



AVERTISSEMENT

Ce document est le fruit d'un long travail approuvé par le jury de soutenance et mis à disposition de l'ensemble de la communauté universitaire élargie.

Il est soumis à la propriété intellectuelle de l'auteur. Ceci implique une obligation de citation et de référencement lors de l'utilisation de ce document.

D'autre part, toute contrefaçon, plagiat, reproduction illicite encourt une poursuite pénale.

Contact : ddoc-theses-contact@univ-lorraine.fr

LIENS

Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 122. 4

Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 335.2- L 335.10

http://www.cfcopies.com/V2/leg/leg_droi.php

<http://www.culture.gouv.fr/culture/infos-pratiques/droits/protection.htm>

Ecole Doctorale BioSE (Biologie-Santé-Environnement)

Thèse

Présentée et soutenue publiquement pour l'obtention du titre de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITE HENRI POINCARÉ

Mention : « Sciences de la Vie et de la Santé »

par Rémi CURIEN

**Evolution, variabilité et développement de la mandibule
chez les hominidés : intérêt d'une approche structurale
centrée sur le canal mandibulaire.**

Date de soutenance : 29/10/10

Membres du Jury:

Rapporteurs :

M. Matthieu SCHMITTBUHL
M. Jean-Jacques HUBLIN

Professeur, Faculté de Chirurgie Dentaire, Strasbourg
Professeur, Department of Human Evolution, Max Planck
Institute for Evolutionary Anthropology, Leipzig

Examineurs :

Mlle Catherine STRAZIELLE
M. Marc BRAUN
M. Matthieu SCHMITTBUHL
Mme Hélène COQUEUGNIOT

Professeur, Faculté d'Odontologie, Nancy
Professeur, Faculté de Médecine, Nancy, Directeur de thèse
Professeur, Faculté de Chirurgie Dentaire, Strasbourg
Chargée de recherche, UMR 5199, Bordeaux

Membre invité :

M. Pierre BRAVETTI

MCU-PH, Faculté d'Odontologie, Nancy

Remerciements

*Cette thèse est le fruit de travaux de recherche menés au sein du Laboratoire Imagerie Adaptative Diagnostique et Interventionnelle (IADI) ERI 13 dirigé par Monsieur le Professeur **Jacques FELBLINGER**. Je l'en remercie sincèrement.*

*Je remercie tout particulièrement mon directeur de thèse, Monsieur le Professeur **Marc BRAUN** pour ses idées, ses conseils et le soutien qu'il a su m'apporter tout au long de ces années de travail.*

*J'adresse mes remerciements et ma reconnaissance à Madame **Hélène COQUEUGNIOT**, chargée de recherche à l'UMR 5199-PACEA, pour ses conseils et sa précieuse aide.*

*Je tiens à exprimer ma profonde gratitude aux membres du jury,
Monsieur le professeur **Matthieu SCHMITTBUHL** de la Faculté de Chirurgie Dentaire de Strasbourg,
Monsieur le Docteur **Pierre BRAVETTI**, Doyen de la Faculté d'Odontologie,
et les remercie de l'intérêt qu'ils ont montré pour cette thèse et de leur disponibilité.*

A ma famille et à ma belle-famille, pour leur présence et leurs encouragements sans lesquels ce travail n'aurait pu aboutir.

A mon épouse Carole, pour tous les motifs déjà cités ainsi que pour son indéboulonnable patience.

A mon petit Marius, pour tes sourires et tes babillages.

PLAN

1- Introduction.

1.1- Les unités mandibulaires.

1.2- Importance du nerf mandibulaire au sein de la mandibule.

1.3- Problématique.

2- Matériel et méthodes.

2.1- Matériel.

2.1.1- Critères d'inclusion.

2.1.2- Echantillon.

2.1.3- Classifications au sein de l'échantillon.

2.1.3.1- Définition des classes.

2.1.3.2- Age dentaire.

2.1.3.2.1- Séquences et phases d'éruption.

2.1.3.2.2- Variations intraspécifiques.

2.1.3.2.3- Variations interspécifiques.

2.1.3.2.4- Correspondances éruption / développement.

2.1.3.2.5- Définition des classes d'âges d'éruption dentaire

2.2- Méthode.

2.2.1- Définition des plans, points, axes et angle utilisés :

2.2.1.1- Plans.

2.2.1.2- Points utilisés :

2.2.1.3- Segments significatifs (figure 9).

2.2.1.4- Angles significatifs (figure 9).

2.2.2- Protocole de mesure.

2.2.2.1- Méthode de prise de vue.

2.2.2.1.1- Appareil photographique.

2.2.2.1.2- Positionnement et préparation de la mandibule.

2.2.2.1.3- Positionnement de l'échelle.

2.2.2.1.4- Positionnement de l'appareil.

2.2.2.1.5- Prises de vues.

2.2.2.2- Mesures.

2.2.2.2.1- Outil utilisé.

2.2.2.2.2- Redimensionnement de l'image.

2.2.2.3- Validité de la méthode.

2.2.2.3.1- Fiabilité de la mesure.

2.2.2.3.2- Répétabilité.

2.2.2.3.3- Reproductibilité.

2.2.2.3.4- Analyse de Variances.

2.2.2.3.5- Evaluation de la déformation sphérique.

2.2.3- Traitement des données.

2.2.3.1- Méthodes d'analyse.

2.2.3.1.1- Représentation graphique des mandibules

2.2.3.1.2- Corrélations et régressions.

2.2.3.1.3- Courbes de croissance.

2.2.3.1.4- Méthodes morphométriques.

2.2.3.1.5- Analyse des variances

2.2.3.2- Plan d'analyse.

2.2.3.2.1- Variabilité globale chez les hominidés.

2.2.3.2.3- Variabilité interspécifique et évolution.

3- Résultats.

3.1- Variabilité globale chez les hominidés.

3.1.1- Représentation graphique des nuages de points (totalité de l'échantillon).

3.1.2- Coefficients de variation.

3.2- Variabilité intraspécifique et développement.

3.2.1- Variabilité intraspécifique.

3.2.1.1- Représentation graphique des nuages de points, espèces séparées.

3.2.1.2- Courbes de régressions en fonction du segment FM-TM.

3.2.1.3- Tests de corrélation.

3.2.2- Développement.

3.2.2.1- Courbes de croissance (Figure 20 et 21).

3.2.2.2- ANOVA, facteur âge.

3.2.2.3- Z-scores, développement mandibulaire

3.2.2.4- Superpositions par mise à l'échelle neurale

3.3- Variabilité interspécifique et évolution.

3.3.1- Représentation graphique de la variation interspécifique.

3.3.2- Z-scores, variations interspécifiques (Figure 26).

3.3.3- Superpositions par mise à l'échelle neurale.

3.3.4- ANOVA, facteur espèce (Tableau 6 et figure 28).

4- Discussion.

4.1- Variabilité globale.

4.2- Développement.

4.2.1- Approche microsquelettique.

4.2.1.1- Région condylienne

4.2.1.1.1- Valeurs à l'origine

4.2.1.1.2- Taux de croissance

4.2.1.1.3- Directions de croissance

4.2.1.1.4- Variations conformationnelles

4.2.1.1.5- Extrapolation aux autres espèces d'hominidés.

4.2.1.1.6- Synthèse

4.2.1.2- Unités musculaires : coronoïde et angulaire.

4.2.1.2.1- Valeurs à l'origine.

4.2.1.2.2- Taux de croissance.

4.2.1.2.3- Directions de croissance.

4.2.1.2.4- Variations conformationnelles.

4.2.1.2.5- Extrapolation aux autres hominidés.

4.2.1.2.6- Synthèse.

4.2.1.3- Unité basale.

4.2.1.3.1- Valeurs à l'origine.

4.2.1.3.2- Taux de croissance.

4.2.1.3.3- Variations conformationnelles.

4.2.1.3.4- Extrapolation aux autres hominidés.

4.2.1.4- Unité alvéolaire.

4.2.1.4.1- Valeurs à l'origine.

4.2.1.4.2- Taux de croissance (figures 20 et 22).

4.2.1.4.3- Directions de croissance.

4.2.1.4.4- Variations conformationnelles.

4.2.1.4.5- Extrapolation aux autres hominidés.

4.2.1.4.6- Synthèse.

4.2.1.5- Unité symphysaire.

4.2.1.5.1- Valeurs à l'origine.

4.2.1.5.2- Taux de croissance.

4.2.1.5.3- Directions de croissance.

4.2.1.5.4- Variations conformationnelles.

4.2.1.5.5- Extrapolation aux autres hominidés.

4.2.1.5.6- Synthèse.

4.2.2- Approche macrosquelettique.

4.2.2.1- Comparaison interspécifique du développement.

4.2.2.1.1- Synthèse de l'approche microsquelettique (tableau 7).

4.2.2.1.2- Grandes tendances.

4.2.2.1.3- Homo sapiens.

4.2.2.1.4- Homo neanderthalensis.

4.2.2.1.5- Homo ergaster

4.2.2.1.6- Panines.

4.2.2.1.7- Gorilla beringei graueri

4.2.2.1.8- Synthèse générale

4.2.2.2- *Rôle du nerf mandibulaire dans la croissance mandibulaire.*

4.2.2.2.1- *Rôle du segment FM-TM.*

4.2.2.2.2- *Rôle de la courbe du nerf mandibulaire.*

4.3- Variations interspécifiques et évolution dans la lignée humaine.

4.3.1- Observations générales.

4.3.2- Australopithécinés.

4.3.3- *Homo ergaster* et *Homo erectus*.

4.3.4- *Homo heidelbergensis* et *Homo neanderthalensis*.

4.3.5- *Homo sapiens*.

4.3.6- Synthèse.

5- Conclusion.

Bibliographie

Annexes

1. Introduction.

Dans le contexte du développement et de l'évolution, la mandibule fournit un matériau d'étude particulièrement riche (Rosas, Bastir, 2004).

Elle constitue en effet l'exemple type d'une structure anatomique complexe (Atchley, Hall, 1991). Ce type de structure est constituée d'unités morphologiques et développementales distinctes mais intégrées dans un os unique. Selon Rosas et Bastir (2004), la morphologie adulte de la mandibule résulte « *d'une chorégraphie morphogénétique qui intègre la dynamique d'une variété de processus biologiques et de structures, leurs principaux effets, leurs interactions et limitations mutelles* ». Il est donc primordial d'aborder la mandibule par une méthode d'analyse distinguant au sein de l'ensemble chacune des unités.

Une revue des travaux sur le sujet montre que dans la mandibule, les unités sont intégrées à l'ensemble autour d'un tuteur, d'un chef d'orchestre qui semble être le nerf mandibulaire et sa portion intra-mandibulaire, le nerf alvéolaire inférieur. Nos travaux antérieurs tendent à confirmer ce fait (Curien, 2004, 2005 ; Curien, Marchal et Dutour, 2007). La seconde priorité dans l'étude de la mandibule est donc de prendre en compte la primauté de ce nerf et de son artéfact osseux, le canal mandibulaire et ses orifices.

1.1 Les unités mandibulaires.

Moss (1960) et Delachappelle (1978) dénombrent six régions distinctes dans la mandibule :

- La région basale ou corpus constitue l'os entourant le canal mandibulaire. Elle forme, comme son nom l'indique, l'unité basique de la mandibule, à laquelle

s'attachent les autres superstructures, et détermine la forme essentielle de la mandibule.

- L'unité condylienne ou carotte condylo-spigienne, structure articulaire et site de croissance adaptative.
- L'unité coronoïdienne, structure d'insertion musculaire,
- L'unité goniale ou angulaire, de même nature.
- L'unité alvéolaire surplombant directement le canal mandibulaire et supportant les dents. Vu que son existence est étroitement liée à celle des dents (si les dents disparaissent, elle disparaît), il serait sans doute plus approprié de la nommer unité alvéolo-dentaire.
- L'unité symphysaire : située au niveau de la zone de jonction entre les deux unités basales, et sur laquelle s'insèrent les muscles digastriques et géniens.

Au stade embryonnaire, Atchley et Hall (1991) ne distinguent que 5 unités morphogénétiques ; l'unité symphysaire n'ayant pas d'existence propre et étant confondue avec le corps mandibulaire.

Enlow et Hans (1996) proposent quant à eux une subdivision simplifiée de la mandibule en 2 unités développementales :

- Une unité infranerveuse comprenant l'unité basale (et symphysaire si elle existe), condyloïde et angulaire, responsable de la forme de base de la mandibule et remarquablement stable au cours du développement,
- Une unité supranerveuse comprenant les unités alvéolaire et coronoïde, structure d'adaptation en relation avec la fonction manducatrice. Nous aurions tendance à rapprocher de cette unité l'unité angulaire elle aussi liée à la fonction manducatrice puisque siège d'insertions des muscles masseter et ptérygoïdien interne.

La synthèse de ces conceptions nous permet d'identifier au sein de la mandibule :

- une portion neurale interne ("coeur") et primaire, base de la structure osseuse : la baguette basale formant un fer à cheval d'un foramen mandibulaire à l'autre) ,
- sur laquelle vient se greffer une enveloppe fonctionnelle formée d'unités musculaires (coronoïde et angulaire), alvéolo-dentaire et articulaire (condytaire).

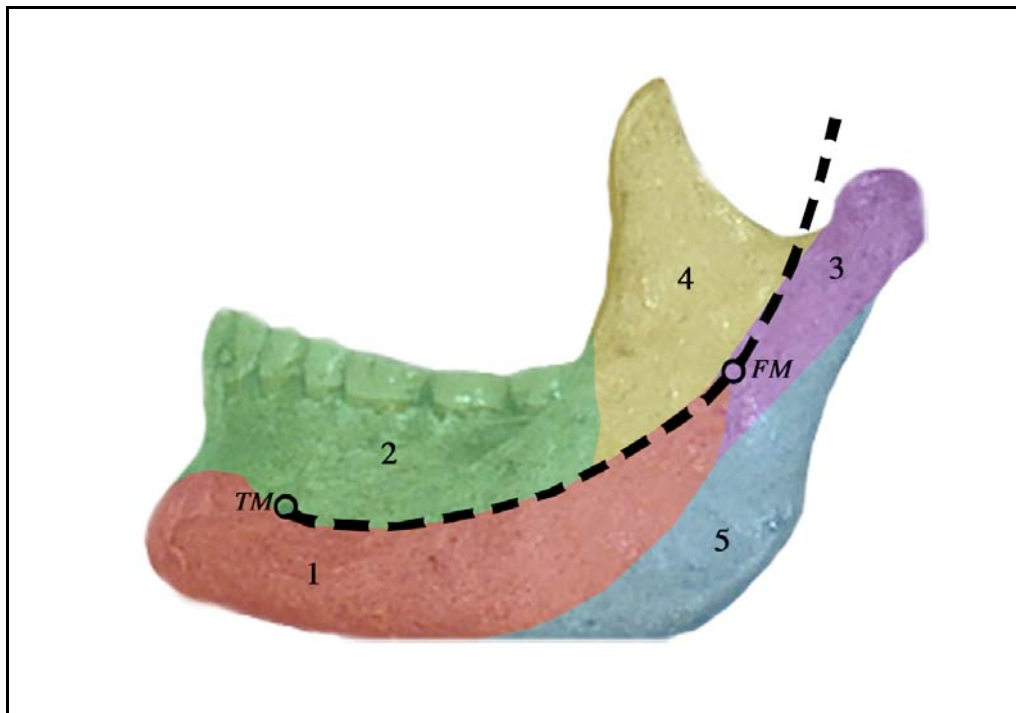


Figure 1 : Schématisation des unités structurales de la mandibule.
1- basale ; 2- alvéolaire ; 3- condytaire ; 4- coronoïde ; 5- angulaire

1.2 Importance du nerf mandibulaire au sein de la mandibule.

L'individualisation du canal mandibulaire sur une pièce osseuse se fait grâce à ses deux orifices, l'un postérieur ou foramen mandibulaire (FM), l'autre antérieur ou foramen mentonnier (ou trou mentonnier, TM).

Le segment FM-TM est nommé *axe nerveux* par Delachapelle et Laude (1974), pour qui la distance séparant les deux orifices, chez *Homo sapiens*, varie peu par rapport à la hauteur, la longueur et l'angle mandibulaire, la distance condyle-coroné, le diamètre condylien maximal et d'un côté à l'autre chez un individu donné. Selon les mêmes auteurs, cette stabilité s'explique par l'indépendance du trajet nerveux vis à vis des influences périphériques et des contraintes musculaires. Dans la même optique, nos propres travaux (Curien, 2004 ; Curien, Marchal et Dutour, 2007) nous ont permis de distinguer dans la mandibule un ensemble osseux interne stable ou « coeur » mandibulaire défini par le canal mandibulaire, d'un ensemble périphérique plus variable ou enveloppe, aux modalités de variation et de développement bien distinctes. Du fait de sa plus grande stabilité, le trajet nerveux peut donc constituer un référentiel pour l'étude morphométrique des structures lui étant périphériques. Le canal mandibulaire a d'ailleurs été utilisé comme référentiel de croissance par de nombreux auteurs (Darling et Levers, 1976 ; Laude, Thillooy et Delachapelle, 1978 ; Björk et Skieller, 1983).

Le nerf alvéolaire inférieur est un facteur inducteur primordial de l'ossification de la mandibule (Scott et Dixon, 1972). Selon Moss et Rankow (1968), Moss et Salentijn (1969), le déterminisme de la croissance oro-faciale est neurologique : le centre neurologique régule les tissus périphériques placés sous sa dépendance, ces derniers régulant en retour le centre neurologique. Des ensembles fonctionnels (les matrices) s'organiseraient autour d'une branche nerveuse régissant l'exécution d'une fonction. Selon Enlow (1965), les branches nerveuses suscitent des réponses des structures osseuses mais également musculaires placées sous leur dépendance. Ce concept de croissance neuro-matricielle de la face fait ainsi du trijumeau un tuteur au développement facial. Laude (1978) utilise l'expression de pince trigéminal organisant

les trois étages de la face grâce à ses trois branches nerveuses ou axes neuro-matriciels (Delachapelle, Laude, 1974). Behrents et Johnston (1984) confirment ce modèle théorique en vérifiant chez l'animal la conséquence d'altération du tissu nerveux trigéminal embryonnaire.

Le nerf mandibulaire aurait donc le rôle d'un véritable tuteur de croissance.

Selon Moss et Salentijn (1971), le nerf mandibulaire est « *comme un câble (un câble grandissant, bien sûr) le long duquel la mandibule se déplace* ». Ainsi, la mandibule s'élabore autour du trajet du nerf mandibulaire mais se positionne aussi selon lui. Les matrices fonctionnelles (ici le nerf mandibulaire) seraient « *morphogénétiquement plus conservatrices que les matrices périostées* (gouvernant les formations osseuses périphériques) », et en cela moins soumises aux variations interindividuelles que d'autres régions de la mandibule.

L'étude de la région du foramen mandibulaire (Curien, 2005) montre qu'elle correspond à un carrefour où se rejoignent plusieurs unités mandibulaires (figure 2).

Ce fait est vérifié par l'embryologie. Au cours de la période embryonnaire, on voit d'abord apparaître l'unité basale qui s'ossifie du TM au FM en relation et dans l'axe du nerf mandibulaire, qui en serait un facteur décisif. Sur cet élément neural viennent se « brancher » deux autres éléments distincts et gouvernés par des facteurs différents : l'un par une fonction articulaire et une croissance cartilagineuse (l'unité condylienne), l'autre par les forces musculaires (l'unité coronoïde) (Scott et Dixon, 1972). D'autre part, par l'insertion du ligament sphéno-mandibulaire, la *lingula mandibulae* (structure de recouvrement du FM) occuperait un rôle central dans la croissance postérieure de la mandibule en agissant comme une véritable tubérosité à partir de laquelle le corps mandibulaire « *se dégagerait et s'allongerait comme le maxillaire à partir de la sienne* » (Delaire, 1990).

Enfin, l'analyse géométrique de Koski et Varrela (1997) montre que le FM occupe une position centrale à l'union des axes médians de ces trois éléments.

D'après nos observations personnelles (Curien, 2005), nous aurions tendance à ajouter à ces trois unités convergeant vers le FM une quatrième, l'unité angulaire.



Figure 2 : situation des différentes unités anatomiques de la mandibule et leur rencontre dans la région du foramen mandibulaire.
a : lingula. b : sulcus retrotoralis. c : sillon mylo-hyoïdien.
1 : unité condylienne (ou carotte condylo-spigienne). 2 : unité basale.
3 : unité angulaire. 4 : unité coronoïde. 5 : unité alvéolaire.

Sur la base de ces différentes observations, notre étude de la mandibule fera donc appel à une double approche :

- intégrative, en prenant en compte la partition de la mandibule en plusieurs unités distinctes (approche *microsquelettique*) mais en s'attachant à les articuler entre elles et à en synthétiser les contributions au sein de la mandibule dans sa globalité (approche *macrosquelettique*) ; dans ce but, chaque unité sera matérialisée par un ou plusieurs points significatifs.

- Basée sur le nerf mandibulaire, c'est à dire utilisant le canal mandibulaire (matérialisé par le segment FM-TM) comme référentiel et le point FM comme centre.

Cette double approche sera appliquée à l'étude de la variabilité, de l'évolution et du développement de la mandibule chez les hominidés. Nous utiliserons dans ce présent travail une classification basée sur le travail précurseur de Goodman (1963), dans laquelle la famille des hominidés (*Hominidae*) rassemble les genres *Homo*, *Pan*, *Gorilla* ainsi que les genres fossiles classiquement placés dans la lignée humaine.

Cette approche a l'avantage de reposer sur une méthodologie inédite susceptible d'aboutir à de nouvelles informations.

2- Matériel et méthodes.

2.1- Matériel.

2.1.1- Critères d'inclusion.

Les mandibules utilisées devront répondre à ces critères :

- Etre complète des deux côtés, symphyse indemne
- Présenter des foramina mandibulaire et mentonnier localisables
- En raison des conditions d'exhumation ou de conservation, il est très fréquent que plusieurs dents aient été perdues post-mortem. C'est pourquoi le caractère complet des arcades dentaires n'a pu être retenu comme critère d'inclusion, même si des mandibules complètement dentées ont été préférentiellement sélectionnées.

2.1.2- Echantillon.

Le recueil de données a été réalisé sur 453 mandibules provenant de diverses collections ostéologiques :

- Musée de l'Homme, Paris (MH),
- Museum National d'Histoire Naturelle de Paris (MNHM),
- Laboratoire d'Anthropologie des Populations du Passé, Université Bordeaux 1 (UMR 5199).
- Laboratoire d'Anthropologie biologique de la Faculté de Médecine de Marseille (UMR 6578),
- Museum Royal de Centrafrique de Tervuren en Belgique (MRCT).

- Institut d'Anatomie Normale de la Faculté de Médecine de Strasbourg.

Les pièces fossiles sont toujours des moulages.

Les effectifs sont détaillés dans le tableau suivant.

Notre échantillon de mandibules d'*Homo sapiens sapiens* regroupe des pièces de la période historique et de provenances géographiques variées, ainsi que des pièces du néolithique (série de Loisy en Brie, UMR6578, Marseille) et quelques pièces du paléolithique (*Homo sapiens anatomiquement modernes*).

Les fossiles de Djebel Irhoud sont généralement classés parmi les *Homo sapiens* dits *archaïques* (Vandermeersch, 2001 ; Hublin, 1992).

Les références des pièces fossiles sont précisées dans le tableau 2. Les mandibules d'*Homo sapiens* du Paléolithique y sont listées.

Espèce	Age	Provenance	Effectif
<i>Homo sapiens sapiens</i>	adultes	Musée de l'homme	40
		UMR6578	13
		Bordeaux	12
		Strasbourg	7
		Total	72
	immatures	MH	31
		UMR6578	3
		Bordeaux	4
		Strasbourg	25
		Total	63
<i>Homo sapiens archaïque</i>	immatures	Bordeaux	1
<i>Homo neanderthalensis</i>	adultes	MH	6
		Bordeaux	4
		Total	10
	immatures	Bordeaux	2
<i>Homo heidelbergensis</i>	adultes	MH	1
		Bordeaux	5
		Total	6
<i>Homo erectus</i>	adultes	MH	2
	immature	Bordeaux	1

Espèce	Age	Provenance	Effectif
		Total	3
<i>Homo ergaster</i>	immature	MH	1
<i>Paranthropus boisei</i>	Adulte	MH	1
<i>Paranthropus robustus</i>	Adulte	Bordeaux	1
<i>Australopithecus africanus</i>	Adulte	MH	1
<i>Pan paniscus</i>	Adultes mâles	Tervuren	20
	Adultes femelles	Tervuren	26
	Immatures	Tervuren	69
<i>Pan troglodytes</i>	Adultes mâles	Tervuren	25
		MNHN	5
		Total	30
	Adultes femelles	Tervuren	27
		MNHN	8
		Total	35
	Immatures	Tervuren	29
		MNHN	12
		Total	41
<i>Gorilla beringei graueri</i>	Adultes mâles	Tervuren	24
	Adultes femelles	Tervuren	25
	Immatures	Tervuren	22
		TOTAL	453

Tableau 1 : Effectifs des mandibules consultées.

Espèce	Référence	Collection	Provenance originelle	Datation
<i>Homo sapiens</i>	Abri Pataud	MH	France	30000 ans
	Fish Hoek	MH	Afrique du Sud	Paleolithique sup
	Solutré	MH	France	18-15000
	X80	MH	Trou du Frontal, France	13000 ans
	X81	MH	Trou du Frontal, France	13000 ans
	Ohalo 2	Bordeaux	Jordanie	19000 ans
	Dolni Vestonice	Bordeaux	République Tchèque	27000 ans
<i>H. sapiens immature</i>	Qafzeh 10	Bordeaux	Israël	115000
<i>H. sapiens archaïque immature</i>	Irhoud 3	Bordeaux	Jebel Irhoud, Maroc	120-80000
<i>Homo neanderthalensis adulte</i>	Amud 1	MH	Israël	45000 ans
	Krapina J	MH	Krapina, Croatie	100-35000 ans
	La Chapelle Aux Saints	MH	France	50000 ans
	La Ferrassie	MH	France	50-38000 ans
	Zaffaraya	MH	Espagne	27000 ans
	Shanidar 1	MH	Shanidar, Irak	60-45000 ans
	Shanidar 4	Bordeaux	Shanidar, Irak	60-45000 ans
	La Chaise 17	Bordeaux	France	150000 ans
	Le Régourdou	Bordeaux	France	80000 ans

Espèce	Référence	Collection	Provenance originelle	Datation
	St Césaire	Bordeaux	France	35000 ans
<i>H. neanderthalensis immat.</i>	Pech de l'Aze	Bordeaux	Dordogne, France	40-50000 ans
	Teshik Tash	Bordeaux	Ouzbekistan	70000 ans
<i>Homo heidelbergensis</i>	Mauer	MH	Mauer, Allemagne	730000 ans
	Atapuerca 5	Bordeaux	Atapuerca, Espagne	500-350000
	Montmaurin	Bordeaux	France	190-130000
	Arago 2	Bordeaux	Tautavel, France	400000 ans
	Arago 13	Bordeaux	Tautavel, France	400000 ans
<i>Homo erectus</i>	Ckn G1	MH	Zhoukoudian, Chine	400-350000
	KNM BK 67	MH	Kenya	
	Dmanisi D2735	Bordeaux	Dmanisi, Georgie	1,7 MA
<i>Homo ergaster immature</i>	KNM WT 15000	MH	Lac Turkana, Kenya	1,6 MA
<i>Paranthropus robustus</i>	SK 23	MH	Swartkrans, Afrique du sud	
<i>Paranthropus boisei</i>	Peninj 1	Bordeaux	Peninj, Tanzanie	1,5 MA
<i>Australopithecus africanus</i>	STS 36	MH	Sterkfontein, Afrique du sud	

Tableau 2 : Liste des pièces fossiles.

2.1.3- Classifications au sein de l'échantillon.

2.1.3.1- Définition des classes.

Les mandibules ont été regroupées par :

- espèce
- sexe : chez les grands singes, étant donné le dimorphisme sexuel visible et les conditions originelles de recueil des squelettes (animaux de zoo, de laboratoire ou abattage d'animaux sauvages), le sexe est presque toujours précisé dans les collections. En revanche, chez l'être humain, le dimorphisme sexuel est beaucoup moins marqué et les pièces osseuses sont presque toujours issues d'exhumations

anonymes, c'est pourquoi la notification du sexe est plus rare ; chez ce dernier, nous n'avons donc pu établir un classement par sexe.

- *âge* : il s'agit d'un classement en 4 âges dentaires.

Dans cette dernière optique, nous avons effectué une revue de la littérature afin de déterminer des classes d'âges dentaires utilisables en parallèle chez tous les hominidés.

2.1.3.2- *Age dentaire.*

La valeur de l'éruption dentaire dans les comparaisons de croissance et de développement entre différentes espèces de primates est maintenant bien établie.

Les âges d'éruption dentaire fournissent une bonne représentation du développement de chaque espèce car ils mesurent la maturation somatique (et non sexuelle), ont un déterminisme majoritairement génétique et sont très peu sensibles aux influences environnementales (Smith, 1989 ; Smith, 1994). D'après Dean (1989), le développement dentaire est le caractère qui exprime le mieux le développement de l'individu.

La littérature sur le sujet est relativement abondante en ce qui concerne *Homo sapiens* et *Pan troglodytes*, mais rare pour *Gorilla* et quasiment inexistante pour *Pan paniscus*.

Les codes correspondant aux dents sont les suivants :

I1 et I2 : incisive centrale et incisive latérale

C : canine

P3 et P4 : première et deuxième prémolaire

M1, M2, M3 : première, deuxième et troisième molaire.

2.1.3.2.1- Séquences et phases d'éruption.

Selon Swindler (1985), les séquences d'éruption dentaire sont globalement similaires chez les catarrhiniens mais avec une grande plasticité de la séquence d'éruption des prémolaires, canines et deuxièmes molaires étant donnée leur proximité temporelle.

Les différentes études consultées sur *Pan troglodytes* (Dean et Wood, 1981 ; Smith, 1994 ; Kuykendall et Conroy, 1996) fournissent des séquences sensiblement variables et permettent de dégager une séquence commune d'éruption (les parenthèses englobant les séquences polymorphiques) : (M1 I1 I2) (M2 P4 P3 C) M3. Chez l'homme actuel il est possible de distinguer trois phases (M1 I1 I2 *puis* P3 P4 C M2 *puis* M3, comme les distinguent Smith et Garn, 1987) séparées par des périodes de stabilité ou phases de denture stable, ce qui n'est pas le cas chez les grands singes, chez qui la constitution de l'arcade dentaire est un phénomène continu jusqu'à l'âge adulte.

2.1.3.2.2- Variations intraspécifiques.

Le dimorphisme sexuel en terme de date absolue ou relative d'éruption dentaire concerne surtout les canines chez *Pan troglodytes* (Nissen et Riesen, 1964 ; Kuykendall, 1996) et *Homo sapiens* (Moss, Moss-Salentijn, 1977). Selon d'autres auteurs, le dimorphisme sexuel d'éruption dentaire ne serait tout simplement pas significatif chez les grands singes (Dean et Wood, 1981 ; Simpson, Lovejoy et Meindl, 1990).

Cependant, afin d'éliminer le biais lié au dimorphisme sexuel, nous n'utiliserons pas la canine pour la définition des classes d'âges dentaires.

2.1.3.2.3- *Variations interspécifiques.*

Selon Dean et Wood (1981), les différences de développement dentaire entre *Pan* et *Gorilla* sont infimes.

Selon Anemone, Mooney et Siegel (1996), les différences entre *Homo sapiens* et les grands singes seraient particulièrement liées au développement des molaires (voir figure 3):

chez les grands singes, le développement des molaires est plus rapide, et marqué par des périodes de chevauchement temporel dans la formation coronaire des molaires adjacentes ; chez l'homme il est plus lent et marqué par des intervalles temporels entre le développement coronaire de chaque série.

la première molaire fait son éruption *longtemps* avant les incisives chez les grands singes (et non chez l'homme)

l'éruption de la deuxième molaire est plus précoce (en comparaison avec l'éruption des canines et prémolaires) chez les grands singes.

Dans le même temps, en terme de durée et de mode de formation (ratios racine/couronne en particulier) et proportionnellement au temps de développement de chaque espèce, les différences sont plus marquées au niveau des incisives, canines et prémolaires (Kuykendall, 1996), le temps de formation des molaires étant, lui, proportionnel au temps de développement de l'espèce (voir figure 3).

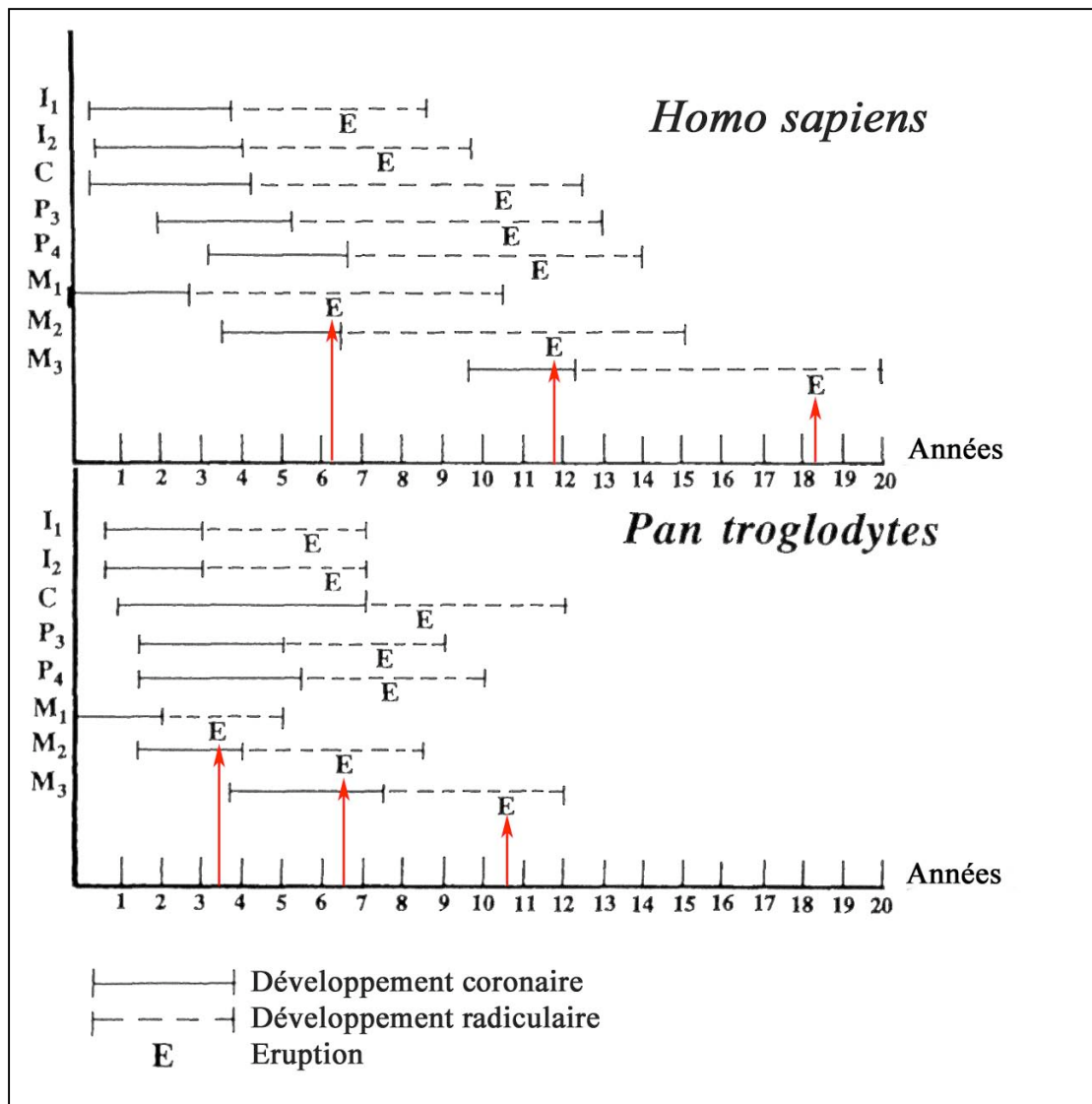


Figure 3 : Développement dentaire chez *Homo sapiens* et *Pan troglodytes* d'après Anemone, Mooney et Siegel (1996). Les flèches rouges soulignent la régularité d'éruption des molaires.

2.1.3.2.4- Correspondances éruption / développement.

En mammalogie, on distingue l'enfance, la période juvénile et la période adulte comme étant les phases apparaissant avant, pendant et après l'éruption des dents permanentes (Smith, Crummett et Brandt, 1994). Chez les espèces qui nous intéressent ici, la première et la dernière dent permanente à faire leur éruption sont respectivement la première et la troisième molaire : l'éruption de ces deux dents fournit donc une excellente indication des phases de développement.

L'âge d'éruption de la première et de la dernière dent permanente est également fortement corrélé avec plusieurs variables individuelles (Smith, 1989 ; Smith, Crummett et Brandt, 1994) :

- poids du cerveau (un cerveau plus gros demandant une croissance et une période d'apprentissage allongées)
- poids corporel
- Age au sevrage
- Age de maturation sexuelle

D'après les mêmes auteurs, l'âge d'éruption de la première molaire correspond à l'âge auquel un primate devient autonome (âge du sevrage chez les primates non-humains).

D'après Björk et Helm (1967), l'éruption de la deuxième molaire a lieu 2 mois après le pic de croissance pubertaire chez le garçon (*Homo sapiens*), un an après chez la fille. Cobb et O'Higgins (2007) estiment l'âge de la puberté grâce à l'éruption de M2 chez *Pan troglodytes*. Le début de la puberté chez les mâles *Pan troglodytes* (6,7 ans d'après Marson et al, 1991) correspondrait approximativement à la date d'éruption des deuxièmes molaires mandibulaires

(6,45 ans d'après Smith, Crummett et Brandt, 1994). Enfin, selon Jane Goodall (1986), les chimpanzés mâles et femelles ont leur puberté autour de l'âge de 7 ans. Chez le gorille, les informations concernant la puberté sont beaucoup plus fragmentaires. Chez Robbins et Czekala (1997), le gorille mâle est considéré comme immature jusqu'à l'âge de 7 ans. Les femelles gorilles sont sexuellement matures aux alentours de 8 ans (Harcourt et al, 1980), avec une éruption de la M2 mandibulaire à l'âge de 6,58 en moyenne (Smith, Crummett et Brandt, 1994).

La maturité squelettique correspond à l'éruption de la troisième molaire (Watts, 1990).

Cependant, le temps de développement de la troisième molaire est connu pour être extrêmement variable (Moorees, Fanning, et Hunt, 1963).

Conclusion

Les âges d'éruption des molaires sont donc de très bons repères pour l'étude du développement des grands singes et de l'homme, ce que confirme la littérature (Smith, 1989 ; Dean, 2006 ; Smith et al, 2007).

De plus, la régularité des intervalles séparant les éruptions molaires (voir figure 3) permet de diviser le développement en périodes sensiblement égales, avec une bonne discrimination temporelle.

Chez les hominidés fossiles :

Selon Anemone, Mooney et Siegel (1996), le développement dentaire des australopithecins était probablement beaucoup plus proche de celui des grands singes que de celui de l'homme actuel, avec en outre une éruption des premières molaires entre 3 et 4 ans.

Le développement dentaire des premiers représentants du genre *Homo*, y compris *Homo erectus* (*lato sensu*), serait plus voisin de celui de grands singes qu'intermédiaire entre les grands singes et l'homme (Dean, 2006 ; Zihlman, Bolter et Boesch, 2004 ; Dean et al, 2001). Sur cette base, Smith (1993) a proposé un modèle de croissance chez *Homo erectus* dans lequel la M1 ferait son éruption à 4,5 ans, la M2 à 9 ans. KNM-WT 15000 aurait donc un âge situé entre 8 et 9 ans (Zihlman, Bolter et Boesch, 2004 ; Dean et al, 2001).

Le développement dentaire des *Homo* du pléistocène moyen (*Homo heidelbergensis* / *Homo rhodensis*) semble constituer un intermédiaire entre les grands singes et l'homme (Hublin, 2001). La question du développement dentaire chez *Homo neanderthalensis* n'est pas encore réglée : selon certains il serait comparable à celui d'*Homo sapiens* (Macchiarelli et al, 2006), mais d'après les dernières données disponibles, il serait plutôt, là encore, intermédiaire entre *Homo erectus* et *Homo sapiens* (Smith, Toussaint et al, 2007).

On ne sait pas à l'heure actuelle quand est apparu le mode de développement dentaire de type moderne. Toutefois, il serait déjà identifiable chez le fossile juvénile de Jebel Irhoud 3, daté de 160000 ans (Smith, Tafforeau et al, 2007).

2.1.3.2.5- Définition des classes d'âges d'éruption dentaire

Les classes d'âges d'éruption dentaire seront donc définies comme suit :

Classe 1 : avant éruption de M1 (éruption incluse).

Classe 2 : entre éruption de M1 (non incluse) et éruption de M2 (inclue).

Classe 3 : entre éruption de M2 (non incluse) et éruption de M3 (inclue).

Classe 4 : Denture adulte complète.

Etant donnée la fréquence des rétentions (M3 incluse ou enclavée) ou d'agénésie de M3 chez *Homo sapiens* à l'âge adulte, toute mandibule ne pouvant être affectée fiablement dans la classe 3 ou 4 sera exclue, en particulier en cas de :

Absence de notion d'âge civil permettant de guider l'affectation de la mandibule dans une classe (exemple : M3 non visible mais adolescent de 15 ans , d'où classe 3)

Mandibule totalement dépourvue de M3 (M3 en cours de formation, incluse ou agénésie ?) : dans la plupart des cas, après l'éruption de M2, la présence de M3 est aisément identifiable par des porosités au sein de l'os sus-jacent ou de cuspides saillant à travers l'os.

M3 en rétention manifeste (situation de blocage derrière M2), dont la phase d'évolution ne peut être déterminée (éruption virtuellement terminée ou en cours ?).

Les effectifs des classes d'âges se répartissent donc de cette manière :

Espèce	Classe d'âges	Effectif
Homo sapiens	1	39
	2	14
	3	9
Homo sapiens ancien	2	2
Homo neanderthalensis	1	1
	2	1
Homo ergaster	3	2
Pan paniscus	1	19
	2	25
	3	25
Pan troglodytes	1	9
	2	13
	3	19
Gorilla beringei graueri	1	8
	2	9
	3	6

Tableau 3 : Répartition des classes d'âges dentaires de l'échantillon, en fonction des espèces.

2.2- Méthode.

Notre protocole est basé sur la mesure informatique sur clichés photographiques numériques dans un plan sagittal. Les segments mesurés seront supposés significatifs de la structure intégrée de la mandibule.

2.2.1- Définition des plans, points, axes et angle utilisés :

2.2.1.1- Plans.

Leur définition est essentielle à un positionnement précis et standardisé des mandibules avant prise de cliché.

Morant (1936) définit le *plan horizontal* comme suit : “ Si une mandibule est placée sur une surface horizontale les dents en haut, elle restera normalement dans une position unique, mais parfois il sera possible de lui appliquer un léger balancement. Le plan de référence est défini comme étant le plan horizontal avec lequel le contact se fait en trois points ou plus quand une pression verticale est appliquée sur la seconde molaire ou sa cavité. On appelle ce plan le plan horizontal standard ou plan basal et quand la mandibule est positionnée avec une pression verticale sur la seconde molaire gauche, elle est dite en position horizontale standard. ”

Le *plan frontal* est le plan orthogonal au plan horizontal sur lequel s'appuient les deux condyles droit et gauche.

Le *plan sagittal* est orthogonal aux deux précédents. C'est dans un plan sagittal que s'effectueront les photographies et, par conséquent, les mesures.

2.2.1.2- Points utilisés :

Chaque point est caractérisé par ses coordonnées centimétriques (XY) dans le référentiel choisi, dont l'origine correspond au point FM et l'axe des abscisses à l'axe FM-TM.

CM : Le point CM ne constitue pas le sommet du condyle (point peu représentatif puisque dépendant de la verticale et trop sujet aux fréquentes abrasions articulaires) mais le centre du condyle. Le centre sera déterminé par l'intersection entre (figure 4) :

le plus grand diamètre antéro-postérieur du condyle. En effet, celui-ci a une forme allongée d'avant en arrière.

et la perpendiculaire à celui-ci passant par le point le plus haut du condyle.

Nous observons, chez *Homo sapiens*, que ce point correspond très fréquemment au pôle externe du condyle, bien visible en vue sagittale sous la forme d'un tubercule ou d'une crête.

Co : pointe du processus coronoïde. Lorsque l'extrémité du processus n'a pas une forme anguleuse mais circulaire, la pointe sera localisée grâce à la bissectrice de l'angle formé par les tangentes aux plus grands courbures des bords antérieurs et postérieurs du coroné (figure 4).

