispondenza della line nucale superiore che delimita superiormente l'inserzione dei muscoli nicali.

L'osservazione fatta da Hublin circa una correlazione significativa tra presenza di *Torus occipitalis* e *angularis* in crani che presentano un generale ispessimento delle ossa della volta, considerando quest'ultimo come la causa dell'espressione di quelli, può essere ribaltata considerando invece l'ispessimento delle ossa della volta (tipico di *H. erectus*) come un effetto secondario dovuto alla necessità di avere zone di rinforzo osseo in aree particolarmente soggette a disordine o disturbo ontogenetico a seguito di perdita di equilibrio strutturale come risposta fisiologica e ormonale al cambiamento dei vettori di crescita dell'encefalo.

Le forme del Pleistocene Medio riferibili a *Homo heidelbergensis* (con particolare riferimento ai reperti europei), presentano morfologie dell'occipitale molto diverse da quelle di *H. erectus*, differenze che si traducono nel corso della loro evoluzione nella morfologia dell'occipitale del tutto peculiare e derivata dei neandertaliani, anche in questo caso però sono l'accrescimento encefalico e la risposta funzionale delle ossa della volta così come fattori di sviluppo eterocronici (precoce saldatura di suture e craniosinostosi) a segnare la strada per l'acquisizione dell'insieme dei caratteri occipitali tipici.

I neandertaliani condividono con *Homo erectus* e *Homo heidelbergensis*, la medesima traiettoria allometrica di sviluppo encefalico (Bruner et al., 2003). Al pattern comune al genere *Homo* di espansione trasverso-longitudinale la linea evolutiva *H. heidelbergensis* / *H. neanderthalensis* (da ora HN) associa però uno sviluppo dei lobi parietali che si innalzano e si espandono parasagittalmente (sviluppo che nei neandertaliani raggiunge valori molto elevati, andando a definire il tipico profilo bombato "en bombe" delle ossa parietali), ma contemporaneamente mostrano un pattern di allometria negativa che porta ad un accorciamento relativo dei lobi parietali lungo il piano sagittale mediano e un appiattimento del loro profilo (Bruner, 2004). I lobi occipitali si posizionano al

di sotto di quelli parietali, e in questo movimento sono seguiti dagli emisferi cerebellari (Grimaud-Hervé, 1997). I valori dei volumi encefalici sono mediamente al di sopra dei valori massimi registrati per *H. erectus* e tra i neandertaliani Würmiani possono raggiungere valori superiori ai 1500 cc. I rapporti tra forma e dimensione dell'osso occipitale nella linea HN sembrano seguire lo stesso pattern allometrico relativo allo sviluppo encefalico, con una progressiva espansione ed elevazione della squama occipitale e un aumento della protrusione posteriore (*chignon*). Il notevole grado di encefalizzazione, raggiunto dai Neanderthal nel corso della loro evoluzione, comporta che l'azione della pressione intracranica dei volumi cefalo-rachidiani in accrescimento, sulle pareti interne della volta sia molto più intensa che in *Homo erectus*, ne consegue una notevole instabilità strutturale a livello delle suture, indicata come "instabilità morfologica" parieto-occipitale da Sergi (1934; 1944; 1948). Le forme di *H. heidelbergensis* del Pleistocene Medio con volumi cerebrali comparabili o di poco superiori a quelli di *Homo erectus*, presentano ancora un elevato grado di iperostosi generale non patologica, con ossa della volta spesse, toro occipitale ben sviluppato ed esteso lateralmente, presenza di tubercoli agli asterion e toro angolare, cresta occipitale esterna relativamente ben sviluppata anche se raramente in congiunzione con il toro, ecc... a seguito dell'aumento del volume cerebrale, aumentano i fenomeni di perturbazione dei normali pattern ontogenetici e diventa forse impossibile "contrastare" l'instabilità cranica attraverso meccanismi di rinforzo delle strutture ossee (iperostosi generalizzata non patologica) che risultano per giunta essere ora un forte vincolo strutturale al processo di encefalizzazione che (come fenomeno in se) ha presumibilmente alla sua base forti spinte adattative. Tenendo sempre presente il forte legame che esiste tra crescita del cervello e crescita della volta (Moss et al. 1960; Enlow, 1990) la deposizione di nuovo osso perisuturale non è più sufficiente a compensare il forte displacement delle ossa dovuto all'aumentata pressione intracranica che agisce su una volta strutturata architettonicamente secondo un modello ancora plesiomorfo. La risposta funzionale a queste condizioni di stress ontogenetico, si risolve nella proliferazione di piccoli centri ossei supplementari che vanno a riempire gli spazi intersuturali rimasti vuoti, portando alla formazione di ossicini soprannumerari principalmente concentrati nelle

zone di massima criticità, nel caso della squama occipitale, lungo la sutura lambdoidea sia in corrispondenza del Lamba che degli Asterion.

Il fenomeno dell'ipostosi, che potrebbe sembrare marginale rispetto alla morfogenesi del cranio (e dell'occipitale) si rivela invece cruciale per comprendere come nelle forme con volta arcaica ma con elevati valori di encefalizzazione, si realizzi un cambiamento radicale nelle modalità di sviluppo che si ripercuotono sull'espressione fenotipica e sulla morfologia di importanti strutture craniche. Infatti l'aumento di ipostosi che si verifica nell'evoluzione della linea HN partendo da una condizione maggiormente iperostotica, comporta non solamente una rincorsa disordinata e opportunistica delle strutture ossee per poter rimanere "al passo" con il rapido accrescimento encefalico, ma permette in primo luogo di ridistribuire i differenti carichi di forze pressorie e tensorie in una morfologia cranica più equilibrata e soprattutto induce cambiamenti fisiologici e ormonali legati all'attività degli osteoblasti/osteoclasti con un generale alleggerimento di tutte le sovrastrutture craniche a partire dal toro occipitale che nei neandertaliani risulta molto ridotto sia in senso trasversale che come spessore, per continuare con la riduzione fino alla scomparsa della cresta occipitale esterna e del *tuberculum lineare*, ma anche la generale riduzione delle ossa della volta non più soggette all'azione di ormoni volti alla deposizione di materiale osseo di rinforzo, per finire con una probabile ridefinizione dei campi relativi di deposizione ossea e riassorbimento.

Ancora una volta un tipo di regolazione fisiologia necessaria a compensare una data condizione di squilibrio strutturale genera una ricaduta a cascata su tutte le strutture ossee del cranio.

In generale nella linea evolutiva HN ad una morfologia dell'occipitale più derivata (allometricamente) rispetto ad *Homo erectus* ma strutturalmente organizzata secondo il medesimo modello arcaico, si associa nel corso del Pleistocene Medio un notevole aumento dei volumi encefalici, con conseguente aumento di stress ontogenetico e instabilità strutturale, la risposta di tipo funzionale per fare fronte a questa nuova situazione comporta un progressivo alleggerimento di tutti i vincoli sovrastrutturali ossei (iperostotici) e l'aumento di ipostosi cranica non patologica con lo stabilirsi di una morfologia delle strutture occipitali fortemente vincolata da fattori regolativi dello sviluppo.

Le forme contemporanee a *H. heidelbergensis* in Africa (formalmente *Homo rhodesiensis*) condividono con i corrispettivi europei per tutto il Pleistocene Medio e Superiore fino alla comparsa di *Homo sapiens*, il medesimo modello strutturale per l'endocranio e per la struttura della volta, basata su variazioni di forma e taglia lungo una medesima traiettoria allometrica (Bruner et al. 2003). E' solo con l'emergere di *Homo sapiens* che assistiamo ad un cambiamento di forma dell'encefalo e della volta (e della geometria dell'occipitale) non direttamente correlato al semplice accrescimento allometrico. Infatti nella nostra specie avviene una riorganizzazione dei distretti neurologici con un maggior sviluppo dei lobi parietali che si allargano superiormente e si accrescono dorsalmente lungo il profilo medio sagittale, i lobi occipitali scivolano completamente sotto i parietali e gli emisferi cerebellari si portano in una posizione molto avanzata quasi al di sotto delle aree temporali (Grimaud-Hervè, 1997), tutta la massa encefalica è come se compisse un movimento di "inarcamento" e flessione ventrale conferendo all'encefalo una forma compatta e globulare (Bruner, 2004; Bruner et al. 2003). Allo stesso modo le ossa della volta si dispongono a (cupola) al di sopra di una base cranica compatta e flessa. A seguito di questa riorganizzazione l'occipitale risulta notevolmente modificato, con la squama occipitale espansa in senso verticale, con inion e opistocranion ben separati e con l'inion che si trova ad essere ruotato inferiormente e anteriormente andando a ridurre ulteriormente l'estensione della squama nucale e delle aree di inserzione muscolari e tendinee. Queste ultime risultano allora molto ridotte e posizionate ben al di sotto dei volumi encefalici della volta. Nonostante il notevole grado di encefalizzazione nell'uomo moderno, il cranio non risulta né sbilanciato né instabile, se non in caso di patologia, al contrario la sua struttura globulare fa sì che le spinte di trazione dei muscoli del collo nella parte posteriore del cranio (così come per altro verso le spinte dovute ai muscoli della masticazione in quella anteriore) siano debitamente controbilanciate senza il bisogno di strutture ossee compensatorie. Nel caso particolare dell'occipitale, in *Homo sapiens* l'area in cui si troverebbe a giacere il toro occipitale cioè lo spazio compreso tra le linee nicali superiori e supreme che nelle altre specie di *Homo*, per effetto dell'accrescimento encefalico si trova ad essere proiettata posteriormente all'indietro, ruota invece inferior-

mente e verso l'avanti così che al posto del toro si apre un ampio spazio di inserzione aponeurotica tra le linee supreme arcuate e le linee superiori che si trovano ad essere spinte in basso e in avanti come il lembo di una coperta rinsaccata. La presenza di un vero toro in popolazioni moderne così come in popolazioni fossili è principalmente dovuto a fattori di integrazione tra la base cranica e lo sviluppo longitudinale del cranio che riconduce ad una condizione di squilibrio posteriore.

In generale quindi in *Homo sapiens* troviamo un occipitale ed una volta derivati associati ad alti valori di encefalizzazione ma a bassi livelli di stress ontogenetico iperostotico/ipostotico con quasi totale assenza di sovrastrutture ossee di rinforzo. In conclusione si può affermare che nel corso dell'evoluzione del genere *Homo* si sono verificati due eventi importanti di riorganizzazione strutturale dell'occipitale e delle sue strutture, il primo è legato all'emergere stesso del genere *Homo* il secondo ci riguarda ancora più da vicino e giustifica la presenza di tutti noi *Homo sapiens* su questo oramai affollato pianeta.

## ***Conclusioni***

Gli aspetti bio-dinamici e morfo-funzionali che hanno influenzato l'impostarsi della particolare morfologia della regione occipitale del cranio nel genere *Homo* nel corso del suo sviluppo evolutivo, sono stati indagati.

Le differenze morfologiche relative alla regione occipitale nelle diverse specie umane del Pleistocene, registrate tramite lo studio geometrico e morfometrico dell'architettura cranica (*analisi delle polilinee; analisi di morfometria geometrica*), sono state utilizzate per definire i pattern di variabilità inter-specifica (*analisi delle componenti principali, analisi di clusterizzazione*), delineare i vettori di crescita e sviluppo (*confronti a coppie*) e le traiettorie evolutive interne ad ogni linea filetica (*distribuzione dei valori predetti dalle regressioni multivariate*) nonché i pattern di integrazione morfologica (*test di modularità*) relativi all'osso occipitale e alle regioni del cranio che insistono sulla fossa cranica posteriore.

Le variabili di forma individuate tramite GMM, sono state considerate assieme allo sviluppo evolutivo del cervello (fenomeno dell'encefalizzazione), relativamente a fattori allometrici (*regressione con la taglia cerebrale*) e alla distribuzione e frequenza dei caratteri non-metrici (epigenetici) quale manifestazione fenotipica di pattern di encefalizzazione differenziali tra le OTU considerate (*analisi delle corrispondenze multiple*), al fine di investigare i pattern di covarianza (*analisi dei partial least-squares*) tra forma dell'occipitale e fattori accrescitivi intracranici (ontogenetici ed evolutivi) di sviluppo cerebrale.

Anche un fattore "esterno" al cranio è stato preso in considerazione come possibile determinante additivo della variazione morfologica inter-specifica

relativa in particolare alla squama occipitale. Tramite *analisi degli elementi finiti* (FEA) è stata registrata in differenti taxa (*H. heidelbergensis*, *H. neanderthalensis*, *H. sapiens*), la distribuzione dello stress bio-meccanico associato ai carichi tensivi agiti sulla superficie esterna del piano nucale dai muscoli del collo (gran complesso) posizionati inferiormente alle linee nucali superiori.

Preliminarmente allo studio effettuato, è stato reso pienamente disponibile per le analisi di morfometria geometrica, il calvario di Ceprano attraverso *la simmetrizzazione digitale* del cranio rispetto alla sua condizione attuale. Il calvario infatti, presenta attualmente deformazioni nella regione postero-laterale, dovute a processi tafonomici verificatisi *in antiquo*, di conseguenza, la sua caratterizzazione morfologica risulta travisata. L'intervento di simmetrizzazione operato digitalmente ha sostanzialmente "corretto" tali difetti permettendo di recuperare in buona approssimazione la morfologia originale di questo reperto di grande valore scientifico, cruciale per la comprensione dell'origine e dello sviluppo della variabilità umana del Pleistocene Medio.

I risultati conseguiti possono essere così nell'ordine, sintetizzati:

- Realizzazione di un ampio data-base digitale comprensivo allo stato, di oltre 200 reperti fossili e recenti, in formato CT e laser-scanner, di cui oltre la metà rappresentata da resti di ominini del Plio-Pleistocene. Tale data-base resta nella piena disponibilità del laboratorio di antropologia e bio-archeologia del Dipartimento di Biologia Ambientale della "Sapienza" Università di Roma, per future ricerche antropologiche e paleoantropologiche.
- Restauro del calvario di Ceprano tramite simmetrizzazione digitale del cranio e correzione delle deformazioni di natura tafonomica.
- Realizzazione del calco endocranico digitale del reperto di Ceprano.
- Le analisi di morfometria geometrica (§ 6.1.2 e 6.1.4) eseguite tramite caratterizzazione volumetrica mediante interpolazione di polilinee (§ 6.1.1) e attraverso un esteso uso di semilandmarks su volumetrie tridimensionali digitali di un ampio campione di resti cranici umani del Pleistocene e dell'Olocene, hanno evidenziato i maggiori "trend" nello sviluppo e nell'evoluzione dell'osso occipitale (e in particolare

della squama) all'interno del genere *Homo*. In particolare si assiste ad una forte polarizzazione all'interno del campione in coerenza con le modalità con cui si è realizzato il processo di encefalizzazione nelle differenti linee evolutive del genere *Homo*. A partire da una condizione plesiomorfa corrispondente alla morfologia dell'occipitale delle prime forme del genere *Homo* in Africa (*H. habilis*, *H. ergaster*), che si presenta con un profilo arrotondato in norma laterale e con lo sviluppo di un toro occipitale trasverso assai modesto e limitato alle porzioni più mediali della squama, si passa ad una morfologia della squama che possiamo definire "arcaica" per il mantenimento della massima proiezione posteriore del cranio (opistocranion), in corrispondenza della convergenza delle linee nicali superiori (inion), in cui lo sviluppo in senso antero-posteriore e laterale dei volumi cerebrali in corrispondenza in particolare dei lobi occipitali (Grimaud-Hervè, 1997) determina la forte angolatura della squama in norma laterale e lo sviluppo di strutture di rinforzo osseo in particolare del toro occipitale trasverso che si espande lateralmente fino a trasgredire sui temporali a livello degli asterion per unirsi in questa regione al toro angolare presente sui parietali. Tale sviluppo si relaziona all'aumento di dolicocefalia cranica e allo "sbilanciamento" posturale del cranio che ne consegue e alla necessità di un'espansione delle aree di inserzione della muscolatura nucale (che diventa massimo nel campione di Ngandong) al di sotto delle strutture che definiscono il sistema di rinforzo osseo occipitale. Tale morfologia corrisponde a quella descritta da Weidenreich (1943) per il campione di Zhoukoudian e quindi riconosciuta come tipica dell'intero campione asiatico riferibile alla specie *H. erectus* (Santa Luca, 1978; Antón, 2003). A questa morfologia si "contrappone" un assetto strutturale dell'osso occipitale e della squama in particolare, più derivata, che si caratterizza per sopraggiunti fattori di crescita dell'encefalo in corrispondenza delle aree parietali secondo direttrici di espansione supero-laterali che portano ad una sostanziale "elevazione" della squama e ad una separazione tra inion e opistocranion. In questa condizione caratteristica di forme

fortemente encefalizzate (*H. sapiens*, *H. neandethalensis*), la presenza e l'aumento progressivo di vincoli meccanici nella ossificazione della cranio che insistono su una organizzazione plesiomorfa della volta (*H. neanderthalensis*) o in relazione ad un nuovo modello di organizzazione strutturale e sviluppo (*H. sapiens*), determina l'impostarsi di distinte morfologie caratterizzanti da un lato la morfologia dei moderni e dall'altro quella dei neandertaliani. In questo caso più intese in senso genetico e adattativo, le differenze che si riscontrano tra i due taxa (e.g. in relazione allo sviluppo di un bun occipitale) possono essere meglio ricondotte a differenti modelli di sviluppo ontogenetico nei tempi relativi di saldatura delle suture craniche e alla presenza di pattern di integrazione differenziali, come per altri versi evidenziato da Gunz & Harvati (2007, 2011). Risulta assolutamente interessante notare come il cambiamento tra una morfologia occipitale plesiomorfa e una derivata si realizzi all'"interno" dell'ipodigma di *H. heidelbergensis*, sia per quanto riguarda il campione africano che per quello europeo, in particolare reperti dalla morfologia cranica "arcaica" e cronologicamente antichi come Saldhana in Africa e Peralta in Europa (anche se per quest'ultimo esistono incertezze circa la datazione) presentano una morfologia dell'occipitale che in tutte le analisi si raggruppa con la variabilità di *H. ergaster* e *H. habilis* (le specie più plesiomorfe) mentre i reperti africani ed europei del Pleistocene Medio, maggiormente encefalizzati, come il campione di Atapuerca, Steinheim, Swanscomb (Europa) e Laetoli 18, KNM-ES 11693, Singa (Africa) già "guardano" rispettivamente alla variabilità di *H. neanderthalensis* e di *H. sapiens*. In questo senso *H. heidelbergensis* si conferma come un taxon unitario e polimorfo, che trova una sua caratterizzazione evolutiva proprio nel "passaggio" tra una organizzazione strutturale della morfologia cranica di tipo arcaico e una più derivata. In questo quadro il reperto di Ceprano assume particolare rilievo andando a posizionare tra i rappresentanti più plesiomorfi della specie *H. heidelbergensis*.

- L'analisi di confronto tra variabili metriche descrittive della morfologia della regione posteriore del cranio e l'espressione di caratteri non-metrici come indicatori di pattern differenziali di accrescimento encefalico, ha rilevato come esista una correlazione tra i due fenomeni se consideriamo il campione umano del Pleistocene in rapporto a differenti e distinte (divergenti) traiettorie evolutive e filogenetiche.
- Infine l'analisi degli elementi finiti (FEA) seppur parziale ha dimostrato l'esistenza di differenti risposte alle sollecitazioni bio-meccaniche in ragione di caratteristiche morfologiche della squama specie-specifiche e ha mostrato le potenzialità future dell'applicazione di tali metodologie allo studio dell'evoluzione umana.

## ***Bibliografia***

- Abbate, E., A. Albianelli, A. Azzaroli, M. Benvenuti, B. Tesfamariam, P. Bruni, N. Cipriani, R. J. Clarke, G. Ficarelli, R. Macchiarelli, G. Napoleone, M. Papini, L. Rook, M. Sagri, T. M. Teclé, D. Torre & I. Villa (1998) A one-million-year-old *Homo* cranium from the Danakil (Afar) Depression of Eritrea. *Nature*, 393, 458-460.
- Ackermann, R. R. (2002) Patterns of covariation in the hominoid craniofacial skeleton: implications for paleoanthropological models. *Journal of Human Evolution*, 43, 167-187.
- (2005) Ontogenetic integration of the hominoid face. *Journal of Human Evolution*, 48, 175-197.
- Ackermann, R. R. & J. M. Cheverud. 2004. Morphological integration in primate evolution. In *Phenotypic Integration: Studying the Ecology and Evolution of Complex Phenotypes*, eds. M. Pigliucci & K. Preston. New York: Oxford University Press.
- Ahern, J. 2006. Non-metric variation in recent humans as a model for understanding Neanderthal-early modern human differences: just how “unique” are Neanderthal unique traits? In *Neanderthals Revisited: New Approaches and Perspectives*, eds. K. Harvati & T. Harrison. Dordrecht: Springer
- Aiello, L. & C. Dean. 1990. *An Introduction to human evolutionary anatomy*. New York: Academic Press.
- Al Nazer, R., T. Rantalainen, A. Heinonen, H. Sievanen & A. Mikkola (2008) Flexible multibody simulation approach in the analysis of tibial strain during walking. *Journal of Biomechanics*, 41, 1036-1043.
- Albrecht, G. H. (1980) Multivariate Analysis and the Study of Form, with Special Reference to Canonical Variate Analysis. *Am Zool*, 20 679-693
- Antón, S. C. (1997) Endocranial hyperostosis in Sangiran 2, Gibraltar 1, and Shanidar 5. *American Journal of Physical Anthropology*, 102, 111-122.
- Antón, S. C. (2003) Natural history of *Homo erectus*. *American Journal of Physical Anthropology*, 122, 126-170
- Antón, S. C., C. R. Jaslow & S. M. Swartz (1992) Sutural complexity in artificially deformed human (*Homo sapiens*) crania. *Journal of Morphology*, 214, 321-332.

- Arzarello, M., F. Marcolini, G. Pavia, M. Pavia, C. Petronio, M. Petrucci, L. Rook & R. Sardella (2007) Evidence of earliest human occurrence in Europe: the site of Pirro Nord (Southern Italy). *Naturwissenschaften*, 94, 107-112.
- Ascenzi, A., A. Benvenuti & A. Segre (1997) On the paleopathologic findings exhibited by the late *Homo erectus* of Ceprano, Italy. *Human Evolution*, 12, 189-196.
- Ascenzi, A., I. Biddittu, P. F. Cassoli, A. G. Segre & E. Segre-Naldini (1996) A calvarium of late *Homo erectus* from Ceprano, Italy. *Journal of Human Evolution*, 31, 409-423.
- Ascenzi, A., F. Mallegni, G. Manzi, A. G. Segre & E. Segre Naldini (2000) A re-appraisal of Ceprano calvaria affinities with *Homo erectus*, after the new reconstruction. *Journal of Human Evolution*, 39, 443-450.
- Ascenzi, A. & A. G. Segre (1997a) Discovery of a *Homo erectus* calvarium at Ceprano, Central Italy. *Anthropologie (Brno)*, 35, 241-246.
- (1997b) Resti di cranio umano del pleistocene medio-inferiore a ceprano. *Rendiconti Lincei*, 8, 39-67.
- Asfaw, B., Y. Beyene, G. Suwa, R. C. Walter, T. D. White, G. WoldeGabriel & T. Yemane (1992) The earliest Acheulean from Konso-Gardula. *Nature*, 360, 732-735.
- Asfaw, B., W. H. Gilbert, Y. Beyene, W. K. Hart, P. R. Renne, G. WoldeGabriel, E. S. Vrba & T. D. White (2002) Remains of *Homo erectus* from Bouri, Middle Awash, Ethiopia. *Nature*, 416, 317-320.
- Auffray, J.-C., V. Debat & P. Alibert. 1999. Shape asymmetry and developmental stability. In *On growth and form: spatio-temporal pattern formation in biology*, eds. M. A. J. Chaplain, G. D. Singh & J. C. McLachlan. Chichester: Wiley.
- Bader, R. S. (1965) Fluctuating asymmetry in the dentition of the house mouse. *Growth*, 29, 291-300.
- Bastir, M., A. Rosas & H. Sheets. 2005. The Morphological Integration of the Hominoid Skull: A Partial Least Squares and PC Analysis with Implications for European Middle Pleistocene Mandibular Variation. In *Modern Morphometrics in Physical Anthropology*, ed. D. E. Slice. Dordrecht: Springer
- Bastir, M., A. Rosas, C. Stringer, J. Manuel Cuétara, R. Kruszynski, G. W. Weber, C. F. Ross & M. J. Ravosa (2010) Effects of brain and facial size on basicranial form in human and primate evolution. *Journal of Human Evolution*, 58, 424-431.

- Baume, L. J. (1968) Patterns of cephalofacial growth and development. *International Dental Journal*, 18, 489-513.
- Beardmore, J. A. (1960) Developmental stability in constant and fluctuating temperatures. *Heredity*, 14, 411-422.
- Benazzi, S., F. L. Bookstein, D. S. Strait & G. W. Weber (2011) A new OH5 reconstruction with an assessment of its uncertainty. *Journal of Human Evolution*, 61, 75-88.
- Bermudez de Castro, J. M., M. Martinon-Torres, A. Gomez-Robles, L. Prado-Simon, L. Martín-Francés, M. Lapresa, A. Olejniczak & E. Carbonell (2011) Early Pleistocene human mandible from Sima del Elefante (TE) cave site in Sierra de Atapuerca (Spain): A comparative morphological study. *Journal of Human Evolution*, 61, 12-25.
- Bermudez de Castro, J. M., M. Martinon-Torres, S. Sarmiento & M. Lozano (2003) Gran Dolina-TD6 versus Sima de los Huesos dental samples from Atapuerca: evidence of discontinuity in the European Pleistocene population? *Journal of Archaeological Science*, 30, 1421-1428.
- Berry, A. C. (1975) Factors affecting the incidence of non-metrical skeletal variants. *Journal of Anatomy*, 120, 519-535.
- Berry, A. C. & R. J. Berry (1967) Epigenetic variation in the human cranium. *Journal of Anatomy*, 101, 361-379.
- Berry, R. J. 1968. The biology of non-metrical variation in mice and men. In *The skeletal biology of earlier human populations*, ed. B. Brothwell, 103-133. Oxford: Pergamon Press.
- (1969) Non-metrical skull variation in two Scottish colonies of the Grey Seal. *Journal of Zoology*, 157, 11-18.
- (1979) Section I. Genes and skeletons, ancient and modern. *Journal of Human Evolution*, 8, 669-677.
- Berry, R. J. & A. G. Searle (1963) Epigenetic polymorphism of the rodent skeleton. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 140, 577-615.
- Biddittu, I., P. F. Cassoli, F. Radicati, A. G. Segre, E. Segre-Naldini & I. Villa (1979) Anagni, a K-Ar dated lower and middle Pleistocene Site, Central Italy, preliminary report. *Quaternaria*, 21, 53-71.

Bolk, L. 1926. *Das Problem der Menschwerdung*. Jena: Gustav Fischer.

Bookstein, F., K. Schäfer, H. Prossinger, H. Seidler, M. Fieder, C. Stringer, G. W. Weber, J. L. Arsuaga, D. E. Slice, F. J. Rohlf, W. Recheis, A. J. Mariam & L. F. Marcus (1999) Comparing frontal cranial profiles in archaic and modern *Homo* by morphometric analysis. *Anat Rec*, 257, 217-224.

Bookstein, F. L. 1991. *Morphometric tools for landmark data*. New York: Cambridge University Press.

---. 1996. Landmark Methods for Forms Without Landmarks: Localizing Group Differences in Outline Shape. In *Proceedings of MMBIA'96*, 279-289.

--- (1997) Landmark methods for forms without landmarks: morphometrics of group differences in outline shape. *Med Image Anal*, 1, 225-243.

Bookstein, F. L., P. Gunz, P. Mitteroecker, H. Prossinger, K. Schäfer & H. Seidler (2003) Cranial integration in *Homo*: singular warps analysis of the midsagittal plane in ontogeny and evolution. *J Hum Evol*, 44, 167-187.

Borgognini Tarli, S. & E. Repetto (1986) Methodological considerations on the study of sexual dimorphism in past human populations. *Human Evolution*, 1, 51-66.

Boryor, A., M. Geiger, A. Hohmann, A. Wunderlich, C. Sander, F. Martin Sander & F. G. Sander (2008) Stress distribution and displacement analysis during an intermaxillary disjunction. A three-dimensional FEM study of a human skull. *Journal of Biomechanics*, 41, 376-382.

Bourne, B. C. & M. C. H. van der Meulen (2004) Finite element models predict cancellous apparent modulus when tissue modulus is scaled from specimen CT-attenuation. *Journal of Biomechanics*, 37, 613-621.

Brasili-Gualandi, P. & E. Gualdi-Russo (1989) Discontinuous traits of the skull: Variations on sex, age, laterality. *Anthropologischer Anzeiger*, 47, 239-250.

Bräuer, G. 1984. A craniological approach to the origin of anatomically modern *Homo sapiens* in Africa and implications for the appearance of modern Europeans. In *The Origins of Modern Humans: A World Survey of the Fossil Evidence*, eds. F. H. Smith & F. Spencer. New York: Alan R. Liss.

- . 1989. The evolution of modern humans: A comparison between the African and non-African Evidence. In *The human revolution*, eds. C. B. Stringer & P. Mellars. Princeton: Princeton University Press.
- Bruner, E. (2007) Cranial shape and size variation in human evolution: structural and functional perspectives. *Child's Nervous System*, 23, 1357-1365.
- (2004 ) Geometric morphometrics and paleoneurology: brain shape evolution in the genus *Homo*. *Journal of Human Evolution*, 47, 279-303.
- Bruner, E. & G. Manzi (2005) CT-based description and phyletic evaluation of the archaic human calvarium from Ceprano, Italy. *The Anatomical Record Part A: Discoveries in Molecular, Cellular, and Evolutionary Biology*, 285A, 643-657.
- (2006) Digital Tools for the Preservation of the Human Fossil Heritage: Ceprano, Saccopastore, and Other Case Studies. *Human Evolution*, 21, 33-44.
- (2007) Landmark-based shape analysis of the archaic *Homo* calvarium from Ceprano (Italy). *American Journal of Physical Anthropology*, 132, 355-366.
- Bruner, E., G. Manzi & J. L. Arsuaga (2003) Encephalization and allometric trajectories in the genus *Homo*: Evidence from the Neandertal and modern lineages. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 100, 15335-15340.
- Brunet, M., F. Guy, D. Pilbeam, H. T. Mackaye, A. Likius, D. Ahounta, A. Beauvilain, C. Blondel, H. Bocherens, J.-R. Boisserie, L. De Bonis, Y. Coppens, J. Dejax, C. Denys, P. Dourner, V. Eisenmann, G. Fanone, P. Fronty, D. Geraads, T. Lehmann, F. Lihoreau, A. Louchart, A. Mahamat, G. Merceron, G. Mouchelin, O. Otero, P. P. Campomanes, M. P. De Leon, J.-C. Rage, M. Sapanet, M. Schuster, J. Sudre, P. Tassy, X. Valentin, P. Vignaud, L. Viriot, A. Zazzo & C. Zollikofer (2002) A new hominid from the Upper Miocene of Chad, Central Africa. *Nature*, 418, 145-151.
- Buikstra, J. E. 1972. *Hopewell in the Lower Illinois River Valley. A Regional Approach to the Study of Biological Variability and Mortuary Activity*. Ph.D. Dissertation. Chicago: University of Chicago.
- Caloi, L., G. Manzi & M. R. Palombo. 1998. Saccopastore, a stage-5-site within the city of Rome. In *The Eemian-Local Sequences, Global Perspectives. Symposium INQUA-SEQS'98, Kerkrade (abstract)*.

- Carbonell, E., J. M. Bermudez de Castro, J. M. Pares, A. Perez-Gonzalez, G. Cuenca-Bescos, A. Olle, M. Mosquera, R. Huguet, J. van der Made, A. Rosas, R. Sala, J. Vallverdu, N. Garcia, D. E. Granger, M. Martinon-Torres, X. P. Rodriguez, G. M. Stock, J. M. Verges, E. Allue, F. Burjachs, I. Caceres, A. Canals, A. Benito, C. Diez, M. Lozano, A. Mateos, M. Navazo, J. Rodriguez, J. Rosell & J. L. Arsuaga (2008) The first hominin of Europe. *Nature*, 452, 465-469.
- Carpenter, J. C. (1976) A comparative study of metric and non-metric traits in a series of modern crania. *American Journal of Physical Anthropology*, 45, 337-343.
- Cartmill, M. & F. H. Smith. 2009. *The Human Lineage*. New York: Wiley-Blackwell.
- Cheverud, J. M. (1982) Relationships among ontogenetic, static, and evolutionary allometry. *American Journal of Physical Anthropology*, 59, 139-149.
- (1996) Developmental Integration and the Evolution of Pleiotropy. *American Zoologist*, 36, 44-50.
- Cheverud, J. M. & J. E. Buikstra (1982) Quantitative genetics of skeletal nonmetric traits in the rhesus macaques of Cayo Santiago. III. Relative heritability of skeletal nonmetric and metric traits. *American Journal of Physical Anthropology*, 59, 151-155.
- (1981a) Quantitative genetics of skeletal nonmetric traits in the rhesus macaques on Cayo Santiago. I. Single trait heritabilities. *American Journal of Physical Anthropology*, 54, 43-49.
- (1981b) Quantitative genetics of skeletal nonmetric traits in the rhesus macaques on Cayo Santiago. II. Phenotypic, genetic, and environmental correlations between traits. *American Journal of Physical Anthropology*, 54, 51-58.
- Cheverud, J. M., J. E. Buikstra & E. Twichell (1979) Relationships between non-metric skeletal traits and cranial size and shape. *American Journal of Physical Anthropology*, 50, 191-198.
- Cheverud, J. M., L. A. P. Kohn, L. W. Konigsberg & S. R. Leigh (1992) Effects of fronto-occipital artificial cranial vault modification on the cranial base and face. *American Journal of Physical Anthropology*, 88, 323-345.
- Churchill, S. E. & F. H. Smith (2000) Makers of the Early Aurignacian of Europe. *American Journal of Physical Anthropology: Yearbook of Physical Anthropology*, 43, 61-115.

- Clarke, G. M. (1993) The genetic basis of developmental stability. I. Relationships between stability, heterozygosity and genomic co-adaptation. *Genetica*, 89, 15-23.
- Clarke, R. J. (2000) A corrected reconstruction and interpretation of the Homo erectus calvaria from Ceprano, Italy. *Journal of Human Evolution*, 39, 433-442.
- Cohen, M. M. (1997) Short-limb skeletal dysplasias and craniosynostosis: what do they have in common? *Pediatric Radiology*, 27, 442-446.
- Cohen, M. M. & M. E. McLean (eds.). 2000. *Craniosynostosis: diagnosis, evaluation and management. 2nd edition*. New York: Oxford University Press.
- Comas, J. (1942) Contribution à l'étude du métopisme. *Archives Suisse d'Anthropologie Générale*, 10, 273-412.
- Condemi, S. 1991. Circeo I and variability among classic Neanderthals. In *The Circeo 1 Neanderthal Skull: Studies and Documentation*, eds. M. Piperno & G. Scichilone. Roma: Istituto Poligrafico e Zecca dello Stato.
- Corruccini, R. S. (1974) An examination of the meaning of cranial discrete traits for human skeletal biological studies. *American Journal of Physical Anthropology*, 40, 425-445.
- (1976) The interaction between nonmetric and metric cranial variation. *American Journal of Physical Anthropology*, 44, 285-293.
- Cosseddu, G. G., G. Floris & G. Vona (1979) Sex and side differences in the minor non-metrical cranial variants. *Journal of Human Evolution*, 8, 685-692.
- Courant, R. (1943) Variation methods for the solution of problems of equilibrium and vibrations. *Bulletin of the American Mathematical Society*, 1-23.
- Dean, D., J.-J. Hublin, R. Holloway & R. Ziegler (1998) On the phylogenetic position of the pre-Neandertal specimen from Reilingen, Germany. *Journal of Human Evolution*, 34, 485-508.
- Dean, M. C. & B. A. Wood (1982) Basicranial anatomy of Plio-Pleistocene hominids from East and South Africa. *American Journal of Physical Anthropology*, 59, 157-174.
- Debat, V., P. Alibert, P. David, E. Paradis & J.-C. Auffray (2000) Independence between developmental stability and canalization in the skull of the house mouse. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 267, 423-430.

- Del Papa, M. C. & S. I. Perez (2007) The influence of artificial cranial vault deformation on the expression of cranial nonmetric traits: Its importance in the study of evolutionary relationships. *American Journal of Physical Anthropology*, 134, 251-262.
- Di Vincenzo, F. & G. Manzi. 2007. Posterior view: the occipital bone in the evolution of the genus *Homo*. In "100 Years of *Homo heidelbergensis*" (Heidelberg, October 18-19, 2007).
- Dibennardo, R. & H. L. Bailit (1978) Stress and dental asymmetry in a population of Japanese children. *American Journal of Physical Anthropology*, 48, 89-94.
- Dongen, S. V. (2006) Fluctuating asymmetry and developmental instability in evolutionary biology: past, present and future. *Journal of Evolutionary Biology*, 19, 1727-1743.
- Doyle, W. J. & O. Johnston (1977) On the meaning of increased fluctuating dental asymmetry: A cross populational study. *American Journal of Physical Anthropology*, 46, 127-134.
- Duterloo, H. S. & D. H. Enlow (1970) A comparative study of cranial growth in *Homo* and *Macaca*. *American Journal of Anatomy*, 127, 357-367.
- Elmsie, F. V. & W. Reardon (1998) Craniofacial developmental abnormalities. *Current Opinion in Neurology*, 11, 103-108.
- El-Najjar, M. Y. & G. L. Dawson (1977) The effect of artificial cranial deformation on the incidence of wormian bones in the lambdoidal suture. *American Journal of Physical Anthropology*, 46, 155-160.
- Enlow, D. H. 1990. *Facial Growth*. 3rd ed. Philadelphia: Saunders.
- . 2000. Normal Craniofacial Growth. In *Craniosynostosis: Diagnosis, Evaluation and Management*. 2nd ed, eds. M. M. Cohen & R. E. MacLean. New York: Oxford University Press.
- Escoufier, Y. (1973) Le traitement des variables vectorielles. *Biometrics* 29, 751-760.
- Falconer, D. S. (1965) The inheritance of liability to certain diseases, estimated from the incidence among relatives. *Annals of Human Genetics*, 29, 51-76.
- Farris, J. S. 1983. The logical basis of phylogenetic analysis. In *Advances in Cladistics*, vol. 2, eds. N. Platnik & V. Funk. New York: Columbia University Press.

- Federative Committee on Anatomical Terminology. 1998. *Terminologia anatomica: international anatomical terminology*. Stuttgart New York: Thieme
- Fornaseri, M. (1985) Geochronology of volcanic rocks from Latium, Italy. *Rendiconti della Società Italiana di Mineralogia e Petrologia*, 40, 74-106.
- Freyer, D. W. (1992b) Evolution at the European edge: Neanderthal and Upper Paleolithic relationships. *Préhistoire Européenne*, 2, 9-69.
- . 1992a. The persistence of Neanderthal features in post-Neanderthal Europeans. In *Continuity or Replacement: Controversies in Homo sapiens Evolution*, eds. G. Bräuer & F. H. Smith. Rotterdam: AA Balkema.
- Freidline, S. E., P. Gunz, I. Jankovic, K. Harvati & J. J. Hublin (2012) A comprehensive morphometric analysis of the frontal and zygomatic bone of the Zuttiyeh fossil from Israel. *Journal of Human Evolution*, 62, 225-241.
- Friess, M. Calvarial shape variation among Middle Pleistocene hominins: An application of surface scanning in palaeoanthropology. *Comptes Rendus Palevol*, 9, 435-443.
- Gambier, D. 1997. Modern humans at the beginning of the Upper Paleolithic in France; anthropological data and perspectives. In *Conceptual issues in modern human origins research*, eds. G. A. Clark & C. M. Willermet. New York: Aldine de Gruyter.
- Gangestad, S. W. & R. Thornhill (1999) Individual differences developmental precision and fluctuating asymmetry: a model implications. *Journal of Evolutionary Biology*, 12, 402-416.
- Genet-Varcin, E. 1970. Considérations morphologiques sur l'homme de Cro-Magnon. In *L'homme de Cro-Magnon*, eds. G. Camps & G. Olivier. Paris: Arts et Métiers Graphiques.
- Gilbert, W. H., T. D. White & B. Asfaw (2003) *Homo erectus*, *Homo ergaster*, *Homo "cepranensis"* and the Daka cranium. *Journal of Human Evolution*, 45, 255-259.
- Godfrey, L. R. & M. R. Sutherland (1996) Paradox of peramorphic paedomorphosis: Heterochrony and human evolution. *American Journal of Physical Anthropology*, 99, 17-42.