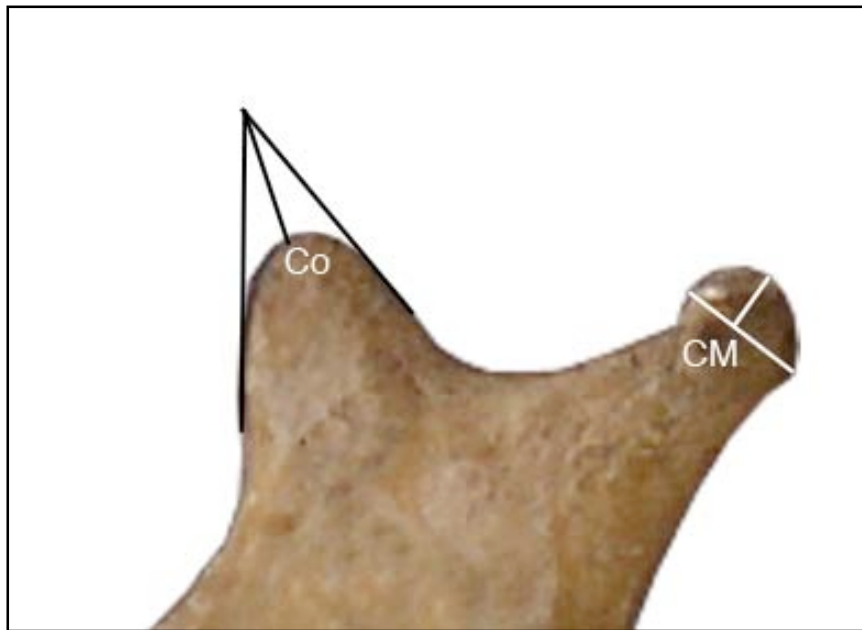


Figure 4 : localisation des points CM et Co.

FM : Centre du foramen mandibulaire.

Le FM s'avère cependant parfois difficile à localiser, mal circonscrit au sein d'une fossette plongeant à l'intérieur de la mandibule, vers l'avant.

Sur les mandibules que nous avons observées, la région du foramen avait toujours l'apparence d'une dépression (ou *sulcus retrotoralis*) en forme de " ballon de rugby " orientée vers le bas et l'avant . Le FM se situe à la pointe antérieure de cette dépression. La variation d'aspect externe de la zone en vue linguale serait alors due à un plus ou moins grand développement des bords au-dessus de la dépression (de simples berges à un véritable clapet).

En outre nous avons également observé que le sillon mylo-hyoïdien prenait toujours naissance à la base inférieure du FM.

Nous repérerons donc le FM comme étant situé à la pointe de la dépression décrite ci-dessus et au-dessus de l'origine du sillon mylo-hyoïdien (voir figure 5).

M1 : sommet de la crête marginale postérieure de la première molaire

P2 : sommet de la crête marginale de la deuxième molaire temporaire chez l'enfant.

P1 : sommet de la crête marginale antérieure de la première prémolaire ou de la première molaire temporaire chez l'enfant.

I : bord libre de l'incisive centrale inférieure (figure 9).

Le point I servira de témoin de la dynamique mandibulaire (déterminant antérieur des mouvements de propulsion mandibulaire.).

Les points M1, P2, P1 serviront à déterminer le plan occlusal.

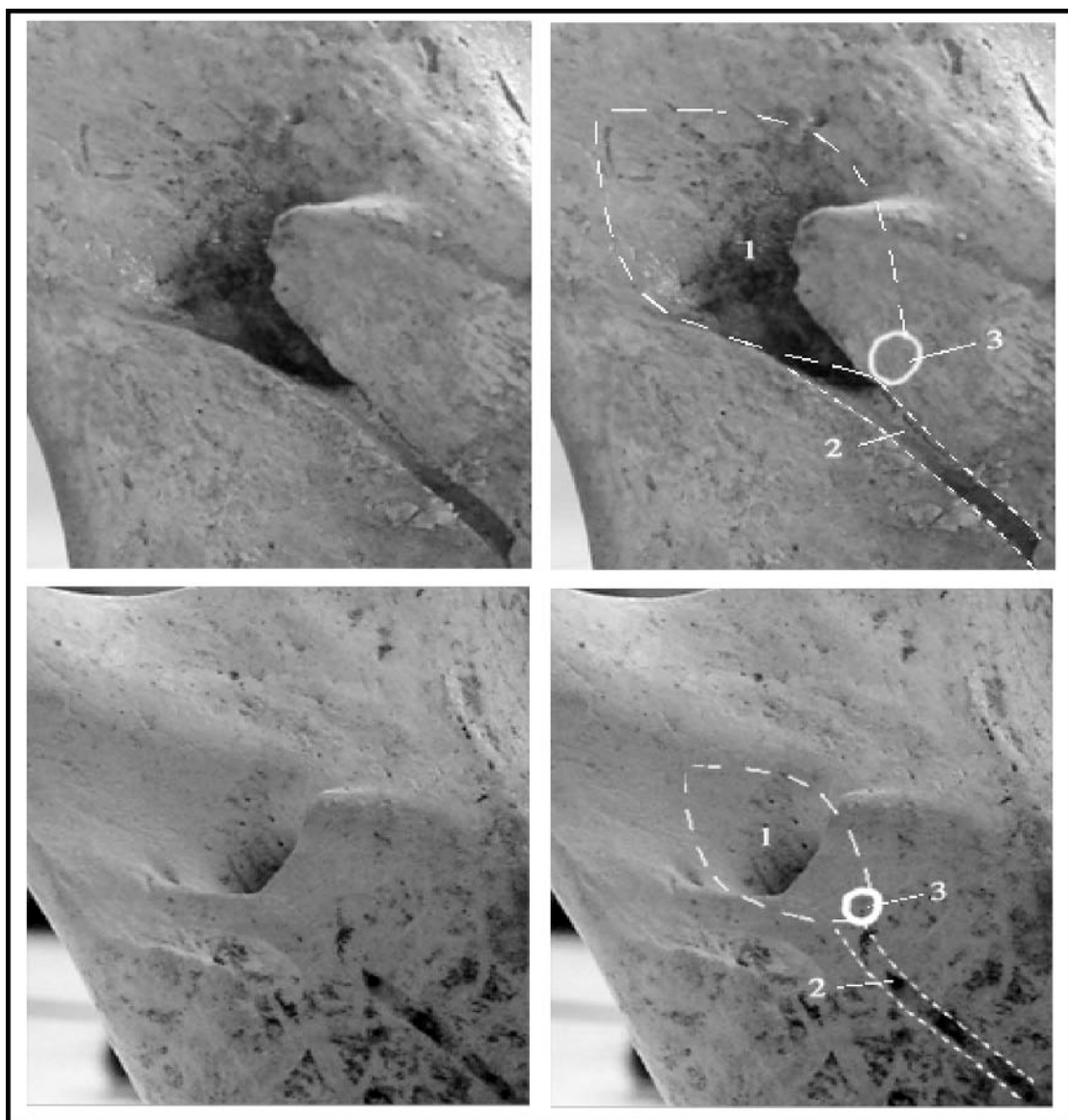


Figure 5 : Méthode de repérage du point FM.
1- *Sulcus retrotoralis*. 2- Sillon mylo-hyoïdien. 3- Foramen mandibulaire.

TM : Centre du foramen mentonnier.

Le point *TM* se définit comme étant le centre du trou mentonnier. On peut parfois trouver des foramina multiples à son niveau. Nous distinguerons deux cas :

présence d'un trou mentonnier principal et de un ou plusieurs trous surnuméraires ;

présence d'un trou mentonnier réellement dédoublé voire triplé ou quadruplé (Gaspard, 1979).

Dans le premier cas, la différence de taille entre le trou principal et le ou les trou(s) surnuméraire(s) devra être importante et nous définirons le point TM comme étant le centre du trou principal. Dans le second cas les trous seront de diamètres voisins et nous définirons TM comme étant (voir figure 6):

Le centre du segment reliant le centre des deux trous en cas de trou mentonnier dédoublé.

Le centre du triangle reliant les trois centres en cas de trou triplé.

Le centre du losange défini par les quatre centres en cas de quadruplement.

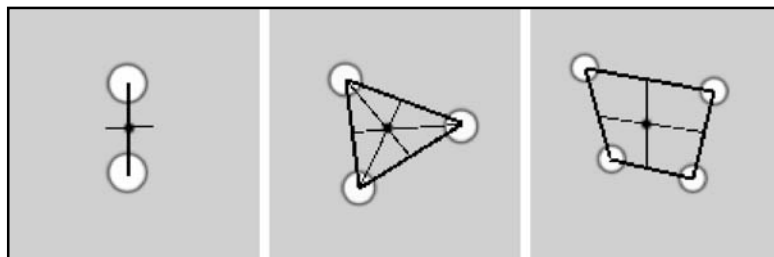


Figure 6 : Méthode de repérage du point TM en cas de foramina multiples (ici ronds blancs). Les traits fins passent par le milieu des segments (traits épais). Le rond noir représente le point TM.

Go : Gonion estimé. Intersection de la médiatrice de l'angle formé par les tangentes mandibulaires postérieure et inférieure avec l'angle goniale (figure 7).

Po : Pogonion estimé (figure 7).

Chez l'homme, chez qui le menton est bien distingué, ce point est bien visualisable.

Or, en l'absence de menton (comme chez les grands singes), la symphyse mentonnière en vue sagittale dessine une convexité antérieure continue, sans rupture, dans laquelle il est difficile de distinguer la portion alvéolaire de la portion basilaire. Il est donc nécessaire de mettre au point un équivalent du point pogonion, déterminé par construction céphalométrique.

Deux solutions se présentent :

l'utilisation des tangentes à la courbure antérieure, qui peut être utilisée chez l'homme actuel mais se révèle inutilisable en l'absence de menton.

Une méthode s'appuyant sur le fait que la limite entre portion basilaire et portion alvéolaire correspond au canal mandibulaire et ses foramina.

Le point pogonion constitue l'extrémité antérieure de la "baguette" basilaire que l'on peut individualiser sur une mandibule édentée (voir figure 8), sur laquelle la portion alvéolaire a complètement disparu. Afin de circonscrire ces deux portions, nous nous basons sur le foramen mentonnier : la limite entre portion basilaire et portion alvéolaire correspond au canal mandibulaire et ses foramina. L'axe du corps mandibulaire ne peut nous être indiqué que par son bord inférieur. Or ce dernier change de courbure d'arrière en avant et, partant du plan mandibulaire, se redresse bien souvent vers le haut et l'avant dans la région antérieure. Nous utiliserons donc la tangente au bord inférieur du corps mandibulaire dans la région parasymphysaire (en vue sagittale).

Une parallèle à cette tangente passant par le TM sera tracée, et nous fournit une estimation de la limite supérieure de la portion basilaire. Le point "pogonion estimé" sera tracé à équidistance de ces deux droites sur la courbure symphysaire antérieure. En effet, en se basant sur le postulat que l'extrémité antérieure de la portion basilaire est circulaire en vue sagittale

(comme cela est constaté sur les mandibules édentées de longue date), le point le plus antérieur se situe à mi-hauteur des bords inférieur et supérieur du corps.



Figure 7 : Localisation des points Go et Po.

- 1 et 2 : tangente au bord antéro-inférieur de la mandibule et sa parallèle.
- 3 : Tangente au bord postéro-inférieur de la mandibule.
- 4 : Tangente au bord postérieur du ramus.



Figure 8 : Vue sagittale d'une mandibule, permettant d'individualiser la portion basilaire et, à sa limite supérieure, le foramen mentonnier (TM).

2.2.1.3- Segments significatifs (figure 9).

Ils ont pour but d'analyser les rapports des structures périphériques avec le référentiel (axe neural).

FM-Go : évalue le développement de l'unité angulaire (apophyse goniale).

FM-CM : évalue le développement de l'unité condylienne (carotte condylo-spigienne).

FM-Co : évalue le développement de l'apophyse coronoïde.

TM-Po : évaluent le développement antérieur de la symphyse.

FM-M1, FM-I et TM-I : reflètent le développement et la position de l'unité alvéolo-dentaire par rapport à l'axe neural.

2.2.1.4- Angles significatifs (figure 9).

Ils ont aussi pour but d'analyser les rapports des structures masticatoires et périphériques avec le « cœur » mandibulaire, l'axe neural.

A1 : angle entre l'axe neural et le l'axe de la carotte condylo-spigienne.

A2 : angle TM-FM-Co : évalue la direction de développement de l'apophyse coronoïde.

A3 : angle TM-FM-Go : évalue la direction de développement de l'apophyse goniale ou angulaire.

A4 : angle entre le plan occlusal et l'axe neural. Les définitions du plan occlusal sont extrêmement nombreuses et variées. Anatomiquement, le plan occlusal forme une courbe, aussi est-il nécessaire de le schématiser par une droite correspondant à la courbure moyenne. Dans le présent travail, nous utiliserons pour sa détermination la définition que donnent Bertrand et Mauran (1988) du *plan masticatoire* ou *plan de morsure* basé sur le milieu des recouvrements molaires et prémolaires. Le plan masticatoire sera donc déterminé par l'axe P1-M1, ou P1-P2 chez l'enfant avant éruption de M1.

L'angle A4 permettra accessoirement d'évaluer l'inclinaison entre l'axe neural et le plan horizontal naturel. Delattre et Fénart (1960) ont en effet montré que le plan d'occlusion fait, avec les canaux semi-circulaires horizontaux, un angle relativement stable de 30° chez l'adulte.

A5 : Angle entre l'axe Po-TM et l'axe neural. Évalue la direction du développement antérieur de l'unité symphysaire et, partant, fournit une bonne indication de la courbure du corps mandibulaire.

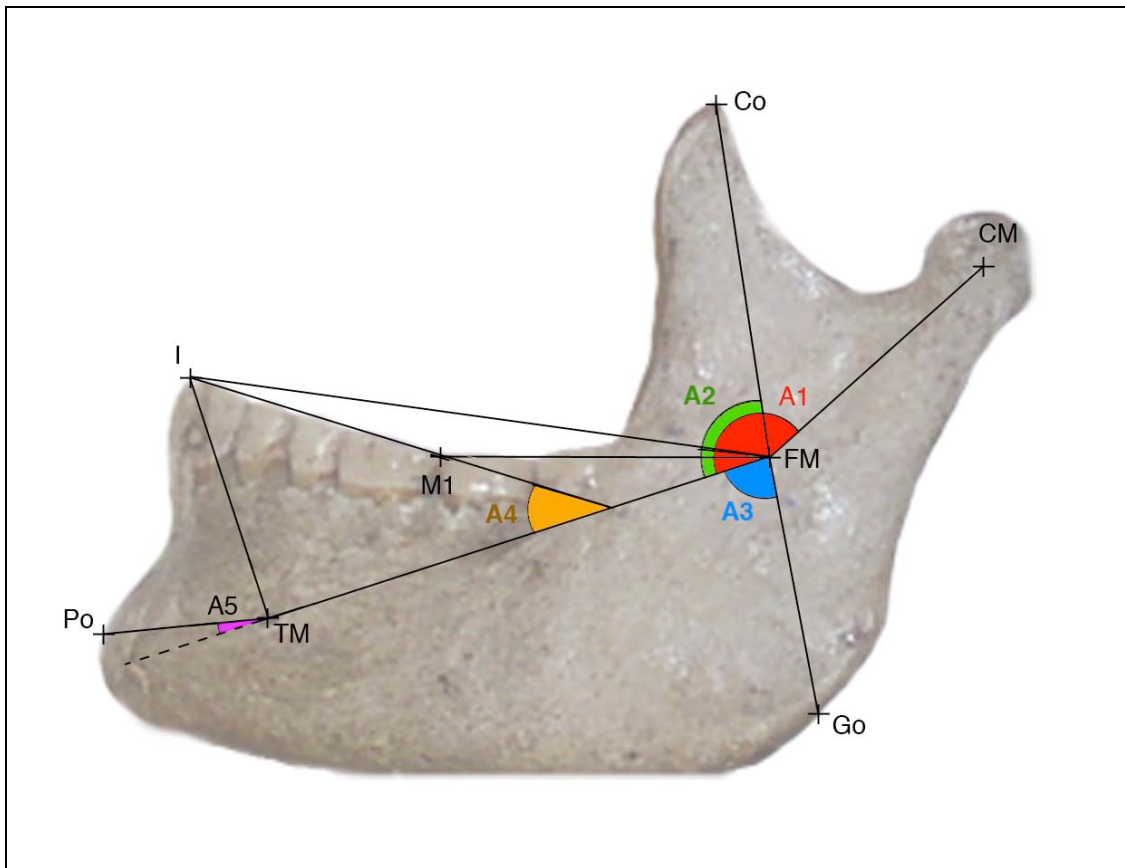


Figure 9 : Segments et angles significatifs au sein de la mandibule.

2.2.2- Protocole de mesure.

Afin de faciliter les mesures et de pouvoir les pratiquer dans un plan strictement sagittal, nous avons opté pour une méthode photographique. Cette méthode offre en outre la possibilité de collecter un grand nombre de clichés de mandibules et de constituer une base de données pour des analyses ultérieures.

2.2.2.1- Méthode de prise de vue.

2.2.2.1.1- Appareil photographique.

Il s'agit d'un modèle C-4000 Zoom de marque Olympus ®. Sa résolution est de 4 mégapixels et il dispose d'un zoom optique X3.

2.2.2.1.2- Positionnement et préparation de la mandibule.

Pour les besoins de l'étude, nous avons fabriqué un support de positionnement de la mandibule composé d'un " plancher " et de 2 parois verticales (voir figure 10). Le plancher représente le plan horizontal sur lequel repose la mandibule, menton vers la gauche et condyles vers la droite. La première paroi est située dans un plan frontal, du côté droit, et c'est sur elle que devront s'appuyer les deux condyles : elle constitue un plan condylien postérieur. La dernière paroi enfin est située dans un plan sagittal, constituant le " fond " vertical du support, et c'est sur elle que devra reposer le pôle externe du condyle droit.

Auparavant, nous aurons matérialisé sur la face externe à l'aide d'une étiquette adhésive la position du point FM. Le report de ce point de la face interne à la face externe de la mandibule se fera en plaçant une pointe mousse sur le FM au niveau de la face interne et en reportant visuellement ce point sur la face externe, d'abord en vue supérieure puis en vue postérieure.

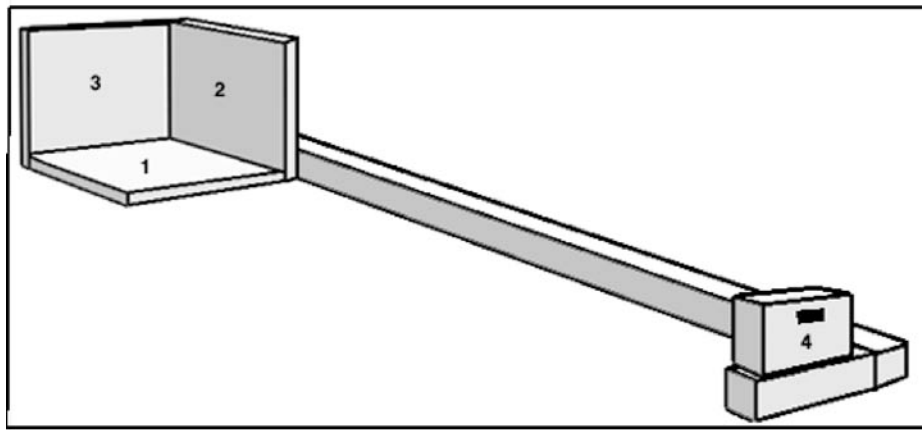


Figure 10 : Schématisation du support photographique.
1-Plan horizontal. 2-Plan condylien postérieur. 3-Plan sagittal. 4-Appareil photographique.

2.2.2.1.3- Positionnement de l'échelle.

Pour des besoins de référence aux dimensions réelles, une échelle sera positionnée et photographiée conjointement aux mandibules. Nous la placerons toujours dans un plan rigoureusement médian aux deux plans comprenant le point le plus externe et le point le plus interne (par rapport à la mandibule) utilisés dans nos mesures ; c'est-à-dire respectivement le point CM et le point I. En effet, par un phénomène optique inhérent à la technique photographique, l'agrandissement n'est pas le même dans ces deux plans ; il est supérieur dans le premier et inférieur dans le second. Ainsi, une mise à l'échelle en plaçant cette dernière devant la mandibule aboutirait à un sous-dimensionnement des mesures prises à partir des photographies sur la mandibule ; placée dans le plan médian de la mandibule (passant par la symphyse), elle aboutirait à un surdimensionnement. D'où le choix du plan décrit ci-dessus. Ceci aboutit à placer l'échelle derrière la branche montante, contre la paroi horizontale et la paroi frontale du support.

2.2.2.1.4- Positionnement de l'appareil.

Un pied horizontal solidaire de la paroi frontale et orthogonal à la paroi sagittale est fixé au support de la mandibule (voir figure 10). A 1,30m de la paroi sagittale, nous y avons fixé un support pour l'appareil photographique. Celui-ci y est positionné de façon à ce que le rayon principal entrant dans l'objectif soit rigoureusement orthogonal au plan sagittal et passe par le centre d'un carré de 15 cm situé dans ce plan et dont deux côtés se trouvent dans le plan condylien postérieur et dans le plan horizontal.

2.2.2.1.5- Prises de vues.

Elles sont prises en zoom optique maximal et en l'absence de flash si les conditions de lumière sont suffisantes, afin d'éviter un effet d'ombre pouvant fausser les mesures.

2.2.2.2- Mesures.

2.2.2.2.1- Outil utilisé.

Nos mesures sont effectuées par voie informatique au moyen du logiciel Photoshop® qui, grâce à la fenêtre "info", permet de lire les coordonnées d'un point désigné au moyen de la flèche.

2.2.2.2.2- Redimensionnement de l'image.

Grâce à l'outil " mesure ", nous définissons la dimension de l'échelle de 10 cm avant redimensionnement. Grâce à cette manœuvre, nous pouvons définir un rapport centésimal

entre les 10 cm de l'échelle et la dimension mesurée. Ce rapport est reporté dans la fenêtre " transformation paramétrée ".

2.2.2.3- Positionnement selon le référentiel.

Au moyen de la grille, le point origine est positionné sur le point FM. Une rotation paramétrée du canevas est effectuée afin de rendre l'axe FM-TM horizontal. Enfin, un effet de miroir dans le sens horizontal est imprimé à l'image afin que toutes les coordonnées situées devant et au dessus du FM soit positives.

2.2.2.3- Validité de la méthode.

2.2.2.3.1- Fiabilité de la mesure.

Nous avons effectué sur 30 mandibules de la série de Loisy en Brie (UMR6578) deux mesures au mandibulomètre : longueur totale de la mandibule et hauteur de la mandibule orthogonalement au plan horizontal. Les mêmes mesures ont été prises grâce à la méthode photographique décrite précédemment. Nous avons ainsi obtenu 60 couples de valeurs ; 30 pour la hauteur et 30 pour la longueur (voir annexe 2). Les mesures sont toujours exprimées en centimètres.

Afin de déterminer si la méthode photographique concorde suffisamment avec la mesure au mandibulomètre, nous avons utilisé le protocole décrit par Bland et Altman en 1986.

L'importance de la différence entre la mesure au mandibulomètre et la mesure " photographique " en fonction de la valeur a d'abord été représentée graphiquement à l'aide

d'un nuage de points (diagramme d'accord de Bland et Altman): l'axe des ordonnées représente la différence entre les deux mesures effectuées et l'axe des abscisses représente la moyenne des deux mesures effectuées (voir annexe 2). Ne connaissant pas la valeur réelle, la moyenne des deux mesures en constitue la meilleure estimation. L'allure du nuage de points nous permet de constater l'indépendance de l'erreur par rapport à la valeur de la mesure, critère nécessaire pour qu'une mesure soit considérée comme fiable (Bland et Altman, 1986). Afin d'évaluer la concordance entre les 2 méthodes de mesure, nous calculons dans un second temps la moyenne (m) des différences ainsi que leur écart type (s). On s'attend, en supposant gaussienne la distribution des différences, à ce que la majorité des différences se situent entre $m-2s$ et $m+2s$, ce qui est le cas ici (voir annexe 2).

Les deux méthodes concordent si l'écart entre ces deux limites n'est pas trop importante. Cependant, les limites de concordance définies à partir de notre échantillon ne sont que des estimateurs des valeurs qui s'appliqueraient à la population entière. Un autre échantillon donnerait des valeurs différentes. C'est pourquoi nous calculons l'erreur standard de m et de s , qui nous permet de calculer l'intervalle de confiance à 95% de la moyenne et des limites de concordance pour $n-1$ degrés de liberté (ici, 29).

Les résultats sont exposés en annexe 1.

Pour la longueur, la moyenne des différences est de -0,0022 (intervalle de confiance de -0,035 à 0,031), donc très proche de 0. Dans la moins favorable des interprétations, les limites de concordance sont de -0,23 et 0,23, ce qui correspond à une différence de $\pm 2,3$ mm, c'est à dire de $\pm 2,2$ % de la mesure, dont la moyenne est de 100,5 mm. Dans la plus favorable des interprétations (limites de -0,122 et 0,11), la différence limite ne représente que ± 1 % de la mesure. Dans les deux cas, ceci peut être considéré comme négligeable et les deux méthodes de mesure comme concordantes.

Pour la hauteur, la moyenne des différences est de 0,0038 (intervalle de confiance de -0,022 à 0,029), donc très proche de 0. Dans la moins favorable des interprétations, les limites de concordance sont de -0,18 et 0,18, ce qui correspond à une différence de $\pm 1,8$ mm, c'est à dire de $\pm 3,4$ % de la mesure dont la moyenne est de 51,9 mm. Dans la plus favorable des interprétations (limites de -0,09 et 0,09), la différence limite ne représente que $\pm 1,7$ % de la mesure. Dans les deux cas, là encore, ceci peut être considéré comme négligeable et les deux méthodes de mesure comme concordante.

La répartition des différences entre les 2 séries de mesures est résumée sous forme de box-plots dans la figure 11.

2.2.2.3.2- Répétabilité.

Nous avons effectué à deux reprises les mesures de la hauteur et de la longueur sur 18 mandibules, par méthode photographique. Un deuxième examinateur a effectué les mêmes opérations, lui aussi à deux reprises.

Afin de comparer ces séries de valeurs appariées, nous avons appliqué le même protocole que précédemment (Bland et Altman, 1986).

Les résultats sont présentés en annexe 3.

Chez les deux examinateurs, à la fois pour la hauteur et la longueur, on observe :

Une répartition des nuages de points (diagrammes d'accord) montrant une indépendance de la différence et de la moyenne des mesures,

Une moyenne des différences toujours voisine de 0,

Des limites de concordance toujours acceptables, même dans l'interprétation la moins favorable.

La mesure par méthode photographique a donc une bonne répétabilité.

Les répartitions des différences entre les 2 séries de mesures pour chaque opérateur sont résumées sous forme de box-plots dans la figure 11.

2.2.2.3.3- Reproductibilité.

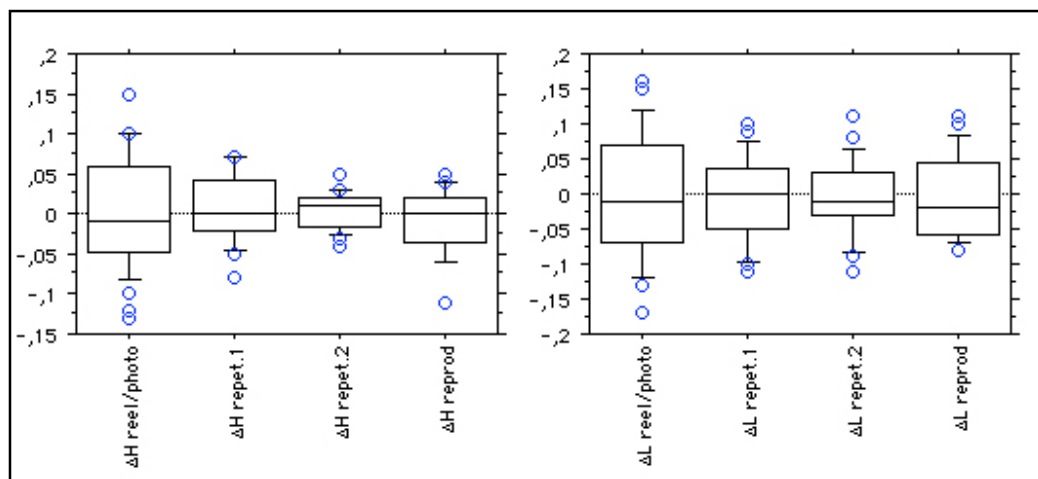


Figure 11 : Box-plots des répartitions des différences entre chaque série de mesure. Chaque boîte est composée de 5 lignes horizontales représentant les 10^e, 25^e, 50^e, 75^e et 90^e percentiles de la variable. Les valeurs au delà du 10^e ou 90^e percentile sont représentées par des bulles.

Nous avons effectué à deux reprises les mesures de la hauteur et de la longueur sur 18 mandibules, par méthode photographique.

Afin de comparer cette série de valeurs appariées, nous avons de nouveau appliqué le même protocole défini par Bland et Altman. Les résultats sont présentés en annexe 4.

A la fois pour la hauteur et la longueur, on observe :

Une répartition des nuages de points (diagrammes d'accord) montrant une indépendance de la différence et de la moyenne des mesures,

Une moyenne des différences toujours voisine de 0,

Des limites de concordance toujours acceptables, même dans l'interprétation la moins favorable.

La mesure par méthode photographique a donc une bonne reproductibilité.

La répartition des différences entre les 2 séries de mesures est résumée sous forme de box-plots dans la figure 11.

2.2.2.3.4- Analyse de Variances.

Une analyse de variances entre les cinq séries de mesures a été réalisée. Les résultats sont présentés en annexe 5. Ils montrent une valeur de F très faible ainsi qu'une probabilité P supérieure à 5%. On peut donc considérer qu'il n'existe pas de différences entre les mesures à la fois en termes de méthode utilisée mais aussi de répétabilité et reproductibilité.

2.2.2.3.5- Evaluation de la déformation sphérique.

Afin d'évaluer la déformation sphérique sur les valeurs angulaires (l'appareil photographique étant utilisé en zoom maximal), nous avons réalisé une mire divisant en 16 cadrans égaux le champ couvert par la prise de vue. Dans chacun de ces cadrans, nous avons tracé un angle de 40° dans différentes positions et orientations (voir annexe 6). Pour évaluer la déformation de la périphérie vers le centre, nous avons déterminé 3 zones principales :

La zone A constituée par les coins du champ photographique (rassemblant les cadrans A1, A2, A3 et A4),

La zone B constituée par les côtés du champ (cadrans B1, B2, B3, B4, B5, B6, B7 et B8),

La zone C constituée par le centre du champ (cadrans C1, C2, C3 et C4).

Cette mire a été photographiée en zoom maximal à une distance de 1,30 m, c'est à dire dans les conditions réalisées pour les photographies de mandibules.

Les angles, une fois photographiés, ont été mesurés par méthode numérique. Les résultats sont présentés en annexe 5. Ils montrent une déformation plus importante à la périphérie qu'au

centre, mais toujours négligeable puisqu'offrant une précision supérieure à celle d'un goniomètre (gradué en demi degrés).

En outre, les mandibules que nous photographions sont toujours placées dans la zone centrale du champ (zone A), qui offre la précision la plus importante.

2.2.3- Traitement des données.

Notre travail fera appel à plusieurs types d'analyses :

Approche descriptive par représentation graphique simple de chaque mandibule dans notre référentiel neural.

Analyses de correlations et de régressions.

Analyse du développement lié à l'âge à l'aide de courbes de croissance.

Méthodes morphométriques, permettant de distinguer les contributions respectives des changement de taille et des changement de conformation dans la variabilité globale.

Analyses des variances.

Ces différentes méthodes serviront à l'exploration de trois principaux axes de travail :

- Etude de la variabilité globale chez les hominidés
- Etude de la variabilité intraspécifique et du développement chez les différentes espèces d'hominidés.
- Etude de la variabilité interspécifique et évolution de la morphologie mandibulaire.

2.2.3.1- Méthodes d'analyse.

2.2.3.1.1- Représentation graphique des mandibules

Nous ferons appel à une méthode graphique basée sur notre référentiel, représentant sur la même figure les points correspondant aux mesures effectuées sur toutes les mandibules consultées. Ceci dans le but d'observer l'enveloppe de variations de chaque point et le cas échéant d'en dégager des tendances au sein de la famille des hominidés, considérée comme un ensemble phylogénétiquement cohérent.

La représentation graphique concernera d'abord les hominidés dans leur globalité, puis pour plus de clarté chaque espèce actuelle (ainsi que les néandertaliens) séparément.

Enfin, dans un but de comparaison interspécifique, un graphique sera réalisé en plaçant les points (points moyens quand l'échantillon est suffisant) correspondant à chaque espèce étudiée (actuelle ou fossile), subdivisée en deux sexes chez les grands singes.

2.2.3.1.2- Corrélations et régressions.

Afin d'évaluer le degré de corrélation des différentes variables entre elles, des tests de corrélations de Pearson seront réalisés, espèces séparées.

Afin d'étudier le développement des structures périphériques (distances et angles) par rapport à l'axe neural, des courbes de régressions seront réalisées, chez chaque espèce dont l'échantillon est suffisant. L'axe FM-TM sera toujours utilisé en abscisse.

L'étude de la littérature montre en effet que le nerf mandibulaire est un moteur important du développement mandibulaire ; nous utiliserons donc l'axe FM-TM en tant qu'indicateur de développement, "d'horloge développementale interne" de la mandibule.

2.2.3.1.3- *Courbes de croissance.*

Nous construirons les courbes de croissance des segments et des angles (valeurs moyennes dans chaque classe d'âge, assorties des valeurs maximales et minimales) afin de comparer la croissance (pour la taille) et le développement (pour la conformation). Ceci sera appliqué à chacune des espèces précédemment citées. Les dimensions relatives aux représentants immatures des espèces fossiles seront placées sur la même figure, dans un but de comparaison avec les espèces actuelles.

2.2.3.1.4- *Méthodes morphométriques.*

Elles auront pour but de mettre en évidence la part respective de la taille et de la conformation dans les différences observées dans le développement ou entre espèces.

Ceci afin de déceler les processus d'allométrie et de changements de conformation à l'oeuvre dans le développement et l'évolution.

Diagrammes de Z-scores.

Ce type de diagramme offre l'avantage d'apporter des informations sur les différences de conformation (par la forme de chaque courbe) et de taille (par la situation verticale sur le graphique).

La méthode sera d'abord appliquée pour l'étude du développement lié à l'âge. La classe d'âge 1 chez *Homo sapiens* (classe la plus fournie) sera choisie comme échantillons de référence. Nous comparerons chaque classe d'âge, dans chaque espèce actuelle (ainsi que chez *Homo neanderthalensis*, dont l'échantillon comprend des mandibules immatures) à cet échantillon de références au moyen de Z-scores : pour chaque variable sera calculée la différence entre sa valeur moyenne pour la classe d'âge considérée et sa moyenne dans l'échantillon de référence ; cette différence sera divisée par l'écart-type de la variable dans l'échantillon de référence. Le Z-score indique, pour chaque variable, son écart de moyenne entre une classe d'âge et la classe 1 (ou valeur de départ), exprimé en unité d'écart-type : une valeur située entre -2 et 2 se situe dans l'intervalle de variabilité de 95,45 % de la classe 1 chez *Homo sapiens*.

Nous construirons à partir de ces calculs des diagrammes de rapports : l'axe des abscisses représentera les variables étudiées, l'axe des ordonnées les Z-scores. En reliant les points obtenus pour les différentes variables, nous obtiendrons des courbes dont l'allure apporte des renseignements sur la conformation (deux courbes de même allure, c'est-à-dire parallèles, indiquent une conformation identique).

Afin d'étudier les variations interspécifiques, des diagrammes de Z-scores seront construits pour chaque espèce représentée, en utilisant le groupe des adultes *Homo sapiens* comme échantillon de référence.

Superpositions par mise à l'échelle neurale.

Afin de distinguer graphiquement les changements de conformation et de taille, nous avons mis au point une méthode de superposition basée sur l'axe neural (FM-TM).

Quand on désire comparer graphiquement la morphologie de la mandibule chez les hominidés, le principal problème rencontré est l'effet d'échelle lié aux grandes différences de

taille de la mandibule d'une espèce à l'autre. Il est par exemple illusoire de vouloir comparer la mandibule de *Gorilla* à celle de *Pan paniscus*, si la comparaison est effectuée à dimension réelle. La solution est donc de ramener les mandibules à une échelle comparable en annulant la différence de développement global.

Partant du postulat que l'axe FM-TM est un bon indicateur de ce développement mandibulaire global, les coordonnées des points étudiés ont été divisées par la valeur linéaire correspondante du segment FM-TM. Cette méthode permet d'annuler l'effet d'échelle lié à la croissance de déterminisme neural. Les représentations graphiques des mandibules obtenues par ces points seront superposées en les centrant sur l'axe FM-TM, qui est de valeur constante, égale à 1.

Cette méthode sera appliquée au développement lié à l'âge chez les Hominidés actuels et chez *Homo neanderthalensis*, ainsi qu'à l'étude des variations interspécifiques chez toutes les espèces étudiées.

2.2.3.1.5- Analyse des variances

La variance sera étudiée sous ses différents aspects :

- Variance au sein d'un échantillon.
- Analyse de la variance liée à l'âge, dans chaque espèce par ANOVA.
- Analyse de la variance interspécifique par ANOVA.

Variance au sein d'un échantillon.

Pour les valeurs angulaires, nous utiliserons la variance.

Pour les variable linéaires, nous utiliserons le coefficient de variation (écart-type divisé par la moyenne), qui a le mérite de relativiser la dispersion d'une variable à l'échelle de sa dimension

et permet des comparaison de variance entre des dimensions très différentes. En effet, à conformation égale, si la taille de la mandibule est multipliée par 2, un segment long (par exemple FM-I) variera beaucoup plus en valeur absolue qu'un segment court (par exemple TM-Po). En revanche, en valeur relative, les deux segment varieront d'un rapport 2. C'est ce type de valeur relative que nous souhaitons mettre en valeur pour les valeurs linéaires.

Ce raisonnement n'est pas valable pour les valeurs angulaires, qui sont des variable de conformation.

Ces calculs seront appliqués à l'échantillon total.

Variance liée à l'âge.

Après contrôle de la normalité des échantillons par test de Shapiro-Wilk, une ANOVA en fonction du facteur classe d'âge assortie d'une comparaison par paire par test de Tuckey sera appliquée à toutes les classes d'âge dans les espèces *Gorilla beringei graueri*, *Pan troglodytes*, *Pan paniscus* et *Homo sapiens*, espèces séparées. Etant donnée l'insuffisance d'effectif chez *Homo neanderthalensis* immatures, l'ANOVA ne sera pas pratiquée chez cette espèce. Les tests de comparaison par paires permettront la constitution de groupes. Afin d'objectiver l'importance de la croissance en proportion de la variable, l'analyse de variance sera assortie d'un calcul du taux de croissance totale (différence entre la valeur moyenne finale à la classe 4 et la valeur de départ à la classe 2 pour F1-M1 et à la classe 1 pour tous les autres, divisée par la valeur de départ).

Dans un second temps, afin de mettre en évidence une éventuelle similarité des hominidés aux premiers stades du développement (puis une divergence ultérieure), une ANOVA (assortie d'un test de Tuckey) en fonction du facteur espèce sera menée à la classe d'âge 1.

Variance interspécifique.

Une ANOVA à un facteur (l'espèce) assortie d'un test de Tuckey sera appliquée aux espèces *Gorilla beringei graueri*, *Pan troglodytes*, *Pan paniscus*, *Homo neanderthalensis*, *Homo heidelbergensis* et *Homo sapiens*.

2.2.3.2- Plan d'analyse.

2.2.3.2.1- Variabilité globale chez les hominidés.

- Représentation graphique des nuages de points correspondant à la totalité des mandibules examinées (observation de la variabilité).
- Calcul du coefficient de variation de chaque variable chez les hominidés (mesure de l'ampleur de la variabilité de chaque structure dans un but comparatif).

2.2.3.2.2- Variabilité intraspécifique et développement.

Cette étude sera menée chez les espèce présentant un échantillon suffisant, c'est à dire *Gorilla beringei graueri*, *Pan troglodytes*, *Pan paniscus*, *Homo neanderthalensis* et *Homo sapiens*. L'étude de la variabilité intraspécifique concernera à la fois les individus adultes et immatures, afin de voir si la variabilité interindividuelle chez l'adulte et la variabilité au cours du développement relèvent des mêmes tendances de variation. Auquel cas, on pourra considérer que les différences observées à l'âge adulte relèvent de différence dans l'ampleur du développement.

Variabilité intraspécifique :

- Représentation graphique des nuages de points, espèces séparées (observation de la variabilité).
- Courbes de régressions des différentes variables en fonction de FM-TM, espèces séparées (recherche de liaisons des variations de chaque structure avec celle du segment FM-TM, et différence des modalités de liaison entre chaque espèce)
- Tests de corrélation de Pearson (recherche de liaison des variations de chaque structure entre elles).

Développement :

- Courbes de croissances des différentes variables (espèces séparées) complétées par une ANOVA et test de Tuckey, facteur âge (espèces séparées puis classe 1, facteur espèce) ; et par un calcul des taux de croissance totaux.
- Diagrammes de Z-scores appliqués à l'étude du développement.
- Superpositions par mise à l'échelle neurale.

2.2.3.2.3- Variabilité interspécifique et évolution.

- Représentation graphique des points (points moyens le cas échéant) correspondant à chaque espèce.
- Diagramme de Z-scores appliqué à la comparaison interspécifique.
- Superpositions par mise à l'échelle neurale.
- ANOVA + test de Tuckey (facteur espèce à l'âge adulte) appliqués aux espèces dont l'échantillon est suffisant (*Gorilla beringei graueri*, *Pan troglodytes*, *Pan paniscus*, *Homo sapiens*, *Homo neanderthalensis*, *Homo heidelbergensis*).

3- Résultats

Remarque : les figures sont présentées en fin de chapitre.

3.1- Variabilité globale chez les hominidés.

3.1.1- Représentation graphique des nuages de points (totalité de l'échantillon).

Dans un but de comparaison, la figure 12A présente les nuages de points tels qu'ils apparaîtraient dans un référentiel anthropométrique "classique" (le plan horizontal étant le plan mandibulaire, plan du goniomètre) tandis que la figure 12B les représentent dans le référentiel choisi pour le présent travail (centre FM et axes des abscisses FM-TM). Sur cette dernière figure apparaissent deux groupes de points différents dans chaque localisation, dont l'un s'avère correspondre aux mesures chez Gorilla. Nous avons donc éliminé de la figure 12C tous les points correspondants à *Gorilla*, manoeuvre qui a tendance à homogénéiser les nuages de points. Seuls se distinguent encore les points dentaires correspondants à *Paranthropus robustus*, indiqué par des flèches.

Etant donnés les résultats précédents, faisant apparaître une importante divergence du groupe des gorilles, nous avons réalisé des *Histogrammes de répartition des effectifs* (figure 13) en étudiant :

- La répartition chez la totalité des Hominidés.
- La répartition chez les hominidés hormis les gorilles.
- La répartition chez les gorilles.

Nous observons là encore une importante divergence du groupe des gorilles par rapport à la tendance générale homogène, en particulier dans les variables de taille. Le fait d'ôter les mesures correspondant aux gorilles a tendance à normaliser la distribution au sein de chaque variable.

3.1.2- Coefficients de variation (Tableau 4, Figure 14).

Etant donnée la forte divergence du groupe des gorilles (et *Paranthropus robustus*) observée ci-avant, celui-ci a été retiré de l'échantillon (afin de le normaliser) avant calcul des coefficients de variation.

3.2- Variabilité intraspécifique et développement.

3.2.1- Variabilité intraspécifique.

Nous observons dans les figures 15 et 16 que les mandibules adultes et immatures se trouvent effectivement dans les mêmes couloirs ou axes de dispersions sans qu'il soit possible de dégager des tendances différentes pour les unes ou pour les autres. La variabilité interindividuelle chez l'adulte et le développement chez l'immature relèvent donc du même mécanisme. Les figures concernant la variabilité intraspécifique pourront ainsi être utilisées pour l'étude du développement.

3.2.1.1- Représentation graphique des nuages de points, espèces séparées (Figure 15 et 16).

Les figures concernent *Gorilla beringei graueri*, *Pan troglodytes*, *Pan paniscus*, *Homo heidelbergensis*, *Homo neanderthalensis* et *Homo sapiens*.

Dans chaque cas, les nuages dont la dispersion est d'allure linéaire (essentiellement les points antérieurs) ont été accompagnés de leur axe dit "principal", matérialisant la tendance de dispersion de la variable.

Homo heidelbergensis et *Homo neanderthalensis* semblant présenter les mêmes tendances ("couloirs") de dispersion pour chaque variable, ils ont été représentés sur la même figure (Figure 16).

3.2.1.2- Courbes de régressions en fonction du segment FM-TM (Figures 17 et 18).

Les espèces *Pan paniscus* et *Pan troglodytes* étant dispersées au sein des mêmes nuages de points, elles ont été fusionnées au sein du groupe des Panines.

Les variables linéaires (variables de taille) et angulaires (variables de conformation) ont été distinguées au sein de 2 figures.

3.2.1.3- Tests de corrélation (Figure 19).

Afin de visualiser une éventuelle structuration des corrélations, leurs valeurs sont présentées de façon colorimétrique au sein de matrices de corrélations (figure 19).

Leurs valeurs numériques et leurs significations au risque $\alpha=5\%$ sont présentées en annexe 7.

3.2.2- Développement.

3.2.2.1- Courbes de croissance (Figure 20 et 21).

Les variables linéaires et angulaires ont été distinguées au sein de 2 figures. Les valeurs moyennes, maximales et minimales (en raison de la taille réduite des effectifs n'autorisant pas un calcul fiable de l'écart-type) ont été représentées pour chaque variable. Le matériel immature fossile a été représenté par des lettres, dans un but de comparaison avec les espèces existantes.