- González-José, R., S. Van Der Molen, E. González-Pérez & M. Hernández (2004) Patterns of phenotypic covariation and correlation in modern humans as viewed from morphological integration. *American Journal of Physical Anthropology*, 123, 69-77.
- Goren-Inbar, N., C. S. Feibel, K. L. Verosub, Y. Melamed, M. E. Kislev, E. Tchernov & I. Saragusti (2000) Pleistocene Milestones on the Out-of-Africa Corridor at Gesher Benot Ya'aqov, Israel. *Science*, 289, 944-947.
- Gould, S. J. (1966) Allometry and size in ontogeny and phylogeny. *Biological Reviews*, 41, 587-638.
- . 1977. *Ontogeny and Phylogeny*. Cambridge (MA): Belknap Press.
- . 2002. *The Structure of Evolutionary Theory*. Cambridge (MA) & London: The Belknap Press of Harvard University Press. (Trad. italiana: *La struttura della teoria dell'evoluzione*, 2003. Torino: Codice).
- Gould, S. J. & R. C. Lewontin (1979) The Spandrels of San Marco and the Panglossian Paradigm: A Critique of the Adaptationist Programme. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B. Biological Sciences*, 205, 581-598.
- Gracia, A., J. L. Arsuaga, I. Martínez, C. Lorenzo, J. M. Carretero, J. M. Bermudez de Castro & E. Carbonell (2009) Craniosynostosis in the Middle Pleistocene human Cranium 14 from the Sima de los Huesos, Atapuerca, Spain. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106, 6573-6578.
- Gracia, A., J. Martínez-Lage, J.-L. Arsuaga, I. Martínez, C. Lorenzo & M.-Á. Pérez-Espejo (2010) The earliest evidence of true lambdoid craniosynostosis: the case of "Benjamina", a *Homo heidelbergensis* child. *Child's Nervous System*, 26, 723-727.
- Graham, J., D. Freeman & J. Emlen (1993) Antisymmetry, directional asymmetry, and dynamic morphogenesis. *Genetica*, 89, 121-137.
- Graham, J. H., S. Raz, H. Hel-Or & E. Nevo (2010) Fluctuating Asymmetry: Methods, Theory, and Applications. *Symmetry*, 2, 466-540.
- Grimaud-Hervé, D. 1997. *L'évolution de l'enchéphale chez Homo erectus et Homo sapiens*. Paris: CNRS Editions.
- Grüneberg, H. 1963. *The Pathology of Development. A Study of Inherited Skeletal Disorders in Animals*. Oxford: Blackwell Scientific Publications.

- Gunz, P. 2005. *Statistical and Geometric Reconstruction of Hominid Crania: Reconstructing Australopithecine Ontogeny*. PhD thesis, University of Vienna.
- Gunz, P. & K. Harvati (2007) The Neanderthal "chignon": Variation, integration, and homology. *Journal of Human Evolution*, 52, 262-274.
- . 2011. Integration and homology of "chignon" and "hemibun" morphology. In *Continuity and Discontinuity in the Peopling of Europe*, eds. S. Condemi & G. Weninger. New York: Springer.
- Gunz, P., P. Mitteroecker & F. Bookstein. 2005. Semilandmarks in Three Dimensions. In *Modern Morphometrics in Physical Anthropology*, ed. D. E. Slice, 73-98. New York: Springer.
- Gunz, P., P. Mitteroecker, S. Neubauer, G. W. Weber & F. L. Bookstein (2009) Principles for the virtual reconstruction of hominin crania. *Journal of Human Evolution*, 57, 48-62.
- Guy, F., D. E. Lieberman, D. Pilbeam, M. P. de Leon, A. Likius, H. T. Mackaye, P. Vignaud, C. Zollikofer & M. Brunet (2005) Morphological affinities of the *Sahelanthropus tchadensis* (Late Miocene hominid from Chad) cranium. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102, 18836-18841.
- Haig, D. (2004) The (dual) origin of epigenetics. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 69, 1-4.
- Hall (ed.), R. L. 1982. *Sexual Dimorphism in Homo sapiens*. New York: Praeger.
- Hallgrímsson, B., B. Ó. Donnabháin, D. E. Blom, M. C. Lozada & K. T. Willmore (2005) Why are rare traits unilaterally expressed?: Trait frequency and unilateral expression for cranial nonmetric traits in humans. *American Journal of Physical Anthropology*, 128, 14-25.
- Hammer, Ø., D. A. T. Harper & P. D. Ryan (2001) PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4, 9 pp.
- Hanihara, T. & H. Ishida (2001a) Frequency variations of discrete cranial traits in major human populations. I. Supernumerary ossicle variations. *Journal of Anatomy*, 198, 689-706.
- (2001b) Frequency variations of discrete cranial traits in major human populations. II. Hypostotic variations. *Journal of Anatomy*, 198, 707-725.

- (2001c) Frequency variations of discrete cranial traits in major human populations. III. Hyperostotic variations. *Journal of Anatomy*, 199, 251-272.
- (2001d) Frequency variations of discrete cranial traits in major human populations. IV. Vessel and nerve related variations. *Journal of Anatomy*, 199, 273-287.
- Harvey, P. H. & T. H. Clutton-Brock (1985) Life history variation in primates. *Evolution* 39, 559-581.
- Hauser, G. & P. Bergman (1984) Some biological and methodological problems of asymmetrical development; illustrated with reference to sutural bones. *Anthropologischer Anzeiger* 42, 101-116.
- Hauser, G. & G. F. DE Stefano. 1989. *Epigenetic Variants of the Human Skull*. Stuttgart: Schweizerbart.
- Hauser, G., G. Manzi, A. Vienna & G. F. De Stefano (1991) Size and shape of human cranial sutures—A new scoring method. *American Journal of Anatomy*, 190, 231-244.
- Hauspie, R. C. 2002. Adolescence: Somatic growth and sex differences. In *Human Growth and Development*, ed. N. Cameron. San Diego: Elsevier-Academic Press.
- Helmke, J. P., H. A. Bauch & H. Erlenkeuser (2003) Development of glacial and interglacial conditions in the Nordic seas between 1.5 and 0.35 Ma. *Quaternary Science Reviews*, 22, 1717-1728.
- Hemmer, H. 2007. Estimation of basic life history data of fossil hominoids. In *Handbook of paleoanthropology*, eds. W. Henke & I. Tattersall, 587-619. Springer.
- Herring, S. W. (1993) Formation of the Vertebrate Face Epigenetic and Functional Influences. *American Zoologist*, 33, 472-483.
- Herskovitz, I., C. Greenwald, B. M. Rothschild, B. Latimer, O. Dutour, L. M. Jellema & S. Wish-Baratz (1999) Hyperostosis frontalis interna: An anthropological perspective. *American Journal of Physical Anthropology*, 109, 303-325.
- Hertzog, K. P. (1968) Association between discontinuous cranial traits. *American Journal of Physical Anthropology*, 29, 397-403.
- Hess, L. (1946) Ossicula wormiana. *Human Biology*, 18, 61-80.
- Holloway, R. L. (1983) Human paleontological evidence relevant to language behavior. *Human neurobiology*, 2, 105-14.

- Holloway, R. L., D. C. Broadfield & M. S. Yuan. 2004. *The Human Fossil Record* (vol. 3). eds. J. H. Schwartz & I. Tattersall. New York: Wiley-Liss.
- Houle (2000) A simple model of the relationship between asymmetry and developmental stability. *Journal of Evolutionary Biology*, 13, 720-730.
- Howell, F. C. (1951) The place of Neanderthal man in human evolution. *American Journal of Physical Anthropology*, 9, 379-416.
- Hublin, J.-J. 1978. *Le torus occipital transverse et les structures associées. PhD Thesis, Université de Paris "Marie Curie"*.
- . 1998. Climatic changes, paleogeography, and the evolution of Neandertals. In *Neandertals and Modern Humans in Western Asia*, eds. T. Akazawa, K. Aoki & O. Bar-Yosef. New York: Plenum Press.
- Hublin, J. J. (2009) The origin of Neandertals. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106, 16022-16027.
- Ishida, H. & Y. Dodo (1993) Nonmetric cranial variation and the populational affinities of the Pacific peoples. *American Journal of Physical Anthropology*, 90, 49-57.
- Jeanty, P., S. R. Silva & C. Turner (2000) Prenatal diagnosis of wormian bones. *Journal of Ultrasound in Medicine*, 19, 863-9.
- Jeffery, N. (2003) Brain expansion and comparative prenatal ontogeny of the non-hominoid primate cranial base. *Journal of Human Evolution*, 45, 263-284.
- Jeffery, N. & F. Spoor (2002) Brain size and the human cranial base: A prenatal perspective. *American Journal of Physical Anthropology*, 118, 324-340.
- (2004) Ossification and midline shape changes of the human fetal cranial base. *American Journal of Physical Anthropology*, 123, 78-90.
- Jelinek, J. (1969) Neanderthal man and *Homo sapiens* in Central and Eastern Europe. *Current Anthropology*, 10, 475-503.
- Kalvin, A. D., D. Dean & J.-J. Hublin (1995) Reconstruction of human fossils. *IEEE Computer Graphics and Applications*, 15, 12-15.

- Klingenberg, C. P. 2002. Developmental instability as a research tool: using patterns of fluctuating asymmetry to infer the developmental origins of morphological integration. In *Developmental instability: causes and consequences*, ed. M. Polak. New York: Oxford University Press.
- (2011) MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. *Mol Ecol Resour*, advance online.
- Klingenberg, C. P., M. Barluenga, A. Meyer & P. Wainwright (2002) Shape analysis of symmetric structures: quantifying variation among individuals and asymmetry. *Evolution*, 56, 1909-1920.
- Klingenberg, C. P. & L. Leamy (2001) Quantitative genetics of geometric shape in the mouse mandible. *Evolution* 55, 2342-2352.
- Klingenberg, C. P. & G. S. McIntyre (1998) Geometric morphometrics of developmental instability: analyzing patterns of fluctuating asymmetry with Procrustes methods. *Evolution* 52, 1363-1375.
- Klingenberg, C. P. & M. Zimmermann (1992) Static, ontogenetic, and evolutionary allometry: a multivariate comparison in nine species of water striders. *American Naturalist* 140, 601-620.
- Kohn, L. A. P., S. R. Leigh, S. C. Jacobs & J. M. Cheverud (1993) Effects of annular cranial vault modification on the cranial base and face. *American Journal of Physical Anthropology*, 90, 147-168.
- Konigsberg, L. W., L. A. P. Kohn & J. M. Cheverud (1993) Cranial deformation and nonmetric trait variation. *American Journal of Physical Anthropology*, 90, 35-48.
- Korey, K. A. (1980) The incidence of bilateral nonmetric skeletal traits: A reanalysis of sampling procedures. *American Journal of Physical Anthropology*, 53, 19-23.
- (1980) The incidence of bilateral nonmetric skeletal traits: A reanalysis of sampling procedures. *American Journal of Physical Anthropology*, 53, 19-23.
- Leamy, L. (1993) Morphological integration of fluctuating asymmetry in the mouse mandible. *Genetica* 89, 139-153.
- Leigh, S. R. (1996) Evolution of human growth spurts. *American Journal of Physical Anthropology*, 101, 455-474.

- (2001) Evolution of human growth. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 10, 223-236.
- Leigh, S. R. & P. B. Park (1998) Evolution of human growth prolongation. *American Journal of Physical Anthropology*, 107, 331-350.
- Lepre, C. J., H. Roche, D. V. Kent, S. Harmand, R. L. Quinn, J.-P. Brugal, P.-J. Texier, A. Lenoble & C. S. Feibel (2001) An earlier origin for the Acheulian. *Nature*, 477, 82-85.
- Leutenegger, W. & J. M. Cheverud. 1984. Sexual dimorphism in primates: The effects of size. In *Size and Scaling in Primate Biology*, ed. W. Jungers. New York: Plenum Press.
- Lewontin, R. C. 1998. *Gene, organismo e ambiente*. Bari: Laterza.
- Lieberman, D. E. (1996) How and why humans grow thin skulls: Experimental evidence for systemic cortical robusticity. *American Journal of Physical Anthropology*, 101, 217-236.
- (2008) Speculations about the selective basis for modern human craniofacial form. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 17, 55-68.
- . 2011. *The evolution of human head*. Cambridge (MA): The Belknap Press of Harvard University Press.
- Lieberman, D. E. & R. C. McCarthy (1999) The ontogeny of cranial base angulation in humans and chimpanzees and its implications for reconstructing pharyngeal dimensions. *Journal of Human Evolution*, 36, 487-517.
- Lieberman, D. E., O. M. Pearson & K. M. Mowbray (2000b) Basicranial influence on overall cranial shape. *Journal of Human Evolution*, 38, 291-315.
- Lieberman, D. E., C. F. Ross & M. J. Ravosa (2000a) The primate cranial base: Ontogeny, function, and integration. *American Journal of Physical Anthropology: Yearbook of Physical Anthropology*, 113, 117-169.
- Lockwood, C. A., C. G. Menter, J. Moggi-Cecchi & A. W. Keyser (2007) Extended Male Growth in a Fossil Hominin Species. *Science*, 318, 1443-1446.
- Macchiarelli, R., L. Bondioli, M. Chech, A. Coppa, I. Fiore, R. Russom, F. Vecchi, Y. Libsekal & L. Rook (2004) The late Early Pleistocene human remains from Buia, Danakil Depression, Eritrea. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, 110.

- Mallegni, F. 2011. The Earliest European Human Peopling After the Recent Discoveries: Early Neanderthals or Different Lineages? In *Continuity and Discontinuity in the Peopling of Europe*, eds. S. Condemi & G.-C. Weniger, 55-66. Dordrecht: Springer
- Mallegni, F., E. Carnieri, M. Bisconti, G. Tartarelli, S. Ricci, I. Biddittu & A. Segre (2003) *Homo cepranensis* sp. nov. and the evolution of African-European Middle Pleistocene hominids. *Comptes Rendus Palevol*, 2, 153-159.
- Mania, D., U. Mania & E. Vlcek (1995) Dernieres decouvertes de restes humains dans le travertin du Pleistocene moyen de Bilzingsleben. Etat actuel des recherches. *L'Anthropologie*, 99, 42-54.
- Mania, D. & E. Vlcek (1987) *Homo erectus* from Bilzingsleben - His culture and his environment. *Anthropologie (Brno)*, 25, 1-45.
- Manzi, G. (1991) Braincase architecture morphology of the Neanderthal cranium from Grotta Guattari and the nature of the archaic/modern transition. *Quaternaria Nova* 1, 113-124.
- (2003) "Epigenetic" cranial traits, Neandertals, and the origin of *Homo sapiens*. *Rivista di Antropologia*, 81, 57-67.
- (2004) Human evolution at the Matuyama-Brunhes boundary. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 13, 11-24.
- (2011) Before the Emergence of *Homo sapiens*: Overview on the Early-to-Middle Pleistocene Fossil Record (with a Proposal about *Homo heidelbergensis* at the subspecific level). *International Journal of Evolutionary Biology*, 2011, Article ID 582678, 11 pages.
- Manzi, G., E. Bruner & P. Passarelli (2003) The one-million-year-old *Homo* cranium from Bouri (Ethiopia): a reconsideration of its *H. erectus* affinities. *Journal of Human Evolution*, 44, 731-736.
- Manzi, G. & F. Di Vincenzo (2011) L'ultimo antenato. *Le Scienze*, 516, 52-59.
- Manzi, G., A. Gracia & J.-L. Arsuaga (2000) Cranial discrete traits in the Middle Pleistocene humans from Sima de los Huesos (Sierra de Atapuerca, Spain). Does hypostosis represent any increase in "ontogenetic stress" along the Neanderthal lineage? *Journal of Human Evolution*, 38, 425-446.
- Manzi, G., D. Magri, S. Milli, M. R. Palombo, V. Margari, V. Celiberti, M. Barbieri, M. Barbieri, R. T. Melis, M. Rubini, M. Ruffo, B. Saracino, P. C. Tzedakis, A. Zarattini &

- I. Biddittu (2010a) The new chronology of the Ceprano calvarium (Italy). *Journal of Human Evolution*, 59, 580-585.
- Manzi, G., D. Magri & M. R. Palombo (2010b) Early-Middle Pleistocene environmental changes and human evolution in the Italian peninsula. *Quaternary Science Reviews*, 30, 1420-1438.
- Manzi, G., F. Mallegni & A. Ascenzi (2001) A cranium for the earliest Europeans: Phylogenetic position of the hominid from Ceprano, Italy. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 98, 10011-10016.
- Manzi, G. & A. Vienna (1997) Cranial non-metric traits as indicators of hypostosis or hyperostosis. *Rivista di Antropologia*, 75, 41-61.
- Manzi, G., A. Vienna & G. Hauser (1996) Developmental stress and cranial hypostosis by epigenetic trait occurrence and distribution: an exploratory study on the Italian Neandertals. *Journal of Human Evolution*, 30, 511-527.
- McCarthy, R. C. (2001) Anthropoid cranial base architecture and scaling relationships. *Journal of Human Evolution*, 40, 41-66.
- McGrath, J. W., J. M. Cheverud & J. E. Buikstra (1984) Genetic correlations between sides and heritability of asymmetry for nonmetric traits in rhesus macaques on Cayo Santiago. *American Journal of Physical Anthropology*, 64, 401-411.
- Milne, N., L. H. Schmitt & L. Freedman (1983) Discrete trait variation in Western Australian Aboriginal skulls. *Journal of Human Evolution*, 12, 157-168.
- Mitteroecker, P. & F. Bookstein (2008) The evolutionary role of modularity and integration in the hominoid cranium. *Evolution*, 62, 943-958.
- Møller, A. P. & J. P. Swaddle. 1997. *Asymmetry, Developmental Stability, and Evolution*. Oxford: Oxford University Press.
- Molto, J. E. 1983. *Biological relationships of southern Ontario Woodland peoples: the evidence of discontinuous cranial morphology*. Ottawa: National Museum of Canada, Archaeological survey of Canada.
- (1985) Simultaneous occurrence of discontinuous cranial traits: some theoretical and practical considerations for population studies. *Canadian Review of Physical Anthropology*, 57-65.
- Monnier, G. F. (2006) The Lower/Middle Paleolithic Periodization in Western Europe: An Evaluation. *Current Anthropology*, 47, 709-744.

- Moore, S. 1955. *Hyperostosis cranii*. Springfield: Charles C. Thomas.
- Morriss-Kay, G. M. & A. O. M. Wilkie (2005) Growth of the normal skull vault and its alteration in craniosynostosis: insights from human genetics and experimental studies. *Journal of Anatomy*, 207, 637-653.
- Moss, M. L. (1958) The pathogenesis of artificial cranial deformation. *American Journal of Physical Anthropology*, 16, 269-286.
- (1959) The pathogenesis of premature cranial synostosis in man. *Acta Anatomica* 37, 351-370.
- (1997) The functional matrix hypothesis revisited. 4. The epigenetic antithesis and the resolving synthesis. *American Journal of Orthodontics and Dentofacial Orthopedics*, 112, 410-417.
- Moss, M. L. & R. W. Young (1960) A functional approach to craniology. *American Journal of Physical Anthropology*, 18, 281-292.
- Mounier, A., S. Condemi & G. Manzi (2011) The Stem Species of Our Species: A Place for the Archaic Human Cranium from Ceprano, Italy. *PLoS ONE*, 6, e18821.
- Mowbray, K. (2005) Surface bone histology of the occipital bone in humans and chimpanzees. *The Anatomical Record Part B: The New Anatomist*, 283B, 14-22.
- Muttoni, G., G. Scardia, D. V. Kent, C. C. Swisher & G. Manzi (2009) Pleistocene magnetostratigraphy of early hominin sites at Ceprano and Fontana Ranuccio, Italy. *Earth and Planetary Science Letters*, 286, 255-268.
- Nevell, L. & B. Wood (2008) Cranial base evolution within the hominin clade. *Journal of Anatomy*, 212, 455-468.
- Nomade, S., G. Muttoni, H. Guillou, E. Robin & G. Scardia (2011) First  $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$  age of the Ceprano man (central Italy). *Quaternary Geochronology*, 6, 453-457.
- Nowlan, N. C., P. Murphy & P. J. Prendergast (2008) A dynamic pattern of mechanical stimulation promotes ossification in avian embryonic long bones. *Journal of Biomechanics*, 41, 249-258.
- Nuckolls, G. H., L. Shum & H. C. Slavkin (1999) Progress Toward Understanding Craniofacial Malformations. *The Cleft Palate-Craniofacial Journal*, 36, 12-26.
- O'Loughlin, V. D. (2004) Effects of different kinds of cranial deformation on the incidence of wormian bones. *American Journal of Physical Anthropology*, 123, 146-155.

- Olson, E. C. & R. L. Miller. 1958. *Morphological Integration*. Chicago University of Chicago Press.
- Olson, T. R. 1981. Basicranial morphology of the extant hominoids and Pliocene hominids: The new material from the Hadar Formation, Ethiopia, and its significance in early human evolution and taxonomy. In *Aspects of Human Evolution*, ed. C. Stringer, 99-128. London: Taylor & Francis.
- Ossenberg, N. S. 1969. *Discontinuous morphological variation in the human cranium*. Ph.D. Dissertation, University of Toronto.
- (1970) The influence of artificial cranial deformation on discontinuous morphological traits. *American Journal of Physical Anthropology*, 33, 357-371.
- (1976) Within and between race distances in population studies based on discrete traits of the human skull. *American Journal of Physical Anthropology*, 45, 701-715.
- Oxenham, M. F. & I. Cavill (2010) Porotic hyperostosis and cribra orbitalia: the erythropoietic response to iron-deficiency anaemia. *Anthropological Science*, 118, 199-200.
- Palmer, A. R. (1996) Waltzing with Asymmetry. *BioScience*, 46, 518-532.
- Palmer, A. R. & C. Strobeck (1986) Fluctuating Asymmetry: Measurement, Analysis, Patterns. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 17, 391-421.
- (1992) Fluctuating asymmetry as a measure of developmental stability: Implications of non-normal distributions and power of statistical tests. *Acta Zoologica Fennica*, 191, 55-70.
- Panagiotopoulou, O. (2009) Finite element analysis (FEA): Applying an engineering method to functional morphology in anthropology and human biology. *Annals of Human Biology*, 36, 609-623.
- Panzer, M. B. & D. S. Cronin (2009) C4-C5 segment finite element model development, validation, and load-sharing investigation. *Journal of Biomechanics*, 42, 480-490.
- Parsons, P. A. (1990) Fluctuating Asymmetry: an Epigenetic Measure of Stress. *Biological Reviews*, 65, 131-145.

- Penin, X., C. Berge & M. Baylac (2002) Ontogenetic study of the skull in modern humans and the common chimpanzees: Neotenic hypothesis reconsidered with a tridimensional procrustes analysis. *American Journal of Physical Anthropology*, 118, 50-62.
- Peretto, C. 2001. The oldest human population in Europe: "long" or "short" chronologies. In *Humanity from African naissance to coming millennia*, eds. P. V. Tobias, M. A. Raath, G. A. Doyle & J. Moggi-Cecchi. Firenze-Johannesburg: Firenze University Press-Witwatersrand University Press.
- Perizonius, W. R. K. (1979) Non-metric cranial traits: Sex difference and age dependence. *Journal of Human Evolution*, 8, 679-684.
- Perou, M. L. 1964. *Cranial hyperostosis*. Springfield: Charles C. Thomas.
- Ponce de Leon, M. S. 2008. Paleoanthropology, Computer-Assisted. In *Encyclopedia of Archaeology*, ed. M. P. Deborah, 1763-1766. New York: Academic Press.
- Ponce de Leon, M. S., L. Golovanova, V. Doronichev, G. Romanova, T. Akazawa, O. Kondo, H. Ishida & C. P. E. Zollikofer (2008) Neanderthal brain size at birth provides insights into the evolution of human life history. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105, 13764-13768.
- Ponce de Leon, M. S. & C. P. E. Zollikofer (2001) Neanderthal cranial ontogeny and its implications for late hominid diversity. *Nature*, 412, 534-538.
- Ponce De León, M. S. & C. P. E. Zollikofer (1999) New evidence from Le Moustier 1: Computer-assisted reconstruction and morphometry of the skull. *The Anatomical Record*, 254, 474-489.
- Portnoy, S., Z. Yizhar, N. Shabshin, Y. Itzhak, A. Kristal, Y. Dotan-Marom, I. Siev-Ner & A. Gefen (2008) Internal mechanical conditions in the soft tissues of a residual limb of a trans-tibial amputee. *Journal of Biomechanics*, 41, 1897-1909.
- Pucciarelli, H. M. (1974) The influence of experimental deformation on neurocranial Wormian bones in rats. *American Journal of Physical Anthropology*, 41, 29-37.
- Raffi, S. & E. Serpagli. 1998. *Introduzione alla paleontologia*. Torino: UTET.
- Ricci, F. 2007. *I caratteri non-metrici del cranio umano come marcatori genetici o come indicatori di "stress ontogenetico"?*. Tesi di dottorato. Roma: Sapienza Università di Roma.

- Ricci, F., F. Di Vincenzo & G. Manzi. 2009. Significato dei caratteri non-metrici e loro utilità negli studi popolazionistici. In *Evoluzione e biodiversità umana: la storia naturale dell'uomo 200 anni dopo Darwin*, eds. D. Caramelli, J. Moggi Cecchi & R. Stanyon, 210. Firenze: AAI - Associazione Antropologica Italiana.
- Ricci, F., C. Fornai, V. T. Blos, O. Rickards, S. di Lernia & G. Manzi (2008) Evidence of artificial cranial deformation from the later prehistory of the Acacus Mts. (southwestern Libya, Central Sahara). *International Journal of Osteoarchaeology*, 18, 372-391.
- Rice, D. P. C. (2005) Craniofacial Anomalies: From Development to Molecular Pathogenesis. *Current Molecular Medicine*, 5, 699-722.
- Richtsmeier, J. T., J. M. Cheverud & J. E. Buikstra (1984) The relationship between cranial metric and nonmetric traits in the rhesus macaques from Cayo Santiago. *American Journal of Physical Anthropology*, 64, 213-222.
- Rightmire, G. P. (1972) Cranial measurements and discrete traits compared in distance studies of African Negro skulls. *Human Biology*, 44, 263-276.
- . 1976. Metric versus discrete traits in African skulls. In *The measures of man*, eds. E. Giles & J. S. Friedlander, 383-407. London: Peabody Museum Press.
- (1998) Human evolution in the Middle Pleistocene: The role of *Homo heidelbergensis*. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 6, 218-227.
- Roche, H., J.-P. Brugal, A. Delagnes, C. Feibel, S. Harmand, M. Kibunjia, S. Prat & P.-J. Texier (2003) Les sites archéologiques plio-pléistocènes de la formation de Nachukui, Ouest-Turkana, Kenya: bilan synthétique 1997-2001. 2, 663-673.
- Rohlf, F. J. 2006a. TpsDig2, Version 2.10. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook, Stony Brook, NY. Available at <http://life.bio.sunysb.edu/morph/>.
- . 2006b. TpsRelw, Version 1.44. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook, Stony Brook, NY. Available at <http://life.bio.sunysb.edu/morph/>.
- Rohlf, F. J. & M. Corti (2000) Use of Two-Block Partial Least-Squares to Study Covariation in Shape. *Systematic Biology*, 49, 740-753.
- Rohlf, F. J. & D. Slice (1990) Extensions of the Procrustes Method for the Optimal Superimposition of Landmarks *Syst Biol*, 39, 40-59.

- Rosas, A. & M. Bastir (2002) Thin-plate spline analysis of allometry and sexual dimorphism in the human craniofacial complex. *American Journal of Physical Anthropology*, 117, 236-245.
- Rosas, A., M. Bastir, C. Martínez-Maza, A. García-Taberner & C. Lalueza-Fox. 2006. Inquiries into Neanderthal Cranio-facial Development and Evolution: 'Accretion' vs 'organismal' models. In *Neanderthals Revisited: New Approaches and Perspectives*, eds. K. Harvati & T. Harrison. Dordrecht: Springer.
- Rosing, F. W. (1984) Discreta of the human skeleton: a critical review. *Journal of Human Evolution*, 13, 319-323.
- Ross, C. & M. Henneberg (1995) Basicranial flexion, relative brain size, and facial kyphosis in *Homo sapiens* and some fossil hominids. *American Journal of Physical Anthropology*, 98, 575-593.
- Ross, C. F., M. Henneberg, M. J. Ravosa & S. Richard (2004) Curvilinear, geometric and phylogenetic modeling of basicranial flexion: is it adaptive, is it constrained? *Journal of Human Evolution*, 46, 185-213.
- Ross, C. F. & M. J. Ravosa (1993) Basicranial flexion, relative brain size, and facial kyphosis in nonhuman primates. *American Journal of Physical Anthropology*, 91, 305-324.
- Saitou, N. & M. Nei (1987) The neighbor-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees. *Molecular Biology and Evolution*, 4, 406-425.
- Salvadei, L., F. Ricci & G. Manzi (2001) Porotic hyperostosis as a marker of health and nutritional conditions during childhood: Studies at the transition between imperial rome and the early middle ages. *American Journal of Human Biology*, 13, 709-717.
- Sanchez-Lara, P. A., J. M. Graham, A. V. Hing, J. Lee & M. Cunningham (2007) The morphogenesis of wormian bones: A study of craniosynostosis and purposeful cranial deformation. *American Journal of Medical Genetics Part A*, 143A, 3243-3251.
- Santa Luca, A. P. (1978) A re-examination of presumed Neandertal-like fossils. *Journal of Human Evolution*, 7, 619-636.
- Santonja, M. & P. Villa. 2006. The Acheulian of Western Europe. In *Axe Age - Acheulian tool-making from quarry to discard*, eds. N. Goren-Inbar, G. Sharon & T. E. Levy. London: Equinox Publishing, Approaches to Anthropological Archaeology.

- Saunders, S. R. 1978. *The development and Distribution of Discontinuous Morphological Variation of the Human Infracranial Skeleton*. Ottawa: National Museums of Canada, Archaeological Survey of Canada, Paper n. 81.
- . 1989. Nonmetric skeletal variation. In *Reconstruction of Life from the Skeleton*, eds. M. Y. Iscan & K. A. R. Kennedy. New York: Wiley-Liss.
- . 2007. Juvenile Skeletons and Growth-Related Studies. In *Biological Anthropology of the Human Skeleton*, 115-147. John Wiley & Sons, Inc.
- Saunders, S. R. & D. L. Rainey. 2007. Nonmetric Trait Variation in the Skeleton: Abnormalities, Anomalies, and Atavisms. In *Biological Anthropology of the Human Skeleton*, 533-559. John Wiley & Sons, Inc.
- Scheuer, L. & S. Black. 2004. *The Juvenile Skeleton*. Amsterdam: Elsevier.
- Schwartz, J. H. & I. Tattersall (1996b) Significance of some previously unrecognized apomorphies in the nasal region of *Homo neanderthalensis*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 93, 10852-10854.
- (1996a) Toward distinguishing *Homo neanderthalensis* from *Homo sapiens*, and vice versa. *Anthropologie (Brno)*, 34, 79-88.
- Scott, G. R. & L. Gibert (2009) The oldest hand-axes in Europe. *Nature*, 461, 82-85.
- Segre, A. G. & A. Ascenzi (1984) Fontana Ranuccio: Italy's earliest middle Pleistocene hominid site. *Current Anthropology*, 24, 230-233.
- Segre, A. G. & I. Biddittu (1981) Le più antiche tracce dell'attività umana nella valle del Sacco. *Quaderni del Centro di studio per l'archeologia etrusco-italica*, 5, 26-34.
- Seilacher, A. (1970) Arbeitskonzept zur konstruktions-morphologie. *Lethaia*, 3, 393-396.
- Sergi, S. (1934) Ossicini fontanellari della regione del lambda nel cranio di Saccopastore e nei crani neandertaliani. *Rivista di Antropologia*, 30, 101-112.
- (1944) Craniometria e craniografia del primo paleantropo di Saccopastore. *Ricerche di Morfologia*, 20-21, 733-791.
- (1948) I piegamenti della base nei paleantropi di Saccopastore e del Monte Circeo. *Rendiconti dell'Accademia Nazionale dei Lincei, Classe Sc.FMN 5 ser.*, 8, 306-313.
- Shapiro, R. & F. Robinson (1976) Embryogenesis of the human occipital bone. *American Journal of Roentgenology*, 126, 1063-1068.

- She, R. & J. Szakacs (2004) Hyperostosis Frontalis Interna: Case Report and Review of Literature. *Annals of Clinical & Laboratory Science*, 34, 206-208.
- Shea, B. (1986) Ontogenetic approaches to sexual dimorphism in anthropoids. *Human Evolution*, 1, 97-110.
- Shea, B. T. (1989) Heterochrony in human evolution: The case for neoteny reconsidered. *American Journal of Physical Anthropology*, 32, 69-101.
- Skelton, R. R. & H. M. McHenry (1992) Evolutionary relationships among early hominids. *Journal of Human Evolution*, 23, 309-349.
- Slice, D. E. 1998. *Morpheus et al.: software for morphometric research*. Department of Ecology and Evolution, State University of New York.
- Smith, F. H. (1982) Upper Pleistocene Hominid evolution in South-Central Europe: A review of the evidence and analysis of trends. *Current Anthropology*, 23, 667-703.
- . 1984. Fossil hominids from the Upper Pleistocene of Central Europe and the origin of modern Europeans. In *The origins of modern humans: A world survey of the fossil evidence*, eds. F. H. Smith & F. Spencer. New York: Alan R. Liss.
- Smith, F. H., I. Janković & I. Karavanić (2005) The assimilation model, modern human origins in Europe, and the extinction of Neandertals. *Quaternary International*, 137, 7-19.
- Smith, R. J., P. J. Gannon & B. H. Smith (1995) Ontogeny of australopithecines and early *Homo*: evidence from cranial capacity and dental eruption. *Journal of Human Evolution*, 29, 155-168.
- Sperber, G. H. 1989. *Craniofacial Embryology*. London: Wright.
- (1999) Pathogenesis and morphogenesis of craniofacial developmental anomalies. *Annals of the Academy Of Medicine Singapore*, 28, 708-713.
- Spoor, F. (1997) Basicranial architecture and relative brain size of Sts 5 (*Australopithecus africanus*) and other Plio-Pleistocene hominids. *South African Journal of Science* 93, 182-187.
- Stini, W. A. 1985. Growth rates and sexual dimorphism in evolutionary perspective. In *The Analysis of Prehistoric Diets*, eds. R. I. Gilbert & J. H. Mielke. Orlando: Academic Press.

- Strait, D. S. (1999) The scaling of basicranial flexion and length. *Journal of Human Evolution*, 37, 701-719.
- (1999) The scaling of basicranial flexion and length. *Journal of Human Evolution*, 37, 701-719.
- Strait, D. S. & F. E. Grine (2004) Inferring hominoid and early hominid phylogeny using craniodental characters: the role of fossil taxa. *Journal of Human Evolution*, 47, 399-452.
- Strait, D. S., F. E. Grine & M. A. Moniz (1997) A reappraisal of early hominid phylogeny. *Journal of Human Evolution*, 32, 17-82.
- Stringer, C. B. (1974) A multivariate study of the Petralona skull. *Journal of Human Evolution*, 3, 397-404.
- (1983) Some further notes on the morphology and dating of the Petralona hominid. *Journal of Human Evolution*, 12, 731-742.
- Stringer, C. B. & J. J. Hublin (1999) New age estimates for the Swanscombe hominid, and their significance for human evolution. *Journal of Human Evolution*, 37, 873-877.
- Stringer, C. B., J.-J. Hublin & B. Vandermeersch. 1984. The origin of anatomically modern humans in western Europe. In *The Origins of Modern Humans: A World Survey of the Fossil Evidence*, eds. F. Smith & F. Spencer. New York: Alan R. Liss.
- Stuart-Macadam, P. (1992) Porotic hyperostosis: A new perspective. *American Journal of Physical Anthropology*, 87, 39-47.
- Suwa, G., B. Asfaw, R. T. Kono, D. Kubo, C. O. Lovejoy & T. D. White (2009) The *Ardipithecus ramidus* Skull and Its Implications for Hominid Origins. *Science*, 326, 68-68e7.
- Tanner, J. M. 1962. *Growth at adolescence, (2nd ed.)*. Oxford: Blackwells Scientific Publications.
- Tattersall, I. & J. Schwartz. 2006. The distinctiveness and systematic context of *Homo neanderthalensis*. In *Neanderthals Revisited: New Approaches and Perspectives*, eds. K. Harvati & T. Harrison. Dordrecht: Springer.
- Tattersall, I. & J. H. Schwartz (1998) Morphology, paleoanthropology, and neanderthals. *The Anatomical Record*, 253, 113-117.

- Thompson, D. A. W. 1917. *On Growth and Form*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Thornhill, R. & A. P. Møller (1997) Developmental stability, disease and medicine. *Biological Reviews*, 72, 497-548.
- Tomkins, J. L. & J. S. Kotiaho. 2001 Fluctuating asymmetry. In *Encyclopedia of Life Sciences*. London MacMillan Reference.
- Torgersen, J. (1951) Asymmetry and skeletal maturation. *Acta Radiologica*, 36, 521-523.
- Trinkaus, E. (1978) Bilateral asymmetry of human skeletal non-metric traits. *American Journal of Physical Anthropology*, 49, 315-318.
- (2006) Modern Human versus Neandertal Evolutionary Distinctiveness. *Current Anthropology*, 47, 597-620.
- Trinkaus, E. & M. Lemay (1982) Occipital bunning among later pleistocene hominids. *American Journal of Physical Anthropology*, 57, 27-35.
- Trinkaus, E., Å. Milota, R. Rodrigo, G. Mircea & O. Moldovan (2003) Early modern human cranial remains from the Pesteră cu Oase, Romania. *Journal of Human Evolution*, 45, 245-253.
- Turner, C. G., C. R. Nichol & G. R. Scott. 1991. Scoring procedures for key morphological traits of the permanent dentition: the Arizona State University dental anthropology system. In *Advances in Dental Anthropology*, eds. M. A. Kelley & C. S. Larsen. Phoenix: Wiley-Liss.
- Ubelaker, D. H. 1989. *Human Skeletal Remains: Excavation, Analysis, Interpretation (2nd Ed.)*. Washington, DC: Taraxacum.
- Ulhaas, L. 2007. Computer-Based Reconstruction: Technical Aspects and Applications. In *Handbook of Paleoanthropology*, eds. W. Henke & I. Tattersall, 787-813. Berlin & Heidelberg: Springer
- Van der Klaauw, C. J. (1946) Cerebral skull and facial skull. *Arch. Neerl. Zool.*, 7, 16-37.
- (1952) Size and position of the functional component of the skull. *Arch. Neerl. Zool.*, 9, 1-559.
- Van Valen, L. (1962 ) A study of fluctuating asymmetry. *Evolution*, 16 125-142.
- Vienna, A. & G. Manzi (1987) Studio sull'espressione dei tubercoli facciali esterni in crani romani moderni. *Rivista di Antropologia*, 65, 365-376.