3.2.2.2- ANOVA, facteur âge.

Avant réalisation de l'ANOVA, les classes d'âge de chaque espèce ont fait l'objet de tests de normalité de Shapiro-Wilk (voir résultats en annexe 8).

Chez *Gorilla beringei graueri*, la distribution ne suit pas une loi Normale dans la quasi-totalité des variables linéaires dans l'échantillon de mandibules adultes (classe 4, tous sexes confondus). En revanche, la distribution s'avère normale chez les adultes mâles, ce qui n'est pas le cas chez les adultes femelles ; seul l'échantillon de mandibules adultes mâles pourra donc faire l'objet de l'ANOVA (âge).

La variable FM-Co ne suit pas une distribution normale à la classe 4 chez *Pan paniscus* et à la classe 1 chez *Homo sapiens*. Cette variable ne fera donc pas l'objet de l'ANOVA.

Le tableau 5 présente la valeur de p , la valeur R^2 qui mesure le pourcentage de la variabilité totale expliquée par la variable testée (ici l'âge), ainsi que la valeur F . Le risque α a été fixé à 0,05. La valeur de p doit donc être inférieure à ce seuil pour affirmer qu'il existe une différence significative en fonction de la classe d'âge.

Etant donnée l'insuffisance d'effectifs immatures chez *Gorilla beringei graueri*, les résultats de l'ANOVA chez cette espèce sont à prendre avec réserve, et à mettre en rapport avec les courbes de croissance.

Des tests de comparaison par paire de Tuckey ont été réalisés pour chaque variable, permettant l'élaboration de diagrammes de contraste (tableau 5) à l'aide de cercles représentant les intervalles de variation similaires : les échantillons non significativement différents ont été placés dans un même cercle, les échantillons significativement différents dans des cercles séparés.

Des graphiques (figure 22) représentant les taux de croissance totale de chaque variable ont été réalisés.

3.2.2.3- Z-scores, développement mandibulaire

Les diagrammes de Z-scores pour les espèces *Homo sapiens*, *Pan troglodytes*, *Pan paniscus*, *Gorilla beringei graueri* sont représentés dans la figure 23.

3.2.2.4- Superpositions par mise à l'échelle neurale

Les superpositions à l'échelle neurale pour les espèces *Homo sapiens*, *Homo neanderthalensis*, *Pan troglodytes*, *Pan paniscus*, *Gorilla beringei graueri* sont représentés dans la figure 24.

3.3- Variabilité interspécifique et évolution.

3.3.1- Représentation graphique de la variation interspécifique.

Les points moyens (ou points uniques quand l'espèce n'est représentée que par une mandibule) sont représentés sur la figure 25.

3.3.2- Z-scores, variations interspécifiques (Figure 26).

Dans un but de clarification, le diagramme des Hominidés totaux a été décomposé en plusieurs diagrammes. Les associations de courbes les plus significatives ont été recherchées.

3.3.3- Superpositions par mise à l'échelle neurale.

Les superpositions à l'échelle neurale ont été représentées sur la figure 27. Des groupes de proximité phylogénétique ont été créés (néandertaliens et pré-néandertaliens, Australopithécins, *Homo erectus* et *ergaster*).

3.3.4- ANOVA, facteur espèce (Tableau 6 et figure 28).

Une ANOVA en fonction du facteur espèce a été réalisée sur les échantillons de mandibules adultes de *Gorilla beringei graueri* mâles, *Pan troglodytes*, *Pan paniscus*, *Homo sapiens*, *Homo neanderthalensis* et *Homo heidelbergensis*. Ces échantillons suivent une distribution normale (Cf tests en annexe 8). L'échantillon de *Gorilla beringei graueri* femelles ne suit pas une loi normale et n'a donc pu être exploité dans ce cadre.

Le tableau présente les résultats du calcul de p , F , R^2 . Le risque α a été fixé à 0,05.

Des graphiques représentant la valeur de F pour chaque variable ont été réalisés, en vue de comparer l'importance de la variabilité interspécifique pour chacune d'entre elles.

Des tests de comparaison par paire de Tuckey ont été réalisés pour chaque variable, permettant l'élaboration des diagrammes de contraste. Dans un cas (variable FM-CM), le test de Tuckey n'a pas permis l'élaboration de regroupements en raions de différences non transitives. Un autre test (REGWQ ou Ryan-Einot-Gabriel-Welsch) a donc été réalisé. Dans le cas de la variable A5, ni le test de Tuckey, ni le test REGWQ n'ont permis la constitution de cercles autres que celui séparant le groupe *Gorilla* des autres espèces.

Les mandibules n'ayant pu faire l'objet de l'ANOVA (échantillons insuffisants) ont été situées dans ces diagrammes a posteriori, par comparaison de leurs valeurs avec les moyennes des espèces présentes. Il ne nous a pas été possible d'affirmer si les valeurs devaient être placées dans un intervalle de variation (cercle) ou dans l'autre : elles ont donc été placées hors cercles.

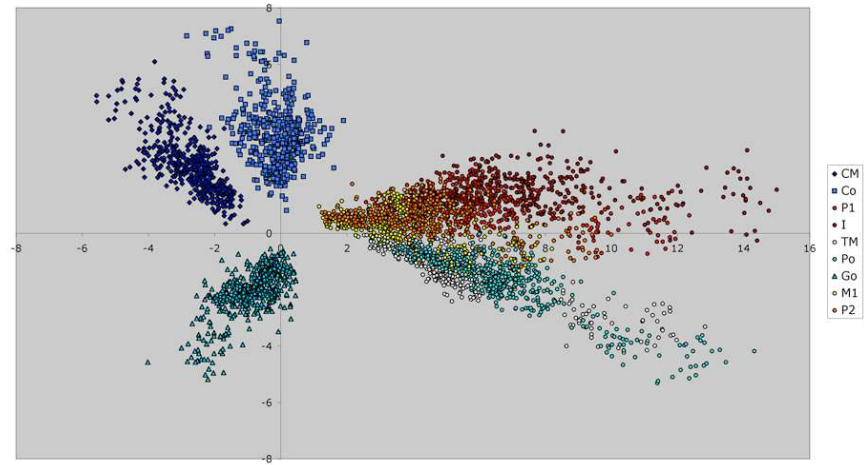


Figure 12 A : Nuages de points, Hominidés totaux. Axe horizontal = plan mandibulaire.

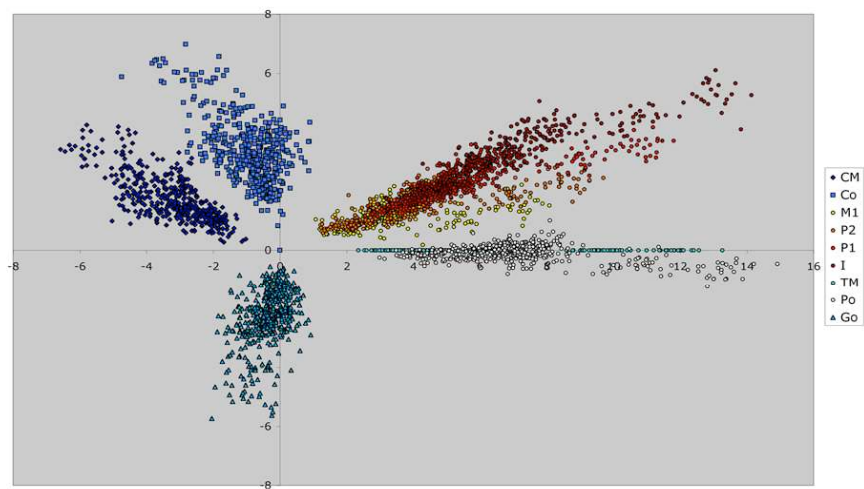


Figure 12 B : Nuages de points, Hominidés totaux. Axe horizontal = segment FM-TM.

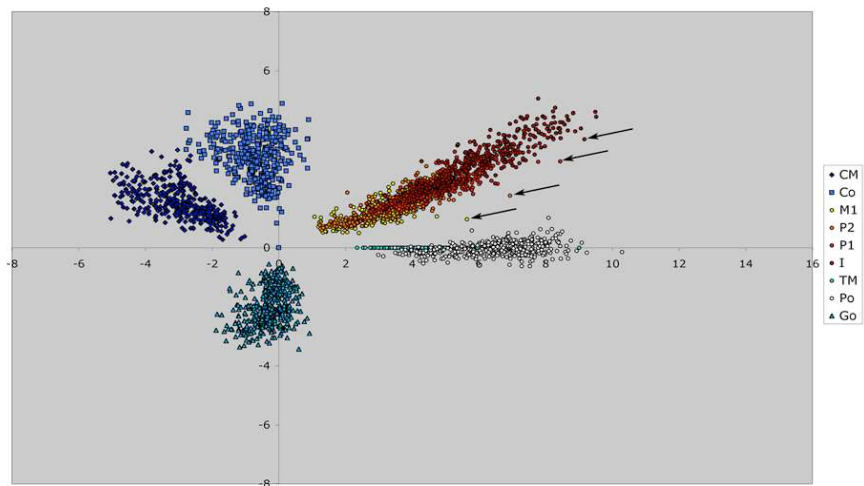


Figure 12 C : Nuages de points, Gorilla absent. Axe horizontal = segment FM-TM.
Flèches : points correspondant à *Paranthropus robustus*.

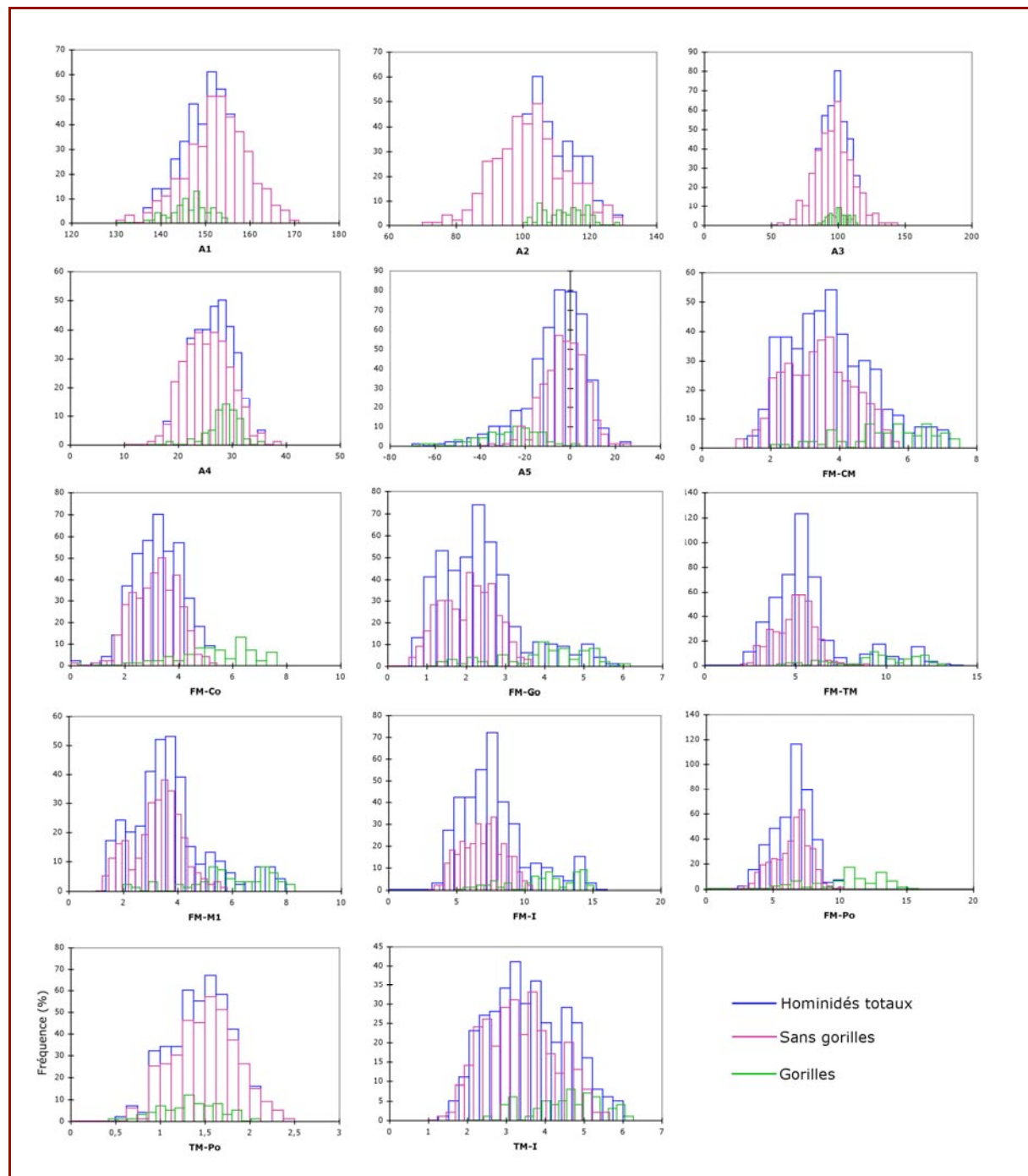


Figure 13 : Histogrammes de distribution.

	A1	A2	A3	A4	A5				
Variance	47,277	111,839	179,350	16,726	77,022				
	FM-CM	FM-Co	FM-Go	FM-TM	FM-M1	FM-I	FM-Po	TM-Po	TM-I
CV	0,282	0,259	0,322	0,204	0,270	0,218	0,199	0,229	0,266

Tableau 4 : Coefficients de variation des variables linéaires et variance des variables angulaires, échantillon total sauf *Gorilla* et *Paranthropus robustus*.

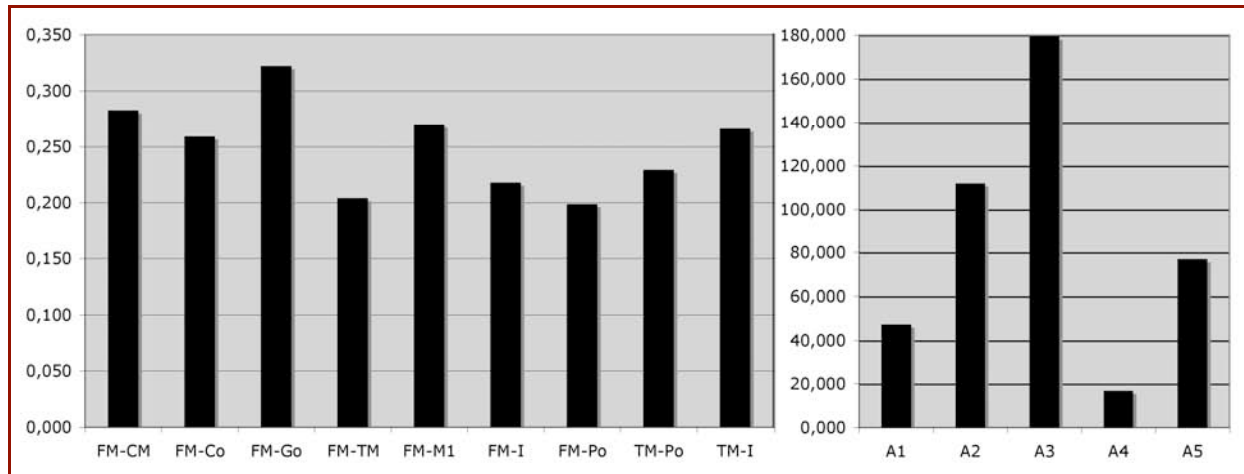


Figure 14 : Coefficients de variation des variables linéaires et variance des variables angulaires, échantillon total sauf *Gorilla* et *Paranthropus robustus*.

La barre correspondant à A3 a été tronquée.

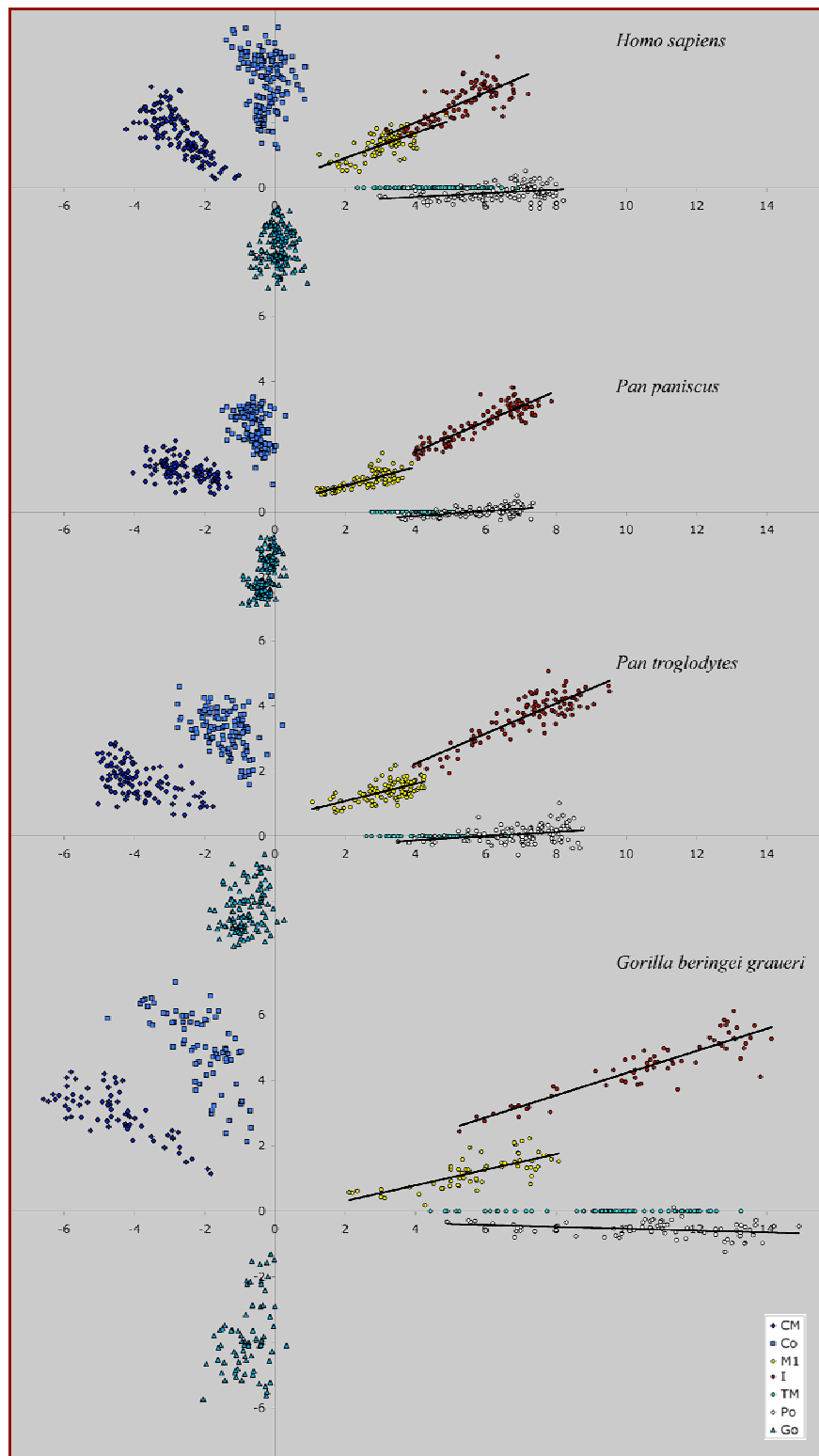


Figure 15 : Nuages de points, espèces actuelles. Les axes principaux des nuages des points M1, I et Po (d'allure linéaire) ont été figurés afin de matérialiser les directions de développement de ces points.

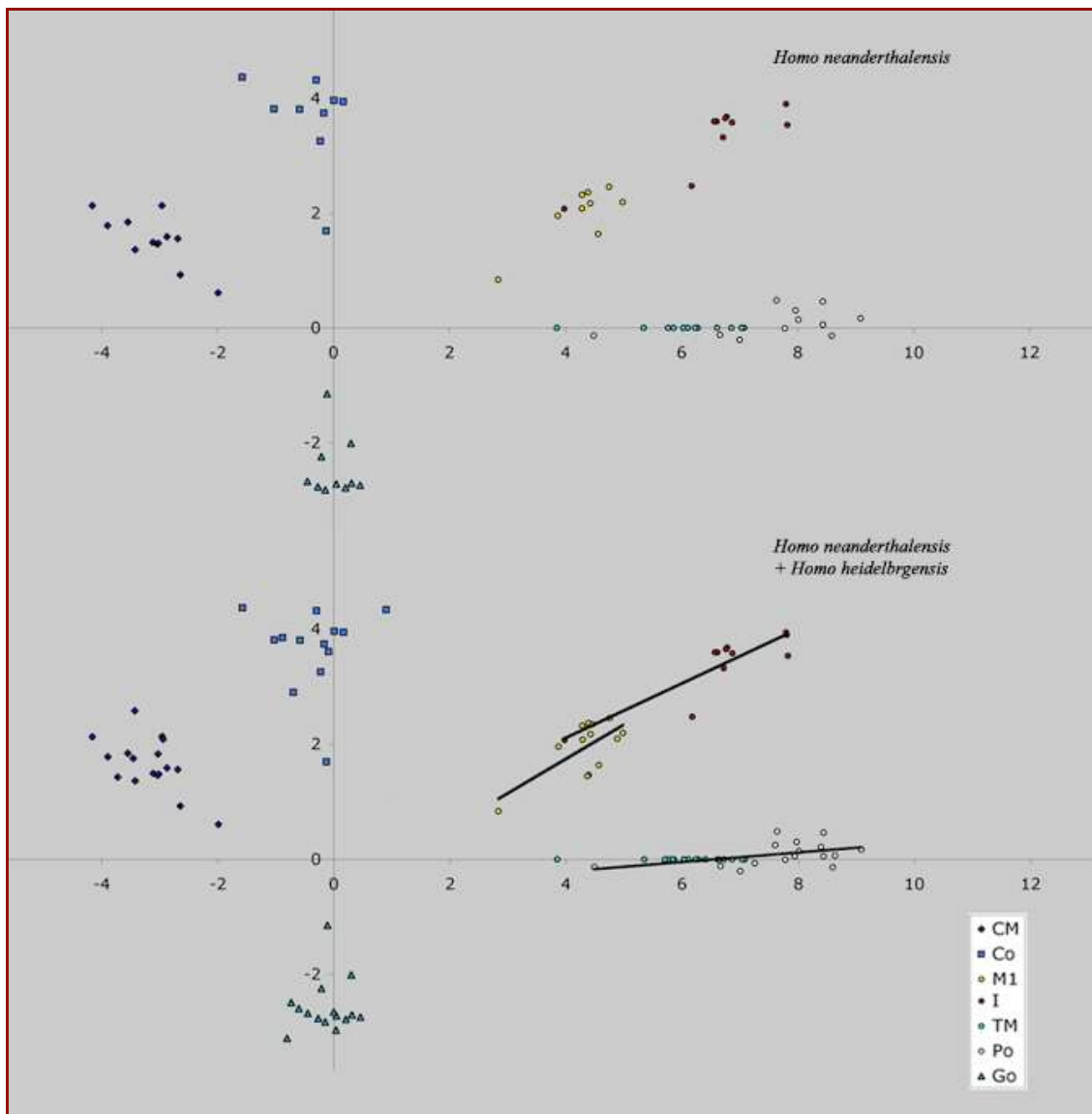


Figure 16 : Nuages de points, néandertaliens et pré-néandertaliens. Les axes principaux des nuages des points M1, I et Po (d'allure linéaire) ont été figurés sur la seconde figure afin de matérialiser les directions de développement de ces points.

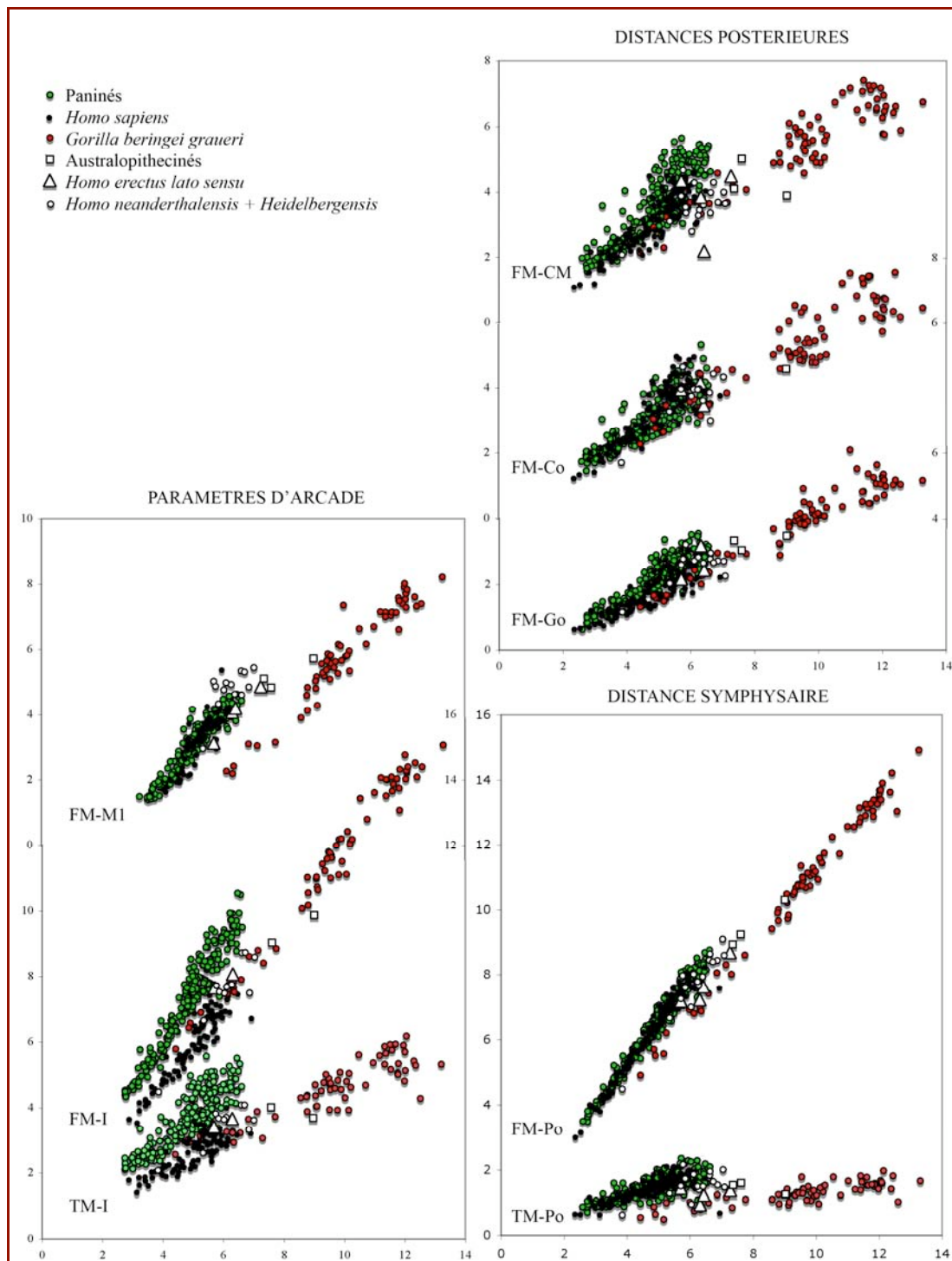


Figure 17 : Courbes de regression des différents segments mandibulaire par rapport à FM-TM.

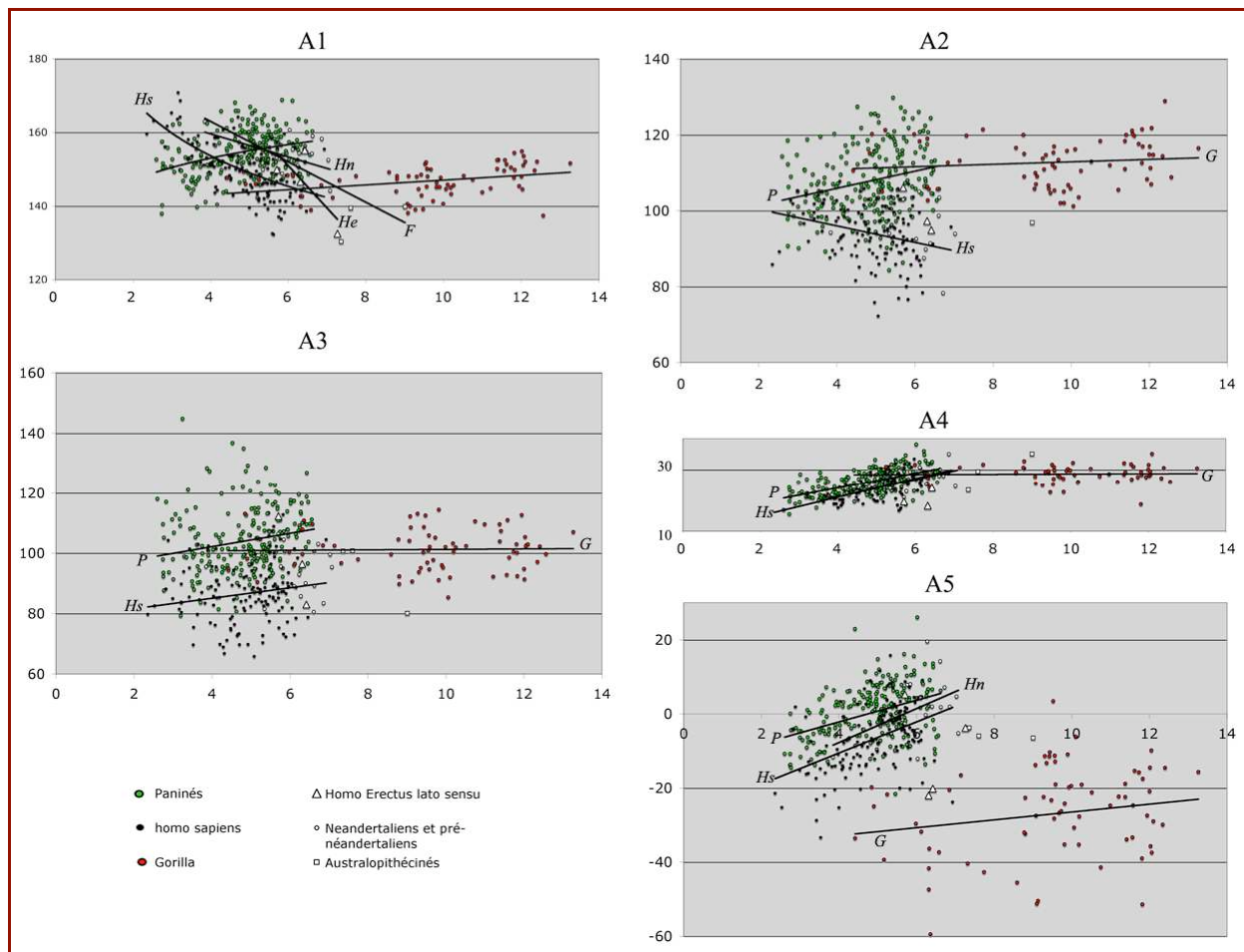


Figure 18 : Courbes de régression des angles mandibulaires par rapport à FM-TM. Pour plus de clarté, les tendances générales de variations ont été matérialisée par des axes lorsque cela était possible.
G=Gorilla, P=Panines, Hs=Homo sapiens, He=Homo erectus lato sensu, Hn=Homo neanderthalensis, F=Homindés fossiles.

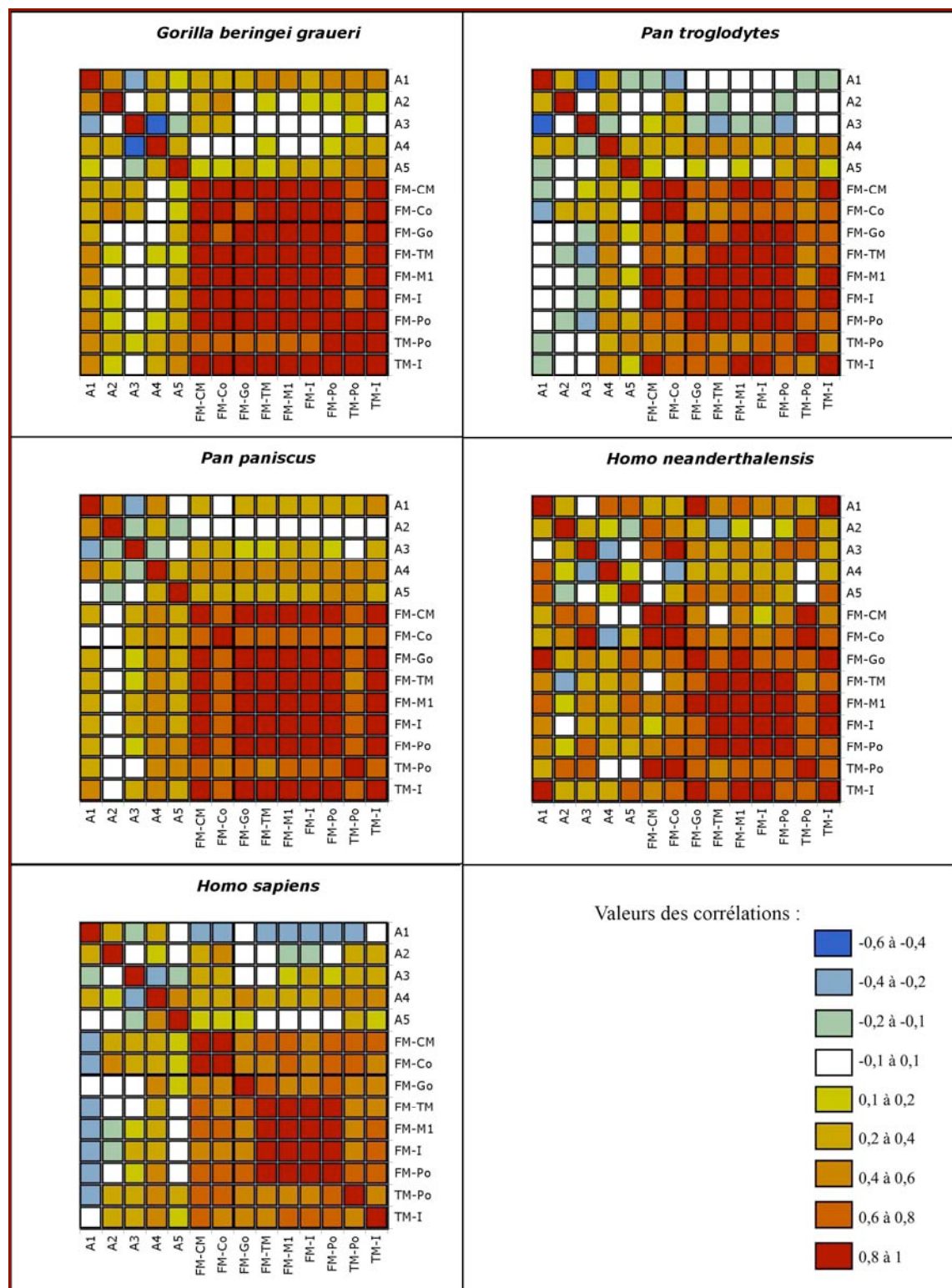


Figure 19 : Matrices de corrélations à échelle colorimétrique, espèces séparées.

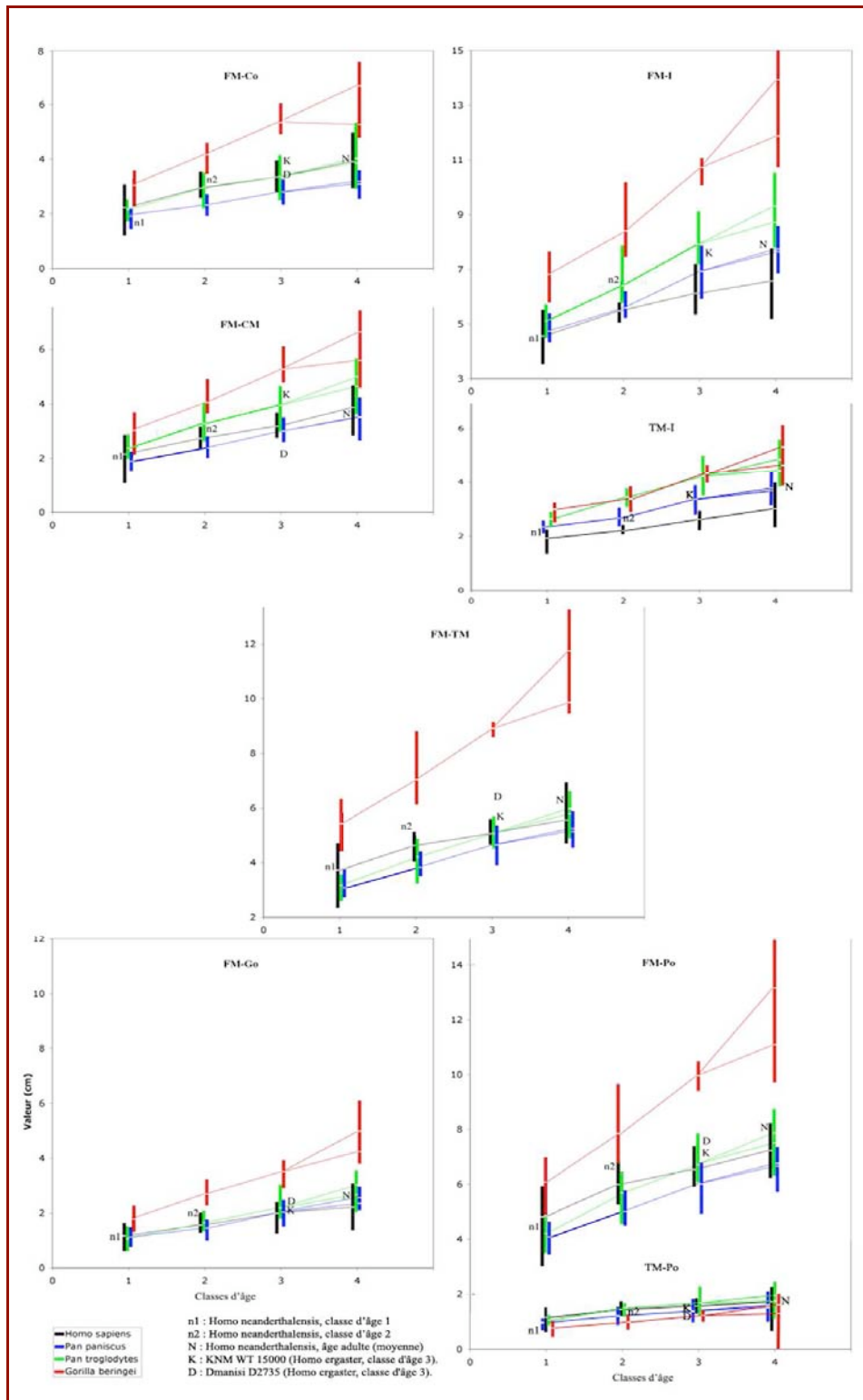


Figure 20 : Courbes de croissance, variables de taille. Les plots verticaux représentent les valeurs minimales et maximales des variables. Les courbes de croissance relient les valeurs moyennes à chaque classe d'âge.

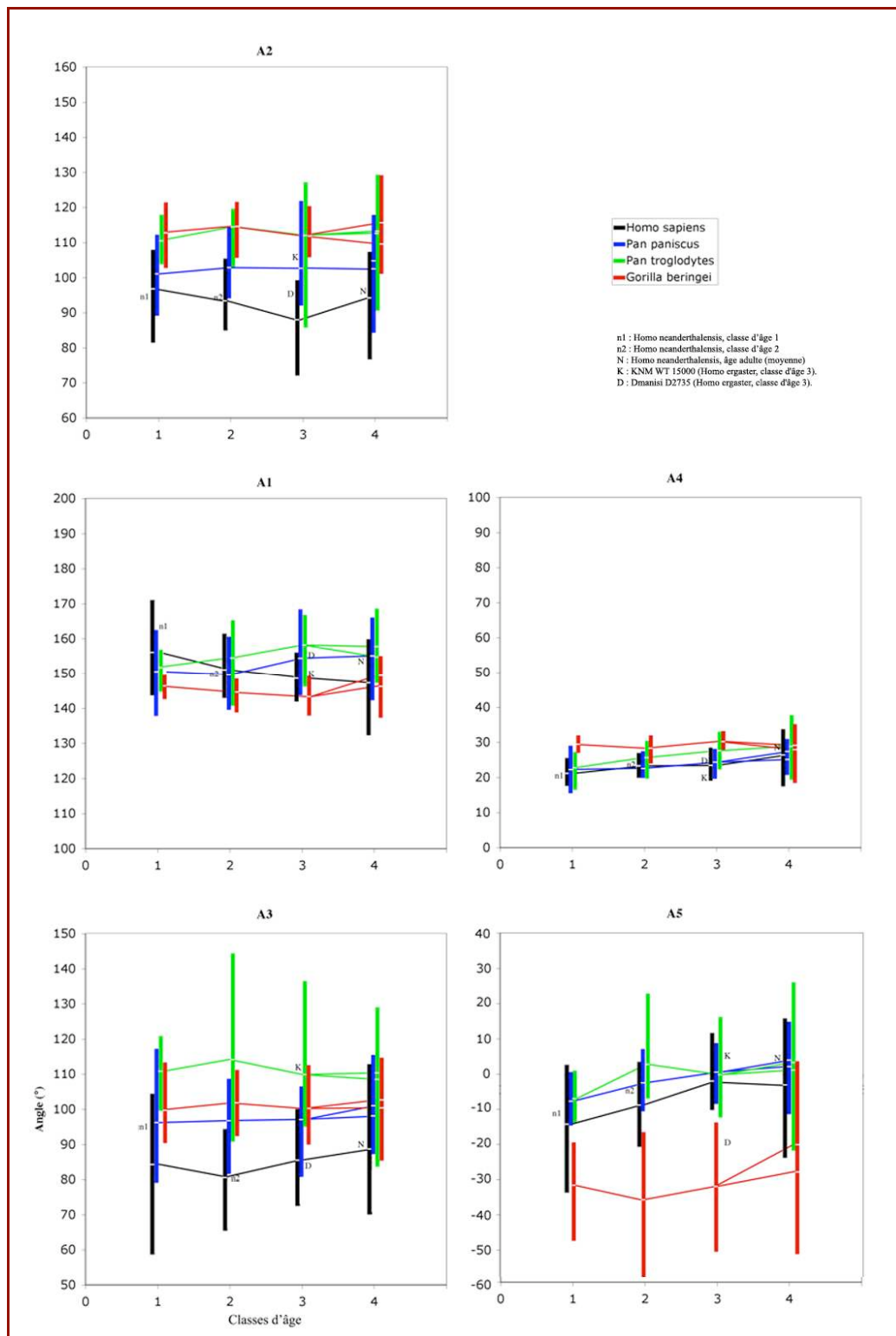


Figure 21 : Courbes de croissance, variables de conformation. Les plots verticaux représentent les valeurs minimales et maximales des variables. Les courbes de croissance relient les valeurs moyennes de chaque classe d'âge.

<i>Gorilla</i>													
	A1	A2	A3	A4	A5	FM-CM	FM-Go	FM-TM	FM-M1	FM-I	FM-Po	TM-Po	TM-I
p	0,001	0,46	0,695	0,79	0,44	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001
F	6,18	0,88	0,48	0,34	0,91	125,44	160,05	223,68	154,97	250,23	186,88	40,98	88,24
R2	0,3	0,06	0,033	0,003	0,06	0,89	0,92	0,94	0,9	0,95	0,93	0,76	0,87
Diagramme													
<i>Pan troglodytes</i>													
	A1	A2	A3	A4	A5	FM-CM	FM-Go	FM-TM	FM-M1	FM-I	FM-Po	TM-Po	TM-I
p	0,003	0,643	0,105	<0,0001	0,009	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001
F	5,103	0,56	2,1	10,693	3,966	21,423	105,595	152,784	172,42	167,579	134,07	24,462	90,02
R2	0,14	0,017	0,062	0,25	0,11	0,78	0,77	0,83	0,79	0,83	0,8	0,42	0,73
Diagramme													
<i>Pan paniscus</i>													
	A1	A2	A3	A4	A5	FM-CM	FM-Go	FM-TM	FM-M1	FM-I	FM-Po	TM-Po	TM-I
p	0,001	0,53	0,23	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001
F	7,214	0,73	1,46	13,381	20,86	256,2	170,093	265,59	295,404	321,86	293,07	52,59	193,89
R2	0,18	0,021	0,04	0,28	0,38	0,88	0,83	0,89	0,87	0,91	0,9	0,62	0,86
Diagramme													
<i>Homo sapiens</i>													
	A1	A2	A3	A4	A5	FM-CM	FM-Go	FM-TM	FM-M1	FM-I	FM-Po	TM-Po	TM-I
p	<0,0001	0,006	0,021	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001
F	19,204	4,31	3,34	9,85	18,307	158,93	82,66	136,11	86,65	78,71	165,68	62,401	78,57
R2	0,31	0,09	0,072	0,26	0,3	0,79	0,66	0,76	0,7	0,73	0,8	0,59	0,73
Diagramme													
<i>Classe I, toutes espèces</i>													
	A1	A2	A3	A4	A5	FM-CM	FM-Go	FM-TM	FM-M1	FM-I	FM-Po	TM-Po	TM-I
p	0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001		<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001
F	7,94	23,78	23,78	12,38	25,46	15,95	16,52	41,75		39,24	21,82	12,15	68,09
R2	0,25	0,5	0,5	0,41	0,52	0,4	0,41	0,64		0,7	0,48	0,34	0,8
Diagramme													

Tableau 5 : Résultats de l'ANOVA-classe d'âge et des tests de comparaison par paires. Les variables pour lesquelles il n'existe pas de différence significative en fonction de la classe d'âge ont été ombrées. Les résultats des tests de comparaison par paires sont présentées sous forme de diagrammes de contraste. *G* : *Gorilla beringei graueri*, *Pp* : *Pan paniscus*, *Pt* : *Pan troglodytes*, *Hs* : *Homo sapiens*.

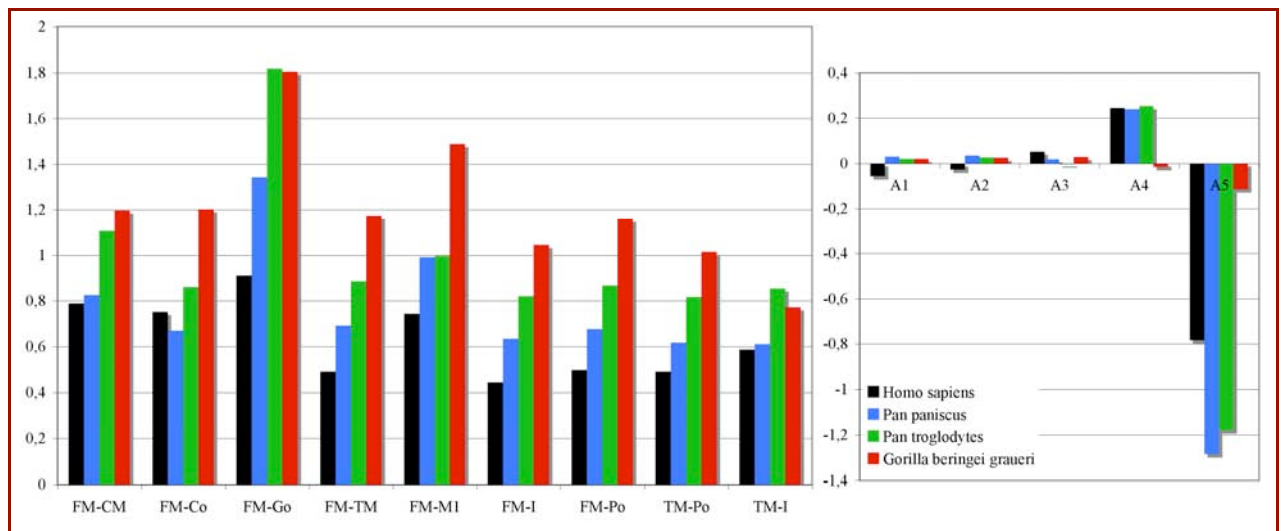


Figure 22 : Représentation des taux de croissance totale de chaque variable.

Taux de croissance totale : différence entre la valeur moyenne finale (classe 4, mâles chez les grands singes) et la valeur de départ à la classe 2 pour F1-M1 et à la classe 1 pour tous les autres, divisée par la valeur de départ.

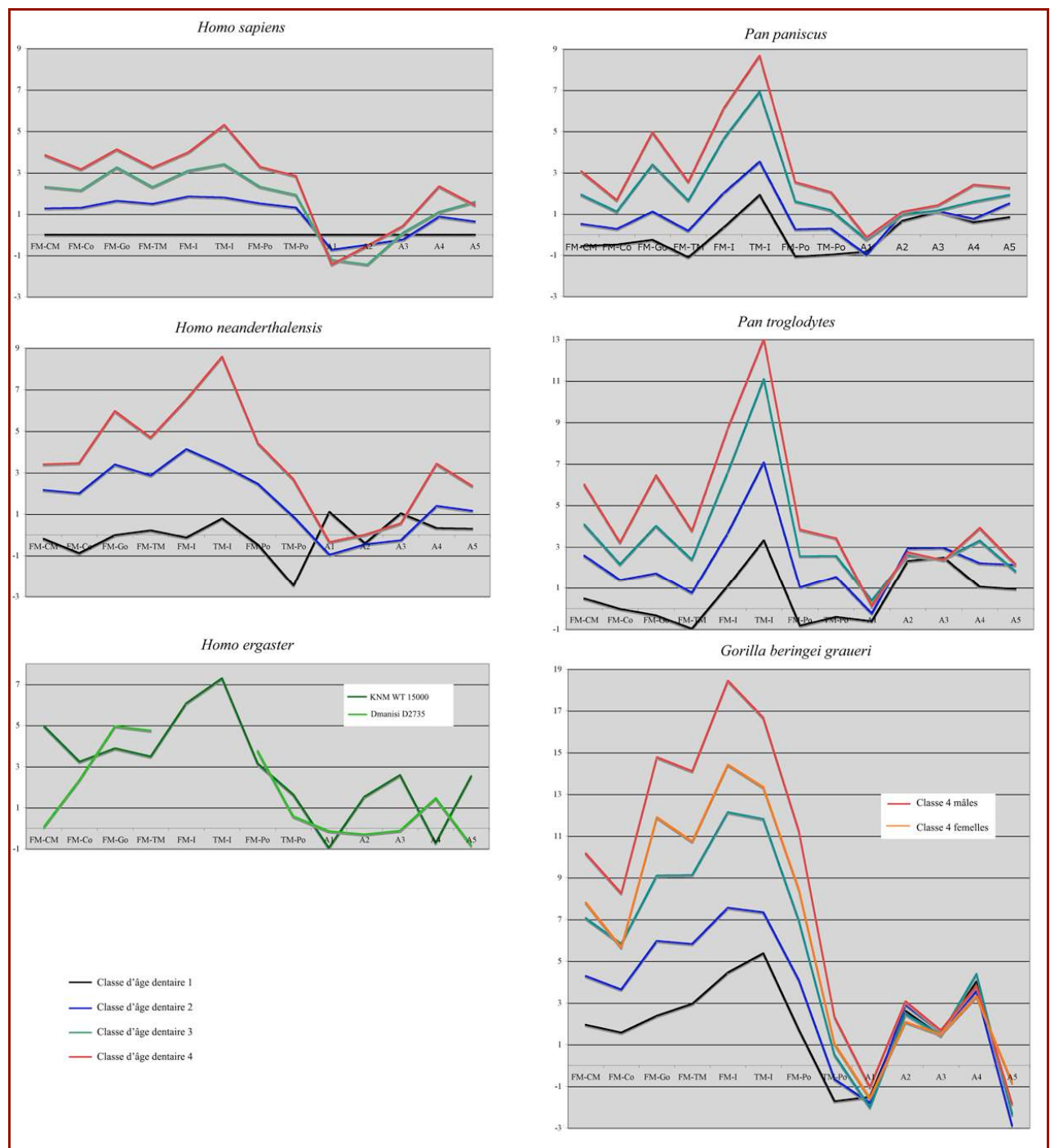


Figure 23 : Diagrammes de Z-scores. Développement des hominidés actuels, d'*Homo neanderthalensis* et d'*Homo ergaster*. Echantillon de référence : *Homo sapiens*, classe d'âge 1.

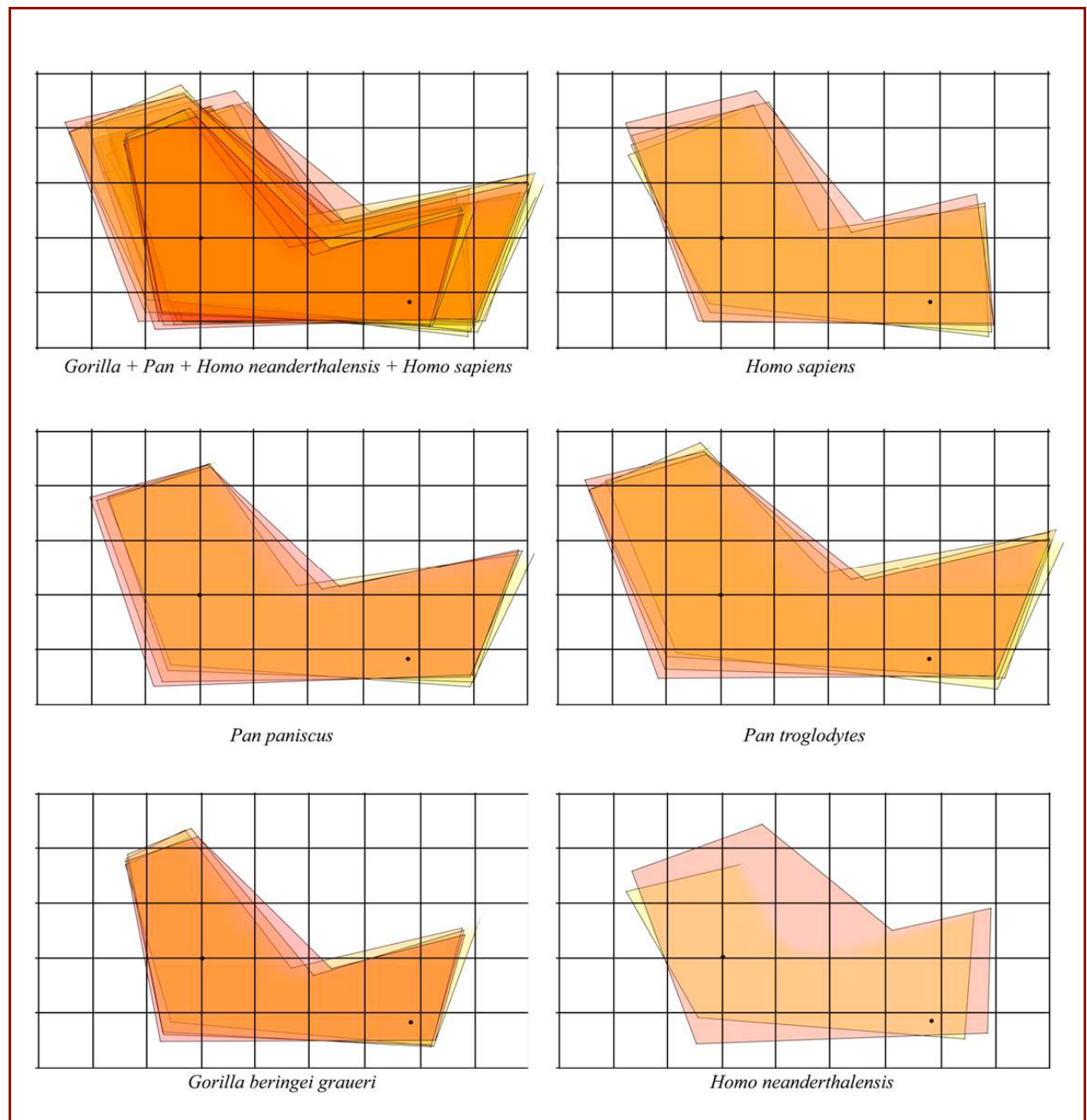


Figure 24: Mises à l'échelle neurale. Les différents stades de développement sont représentés par un nuancier de couleurs allant du jaune (Stade 1) au rouge (adultes).

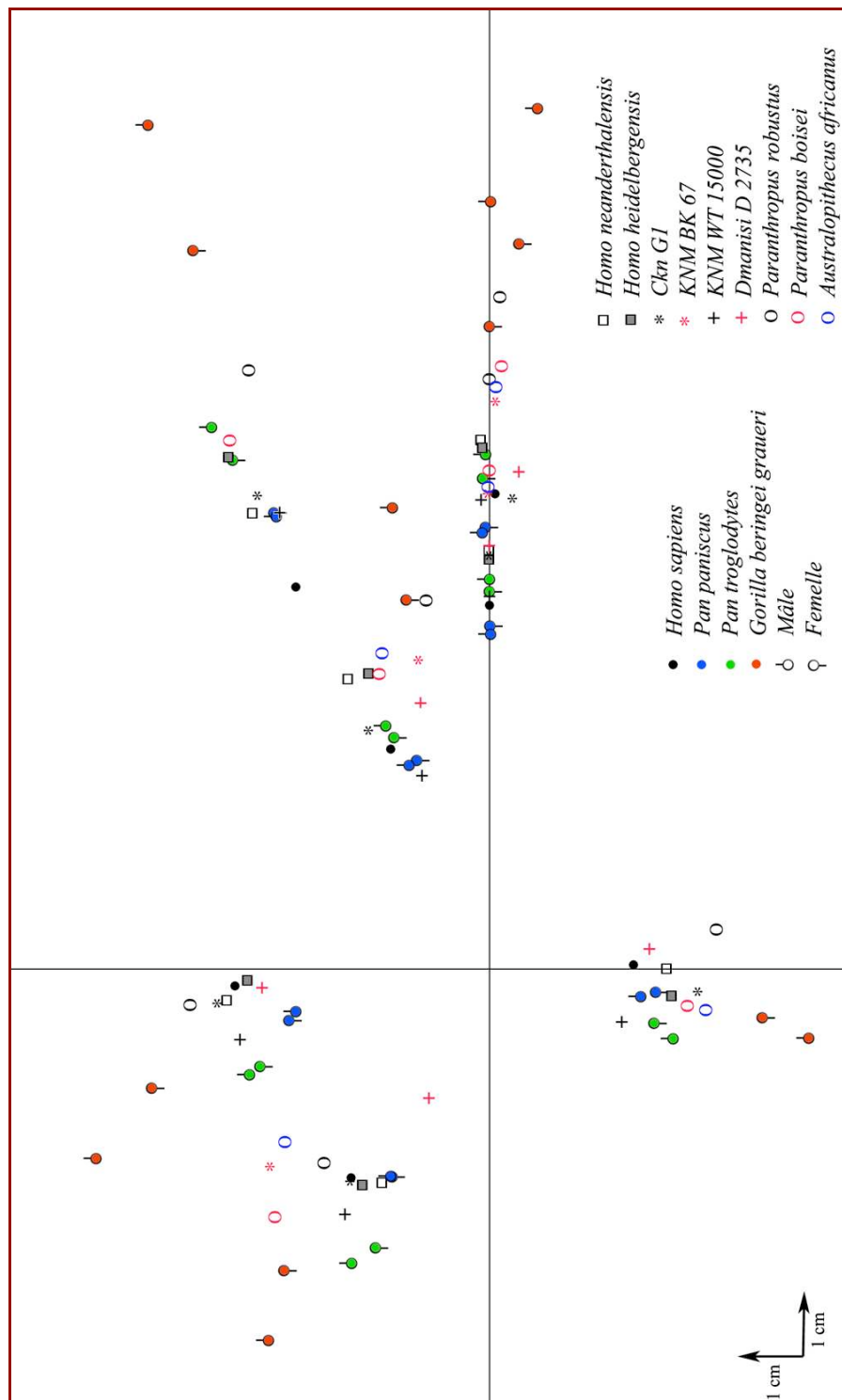


Figure 25 : Position des points correspondants à chaque espèce dans le référentiel (FM, FM-TM).

Espèces actuelles, *Homo neanderthalensis* et *Homo heidelbergensis* : points moyens.

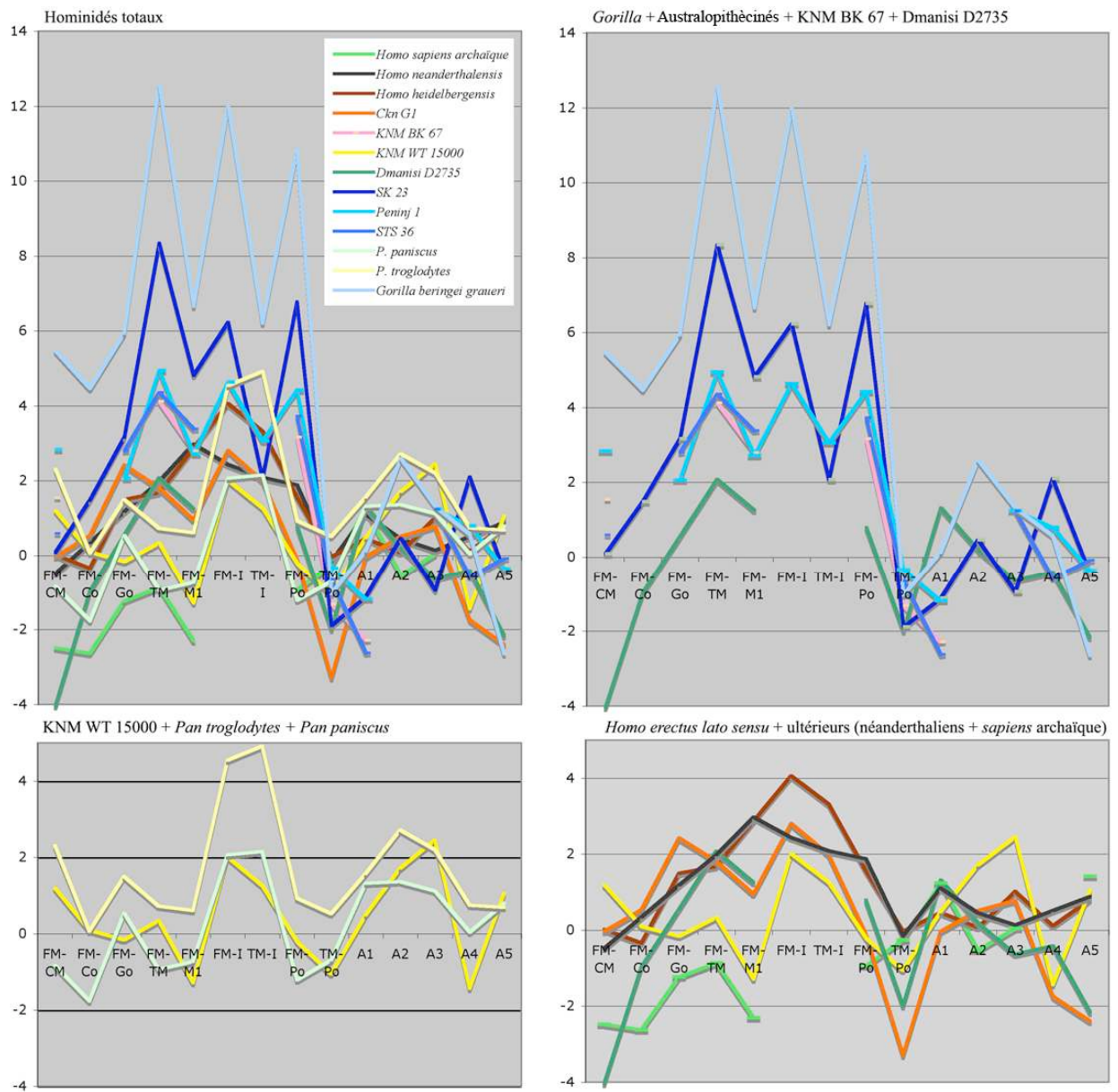


Figure 26 : diagrammes de Z-scores, comparaisons inter-spécifiques.

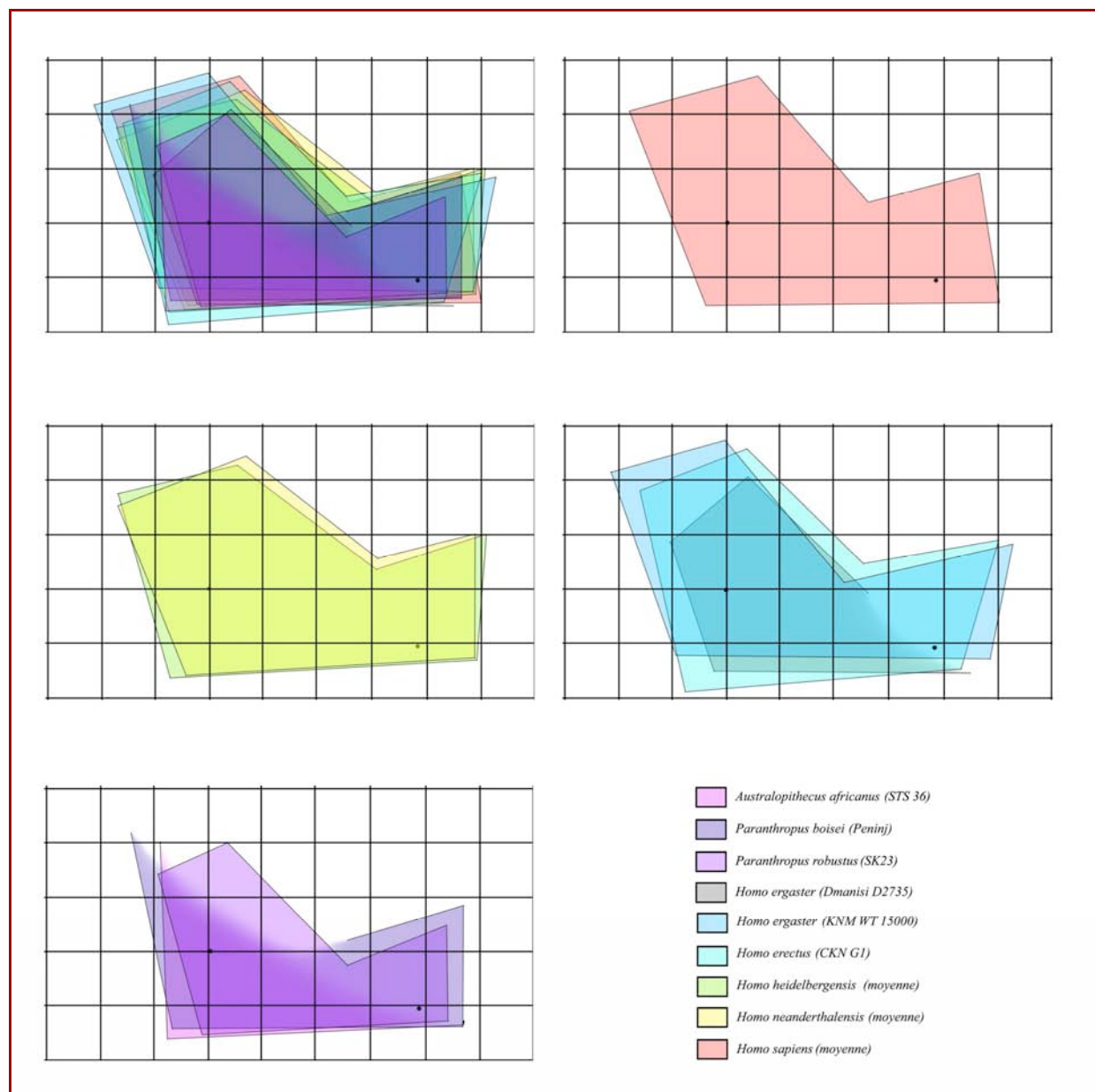


Figure 27: Mises à l'échelle neurale, variations interspécifiques.

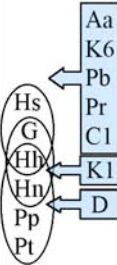
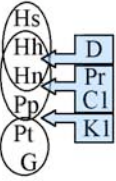
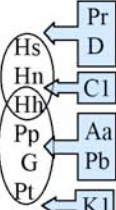
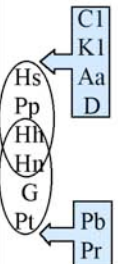
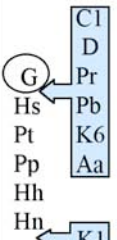
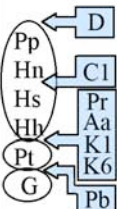
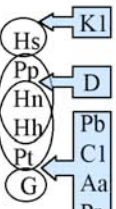
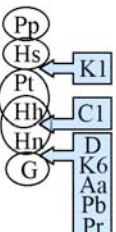
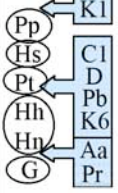
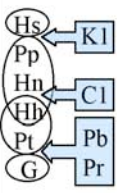
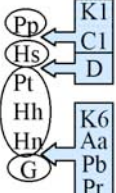
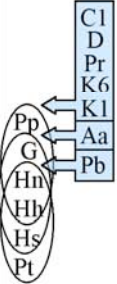
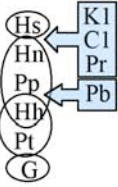
	A1	A2	A3	A4	A5			
p	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001			
F	26,9	63,3	44,04	6,94	56,47			
R2	0,38	0,6	0,51	0,16	0,57			
Diagramme								
	FM-CM	FM-Go	FM-TM	FM-M1	FM-I	FM-Po	TM-Po	TM-I
p	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001
F	220,53	224,28	857,91	336,97	614	577,89	7,38	192,44
R2	0,84	0,84	0,95	0,9	0,94	0,93	0,14	0,84
Diagramme								

Tableau 6 : Résultats de l'ANOVA-facteur espèce et diagrammes de contrastes d'après les tests de comparaison par paires.

Le matériel n'ayant pu faire l'objet de ces tests est placé à droite des diagrammes, par comparaison des moyennes. Aa : Australopithecus afarensis, C1 : CKN G1 (Homo erectus), D : Dmanisi D2735 (Homo ergaster), G : Gorilla beringei graueri, Hh : Homo heidelbergensis, Hn : Homo neanderthalensis, Hs : Homo sapiens, K1 : KNM WT 15000 (Homo ergaster), K6 : KNM BK 67 (Homo erectus), Pb : Paranthropus boisei, Pp : Pan paniscus, Pr : Paranthropus robustus, Pt : Pan troglodytes.

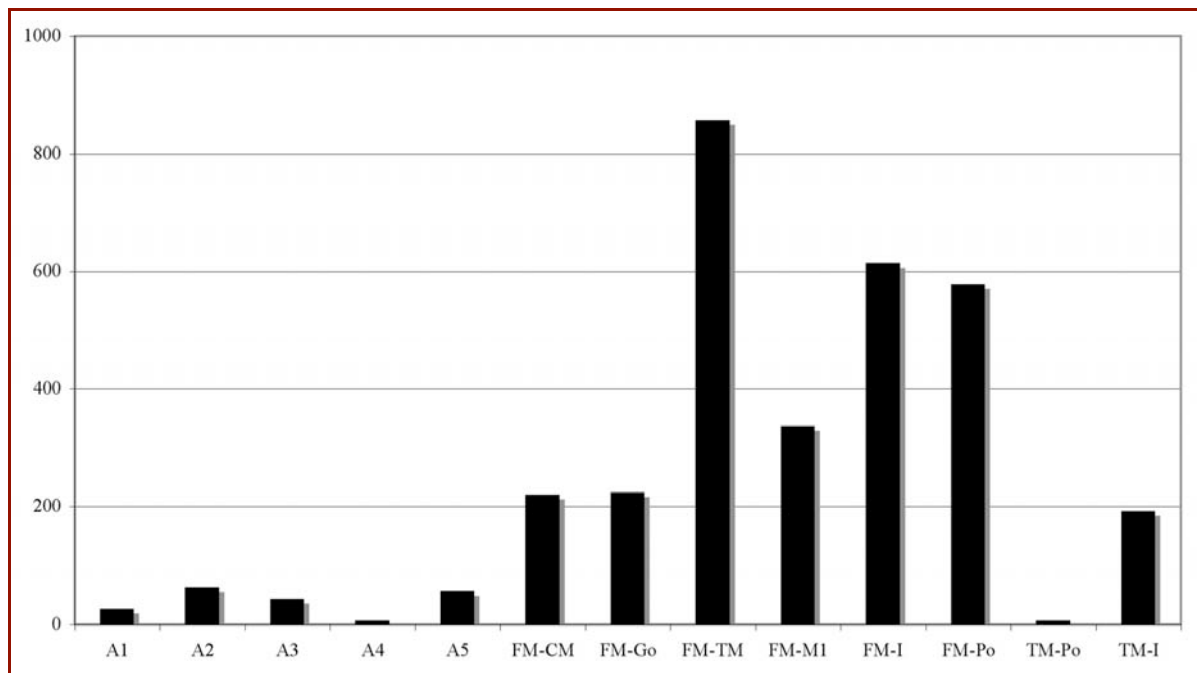


Figure 28 : représentation graphique de la valeur de F dans l'ANOVA-facteur espèce, pour chaque variable.

4- Discussion

Remarque : Nos observations relatives à l'espèce *Homo ergaster* ne sont basées que sur une seule mandibule (KNM WT 15000), de surcroît immature. Nos conclusions concernant cette espèce ne sont donc que très relatives.

4.1- Variabilité globale.

La comparaison des figures 12A et 12B montre que l'orientation neurale (d'abscisse FM-TM) fournit une bien meilleure représentation de la variabilité mandibulaire que le référentiel goniométrique classique, dans lequel la mandibule est simplement posée sur le plan horizontal selon son plan basal (ou plan mandibulaire).

Dans le référentiel choisi ici (figure 12B et C), la dispersion des nuages de points est moindre et des axes de variation assez nets apparaissent. De surcroît, l'observation simple des nuages de points (en particulier pour les points antérieurs) permet de distinguer clairement deux groupes :

- le groupe que nous appellerons "robuste", réunissant *Gorilla beringei graueri* et *Paranthropus robustus*, où les nuages de points antérieurs (points d'arcade et point Po) semblent présenter une projection dans une même direction postéro-antérieure et de même ampleur. Sur les figures 12B et 12C, cette projection a une allure de "tiroir" le long d'une glissière FM-TM. La projection des points est aussi observée (au moins dans le cas de *Gorilla beringei graueri*) pour les points postérieurs, mais sans l'aspect de tiroir et dans des directions séparées, qui sont celles des axes des nuages de points.

- le groupe dit "gracile", regroupant toutes les autres espèces, à la conformation plus "contractée", où les points antérieurs ont des nuages de variation moins étendus et plus proches du centre du référentiel.

Cette séparation est confirmée par les histogrammes de répartition (figure 13). Le fait de séparer les Gorilles du reste des hominidés aboutit à une normalisation des distributions des variables, qui légitimise les calculs statistiques ultérieurs.

Chez les hominidés "graciles" les nuages de points dentaires ont une allure globalement linéaire. De plus, le point d'intersection entre le plan d'arcade et l'axe neural (et par suite, la position antéro-postérieure de l'arcade) semble peu variable.

Chez les hominidés "robustes", les points dentaires semblent, au cours du développement, glisser vers l'avant de façon parallèle et le long d'un axe FM-TM, pour aboutir, en développement terminal (extrémité antérieure des nuages), à un angle A4 peu changé mais à une position antéro-postérieure de l'arcade avancée par rapport à FM.

Les nuages de points correspondants aux points Po et CM présentent, par rapport aux points précédents, une allure plus conique (tout en gardant un aspect linéaire) : la dispersion par rapport à l'axe principal augmente quand on s'éloigne du centre : ceci correspond probablement à une variabilité conformationnelle plus faible aux premiers stades de développement (toutes espèces confondues), mais qui augmente avec lui. Ceci est confirmé par le calcul des variances (tableau 4) des angles A1 et A5, supérieures à A4.

Les nuages de points de Co et Go, présentent une allure conique encore plus marquée : la dispersion conformationnelle augmenterait donc dans des proportions plus importantes au cours du développement. Ceci est confirmé par le calcul des variances des angles A2 et A3 (tableau 4), qui sont les plus importantes de toutes.

Les axes des nuages de points de CM, Co, Go et Po semblent converger vers un même centre, qui paraît voisin du point FM, si ce n'est lui-même. Cette observation est concordante avec les travaux de Koski et Varrela (1997) qui montrent que le FM occupe une position centrale à

l'union des axes médians de l'unité coronoïde, de l'unité condylienne et du corps mandibulaire.

Les observations présentes permettraient en outre, en confirmation d'observations personnelles antérieures (Curien, 2005), d'ajouter à ces trois unités convergeant vers le FM une quatrième, l'unité angulaire.

Les axes des nuages de points dentaires, quant à eux, ne convergent pas mais, tout au moins chez *Gorilla* et aussi probablement (mais dans une bien moindre mesure) chez les hominidés graciles, suivent une orientation parallèle antéro-postérieure. Ils sont également parallèles aux axes des nuages des points basaux (TM et Po) : il se pourrait que le mouvement d'avancée de l'arcade soit tout simplement dû à l'allongement de la baguette basale vers l'avant.

Les coefficients de variation des variables FM-TM et FM-Po sont quasiment identiques, et sont les plus faibles de toutes les variables linéaires, ce qui nous amène à deux conclusions :

- Ces deux segments pourraient relever de la même structure, l'unité basale, au même déterminisme neural. L'existence de l'unité symphysaire en tant qu'unité biologique distincte de l'unité basale est, ici encore, sujette à polémique.
- Ces résultats sont concordants avec les résultats de nos travaux antérieurs (Curien, 2007) ainsi que ceux de Delachapelle et Laude (1974), selon lesquels l'axe neural FM-TM serait le segment le moins variable au sein de la mandibule chez l'homme actuel. Cette dernière conclusion peut ici être étendue aux hominidés, tout en la nuanciant : la partie la moins variable n'est pas l'axe neural mais la totalité de l'unité basale représentée par le segment FM-Po.

Synthèse :

L'utilisation de notre référentiel fournit un gain de représentativité de la variabilité mandibulaire. Des informations masquées dans le référentiel mandibulométrique classique apparaissent ici clairement. Elles sont les suivantes (voir figure 29) :

- Distinction de 2 groupes aux modes de variations (développements ?) différents ; le groupe "robuste" regroupant les Gorilles et *Paranthropus robustus* (et d'autres ?) et le groupe "gracile" regroupant tous les autres hominidés.
- Dans le groupe "robuste", la variabilité (le développement ?) des points antérieurs est marquée par une projection postéro-antérieure importante, en "tiroir" le long d'une glissière d'axe FM-TM et dont le moteur hypothétique est la croissance basale.
- Dans le groupe "gracile", la projection en tiroir est beaucoup moins marquée.
- Dans les deux groupes, la variabilité (développement ?) des unités condylienne, coronoïde, angulaire et basale se fait selon un mode divergent à partir d'un centre voisin de (ou identique à) FM.

Toutes ces informations demandent naturellement confirmation par nos analyses ultérieures.

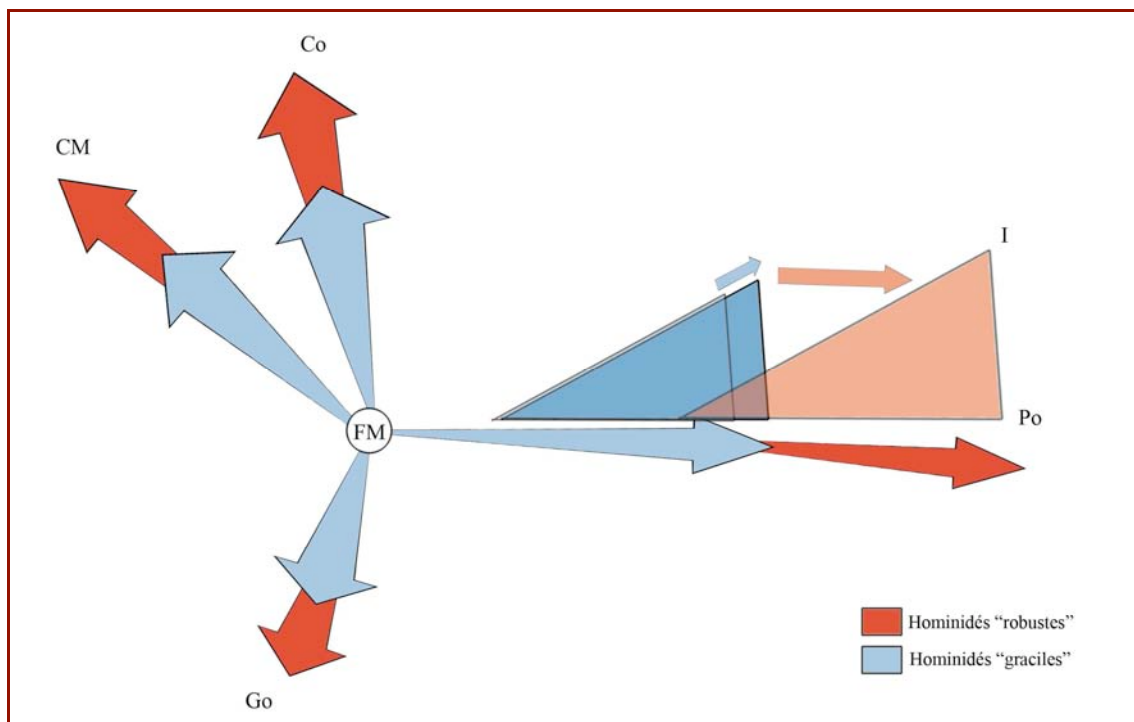


Figure 29 : Schématisation des modalités de variation des différents points mandibulaires.

4.2- Développement.

Conformément à notre méthodologie, l'approche sera dans un premier temps microsquelettique (unité par unité) puis macrosquelettique (mandibule dans son ensemble).

4.2.1- Approche microsquelettique.

Nous distinguerons pour chaque unité :

- Les valeurs angulaire et linéaire à l'origine, c'est-à-dire à la classe 1. Un classement sera effectué, auquel nous adjoindrons les mesures relatives à *Homo neanderthalensis*, toutefois effectuées sur une seule mandibule à la classe 1 donc de valeur uniquement indicative.
- Les taux de croissance, pour les variables linéaires.
- Les directions de croissance.
- Les variations conformationnelles au cours du développement: variables angulaires et allométrie (c'est-à-dire par rapport à l'ensemble de la mandibule ramené à l'échelle neurale, figure 24).
- Les données pouvant être extrapolées aux autres espèces d'hominidés étudiées.

4.2.1.1- Région condylienne

4.2.1.1.1- Valeurs à l'origine

D'après l'ANOVA (tableau 5) et la figure 20, les valeurs à l'origine de FM-CM peuvent être classées comme suit (ordre croissant) :

- *Pan paniscus*, *Homo sapiens*, *Homo neanderthalensis*, *Pan troglodytes*, aux valeurs à l'origine très proches quoique la valeur à l'origine chez *Pan troglodytes* soit significativement plus élevée que chez *Pan paniscus*.

- *Gorilla beringei graueri*.

Toutefois la marge de variation est assez ténue en valeur absolue. Les valeurs de FM-CM à l'origine doivent donc être considérées comme proches.

D'après l'ANOVA (tableau 5) et la figure 20, les valeurs à l'origine de l'angle A1 peuvent être classées comme suit (ordre croissant) :

- *Gorilla beringei graueri*, *Pan paniscus*, *Pan troglodytes*, aux valeurs à l'origine similaire d'après l'ANOVA quoiqu'inférieure chez *Gorilla beringei graueri* d'après la figure 20.

- *Homo sapiens*.

- *Homo neanderthalensis*.

Toutefois, la même remarque que pour FM-CM est ici valable et les valeurs de A1 à l'origine doivent donc être considérées comme proches.

4.2.1.1.2- Taux de croissance

Les taux de croissance de FM-CM (figures 20 et 22) peuvent être classés comme suit (ordre croissant) :

- *Homo sapiens*, *Homo neanderthalensis* et *Pan paniscus* (taux de croissance tout à fait similaires).

- *Pan troglodytes*.

- *Gorilla beringei graueri*.

4.2.1.1.3- Directions de croissance

Chez tous les hominidés, la direction de croissance est postéro-supérieure, avec des directions sensiblement différentes selon les espèces. Globalement, les figures 15, 16 et 24 permettent d'observer que chez les grands singes, la composante horizontale postérieure est plus importante que dans le genre *Homo*.

Par ordre d'importance de l'horizontalité du développement (dans son trajet global), les espèces peuvent être classées comme suit (figure 30) :

- *Homo neanderthalensis* et *Homo sapiens* (axes similaires),
- *Gorilla beringei graueri*,
- *Pan troglodytes* et *Pan paniscus* (axes similaires).

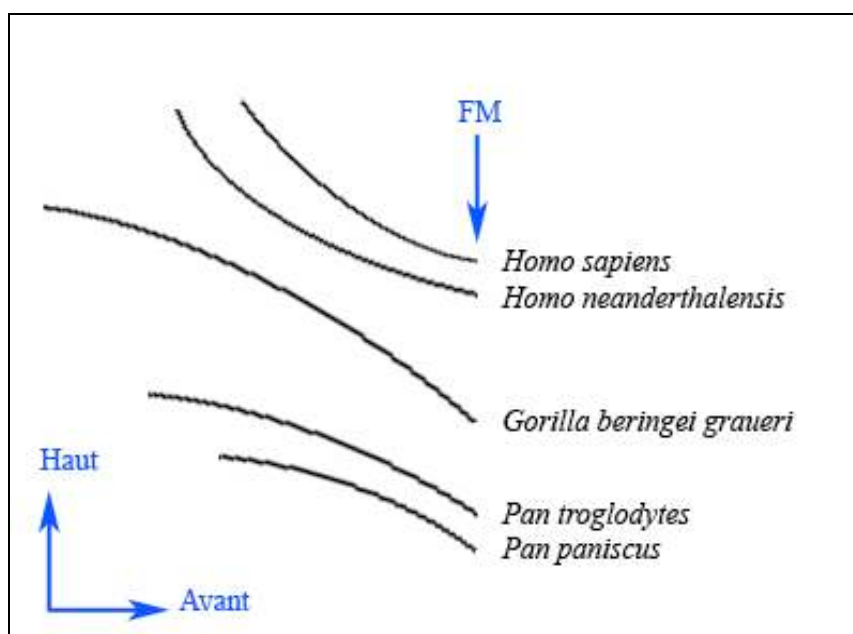


Figure 30 : Axes principaux des nuages de points CM pour chaque espèce. Les axes ont été virtuellement prolongés jusqu'au point FM (à droite).

Cette comparaison est surtout opérante dans le trajet global du développement (c'est à dire en joignant le début - virtuellement le point FM - et la fin). En effet, dans toutes les espèces, on observe que le trajet de développement (les axes principaux des nuages de points, voir figure 30) n'est pas de pente uniforme sur toute sa longueur, et subit une inflexion. Cette inflexion est de sens opposé chez les grands singes et les représentants du genre *Homo* :

- Inflexions vers le haut dans le genre *Homo*
- Inflexion vers le bas chez les grands singes.

4.2.1.1.4- Variations conformationnelles

Ces phénomènes d'inflexion sont expliqués, comme le montrent les courbes de régressions (figure 18), l'ANOVA (tableau 5), les courbes de croissance (figure 21) et les Z-scores (Figure 23), par une légère ouverture de l'angle A1 au cours de la croissance chez les grands singes (similaire chez les panines, moins importante chez *Gorilla*), et une fermeture au cours de la croissance chez *Homo neanderthalensis* et *Homo sapiens* (similaire chez les deux espèces). Les variations angulaires au cours du développement sont toutefois irrégulières (non linéaires) chez les grands singes et *Homo neanderthalensis* et ce sont les variations globales que nous considérons ici.

Chez *Homo sapiens*, l'accroissement vertical du condyle et la fermeture de l'angle mandibulaire au cours de la croissance sont des phénomènes universellement connus (Enlow, 1990 ; Ranly, 2000 ; Smartt, Low et Bartlett, 2005 ; Björk et Skieller, 1983). La courbe de croissance condylienne incurvée vers l'avant a quant à elle été décrite par Björk et Skieller (1983).

Nos observations d'une augmentation de l'angle A1 au cours du développement chez les grands singes africains pourraient à première vue entrer en contradiction avec celles de Taylor (2002), qui y observe à l'opposée une diminution de l'angle goniale. Cependant, il nous semble que l'angle goniale reflète autant, si ce n'est plus, le développement de l'unité angulaire (apophyse goniale) que la plicature de l'axe mandibulaire (condylo-basal). A ce titre, l'angle A1 serait un indicateur plus fiable de l'axe condylo-basal.

D'après Enlow (1990), la croissance condylienne constitue une adaptation au déplacement de la mandibule au cours du développement. Elle en constitue donc un bon témoin. Chez tous les hominidés, ce déplacement s'effectue ainsi vers le bas et l'avant, mais avec des nuances :

- chez les grands singes, il s'effectue de plus en plus vers l'avant au cours de la croissance.
- chez *Homo neanderthalensis* et *Homo sapiens*, il s'effectue de plus en plus vers le haut au cours de la croissance.

Les superpositions à l'échelle neurale (figure 24) permettent l'observation très claire d'un allométrie positive de l'unité condylienne dans une direction verticale chez *Homo neanderthalensis* et *Homo sapiens* (mais partant de plus bas chez le premier) et horizontale chez les panines. Elles mettent également l'accent sur la bien moindre importance du recul condylien chez *Gorilla beringei graueri*, chez qui la principale cause de l'ouverture angulaire serait plutôt une descente (relative au reste de la mandibule) du point CM.

4.2.1.1.5- Extrapolation aux autres espèces d'hominidés.

D'après les figures 20 et 22, la valeur de FM-CM chez KNM WT 15000 semble proche de celle de *Pan troglodytes* à la classe 3. Dmanisi D2735 présente en revanche une valeur de

FM-CM très inférieure à celle de toutes les autres espèces présente aux classes 3, 4 voire 2. L'observation du condyle de cette mandibule (voir annexe 9) et de son image sur le diagramme de Z-score, très différents de toutes les espèces, nous amène à soulever l'hypothèse d'une longueur pathologique de l'unité condylienne chez ce spécimen. Dans le doute, seule l'unité condylienne de KNM WT 15000 servira de référence pour la longueur de FM-CM chez *Homo erectus lato sensu* (*erectus* + *ergaster*).

D'après les figures 20 et 22, l'angle A1 chez KNM WT 15000 se situe dans la marge de variation des autres hominidés (hormis *Gorilla beringei graueri*) à la classe 3. KNM WT 15000 semble plus proche d'*Homo sapiens*, D2735 plus proche de *Pan troglodytes* à la classe 3.