- Vlcek, E. 1970. Relations morphologiques des types humains fossiles de Brno et Cro-Magnon au Pleistocene Supérieur d'Europe. In *L'homme de Cro-Magnon*, eds. G. Camps & G. Olivier. Paris: Arts et Métiers Graphiques.
- Vrba, E. S. (1998) Multiphasic Growth Models and the Evolution of Prolonged Growth Exemplified by Human Brain Evolution. *Journal of Theoretical Biology*, 190, 227-239.
- Waddington, C. H. 1939. *An introduction to modern genetics*. New York: Macmillan.
- (1942) The epigenotype. *Endeavour* 1, 18.
- . 1956. *The principle of embryology*. London: Allen & Unwin.
- (1942b) Canalization of development and the inheritance of acquired characters. *Nature* 150
- . 1968. *Towards a theoretical biology*. Edimburgh: Edimburgh University Press.
- Wagner, G. P. (1996) Homologues, Natural Kinds and the Evolution of Modularity. *American Zoologist*, 36, 36-43.
- Weidenreich, F. (1943) The skull of *Sinanthropus pekinensis*: a comparative study of a primitive hominid skull. *Palaeontologica Sinica* D10:1-485.
- Warren, S. M., J. A. Greenwald, J. A. Spector, P. Bouletreau, B. J. Mehrara & M. T. Longaker (2001) New Developments in Cranial Suture Research. *Plastic and Reconstructive Surgery*, 107, 523-540.
- Weaver, T. D. & J.-J. Hublin (2009) Neandertal birth canal shape and the evolution of human childbirth. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106, 8151-8156.
- Weber, G. W. & F. Bookstein. 2011. *Virtual Anthropology. A guide to a new interdisciplinary field*. Wien & New York: Springer.
- White, C. D. (1996) Sutural effects of fronto-occipital cranial modification. *American Journal of Physical Anthropology*, 100, 397-410.
- Wilkie, A. O. M. (1997) Craniosynostosis: Genes and Mechanisms. *Human Molecular Genetics*, 6, 1647-1656.
- Wilkie, A. O. M. & G. M. Morriss-Kay (2001) Genetics of craniofacial development and malformation. *Nat Rev Genet*, 2, 458-468.

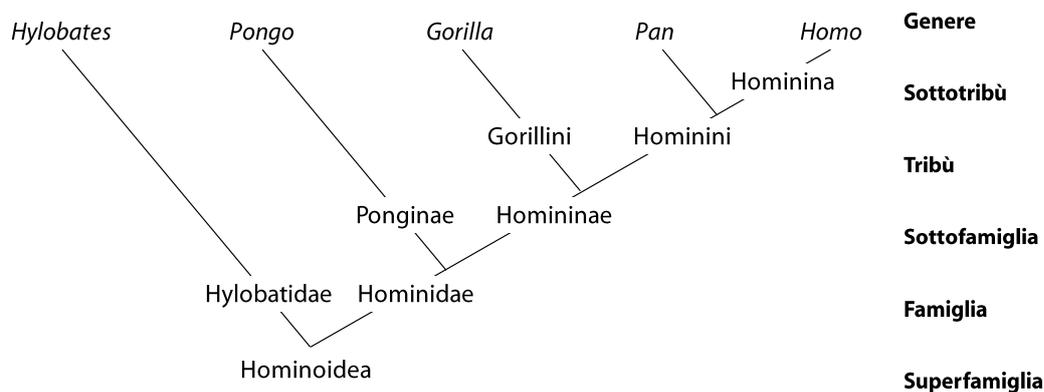
- Willmore, K. E., C. P. Klingenberg & B. Hallgrímsson (2005) The relationship between fluctuating asymmetry and environmental variance in rhesus macaque skulls. *Evolution*, 59, 898-909.
- Wolpoff, M. H., J. Hawks, D. W. Frayer & K. Hunley (2001) Modern Human Ancestry at the Peripheries: A Test of the Replacement Theory. *Science*, 291, 293-297.
- Wood, B. & B. G. Richmond (2000) Human evolution: taxonomy and paleobiology. *Journal of Anatomy*, 197, 19-60.
- Wood, B. A. 1991. *Koobi Fora research project. Volume 4. Hominid cranial remains*. Oxford: Clarendon Press.
- Wood, C. G. & J. M. Lynch. 1996. Sexual dimorphism in the craniofacial skeleton of modern humans. In *Advances in Morphometrics*, eds. L. F. Marcus, M. Corti, A. Loy, G. J. P. Naylor & D. E. Slice. New York: Plenum Press.
- Wright, S. (1934 ) An Analysis of Variability in Number of Digits in an Inbred Strain of Guinea Pigs. *Genetics*, 19, 506-536.
- . 1984. *Evolution and the Genetics of Populations: Genetics and Biometric Foundations v. 4 (Variability within and Among Natural Populations); New Edition*. Chicago University of Chicago Press.
- Zelditch, M. L., D. L. Swiderski, H. D. Sheets & W. L. Fink. 2004. *Geometric Morphometrics for biologists: a primer*. London: Elsevier Academic Press.
- Zollikofer, C. & M. S. Ponce de Leon. 2006. Cranial growth models: heterochrony, heterotopy, and the kinematics of ontogeny. In *Neanderthals Revisited: New Approaches and Perspectives*, eds. K. Harvati & T. Harrison. Dordrecht: Springer.
- Zollikofer, C. P. E. & M. S. Ponce de Leon (2010) The evolution of hominin ontogenies. *Seminars in Cell & Developmental Biology*, 21, 441-452.
- Zollikofer, C. P. E., M. S. Ponce de Leon, D. E. Lieberman, F. Guy, D. Pilbeam, A. Likius, H. T. Mackaye, P. Vignaud & M. Brunet (2005) Virtual cranial reconstruction of *Sahelanthropus tchadensis*. *Nature*, 434, 755-759.
- Zollikofer, C. P. E., M. S. Ponce de Leon, R. D. Martin & P. Stucki (1995) Neanderthal computer skulls. *Nature*, 375, 283-285.

# Appendice 1

## *Lista sinonimica annotata*

Lista delle sinonimie disponibili per la sottotribù  
Hominina (Primates; Hominoidea)<sup>8</sup>

<b>Ordine:</b>	Primates Linnaeus, 1758
<b>Sottordine:</b>	Anthropoidea Mivart, 1864
<b>Superfamiglia:</b>	Hominoidea Gray, 1825
<b>Famiglia:</b>	Hominidae Gray, 1825 <sup>9</sup>
<b>Sottofamiglia:</b>	Homininae Gray, 1825 <sup>10</sup>
<b>Tribù:</b>	Hominini Gray, 1825
<b>Sottotribù:</b>	Hominina Gray, 1825



**Figura A.1** Classificazione attuale del genere *Homo* in base a dati morfologici e genetici (fonti varie)

<sup>8</sup> Non include la tassonomia introdotta già da Linneo per descrivere la variabilità moderna in razze

<sup>9</sup> Include la famiglia Pithecanthropidae Dubois, 1892

<sup>10</sup> Include le sottofamiglie Preanthropinae Cela-Conde e Altaba, 2002 e Australopithecinae Gregory e Hellman, 1939

**Generi e Specie:****Olotipo***Homo* Linnaeus 1758<sup>11</sup>*Homo sapiens* Linnaeus, 1758

---

Sin: *Homo pliocenicus* Kobelt 1891

Fontezuelas 1

Sin: *Homo spelaeus* Vacher de Lapouge, 1899

Cro-Magnon 1

Sin: *Homo grimaldii* Vacher de Lapouge, 1899

Gr. Enfants

Sin: *Homo priscus* Vacher de Lapouge, 1899

Chancelade

Sin: *Tetraprothomo argentinus* Ameghino, 1907

Monte hermoso 1

Sin: *Homo neogaeus* Lehmann-Nitsche, 1908<sup>12</sup>

Monte hermoso 1

Sin: *Diprothomo platensis* Ameghino, 1909

Buenos Aires 1

Sin: *Prothomo pampeus* Ameghino, 1909

Miramary Necochea

Sin: *Homo caputinclinatus* Ameghino, 1910

Arroyo el Siasgo

Sin: *Homo sinemento* Ameghino, 1910

Arroyo la Tigra

Sin: *Homo aurignacensis* Klaatsch e Hauser, 1910

Combe-Capelle

Sin: *Notanthropus eurafricanus* Sergi, 1911

Grimaldi indet.

Sin: *Notanthropus eurafricanus recens* Sergi, 1911

Combe-Capelle

Sin: *Notanthropus eurafricanus arcaius* Sergi, 1911

Predmosti ind.

Sin: *Homo mediterraneus fossilis* Behm, 1915

Oberkassel 1

Sin: *Homo capensis* Broom, 1917

Boskop 1

Sin: *Homo wadjakensis* (Dubois, 1921)

Wadjak 1

Sin: *Homo sapiens cromagnonensis* Gregory, 1921

Cro-Magnon 1

Sin: *Homo larterti* Pycraft, 1925

Cro-Magnon 1

Sin: *Homo australoideus africanus* Drennan, 1929

Cape Flats

Sin: *Homo drennani* Kleinschmidt, 1931

Cape Flats

Sin: *Palaeanthropus palestinensis* Weidenreich, 1932

Skhul 1

Sin: *Palaeoanthropus palestinus* McCown and Keith, 1934

Skhul 1

Sin: *Homo kanamensis* L. S. B. Leakey, 1935

Kanam (mandibola)

Sin: *Homo predmostensis* Matiegka, 1938Predmosti xxi<sup>13</sup>Sin: *Palaeoanthropus palestinensis* [partim.] McCown and Keith, 1939<sup>14</sup> ---

<sup>11</sup> Include: *Anthropopithecus* Dubois, 1892; *Pithecanthropus* Dubois, 1894; *Protanthropus* Haeckel, 1895; *Proanthropus* Wilser, 1900; *Palaeoanthropus* Bonarelli, 1909; *Tetraprothomo* Ameghino 1907; *Diprothomo*, *Prothomo* e *Pseudhomo* Ameghino, 1909; *Notanthropus* Sergi, 1911; *Archanthropus* Arldt, 1915; *Anthropus* Boyd-Dawkins, 1926; *Sinanthropus* Black, 1927; *Cyphanthropus* Pycraft, 1928; *Praehomo* von Eickstedt, 1932; *Javanthropus* Oppenoorth 1932; *Metanthropus* Sollas, 1933; *Africanthropus* Dreyer, 1935; *Maueranthropus* Montandon, 1943; *Meganthropus* Weidenreich, 1945; *Nipponanthropus* Hasebe, 1948; *Telanthropus* Broom and Robinson, 1949; *Euranthropus* Wüst, 1950; *Atlanthropus* Arambourg, 1954; *Tchadanthropus* Coppens, 1965.

<sup>12</sup> Incluso da Ameghino (1908) in *Tetraprothomo argentinus*

<sup>13</sup> Predmosti materiale distrutto durante la II guerra mondiale.

Sin: <i>Homo semiprimigenius palestinus</i> Mountandon, 1943	Skuhl 1
Sin: <i>Nipponanthropus akasiensis</i> Hasebe, 1948	Akashi (bacino)
Sin: <i>Tchadanthropus uxoris</i> Coppens, 1965 <sup>15</sup>	Koro Toro 1
Sin: <i>Homo sapiens idaltu</i> White et al. 2003	BOU-VVP-16/1
† <i>Homo neanderthalensis</i> King, 1864 <sup>a,b</sup>	Neandertal 1
Sin: <i>Homo primigenius</i> Schaaffhausen, 1880	Neandertal 1
Sin: <i>Protanthropus atavus</i> Haeckel, 1895	Neandertal 1
Sin: <i>Homo primigenius</i> var. <i>krapiniensis</i> Gorjanovič-Kramberger, 1906	Krapina D
Sin: <i>Homo transprimigenius mousteriensis</i> Forrer, 1908 <sup>16</sup>	---
Sin: <i>Homo antiquus</i> Adloff, 1908 <sup>17</sup>	---
Sin: <i>Homo mousteriensis</i> Klaatsch e Hauser, 1909	Le Moustier 1
Sin: <i>Homo spyensis</i> Krause, 1909	Spy 1
Sin: <i>Homo calpicus</i> Keith, 1911	Forbe's Quarry
Sin: <i>Homo chappellensis</i> Buttel-Reepen, 1911	La Chapelle-aux-Saints
Sin: <i>Homo breladensis</i> Maret, 1911	St Brelade
Sin: <i>Homo naulettensis</i> Baudouin, 1916	La Naulette
Sin: <i>Homo gibraltarensis</i> Battaglia, 1924	Forbe's Quarry
Sin: <i>Anthropus neanderthalensis</i> Boyd-Dawkins, 1926	Neandertal 1
Sin: <i>Homo neanderthalensis aniensis</i> Sergi, 1935	Saccopastore 1
Sin: <i>Homo kiikkobiensis</i> Bontch-Osmolovskii, 1941	Kiik-Koba (falange)
Sin: <i>Palaeoanthropus palestinensis</i> [partim.] McCown and Keith, 1939 <sup>18</sup>	---
Sin: <i>Protanthropus tabunensis</i> Bonarelli, 1944	Tabun C1
Sin: <i>Homo sapiens shanidarensis</i> Senyürek, 1957	Shanidar 7
† <i>Homo erectus</i> (Dubois, 1892)	Trinil 2
Sin: <i>Anthropopithecus erectus</i> Dubois, 1892	Trinil 2
Sin: <i>Pithecanthropus erectus</i> Dubois, 1894	Trinil 2
Sin: <i>Sinanthropus pekinensis</i> Black, 1927	Zhoukoudian 1M <sup>19</sup>
Sin: <i>Pithecanthropus sinensis</i> Weinert, 1931	Zhoukoudian indet.
Sin: <i>Homo (Javanthropus) soloensis</i> Oppenoorth, 1932	Ngandong 1
Sin: <i>Pithecanthropus modjokertensis</i> von Koenigswald, 1936 <sup>a,b</sup>	Perning 1
Sin: <i>Homo erectus javensis</i> Weidenreich 1940 <sup>20</sup>	---
Sin: <i>Pithecanthropus robustus</i> Weidenreich, 1945	Sangiran 4

<sup>14</sup> Invalido (*nomen nudum*) (articolo 13 ICZN) genericamente riferito al materiale di Mt. Carmel.

<sup>15</sup> Non valido in quanto proposto sotto condizione (articolo 15.1 ICZN).

<sup>16</sup> Invalido (*nomen nudum*)

<sup>17</sup> Invalido (*nomen nudum*)

<sup>18</sup> Invalido (*nomen nudum*) (articolo 13 ICZN) genericamente riferito al materiale di Mt. Carmel.

<sup>19</sup> Descritto da Black in base ad un molare (primo inferiore sinistro) andato perso durante la II guerra mondiale assieme al resto del materiale di Zhoukoudian trovato prima del 1945.

<sup>20</sup> Invalido (*nomen nudum*) (articolo 13 ICZN) nome proposto da Weidenreich in una revisione generale a livello sottospecifico della specie *Homo erectus*, per il campione giavanese di tale taxon formalmente *Homo erectus* (Dubois, 1892)

Sin: <i>Meganthropus palaeojavanicus</i> Weidenreich, 1945	Sangiran 6
Sin: <i>Pithecanthropus dubius</i> von Koenigswald, 1950	Sangiran 5
Sin: <i>Sinanthropus officinalis</i> von Koenigswald, 1952 <sup>21</sup>	Zhoukoudian 1Ms
Sin: <i>Pithecanthropus sinensis</i> Piveteau, 1957	Zhoukoudian indet.
Sin: <i>Sinanthropus lantianensis</i> Woo Ju-Kang, 1965 <sup>22</sup>	Gongwangling
Sin: <i>Homo erectus yuanmouensis</i> Hu, 1973	Yuanmou
Sin: <i>Homo erectus trinilensis</i> Sartono, 1976	Trinil 2
Sin: <i>Homo erectus ngandongensis</i> Sartono, 1976	Sangiran 17
Sin: <i>Homo palaeojavanicus sangiranensis</i> Sartono, 1976	Sangiran 6
† <i>Homo heidelbergensis</i> Schoetensack, 1908	Mauer
Sin: <i>Pseudhomo heibelbergensis</i> Ameghino, 1909	Mauer
Sin: <i>Palaeoanthropus heidelbergensis</i> Bonarelli, 1909	Mauer
Sin: <i>Homo rhodesiensis</i> Woodward, 1921	Kabwe 1
Sin: <i>Cyphanthropus rhodesiensis</i> Pycraft, 1928	Kabwe 1
Sin: <i>Homo galilensis</i> Joleaud, 1931 <sup>23</sup>	Zuttiyeh
Sin: <i>Homo primigenius galilaeensis</i> Hennig, 1932 <sup>24</sup>	Zuttiyeh
Sin: <i>Praehomo heidelbergensis</i> von Eickstedt, 1932	Mauer 1
Sin: <i>Homo (Africanthropus) helmei</i> Dreyer, 1935	Florisbad
Sin: <i>Homo florisbadensis (helmei)</i> Drennan, 1935	Florisbad
Sin: <i>Palaeoanthropus njarensis</i> Kohl-Larsen e Reck, 1936 <sup>25</sup>	Eyasi
Sin: <i>Homo steinheimensis</i> Berckhemer, 1936	Steinheim
Sin: <i>Homo ehringsdorfensis</i>	Ehringsdorf
Sin: <i>Homo martsoni</i> Paterson, 1940	Swanscombe
Sin: <i>Homo swanscombensis</i> Kennard, 1942	Swanscombe
Sin: <i>Homo sapiens protosapiens</i> Montandon, 1943	Swanscombe
Sin: <i>Maueranthropus heibelbergensis</i> Montandon, 1943	Mauer
Sin: <i>Europanthropus heidelbergensis</i> Wüst, 1950	Mauer
Sin: <i>Homo sapiens saldanensis</i> Drennan, 1953	Hopefield
Sin: <i>Homo (erectus seu sapiens) palaeohungaricus</i> Thoma, 1966	Vertesszöllös 2
Sin: <i>Homo erectus mapaensis</i> Kurth, 1965	Maba 1
Sin: <i>Homo erectus petralonensis</i> Murrill, 1975	Petralona

<sup>21</sup> La specie *Sinanthropus officinalis* è stata descritta in base a denti reperiti in varie farmacie cinesi. Nel medesimo campione formato da molte centinaia di denti, von Koenigswald ritiene di aver individuato la nuova specie e il nuovo genere *Hemanthropus peii* von Koenigswald 1957 ritenendolo affine sia ad *Homo erectus (Meganthropus)* che alle australopithecine africane, attualmente si ritiene che i denti di *Hemanthropus*, appartengano a forme fossili di *Pongo*.

<sup>22</sup> Nome inizialmente istituito da Woo Ju-Kang (1964) in base alla mandibola di Chenjiawo, ma invalidatao successivamente perche proposto in via dubitativa.

<sup>23</sup> Invalido (*nomen nudum*)

<sup>24</sup> Invalido (*nomen nudum*)

<sup>25</sup> Classificato come *Africanthropus njarensis* da Weinert (1938) che eleva a rango di genere il sottogenere *Africanthropus* proposto da Dreyer (1935) nella designazione formale di *H. helmei*

Sin: <i>Homo erectus tautavelensis</i> de Lumley, 1976	Arago 21
Sin: <i>Homo erectus bilzingslebenensis</i> Vlček, 1978	Bilzingsleben A1
Sin: <i>Homo sapiens daliensis</i> Wu, 1981	Dali
Sin: <i>Homo erectus hexianensis</i> Huang et al., 1982	Hexian
Sin: <i>Homo sapiens narmadensis</i> Sonakia, 1984	Narmada
Sin: <i>Homo erectus jinniushanensis</i> Woo, 1988	Jinniunshan
Sin: <i>Homo erectus relingensis</i> Czarnetzki, 1989	Relingen
Sin: <i>Homo cepranensis</i> Mallegni et al., 2003	Ceprano
Sin: <i>Homo mabaensis</i> Bae, 2010	Maba 1
† <i>Homo habilis</i> Leakey L.S.B. et al., 1964	OH 7
Sin: <i>Homo microcranous</i> Ferguson, 1995	KNM-ER 1813
† <i>Homo ergaster</i> Groves & Mazak 1975	KNM-ER 992
Sin: <i>Telanthropus capensis</i> Broom and Robinson, 1949 <sup>26</sup>	SK 847
Sin: <i>Atlanthropus mauritanicus</i> Arambourg, 1954 <sup>27</sup>	Ternifine 1
Sin: <i>Homo (Pithecanthropus) atlanticus</i> Dolinar-Osole 1956	Ternifine 1
Sin: <i>Homo (Pithecanthropus) ternifinus</i> Dolinar-Osole 1956	Ternifine 1
Sin: <i>Homo leakeyi</i> Heberer, 1963 <sup>28</sup>	OH 9
Sin: <i>Homo (Proanthropus) louisleakeyi</i> Kretzoi, 1984	OH 9
Sin: <i>Homo kenyaensis</i> Zeitoun, 2000	KNM ER 3733
Sin: <i>Homo okotensis</i> Zeitoun, 2000	KNM ER 3883
Sin: <i>Homo georgicus</i> Gabounia et al., 2001	D 2600
† <i>Homo antecessor</i> Bermudez de Castro et al., 1997	ATD 6-5
† <i>Homo floresiensis</i> Brown et al., 2004	LB 1
† <i>Australopithecus</i> Dart, 1925 <sup>29</sup>	
<i>Australopithecus africanus</i> Dart, 1925	Taung
Sin: <i>Australopithecus transvaalensis</i> Broom, 1936	TM 1511
Sin: <i>Plesianthropus transvaalensis</i> Broom, 1938	TM 1511
Sin: <i>Australopithecus prometheus</i> Dart, 1948	MLD 1
<i>Australopithecus robustus</i> (Broom, 1938)	TM 1517
Sin: <i>Paranthropus robustus</i> Broom, 1938	TM 1517

<sup>26</sup> Non valido ai fini della priorità tassonomica in quanto sinonimo di *Homo capensis* Broom, 1917

<sup>27</sup> Nel caso *Homo mauritanicus* venisse concordemente riconosciuto come con specifico degli altri reperti riferiti a *H. ergaster*, come indicato qui, allora avrebbe la precedenza rispetto tale binomio nel designare il nome della specie in quanto sinonimo più giovane.