La courbe de régression (figure 18) permet de suspecter chez *Homo erectus lato sensu* un processus similaire à celui observé chez les autres représentants du genre *Homo* : d'un spécimen à l'autre, si le segment FM-TM gagne en importance (indicateur de développement), l'angle A1 a tendance à diminuer. Il s'agit toutefois d'une hypothèse extrapolée à partir d'un petit nombre d'individus adultes ou de classe 3, très distincts géographiquement, temporellement voire biologiquement.

L'extension de cette conclusion à la totalité des hominidés fossiles est encore plus hasardeuse puisqu'elle s'applique à des espèces distinctes, chez des individus quasiment tous adultes et dont les points se situent à la fois sur les nuages de variabilité des grands singes et d'*Homo sapiens*. On peut simplement constater que si l'on considère l'échantillon d'hominidés fossiles comme une unité homogène, la droite de tendance (figure 18) est voisine de celle d'*Homo sapiens*.

4.2.1.1.6- Synthèse

Nos résultats permettent de mettre en évidence 3 modes de développement différents de l'unité condylienne chez les hominidés :

- Chez *Pan troglodytes* et *Pan paniscus*, aux développements très similaires, la croissance s'effectue majoritairement vers l'arrière, suivant une courbe incurvée vers le bas et avec ouverture de l'angle A1 au cours du développement. Celle-ci est due à une allométrie condylienne positive en direction postérieure.

- Chez *Gorilla beringei graueri*, l'axe de développement est légèrement plus vertical que chez les panines. On y observe également une ouverture - mais bien moindre - de l'angle A1. Celle-ci n'est pas due, contrairement aux panines, à un recul du point CM relativement au reste de la mandibule, mais à une allométrie négative de FM-CM par rapport à la croissance mandibulaire.

- Chez *Homo sapiens* et *Homo neanderthalensis*, et peut-être chez les autres représentants du clade humain, on observe au contraire une croissance majoritairement verticale de l'unité condylienne (plus marquée chez *Homo sapiens*), avec une fermeture de l'angle A1 au cours de la croissance.

Le développement de l'unité condylienne part de valeurs de départ assez proches les unes des autres chez les hominidés observés, les différences s'accroissant au cours du développement.

4.2.1.2- Unités musculaires : coronoïde et angulaire.

4.2.1.2.1- Valeurs à l'origine.

Les valeurs à l'origine des segments FM-Co (Figure 20) et FM-Go (Tableau 5 et figure 20) peuvent être classées comme suit (ordre croissant) :

- *Pan paniscus*, *Pan troglodytes*, *Homo neanderthalensis*, *Homo sapiens* aux valeurs à l'origine similaires.

- *Gorilla beringei graueri*.

Là encore, la même remarque que pour FM-CM est applicable et les valeurs à l'origine de ces segments sont proches.

Les valeurs à l'origine de A2 (Tableau 5 et figure 20) peuvent être classées comme suit (ordre croissant) :

- *Pan paniscus*, *Homo neanderthalensis* et *Homo sapiens* aux valeurs à l'origine similaires.

- *Pan troglodytes* et *Gorilla beringei graueri*.

La remarque de proximité des valeurs appliquées aux variables précédentes sur la base des Z-scores (Figure 23) et de la marge de variation des valeurs (figure 21) ne semble ici pas applicable en ce qui concerne *Pan troglodytes* et *Gorilla beringei graueri*, nettement distincts des autres.

Les valeurs à l'origine de A3 (Tableau 5 et figure 20) peuvent être classées ainsi (ordre croissant):

- *Homo sapiens*.

- *Homo neanderthalensis*, *Pan paniscus* et *Gorilla beringei graueri*.

- *Pan troglodytes* .

La remarque de proximité des valeurs n'est, ici non plus, pas applicable.

4.2.1.2.2- Taux de croissance.

Les taux de croissance de l'unité coronoïde (figures 20 et 22) peuvent être classés comme suit (ordre croissant) :

- *Pan paniscus*.
- *Homo sapiens*.
- *Pan troglodytes*.
- *Homo neanderthalensis* (voir aussi figure 23).
- *Gorilla beringei graueri*.

Les taux de croissance de l'unité angulaire (figures 20, 22 et 23) peuvent être classés comme suit (ordre croissant) :

- *Homo sapiens*.
- *Pan paniscus*.
- *Pan troglodytes*, *Homo neanderthalensis* et *Gorilla beringei graueri* (taux de croissance similaires).

Quelque soit l'espèce, l'unité angulaire est l'unité microsquelettique dont le taux de croissance est le plus important au sein de la mandibule.

4.2.1.2.3- Directions de croissance.

Chez toutes les espèces, la direction de croissance est postéro-supérieure pour l'unité coronoïde, postéro-inférieure pour l'unité angulaire. Comme pour l'unité condylienne, il est possible de distinguer 2 groupes (figure 31) : *Homo sapiens* et *Homo neanderthalensis*, aux directions de croissance plus antérieures (et très proches) ; les grands singes, aux directions de

croissance plus postérieures. Au sein de ces derniers, on peut établir un classement par ordre d'importance de la composante postérieure :

- *Pan paniscus*.
- *Gorilla beringei graueri*
- *Pan troglodytes*.

Une croissance plus postérieure au sein de deux unités distinctes peut-elle être, comme ceci a été observé pour l'unité condylienne, le marqueur d'un développement antérieur plus marqué de la mandibule ?

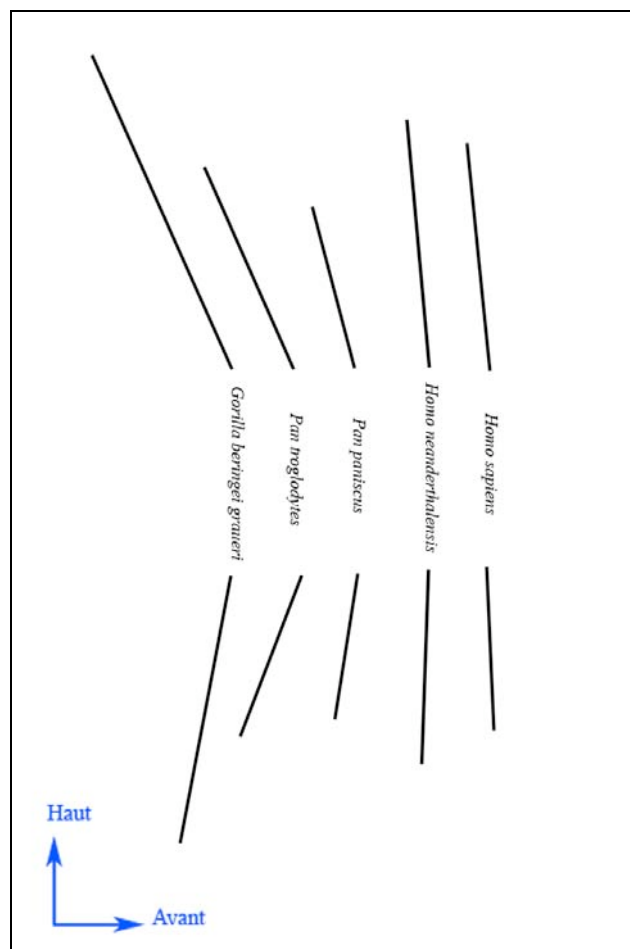


Figure 31 : Axes principaux des nuages de points Co (en haut) et Go (en bas). Pour des raisons de lisibilité, le point de référence FM n'a pas été représenté ; seul les axes principaux des nuages de point nous intéressent ici, et non leur position dans le référentiel.

4.2.1.2.4- Variations conformationnelles.

D'après l'ANOVA, les angles A2 et A3 sont stables au cours du développement chez les grands singes (Figure 21, tableau 5). Chez *Homo sapiens*, A2 subit une faible fermeture et A3 une légère ouverture (Figure 18 et 22). Chez *Homo neanderthalensis* (figure 18), la fermeture de A2 est la même que chez *Homo sapiens*. A3 quant à lui semble subir une fermeture.

L'observation des taux de croissance de A2 (Figure 22) et des courbes de régression de A2 en fonction de FM-TM (Figure 18) montre que, chez toutes les espèces présentes, la variation de A2 semble suivre celle de A1 : ouverture au cours du développement chez les grands singes et au contraire fermeture chez *Homo sapiens* (et peut-être *Homo neanderthalensis*).

L'observation des courbes de régression (Figure 18) et des taux de croissance (Figure 22) montre en revanche que le développement de A3 semble suivre une même tendance d'ouverture chez tous les hominidés présents, hormis *Homo neanderthalensis*.

Toutefois ces observations doivent être relativisées car chez toutes les espèces en présence, la majeure partie de la variabilité de A2 et A3 est en fait indépendante du développement (figure 15 et ANOVA tableau 5) mais est due à une forte variabilité interindividuelle, à âge comparable : les nuages de points présentent une forte dispersion horizontale (figure 15) et la valeur de F est toujours très faible, même chez *Homo sapiens* (Tableau 5). Le développement de l'unité coronoïde et de l'unité angulaire est sous la gouvernance de la fonction musculaire (Nanda, Merow et Sassouni, 1967 ; Moss et Meehan, 1970 ; Hendricksen, 1982 ; Kiliaridis, 1995) et est donc soumis à l'environnement ; ceci constitue certainement l'explication de leur importante variabilité interindividuelle.

D'après la figure 24, l'allométrie de l'unité coronoïde est faiblement négative et de direction verticale chez *Pan troglodytes*, voire nulle chez *Pan pansicus*. Elle est en revanche positive et

de direction antéro-supérieure chez *Homo sapiens* et surtout *Homo neanderthalensis*. Rak *et al* (2002) ont d'ailleurs déjà observé la hauteur importante de l'unité coronoïde par rapport à l'unité condylienne chez *Homo neanderthalensis*.

A échelle neurale, le développement relatif de l'unité angulaire est de direction postéro-inférieure comparable chez *Homo sapiens*, *Pan paniscus*, *Pan troglodytes* et *Gorilla beringei graueri* (figure 24). L'allométrie est positive et de même ampleur chez *Homo sapiens* et *Gorilla beringei graueri*, et de plus grande ampleur chez *Pan troglodytes* et *Pan paniscus* et *Homo neanderthalensis*. Enfin, chez *Homo neanderthalensis*, elle est plus importante et de direction plus antérieure (avancée encore plus marquée sur la mandibule de classe 2 dont nous disposons, Teshik Tash). La similitude observée chez des espèces de clade distincts comme *Homo sapiens* et *Gorilla beringei graueri*, serait-elle le signe d'un mode de développement commun (ancestral ?) de l'unité angulaire, dont dérivent les modes de développement chez les panines (par accentuation de la croissance) et chez *Homo neanderthalensis* (par accentuation et antériorisation) ?

4.2.1.2.5- Extrapolation aux autres hominidés.

Le développement de FM-Co chez D2735 et KNM WT 15000 semble suivre celui d'*Homo sapiens* et *Pan troglodytes*, le développement de FM-Go semble suivre celui des panines, d'*Homo sapiens* et *Homo neanderthalensis*.

Chez *Homo erectus* lato sensu, l'angle A2 semble subir une fermeture. Il n'est pas possible d'émettre une hypothèse concernant A3 : D2735 semble proche d'*Homo sapiens* et KNM WT 15000 de *Pan troglodytes* (figure 21).

4.2.1.2.6- Synthèse.

Les unités musculaires présentent une variabilité interindividuelle dépendante de l'environnement telle qu'il est difficile de formuler des conclusions certaines concernant leurs variations interspécifiques et leur développement.

Les espèces *Pan troglodytes*, *Homo neanderthalensis* et *Gorilla beringei graueri* présentent, par rapport aux autres espèces, un développement plus important des unités musculaires qui, chez *Pan troglodytes* et *Gorilla beringei graueri*, suit toutefois la croissance mandibulaire globale. Chez *Homo neanderthalensis*, en revanche, l'unité coronoïde semble subir une croissance très accélérée par rapport à la mandibule : est-ce le signe d'une hyperactivité musculaire relative chez cette espèce? Nous soupçonnons également un développement particulier de l'unité angulaire chez *Homo neanderthalensis*, marqué par une plus grande antériorisation.

L'antériorisation des insertions musculaires postérieures chez *Homo neanderthalensis* est peut être similaire à celle observée chez les populations arctiques actuelles (Nicholson, Harvati, 2006), où elle est probablement liée aux particularités fonctionnelles de ces populations (habitudes parafunctionnelles et régime alimentaire extrême). L'avancée des insertions des muscles adducteurs de la mandibule augmentent l'efficacité masticatoire.

Chez les grands singes, le développement musculaire s'effectue dans une direction plus postérieure que chez *Homo sapiens* et *Homo neanderthalensis*, tendance qui s'inscrit sans doute dans le cadre d'une projection plus importante de la mandibule. Cette tendance est plus marquée chez *Pan troglodytes*.

Chez *Homo erectus* lato sensu, le développement de l'unité coronoïde semble suivre un modèle "Homo". Il n'est pas possible de se prononcer à propos de l'unité angulaire.

Chez tous les hominidés présents, le développement de l'unité coronoïde semble fortement influencé par le développement de l'unité condylienne.

4.2.1.3- Unité basale.

4.2.1.3.1- Valeurs à l'origine.

Classement par ordre croissant (tableau 5 et figure 20) :

- *Pan paniscus* et *Pan troglodytes*, aux valeurs similaires,
- *Homo sapiens* et *Homo neanderthalensis*
- *Gorilla beringei graueri*.

D'après la figure 20, *Homo sapiens* et *Homo neanderthalensis* sont toutefois proches des panines, avec lesquels il forme un groupe distinct de *Gorilla beringei graueri*.

4.2.1.3.2- Taux de croissance.

Classement par ordre croissant (figures 20 et 22) :

- *Homo sapiens*
- *Pan paniscus* et *Homo neanderthalensis*
- *Pan troglodytes*
- *Gorilla beringei graueri*.

4.2.1.3.3- Variations conformationnelles.

Le segment FM-TM étant la valeur de référence de notre travail, il est difficile d'en décrire les variations. La figure 24 montre simplement que cette variable constitue un indicateur de développement approprié puisque sa croissance s'effectue au même rythme que le développement mandibulaire global. Sa position centrale au sein de la mandibule semble se

maintenir tout au long du développement, sans que l'on observe un déséquilibre dans une quelconque direction.

Sur la figure 24, on observe que la taille des mandibules de *Gorilla beringei graueri* à tous stades est plus réduite que celle des autres hominidés. Nous soupçonnons donc une allométrie positive du segment FM-TM au sein de la mandibule de cette espèce.

Le seul moyen d'évaluer l'allométrie du segment FM-TM, qui est notre référentiel, est de mettre en rapport sa croissance avec celle de *tous* les autres segments.

Les meilleurs indicateurs sont les coefficients directeurs des courbes de régression (linéaires) de la figure 17, puisqu'ils évaluent la croissance de chacun des segments par rapport à celle de FM-TM. Les résultats sont représentés dans la figure 33.

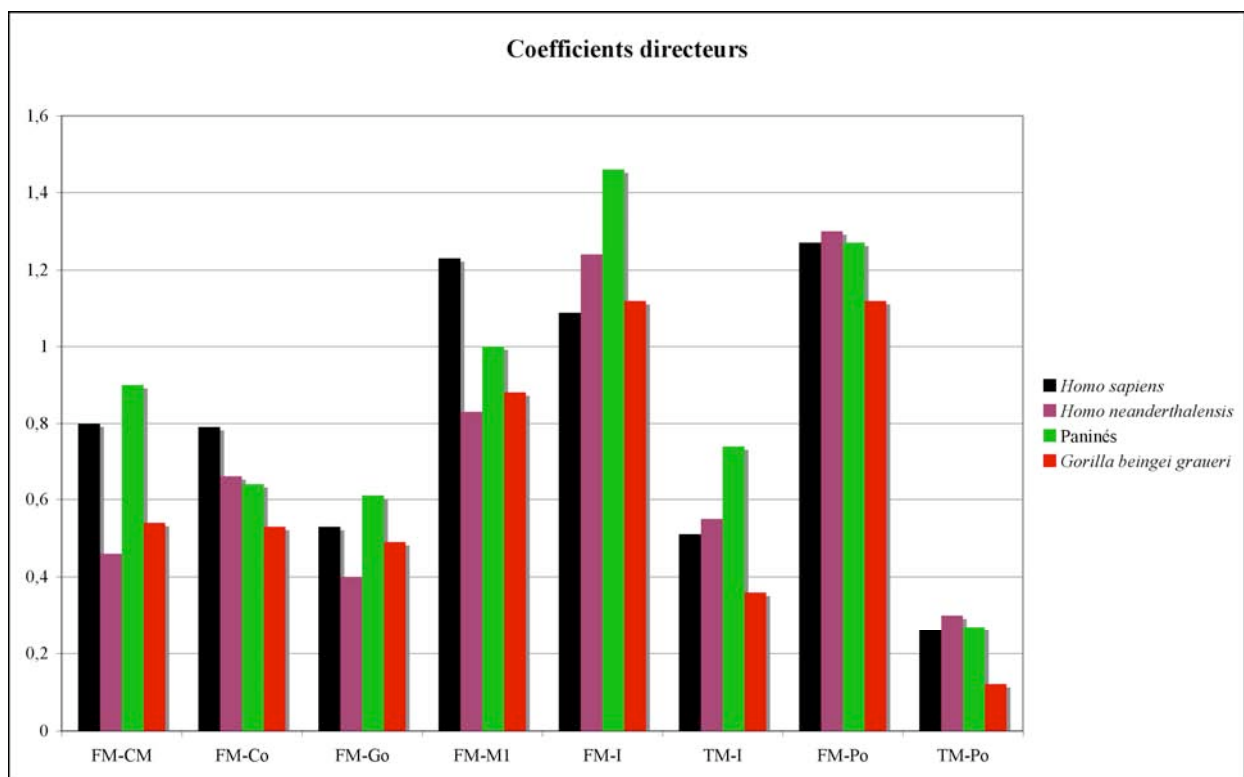


Figure 33 : coefficients directeurs des droites de régression des différents segments en fonction de FM-TM.

Nous observons que les coefficients directeurs relatifs à *Gorilla beringei graueri* sont, dans l'ensemble, inférieurs aux coefficients directeurs relatifs aux autres espèces. Cela peut signifier que la croissance mandibulaire globale est plus lente chez cette espèce, ou que le segment FM-TM présente une allométrie positive. Etant donnée l'importance de la croissance mandibulaire chez cette espèce, nous pouvons d'emblée éliminer la première assertion.

Pour les autres espèces, étant donné que le comportement des coefficients directeurs n'est pas uniforme pour l'ensemble (ou la majorité) des segments, aucune conclusion n'est possible.

4.2.1.3.4- Extrapolation aux autres hominidés.

La valeur de FM-TM chez *Homo erectus* lato sensu est à la limite supérieure de celles rencontrées chez *Pan troglodytes* (dans le cas de KNM WT 15000) voir supérieure (pour D2735). FM-TM est la seule valeur pour laquelle une telle différence (par excès) est observée avec les panines.

4.2.1.4- Unité alvéolaire.

4.2.1.4.1- Valeurs à l'origine.

Les valeurs à l'origine sont très proches en ce qui concerne l'angle A4 et la longueur FM-I. Elles sont plus élevées chez *Gorilla beringei graueri*. En ce qui concerne la longueurs FM-I et TM-I (figures 20, 21, 33 et tableau 5), il est possible d'effectuer un classement des espèces par ordre croissant :

- *Homo sapiens*

- *Pan paniscus*

- *Pan troglodytes* et *Homo neanderthalensis*
- *Gorilla beringei graueri*

4.2.1.4.2- Taux de croissance (figures 20 et 22).

Taux de croissance de la longueur FM-I (ordre croissant) :

- *Homo sapiens*
- *Pan paniscus* et *Homo neanderthalensis*
- *Pan troglodytes*
- *Gorilla beringei graueri*.

Ce taux de croissance est représentatif de la projection antéro-postérieure de l'arcade au cours du développement. Le fait que cette projection soit similaire chez des espèces aussi éloignées que *Pan paniscus* et *Homo neanderthalensis* nous permet de supposer que ce taux de projection pourrait correspondre au taux de projection de base chez les hominidés. Partant de ce raisonnement, le taux de projection serait notablement diminué chez *Homo sapiens*, et augmenté chez *Pan troglodytes* et *Gorilla beringei graueri*.

Taux de croissance de la longueur TM-I :

- *Homo sapiens*,
- *Homo neanderthalensis* et *Pan paniscus* (figures 20 et 23).
- *Gorilla beringei graueri*
- *Pan troglodytes*

Comparées aux courbes de croissance des autres variables, les courbes de croissances de TM-I présentent peu de variations interspécifiques. La courbe de croissance chez *Gorilla beringei graueri* est d'ailleurs remarquablement proche des autres (voisine de celle de *Pan troglodytes*).

L'une des explications des différences de comportement entre TM-I et FM-I découle de la différence de signification des segments FM-I et TM-I, du fait de leur position et de leur orientation. Le premier est plus significatif du développement alvéolaire horizontal, le second du développement vertical.

La différence de nature anatomique des segments FM-I et TM-I explique également leur différence de comportement. Le segment TM-I est un segment "monostructural" explorant uniquement la variation de l'unité alvéolaire. Le segment FM-I est en revanche un segment "bistruktural" car explorant à la fois la variation (surtout horizontale) de l'unité alvéolaire, mais aussi celle de l'unité basale qui la soutient et qui en croissant la propulse vers l'avant.

La mise en relation des variations de FM-I et TM-I dans le cadre de l'approche macrosquelettique pourra s'avérer riche d'informations.

Taux de croissance de la longueur FM-M1 (ordre croissant) :

- *Homo sapiens*
- *Pan paniscus* et *Pan troglodytes*
- *Gorilla beringei graueri*.

Il n'a pas été possible, même d'après la figure 17, de déterminer si *Homo neanderthalensis* est plus proche des panines ou d'*Homo sapiens*. De plus, comme on l'observe sur la figure 24 et d'après la situation de ses points M1 et I sur la figure 16, la seule mandibule néandertalienne de classe 2 dont nous disposons (Teshik Tash) présente une hauteur alvéolaire anormalement basse. Ses paramètres alvéolaires, dont M1, sont donc à prendre avec prudence.

Nous constatons que le taux de croissance de FM-M1, alors même qu'il explore un intervalle de temps plus court (à partir de la classe 2 et non 1) que le taux de croissance de FM-I, est toujours plus élevé que ce dernier. Ceci indique donc une diminution relative de la longueur

d'arcade au cours du développement chez toutes les espèces étudiées, fait confirmé par la figure 24.

La réduction de la longueur d'arcade est un phénomène bien connu des orthodontistes. Elle est due majoritairement à une décroissance du diamètre mésio-distal entre les molaires temporaires et les prémolaires ou "lee way", et dans une moindre mesure à une linguoversion des incisives (Burdi et Moyers, 1988).

4.2.1.4.3- Directions de croissance.

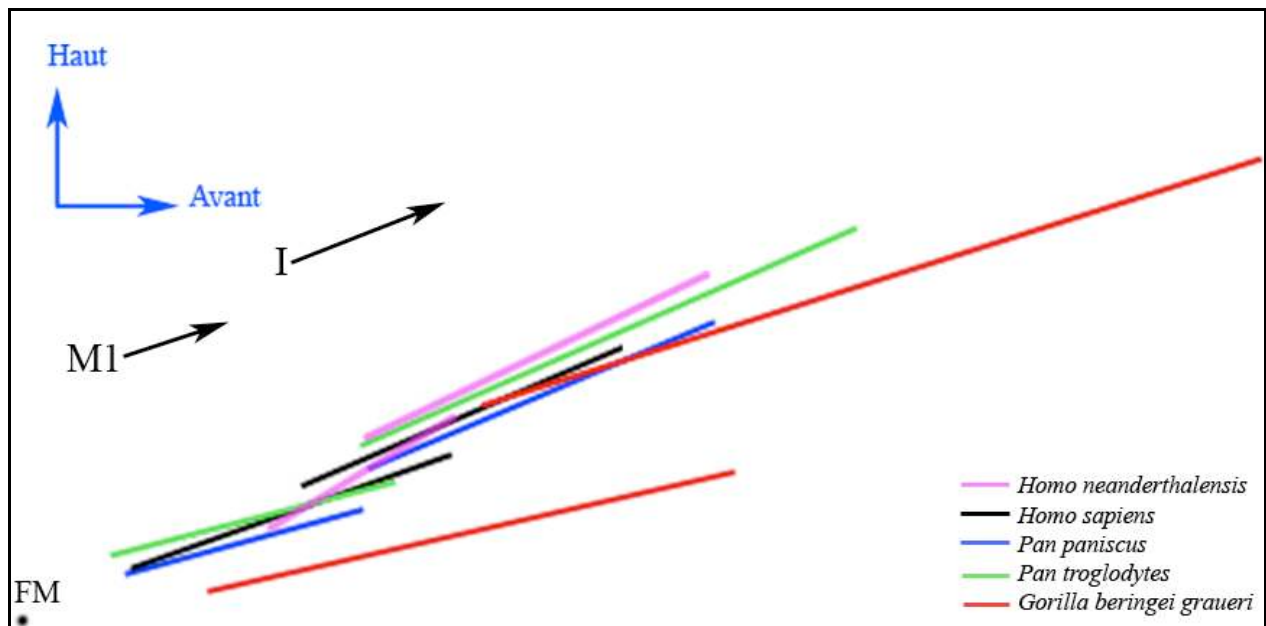


Figure 34 : Axes principaux des nuages de points M1 et I.

Chez tous les hominidés étudiés hormis *Gorilla beringei graueri*, les directions de développement du point I sont sensiblement parallèles. Seules diffèrent la position verticale (hauteur alvéolaire), le point de départ et l'ampleur du trajet. La hauteur alvéolaire est supérieure et similaire chez *Pan troglodytes* et *Homo neanderthalensis*. Elle est inférieure chez *Homo sapiens* et encore plus chez *Pan paniscus*. L'ampleur du trajet est identique chez

Pan paniscus et *Homo neanderthalensis*, supérieure chez *Pan troglodytes* et inférieure chez *Homo sapiens*.

Chez *Gorilla beringei graueri*, la direction de développement du point I est plus horizontale que chez les autres espèces, et son ampleur bien plus importante (comme cela est le cas pour les autres points).

Les directions de développement du point M1 sont, en comparaison, plus polymorphes. Contrairement à ce qui est observé pour le point I, on constate ici que la direction de développement de M1 chez *Gorilla beringei graueri* est similaire à celle des deux autres grands singes. Chez *Homo sapiens* et *Homo neanderthalensis*, elle est en revanche plus verticale, particulièrement chez *Homo neanderthalensis* (cependant nous avons déjà précisé le caractère anormalement bas du point M1 à la classe 2 chez *Homo neanderthalensis* et la direction de croissance que nous décrivons pour M1 est probablement fausse). Ce dernier point pourrait être lié à l'apparition d'une courbure sagittale de l'arcade (courbe de Spee) chez les représentants du genre *Homo*.

Enfin, dans toutes les espèces hormis *Homo neanderthalensis* (chez qui il existe une incertitude), la direction de développement du point M1 est plus horizontale que celle du point I, caractéristique plus marquée chez les panines et très atténuée chez *Gorilla beringei graueri*. Cette observation est à mettre en rapport avec les variations de l'angle A4 (voir ci-après).

4.2.1.4.4- Variations conformationnelles.

La variabilité de l'angle A4 au cours du développement chez *Gorilla beringei graueri* n'est pas significative (tableau 5, figures 18 et 20). Chez toutes les autres espèces étudiées, elle l'est (tableau 5, figures 18 et 20) et on constate une ouverture de l'angle A4 au cours de la

croissance. Ce fait rend compte, comme nous l'avons vu, de la divergence des axes de développement de I et M1. D'après les figures 21 et 22, le taux d'ouverture est globalement équivalent chez tous les hominidés étudiés hormis *Gorilla beringei graueri*, quoique légèrement supérieur chez *Pan troglodytes*.

Enfin, en terme de valeur absolue, les variations de l'angle A4 sont limitées ; il s'agit de l'angle le moins variable.

Chez *Homo sapiens*, cet angle a d'ailleurs été démontré stable à l'âge adulte par Moss et Salentijn (1971). D'après Ricketts (1961), l'angle entre le plan occlusal et l'axe du corps mandibulaire varie très peu. Selon Riolo *et al* (1974) son angulation par rapport à la base du crâne (ligne selle turcique - Nasion) diminue entre 6 et 16 ans. Enfin, d'après Delattre et Fénart (1960), son angulation par rapport aux canaux semi-circulaires horizontaux (garants de l'horizontalité) diminue au cours du développement et est stable (30°) chez l'adulte. Un parallèle ne peut qu'être fait avec son comportement par rapport à l'axe FM-TM : faut-il y suspecter une stabilité de l'axe FM-TM par rapport au plan horizontal vestibulaire ? L'axe nerveux et la posture seraient-ils liés ? L'hypothèse est justifiée car le nerf mandibulaire guide la posture mandibulaire, qui elle même entre dans le cadre de la posture céphalique. Dans la conception de Moss (1972), le centre neural et les tissus périphériques (donc la posture) s'influencent réciproquement.

Sur la figure 24, nous observons chez tous les grands singes :

- Un recul du point I entre la classe 1 et la classe 2 puis sa stabilité horizontale tout au long de la croissance : l'avancée du point I chez les grands singes suit donc le même rythme que la croissance basale (de FM-TM), voire un rythme légèrement plus lent dans les premiers stades.
- Une légère diminution de la hauteur relative de l'unité alvéolaire.
- Une avancée relative du point M1, de même ampleur chez tous les grands singes : l'avancée relative du point M1 au cours du développement, lié au "lee-way", semble donc

proportionnelle au développement neural chez les grands singes. Est-ce le signe d'une liaison entre les paramètres de taille nerveux et dentaires ?

Chez *Homo sapiens*, on observe :

- Une stabilité du point I avec toutefois un léger recul relatif entre les classes 3 et 4 : là aussi, l'avancée du point I suit donc le même rythme que la croissance basale, voir un rythme légèrement plus lent dans les derniers stades.
- Une élévation relative de l'arcade. La croissance verticale de l'arcade résulte de l'éruption dentaire et du rattrapage du décalage vertical des bases apparaissant au cours du développement (Scott, 1967). L'élévation de l'arcade est à mettre en rapport avec la croissance vertical du condyle, elle aussi croissance de rattrapage du décalage des bases.
- Une avancée relative du point M1 plus importante que chez les grands singes, sans doute en raison de la réduction du diamètre mésio-distal des prémolaires chez cette espèce.

Enfin, *Homo neanderthalensis* est la seule espèce à présenter une avancée relative du point I au cours du développement. D'autre part, si l'on se base sur les paramètres alvéolaires de la mandibule d'*Homo neanderthalensis* à la classe 2, on observe une augmentation de la hauteur alvéolaire entre cette classe et la classe 4. Cependant, comme nous l'avons vu, cette mandibule présente une hauteur alvéolaire inhabituellement basse, qui incite à la réserve. De plus, si l'on se fie à cette mandibule, l'avancée relative du point M1 de la classe 2 à la classe 4 serait équivalente à celle d'*Homo sapiens*. Mais là encore, la prudence est de mise.

En confirmation des observations précédentes (voir 4.2.1.4.3), la hauteur alvéolaire relative peut être classée de la même manière quelque soit le stade de développement (figure 24) :

- *Gorilla beringei graueri*

- *Pan paniscus* et *Homo sapiens* (quoique supérieur chez *Homo sapiens* dans la classe 4).

- *Pan troglodytes* et *Homo neanderthalensis* (en excluant la mandibule de classe 2).

La figure 24 apporte également des informations relatives à la diminution de la longueur relative d'arcade (essentiellement par déplacement du point M1) : elle est équivalente chez les grands singes et supérieure chez *Homo sapiens*. Chez *Homo neanderthalensis*, elle serait similaire à celle d'*Homo sapiens*, mais avec des réserves liées à la morphologie inhabituelle de l'arcade sur la mandibule de classe 2 de Teshik Tash. On peut en tout cas affirmer que chez *Homo neanderthalensis* la longueur relative d'arcade à l'âge adulte est proche de celle d'*Homo sapiens*, voir inférieure.

4.2.1.4.5- Extrapolation aux autres hominidés.

La projection antérieure de I (mesurée par FM-I) chez KNM WT 15000 représente un intermédiaire entre *Pan paniscus* et *Pan troglodytes* (figure 20). La valeur de A4 chez KNM WT 15000 et D2735 (plan occlusal situé par rapport aux dents latérales car les incisives sont absentes) se situe dans la marge de variation de *Pan paniscus* et *Homo sapiens* (figure 21).

Enfin, d'après le peu de données disponibles sur la figure 18, nous pouvons suspecter une ouverture de A4 au cours du développement chez *Homo erectus* lato sensu et les australopithecins.

4.2.1.4.6- Synthèse.

Une grande partie des différences interspécifiques en terme de situation de l'arcade sont inscrites dès le début du développement. Elles s'accroissent ensuite en raison de différences de développement.

La projection antérieure du point I (proalvéolie), en termes de valeur de départ ainsi que de taux de d'augmentation, est similaire chez *Pan paniscus* et *Homo neanderthalensis*, diminuée chez *Homo sapiens* et augmentée chez *Pan troglodytes* et surtout *Gorilla beringei graueri*.

Cette projection antérieure est majoritairement imputable à la croissance basale horizontale (la croissance alvéolaire n'intervenant que peu) chez toutes les espèces hormis *Homo neanderthalensis* chez qui une allométrie alvéolaire positive de direction horizontale se surajoute à la croissance basale.

La croissance alvéolaire semble présenter, en comparaison des autres unités, moins de variations interspécifiques.

Le trajet de M1 au cours du développement semble surtout lié à la différence de taille entre les molaires temporaires et les prémolaires, plus importante chez *Homo sapiens* et peut être lié au développement neural.

La hauteur relative d'arcade diminue chez les grands singes, et augmente chez *Homo sapiens*. Ceci est à mettre en relation avec une augmentation relative de la hauteur faciale (croissance verticale supérieure à la croissance horizontale) chez *Homo sapiens*. Doit-on en conclure que chez les grands singes, cette hauteur relative diminue ? Ceci irait en tout cas dans le sens d'un développement facial (et mandibulaire) plus horizontal chez les grands singes.

L'ouverture de l'angle A4 au cours du développement et la direction de développement du point I semblent des constantes très stables chez les hominidés étudiés hormis *Gorilla beringei graueri*, chez qui l'angle A4 est invariable et la direction de développement du point I plus horizontale. Ce mode de développement distinct pourrait-il être un trait ancestral perdu par les clades ultérieurs à celui de *Gorilla* ?

En dépit de ses variations (limitées), l'angle A4 jouit d'une grande stabilité interspécifique et développementale.

4.2.1.5- Unité symphysaire.

4.2.1.5.1- Valeurs à l'origine.

Valeurs à l'origine de FM-Po, par ordre croissant (figure 20 et tableau 5) :

- *Pan paniscus* et *Pan troglodytes*
- *Homo sapiens* (toutefois voisin de *Pan troglodytes*).
- *Gorilla beringei graueri*.

Homo neanderthalensis (figure 20) est à la fois proche de *Pan troglodytes* et de *Homo sapiens*.

Valeurs à l'origine de TM-Po, par ordre croissant (figure 20 et tableau 5) :

- *Gorilla beringei graueri* et *Homo neanderthalensis*.
- *Pan paniscus*
- *Pan troglodytes*
- *Homo sapiens*.

Toutefois, les différences sont minimales (voire non significatives d'une espèce à la suivante). Il s'agit de l'unique variable dont la valeur à l'origine chez *Gorilla beringei graueri* est inférieure aux autres.

Valeurs à l'origine de A5, par ordre croissant (figure 21 et tableau 5) :

- *Gorilla beringei graueri*.
- *Homo sapiens*.
- *Homo neanderthalensis*
- *Pan paniscus* et *Pan troglodytes*

4.2.1.5.2- Taux de croissance.

Taux de croissance de FM-Po, par ordre croissant (figures 20 et 22) :

- *Homo sapiens*
- *Pan paniscus*
- *Pan troglodytes* et *Homo neanderthalensis*
- *Gorilla beringei graueri*.

Les rapports entre les courbes de croissance du segment FM-Po (figure 22) sont les mêmes que pour le segment FM-TM.

Taux de croissance de TM-Po, par ordre croissant (figures 20 et 22) :

- *Homo sapiens*
- *Pan paniscus*
- *Pan troglodytes*
- *Gorilla beringei graueri*.

Comme dans le cas de TM-I, les courbes de croissances de TM-I (figure 20) présentent peu de variations interspécifiques. La courbe de croissance chez *Gorilla beringei graueri* est d'ailleurs remarquablement proche des autres.

Le taux de croissance d'*Homo neanderthalensis* est difficile à situer dans ce classement. Si l'on se fie à la mesure de TM-Po à la classe 1 (figure 20), le taux de croissance de TM-Po semble supérieur à celui de *Gorilla beringei graueri*.

4.2.1.5.3- Directions de croissance.

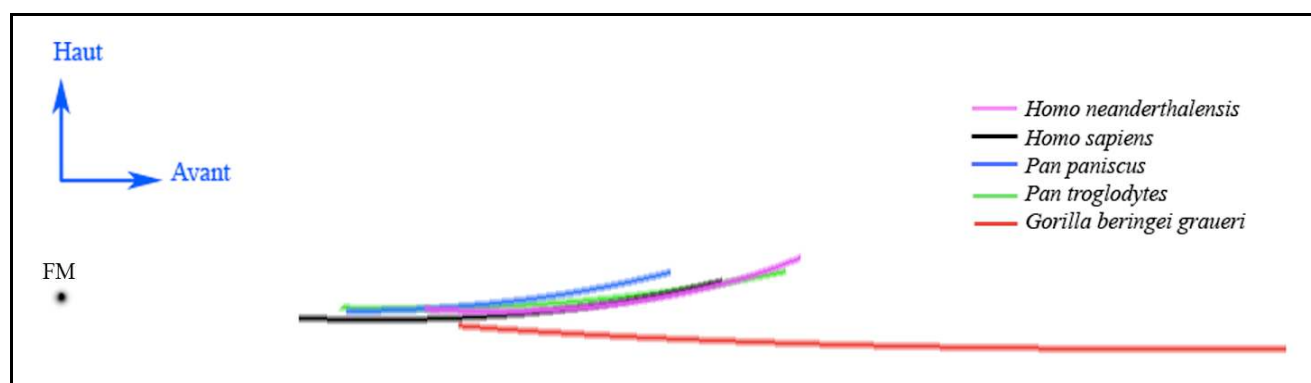


Figure 35 : Axes principaux des nuages de points Po.

D'après la figure 35, les trajets de croissance du point Po, orientés vers l'avant, présentent une légère inflexion vers le haut au cours du développement. Les trajets sont très proches, dirigés vers l'avant et un peu vers le haut chez les panines, *Homo sapiens* et *Homo neanderthalensis*. La courbure semble moins marquée chez *Pan troglodytes*. Le trajet d'*Homo neanderthalensis* évoque l'image translatée vers l'avant d'un trajet de Po chez *Homo sapiens*. Chez *Gorilla beringei graueri*, le trajet est beaucoup plus ample, d'inflexion très faible voir inexistante et dirigé vers l'avant et un peu vers le bas.

4.2.1.5.4- Variations conformationnelles.

En écho avec les observations précédentes, l'angle A5 suit deux modes de développement distincts (figures 18, 21 et tableau 5) :

- Chez les panines, *Homo sapiens* et *Homo neanderthalensis*, il subit une ouverture d'ampleur similaire au cours du développement.
- Chez *Gorilla beringei graueri*, il est stable.

Chez toutes les espèces en présence, hormis *Homo neanderthalensis*, la figure 24 montre un même mouvement du point Po : une légère élévation, sans déplacement horizontal. Ce phénomène rend compte à la fois :

- de l'ouverture de l'angle 5
- la projection antérieure du point Po et la croissance de l'unité basale sont isométriques ; d'où la probabilité qu'il s'agisse du même mécanisme, l'unité symphysaire n'ayant pas d'existence propre et constituant simplement un prolongement antérieur de l'unité basale.

En revanche, chez *Homo neanderthalensis* on observe, en même temps qu'une élévation, une avancée du point Po : une allométrie positive antérieure de l'unité symphysaire (ou de la partie antérieure de l'unité basale) se surajoute à celle de l'unité basale.

4.2.1.5.5- Extrapolation aux autres hominidés.

Chez *Homo erectus* lato sensu, la valeur de FM-Po semble voisine de celle de *Pan troglodytes*, celle de TM-Po de *Pan paniscus* (figure 21). Chez KNM WT 15000, A5 se situe dans la marge de variations des panines et d'*Homo sapiens* ; chez D2735, il semble plus proche de celle de *Gorilla beringei graueri* (figure 21).

Sur les courbes de régressions de FM-Po, TM-Po et A5, les points correspondants à *Homo erectus* lato sensu et aux australopithecins se rapprochent à la fois de *Gorilla beringei graueri* et des autres hominidés.

4.2.1.5.6- Synthèse.

La projection antérieure du point Po et la croissance de FM-TM sont isométriques chez la plupart des espèces.

D'un point de vue interspécifique et développemental, TM-Po est une variable remarquablement stable. Elle est d'ailleurs la seule variable qui ne subit pas une augmentation de ses dimensions chez *Gorilla beringei graueri* ; elle semble au contraire voisine de celle des autres espèces d'hominidés (taux de croissance légèrement supérieur mais valeur à l'origine inférieure).

Alors qu'*Homo sapiens* est l'espèce pour laquelle la projection antérieure FM-Po semble la moins importante, celle d'*Homo neanderthalensis* ressemble plus à celle des panines.

On observe deux types de développement bien distincts :

- l'un chez les panines et les représentants du genre *Homo*, se traduit par un trajet du point Po vers l'avant et légèrement vers le haut, suivant une courbe à concavité supérieure et avec ouverture de l'angle A5.
- l'autre chez *Gorilla beringei graueri*, avec un trajet bien plus ample vers l'avant, rectiligne, et un angle A5 stable.

Le phénomène d'ouverture de l'angle A5, aboutissant à un redressement supérieur de l'unité symphysaire par rapport à l'unité basale, n'est pas connu dans la littérature. Sa manifestation est pourtant bien objectivée par une plicature du bord inférieur du corps mandibulaire sur les mandibules adultes d'*Homo sapiens*, *Homo neanderthalensis*, *Pan paniscus* et *Pan troglodytes* (voir annexe 10).

Chez *Gorilla beringei graueri*, cette fermeture de l'angle A5 est faible.

L'une des hypothèses explicative de cette plicature pourrait être celle d'une contrainte antérieure liée à la matrice faciale, par exemple la matrice musculaire du menton ou de la sangle labiale, sous contrôle du nerf alvéolaire inférieur. La contrainte antérieure limiterait l'expansion antérieure du corps de la mandibule (unité basale + symphysaire) et le

contraindrait, en cas de développement supérieur à la limite imposée par la matrice, à une flexion sur lui même. Nous verrons par la suite que d'autres explications sont possibles.

Enfin, il n'a pas été possible de déterminer si le développement de l'unité symphysaire chez *Homo erectus lato sensu* et les australopithecinés est plus proche de celui des gorilles ou de celui des panines, d'*Homo sapiens* et *Homo neanderthalensis*.

4.2.2- Approche macrosquelettique.

4.2.2.1- Comparaison interspécifique du développement.

Cette approche fera appel à une synthèse de l'approche microsquelettique, qui sera confrontée à l'analyse des diagrammes de Z-scores (offrant une vision d'ensemble du développement mandibulaire), des régressions et des corrélations (permettant un examen des liens entre les différentes variables mandibulaires).

4.2.2.1.1- Synthèse de l'approche microsquelettique (tableau 7).

Tableau 7 (page suivante) : Synthèse de l'approche microsquelettique. Les signes + symbolisent le rang de classement de l'espèce pour la variable concernée. Ils sont accompagnés d'un code couleur (du jaune au rouge pour les classement positifs, du blanc au bleu pour les classements nuls ou négatifs). HAR : hauteur alvéolaire relative. LRA : longueur relative d'arcade. Ant : antérieur. Post : postérieur. Diff : différentielle.