<sup>28</sup> Il nome è stato definitivamente invalidato dopo il rilievo mosso da Groves (1999) precedentemente da Simons et al. (1969) avevano già rilevato che il nome *H. leakeyi* doveva essere considerato *nomen vanum* secondo quanto previsto dall'articolo 15 del *Codice Internazionale di Nomenclatura Zoologica*, in quanto proposto in forma dubitativa da Heberer, Kretzoi (1984) aveva quindi proposto per il medesimo reperto OH 9 il nome *H. (Proanthropus) louisleakeyi*.

<sup>29</sup> Include *Plesianthropus* Broom, 1938, *Praeanthropus* Senyürek, 1955, *Zinjanthropus* L. S. B. Leakey, 1959, e *Paraaustralopithecus* Arambourg & Coppens, 1967

Sin: <i>Paranthropus crassidens</i> Broom, 1949	SK 6
<i>Australopithecus boisei</i> (Leakey L.S.B., 1959)	OH 5
Sin: <i>Zinjanthropus boisei</i> Leakey L.S.B., 1959	OH 5
<i>Australopithecus aethiopicus</i> (Arambourg & Coppens, 1968)	Omo 1967-18
Sin: <i>Paraustralopithecus aethiopicus</i> Arambourg & Coppens, 1968	Omo 1967-18
Sin: <i>Australopithecus walkeri</i> Ferguson, 1989	KNM-WT 17000
<i>Australopithecus afarensis</i> Johanson <i>et al.</i> , 1978 <sup>30</sup>	LH 4
Sin: <i>Meganthropus africanus</i> Weinert, 1950 <sup>31</sup>	Garusi 1
Sin: <i>Präanthropus africanus</i> Hennig, 1948 <sup>32</sup>	Garusi 1
Sin: <i>Praeanthropus africanus</i> Senyürek, 1955	Garusi 1
Sin: <i>Australopithecus africanus tanzaniensis</i> Tobias, 1978 <sup>33</sup>	---
Sin: <i>Australopithecus africanus aethiopicus</i> Tobias, 1980 <sup>34</sup>	---
Sin: <i>Homo antiquus</i> Ferguson, 1984 ( <i>non</i> Adloff, 1908) <sup>35</sup>	AL 288-1
Sin: <i>Australopithecus africanus miodentatus</i> Ferguson, 1987	AL 266-1
<i>Australopithecus anamensis</i> Leakey M.G. <i>et al.</i> , 1995	KP 29281
<i>Australopithecus bahrelghazali</i> Brunet <i>et al.</i> , 1996	KT 12/H1
<i>Australopithecus garhi</i> Asfaw <i>et al.</i> , 1999	BOU-VP-12/130
<i>Australopithecus sediba</i> Berger <i>et al.</i> , 2010	MH1
Sin: <i>Homo gautengensis</i> Curnoe, 2010	Stw 53
† <i>Ardipithecus</i> White <i>et al.</i> , 1995	
<i>Ardipithecus ramidus</i> (White <i>et al.</i> , 1994) <sup>36</sup>	ARA-VP 6/1
Sin: <i>Homo antiquus praegens</i> Ferguson, 1989 <sup>37</sup>	KNM-T1 13150

<sup>30</sup> Per un'approfondimento sulle numerose polemiche inerenti la validità tassonomica del nome *Australopithecus afarensis*, si rimanda a Day, *et al.* (1980), Strait *et al.* (1997), *ICZN Bulletin* (1999), Wood & Richmond (2000)

<sup>31</sup> Soppresso, opinione numero 1941 riportata nel *Bulletin of Zoological Nomenclature* (ICZN, 1999)

<sup>32</sup> Invalido (*nomen nudum*) (articolo 13 ICZN). Sostituito dal genere *Praeanthropus* Senyürek, 1955

<sup>33</sup> Invalido (*nomen nudum*) (articolo 13 ICZN) genericamente riferito al materiale pliocenico di Laetoli.

<sup>34</sup> Nome Invalido perché proposto sotto condizione (articolo 15.1 ICZN), successivamente utilizzato da Olson (1981) per designare il taxon *Homo aethiopicus* (nome pre-occupato da *H. aethiopicus* Bory de Saint-Vincent, 1825 per l'umanità attuale subsahariana) avente come lectotipo AL 288-1 (Olson, 1985).

<sup>35</sup> Omonimo primario (articolo 57.2.) nome pre-occupato da *H. antiquus* Adloff, 1908 sinonimo oggettivo recente di *Homo neanderthalensis* King, 1864. Groves (1989) riporta che da una analisi bibliografica svolta sulle opere di Adloff il nome di *Homo antiquus* in Campbell (1965) non risulta nè rintracciabile, nè riferibile a questo autore.

<sup>36</sup> Originariamente descritto come *Australopithecus ramidus* (White *et al.*, 1994)

<sup>37</sup> Sottospecie istituita da Ferguson per la emi-mandibola di Tabarin KNM-BC 13150 (Hill & Ward, 1988) il cui status tassonomico è al momento considerato incerto dalla maggior parte degli autori, nel caso tale reperto venisse riconosciuto come conspecifico con il materiale proveniente da Aramis su cui è stata istituita la specie *Ardipithecus ramidus* (White *et al.*, 1994) il nome *praegens* avrebbe priorità su *ramidus* e il taxon dovrebbe essere nominato *Ardipithecus praegens* (Ferguson, 1989) nel caso l'ipodigma Aramis+Tabarin, non comprendesse il reperto AL 288-1 (proveniente da Hadar) indicato da Ferguson (1984) come olotipo di *Homo antiquus* (nome non disponibile perché pre-occupato da *H. antiquus* Adloff, 1908). White *et al.* (1994) hanno chiesto di invalidare il nome *Homo antiquus praegens* considerandolo *nomen dubium* argomentando che Ferguson riporta incorrettamente il numero di catalogazione del re-

<i>Ardipithecus kadabba</i> Haile-Selassie, 2001	ALA-VP-2/10
Sin: <i>Ardipithecus ramidus kadabba</i> Haile-Selassie, 2001 <sup>38</sup>	ALA-VP-2/10
† <i>Kenyanthropus</i> M. G. Leakey <i>et al.</i> , 2001	
<i>Kenyanthropus platyops</i> Leakey M.G. <i>et al.</i> , 2001	KNM-WT 40000
<i>Kenyanthropus rudolfensis</i> (Alexeev, 1986)	KNM-ER 1470
Sin: <i>Pithecanthropus rudolfensis</i> Alexeev, 1986	KNM-ER 1470
† <i>Orrorin</i> Senut <i>et al.</i> , 2001	
<i>Orrorin tugenensis</i> Senut <i>et al.</i> , 2001	BAR 1000'00
† <i>Sahelanthropus</i> Brunet <i>et al.</i> , 2002	
<i>Sahelanthropus tchadensis</i> Brunet <i>et al.</i> , 2002	TM 266-01-060-1

### Riferimenti bibliografici per l'appendice 1

- Adloff, P. 1908. *Das Gebiss des Menschen und der Anthropomorphen*. Berlin: Julius Springer.
- Alexeev, V.P. 1986. *The Origin of the Human Race*. Moscow: Progress Publishers.
- Ameghino, F. 1907. Notas preliminares sobre el *Tetraprothomo argentinus*. un precursor del hombre del Mioceno Superior de Monte Hermoso. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural de Buenos Aires* 16: 105-242.
- Ameghino, F. 1909. Le *Diprothomo platensis*: un precurseur de l'homme du Pliocene Inferieur de Buenos Aires. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires* 19: 107-209.
- Ameghino, F. 1910. Descubrimiento de un esqueleto humano fósil en el Pampeano Superior del arroyo el Siasgo. In *Obras Completas* eds. pp. 409-413. La Plata.
- Ameghino, F. 1910. Descubrimientos de dos esqueletos humanos fósiles en el Pampeano Inferior del Moro. In *Congreso Científico Internacional Americano*, pp. 1-6, Buenos Aires 10-25 de Julio 1910.
- Arambourg, C. 1954. L'hominien fossile de Ternifine (Algerie). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences Paris* 239: 893-895.
- Arambourg, C., & Coppens, Y. 1968. Decouverte d'un Australopithecien nouveau dans les gisements de l'Omo (Ethiopia). *South African Journal of Science* 64: 58-59.
- Arltdt, T. 1915. Die Stammesgeschichte der Primaten und die Entwicklung der Menschenrassen. *Fortschritte der Rassenkunde*. 50: 1-52.
- Asfaw, B., White, T.D., Lovejoy, C.O., Suwa, G., & Simpson, S. 1999. *Australopithecus garhi*: a

---

perto (KNM-T1 13150 invece di KNM-BC 13150) nell'indicazione dell'olotipo e non indichi i caratteri utili a differenziarlo dalle altre specie di ominidi contemporanei e/o successivi e.g. *A. afarensis*.

<sup>38</sup> Originariamente descritto come sottospecie è stato levato a specie da Haile-Selassie *et al.* (2004)

- new species of early hominid from Ethiopia. *Science* 284: 629-635.
- Bae, C. J. The late Middle Pleistocene hominin fossil record of eastern Asia: Synthesis and review. *American Journal of Physical Anthropology*, 143, 75-93.
- Battaglia, R. 1924. Osservazioni su l'uomo fossile di Broken Hill. *Bollettino Società Adriatica di Scienze Naturali* 28: 314-321.
- Baudouin, M. 1916. Sur l'antériorité de la mâchoire trouvée à La Naulette. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences* 162: 519-520.
- Behm, H.W. 1915. Die Fossilmenschenfunde von Oldoway und Oberkassel. *Prometheus* 26: 161-164.
- Berckhemer, F. 1936. Der Urmenschenschädel aus den zwischeneiszeitlichen Fluß-Schottern von Steinheim an der Murr. *Forschungen und Fortschritte* 12: 349-350.
- Berger, L. R., D. J. de Ruiter, S. E. Churchill, P. Schmid, K. J. Carlson, P. H. G. M. Dirks & J. M. Kibii. 2010. *Australopithecus sediba*: A New Species of *Homo*-Like Australopith from South Africa. *Science*. 328:195-204.
- Bermudez de Castro, J.M., Arsuaga, J.L., Carbonell, E., Rosas, A., Martinez, I., & Mosquera, M. 1997. A hominid from the Lower Pleistocene of Atapuerca, Spain; ancestor to Neandertals and modern humans. *Science* 276: 1392-1395.
- Black, D. 1927. On a Lower Molar Hominid Tooth from the Chou Kou Tien Deposit. *Palaeontologia Sinica Ser. D. 7*: 1-28.
- Bonarelli, G. 1909. *Palaeanthropus (n.g.) heidelbergensis* (Scoet.). *Rivista Italiana di Paleontologia*, 15: 26-31.
- Bonarelli, G. 1944 Sylloge Synonymica hominidarum fossilium hucusque cognitorum systematice ordinata. *Ultima Miscellanea*, 1, 1-67.
- Bontch-Osmolovskii, G.A. 1941. *Paleolit Kryma* Mosca: Vypusk 2.
- Boyd-Dawkins, W. 1926. The range of the *Anthropus neanderthalensis* on the Pleistocene continent. *Reports British Association* 94: 386.
- Broom, R.A. 1918. The Evidence Afforded by the Boskop Skull of a New Species of Primitive Man (*Homo capensis*). *Anthropological Papers of the American Museum of Natural History* 23: 67-79.
- Broom, R.A. 1936. A New Fossil Anthropoid Skull from South Africa. *Nature* 138: 486-488.
- Broom, R.A. 1938. The Pleistocene anthropoid apes of South Africa. *Nature* 142: 377-379.
- Broom, R.A. 1949. Another new type of fossil ape-man. *Nature* 163: 57.
- Broom, R., & Robinson, J.T. 1950. Man Contemporaneous with the Swartkrans Ape-Man. *American Journal of Physical Anthropology* 8: 151-156.
- Brown, P., Sutikna, T., Morwood, M.J., Soejono, R.P., Jatmiko, Saptomo, E.W., & Due, R.A. 2004. A new small-bodied hominin from the Late Pleistocene of Flores, Indonesia. *Nature* 431: 1055-1061.

- Brunet, M., Beauvilain, A., Coppens, Y., Heintz, E., Moutaye, A.H.E., & Pilbeam, D. 1996. *Australopithecus bahrelghazali*, une nouvelle espece d'Hominide ancien de la region de Koro Toro (Tchad). *Comptes Rendus des seances de l'Academie des Sciences* 322: 907-913.
- Brunet, M., Guy, F., Pilbeam, D., Mackay, H.T., Likius, A., Djimboumalbaye, A., Beauvilain, A., Blondel, C., Bocherens, H., Boisserie, J.-R., et al. 2002. A new hominid from the upper Miocene of Chad, central Africa. *Nature* 418: 145-151.
- Buttel-Reepen, H., von. 1911. Der Urmensch vor und während der Eiszeit in Europa. Ein Sammelreferat. *Naturwissenschaftliche Wochenschrift*. 26: 177-189, 193-204, 209-219, 225-231.
- Cela-Conde, C.J., & Altaba, C.R. 2002. Multiplying genera versus moving species: a new taxonomic proposal for the family Hominidae. *South African Journal of Science* 98: 229-232.
- Curnoe, D. 2010. A review of early Homo in southern Africa focusing on cranial, mandibular and dental remains, with the description of a new species (*Homo gautengensis* sp. nov.). *HOMO - Journal of Comparative Human Biology*. 61:151-177.
- Czarnetzki, A. 1989. Ein archaischer Hominidencalvarienrest aus einer Kiesgrube in Reilingen, Rhein-Neckar-Kreis. *Quartär* 39/40 S: 191-201.
- Coppens, Y. 1965. Le Tchadanthropus. *L'Anthropologie, Paris* 70: 5-16.
- Dart, R.A. 1925. *Australopithecus africanus*: The Man-Ape of South Africa. *Nature* 115: 195-199.
- Dart, R.A. 1948. The Makapansgat Proto-Human *Australopithecus prometheus*. *American Journal of Physical Anthropology* 6: 259-283.
- de Lumley, H. 1976. Les civilisations du Paléolithique inférieur en Languedoc méditerranéen et en Roussillon In *La Préhistoire française. Vol. 1: Les civilisations paléolithiques et mésolithiques*, ed. H. de Lumley, 852-874. Paris: Edition du CNRS.
- Dolinar-Osole, Z. 1956. Nova pitekantropoidna oblika hominida iz severne Afrike. *Arheološki vestnik, Ljubljana* 7: 173-180.
- Drennan, M.R. 1929. An australoid skull from the Cape Flats. *Journal of the Royal Anthropological Institute of Great Britain and Ireland* 59: 417-427.
- Drennan, M.R. 1935. The Florisbad skull. *South African Journal of Science* 32: 601-602.
- Drennan, M.R. 1953. The Saldanha Skull and its associations. *Nature* 172: 791-793.
- Dreyer, T. 1935. A human skull from Florisbad, Orange Free State, with a note on the endocranial cast, by C. V. Ariens Kappers. *Proceedings of the Academy of Science, Amsterdam* 38: 119-128.
- Dubois, E. 1892. Palaeontologische onderzoekingen op Java. *Verslag van het Mijnwezen. Batavia* Third Quarter: 10-14.
- Dubois, E. 1894. *Pithecanthropus erectus: eine menschenähnlich Uebergangsform aus Java*. Batavia: Landsdrukkerij.
- Dubois, E. 1921. De proto-Australische fossiele Mensch van Wadjak, Java. In: *Verslag van de gewone vergaderingen der wis-en natuurkundige. Afdeeling der Koninklijke Akad*

- Wetenschappe Amsterdam* 6 pt., 29: 866-887.
- Eickstedt, E., von. 1932. Hominiden und Simioiden. Über den derzeitigen Stand der Abstammungsfrage. *Zeitschrift für ärztliche Fortbildung*. 29: 680-613.
- Ferguson, W.W. 1984. Revision of fossil hominid jaws from the Plio/Pleistocene of Hadar, in Ethiopia including a new species of the genus *Homo* (hominoidea: homininae). *Primates* 25: 519 - 529.
- Ferguson, W.W. 1987. Revision of the subspecies of *Australopithecus africanus* (primates: Hominidae), including a new subspecies from the late pliocene of Ethiopia. *Primates* 28: 257-265.
- Ferguson, W.W. 1989. A new species of the genus *Australopithecus* (primates: hominidae) from Plio/Pleistocene deposits west of Lake Turkana in Kenya. *Primates* 30: 223-232.
- Ferguson, W.W. 1989. Taxonomic status of the hominid mandible KNM-ER TI 13150 from the middle pliocene of Tabarin, in Kenya. *Primates* 30: 383-387.
- Ferguson, W.W. 1995. A new species of the genus *Homo* (primates: Hominidae) from the Plio/Pleistocene of Koobi Fora, in Kenya. *Primates* 36: 69-89.
- Forrer, R. 1908. *Urgeschichte des Europäers von der Menschwerdung bis zum Anbruch der Geschichte*. Stuttgart: Spemann.
- Gabounia, L., de Lumley, M.A., Vekua, A., Lordkipanidze, D., & de Lumley, H. 2002. Découverte d'un nouvel hominidé à Dmanissi (Transcaucasie, Géorgie). *Comptes Rendus Palevol* 1: 243-253.
- Gorjanovic-Kramberger, D. 1906. *Der Diluviale Mensch von Krapina in Kroatien: ein Beitrag zur Palaeoanthropologie*. Wiesbaden: Kreidel.
- Gray, J.E. 1825. Outline of an attempt at the disposition of the Mammalia into tribes and families with a list of the genera apparently appertaining to each tribe. *Annals of Philosophy, New Series* 10: 337-344.
- Gregory, W.K. 1921. *The Origin and Evolution of the Human Dentition*. Baltimora: Williams and Wilkins.
- Gregory, W.K., & Hellman, M. 1939. The dentition of the extinct South African man-ape *Australopithecus* (Plesianthro-pus) transvaalensis. A comparative and phylogenetic study. *Annals of the Transvaal Museum* 19: 339-373.
- Groves, C.P., & Mazak, V. 1975. An approach to the taxonomy of the Hominidae: Gracile Villafranchian Hominids of Africa. *Casopis pro Mineralogii Geologii* 20: 225-247.
- Groves, C.P. 1999. Nomenclature of African Plio-Pleistocene hominins. *Journal of Human Evolution* 37: 869-872.
- Haeckel, E. 1895. *Systematische phylogenie der Wirbeltheiree (Vertebrata)*. In *Systematische phylogenie: Entwurf eines natürlichen systems der organismen auf grund ihrer stammesgeschichte*, vol. VII. Berlin.