TABLE

Espèce	Unité condylienne			Unité coronitoide			Unité angulaire		Unité basale	
	origine FM-CM	Croissance FM-CM	origine FM-Co	Croissance FM-Co	origine FM-Go	Croissance FM-Go	origine FM-TM	Croissance FM-TM		
<i>Homo sapiens</i>	+	+	+	++	+	+	++	+		+
<i>Homo neanderthalensis</i>	+	+	+	++++	+	+++	++	++		++
<i>Pan paniscus</i>	+	+	+	+	+	+++	+	++		++
<i>Pan troglodytes</i>	++	++	+	++++	+	+++	+	++		+++
<i>Gorilla beringei graueri</i>	+++	+++	++	++++	++	+++	+++	+++		++++
Unité alvéolaire										
	Origine FM+TM-I	Croissance FM-I	Croissance TM-I	Croissance FM-MI	origine FM-Po	origine TM-Po	Croissance FM-Po	Croissance FM-Po	Croissance TM-Po	
<i>Homo sapiens</i>	+	+	+	+	+/++	+++	+	+	+	+
<i>Homo neanderthalensis</i>	+++	++	++	+/++ ?	+	+	+++	+++	+++	+++
<i>Pan paniscus</i>	++	++	++	++	+	+++	++	+++	+++	+++
<i>Pan troglodytes</i>	+++	+++	++++	++	+	+++	+++	+++	+++	+++
<i>Gorilla beringei graueri</i>	++++	++++	+++	+++	+++	+	+++	++++	++++	++++

Peu variable

Peu variable

CONFORMATION

Espèce	Unité condylienne				Unité coronitoide				Unité basale	
	origine A1	Ouverture A1	Trajet + post	Allométrie	origine A2	Ouverture A2	Trajet + post	Allométrie		
<i>Homo sapiens</i>	+++	-	--	++	+	-	--	++		++
<i>Homo neanderthalensis</i>	++++	-	--	+	+	-	--	++		+++
<i>Pan paniscus</i>	++	+	+	+	+	0	+	++		0
<i>Pan troglodytes</i>	++	+	+	+	++	0	+++	++		+
<i>Gorilla beringei graueri</i>	+	0/+	0	-	++	0	++	++		+
Unité alvéolaire										
	origine A4	Ouverture A4	Trajet + ant	Avancée rel. I	Diminution LRA	HAR	Allométrie			
<i>Homo sapiens</i>	+++	+	+	-	++	+/+++ /	?			
<i>Homo neanderthalensis</i>	++++	+	+	++	++ ?	+++ / ?	?			
<i>Pan paniscus</i>	++	+	+	-	+	++ \	?			
<i>Pan troglodytes</i>	++	+	+	-	+	+++ \	?			
<i>Gorilla beringei graueri</i>	+	0	+++	-	+	+	+			
Unité symphysaire										
	origine A5	Ouverture A5	Trajet + ant	Avancée rel. Po	origine A3	Ouverture A3	Trajet + horizontal	Allométrie		
<i>Homo sapiens</i>	++	+	+	0	+	+	--	+		+
<i>Homo neanderthalensis</i>	+++	+	+	++	++	-	--	++		++
<i>Pan paniscus</i>	++++	+	+	0	++	0/+	+	++		++
<i>Pan troglodytes</i>	++++	+	+	0	+++	0/+	+++	++		++
<i>Gorilla beringei graueri</i>	+	0	+++	0	++	0/+	++	+		+

4.2.2.1.2- *Grandes tendances.*

L'observation des changements de conformation (figure 24) montre que la majeure partie de la conformation et, par conséquent, des différences interspécifiques de conformation, sont inscrites dès le début de la croissance.

Le développement des unités antérieures (alvéolaire et symphysaire) subit, comparé aux autres unités, peu de variations interspécifiques.

Chez tous les hominidés étudiés, la croissance de l'unité basale est probablement le principal moteur de la projection antérieure des points I et Po. A cela de nombreux arguments :

- Le déplacement vers l'avant des points I et Po se fait au même rythme que la croissance basale (figure 24).
- Les différences de taux de croissance (figure 22) d'une espèce à l'autre sont rigoureusement identiques pour chacun des segments antérieurs FM-TM, FM-I et FM-Po. Selon le principe de parcimonie, la projection des points TM, I et Po connaît donc une étiologie commune.
- La même observation peut être faite concernant TM-Po, par rapport aux trois variables précédentes. Cela pourrait signifier que le segment TM-Po relève du même déterminisme que l'unité basale, dont il constituerait en fait le simple prolongement antérieur.
- Les différences de trajets de croissance (figures 34 et 35) entre *Gorilla beringei graueri* et les autres hominidés sont similaires pour le point I et le point Po. D'où, là encore, l'hypothèse d'une cause commune. De plus, chez *Gorilla beringei graueri*, on observe une hypermorphie du segment FM-TM, dont la direction est horizontale puisqu'il s'agit de notre référentiel. Or chez cette espèce les trajets de croissance des

points I et Po sont horizontalisés. La cause commune en question est donc certainement l'hypermorphie du segment FM-TM.

- On enregistre, à différents stades du développement, un taux d'avancée du point I inférieur au taux de croissance de FM-TM. En toute logique, il est fort peu probable qu'une structure à la croissance plus lente soit le moteur d'une autre dont la croissance est plus rapide.
- Les segments TM-I et TM-Po sont des structures peu variables, comparativement aux autres. Le segment TM-Po est, en particulier, un segment très stable. De surcroît, la croissance du segment s'effectue en majorité vers le haut, non vers l'avant.
- L'unité alvéolaire constitue une structure périphérique dont le développement est adaptatif.
- L'unité symphysaire a un statut incertain.
- D'après la littérature (voir introduction ; Scott et Dixon, 1972, Moss et Salentijn, 1971), l'unité basale occupe un rôle de premier plan dans la croissance mandibulaire.

La croissance antérieure de la mandibule peut donc être modélisée par la poussée d'une baguette basale courant du foramen mandibulaire au menton (point Po) et qui propulse vers l'avant l'unité alvéolaire positionnée sur elle.

L'une des explications de la courbure progressive de l'axe basal FM-Po autour du point TM repose, nous l'avons vu, sur l'hypothèse de la contrainte antérieure. Lorsque l'on met en relation les développements de l'unité alvéolaire et celle de l'unité symphysaire, certains rapprochements permettent d'avancer une autre hypothèse : le point Po a tendance à suivre le point I. Il se déplace vers le haut pour suivre le point I, dont le déplacement est antéro-supérieur.

Le suivi du point I par le point Po pourrait s'expliquer par :

- Une dépendance anatomique entre la position des insertions musculaires symphysaires (muscle digastrique, muscle génioglosse en arrière et une partie des muscles de la sangle labiale en avant) et le point I. En effet, selon Raphaël, Lebeau et Bettega (2001), la morphologie de la région mentonnière est régie par l'activité périostée, sous influence de la fonction labiale et de la dynamique musculaire mento-cervico-hyoïdienne.
- Une nécessité biomécanique de contrôle de la hauteur mandibulaire dans la région antérieure (résistance aux forces antérieures).

Les directions de croissance des unités postérieures (condylienne, coronoïde, angulaire), ainsi que les inflexions de croissance observées au niveau de l'unité condylienne sont bien plus postérieures chez les panines, et verticales chez les représentants du genre *Homo* (*neanderthalensis* et *sapiens*).

Ces directions et inflexions pourraient s'expliquer de deux façons :

- Elles sont l'objectivation d'un déplacement de la mandibule au cours de son développement. Des directions de croissance plus postérieures et des inflexions du trajet de développement vers l'arrière, telles qu'on en observe chez les panines, seraient ainsi la manifestation d'un déplacement mandibulaire que les muscles et la cavité glénoïde, eux, ne subissent pas (ou moins). Au contraire, chez les représentants du genre *Homo*, le déplacement mandibulaire serait au contraire vertical.
- L'ouverture de l'angle condylien traduirait une adaptation à la proalvéolie chez les panines. La proalvéolie entraînant, par allongement du bras de levier, une augmentation des forces antérieures, l'éloignement vers l'arrière du centre de rotation par rapport aux points d'insertions musculaires contribuent à augmenter les forces musculaires.

Homo sapiens et *Homo neanderthalensis* seraient, de ce point de vue, très proches : les directions de croissance des trois unités postérieures sont quasiment identiques dans les deux

espèces. Chez les grands singes, il existe en revanche des différences. Si l'on tient compte des directions de développement des trois unités, l'espèce au déplacement mandibulaire horizontal le plus important serait *Pan troglodytes*. En tenant compte du développement des unités musculaires, l'espèce de grand singe au déplacement antérieur le moins important serait *Pan paniscus* ; si l'on tient compte de l'unité condylienne uniquement, il s'agit de *Gorilla beringei graueri*.

L'observation globale des matrices de corrélations amène plusieurs conclusions :

- Il existe toujours une forte corrélation entre la croissance de l'unité condylienne et celle de l'unité coronoïde.
- L'unité angulaire est moins fortement corrélée avec les deux précédentes unités qu'elles ne le sont entre elles, mais est plutôt corrélée aux longueurs antérieures (projection des points antérieurs).
- On observe toujours de fortes corrélations entre les variables FM-Po, FM-I, FM-M1, FM-TM : le point commun au développement de ces variables, et sans doute le motif de leur corrélation importante, est une projection vers l'avant des points Po, I, M1 et TM avec l'âge, dont le moteur principal serait l'allongement de l'unité basale FM-TM, tuteur neural de la croissance mandibulaire. Ceci est un argument supplémentaire en faveur du rôle primordial du segment basal FM-TM dans la croissance horizontale du corps mandibulaire.
- Il existe toujours des corrélations positives et significatives entre les variables linéaires postérieures et les variables linéaires antérieures, toutefois leurs valeurs sont de façon générale inférieures aux précédentes. La croissance des unités musculaires est sans doute liée à une augmentation de la puissance musculaire elle-même liée à une augmentation du moment des forces antérieures par projection des points alvéolaires vers l'avant. Ceci explique sans doute la corrélation positive entre les segments FM-Co et FM-Go d'une part et les segments antérieurs d'autre part. Leur déterminisme essentiellement musculaire, donc soumis à

l'environnement, explique la valeur inférieure des corrélations. Quant à l'unité condylienne, sa croissance est sans doute liée à d'autres facteurs en plus du développement des autres unités (adaptation au déplacement mandibulaire, croissance propre), ce qui abaisse d'autant la valeur des corrélations.

- les corrélations entre les variables angulaires entre elles et avec les variables linéaires sont toujours plus faibles que celles des variables linéaires entre elles. Ceci s'explique sans doute par le fait que la conformation (donc les angles) est peu touchée par le développement.

4.2.2.1.3- *Homo sapiens*.

La mandibule d'*Homo sapiens* subit une croissance plus faible que chez les autres hominidés (figure 23, tableau 7).

La conformation à l'origine est essentiellement marquée, par rapport aux grands singes, par un moindre développement de TM-I (figure 23) et un angle A2 moins ouvert (sauf par rapport à *Pan paniscus*), ce qui se traduit par une apophyse coronoïde plus antérieure. Ces différences se maintiennent au cours du développement, voir s'accroissent dans le cas de A2.

On observe également à la classe 1 un segment TM-Po plus important que chez les autres espèces (tableau 7 et figure 23). La formation du menton chez *Homo sapiens* pourrait donc être en partie liée à un excès de croissance de l'unité symphysaire (ou de la partie antérieure, TM-Po, de l'unité basale) dans les premiers stades du développement (voir pendant la croissance prénatale). Ultérieurement, cet excès de croissance n'est plus observable.

Le développement (figures 23 et 24, tableau 7) est marqué par une augmentation relative des segments TM-I, FM-Go et FM-CM, se traduisant par :

- Un développement vertical des unités alvéolaire et condylienne.

- Un développement de l'apophyse goniale dans une direction plus antérieure que celle des panines.

Cette augmentation relative des segments TM-I, FM-Go et FM-CM est également observée chez les panines mais elle est différente chez *Homo sapiens* (figure 23) :

- L'augmentation de ces segments est de bien moindre ampleur que chez les panines.
- C'est au niveau de ces segments que les différences d'ampleur de développement par rapport aux panines sont les plus importantes.
- La direction de développement de TM-I et FM-CM n'est plus horizontale mais verticale.

On observe (figures 23 et 24, tableau 7), comme chez tous les autres hominidés étudiés hormis *Gorilla beringei graueri*, une ouverture de l'angle d'arcade A4 et une plicature de la baguette basale (ouverture de l'angle A5).

Enfin, le développement du segment FM-TM est le plus faible de tous les hominidés observés.

L'observation de la matrice de corrélations (tableau 19) met en évidence au sein des variables de tailles les deux groupes cités auparavant, et constants chez toutes les espèces :

- FM-TM, FM-M1, FM-I et FM-Po.
- FM-CM et FM-Co.

Les corrélations entre les autres variables de taille sont moins importantes que dans les autres espèces.

Un point particulier à *Homo sapiens* est la corrélation négative (et significative) entre l'angle A1 et toutes les variables de taille hormis FM-Go et TM-I. Ce fait rend simplement compte de la tendance à la fermeture de l'angle A1 au cours du développement.

Nous observons également que les segments TM-Po et TM-I sont moins fortement corrélés avec les autres segments, ce qui incite à penser à un développement plus indépendant de l'unité alvéolaire (antérieure) et de l'unité symphysaire vis à vis de cette projection antérieure générale. Ce qui remet en cause l'hypothèse de l'identité de nature entre l'unité basale et l'unité symphysaire.

Synthèse :

La mandibule d'*Homo sapiens* est globalement hypomorphe.

On observe des similitudes de développement par rapport aux panines mais avec une réorientation verticale des vecteurs de développement et une diminution d'ampleur.

Par conséquent, le développement mandibulaire chez *Homo sapiens* est de modalité préférentiellement verticale et la longueur mandibulaire est réduite dans les zones postérieures (en raison d'angles A1 et A2 plus faibles) et dans les zones antérieures (par réduction du prognathisme).

Ces deux derniers points sont peut être liés.

L'apparition du menton chez *Homo sapiens* est lié à la fois à un recul de l'arcade dégageant l'extrémité antérieure de la baguette basale, et à une hypermorphie relative de l'unité basale antérieure (ou symphysaire) dans les premiers stades du développement.

4.2.2.1.4- *Homo neanderthalensis*.

Les conclusions concernant le développement chez *Homo neanderthalensis* pâtissent de la limitation de l'échantillon de mandibules immatures (une mandibule de classe 1 et une de classe 2). Nos conclusions sont donc provisoires.

La conformation d'origine chez cette espèce est similaire à celle d'*Homo sapiens* hormis la valeur inférieure de TM-Po. Cependant cette mesure de TM-Po ne repose que sur une seule mandibule de classe 1. Si l'on situe d'ailleurs cette mesure sur la courbe de régression de TM-Po en fonction de FM-TM (figure 17), elle semble se situer à la marge inférieure du couloir de variation. De plus, sur le diagramme de Z-score (figure 23), on observe que dès la classe 2, le Z-score de TM-Po se situe aux alentours de 1. Ce qui aboutirait, pour ce point entre les classes 1 et 2, à une différence de Z-scores bien plus importante que celle observée entre la classe 2 et 4. Se pourrait-il que la croissance du segment TM-Po soit bien plus importante dans les premiers stades que dans les derniers ? Ce type de croissance n'est jamais observé dans le diagramme de Z-scores, quelque soit le point, les classes ou l'espèce. Le segment TM-Po à la classe 1 pourrait-il donc avoir une valeur proche de celle d'*Homo sapiens* et, par suite, la conformation à l'origine d'*Homo sapiens* et *Homo neanderthalensis* pourrait-elle être similaire? Cette conclusion irait à l'encontre des travaux de Ponce de leon et Zollikofer (2001) selon qui les principales différences entre ces deux espèces, dont l'absence de menton, sont observables dès les premiers stades post-nataux. Nous supposons donc que l'hypomorphie du segment TM-Po (donc l'absence de menton) sur la mandibule de classe 1 correspond à la morphologie néandertalienne habituelle.

La faible valeur à l'origine de TM-Po est peut-être imputable à une augmentation de la croissance prénatale du segment FM-TM diminuant la part TM-Po au sein de la baguette basale FM-Po. En effet, la valeur à l'origine de FM-Po est similaire à celle d'*Homo sapiens*.

Cette faible valeur de TM-Po est voisine de celle de *Gorilla beringei graueri*.

La différence la plus flagrante entre les développements mandibulaires de *Homo sapiens* et *Homo neanderthalensis* est, pour les seconds, la projection "en bloc" de toute la partie antérieure à TM, avec avancée des points Po et I (figures 24). Bastir, O'Higgins et Rosas (2007) ont d'ailleurs récemment souligné le fait que la région antérieure du corps

mandibulaire est celle où l'on retrouve le plus de différences ontogéniques entre *Homo sapiens* et *Homo neanderthalensis*.

Le segment TM-Po subit, par rapport aux autres espèces, une hypermorphie expliquant la projection du point Po par rapport à TM (figures 17, 23 et 24, tableau 7). Le segment TM-I, par rapport *Homo sapiens*, subit une hypermorphie (comparable à celle des panines) ainsi qu'une rotation vers l'avant (et non vers le haut comme chez *Homo sapiens*), ce qui provoque une proalvéolie.

La proalvéolie ne s'accompagne apparemment pas d'un allongement relatif de l'arcade, puisque la longueur relative d'arcade semble similaire à celle d'*Homo sapiens* (figure 24).

Cette observation d'une hypermorphie de TM-Po et de TM-I est concordante avec l'observation par Williams et Krovitz (2004) d'un taux de croissance plus important de la distance entre le point TM et les apophyse geni (face linguale de la symphyse) et de la distance entre le point TM et le point de contact incisive latérale /canine mandibulaire, par rapport à d'autres mensurations du corps mandibulaire. Toutefois, cette même étude met en évidence une croissance similaire du segment TM-pogonion (qui n'est pas le même point que le point pogonion construit utilisé ici) chez *Homo sapiens* et *Homo neanderthalensis*. Nos résultats sont donc à prendre avec circonspection.

Notons que la proalvéolie néandertalienne est différente de celle des panines (figure 24) qui, elle :

- ne résulte pas d'un proglissement de l'arcade (mais plutôt d'une augmentation de la longueur d'arcade),
- ne s'accompagne pas d'une prognathie (c'est à dire d'une avancée concomitante du point Po),
- ne s'accompagne pas d'une réorientation du segment TM-I (conformation constante),
- est toujours proportionnelle au développement de FM-TM (pas de croissance différentielle positive).

On remarque également, comparé à *Homo sapiens*, une légère augmentation de croissance de FM-TM et de FM-Go, et une légère diminution de croissance de FM-CM (figure 23). Ces différences sont toutefois moins marquées que les précédentes.

L'unité coronoïde présente quant à elle une forte allométrie positive en direction supéro-antérieure, que l'on ne retrouve pas dans les autres espèces (figure 24, tableau 7). Ceci pourrait être le signe d'une puissance musculaire accrue chez cette espèce.

Le développement de l'unité condylienne se fait dans une direction verticale ; ce qui implique que la mandibule subit au cours de son développement un déplacement inférieur. Ceci rapproche la mandibule néandertalienne de celle d'*Homo sapiens* et la distingue des panines.

Les variations angulaires restent proches des variations observées chez *Homo sapiens* (figure 23, tableau 7). A4 subit une ouverture plus importante, comparable à celle observée chez *Pan troglodytes*. L'angle A2 est légèrement plus aigu. L'angle A3 subit quant à lui une fermeture (au lieu d'une ouverture chez *Homo sapiens*). Ces deux points occasionnent une antériorisation relative des unités musculaires (figure 24). Cette antériorisation accompagne-t-elle l'antériorisation de l'arcade ?

Enfin, un fait étrange est observé au niveau du segment TM-Po : si sa longueur est, dans la première classe, inférieure à celle d'*Homo sapiens*, son développement aboutit au final à l'amener à une valeur proche de celle d'*Homo sapiens*. L'unité symphysaire aurait-elle un retard de développement, ou un développement plus lent chez *Homo neanderthalensis* ?

L'observation de la matrice de corrélations met en évidence des corrélations positives importantes entre l'angle A1 et les variables TM-I et FM-Go (elles même fortement

corrélées), et dans une moindre mesure avec les variables FM-Po, FM-I et FM-TM (figure 19).

L'explication de ces corrélations pourrait être la suivante : la projection alvéolaire antérieure (croissance de TM-I) observée chez *Homo neanderthalensis* induit un changement de conformation avec augmentation de la proalvéolie au cours du développement. Ceci nécessite une adaptation postérieure à l'augmentation du moment des forces antérieures ; elle se traduit par l'éloignement du centre de rotation par rapport aux insertions musculaires (ouverture de l'angle A1) et augmentation de la puissance musculaire objectivée par le développement de l'unité angulaire.

En outre, la valeur plus aigüe de A2 et la fermeture de l'angle A3 observées pourraient également contribuer à éloigner les insertions musculaires du centre de rotation. On observe d'ailleurs que l'angle est assez fortement corrélé avec les variables TM-Po et FM-Po. Des corrélations de cette valeur ne sont pas observées chez les autres espèces.

Synthèse :

Le développement néandertalien part d'une conformation très proche de celle d'*Homo sapiens* pour dériver ensuite vers la conformation néandertalienne caractéristique par un développement antérieur accru.

Le développement s'approche en outre, par de nombreuses caractéristiques, de celui d'*Homo sapiens* (développement vertical du condyle, angles, longueur d'arcade).

La projection antérieure de l'arcade, caractéristique de l'espèce, s'accompagne d'une projection identique de la symphyse. Il s'agit donc d'une projection "en bloc" de l'arcade et de la symphyse.

Cette projection du bloc arcade - symphyse n'est pas due à un allongement de la base FM-TM, qui en est d'ordinaire le moteur, mais au glissement du bloc vers l'avant par rapport à TM. Ce

qui aboutit à la position postérieure du point TM par rapport aux dents, caractéristique de cette espèce (Rosas, 2001). Ce glissement de l'arcade vers l'avant par rapport au reste de la mandibule explique en outre la présence d'un espace rétromolaire, dont l'importance est une caractéristique d'*Homo neanderthalensis* (Franciscus and Trinkaus, 1995).

Il se peut que le glissement du bloc arcade-symphyse vers l'avant soit une adaptation à l'importante projection antérieure (oncognathisme) observée au niveau du massif facial (Klein, 2003), ceci afin de maintenir l'occlusion avec l'arcade maxillaire projetée vers l'avant. D'après Bastir et al (2005), les différences entre les développements mandibulaires d'*Homo sapiens* et *Homo neanderthalensis* sont clairement liées aux différences observées au niveau du massif facial antérieur.

Il pourrait donc exister une disjonction développementale entre l'unité basale FM-TM, qui garde un développement ancestral, non dérivé ; et les unités qu'elle soutient antérieurement et qui, elles, doivent s'adapter à la projection faciale néandertalienne en rattrapant le décalage.

L'augmentation de la proalvéolie s'accompagne d'adaptation postérieures (modérées): ajustement de l'ouverture de l'angle A1, avancée des insertions musculaires et augmentation de la puissance musculaire peut-être rendue nécessaire par l'augmentation du bras de levier alvéolaire.

Le développement de la mandibule néandertalienne est donc un "mélange" de processus communs avec *Homo sapiens* (déplacement de la mandibule vers le bas, longueur d'arcade réduite) et de processus spécifiquement néandertaliens (avancée en bloc de l'unité symphysaire et de l'unité alvéolaire par rapport à l'unité basale).

Pour simplifier, il est possible de comparer la mandibule d'*Homo neanderthalensis* à une mandibule d'*Homo sapiens* à la symphyse hypomorphique et dans laquelle le bloc symphyse - arcade s'éloignerait du reste de la mandibule vers l'avant.

4.2.2.1.5- *Homo erectus lato sensu.*

En le replaçant dans le contexte du développement condylien, toutes espèces confondues, il semble effectivement que l'unité condylienne chez Dmanisi D2735 présente une longueur anormalement faible pour la classe 3 (figure 23). Nous ne tiendrons donc pas compte du segment FM-CM sur cette mandibule.

La mandibule KNM WT 15000, de classe 3 constitue un bon intermédiaire entre les classe 2 et 4 neandertaliennes, avec toutefois une unité condylienne plus développée et une unité angulaire moins développée (figure 23). Les développements mandibulaires d'*Homo ergaster* et *Homo neanderthalensis* seraient-ils voisins ?

La plus grande proximité de conformation est toutefois observée entre KNM WT 15000 et la mandibule de *Pan paniscus* (figures 23, 24 et 27).

Le plus grande importance du développement de FM-CM rapproche KNM WT 15000 des panines, toutefois l'angle condylien A1 est plus proche de celui d'*Homo sapiens* à la classe 3 (figure 23), ce qui laisse suspecter un développement mandibulaire de type vertical analogue à celui d'*Homo sapiens* et *Homo neanderthalensis*.

On observe enfin des angles A2 et A3 plus ouvert chez KNM WT 15000, rapprochant cette mandibule de celle de *Pan troglodytes* ; toutefois cette conformation est absente chez Dmanisi D2735, plus proche d'*Homo sapiens* et *Homo neanderthalensis* de ce point de vue (figure 23). Enfin, les Z-scores des angles A4 et A5 ont des valeurs opposées chez KNM WT 15000 et D2735.

Ces aspects seront plus longuement abordés dans le chapitre 4.3. Nous concluons simplement que le développement de la mandibule d'*Homo erectus lato sensu* présente des caractères similaires aux panines (symplesiomorphies ou homoplasie ?), mais présente déjà des traits de développement dérivés, partagés avec les représentants ultérieurs du genre *Homo*.

4.2.2.1.6- *Panines*.

Nous observons une grande similarité des développements mandibulaires de *Pan paniscus* et *Pan troglodytes*, les deux espèces se distinguant essentiellement par une différence de taux de croissance (supérieur chez *Pan troglodytes*) et quelques différences de conformation que nous allons détailler.

La conformation d'origine de *Pan paniscus* est très proche de celle d'*Homo sapiens* ; la seule différence significative étant la proalvéolie plus importante de *Pan paniscus*, par hypermorphie alvéolaire de TM-I (figures 23 et 24).

La conformation d'origine chez *Pan troglodytes* est marquée par une valeur de TM-I encore plus importante, ainsi que des valeurs de A2 et A3 supérieures. Les différences observées à l'origine se maintiennent tout au long du développement.

Les modes de développements chez *Pan paniscus* et *Pan troglodytes* sont similaires, et sont marqués par une augmentation particulière de certains segments, par ordre d'importance (figures 23 et 24) :

- du segment TM-I (donc de l'unité alvéolaire) vers le haut et l'avant.
- de l'unité coronoïde.
- de l'unité condylienne.

Les autres segments connaissent une croissance moindre.

Dans le même temps, l'angle A4 connaît une ouverture comme chez les autres hominidés étudiés, hormis *Gorilla beringei graueri*.

Le développement des unités postérieures s'effectue selon des angles ouverts vers l'arrière, et on observe une augmentation de l'ouverture angulaire au niveau de l'unité condylienne, qui aboutit à un déplacement vers l'arrière du point CM (tableau 7, figure 24). Chez *Pan*

trogodytes, les angles A1, A2 et A3 sont encore plus ouverts que chez *Pan paniscus*, ce qui équivaut à un développement encore plus postérieur des unités condylienne, coronoïde et angulaire (figure 24). Cette conformation ne peut être expliquée par l'augmentation de la proalvéolie chez *Pan troglodytes*, car elle ne résulte pas en un éloignement des insertions musculaires du centre de rotation. Une explication plus probable serait donc l'hypothèse d'un plus grand déplacement mandibulaire horizontal au cours du développement.

De même, l'ouverture de l'angle condylien A1 observé chez les deux espèces de panines ne peut être expliquée par notre hypothèse fonctionnelle :

- Nous observons des corrélations faibles (voire négatives dans le cas de *Pan troglodytes*) entre l'angle A1 et les valeurs linéaires antérieures (voir tableau 19). Les corrélations négatives observées chez *Pan troglodytes* ne sont pas significatives (voir annexe 8) hormis entre A1 et FM-Co, de valeur toutefois très faible (-0,26). Seule une corrélation positive significative (de valeur 0,48) est mise en évidence chez *Pan paniscus* entre la valeur de TM-I et celle de l'angle A1, allant dans le sens de notre hypothèse.
- La conformation mandibulaire, et en particulier la proalvéolie relative (voir figure 24) ne change pas au cours du développement. De ce fait, il n'y a pas nécessité d'adaptation postérieure. A moins que l'adaptation à la proalvéolie n'apparaisse graduellement et après l'installation de cette dernière dans les premiers stades.

A travers ces tendances antérieure (proalvéolie) et postérieure (développement vers l'arrière), on remarque que le développement mandibulaire global chez les panines s'inscrit dans une direction horizontale, alors que chez *Homo sapiens* et *Homo neanderthalensis* (et peut être *Homo ergaster*), elle est verticale.

Synthèse :

Un point remarquable est la grande similarité des développements des deux espèces de panines (figure 23) ; celui de *Pan troglodytes* ne représentant qu'une accentuation du développement de *Pan paniscus*. D'après Taylor (2002), il n'existe pas de différence conformationnelle clairement modélisable entre les deux espèces. D'après Taylor et Groves (2003), ces deux espèces se distinguent surtout par l'ampleur de la croissance mandibulaire. Nous y ajouterons une différence d'ampleur des changements conformationnels identifiés chez les deux espèces (plus ou moins grande ouverture des angles postérieurs, importance de la proalvéolie). De ce point de vue, *Pan paniscus* serait pédomorphique par rapport à *Pan troglodytes*, à la fois pour la forme et la taille. Pour les variables A3, A4 et la proalvéolie, le retard de développement (pédorphie) de *Pan paniscus* se manifesterait majoritairement pendant les premiers stades (in utero ?) car les différences entre les deux espèces sont déjà, pour l'essentiel, fixés dès la classe 1 et ne varient guère par la suite.

Le développement mandibulaire des panines est essentiellement marqué par une hypermorphie alvéolaire en direction antéro-supérieure, se manifestant par une proalvéolie conséquente présente dès les premiers stades du développement. Les unités condylienne, coronoïde et angulaire ont un développement postérieur. De ce fait, la majorité du développement mandibulaire se fait dans une direction horizontale postérieure.

La mandibule de *Pan paniscus* est de conformation voisine de celle d'*Homo sapiens*, si l'on excepte sa proalvéolie. Serait-il possible que cette conformation soit proche de la conformation de l'ancêtre commun des hominines et des panines ?

4.2.2.1.7- *Gorilla beringei graueri*

La conformation de départ chez *Gorilla beringei graueri* (figures 23 et 24, tableau 7), par rapport aux panines, diffère essentiellement par :

- un segment FM-TM proportionnellement plus important.
- un segment TM-Po proportionnellement moins important.
- un angle A4 plus important et un angle A5 plus faible.

Ces différences se maintiennent au cours du développement, hormis en ce qui concerne A4 qui augmente chez les panines et rejoint la valeur chez *Gorilla beringei graueri*.

Quelque soit le stade du développement, on observe en outre un rapport Hauteur / Longueur mandibulaire plus élevé que chez les panines et voisin de celui d'*Homo sapiens*, imputable à une branche mandibulaire plus verticale (figure 24).

De plus, la branche mandibulaire semble proportionnellement plus grêle du fait d'une plus grande proximité entre l'unité condylienne et l'unité coronoïde. Celle-ci est liée à un angle A1 plus faible (condyle plus vertical) et un angle A2 supérieur (par rapport à *Pan paniscus*) ou similaire (à *Pan troglodytes*).

Les caractéristiques les plus marquantes du développement mandibulaire de *Gorilla beringei graueri* sont (tableau 7, figures 23 et 24) :

- sa croissance mandibulaire particulièrement importante (hypermorphie ?) en comparaison des autres espèces.
- la stabilité de la conformation au cours du développement.
- un segment FM-TM à la croissance relative plus importante que dans les autres espèces.
- un trajet de développement des points Po et I bien plus horizontal que chez les autres espèces.

Si la plupart des variables de taille présentent des dimensions supérieures à celles des autres espèces à toutes les classes d'âge, la variable TM-Po semble, elle, équivalente voire légèrement inférieure tout au long du développement (figures 20 et 23). Ceci s'accompagne d'une diminution de l'importance relative de TM-Po au sein de la mandibule de *Gorilla beringei graueri* et rend sans doute compte de la plus grande importance relative du segment FM-TM.

La conséquence la plus visible de ce phénomène est la position très antérieure du foramen mentonnier chez cette espèce.

Un point particulier à cette espèce, visible dans nos observations précédentes et confirmée par le diagramme de Z-scores (figure 23), est l'important décalage de croissance entre les segments antérieurs TM-I et TM-Po d'une part et tous les autres segments d'autre part : les premiers ont une croissance plus lente que les seconds (différence particulièrement importante dans le cas de TM-Po), proche de celle de *Pan troglodytes*.

Ce décalage explique la plus grande horizontalité des trajets de Po et I dans cette espèce. La croissance de TM-I (majoritairement vers le haut) étant plus lente que celle de FM-I (majoritairement vers l'avant), le trajet de développement du point I sera nécessairement marqué par une composante antérieure plus importante. Selon l'une de nos hypothèses, l'horizontalité du trajet de développement du point Po ne ferait que suivre celle du point I. Le trajet du point Po pourrait donc également être imputé à un excès de croissance de l'unité neurale FM-TM par rapport à la croissance en hauteur de l'unité alvéolaire.

Du point de vue de son taux de croissance et du déterminisme de son développement, l'unité symphysaire de *Gorilla beringei graueri* partage donc bien des points avec celle des autres hominidés.

La matrice de corrélations (figure 19) permet d'observer les importantes corrélations de toutes les variables linéaires entre elles. Le développement de chaque unité est donc étroitement intégré au développement mandibulaire global sans qu'il y ait intervention d'un facteur extérieur ou d'un développement autonome. Ceci rend compte d'un développement homothétique, sans changement de conformation.

Des corrélations plus faibles sont observées avec le segment TM-Po. Ce segment subit en effet moins que les autres le développement mandibulaire global.

Les corrélations angulaires sont faibles ou non significatives. Les plus importantes (mais de valeur modérée) sont observées entre l'angle A1 et les variables de croissance antérieure. Il existerait donc une certaine capacité d'adaptation de l'angle condylien à la proalvéolie, toutefois limitée comme le montre la faible variabilité angulaire de A1 (figure 23).

Synthèse :

La mandibule de *Gorilla beringei graueri* connaît le plus haut taux de croissance de tous les hominidés étudiés. Cependant cette hypermorphie touche inégalement les différents segments de la mandibule :

- le segment FM-TM est plus touché que les autres.
- le segment TM-I reste proche de celui de *Pan troglodytes*, d'où une croissance alvéolaire verticale proportionnellement moins importante.
- le segment TM-Po n'est pas touché et reste équivalent à celui des autres hominidés.

Une façon simple de résumer le développement antérieur serait d'assimiler la mandibule de *Gorilla beringei graueri* à une mandibule de panine chez qui le segment FM-TM subirait une croissance excessive, propulsant les points antérieurs vers l'avant.

La plus grande influence du segment FM-TM dans la croissance antérieure de la mandibule se manifeste par :

- une direction de croissance des points I et Po bien plus horizontale (c'est-à-dire parallèle au segment FM-TM) que chez les autres hominidés. Ce fait explique les différences observées dans le chapitre 4.1 (voir figure 29).
- un foramen mentonnier (TM) plus antérieur.

Enfin, proportionnellement à la taille de la mandibule, la proalvéolie est inférieure à celle des panines (figure 23) et le développement condylien moins postérieur. De ce fait, le rapport Longueur / Hauteur mandibulaire est inférieur à celui des panines et se rapproche de celui des représentants du genre *Homo*.

4.2.2.1.8- Synthèse générale

Les zones mandibulaires antérieure et postérieure constituent deux zones aux développement et variations bien distincts.

Région antérieure

Il existe une nette différence de développement mandibulaire entre *Gorilla beringei graueri* et les autres hominidés étudiés.

Chez les seconds, la croissance de la partie antérieure de la mandibule semble obéir à un impératif de positionnement de l'arcade dans un étroit couloir, commun à tous. Le principal moteur de la croissance antérieure est apparemment le segment FM-TM, dont le déterminisme est probablement endogène ; le respect de l'impératif de positionnement serait quant à lui assuré par une adaptation du développement de l'unité alvéolaire.

Notre travail met également en évidence un impératif de positionnement étroit du point Po suivant un trajet courbé vers le haut. Ce positionnement est probablement lié à celui de l'arcade, mais son mécanisme en reste obscur.

Chez *Gorilla beringei graueri*, il existe des différences imputables à la "poussée" du segment FM-TM au sein de la mandibule, dans des proportions plus importantes que chez les seconds : cette poussée antéro-postérieure aboutit à horizontaliser le couloir de développement des points alvéolaires et du point Po.

Région postérieure

Les unités postérieures, en particulier l'unité condylienne et l'unité angulaire, sont les sites où la l'accroissement mandibulaire est le plus important. Ce résultat est concordant avec les données de la littérature, selon lesquelles chez les primates comme chez les autres mammifères, les sites majeurs de croissance mandibulaire sont le condyle mandibulaire et le bord postérieur de la branche mandibulaire (Bhaskar, 1953 ; Johnson, Atkinson et Moore, 1975 ; McNamara et Graber, 1975).

Il existe une nette différence entre *Gorilla beringei graueri*, les panines et les représentants du genre *Homo* (en tous cas en ce qui concerne les espèces *sapiens* et *neanderthalensis*) dans le mode de développement de la région mandibulaire postérieure.

Comme nous l'avons vu précédemment, les directions et inflexions de croissance des unités postérieures peuvent être expliquées de deux façons différentes :

- un déplacement mandibulaire au cours du développement. Selon cette hypothèse, on observerait un déplacement mandibulaire horizontal chez les panines, vertical chez *Homo sapiens* et *Homo neanderthalensis*, et quasiment inexistant chez *Gorilla beringei graueri* (pas d'inflexion de croissance).
- une adaptation au développement antérieur chez les panines. D'après nos observations, la seconde hypothèse est peu opérante chez les panines, à moins de considérer une adaptation condylienne apparaissant non pas en même temps, mais

après l'installation de la proalvéolie. Cette mise en place graduelle, a posteriori, pourrait par exemple accompagner la maturation de la fonction manducatrice.

De plus, en contradiction avec notre seconde hypothèse, nous observons une adaptation de l'angle condylien au développement antérieur chez d'autres espèces que les panines (*Gorilla beringei graueri* et surtout *Homo neanderthalensis*).

Modélisation du développement mandibulaire

Certaines zones de la mandibule semblent plus sensibles que d'autres aux variations de croissance. Ceci est particulièrement le cas du segment FM-TM, et dans une moindre mesure des segments postérieurs. Les segments TM-I et TM-Po, en revanche, varient peu.

Comme nous l'avons vu, la partie antérieure de la mandibule (corps) et la partie postérieure (branche) présentent des modes de développement et de variation bien distincts.

La discrimination biologique entre une mandibule antérieure et une mandibule postérieure est corroborée par les conceptions de Enlow et Hans (1996), McCarthy et Lieberman (2001), Bastir et Rosas (2005) qui distinguent (voir annexe 11) :

- le corps mandibulaire en rapport avec le "bloc facial antérieur" (complexe ethmo-naso-maxillaire) lui même en rapport avec la fosse crânienne antérieure et les lobes frontaux.
- la branche mandibulaire en rapport avec la partie postérieure de la face, elle-même en rapport avec la fosse crânienne moyenne et les lobes temporaux.

Au sein de cette division, l'appartenance du segment neural est difficile à trancher : fait-il partie à la fois de la mandibule antérieure et de la mandibule postérieure (ou ni l'une ni l'autre), en articulant les deux parties entre elles et en guidant leur éloignement ? Fait-il partie de la région antérieure en contrôlant sa longueur ? Fait-il partie de la mandibule postérieure ?

Si l'on se base sur l'observation du développement des grands singes et d'*Homo sapiens*, le premier est approprié. Chez *Homo neanderthalensis*, le dernier modèle semble prévaloir. Cependant le premier modèle peut également lui être appliqué, mais le segment neural n'est pas, dans ce cas précis, le principal facteur de contrôle de l'éloignement des parties antérieure et postérieure.

La modulation de la position de ces deux parties l'une par rapport à l'autre est à l'origine d'une part importante de la variabilité mandibulaire.

Au vu de ces constatations, il nous serait possible de modéliser le développement mandibulaire chez les hominidés par une subdivision en trois parties distinctes (figure 10) :

- la partie antérieure, où l'on observe une croissance des unités alvéolaire (vers le haut et plus ou moins vers l'avant en fonction des espèces) et symphysaire (vers l'avant et de plus ou moins grande ampleur en fonction des espèces) par rapport à l'unité basale. Il ne nous est pour l'instant pas possible de déterminer si l'unité symphysaire a une existence propre, distincte de celle de l'unité basale. Il est en revanche fort possible que la position du point Po soit liée à celle du point I.
- la partie postérieure ou musculo-articulaire dont les unités se développent en rayons de roue autour du point FM, et dans une direction plus ou moins postérieure en fonction des espèces. Au sein de cette partie postérieure, les croissances des unités condylienne et coronoïde sont fortement corrélées, et l'unité angulaire croît en proportion du développement antérieur.
- l'unité basale reliant ces deux parties et dont un point (FM) appartient à la partie postérieure, et l'autre (TM) appartient à l'antérieure.

Dans ce modèle, une partie importante de la croissance mandibulaire s'effectuerait par une projection progressive de la partie antérieure par rapport à la partie postérieure par croissance

de l'unité basale, probablement de déterminisme (ou au moins de *direction*) neural et de centre FM comme le montre la littérature (cf introduction).

Le positionnement de la mandibule antérieure par rapport à la mandibule postérieure peut être expliqué de différentes façons. Une première conception accorderait une importance primordiale au positionnement du massif facial antérieur (et de la fosse crânienne antérieure) par rapport à la face postérieure (et à la fosse crânienne moyenne), *via* l'occlusion dentaire. Dans cette conception, l'axe neural ne servirait que de guide (*tuteur neural*) à l'éloignement de la mandibule antérieure et ne remplirait pas un rôle moteur. Dans l'exemple d'*Homo sapiens*, la flexion basicrânienne, en rapprochant la fosse crânienne antérieure de la fosse crânienne moyenne, aboutit à un rapprochement du corps mandibulaire et de la branche mandibulaire (Ross et Henneberg, 1995). Une seconde conception attribuerait à l'axe neural un rôle moteur complémentaire, synchronisé à l'éloignement de la face antérieure et de la face postérieure. Cette conception mettrait en rapport la flexion basicrânienne et le développement neural, qui seraient liés.

Hypothèse alimentaire

Certaines particularités de la mandibule pourraient trouver leur explication dans une adaptation à un régime alimentaire spécifique.

Selon Groves (1970), la morphologie mandibulaire de *Gorilla beringei graueri* traduit une adaptation à une alimentation hautement spécialisée, de type herbacée et foliée. En comparaison, *Pan troglodytes* se révèle considérablement plus frugivore (Tutin *et al*, 1997). Le régime alimentaire de *Pan paniscus* fait encore l'objet de polémiques (Taylor, 2002).

La mastication d'une nourriture résistante requiert une plus grande force musculaire que la mastication de fruits mous (Hylander, 1979 a,b). D'après Hylander (1979a), un raccourcissement antéro-postérieur de la face et une antériorisation des muscles masticateurs

confèrent un avantage mécanique en rapprochant la musculature du point d'application des forces. De plus, une branche mandibulaire plus haute augmente le moment des muscles masseter et temporaux et facilite une distribution plus uniforme des forces sur la denture postérieure (DuBrul, 1977 ; Ward et Molnar, 1980). Tous ces phénomènes se retrouvent chez *Gorilla beringei graueri*, peut-être en adaptation d'une alimentation plus résistante : rapport hauteur du corps / hauteur mandibulaire supérieur à celui des panines, trajet de développement des unités musculaires plus vertical (donc plus antérieur).

Chez les espèces à l'alimentation résistante, la symphyse subit pendant la mastication des forces de torsion, et son épaisseur sagittale est augmentée afin de résister à ces forces (Hylander, 1985). Ainsi, chez *Gorilla*, on observe une redistribution de l'os compact de la symphyse et de la base antérieure afin d'optimiser la résistance à la torsion (Hylander, 1985) qui apporte une explication supplémentaire à la conformation particulière de la symphyse, en entraînant un déplacement vers le bas du point Po.

Si l'on se base sur l'hypothèse d'une adaptation des unités musculaires au régime alimentaire, une contradiction apparaît : chez *Gorilla beringei graueri*, la distance relative entre le condyle et l'unité coronoïde (bras de levier temporal) devrait être supérieure à celle des panines, par nécessité d'une plus grande puissance musculaire. Or, nous observons le contraire. Cette contradiction a déjà été observée point par point par Taylor (2002).

L'augmentation du bras de levier temporal (distance entre l'unité coronoïde et l'unité condylienne) ainsi que la plus faible hauteur relative du condyle chez les panines pourrait s'expliquer par la nécessité éventuelle, chez une espèce frugivore, de fournir une force d'incision en ample ouverture buccale sur des fruits résistants de grande taille : la

conformation mandibulaire observée diminuerait la tension musculaire engendrée par ce type de fonction (Hylander, 1979a, Herring et Herring, 1974).

Taylor (2002) ne retrouve pas d'argument dans la morphologie mandibulaire en faveur d'un régime alimentaire mécaniquement différent chez *Pan paniscus* et *Pan troglodytes*. Nos résultats vont dans le même sens.

4.2.2.2- Rôle du nerf mandibulaire dans la croissance mandibulaire.

4.2.2.2.1- Rôle du segment FM-TM.

Chez l'espèce hypermorphe *Gorilla beringei graueri*, on observe une accélération de croissance relative de FM-TM ainsi qu'une augmentation de l'importance relative de ce segment au sein de la mandibule.

Si l'on ne tient pas compte des segments FM-I et FM-Po qui, comme nous l'avons vu, constituent des segments bistructuraux reflétant en grande partie les variations de FM-TM, le segment qui subit la plus importante diminution de croissance chez l'espèce hypomorphe *Homo sapiens* est le segment FM-TM (figure 22).

D'où l'hypothèse d'un rôle déterminant du taux de croissance de l'axe neural dans le taux de croissance global de la mandibule. Le nerf mandibulaire jouerait non seulement un rôle de tuteur du développement, mais aussi celui de "métronome".

4.2.2.2- Rôle de la courbe du nerf mandibulaire.