- Haile-Selassie, Y. 2001. Late Miocene hominids from the Middle Awash, Ethiopia. *Nature* 412: 178-181.
- Haile-Selassie, Y., Suwa, G., & White, T.D. 2004. Late Miocene teeth from Middle Awash, Ethiopia, and early hominid dental evolution. *Science* 303: 1503-1505.
- Hasebe, K. 1948. Sui resti ossei di un bacino umano proveniente dai depositi del Pleistocene Inferiore di Nishiyagi. [Testo in giapponese], *Journal of the Anthropological Society of Nippon* 60: 32-36. citazione originale: 長谷部言人、1948, 「明石市附近西八木最新世前期堆積出土人類腰骨（石膏型）の原始性に就いて」、『人類学雑誌』60:32-36頁
- Heberer, G. 1963. Über einen neuen archanthropinen. Typus aus der Oldoway-Schlucht. *Zeitschrift für Morphologie und Anthropologie* 53: 171-177.
- Hennig, E. 1932. Fortschritte der Altseizeit-Forschung in der Alten Welt. *Petermann's Mitt.* 78: 134-137.
- Hennig, E. 1948. Quatarfaunen und Urgeschichte. Ostafrikas. *Naturwissenschaftliche Rundschau* 12: 212-217.
- Hill, A., & Ward, S. 1988. Origin of the Hominidae: The record of African large hominoid evolution between 14 my and 4 my. *Yearbook of Physical Anthropology* 31: 49-83.
- Hu, C. 1973. Ape-man teeth from Yuanmou, Yunnan. *Acta Geologica Sinica* 47: 65-71. Testo in cinese, citazione originale: 胡承志.云南元谋发现的猿人牙齿化石[J].地质学报,1973,1:65-71
- Huang, W., Fang, D., & Ye, Y. 1982. Preliminary study on the fossil hominid skull and fauna of Hexian, Anhui. *Vertebrata Palasiatica* 20: 248-257.
- International Commission on Zoological Nomenclature. 1999. Opinion 1941. *Australopithecus afarensis* Johanson, 1978 (Mammalia, Primates): specific name conserved. *Bulletin of Zoological Nomenclature* 56: 223-224.
- Johanson, D.C., D., W.T., & Coppens, Y. 1978. A new species of the genus *Australopithecus* (Primates: Hominidae) from the pliocene of Eastern Africa. *Kirtlandia, the Cleveland Museum of Natural History* 28: 1-14.
- Joleaud, L. 1931. L'expansion géographique des Hommes de Neanderthal au Quaternaire Moyen dans les régions méditerranéennes. *Revue scientifique* 69: 466-469.
- Keith, A. 1911. The early history of the Gibraltar cranium. *Nature* 87: 314.
- Kennard, A.S. 1942. Faunas of the High Terrace at Swanscombe. *Proceedings of the Geological Association of London* 53: 105.
- King, W. 1864a. On the Neanderthal skull, or reasons for believing it to belong to the Clydian period and to a species different from that represented by man. *British Association for the Advancement of Science, Notices and Abstracts for 1863*: 81-82.
- King, W. 1864b. The reputed fossil man of Neanderthal. *Quarterly Journal of Science* 1: 88-97.
- Klaatsch, H., & Hauser, O. 1909. *Homo mousteriensis* Hauseri. Ein altdiluvialer Skelettfund im Departement Dordogne und seine Zugehörigkeit zum Neandertalypus. *Archiv für*

*Anthropologie* 7: 287-297.

Klaatsch, H., & Hauser, O. 1910. *Homo aurignacensis* Hauseri. Ein paläolithischer Skelettfund aus dem unteren Au-rignacien der Station Combe-Capelle bei Montferrand (Périgord).

*Prähistorische Zeitschrift* 1: 273-338.

Kleinschmidt, O. 1931. *Der Urmensch*. Leipzig.

Kobelt, W. 1891. Ameghinos Forschungen in den argentinischen Pampas. *Globus* bd. LIX no. 9: Braunschweig pp. 132-136.

Koenigswald, G.H.R., von. 1936. Erste Mitteilung über einen fossilen Hominiden aus dem Altpleistocän Ostjavas. *Proceedings, K. Akademie Wetenschappen Amsterdam* 39: 1000-1009.

Koenigswald, G.H.R., von. 1936a. Een Nieuwe *Pithecanthropus* Ontdekt. Een schedeltje van "slechts" driehonderd duizend jaar een merkwaardige vondst in de buurt van Soerabaia. Een Kind Uit den Oertijd. door Dr. G.H.R. von Koenigswald. Geschreven voor "Het Algemeen Indisch Dagblad De Preangerbode. Indies Daily Newspaper De Preangerbode". A. I. D. (Algemeen Indisch Dagblad) De Preangerbode Mar. 28, Zaterdag, No. 88, Derde Blad [Third Edition ], 9 Bandung.

Koenigswald, G.H.R., von. 1936b. Ein fossiler hominide aus dem Altpleistocän Ostjavas. *De Ingenieur in Ned.-Indie* 8: 149-158.

Koenigswald, G.H.R., von. 1950. Fossil hominids of the lower Pleistocene of Java. *Proceedings of the International Geological Congress Great Britain 1948, Part 9, sect. H*: 59-61.

Koenigswald, G.H.R., von. 1952. *Gigantopithecus blacki* von Koenigswald, a giant fossil hominoid from the pleistocene of southern China. *Anthropological Papers of the American Museum of Natural History* 43: 295-325.

Koenigswald, G.H.R.v. 1957. Remarks on *Gigantopithecus* and other hominoid remains from southern China. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen (B)* 60: 153-159.

Koenigswald, G.H.R., von. 1957. Erratum: *Hemantropus* n. g., not *Hemianthropus*. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen (B)* 60: n.5.

Kohl-Larsen, L., & Reck, H. 1936. Erster Ueberblick über die Jung-diluvialen Tier und Menschenfunde. Dr. Kohl-Larsen's im Nordöstlichen Teil des Njarasa-Grabens (Ostafrika). *Geologische Rundschau* 27: 401-441.

Krause, W. 1909. Anatomie der Menschenrassen. In *Handbuch der Anatomie des Menschen*. Bardeleben (ed.). Jena: Gustav Fischer.

Kretzoi, M. 1984. Note on *Homo leakeyi* Heberer. *Anthropologie Közl* 28: 189-190.

Leakey, L.S.B. 1936. Fossil human remains from Kanam and Kanjera, Kenya colony. *Nature* 138: 643.

Leakey, L.S.B. 1959. A new fossil skull from Olduvai. *Nature* 184: 491-493.

- Leakey, L.S.B., Tobias, P.V., & Napier, J.R. 1964. A new species of the genus *Homo* from Olduvai Gorge. *Nature* 202: 7-9.
- Leakey, M.G., Feibel, C.S., McDougall, I., & Walker, A.C. 1995. New four-million-year-old hominid species from Kanapoi and Allia Bay, Kenya. *Nature* 376: 565-571.
- Leakey, M.G., Spoor, F., Brown, F., Gathogo, P.N., Kiarie, C., Leakey, L.N., & McDougall, I. 2001. New hominin genus from east-ern Africa shows diverse middle Pliocene lineages. *Nature* 410.
- Lehmann-Nitsche, R. 1908. *Homo sapiens* und *Homo neogaeus* aus der argentinischen Pampasformation. 16. *International Congress of Americanists, Wien* 42: 1-5.
- Linnaeus, C. 1758. *Systema Naturae per Naturae Regna Tria, Secundum Classes, Ordines, Genera, Species cum Characteribus, Synonymis, Locis* (1735; 10th and definitive edition, 1758). Stockholm: Laurentii Sylvii.
- Mallegni, F., Carnieri, E., Bisconti, M., Tartarelli, G., Ricci, S., Biddittu, I., & Segre, A. 2003. *Homo cepranensis* sp. nov. and the evolution of African-European Middle Pleistocene hominids. *Comptes Rendus Palevol* 2: 153-159.
- Marett, R. 1911. Pleistocene man in Jersey. *Archaeologia* 62: 456.
- Matiegka, J. 1938. *Homo Pedmostensis*. Fossilni clovekz Predmosti na Morave I-II. Prague: Ceska Akademie Ved a Umeni.
- McCown, T.D., & Keith, A. 1934. *Palaeanthropus palestinus*. In *Proceedings 1st International Congress of Prehistoric and Protohistoric Society (London, 1932)*, London.
- Mivart, S.G.J. 1864. Notes on the crania and dentition of the Lemuridae. *Proceedings of Zoological Society of Lonon 1864*: 611-648.
- Montandon, G. 1943. *L'homme préhistorique et les préhumains*. Paris: Payot.
- Murrill, R. L. 1975. A comparison of the Rodhesian and Petralona upper jaws in relation to other Pleistocene hominids. *Zeitschrift fur Morphologie und Anthropologie*. 66:176-187.
- Openoorth, W.F.F. 1932. *Homo (Javanthropus) soloensis*, een pleistoceene mensch van Java. *Wetensch. Mededeel. Dienst Mijnbouw Nederl. Indië* 20: 49-74.
- Paterson, T.T. 1940. Geology and early man. *Nature* 146: 12-15, 49-52.
- Piveteau, J. 1957. *Traité de Paléontologie* VII, 384. Paris: Masson et Cie.
- Pycraft, W.P. 1925. Diagnoses of Four Species and One Sub-Species of the Genus *Homo*. *Man* 25: 162-164.
- Pycraft, W.P., Elliot Smith, G., Yearsley, M., Carter, J.T., Smith, R.A., Hopwood, A.T., Bate, D., & Swindon, W. 1928. *Rhodesian Man and Associated Remains*. London: British Museum (Natural History).
- Sartono, S. 1981. Pre-*Homo erectus* population in Java, Indonesia. In X Congreso Union International Science Prehistorique et Protohistorique, pp. 47-86, Mexico.
- Schaaffhausen, H. 1880. Funde in der Sipkahöhle in Mahren. *Sonderbericht der niederrheini-*

- schen Gesellschaft für Natur- und Heilkunde: 260-264.*
- Senut, B.M., Pickford, D., Gommery, P., Mein, K., Cheboi, & Coppens, Y. 2001. First hominid from the Miocene (Lukeino Formation, Kenya). *Comptes Rendus de l'Académie de Sciences* 332: 137-144.
- Senyürek, M. 1955. A note on the teeth of *Meganthropus africanus* Weinert from Tanganyika Territory. *Belleten* 19: 1-57.
- Senyürek, M.S. 1957. The skeleton of the fossil infant found in Shanidar cave, northern Iraq. *Anatolia* 2: 49-55.
- Sergi, G. 1911. *L'uomo secondo le origini, l'antichità, le variazioni e la distribuzione geografica*. Torino: Bocca.
- Sergi, S. 1935. Die Entdeckung eines Weiteren Schadels des *Homo neanderthalensis* var. *aniensis* in der Grube von Saccopastore (Rom). *Anthropologischer Anzeiger* 12: 281-284.
- Shoetensack, O. 1908. *Der Unterkiefer des Homo heidelbergensis, aus den Sanden von Mauer bei Heidelberg*, 1-67. Leipzig: Wilhelm Englemann.
- Simons, E.L., Pilbeam, D.R., & Ettl, P.C. 1969. Controversial taxonomy of fossil hominids. *Science* 166: 258-259.
- Sollas, W.J. 1933. The Sagittal Section of the Human Skull. *Journal of the Royal Anthropological Institute of Great Britain and Ireland* 63: 389-431.
- Sonakia, A. 1984. The skull-cap of early man and associated mammalian fauna from Narmada valley alluvium, Hoshangabad area, Madhya Pradesh (India). *Rec. Geological Survey India* 113: 159-172.
- Strait, D.S., Grine, F.E., & Moniz, M.A. 1997. A reappraisal of early hominid phylogeny. *Journal of Human Evolution* 32: 17-82.
- Thoma, A. 1966. L'occipital de l'homme mindélien de Vertesszöllös. *Anthropologie Paris* 70: 495-533.
- Tobias, P.V. 1978. The place of *Australopithecus africanus* in hominid evolution. In *Recent Advances in Primatology, Vol. 3, Evolution*. D.J. Chivers, and K.A. Joysey eds. pp. 373-394. London: Academic Press.
- Tobias, P.V. 1980. *Australopithecus afarensis* and *Australopithecus africanus*: critique and an alternative hypothesis. *Palaeontologia Africana* 23: 1-17.
- Vacher de Lapouge, G. 1899. *L'Aryen. Son rôle social*. Paris: Albert Fontemoing.
- Vlcek, E. 1978. A new discovery of *Homo erectus* in central Europe. *Journal of Human Evolution* 7: 239-251.
- Weidenreich, F. 1932. Eine neu entdeckte Übergangsform zwischen dem Neanderthaler und heutigen Menschen. *Nat. u. Mus.*, 62, 384-389.
- Weidenreich, F. 1945. Giant early man from Java and South China. *Anthropological Papers of the American Museum of Natural History* 40: 1-134.

- Weinert, H. 1931. Der "*Sinanthropus pekinensis*" als bestatigung des *Pithecanthropus erectus*. *Zeitschrift für Morphologie und Anthropologie* 29: 159-187.
- Weinert, H. 1939. *Africanthropus njarensis*. *Zeitschrift für Morphologie und Anthropologie* 37: 18-24.
- Weinert, H. 1950. Über die neuen Vor- und Frühmenschenfunde aus Afrika, Java, China und Frankreich. *Zeitschrift für Morphologie und Anthropologie* 42: 138-142.
- White, T.D., Suwa, G., & Asfaw, B. 1994. *Australopithecus ramidus*, a new species of early hominid from Aramis, Ethiopia. *Nature* 371: 306-312.
- White, T.D., Suwa, G., & Asfaw, B. 1995. Corrigendum: *Ardipithecus ramidus*, a new species of early hominid from Aramis, Ethiopia. *Nature* 375: 88.
- Wilser, L. 1900. *Pithecanthropus erectus* und die Abstammung des Menschen. *Verhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins in Karlsruhe* 13: 551-576.
- Woo, J.K. 1964. A newly discovered mandible of the *Sinanthropus* type-*Sinanthropus lantianensis*. *Scientia Sinica* 13: 801-811.
- Woo, J.K. 1965. Preliminary report on a skull of *Sinanthropus lantianensis* of Lantian, Shensi. *Scientia Sinica* 14.
- Wood, B., & Richmond, B. 2000. Human evolution: taxonomy and paleobiology. *Journal of Anatomy* 196: 19-60.
- Woodward, A.S. 1921. A new cave man from Rhodesia, South Africa. *Nature* 108: 371-372.
- Wu, X. 1981. A well-preserved cranium of an archaic type of early *Homo sapiens* from Dali, China. *Scientia Sinica* 24: 530-539.
- Wüst, K. 1950. Über den Unterkiefer von Mauer (Heidelberg). *Zeitschrift für Morphologie und Anthropologie* 42: 1-112.
- Zeitoun, V. 2000. Révision de l'espèce *Homo erectus* (Dubois, 1893). Utilisation des données morphométriques en cladistique, reconsidération du cas *Homo erectus*. *Bulletins et Mémoire de la Société d'Anthropologie de Paris* 12: 1-204.

## Appendice 2

---

### ***Descrizione dei caratteri non-metrici utilizzati e del metodo di rilevamento***

Descrizione dei caratteri non-metrici come in Ricci (2007) in base a Manzi e Vienna (1997) con integrazioni da Hauser e De Stefano (1989). Il metodo di rilevamento descritto è una versione aggiornata di quello proposto da Manzi e Vienna (1997; v. anche Manzi *et al.*, 2000a; Manzi, 2003).

#### **Supraorbital notch/es and/or foramen/ina (SNF)**

*Traduzione.* Incisura/e e/o forame/i sopraorbitali.

*Descrizione.* Nella regione sopraorbitale dell'osso frontale possono essere presenti incisure, forami o entrambi, variabili in numero, posizione e dimensione. In particolare le incisure possono avere margini smussati o acuti. I forami di cui si parla in questa sezione corrispondono alle aperture esterne dei canali che bucano la parte marginale del tetto dell'orbita e che servono per il passaggio di nervi e vasi sanguigni dall'orbita alla fronte: non devono essere confusi con le aperture esterne dei canali nutritivi o con porosità diffusa presente nell'area. Per le finalità del rilevamento la regione sopraorbitale viene suddivisa in due parti equivalenti che includono rispettivamente la metà mediale e laterale del margine sopraorbitale.

*Tipologia.* Carattere iperostotico bilaterale.

*Rilevamento.* Tre variabili (numero, dimensione e posizione, tipologia di incisura); soglia a 000/1nn.

*Numero* – 1. Una incisura; 2. Un forame; 3. Due incisure; 4. Una incisura e un forame; 5. Due forami; 6. Tre o più incisure; 7. Tre o più tratti, di cui almeno un forame.

*Dimensione e posizione* – 1. Carattere piccolo (incisura: meno di 2 mm; forame: meno di 1 mm) in posizione mediale; 2. Carattere piccolo (incisura: meno di 2 mm; forame: meno di 1 mm) in posizione laterale; 3. Carattere medio (incisura: tra 2 e 4 mm; fo-

rame: tra 1 e 2 mm) in posizione mediale; 4. Carattere medio (incisura: tra 2 e 4 mm; forame: tra 1 e 2 mm) in posizione laterale; 5. Carattere grande (incisura: più di 4 mm; forame: più di 2 mm) in posizione mediale; 6. Carattere grande (incisura: più di 4 mm; forame: più di 2 mm) in posizione laterale.

*Tipologia di incisura* – 1. Con margini arrotondati; 2. Con margini acuti (tendenza a formare un canale).

### **Marginal tubercle (MRT)**

*Traduzione.* Tubercolo marginale.

*Descrizione.* Sotto la sutura fronto-zigomatica, il bordo temporale del processo frontale dell'osso zigomatico può presentare un tubercolo di dimensione e forma variabili. Questo tubercolo serve come origine per una porzione delle fibre della fascia temporale, da cui origina la parte più anteriore dello strato superficiale dei muscoli temporali.

*Tipologia.* Carattere iperostotico bilaterale.

*Rilevamento.* Una variabile (grado); soglia a 1/2.

*Grado* – 1. In tracce (più grande di 1 mm, ma più piccolo di 2,5 mm); 2. Debole (tra 2,5 e 5 mm); 3. Forte (più di 5 mm).

### **Infraorbital suture persistence (IOS)**

*Traduzione.* Persistenza della sutura infraorbitale.

*Descrizione.* Il decorso del canale infraorbitale può essere segnato esternamente, sia sul pavimento dell'orbita, sia sulla superficie facciale del mascellare dalla sutura infraorbitale. Di solito la porzione facciale di questa sutura chiude pochi anni dopo la nascita, ma occasionalmente può rimanere aperta. Una chiara persistenza di questa sutura nell'età adulta viene considerata come una presenza, mentre una apparenza lieve viene considerata come assenza.

*Tipologia.* Carattere ipostotico bilaterale.

*Rilevamento.* Due variabili (grado, estensione); soglia a 1n/2n.

*Grado* – 1. In tracce, nel suo decorso facciale (la sutura è solo visibile); 2. Ben espressa nel suo decorso facciale (la sutura è chiaramente visibile).

*Estensione* – 1. Decorso mediale rispetto alla sutura zigomascellare; 2. Contatto con la sutura zigomascellare a livello del margine infraorbitale; 3. Fusione (per un tratto più o meno esteso) con la sutura zigomascellare.

**Zygomaxillary tubercle (ZMT)**

*Traduzione.* Tubercolo zigomascellare

*Descrizione.* Sul bordo inferiore del processo zigomatico dell'osso mascellare, della sutura zigomatico-mascellare, o dell'osso zigomatico, può essere presente un tubercolo osseo di dimensione e forma variabili. La posizione variabile del tubercolo può essere una conseguenza delle variazioni nella forma e nella estensione del muscolo massetere. La presenza di una semplice rugosità nell'area (fino a 0,5 mm di spessore) viene considerata come un'assenza del carattere.

*Tipologia.* Carattere iperostotico bilaterale.

*Rilevamento.* Tre variabili (grado, numero, posizione); soglia a 000/1nn.

*Grado* - 1. In tracce (più grande di 0,5 mm ma più piccolo di 1,5 mm); 2. Debole (tra 1,5 e 3 mm); 3. Forte (più di 3 mm).

*Numero* - 1. Uno; 2. Due; 3. Tre o più.

*Posizione* - 1. A livello della sutura (sulla linea della sutura zigomascellare); 2. Mascellare (sull'osso mascellare); 3. Zigomatica (sull'osso zigomatico).

**Palatine torus (PLT)**

*Traduzione.* Toro palatino.