Les nuages de points de C et Po semblent positionnés chez toutes les espèces selon une courbe commune passant par le FM (figures 15 et 16). Ce fait est à mettre en rapport avec les travaux de Moss et Salentijn (1970, 1971) pour qui les foramina ovale, mandibulaire et mentonnier sont toujours situés, chez l'homme actuel, sur une même courbe logarithmique qui se déploierait au cours de la croissance (en gardant la même équation) ; celle du nerf mandibulaire qui sert de tuteur à la croissance mandibulaire. Cette conformation logarithmique serait liée à des différences (avec un ratio constant) de taux d'accrétion le long du trajet du nerf mandibulaire. Il est fort probable que la courbe de développement observée de C à FM et à Po soit liée à cette courbe logarithmique. Ce fait se vérifie en plaçant graphiquement (figure 36) les mandibules moyennes à la classe 1 et à la classe 4 sur la courbe logarithmique déterminée par Moss et Salentijn (1970) : le développement des points C et Po semble parallèle à cette courbe, en n'en déviant que très peu par leur croissance propre. La croissance des unités condylienne, basale et symphysaire (ou basale antérieure) dans l'axe de cette courbe logarithmique pourrait expliquer la plicature de la baguette mandibulaire formée par ces unités, c'est à dire la fermeture de l'angle A1 et l'ouverture de A5.

Enfin, on peut observer que le développement de l'unité alvéolaire semble suivre une courbe également "satellite" de la précédente, qui n'en dévie que par sa croissance en hauteur. Le point Co, situé à l'intérieur de la courbe, ne se déplace que très peu. Le point Go suit une courbe logarithmique beaucoup plus divergente. Le degré de divergence des courbes logarithmiques de développement des unités condylienne, alvéolaire et symphysaire (basale antérieure) par rapport à la courbe neurale pourrait être proportionnel à leur éloignement de cette dernière, c'est à dire à leur propre taux d'accrétion.

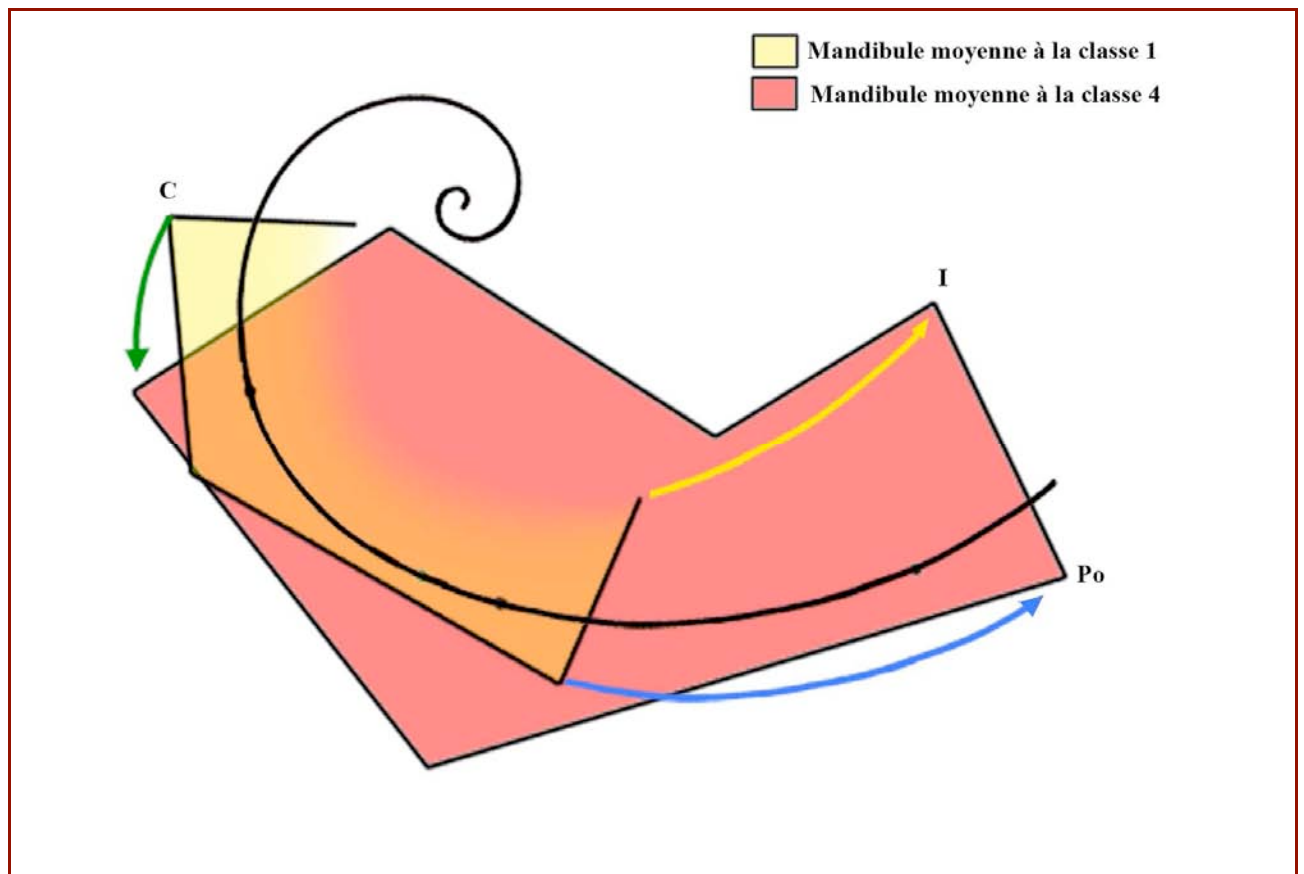


Figure 36 : Test de positionnement des mandibules moyennes à la classe 1 et à la classe 4, points FM et TM sur la courbe logarithmique de Moss et Salentijn (1970). La mandibule moyenne à la classe 4 a été positionnée selon la situation moyenne des points F1 sur F2 sur la courbe évaluée d'après Moss et Salentijn (1971). Il a été possible de positionner la mandibule moyenne à la classe 1 en conservant les mêmes rapports à la courbe (en proportion de la taille) des points C et Po pour les deux mandibules.

En outre, nos observations peuvent compléter celles de Björk (1969) qui distingue des typologies mandibulaires de type "rotation postérieure" (angle mandibulaire ouvert et canal alvéolaire inférieur droit) et de type "rotation antérieure" (angle mandibulaire fermé et canal alvéolaire courbe). Ces deux typologies pourraient correspondre à un déploiement plus ou moins important (tout en gardant la même équation) de la courbe logarithmique pour des stades de développement mandibulaire équivalents, ce qui équivaldrait à une ouverture ou une fermeture de la courbure mandibulaire. Dans la typologie "rotation antérieure", la courbe logarithmique resterait à un stade moins déployé que dans la rotation postérieure. La rotation antérieure étant liée à une plus grande activité des muscles élévateurs de la mandibule (Kiliaridis, 1995), peut-on suspecter un lien entre l'activité musculaire et le déploiement de la courbe de développement ? Il s'agirait d'une influence de type rétroaction de la périphérie

(l'activité musculaire) sur le centre. Ce degré de déploiement de la courbe logarithmique peut être replacé dans le cadre plus large de la croissance crânio-faciale dans son ensemble, où une plus grande activité musculaire entraîne non seulement une rotation mandibulaire antérieure mais aussi une brachycéphalie (Nakakawaji, 2002). Le déploiement de la courbe pourrait à l'inverse être corrélé avec une typologie crânio-faciale "en extension".

Les caractéristiques respectives des deux typologies de Björk pourraient enfin être complétées par la valeur de l'angle A5, avec un angle A5 plus ouvert dans la rotation antérieure que dans la rotation postérieure, en raison d'une plicature plus importante de la baguette mandibulaire.

L'existence de cette courbe de développement offrirait donc l'avantage de synthétiser de nombreux changements survenant au cours du développement mandibulaire autour d'une tendance commune.

Chez les grands singes, la courbe formée par les nuages de points C et Po semble plus ouverte. Selon Hildyard, Moore et Corbett (1976), la courbe logarithmique du nerf mandibulaire s'ouvre au cours de la croissance (augmentation de ses constantes mathématiques) chez *Pan troglodytes* et *Gorilla*, tendance qui est plus marquée chez le gorille. Chez *Pan troglodytes* en jeune âge, les constantes de la spirale sont au moins aussi grandes que chez *Homo sapiens*, puis déclinent jusqu'à une valeur légèrement inférieure chez l'adulte. Chez *Gorilla* en jeune âge, les constantes sont plus élevées que chez *Homo sapiens*, puis baissent jusqu'à une valeur juste inférieure chez la femelle adulte, et largement inférieure chez le mâle adulte.

Cette ouverture de la courbe traduirait une baisse au cours du développement du ratio d'accrétion le long du trajet du nerf mandibulaire, et serait liée selon ces mêmes auteurs à un plus grand prognathisme chez ces espèces, nécessitant une plus faible rotation compensatoire de la mandibule. Ce fait corrobore notre observation générale d'une tendance au développement horizontal de la mandibule chez les grands singes.

Un artefact osseux témoignant de cette plus grande ouverture de la courbe logarithmique serait observable : la rectitude du canal mandibulaire chez les grands singes (Vanneuville *et al*, 1986).

La plus grande ouverture de la courbe logarithmique observée par Hildyard, Moore et Corbett (1976) chez *Gorilla beringei graueri* ne semble pas confirmée par notre travail, dans lequel la conformation mandibulaire laisserait suspecter au contraire une courbe logarithmique plus "fermée" (angle A1 plus faible, rapport hauteur / longueur supérieur) que chez les panines. L'espèce *Gorilla beringei graueri*, folivore, présente une plus grande puissance des muscles masseters, ptérygoïdiens médians et temporaux (Ravosa, 1990) : ceci serait concordant avec notre hypothèse d'une tendance à la fermeture de la courbe en cas d'augmentation de la puissance musculaire.

L'ouverture de la courbe logarithmique peut également être mise en rapport avec la croissance de la base du crâne. Celle-ci subit chez tous les primates une flexion anté-natale. Cette flexion s'arrête à la naissance pour faire suite à une croissance en extension, hormis chez l'homme (Delattre et Fenart, 1960). Chez ce dernier la croissance en flexion se poursuit après la naissance. Il serait donc possible d'établir un rapport entre une croissance en extension de la base du crâne et une ouverture de la courbe logarithmique du nerf mandibulaire d'une part, et une croissance en flexion de la base du crâne et une stabilité de la courbe logarithmique d'autre part. Cette idée est confirmée par le concept du double pantographe (Godard et Ducasse, 1973 ; Dambricourt-Malassé, 1993) : une croissance basicrânienne en extension (rotation occipitale négative) aboutit à une ouverture du pantographe et à une croissance antérieure du massif facial et de la mandibule. Ce dernier phénomène serait logiquement en rapport avec une ouverture de la courbe logarithmique du nerf mandibulaire.

Ces observations tendent à montrer que chez l'homme actuel, la courbe du nerf mandibulaire se stabilise très précocément tandis que chez les autres espèces d'hominidés actuels, elle

continue son développement au cours de l'ontogénèse. Ce fait est à mettre en rapport avec le concept de néoténie (conservation à l'âge adulte de traits infantiles, comme l'importance relative de l'étage crânien) à l'œuvre chez l'homme actuel (Gould, 1977).

Ces points méritent toutefois d'être approfondis en replaçant la mandibule dans son contexte crânio-facial, et particulièrement en l'étudiant en relation avec le foramen ovale. En effet, en l'absence de ce dernier, toutes nos hypothèses concernant le rôle de la courbe logarithmique se basent sur des extrapolations.

4.3- Variations interspécifiques et évolution dans la lignée humaine.

Remarque : Conformément à la classification de Stein et Rows (2006), les genres *Homo*, *Australopithecus*, *Paranthropus* sont rassemblés au sein de la tribu des hominines.

4.3.1- Observations générales.

D'une façon générale, on observe que les points Co et CM chez les hominines sont plus antérieurs que chez les grands singes (figure 25).

Les diagrammes de Z-Scores (figure 26) font apparaître une similitude de conformation des mandibules de *Gorilla beringei graueri*, des australopithécins, de KNM BK 67 (*Homo erectus*) et de D2735 (*Homo ergaster*) : on y observe (avec des différences d'ampleur) une hypermorphie du segment FM-TM avec ses conséquences logiques, une hypermorphie des segments FM-Po et FM-I. Cette tendance sera dénommée "hypermorphie du segment neural". La proximité des espèces citées ci-dessus du point de vue des variables FM-TM, FM-Po et FM-I est confirmée par les diagrammes de contrastes (Tableau 6).

Nous observons en outre (figure 28) que le segment FM-TM est le plus variable en fonction de l'espèce. Ce fait tend à conforter notre hypothèse quant à l'importance primordiale de l'axe neural dans la variabilité mandibulaire.

En outre, en confirmation de nos observations dans le cadre du développement, nous observons une remarquable stabilité interspécifique du segment TM-Po (figure 28).

4.3.2- Australopithécins.

Cette lignée est marquée, comme nous l'avons vu, par une hypermorphie du segment FM-TM et une hypermorphie de FM-I et FM-Po en découlant (figures 25, 26 et 27, tableau 6).

Cette tendance est particulièrement importante chez *Paranthropus robustus* dont les variables de projection antérieure se rapprochent de celles du gorille. La variable TM-I ne subit, elle, que peu d'augmentation ce qui aboutit à une proalvéolie moindre. Cette hypermorphie relative du segment FM-TM aboutit chez *Paranthropus robustus*, comme chez *Gorilla beringei graueri*, à un décalage antérieur des points M1 et I par rapport au couloir de variation des autres espèces, ainsi qu'à une projection antérieure de Po sans élévation du point Po (figure 25).

Ces observations peuvent être mise en relation avec le régime alimentaire.

Il semble qu'une modification drastique du régime alimentaire soit intervenue au cours du Pliocène, dans le sens d'une plus grande flexibilité alimentaire face à un climat plus variable (Teaford et Ungar, 2000). En particulier, l'étude des artefacts dentaires et mandibulaires suggère, d'*Australopithecus anamensis* à *Australopithecus afarensis* et à *Australopithecus africanus*, une augmentation progressive de la proportion d'aliments durs et abrasifs en complément d'une alimentation molle encore importante. Les paranthropes semblent quant à eux bien plus spécialisés dans une alimentation terrestre, de type abrasif.

Il est possible que la modalité "hypermorphie du segment neural" entre dans un contexte plus vaste de robusticité de l'appareil manducateur liée à de plus grandes contraintes masticatoires. Elle intervient en effet dans deux lignées (la lignée "australopithèques-paranthropes" et la lignée *Gorilla*) caractérisées par une alimentation significativement plus dure.

L'hypermorphie antérieure du segment FM-TM pourrait en particulier être liée à l'augmentation de la denture post-canine, qui nécessite d'être soutenue par une base hypermorphie. Une éventuelle explication musculaire se révélerait moins logique, car

l'hypermorphie antérieure, en éloignant le point d'application des forces des insertions musculaires, ne fait que diminuer la puissance masticatoire.

Les espèces *Paranthropus boisei* et *Australopithecus africanus* présentent une conformation antérieure similaire (figures 25 et 26, tableau 6), où l'hypermorphie du segment FM-TM est moins poussée. Par conséquent, l'antériorisation des points M1, Po ainsi que l'absence d'élévation du point Po sont bien présentes, mais dans des proportions moindres. La situation du point I chez *Australopithecus africanus* (STS 36) n'est pas connue et celle de *Paranthropus boisei* se situe dans le couloir de variation des autres hominidés.

Cette similarité, l'hypermorphie neurale, observée chez les paranthropes et un des représentants du genre *Australopithecus*, pose certaines questions d'ordre phylogénique :

- Si d'après l'une des phylogénies hypothétiques (voir annexe 12) établies par Lieberman (2001), *Paranthropus boisei* et *Paranthropus robustus* connaissent comme ancêtre commun *Paranthropus aethiopicus*, il est probable que l'hypermorphie neurale soit présente également chez ce dernier. Se pose la question de la présence de ce trait chez l'ancêtre hypothétique de *Paranthropus aethiopicus*, *Australopithecus afarensis*, dont nous n'avons pas de donnée à notre disposition.
- Cette dernière question peut être partiellement résolue si l'on considère la présence du trait "hypermorphie neurale" chez l'espèce *Australopithecus africanus*. Lieberman (2001) propose deux hypothèses : cette espèce est issue d'*Australopithecus afarensis*, ou d'*Australopithecus anamensis*. Si l'on considère la première hypothèse, l'hypermorphie neurale présente chez les paranthropes et chez *Australopithecus africanus* est un trait hérité de leur ancêtre commun, *Australopithecus afarensis*. Si l'on considère la seconde hypothèse, le trait pourrait être présent dans la lignée des hominines depuis plus longtemps encore, c'est-à-dire chez un ancêtre commun d'*Australopithecus anamensis* et *Australopithecus afarensis*.

Deux hypothèses peuvent donc être formulées à partir de ces observations : soit le trait "hypermorphie du segment neural" est apparu à plusieurs reprises, et indépendamment, dans la lignée des australopithécins, soit il s'agit d'un trait ancestral présent très tôt dans la lignée.

Chez *Paranthropus robustus*, nous observons en outre une hypomorphie relative du segment TM-Po. Ce trait est également ébauché chez *Australopithecus africanus* et *Paranthropus boisei*. Serait-il lié à l'hypermorphie du segment neural FM-TM ?

Dans la région postérieure, nous observons dans le cas de *Paranthropus robustus* une conformation des unités condylienne et coronoïde proche de celle d'*Homo sapiens* (figures 25 et 26, tableau 6). Dans le cas de *Paranthropus boisei*, l'unité condylienne est de plus grande dimension mais son angle A1 est proche. Chez *Australopithecus africanus*, l'unité condylienne est de dimension comparable à celle d'*Homo sapiens* mais l'angle A1 est plus faible, ce qui est un trait marquant de sa mandibule (figures 25, 26 et 27, tableau 6). Nous n'avons pas d'explication à apporter à ce trait particulier, mais nous noterons simplement qu'il est retrouvé chez une espèce ultérieure (Cf infra).

Ces observations montrent en tous cas que chez les australopithécins, la direction de développement des unités condylienne et coronoïde a déjà amorcé la verticalisation qui est observé chez *Homo sapiens* (fermeture de la courbe logarithmique de développement ?).

Au niveau de l'unité angulaire, deux phénomènes peuvent être observés (figures 25, 26, 27, tableau 6) :

- sa conformation est similaire chez *Paranthropus boisei* et *Australopithecus africanus*, et se caractérise par un plus grand développement par rapport à *Homo sapiens*, et selon un angle légèrement plus important. Cette conformation est proche de celle des *Pan troglodytes*.

- sa conformation est très différente chez *Paranthropus robustus*, en raison d'un angle A3 bien plus faible et d'un plus grand développement linéaire. La raison de cette "antériorisation" du point Go pourrait être, comme nous l'avons déjà évoqué, une adaptation aux forces masticatoires par éloignement des insertions musculaires goniales du centre de rotation condylien (augmentation du bras de levier goniale).

Nos observations chez les australopithécins montrent que l'évolution mandibulaire n'est pas univoque, globale, mais bien "en mosaïque", touchant de façon différente chaque unité ou région.

Ainsi, si la région antérieure subit bien chez les trois espèces, le phénomène "d'hypermorphie du segment neural", son ampleur n'est pas la même chez les trois. Elle est ébauchée chez *Paranthropus boisei* et *Australopithecus africanus*, et particulièrement poussée chez *Paranthropus robustus*.

Dans la région postérieure, l'unité angulaire subit un développement similaire, de type "*Pan troglodytes*" chez *Paranthropus boisei* et *Australopithecus africanus*. En revanche, le développement de cette unité chez *Paranthropus robustus* est très différent, ce qui pourrait être un trait dérivé spécifique de cette espèce. L'unité condylienne montre des signes de verticalisation chez les trois espèces, mais celle-ci est extrême chez *Australopithecus africanus*, ce qui pourrait être également un trait dérivé.

Enfin, un fait troublant est encore à souligner : il ressort de la somme de ces observations que les espèces *Paranthropus boisei* et *Australopithecus africanus* sont très proches sur la plupart des points (hormis l'angulation de l'unité condylienne) et que *Paranthropus robustus* leur est très différent. Or, d'après Lieberman (2001), *Australopithecus africanus* pourrait être un ancêtre hypothétique de *Paranthropus robustus*, et selon une autre hypothèse les deux

Paranthropes en présence ici seraient issus d'un même ancêtre. Ces deux hypothèses entrent l'une comme l'autre en contradiction avec nos observations.

Deux hypothèses explicatives peuvent être proposées :

- *Australopithecus africanus* serait un meilleur ancêtre hypothétique pour *Paranthropus boisei* qu'il ne l'est pour *Paranthropus robustus*. Dans ce cas, l'ouverture de l'angle A1 du premier au second traduirait une adaptation à l'augmentation de la puissance masticatoire, par éloignement du centre de rotation des insertions musculaires.
- *Paranthropus robustus* constitue une forme évolutive extrême à partir d'un plan d'organisation mandibulaire de type *Australopithecus* commun à *Australopithecus africanus*, *Paranthropus boisei* mais peut être aussi *Paranthropus aethiopicus* et *Australopithecus afarensis*. Selon cette vision, *Paranthropus robustus* serait un *Australopithecus* chez qui la puissance masticatoire aurait été poussée à l'extrême, avec les adaptations nécessaires : hypermorphie antérieure (par hypermorphie neurale déjà présente chez les autres australopithécins, mais accentuée ici), déplacement antérieur des insertions musculaires goniatiques (trait dérivé). Selon cette hypothèse, nos observations seraient compatibles avec la phylogénie puisque les similitudes observées chez *Paranthropus boisei* et *Australopithecus africanus* seraient en fait héritées d'un ancêtre commun (*Australopithecus afarensis* ? Ancêtre commun d'*Australopithecus afarensis* et *Australopithecus anamensis* ?).

4.3.3- *Homo ergaster* et *Homo erectus*.

Un fait marquant du groupe *Homo erectus* lato sensu est sa grande hétérogénéité. Il est extrêmement ardu d'y observer des traits communs au sein de la conformation mandibulaire.

Dans toutes les mandibules de ce groupe (hormis KNM WT 15000), on observe une hypermorphie du segment FM-TM (figures 26, tableau 6). Elle est plus importante chez D2735 et surtout KNM BK 67, espèces chez qui on observe bien toutes les conséquences anatomiques de ce trait (figures 25, 27): projection antérieure (relative à la taille) du point Po sans plicature de l'axe FM-Po et projection antérieure des points alvéolaires avec décalage antérieur par rapport au couloir de variation alvéolaire. Chez CKN G1, elle est moins marquée (dans les limites de variations de *Homo heidelbergensis* et *Homo neanderthalensis*) et ne conduit qu'à l'absence de plicature de la base FM-Po (figure 25, 26, tableau 6). Les points alvéolaires restent dans le couloir de variation des hominidés (figure 25).

Dans toutes les mandibules de ce groupe (hormis KNM WT 15000), on observe également des unités postérieures aux directions plus verticales que chez les grands singes (fermeture de la courbe logarithmique de développement ?).

Pour plusieurs points (C, Co, M1 et Po), Ckn G1 a une conformation très proche de celle d'*Homo sapiens*. Les principales différences avec ce dernier sont (figures 25, 26, 27, tableau 6) :

- Une longueur d'arcade plus importante, aboutissant à une proalvéolie. Cette conformation est plus proche de celle des panines que d'*Homo sapiens*. D'autre part, on observe une légère projection antérieure de l'arcade, visible grâce à la position plus antérieure de M1 (figure 25). Celle-ci s'effectue dans le couloir de variation ; elle n'est sans doute pas tant imputable à l'hypermorphie du segment FM-TM qu'à un plus grand diamètre mésio-distal des dernières molaires.
- Un angle A5 négatif en raison de l'absence de plicature de la baguette basale, peut-être liée à l'hypermorphie (légère) de FM-TM.

- Un segment TM-Po très court : ce trait est-il lié à l'avancée du point TM par hypermorphie de FM-TM, ou à une atrophie de l'unité symphysaire ? Lorsque l'on compare la symphyse à celle d'*Homo sapiens* et de KNM WT 15000, la première hypothèse semble favorisée (points Po proche mais point TM avancé chez Ckn G1). En revanche si on la compare à D2735, la seconde hypothèse semble plus probable (atrophie symphysaire déjà présente chez D2735). Enfin, la présence de cette caractéristique chez d'autres espèces au segment FM-TM hypermorphie (Australopithécinés, *Gorilla beringei graueri*) pourrait conforter la première hypothèse.

- Une unité angulaire plus développée et de direction plus postérieure, proche de celle de *Paranthropus boisei* et d'*Australopithecus africanus*.

Homo erectus présente donc à la fois des signes "d'hypermorphie" (symphyse, segment neural, unité angulaire), des traits "modernes" (unités coronoïde et condylienne) et des traits de types "panines" (arcade).

KNM BK 67 a une conformation étonnamment proche de celle d'*Australopithecus africanus* (figures 25, 26). La seule différence notable est une position plus basse du point M1, sans doute liée à son recul (par réduction du diamètre mésio-distal des dernières molaires) accompagné de sa projection antérieure par hypermorphie de FM-TM.

Il s'agit de la mandibule du groupe *Homo erectus* lato sensu présentant la plus grande hypermorphie du segment FM-TM. Ce fait n'est sans doute pas étranger à sa ressemblance avec la mandibule d'*Australopithecus africanus*. Il s'agirait donc dans ce cas d'un processus d'homoplasie, et non de traits hérités.

L'un des traits les plus marquants de KNM WT 15000 est la réduction (hypomorphie) du segment FM-TM, qu'elle partage (parmi les hominines) seulement avec *Homo sapiens*

(figures 25 et 26). Il s'agit d'un trait également partagé avec les panines. On observe, tout comme chez les panines, *Homo sapiens*, *Homo heidelbergensis* et *Homo neanderthalensis*, une plicature de la baguette FM-Po autour du point TM : ce trait accompagne sans doute l'hypomorphie du segment FM-TM.

L'hypomorphie du segment FM-TM, uniquement observée (parmi les hominines) chez *Homo sapiens* et KNM WT 15000, a tendance à confirmer la proximité entre *Homo sapiens* et *Homo ergaster*, ainsi que la distinction entre ce dernier et *Homo erectus*.

Wood (1992) liste 7 traits crânio-faciaux qui, selon lui, relie *Homo ergaster* à *Homo sapiens* et le distinguent d'*Homo erectus* (augmentation de la largeur crânienne, accroissement en longueur de l'os occipital, os nasaux larges, ouverture nasale large, base du crâne plus courte, plus grand développement de la symphyse mandibulaire, M1 supérieure plus étroite et canines plus basses).

L'hypomorphie du segment neural pourrait constituer un 8^{ème} trait confirmant la thèse de Wood. Ce trait se serait transmis d'*Homo ergaster* à *Homo sapiens*, mais non à *Homo erectus*, qui présente le trait « hypermorphie neurale ». Comment expliquer ce fait ?

Une explication pourrait résider dans la phylogénie (voir figure 38) : *Homo ergaster* africain ne serait pas l'ancêtre d'*Homo erectus*. Ainsi, *Homo erectus* saurait directement « hérité » le caractère ancestral d'une espèce antérieure à *Homo ergaster* (*Homo habilis* / *rudolfensis* ?), ou d'une population parallèle (dont D2735 serait voisin ?). L'observation d'une hypermorphie neurale chez D2735 (Cf infra) vient renforcer cette hypothèse. L'étude de la mandibule de *Homo habilis* / *rudolfensis* serait à ce titre riche en renseignements.

Chez KNM WT 15000, la longueur et la position d'arcade sont en tous points comparables à celles de *Pan paniscus*. Il s'agit néanmoins d'une mandibule de classe 3, chez qui la longueur d'arcade devrait encore diminuer essentiellement par avancée du point M1 (figure 24). Il est donc probable qu'à l'âge adulte l'arcade ressemble plus à celle de Ckn G1.

De même, si l'on prend en compte l'immaturité de cette mandibule, la valeur relativement faible du segment TM-Po ne doit pas être considérée comme une hypomorphie. Il est même probable que l'unité symphysaire soit proportionnellement plus importante que chez *Homo erectus*, comme le suggère Wood (1992).

Chez KNM WT 15000, les unités postérieures connaissent une orientation légèrement moins verticale que chez les autres représentants du genre *Homo*. L'angle A1 est cependant similaire à celui que l'on observe chez un *Homo sapiens* de classe 3 (voir figure 23). Les angles A2 et A3 sont en revanche bien plus importants que ceux que l'on observe chez un *Homo sapiens* de classe 3, et sont plus proches de ceux de *Pan troglodytes*. La conformation postérieure chez KNM WT 15000 est donc un mélange de caractères de type moderne (l'unité condylienne) et de caractères de type "panines" (les unités coronoïde et condylienne). Comment expliquer ce fait, alors que chez les autres espèces y compris chez *Australopithecus africanus* qui lui est antérieure, ces traits sont plus "modernes" (orientation plus verticale) ? Faut-il y voir chez KNM WT 15000 une adaptation à une moindre puissance masticatoire, tout comme la réduction du segment FM-TM ? Et dans ce cas pourquoi ces angles ne sont-ils pas observés chez *Homo sapiens*, espèce à la puissance masticatoire elle aussi réduite ?

Si l'on prend en compte la conformation condylienne (ainsi que sa prévision de développement) et celle de la symphyse ainsi que l'hypomorphie du segment neural, KNM WT 15000 est proche d'*Homo sapiens*. Si l'on prend en compte celle de l'arcade, il est plus proche de Ckn G1.

Sur bien des points, la mandibule de KNM WT 15000 est également très proche de celle de *Pan paniscus* (figure 26, tableau 6) : mais celle-ci est aussi très proche de celle d'*Homo sapiens* !

Au final, la conformation de la mandibule KNM WT 15000 peut être résumée comme un mélange de caractères :

- de type *Homo* au sens large, partagés par tous les représentants du genre *Homo* étudiés : il s'agit de la conformation condylienne (et sa prévision de développement).
- de type Panines (homoplasie ?) : conformation des unités coronoïde et angulaire.
- de type *Homo erectus* Ckn G1 + panines : conformation de l'arcade.
- de type *Homo sapiens* (+ panines) : hypomorphie du segment FM-TM.
- de type *Homo sapiens* + heidelbergensis + neanderthalensis + panines : plicature de la baguette basale.

D2735 est une mandibule extrêmement composite. Comme nous l'avons précisé auparavant, son unité condylienne est atypique par son atrophie. Nous ne nous y attarderons donc pas. L'unité coronoïde est proche de celle des représentants du genre *Homo* les plus récents (Ckn G1, heidelbergensis, neanderthalensis, sapiens), c'est-à-dire de direction verticale (figures 25, 27). L'unité angulaire est proche de celle d'*Homo sapiens* ou d'*Homo neanderthalensis*.

Le point M1 subit une projection antérieure hors du couloir de variation (figure 25) et se situe entre celui de KNM WT 15000 (dans le couloir de variation) et de celui de KNM BK 67.

L'unité symphysaire connaît une conformation très proche de celle de Ckn G1 (figure 25). Si l'on ajoute à cette ressemblance celle de l'unité coronoïde et la taille similaire du segment FM-TM (figure 26, tableau 6), D2735 serait un bon ancêtre hypothétique de Ckn G1.

Si l'on compare les points antérieurs disponibles, KNM BK 67 pourrait ressembler à une mandibule de type D2735 dans laquelle l'hypermorphie du segment FM-TM aurait été encore plus poussée. D2735 pourrait donc être également un bon ancêtre hypothétique de KNM BK 67.

4.3.4- *Homo heidelbergensis* et *Homo neanderthalensis*.

Les deux espèces ont des conformations étonnamment proches (figures 26, 27). Ceci confirme la continuité, déjà bien étayée (Rosas, 2001), entre les *Homo* européens du Pléistocène moyen et les *Homo neanderthalensis* ultérieurs.

La seule différence importante entre les deux espèces semble être la réduction de la longueur d'arcade chez *Homo neanderthalensis*, se traduisant par un recul du point I.

La conformation la plus proche (figures 25, 26, 27, tableau 6) est celle d'*Homo erectus* (Ckn G1), de laquelle elle diffère par :

- une position plus antérieure du point M1.
- une position plus antérieure et plus haute du point Po.

Alors que chez *Homo sapiens*, la réduction de la longueur d'arcade depuis un ancêtre hypothétique de type *Homo erectus* lato sensu se manifeste par un recul du point I avec rétroalvéolie ; chez les néandertaliens et pré-néandertaliens elle provoque une avancée du point M1, sans rétroalvéolie.

En ce qui concerne la conformation symphysaire, il est frappant de mettre en relation l'observation du développement chez les néandertaliens (voir 4.2.2.1.4) et les observations présentes : le développement de la symphyse néandertalienne est caractérisée par un point de départ "hypotrophique", suivi d'une croissance accrue par rapport aux autres hominidés jusqu'à arriver à une conformation proche de celle d'*Homo sapiens*. Autrement dit, la symphyse néandertalienne partirait d'un point de départ de type "erectus" (Ckn G1 et D2735 présentent, eux aussi, une symphyse hypotrophique) pour arriver, via une hypermorphie relative, à un type "sapiens".

Fait important, la longueur du segment FM-TM chez *Homo heidelbergensis* et *Homo neanderthalensis* est identique à celle d'*Homo erectus* (Ckn G1) et *Homo ergaster* (D2735). Ce qui est une raison supplémentaire d'affilier ces quatre espèces (figure 26, tableau 6) : le "métronome neural" y aurait le même rythme.

Enfin, la conformation des unités condylienne et coronoïde est très proche de celles d'*Homo sapiens* et *Homo erectus*. La conformation de l'unité angulaire chez *Homo heidelbergensis* est proche de celle d'*Homo erectus* et d'*Australopithecus africanus*, celle d'*Homo neanderthalensis* équidistante de celle d'*Homo sapiens* et d'*Homo erectus* (figure 25).

On décrit classiquement chez *Homo neanderthalensis* une importante projection antérieure de la partie médiane de la face (Klein, 2003), couplée à une position plus postérieure des parties latérales de la face (Stringer, Hublin et Vandermeersch, 1984). Des doutes persistent encore actuellement sur ce qui fait la particularité de la face d'*Homo neandertalensis* (Trinkaus, 2003) : est-elle à rechercher dans son extrême "prognathisme médiofacial", ou dans le contraste entre ce dernier et la position de la partie latérale de la face ?

Selon Trinkaus (2003), le degré de projection médio-faciale mesurée à la mandibule chez les néandertaliens n'est pas significativement différent de celui des spécimens non-néandertaliens du Pléistocène moyen, voire d'*Homo ergaster*. En revanche, la longueur médio-faciale est significativement diminuée chez *Homo sapiens*. La longueur faciale d'*Homo neandertalensis* n'a rien d'une autapomorphie. C'est au contraire la réduction faciale chez *Homo sapiens* qui en constitue une (Trinkaus, 2003)!

Nos observations confirment ces points, et les complètent. Chez *Homo neanderthalensis*, la projection alvéolaire est effectivement similaire à celle d'*Homo ergaster* (KNM WT 15000) et *Homo erectus* (Ckn G1), et elle serait même inférieure à celle d'*Homo heidelbergensis*. Elle est en revanche réduite chez *Homo sapiens*. La longueur de FM-TM, autre indicateur de

projection faciale, est également similaire chez *Homo erectus* (Ckn G1), *Homo heidelbergensis* et *Homo neanderthalensis*. La conformation postérieure chez *Homo heidelbergensis* et *Homo neanderthalensis* ne semble pas significativement différente de celle d'*Homo sapiens* et *Homo erectus* asiatique.

Ce qui semble faire la particularité d'*Homo neanderthalensis* (et d'*Homo heidelbergensis*) est donc :

- la réduction de l'arcade se traduisant par une avancée des secteurs dentaires latéraux, sans modification de la projection alvéolaire par rapport à *Homo erectus*. Ceci rejoint les conclusions de Trinkaus (2003).
- l'hypermorphie de la symphyse par rapport à *Homo erectus*. Ceci se traduit en revanche par une augmentation de la projection antérieure basale par rapport à *Homo erectus*, entrant en contradiction avec les conclusions de Trinkaus (2003).

Pour résumer, la mandibule néandertalienne (et pré-néandertalienne) ressemble à une mandibule d'*Homo erectus* chez qui l'arcade se serait réduite depuis l'arrière, et où une symphyse de type "sapiens" apparaîtrait au cours du développement.

Enfin, d'après nos résultats, l'une des autapomorphies les plus caractéristiques d'*Homo neanderthalensis*, la position très postérieure du foramen mentonnier par rapport aux dents, est essentiellement imputable aux changements intervenant au niveau de l'arcade.

Cette conclusion est différente de celle de Stefan et Trinkaus (1998) selon qui cette position est le résultat de mécanismes complexes et multifactoriels faisant intervenir à la fois les dimensions alvéolo-dentaires mais aussi la croissance du corps mandibulaire et celle du canal mandibulaire. D'après notre travail, ces deux derniers facteurs ne sont pas déterminants.

4.3.5- *Homo sapiens*.

D'après la figure 26, la mandibule d'*Homo sapiens* archaïque (Irhoud 3) présente une conformation postérieure de type *Homo erectus* (Ckn G1) hypomorphe. La conformation de FM-Go, FM-TM et FM-M1 ressemble à une conformation de type KNM WT 15000 hypomorphe.

La caractéristique la plus marquante de la mandibule d'*Homo sapiens* moderne est l'extrême rétrusion du point I, sans équivalent chez les hominidés (autapomorphie). Cette rétroalvéolie est surtout due à une réduction de la longueur d'arcade (figures 25, 26). Le recul de l'arcade semble y remplir une moindre importance puisque la position du point M1 est voisine de celle d'*Homo erectus* asiatique (Ckn G1), de *Homo erectus* européen (D2735) ramené au couloir de variation alvéolaire, et même antérieure à celle d'*Homo ergaster* (KNM WT 15000).

Les autres caractéristiques d'*Homo sapiens* n'ont rien d'inédit dans la lignée des hominines :

- l'hypomorphie du segment neural FM-TM (figures 25, 25, 27 et tableau 6) est déjà présent chez KNM WT 15000 (donc hérité d'*Homo ergaster* ?) et même chez les panines (probable homoplasie).
- l'hypermorphie du segment symphysaire TM-Po (figures 25, 25, 27 et tableau 6) est chez les hominines uniquement partagé avec *Homo heidelbergensis* et *Homo neanderthalensis* : s'agit-il d'un trait dérivé hérité de l'ancêtre commun de la lignée *sapiens* et de la lignée néandertalienne ? Toutefois il est probable qu'il ne s'agisse pas du même trait (homoplasie) car son développement n'est pas le même chez *Homo neanderthalensis* où il apparaît au cours de l'ontogénèse, et chez *Homo sapiens* où il est présent dès les premiers stades (voir la partie consacrée au développement).

Dans cette éventualité, l'hypermorphie de la symphyse serait une autapomorphie d'*Homo sapiens*.

- les unités coronoïde et condylienne sont en tous points comparables à celles des autres représentants du genre *Homo* du Pléistocène moyen (figure 25).
- l'unité angulaire, tout en restant proche de celle d'*Homo neandertalensis*, d'*Homo heidelbergensis* et d'*Homo erectus* africain (KNM BK 67), peut être considérée comme hypomorphe ; ceci sans doute par réduction de la puissance masticatoire.

La mandibule d'*Homo sapiens* est donc une mosaïque de caractères, et peut être comparée à un mélange :

- à l'arrière, d'une branche mandibulaire d'*Homo* du Pléistocène moyen,
- à l'avant, d'une base mandibulaire d'*Homo ergaster*,
- sur laquelle l'arcade aurait été considérablement réduite depuis l'avant
- et sur laquelle la symphyse serait hypermorphe (trait partagé avec les néandertaliens ou autapomorphie ?).

Enfin, un fait important est à souligner : la présence d'un menton, considérée comme un trait spécifique d'*Homo sapiens*, est un caractère multifactoriel lié à la fois à une rétroalvéolie dégageant l'extrémité antérieure de la base mandibulaire, mais aussi à une hypermorphie de l'unité symphysaire (elle même probablement liée, comme nous allons le voir, à une hypomorphie de l'unité basale). Robinson (1913) a suggéré que les matrices fonctionnelles linguale et pharyngienne maintiennent chez *Homo sapiens* la longueur mandibulaire au dessus d'une certaine limite, alors que la région alvéolaire subit, elle, un recul (en suivant le massif facial par l'intermédiaire de l'occlusion ?).

Précisons en tout cas que la présence d'un menton ne semble pas apporter un avantage mécanique à la mandibule lors de la mastication (Ichim, Swain et Kieser, 2006).

4.3.6- Synthèse.

Nos observations montrent que la mandibule ne suit pas une évolution homogène, globale, mais "en mosaïque", différente pour chaque unité ou région. Nous observons notamment une évolution distincte des régions antérieure (corps) et postérieure (branche), et au sein de cette dernière, une dissociation entre l'unité angulaire et les unités condylienne et coronoïde.

La distinction biologique d'une mandibule antérieure et d'une mandibule postérieure est, comme nous l'avons vu, bien établie dans la littérature. Le segment neural constitue l'axe de liaison de ces deux parties et leur éloignement réciproque le long de cet axe est un des éléments décisifs de la variabilité mandibulaire.

Région antérieure

Dans la région du corps mandibulaire, un processus analogue est à l'œuvre dans plusieurs lignées (Gorilles, Australopithèques, Paranthropes et certains individus de l'espèce *Homo erectus* lato sensu), regroupant des phénomènes semblables :

- hypermorphie du segment FM-TM
- antériorisation des points M1, I et Po
- absence de plicature de la baguette basale FM-Po autour du point TM.

Ce processus semble connaître une cause commune et unique qui est l'hypermorphie du segment FM-TM, segment neural.

Le phénomène exactement inverse est observé chez les panines et *Homo sapiens*.

Il est possible que ce développement particulier trouve son explication dans des modalités alimentaires nécessitant le soutien d'une base hypermorphie. Chez Gorilla (Taylor, 2002), les australopithèques, les paranthropes et les premiers représentants du genre *Homo* à l'exception notable d'*Homo ergaster* et *Homo erectus* tardif (Wood et Aiello, 1998) une particulière robustesse du corps mandibulaire (en termes d'épaisseur et de hauteur du corps mandibulaire par rapport au poids corporel) est déjà connue et a été reliée à de plus grandes contraintes

masticatoires. Or les espèces concernées par cette robustesse sont identiques à celles concernées par l'hypermorphie du segment neural, trait qui pourrait donc être associé à de grandes contraintes masticatoires. Nous avons déjà noté que les genres *Gorilla* et *Paranthropus* présentaient une alimentation proportionnellement plus résistante que les autres espèces. D'après Ungar et al (2006), cela est également le cas pour *Homo erectus*.

Chez les panines, l'absence de ce soutien par une base hypermorphie se solde par une proalvéolie mettant mécaniquement une partie de la denture en porte à faux. Si cette proalvéolie est viable chez les panines, dont l'alimentation est essentiellement molle, elle ne l'est plus chez des espèces où les contraintes masticatoires sont bien plus importantes.

L'hypermorphie du segment neural est probablement présente très tôt dans la lignée des australopithèques. Elle est également présente chez les gorilles et *Homo erectus* (voire *Homo neanderthalensis*). Ceci amène deux hypothèses :

- Ce trait est un trait ancestral déjà présent chez l'ancêtre commun des gorillinés et des homininés, et qui s'est maintenu tout au long de la phylogénie du genre *Homo*, jusqu'à *Homo erectus* voire *Homo neanderthalensis*, quoiqu'en diminuant au cours de l'évolution. Il a en revanche été perdu dans la lignée des panines et dans celle d'*Homo sapiens* (via *Homo ergaster* ?). Ce modèle est résumé dans la figure 37. Il offre l'avantage de satisfaire au principe de parcimonie.
- Ce trait, inexistant chez l'ancêtre commun des hominidés, est apparu de façon indépendante dans la lignée des gorillinés ainsi que dans celles des hominines. Dans cette dernière, il se serait accru dans certaines branches (*Paranthropus robustus*, KNM BK 67), se serait atténué dans d'autres (*Homo erectus*, *Homo neanderthalensis*) et aurait à nouveau disparu dans la branche qui conduit à *Homo sapiens*. Le "métronome" neural subirait des accélérations et décélérations au cours de l'évolution

et dans des lignées distinctes, peut-être par un mécanisme adaptatif à des contraintes environnementales (alimentaires) similaires.