*Descrizione.* Si tratta di una protuberanza ossea mediana di dimensioni, forma ed estensione variabili, situata lungo la sutura mediana del palato duro che si sviluppa da una ipertrofia degli strati spugnoso e compatto dell'osso della cavità orale. Il toro può essere corto e ristretto a una parte del palato duro, oppure estendersi lungo tutto il palato. In molti casi è costituito da un rilievo osseo simmetrico e uniforme, ma può essere anche presente unilateralmente, o più elevato su un lato che sull'altro. È stato osservato anche in tardo periodo fetale e in individui appena nati.

*Tipologia.* Carattere iperostotico.

*Rilevamento.* Due variabili (grado, posizione); soglia a 1n/2n.

*Grado* - 1. In tracce (la linea mediana è lievemente elevata); 2. Debole (l'ispessimento dell'area è definito); 3. Debole esteso (l'ispessimento è definito ed esteso lateralmente); 4. Forte (l'ispessimento è netto); 5. Forte esteso (l'ispessimento è netto ed esteso lateralmente).

*Posizione* - 1. Anteriore; 2. Intermedio; 3. Posteriore; 4. Totale.

**Pharyngeal tubercle (PHT)**

*Traduzione.* Tubercolo faringeo.

*Descrizione.* Il tubercolo faringeo è situato anteriormente al margine del *foramen magnum* e serve per l'attacco del rafe faringeo fibroso. La presenza di un tubercolo faringeo può essere associato alla presenza di una foveola faringeale posta anteriormente al tubercolo. Un rilievo piccolo (fino a 0,5 mm) in questa area non viene considerato come presenza del tubercolo faringeo.

*Tipologia.* Carattere iperostotico.

*Rilevamento.* Due variabili (grado, tipologia di foveola); soglia a 0n/1n.

*Grado* – 1. In tracce (più elevato di 0,5 mm ma meno di 1 mm); 2. Debole (tra 1 e 2 mm); 3. Forte (più di 2 mm).

*Tipologia di foveola* – 1. Tonda e poco profonda (fino a 1,5 mm di profondità); 2. Romboideale e poco profonda (fino a 1,5 mm di profondità); 3. Tonda e profonda (più di 1,5 mm di profondità); 4. Romboideale e profonda (più di 1,5 mm di profondità).

**Oval foramen and/or spinous foramen incompleteness (OSF)**

*Traduzione.* Incompletezza del forame ovale e/o spinoso

*Descrizione.* Nella regione situata postero-lateralmente rispetto al processo pterigoideo, lungo il margine postero-mediale della grande ala dello sfenoide, sono localizzati il forame ovale di forma ellittica, e il più piccolo forame spinoso di forma circolare. Un terzo forame può essere presente anteriormente al forame ovale, ed è chiamato forame di Vesalio. I forami ovale e spinoso possono comunicare e/o la parete che li separa può presentare diversi livelli di incompletezza.

*Tipologia.* Carattere ipostotico bilaterale.

*Rilevamento.* Due variabili (espressione, forame di Vesalio); soglia a 1n/2n.

*Grado* – 1. Incompletezza parziale (verso la parete mediale) di uno dei forami (solo spinoso o solo ovale); 2. Traccia di confluenza tra forami (presenza di fessura/e nel margine osseo che separa i due forami); 3. Incompletezza parziale (verso la parete mediale) di uno dei forami (spinoso o ovale) e traccia di confluenza dei forami; 4. Incompletezza totale (assenza della parete mediale) di uno dei forami (spinoso o ovale); 5. Forami ovale e spinoso confluenti (tendenza a formare un solo canale); 6. Estrema incompletezza di entrambi i forami (forami confluenti e assenza della parete mediale).

*Forame di Vesalio* – 1. Forma a fessura; 2. Forma arrotondata; 3. Multiplo.

**Hypoglossal canal bridging (HCB)**

*Traduzione.* Ponte osseo del canale dell'ipoglosso.

*Descrizione.* I canali dell'ipoglosso attraversano, in direzione medio-laterale, la base dei due condili occipitali. La morfologia di questo canale è intimamente connessa con lo sviluppo del nervo ipoglosso. La lunghezza totale del canale (o solo il suo lumen) può essere bipartita per la presenza di un ponte osseo; una espressione minore (traccia) è rappresentata dalla presenza di spine o tubercoli che protrudono dai margini del lumen o dell'intero canale.

*Tipologia.* Carattere iperostotico bilaterale.

*Rilevamento.* Una variabile (grado); soglia a 1/2.

*Grado* – 1. Tracce (una spina o un tubercolo); 2. Divisione incompleta (due o più spine o tubercoli); 3. Ponte osseo sottile e parziale (lo spessore del ponte è minore di 1/5 del lumen); 4. Ponte osseo spesso e parziale (lo spessore del ponte è maggiore di 1/5 del lumen); 5. Setto totale.

**Paracondylar process (PCP)**

*Traduzione.* Processo paracondilare.

*Descrizione.* Lateralmente al condilo occipitale, medialmente al processo mastoideo, e posteriormente alla fossa giugulare può essere presente una prominente ossea; le sue dimensioni antero-posteriori e medio-laterali, e la sua altezza possono essere piuttosto variabili. Il processo può essere doppio, con prominenze mediali e laterali, o anche multiplo, e in alcuni casi può presentare una (o più) faccetta articolare con il processo trasverso dell'atlante.

*Tipologia.* Carattere iperostotico bilaterale.

*Rilevamento.* Due variabili (grado, numero e faccette articolari); soglia a 00/1n.

*Grado* – 1. In tracce (più di 0,5 e meno di 1,5 mm); 2. Debole (tra 1,5 e 3 mm); 3. Forte (più di 3 mm).

*Numero e faccette articolari* – 1. Un processo, senza faccette articolari; 2. Un processo, con faccette articolari; 3. Due processi o più, senza faccette articolari; 4. Due processi o più, con faccette articolari.

**Suprameatal spine and depression (SSD)**

*Traduzione.* Spina e depressione soprameatale.

*Descrizione.* Immediatamente sopra e dietro il meato acustico esterno, sotto la radice posteriore del processo zigomatico, può essere presente una depressione. Sul margi-

ne anteriore della depressione può inoltre essere presente una cresta o spicola chiamata spina soprameatale che serve come attacco addizionale per i legamenti che fissano la parte cartilaginea del meato acustico esterno.

*Tipologia:* Carattere iperostotico bilaterale.

*Rilevamento.* Due variabili (espressione, tipologia di spina); soglia a 1n/2n.

*Espressione* – 1. Tracce di depressione soprameatale (appena visibile) e nessuna spina; 2. Depressione soprameatale piatta (piatta ma ben visibile) e nessuna spina; 3. Depressione soprameatale simile a un solco (orificio o canale) e nessuna spina; 4. Spina soprameatale e nessuna depressione; 5. Spina soprameatale e depressione piatta; 6. Spina soprameatale e depressione tipo solco.

*Tipologia di spina* – 1. Tipo cresta, in tracce (meno di 0,5 mm); 2. Tipo triangolare, in tracce (meno di 0,5 mm); 3. Tipo cresta, debole (tra 0,5 e 1 mm); 4. Tipo triangolare, debole (tra 0,5 e 1 mm); 5. Tipo cresta, forte (più di 1 mm); 6. Tipo triangolare, forte (più di 1 mm).

### **Frontal grooves (FGR)**

*Traduzione.* Solchi frontali

*Descrizione.* Solchi singoli o doppi, variabili in dimensione, profondità e larghezza che possono essere presenti sulla superficie esterna dell'osso frontale, posti in direzione obliqua tra la bozza frontale e la linea temporale (raramente raggiungono la sutura coronale). Possono essere talora ricoperti da ponti ossei almeno per parte del loro percorso. Si ritiene che possano essere in relazione con l'espansione e con l'aumento della curvatura dell'osso frontale, per cui i nervi (in particolare i rami del nervo oftalmico) vanno ad agire come "corde di costrizione" lasciando la loro impronta sull'osso in accrescimento.

*Tipologia.* Carattere iperostotico bilaterale.

*Rilevamento.* Due variabili (grado e numero); soglia a 1n/2n.

*Grado* – 1. Superficiali in tracce (solchi appena visibili e lunghi ca. 5-10 mm); 2. Superficiali forti (solchi appena visibili, ma più lunghi di 10 mm); 3. Profondi in tracce (solchi marcati, ma lunghi 5-10 mm); 4. Profondi forti (solchi marcati, e più lunghi di 10 mm).

*Numero* – 1. Uno; 2. Due; 3. Tre o più.

**Metopic suture persistence (MTS)**

*Traduzione.* Persistenza della sutura metopica.

*Descrizione.* Alla nascita, la porzione squamosa dell'osso frontale consiste di due porzioni separate da una sutura medio-frontale; se questa sutura persiste oltre il periodo della sua normale obliterazione (generalmente entro il secondo-terzo anno di vita) viene chiamata sutura metopica. Tale sutura può persistere sia parzialmente che totalmente.

*Tipologia.* Carattere ipostotico.

*Rilevamento.* Due variabili (grado, estensione); soglia a 00/1n.

*Grado* – 1. In tracce (la sutura è appena visibile); 2. Ben espressa (la sutura è chiaramente visibile).

*Estensione* – 1. Segmento anteriore (nasale); 2. Segmento intermedio o persistenza irregolare; 3. Segmento posteriore (bregmatico); 4. Estensione completa.

**Ossicle/s at bregma (OBR)**

*Traduzione.* Osso al bregma.

*Descrizione.* Si tratta di un ossicino che si sviluppa nell'area della fontanella anteriore tra tre ossa adiacenti (l'osso frontale e i due parietali). Possono esistere anche ossicini al bregma multipli.

*Tipologia:* Carattere ipostotico.

*Rilevamento.* Due variabili (numero e dimensione, estensione); soglia a 00/1n.

*Numero e dimensione* – 1. Un ossicino piccolo (l'area dell'osso è inferiore a 1 cm<sup>2</sup>); 2. Un ossicino grande (l'area dell'ossicino è superiore a 1 cm<sup>2</sup>); 3. Due ossicini piccoli; 4. Un ossicino grande e uno piccolo; 5. Due ossicini grandi; 6. Tre o più ossicini (nessuno grande); 7. Tre o più ossicini (almeno uno grande).

*Estensione* – 1. Nessuna preferenza; 2. Frontale (massima estensione verso l'osso frontale); 3. Coronale sinistra (massima estensione lungo la branca sinistra della sutura coronale); 4. Coronale destra (massima estensione lungo la branca destra della sutura coronale); 5. Sagittale (massima estensione lungo la sutura sagittale).

**Epipteric bone/s (EPB)**

*Traduzione.* Osso epiptericico completo.

*Descrizione.* Nel feto o nel neonato, a livello della fontanella laterale può essere presente un ossicino accessorio. L'osso epiptericico completo (o vero) è quello che presenta articolazione con tutte e quattro le ossa adiacenti.

*Tipologia:* Carattere ipostotico bilaterale.

*Rilevamento.* Due variabili (numero e dimensione, estensione); soglia a 00/1n.

*Numero e dimensione* – 1. Un ossicino piccolo (l'area dell'osso è inferiore a 1 cm<sup>2</sup>); 2. Un ossicino grande (l'area dell'osso è superiore a 1 cm<sup>2</sup>); 3. Due ossicini piccoli; 4. Un ossicino grande e uno piccolo; 5. Due ossicini grandi; 6. Tre o più ossicini (nessuno grande); 7. Tre o più ossicini (almeno uno grande).

*Estensione* – 1. Nessuna preferenza; 2. Frontale (massima estensione verso l'osso frontale); 3. Parietale (massima estensione verso l'osso parietale); 4. Temporale (massima estensione verso la squama temporale). 5. Sfenoide (massima estensione verso l'ala dello sfenoide).

### **False epipteric bone/s (fEPB)**

*Traduzione.* Osso epipteric falso.

*Descrizione.* Nel feto o nel neonato, a livello della fontanella laterale può essere presente un ossicino accessorio. L'osso epipteric falso è quello che presenta articolazione solo con tre o due delle ossa adiacenti.

*Tipologia:* Carattere ipostotico bilaterale.

*Rilevamento.* Due variabili (numero e dimensione, estensione); soglia a 00/1n.

*Numero e dimensione* – 1. Un ossicino piccolo (l'area dell'osso è inferiore a 1 cm<sup>2</sup>); 2. Un ossicino grande (l'area dell'osso è superiore a 1 cm<sup>2</sup>); 3. Due ossicini piccoli; 4. Un ossicino grande e uno piccolo; 5. Due ossicini grandi; 6. Tre o più ossicini (nessuno grande); 7. Tre o più ossicini (almeno uno grande).

*Estensione* – 1. Nessuna preferenza; 2. Frontale (massima estensione verso l'osso frontale); 3. Parietale (massima estensione verso l'osso parietale); 4. Temporale (massima estensione verso la squama temporale). 5. Sfenoide (massima estensione verso l'ala dello sfenoide); 6. Parieto-sfenoidale (solo queste due ossa coinvolte).

### **Sagittal ossicle/s (SGO)**

*Traduzione.* Ossicini sagittali.

*Descrizione.* Gli ossicini della sutura sagittale sono piuttosto rari, ma possono essere presenti nei vari segmenti della sutura sagittale (segmento bregmatico, al vertex, obelico, e lambdico).

*Tipologia:* Carattere ipostotico.

*Rilevamento.* Tre variabili (numero e dimensione, posizione, estensione); soglia a 000/1nn.

*Numero e dimensione* – 1. Un ossicino piccolo (l'area dell'osso è inferiore a 1 cm<sup>2</sup>); 2. Un ossicino grande (l'area dell'osso è superiore a 1 cm<sup>2</sup>); 3. Due ossicini piccoli; 4. Un ossicino grande e uno piccolo; 5. Due ossicini grandi; 6. Tre o più ossicini (nessuno grande); 7. Tre o più ossicini (almeno uno grande).

*Posizione* – 1. Bregmatica; 2. Al vertex; 3. Obelica; 4. Lambdica; 5. Diversi ossicini della stessa dimensione distribuiti lungo la maggior parte della sutura.

*Estensione* – 1. Nessuna preferenza; 2. Parietale sinistro (la massima estensione dell'ossicino più grande è verso il parietale sinistro); 3. Parietale destro (la massima estensione dell'ossicino più grande è verso il parietale destro).

### **Ossicle/s at lambda (OLB)**

*Traduzione.* Osso al lambda.

*Descrizione.* A livello della fontanella posteriore possono essere presenti uno o più ossicini accessori. Questi ossicini fontanellari non devono essere confusi con il cosiddetto Inca bone (Osso Incarico), che è costituito dalla porzione superiore della squama occipitale, isolato dalla anomala persistenza della sutura occipitale trasversa che corre tra le due regioni all'asterion.

*Tipologia:* Carattere ipostotico.

*Rilevamento.* Due variabili (numero e dimensione, estensione); soglia a 00/1n.

*Numero e dimensione* – 1. Un ossicino piccolo (l'area dell'osso è inferiore a 1 cm<sup>2</sup>); 2. Un ossicino grande (l'area dell'osso è superiore a 1 cm<sup>2</sup>); 3. Due ossicini piccoli; 4. Un ossicino grande e uno piccolo; 5. Due ossicini grandi; 6. Tre o più ossicini (nessuno grande); 7. Tre o più ossicini (almeno uno grande).

*Estensione* – 1. Nessuna preferenza; 2. Sagittale (massima estensione lungo la sutura sagittale); 3. Parietale sinistro (massima estensione verso il parietale sinistro); 4. Parietale destro (massima estensione verso il parietale destro); 5. Lambdoidea sinistra (massima estensione lungo la branca sinistra della sutura lambdoidea); 6. Lambdoidea destra (massima estensione lungo la branca destra della sutura lambdoidea).

### **Lambdoid ossicle/s (LBO)**

*Traduzione.* Ossicini lambdoidei (o della sutura lambdoidea).

*Descrizione.* Sono ossicini che piuttosto frequentemente si trovano lungo le varie porzioni della sutura lambdoidea (lambdica, media, asterica).

*Tipologia:* Carattere ipostotico bilaterale.

*Rilevamento.* Tre variabili (numero e dimensione, posizione, estensione); soglia a 000/1nn.

*Numero e dimensione* – 1. Un ossicino piccolo (l'area dell'osso è inferiore a 1 cm<sup>2</sup>); 2. Un ossicino grande (l'area dell'osso è superiore a 1 cm<sup>2</sup>); 3. Due ossicini piccoli; 4. Un ossicino grande e uno piccolo; 5. Due ossicini grandi; 6. Tre o più ossicini (nessuno grande); 7. Tre o più ossicini (almeno uno grande).

*Posizione* – 1. Lambdica; 2. Media; 3. Asterica; 4. Diversi ossicini della stessa dimensione distribuiti lungo la maggior parte della sutura.

*Estensione* – 1. Nessuna preferenza; 2. Parietale (la massima estensione dell'ossicino più grande è verso l'osso parietale); 3. Occipitale (la massima estensione dell'ossicino più grande è verso l'osso occipitale).

### **Ossicle/s at asterion (OAS)**

*Traduzione.* Osso all'asterion.

*Descrizione.* Uno o più ossicini fontanellari possono essere presenti nella zona dove convergono le suture parieto-mastoide, occipito-mastoide, e lambdoidea.

*Tipologia:* Carattere ipostotico bilaterale.

*Rilevamento.* Due variabili (numero e dimensione, estensione); soglia a 00/1n.

*Numero e dimensione* – 1. Un ossicino piccolo (l'area dell'osso è inferiore a 1 cm<sup>2</sup>); 2. Un ossicino grande (l'area dell'osso è superiore a 1 cm<sup>2</sup>); 3. Due ossicini piccoli; 4. Un ossicino grande e uno piccolo; 5. Due ossicini grandi; 6. Tre o più ossicini (nessuno grande); 7. Tre o più ossicini (almeno uno grande).

*Estensione* – 1. Nessuna preferenza; 2. Lambdoidea (massima estensione lungo la sutura lambdoidea); 3. Occipitomastoide (massima estensione lungo la sutura occipito-mastoide); 4. Temporale (massima estensione lungo la sutura parieto-mastoide).

### **Parietal notch bone/s (PNB)**

*Traduzione.* Osso dell'incisura parietale.

*Descrizione.* La leggera discesa del terzo anteriore della sutura parieto-mastoide verso la più verticale sutura parieto-squamosa, forma un angolo che punta verso il processo mastoideo; in questa incisura dell'osso temporale, possono essere presenti uno o più ossicini suturali.

*Tipologia:* Carattere ipostotico bilaterale.

*Rilevamento.* Due variabili (numero e dimensione, estensione); soglia a 00/1n.

*Numero e dimensione* – 1. Un ossicino piccolo (l'area dell'osso è inferiore a 1 cm<sup>2</sup>); 2. Un ossicino grande (l'area dell'osso è superiore a 1 cm<sup>2</sup>); 3. Due ossicini piccoli; 4. Un ossicino grande e uno piccolo; 5. Due ossicini grandi; 6. Tre o più ossicini (nessuno grande); 7. Tre o più ossicini (almeno uno grande).

*Estensione* – 1. Nessuna preferenza; 2. Parietale (massima estensione verso l'osso parietale); 3. Asterion (massima estensione lungo la sutura parieto-mastoidea); 4. Mastoide (massima estensione verso il processo mastoideo); 5. Squamoso (massima estensione verso la squama temporale).

### **Squamomastoid suture persistence (SMS)**

*Traduzione.* Persistenza della sutura squamomastoidea

*Descrizione.* La sutura squamomastoidea curva verso il basso a partire dalla incisura parietale verso l'apice del processo mastoideo e segna la giunzione tra le porzioni squamosa e petrosa dell'osso temporale. Generalmente la obliterazione completa di questa sutura si verifica con il completamento della maturazione scheletrica; dato che la regione mastoidea è comunemente caratterizzata da una superficie irregolare, soltanto una chiara persistenza della sutura viene considerata come presenza del carattere.

*Tipologia.* Carattere ipostotico bilaterale.

*Rilevamento.* Due variabili (grado, estensione); soglia a 1n/2n.

*Grado* – 1. In tracce (piccoli segmenti residui); 2. Parziale debole (meno del 50% della sua estensione completa); 3. Parziale forte (più del 50% della sua estensione completa); 4. Chiara persistenza (indipendentemente dalla percentuale di estensione).

*Estensione* – 1. Segmento superiore; 2. Segmento intermedio o persistenza irregolare; 3. Segmento inferiore; 4. Estensione completa.