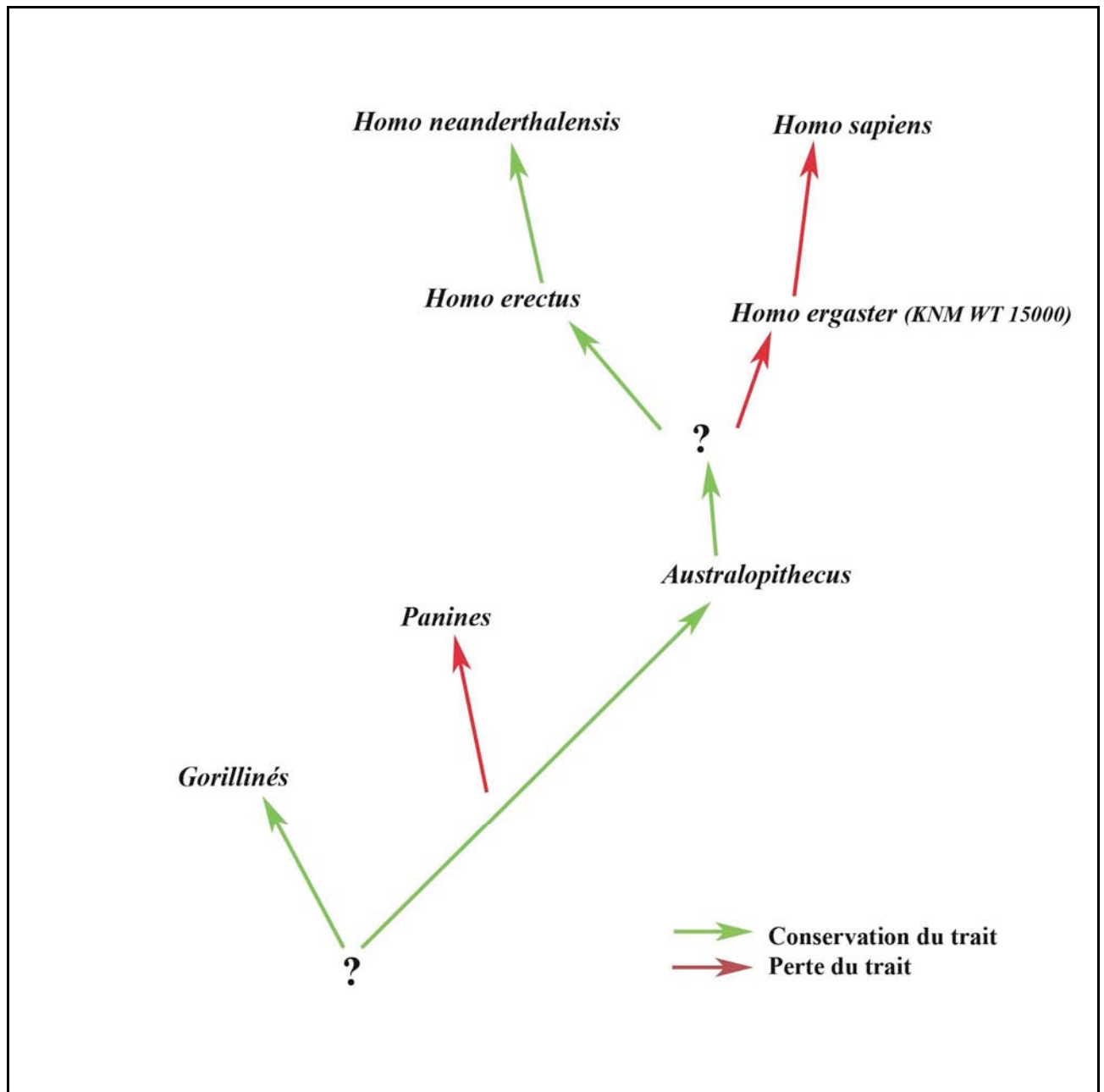


Figure 37 : Phylogénèse hypothétique du trait "hypermorphie du segment neural".

Il est plausible que l'hypermorphie du segment FM-TM, comme cela est observé chez toutes les espèces concernées par ce trait, entraîne une hypomorphie du segment TM-Po. Ceci irait dans le sens de la nature identique, ou tout au moins intégrée, de la baguette basale depuis le point FM jusqu'au point Po. La longueur de cette unité basale FM-Po serait maintenue dans

certaines limites sous la contrainte des matrices fonctionnelles pharyngo-linguale en arrière et labio-mentonnière en avant. Ainsi, en son sein, l'augmentation d'une de ses parties ne s'accompagnerait pas de la poussée de l'autre partie vers l'extérieur (comme cela pourrait se produire s'il s'agissait de deux unités indépendantes), mais de sa réduction réciproque.

Chez *Homo neanderthalensis* (et *heidelbergensis*), ce phénomène prend un aspect spécifique puisque l'hypermorphie du segment FM-TM n'entraîne une hypomorphie du segment TM-Po que dans les premiers stades du développement, après lesquels il subit une accélération de croissance.

L'hypomorphie du segment TM-Po est associée à l'hypermorphie du segment FM-TM mais également à un angle A5 réduit. Ceci nous oriente vers une quatrième hypothèse explicative de l'absence de plicature de la baguette basale autour du point TM chez les espèces au segment FM-TM hypermorphie. Cette hypothèse s'inspire de l'exemple de la courbe logarithmique du nerf mandibulaire (Hildyard, Moore et Corbett, 1976) : plus la différence (ratio) d'accrétion est importante (augmentant de l'intérieur de la spirale vers l'extérieur), plus la courbe est fermée (constantes plus élevées). Dans le cas présent, l'hypermorphie du segment FM-TM et l'hypomorphie du segment TM-Po inverse littéralement le ratio d'accrétion (diminution du taux d'accrétion de l'intérieur vers l'extérieur), ce qui logiquement conduirait non seulement à diminuer sa courbure basale après le point TM, mais aussi à l'inverser (vers le bas et non vers le haut)! Comme nous l'avons vu chez *Gorilla beringei graueri*, la plicature inverse et l'hypomorphie de Po sont plus importantes à la classe 1, puis diminuent au cours du développement : le phénomène suspecté ici (inversion du ratio d'accrétion) serait surtout actif dans les stades primordiaux (pré-nataux ?) puis disparaîtrait ensuite.

Inversement, chez les espèces où on observerait une hypomorphie relative du segment FM-TM par rapport à TM-Po (par diminution du taux de croissance du premier et augmentation

du second), le ratio d'accrétion antérieur serait augmenté. Le sens de la courbe resterait donc le même (vers le haut et l'avant), mais de surcroît sa fermeture augmenterait.

Enfin, une autre explication de l'absence de plicature de la baguette basale chez les espèces au segment FM-TM hypermorphe pourrait résider dans l'hypothèse alimentaire déjà détaillée plus haut. L'hypermorphie du segment FM-TM pourrait en fait entrer dans le cadre d'une adaptation mandibulaire à une alimentation plus résistante : dans cette même optique, et dans un but de résistance aux forces de torsion exercées sur la symphyse, cette dernière se verrait remaniée, avec augmentation de son épaisseur et déplacement du point Po vers le bas.

Région postérieure

Il semble que la verticalisation de l'unité condylienne observée chez *Homo sapiens* soit un trait dérivé apparu très tôt dans la lignée des hominines (elle est objectivable chez les australopithécinés).

L'unité angulaire et l'unité coronoïde ne suivent pas une évolution aussi claire et sont dans certains cas comparables à celles des grands singes, dans d'autres comparables à *Homo sapiens*.

D'une façon générale, on observe une conformation postérieure voisine chez tous les représentants du genre *Homo* du Pléistocène moyen et ultérieur.

Au niveau des unités condylienne et coronoïde, on observe un bloc de proximité *Homo sapiens* - *Homo erectus* (Ckn G1) - *Homo heidelbergensis* - *Homo neanderthalensis*. Chez ces espèces, ces unités montrent une variabilité bien inférieure aux autres unités.

Au niveau de l'unité angulaire, on observe une hypermorphie relative de l'unité angulaire (sans tenir compte de l'angle) chez *Paranthropus boisei*, *Paranthropus robustus* et *Australopithecus africanus*, *Homo erectus* asiatique. Cette hypermorphie est atténuée chez

Homo ergaster (KNM WT 15000), *Homo heidelbergensis*, *Homo neanderthalensis* et encore plus chez *Homo erectus* européen (D2735) et *Homo sapiens*.

L'orientation de l'unité angulaire montre une tendance médiane (*Homo sapiens*, *Homo erectus* lato sensu sauf KNM WT 15000, *Pan paniscus*, australopithécinés, Gorilla) autour de laquelle nous observons un cas spécifique (*Paranthropus robustus*) à l'unité angulaire très antériorisée, et dans deux autres, postérieure (*Pan troglodytes* et KNM WT 15000). Il est possible que leurs directions reflètent des adaptations musculaires à la fonction masticatoire.

Cas particulier d'Homo erectus lato sensu.

Du point de vue de la conformation mandibulaire, le groupe *Homo erectus* lato sensu est un ensemble beaucoup moins homogène que celui des australopithécinés. Il existe cependant plusieurs pistes (notamment la taille du segment neural) permettant d'affilier :

- l'*Homo erectus* européen (D2735) et les *Homo erectus* asiatique (Ckn G1) et africain (KNM BK 67).
- *Homo erectus* asiatique et les néandertaliens (via un ancêtre commun issu de l'*Homo erectus* européen ?).
- *Homo ergaster* (KNM WT 15000) et *Homo sapiens*. Cependant, *Homo sapiens* présente également certaines similitudes avec l'*Homo erectus* asiatique.

Nos observations d'une évolution mandibulaire "en mosaïque" dans la lignée erectus-sapiens sont en faveur du modèle de l'évolution dite "réticulée", où l'on observe bien la divergence de plusieurs lignées conduisant à des espèces différentes (voir figure 38), mais avec maintien pendant un certain temps d'un métissage entre elles. Il est possible par exemple que les lignées asiatiques (*Homo erectus* asiatique), européennes (*Homo neanderthalensis*) et africaines (*Homo sapiens*) aient présenté pendant quelque temps un métissage, expliquant certaines similarités qui ne peuvent pas découler d'une ancestralité commune. La présence chez *Homo*

neanderthalensis d'une arcade réduite et d'une symphyse hypermorphe (comme chez *Homo sapiens*) sur une mandibule ressemblant à celle d'*Homo erectus* en est un exemple.

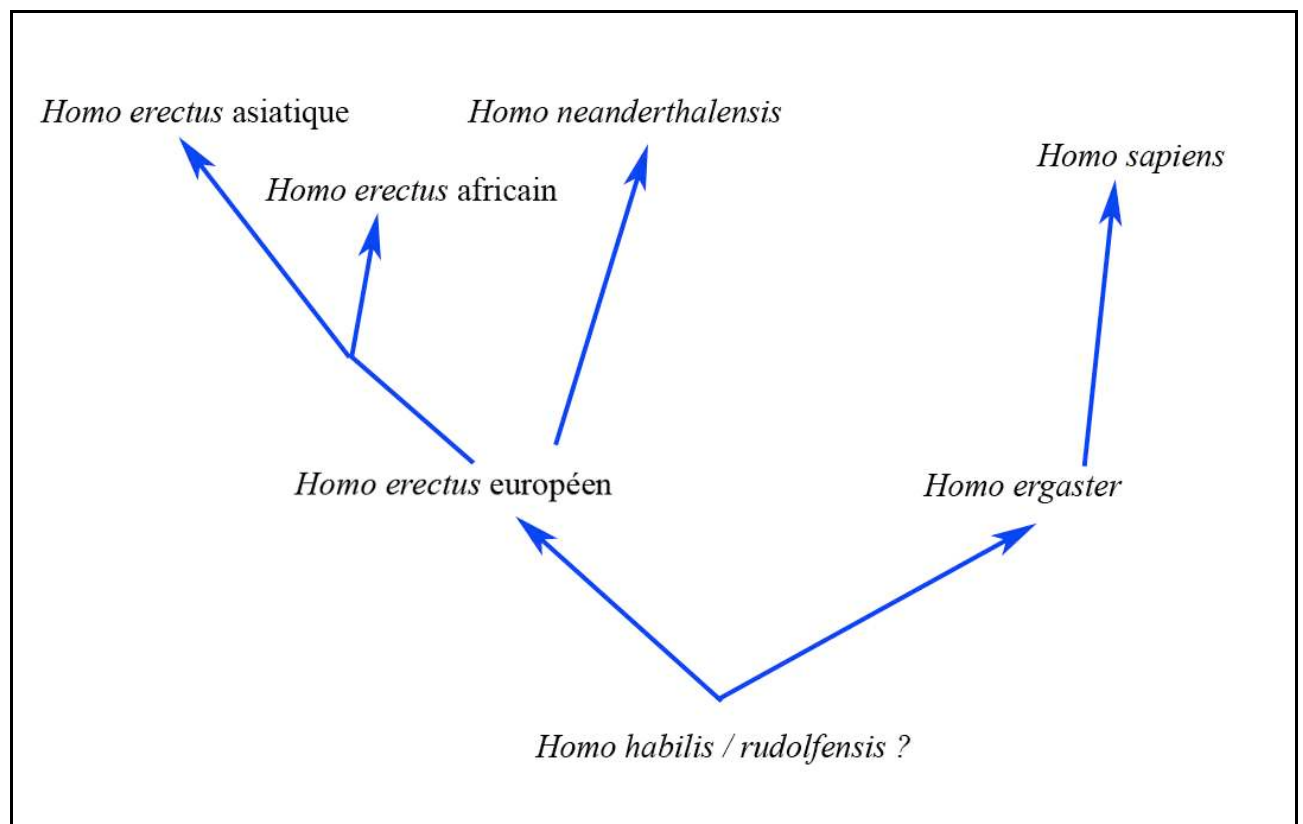


Figure 38 : Proposition d'arbre phylogénétique du genre *Homo* basée sur le segment neural.

5- Conclusions et perspectives.

La méthodologie employée procure un gain d'acuité sur les phénomènes à l'œuvre dans le développement mandibulaire et en permet la modélisation. Elle met en évidence de phénomènes dont nous n'avons pas trouvé d'autres descriptions dans la littérature. Elle permet en particulier de distinguer une région antérieure et une région postérieure au sein de la mandibule, reliée par l'axe neural dont le variabilité rend compte d'une part importante de la variabilité mandibulaire globale. Les phénomènes d'hypermorphie ou d'hypomorphie de l'axe neural, déterminant la morphologie mandibulaire antérieure, orientent vers des implications phylogénétiques, adaptationnelles et développementales. La question d'une homoplasie mandibulaire antérieure basée sur le développement neural dans le cadre de pressions environnementales similaires est posée. Le phénomène de plicature de la baguette basale rencontré dans la région symphysaire est, lui aussi, d'observation inédite.

Cette étude souligne également les comportements différents de chaque unité ou région d'un point de vue développemental mais aussi interspécifique. Par une approche microsquelettique puis macrosquelettique, il nous a été possible d'observer que la mandibule subit non pas une évolution globale, mais en mosaïque.

Notre travail confirme le rôle primordial de chef d'orchestre du nerf mandibulaire dans la variabilité mandibulaire, et par extension l'importance du développement de la matrice nerveuse, en relation avec les autres matrice, dans le développement cranio-facial. En effet, une partie importante du développement mandibulaire serait explicable par le rôle du tuteur neural. La prise en compte de l'importance de ce nerf et de son trajet pourrait éventuellement

aboutir à une meilleure prévisibilité du développement mandibulaire, utile à la pratique orthopédique.

Ces conclusions, provisoires, pourraient être approfondies par des travaux faisant appel à la même approche, mais intégrant la mandibule dans le complexe cranio-facial. En particulier, une mise en relation avec le foramen ovale pourrait confirmer les hypothèses émises dans le présent travail concernant le rôle directeur de la courbe logarithmique du nerf mandibulaire.

Il serait ainsi souhaitable d'étudier le rôle du trajet du nerf mandibulaire en mettant en rapport les foramina mentonnier et mandibulaire avec le foramen ovale.

L'étude du nerf mandibulaire et de son influence sur le développement de la mandibule entre dans le cadre plus large du développement de la face sous gouvernance de la « pince trigéminal » ». Il serait donc approprié d'étudier, en complément de ce travail, l'influence des deux autres branches du trijumeau (nerf maxillaire et ophtalmique) sur l'architecture de la face.

Ce travail nous a également permis, par la mise au point d'un protocole de recueil de données par photographie numérique, de constituer une base de données disponible pour des études ultérieures.

La méthode d'étude structurale de la mandibule basée sur la structure neurale pourrait en outre être étendue à une approche tridimensionnelle faisant par exemple appel à la tomodensitométrie.

Enfin, notre analyse de la croissance mandibulaire chez l'homme s'est faite au moyen d'une étude transversale. Il serait bon de la compléter par une étude longitudinale utilisant des téléradiographies pratiquées dans le cadre des traitements d'orthopédie dento-faciale.

Bibliographie

Anemone RL, Mooney MP, Siegel MI. Longitudinal study of dental development in chimpanzees of known chronological age : implications for understanding the age at death of plio-pleistocene hominids. *Am.J.Phys.Anthropol*, 1996;99:119-33.

Anemone RL, Watts ES, Swindler DR. Dental development of known-age chimpanzees, *Pan troglodytes* (Primates, Pongidae). *Am.J.Phys.Anthropol*, 1991;86:229-41.

Atchley WR, Hall BK. A model for development and evolution of complex morphological structures. *Biol Rev*, 1991; 66:101–157.

Bhaskar SN. Growth pattern of the rat mandible from 13 days insemination age to 30 days after birth. *Am J Anat*, 1953;92,1-53.

Bastir, M., Rosas, A. & Sheets, D. H. 2005 The morphological integration of the hominoid skull: a partial least squares and PC analysis with morphogenetic implications for European Mid-Pleistocene mandibles. *In* : Modern morphometrics in physical anthropology (ed. D. Slice), New York : Kluwer Academic/Plenum Publishers : 265–284.

Bastir M, O'Higgins P, Rosas A. Facial ontogeny in Neanderthals and modern humans. *Proc Biol Sci*, 2007;724(1614):1125–1132.

Bastir M, Rosas A. Hierarchical Nature of Morphological Integration and Modularity in the Human Posterior Face. *Am J Phys Anthropol*, 2005;128:26–34.

Behrents R.G, Johnston L.E. The influence of trigeminal nerve on facial growth and development. Am. J. Orthod. 1984 ; 85 : 199-206.

Bertrand A, Mauran G. Le plan d'occlusion et le système stomatognathique - Généralités sur le plan d'occlusion. Orthod. Fr. 1988; 59(1) : 19-74.

Björk A. Prediction of mandibular growth. Am. J. Orthod. 1969 ; 55 : 585-599.

Björk A, Helms S. Prediction of the age of maximum pubertal growth in body height. Angle orthod, 1967;37(2):134-43.

Björk A, Skieller V. Normal and abnormal growth of the mandible : a synthesis of longitudinal cephalometric implant studies over a period of 25 years. Eur.J.Orthod. 1983 ; 5 : 1-46.

Bland J.M, Altman D.G. Statistical method for assessing agreement between two methods of clinical measurement. The Lancet, 1986; i, 307-310.

Burdi AR, Moyers RE. Development of the dentition and the occlusion, in : Moyers RE, Ed. Handbook of Orthodontics. Fourth Edition. Chicago : Year Book Medical Publishers, 1988 : 99-146.

Cobb SN, O'Higgins. The ontogeny of sexual dimorphism in the facial skeleton of the african apes. J.Hum.Evol.2007, 53(2);176-90:176-90.

Curien R. Etude de la position du canal mandibulaire par rapport au condyle mandibulaire chez Homo sapiens, les Hominidés fossiles et les grands singes actuels. Mémoire de DEA, 2004.

Curien R. Contribution à l'étude du canal mandibulaire et de ses foramina chez l'homme actuel, les grands singes et les Hominidés fossiles. Thèse d'exercice : odontologie : Nancy, 2005.

Curien R, Marchal F, Dutour O. Proposition d'une nouvelle structure de référence mandibulaire. Rev.Orthop.Dento.Faciale, 2007 ;41:141-158.

Dambricourt-Malassé A. Continuity and discontinuity during hominization. Quaternary international, 1993;19:85-98.

Darling A.I, Levers B.G.H. The pattern of eruption. In : The eruption and occlusion of teeth. Londres : Poole et Stack, 1976. p 80-96.

Dean MC. Progress in understanding hominoid dental development. J.Anat,2000;197:77-101.

Dean MC. Tooth microstructure tracks the pace of human life-history evolution. Proc.R.Soc.B, 2006;273:2799-808.

Dean MC, Leakey MG, Reid D, Schrenk F, Schwartz GT, Stringer C, Walker A. Growth processes in teeth distinguish modern humans from Homo erectus and earlier hominins. Nature, 2001;414:628-31.

Dean MC, Wood BA. Developing pongid dentition and its use for ageing individual crania in comparative cross-sectional growth studies. *Folia primatol*, 1981;36:11-27.

Delachapelle C. Morphogénèse cranio-mandibulaire. *Orthod. Fr.*, 1978 ; 49 : 85-121.

Delachapelle C, Laude M. Contribution à l'étude structurale de la mandibule . *Orthod. Fr.*, 1974 ; 45(1) : 427-432.

Delachapelle C, Laude M, Thillooy G. Etude céphalométrique tridimensionnelle des unités structurales de la mandibule humaine. *Bull. Group. Int. Rech. Sc. Stomatol. Odontol.*, 1981 ; 24 : 171-191.

Delaire J. Le rôle du condyle dans la croissance de la mâchoire inférieure et dans l'équilibre de la face. *Rev. Stomatol. Chir. Maxillofac.*, 1990 ; 91(3) : 179-192.

Delattre A., Fenart R. L'hominisation du crâne étudiée par la méthode vestibulaire. Paris : éd. du CNRS., 1960.

DuBrul EL. Early hominids feeding mechanisms. *Am J Phys Anthropol*, 1977;47:305-20.

Enlow D.H. The problem of muscle tension and the stimulation of bone growth. *Anat. Rec.*, 1965 ; 151 : 451.

Enlow DH. Facial growth (3rd ed.). Philadelphia : WB Saunders, 1990.

Enlow DH, Hans MG. Essentials of facial growth. Philadelphia/London/New York: W.B. Saunders Company, 1996. 303 p.

Franciscus RG, Trinkaus E. Determinants of retromolar space presence in Pleistocene Homo mandibles. J Hum Evol, 1995;28:577–595.

Gaspard M. L'appareil manducateur et la manducation . Tome 1, Anatomie descriptive, ontogénèse et phylogénèse de la mandibule humaine . Paris : J. prélat, 1978.- 307 p.

Garn SM, Nagy JM, Sandusky ST, Trowbridge F. Economic impact on tooth emergence. Am.J.Phys.Anthropol1973;39:223-38.

Godard B, Ducasse D. L'examen radiologique en ODF. L'analyse de Gudin. Rev. Orthop. Dento Faciale, 1973;7:373-392.

Goodall J. The chimpanzees of Gombe : patterns of behavior. Boston : The Bellknap Press of Harvard University Press, 1986.

Gould SJ. 1977. Ontogeny and phylogeny. Cambridge, MA: Harvard University Press.

Groves CP. Gigantopithecus and the mountain gorilla. Nature, 1970;226:973-4.

Harcourt AH, Fossey D, Stewart KJ, Watts DP. Reproduction in wild gorillas and some comparisons with chimpanzees. J.Reprod.Fertil.Suppl, 1980;Suppl 28:59-70.

Hendricksen RP, McNamara JA Jr, Carlson DS, Yellich GM. Changes in the gonial region induced by alterations of muscle length. *J Oral Maxillofac Surg.* 1982 Sep;40(9):570-7.

Herring SW, Herring SE. The superficial masseter and gape in mammals. *Am Nat*, 1974;108:561-576.

Hildyard LT, Moore WJ, Corbett E. Logarithmic growth of the hominoid mandible. *Anat Rec*, 1976;186:405-12.

Hublin JJ. Recent evolution in northwestern africa. *Phil.Trans.R.Soc.Lond*, 1992;B337:185-91.

Hublin JJ. Northwest African Middle Pleistocene hominids and their bearing on the emergence of *Homo sapiens*. In : Barham L, Robson-Brown K (Eds). *Human roots. Africa and Asia in the middle pleistocene*. Bristol : Western Academic and Specialist, 2001 : 99-121.

Hylander WL. The fonctionnal significance of primate mandibular form. *J Morphol*, 1979a;160:223-240.

Hylander WL. Mandibular function in *Galago crassicaudatus* and *Macaca fascicularis* : an in vivo approach to stress analysis of the mandible. *J Morphol*, 1979b;159:253-96.

Hylander WL. Mandibular function and biomechanical stress and scaling. *Am Zool*, 1985;25:315-330.

Ichim I, Swain M, Kieser JA. Mandibular Biomechanics and Development of the Human Chin. J Dent Res, 2006;85(7):638-642.

Johnson PA, Atkinson PJ, Moore WJ. The development and structure of the chimpanzee mandible. J Anat, 1976;122(2):467-477.

Kiliaridis S. Masticatory muscle influence on craniofacial growth. Acta Odontol Scand, 1995;53(3):196-202.

Klein RG. Paleoanthropology. With the Neanderthals ? Science, 2003;299(5612):1525-7.

Koski K., Varrela J. The medial axis branch point in the human mandible. Anat. Anz., 1997 ; 179(3) : 273-276.

Kuykendall KL. Dental development in chimpanzees (*Pan troglodytes*) : the timing of tooth calcification stages. Am.J.Phys.Anthropol, 1996;99:135-57.

Lieberman D.E. Another face in our family tree. Nature, 2001 ; 410 : 419-420.

McCarthy R, Lieberman DE. Posterior maxillary (PM) plane and anterior cranial architecture in primates. Anat Rec, 2001;264:247–260.

Macchiarelli R, Bondioli L, Debénath A, Mazurier A, Tournepiche JF, Birch W, Dean MC. How Neanderthal molar teeth grew. Nature, 2006;444:748-51.

McNamara JA, Graber LW. Mandibular growth in the rhesus monkey (*Macaca mulatta*). *Am J Phys Anthropol*, 1975;42:15-24.

Marson J, Meuris S, Cooper RW, Jouannet P. Puberty in the male chimpanzee : progressive maturation of semen characteristics. *Biol.Reprod*, 1991;44(3):448-55.

Moorees CFA, Fanning EA, Hunt EE. Age variation of formation stages for ten permanent teeth. *J.Dent.Res*, 42;1490-1502.

Morant G.M. A biometric study of the human mandible. *Biometrika*, 1936; 28 : 84-122.

Moss M.L. Functionnal analysis of human mandibular growth. *J. Prosthet. Dent.*, 1960 ; 10 : 1149-1159.

Moss ML. An introduction to the neurobiology of orofacial growth. *Acta Biotheor*, 1972;21:236-59.

Moss ML, Meehan MA. Functionnal cranial analysis of the coronoid process in the rat. *Acta Anat*, 1970;77:11-24.

Moss ML, Moss-Salentijn L. Analysis of developmental processes possibly related to human dental sexual dimorphism in permanent and deciduous canines. *Am.J.Phys.Anthropol*, 1977;46(3):407-13.

Moss M.L, Rankow R.M. The role of the functionnal matrix in facial growth. *Angle Orthod.*, 1968 ; 38 : 95-102.

Moss M.L, Salentijn L. The primary role of the functionnal matrix in facial growth. Angle Orthod., 1969 ; 55 : 566-74.

Moss ML, Salentijn L. The logarithmic growth of the mandible. Acta Anat, 1970;77:341-60.

Moss M.L, Salentijn L. The unitary logarithmic curve descriptive of human mandibular growth. Acta. Anat.(Basel), 1971 ; 78 : 532-542.

Mugnier A. Embryologie et développement bucco-facial : introduction à la stomatologie infantile. Paris : Masson et Prélat, 1964.- 302 p.

Nakakawaji K, Kodachi K, Sakamoto T, Harazaki M, Isshiki Y. Correlation between facial patterns and function of the masticatory muscles in girls and women. Bull Tokyo Dent Coll, 2002;43(2):51-9.

Nanda RS. Growth changes in skeletal-facial profile and their significance in orthodontic diagnosis. Am J Orthod, 1971;59:501-13.

Nicholson E, Harvati K. Quantitative analysis of human mandibular shape using three-dimensional geometric morphometrics. Am J Phys Anthropol, 2006;131:368-83.

Nissen HW, Riesen AH. The eruption of the permanent dentition of chimpanzee. Am J Phys Anthropol, 1964;22:285-94.

Osborn J.W. Dental anatomy and embryology. Oxford : Blackwell, 1981.- 447 p.
(Companion to dental studies).

Ponce de Leon M, Zollikofer C. Neandertal cranial ontogeny and its implications for late hominid diversity. Nature, 2001; 412, 534–538.

Rak Y, Ginzberg A, Geffen E. 2002. Does *Homo neanderthalensis* play a role in modern human ancestry? The mandibular evidence. Am J Phys Anthropol 119:199–204.

Ranly DM. Craniofacial growth. Pediatr Dent, 2000;44(3):457-470.

Raphaël B, Lebeau J, Bettega G. Développement et croissance de la mandibule dans son environnement. Ann Chir Plast Esthét, 2001;46:478-94.

Ravosa MJ. Functional assessment of subfamily variation in maxillomandibular morphology among Old World monkeys. Am J Phys Anthropol, 1990;82:199-212.

Ricketts R.M. Cephalometric analysis and synthesis. Angle Orthod. 1961; 81: 141-156.

Riolo ML, Moyers RE, MacNamara JA, Hunter WS. An atlas of craniofacial growth. Monograph 2. Craniofacial growth series. Center for human growth and development. Ann Arbor: Univ. Michigan, 1974.

Robbins MM, Czekala NM. A preliminary investigation of urinary testosterone and cortisol levels in wild mountain gorillas. Am.J.primatol, 1997;43(1):51-64.

Robinson, L. The story of the chin. Knowledge, 1913;36:410–20.

Rosas A. Occurrence of Neanderthal features in mandibles from atapuerca-SH site. Am J Phys Anthropol, 2001;114(1):74-91.

Rosas A, Bastir M. Geometric morphometric analysis of allometric variation in the mandibular morphology of the hominids of atapuerca, sima de los huesos site. Anat.Rec, 2004;278A:551-60.

Ross C, Henneberg M. Basicranial flexion, relative brain size, and facial kyphosis in Homo sapiens and some fossil hominids. Am J Phys Anthropol, 1995;98:575–593.

Scott JH. Dento-facial development and growth. Oxford : Pergamon Press, 1967.

Scott J.H., Dixon A.D. Anatomy for students of dentistry, 3rd ed. Edinburg & London : Churchill Livingstone, 1972.- 606 p.

Simpson SW, Lovejoy CO, Meindl RS. Hominoid dental maturation. J.Hum.Evol, 1990;19:285-97.

Smartt JM, Low DW, Bartlett SP. The pediatric mandible : I. A primer on growth and development. Plast Reconstr Surg, 2005;116(1):14e-23e.

Smith BH. Dental development as a measure of life history in primates. Evolution, 1989;43:683-8.

Smith BH. Life history and the evolution of human maturation. *Evol.Anthropol*, 1992;1:134-42.

Smith BH. The physiological age of KNM-WT-15000. In : Walker A, Leakey R. (Eds). *The Nariotome Homo erectus skeleton*. Berlin:Springer, 1993:195-220.

Smith BH. Sequence of emergence of the permanent teeth in *Macaca*, *Pan*, *Homo* and *Australopithecus* : its evolutionary significance. *Am.J.Hum.Biol*,1994;6:61-76.

Smith BH, Crummett TL, Brandt KL. Ages of eruption of primate teeth : a compendium for aging individuals and compare life histories. *Yearbook of Physical Anthropology*, 1994;37:177-231.

Smith TM, Tafforeau P, Reid DJ, Grün R, Eggins S, Bouitakiout M, Hublin JJ. Earliest evidence of modern human life history in North African early *Homo sapiens*. *PNAS*,2007;104(15):6128-33.

Stefan VH, Trinkaus E. La Quina 9 and Neandertal mandibular variability. *Bull Mém Soc Anthropol Paris*, 1998;10:293-324.

Stein PL, Rowe BM. *Physical anthropology*. 9th ed. Boston : McGraw-Hill, 2006.

Stringer CB, Hublin JJ, Vandermeersch B. The origin of anatomically modern humans in Western Europe. *In* : *The origins of modern humans*, eds Smith FH, Spencer F. New-York : Liss : 51-135.

Swindler DR. Nonhuman primate dental development and its relationship to human dental development. In : Nonhuman primate models for human growth and development (ed : Watts ES), 1985 ; New-york : AR Liss : 351-81.

Taylor AB. Masticatory form and function in the african apes. Am J Phys. Anthropol, 2002;117:133-156.

Taylor AB, Groves CP. Patterns of mandibular variation in Pan and Gorilla and implications for African ape taxonomy. J Hum Evol, 2003;44:529–561.

Teaford MF, Ungar PS. Diet and the evolution of the earliest human ancestors. PNAS, 2000;97(25):13506-11.

Ten cate A.R. Oral histology : development, structure and function. 5^e édition. St Louis : Mosby, 1998 : 497 p.

Tutin CEG, Ham RM, White LJT, Harrison MJS. The primate community of the Lopé Reserve, Gabon : diets, response to fruit scarcity, and effects on biomass. Am J Primatol, 1997;42:1-24.

Ungar PS, Grine FE, Teaford MF, El Zaatari S. Dental microwear and diets of african early Homo. J Hum Evol, 2006;50(1):78-95.

Vandermeersch B. L'origine des hommes modernes, *in* : Aux origines de l'humanité. Sous la direction de Yves Coppens et Pascal Picq. Paris : éditions France loisirs, 2001 : 416-463.

Vanneuville G, Sakka M, Goudot P, Viallet J.F, Scheye T, Mondie J.M. Apport des techniques radiologiques dans l'exploration du canal mandibulaire. Application à l'homme fossile et comparaison avec l'homme actuel et les pongidés. Bull. Assoc. Anat. (Nancy), 1986;70(211):49-55.

Ward SC, Molnar S. Experimental stress analysis of topographic diversity in early hominid gnathic morphology. Am J Phys Anthropol, 1980;53:383-95.

Watts ES. Evolutionary trends in primate growth and development. In : Primate life history and evolution : monographs in primatology, vol 14 (Ed : C. Jean de Rousseau), New-York : Wiley-Liss : 89-104.

Williams F.L, Krovitz G.E. Ontogenic migration of the mental foramen in Neanderthals and modern humans. J. Hum. Evol., 2004 ; 47 : 199-219.

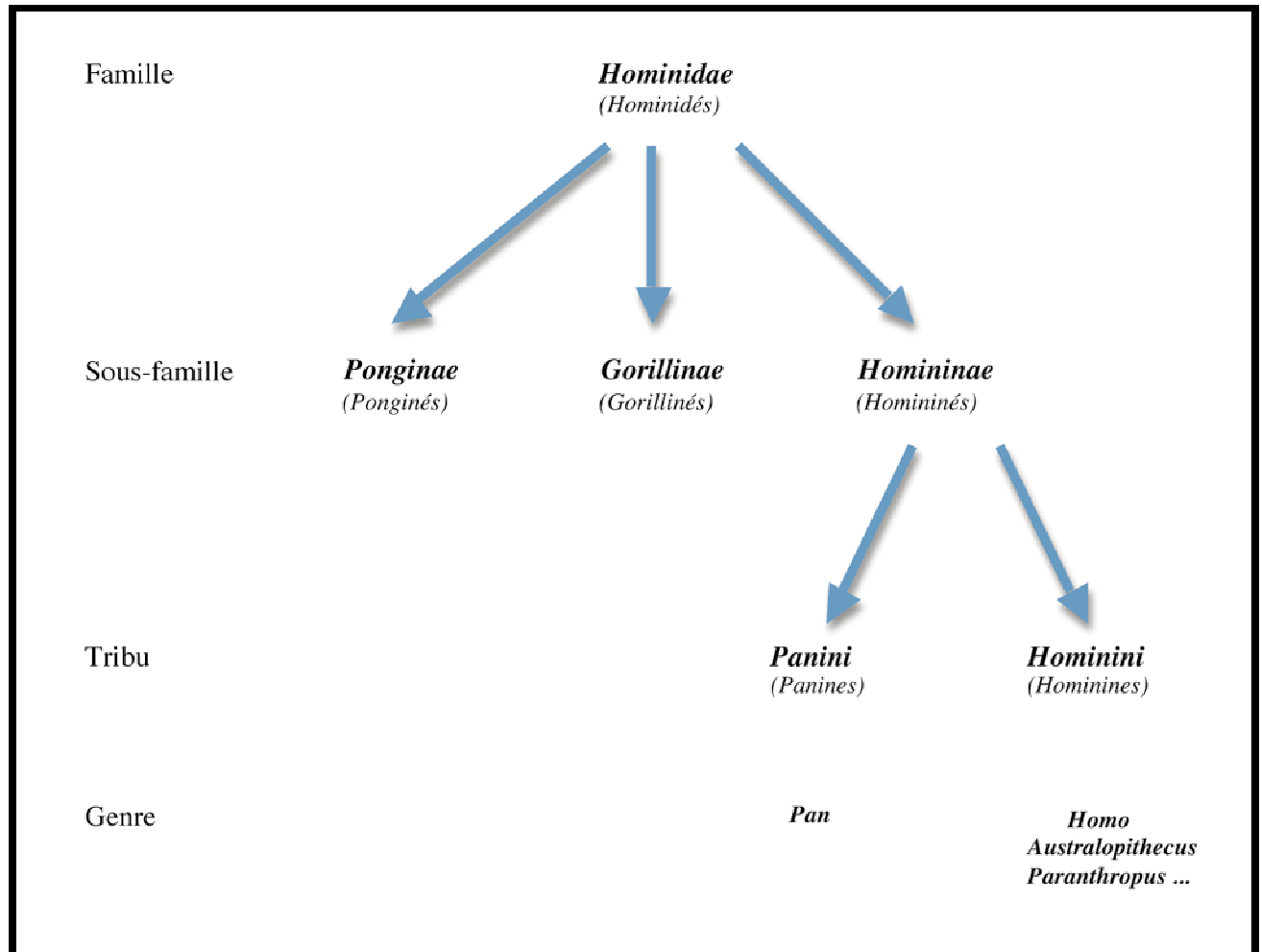
Wood B. Origin and evolution of the genus *Homo*. Nature, 1992 ; 355 : 783-790.

Wood B, Aiello LC. Taxonomic and Functional Implications of Mandibular Scaling in Early Hominins. Am J Phys Anthropol, 1998;105:523–538.

Zihlmann A, Bolter D, Boesch C. Wild chimpanzee dentition and its implications for assessing life history in immature hominin fossils. PNAS, 2004;101(29):10541-3.

Annexes

ANNEXE 1 : Classification des hominidés d'après Stein et Rowe (2006).



ANNEXE 2 : Fiabilité de la mesure.

1- Longueur mandibulaire.

mandibule	L mand	L photo	moy L mand-Lphoto	ΔL	
AAK	10,4	10,44	10,42	-0,04	
B1 10	10,4	10,34	10,37	0,06	
B1 8	10,45	10,52	10,485	-0,07	
B2 15	10,5	10,4	10,45	0,1	
B2 22	9,9	9,9	9,9	0	
B2 34	9,5	9,6	9,55	-0,1	
B3 17	10,35	10,36	10,355	-0,01	
B3 18	10,85	10,9	10,875	-0,05	
B3 20	9,95	9,97	9,96	-0,02	
B4 13	11	11	11	0	
B4 36	9,5	9,62	9,56	-0,12	
B5 16	10,9	10,94	10,92	-0,04	
B5 24	9,62	9,75	9,685	-0,13	
B5 78	9,75	9,65	9,7	0,1	
B6 10	10	9,93	9,965	0,07	
B6 2	10,5	10,43	10,465	0,07	
C2 11	9,4	9,57	9,485	-0,17	
C2 18	9,9	9,74	9,82	0,16	
C2 19	10,1	10,02	10,06	0,08	
C2 21	10	10,08	10,04	-0,08	
C2 26	9,55	9,57	9,56	-0,02	
C2 27	9,6	9,67	9,635	-0,07	
C2 28	10,6	10,72	10,66	-0,12	
C2 37	10,1	10,2	10,15	-0,1	
C2 38	9,25	9,1	9,175	0,15	
C3 15	10,5	10,42	10,46	0,08	
C3 20	10,3	10,28	10,29	0,02	
C3 27	9,55	9,4	9,475	0,15	
C3 39	10,4	10,41	10,405	-0,01	
C4 36	9,8	9,74	9,77	0,06	
C5 17	9,1	9,12	9,11	-0,02	
			-		+
Moyenne				-0,0022	
Intervalle de confiance			-0,035		0,031
Ecart-type				0,08917	
limite supérieure				0,17608	
Intervalle de confiance			0,11		0,23
limite inférieure				-0,1805	
Intervalle de confiance			-0,23		-0,122

L : longueur totale de la mandibule.

L mand : longueur mesurée au mandibulomètre

ΔL : différence entre la mesure au mandibulomètre et la mesure photographique

Les données sont exprimées en centimètres.

2- Hauteur mandibulaire.

mandibule	H mand	H photo	moy H mand-H photo	ΔH	
AAK	5,7	5,62	5,66	0,08	
B1 10	6,2	6,25	6,225	-0,05	
B1 8	4,75	4,76	4,755	-0,01	
B2 15	7,3	7,28	7,29	0,02	
B2 22	5	4,96	4,98	0,04	
B2 34	4,9	4,97	4,935	-0,07	
B3 17	5,8	5,82	5,81	-0,02	
B3 18	5,7	5,68	5,69	0,02	
B3 20	4,7	4,64	4,67	0,06	
B4 13	6,8	6,7	6,75	0,1	
B4 36	3,75	3,8	3,775	-0,05	
B5 16	3,75	3,77	3,76	-0,02	
B5 24	3,6	3,58	3,59	0,02	
B5 78	6,5	6,54	6,52	-0,04	
B6 10	5,9	5,87	5,835	0,03	
B6 2	4,8	4,7	4,75	0,1	
C2 11	3,8	3,77	3,785	0,03	
C2 18	4,6	4,45	4,525	0,15	
C2 19	4,7	4,73	4,715	-0,03	
C2 21	4,6	4,67	4,635	-0,07	
C2 26	6,45	6,37	6,41	0,08	
C2 27	5,5	5,52	5,51	-0,02	
C2 28	5,5	5,44	5,47	0,06	
C2 37	6	6,04	6,02	-0,04	
C2 38	5,4	5,52	5,46	-0,12	
C3 15	5,7	5,75	5,725	-0,05	
C3 20	5,2	5,33	5,265	-0,13	
C3 27	5,1	5,13	5,115	-0,03	
C3 39	5,3	5,22	5,26	0,08	
C4 36	4,1	4,2	4,15	-0,1	
C5 17	4	3,9	3,95	0,1	
			-		+
Moyenne				0,00387097	
Intervalle de confiance			-0,022		0,029
Ecart-type				0,07022238	
limite supérieure				0,14431573	
Intervalle de confiance			0,099		0,18
limite inférieure				-0,1365738	
Intervalle de confiance			-0,18		0,09

H : hauteur de la mandibule.

H mand : hauteur mesurée au mandibulomètre

ΔL : différence entre la mesure au mandibulomètre et la mesure photographique

Les données sont exprimées en centimètres.

3- Diagrammes d'accord de Bland-Altman.

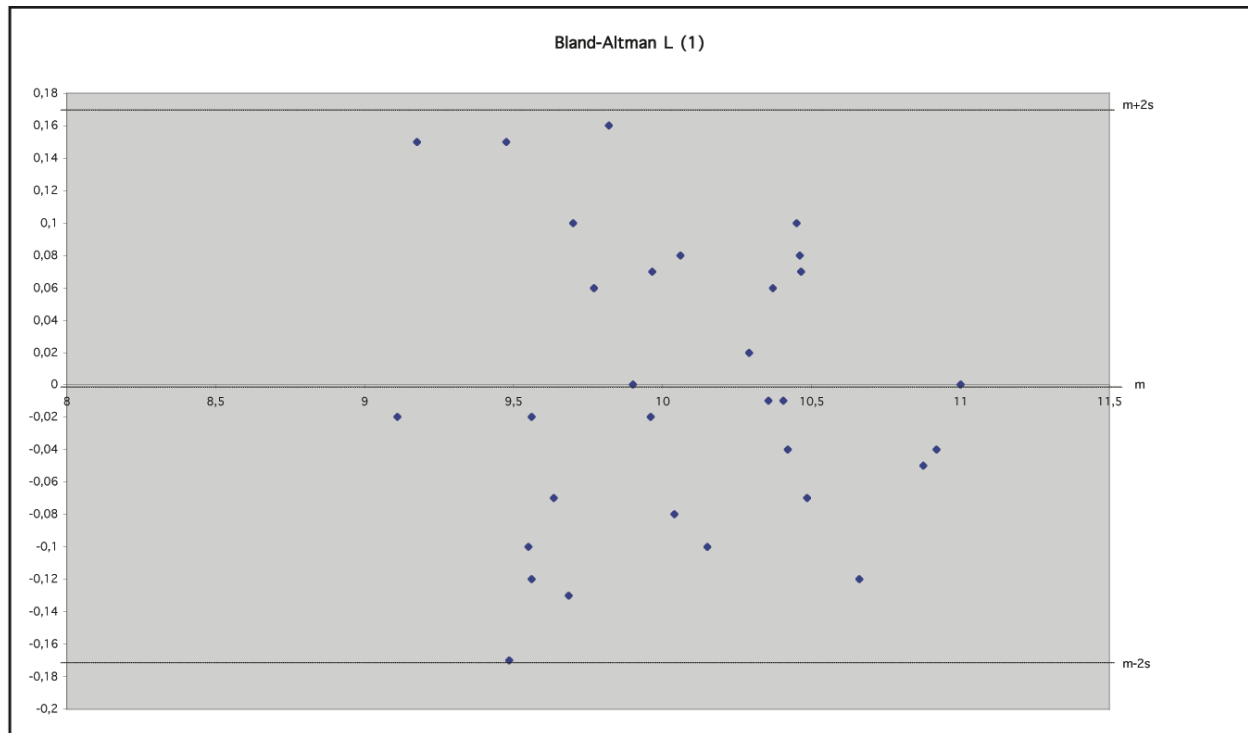


Diagramme d'accord de Bland et Altman : longueur mandibulaire.

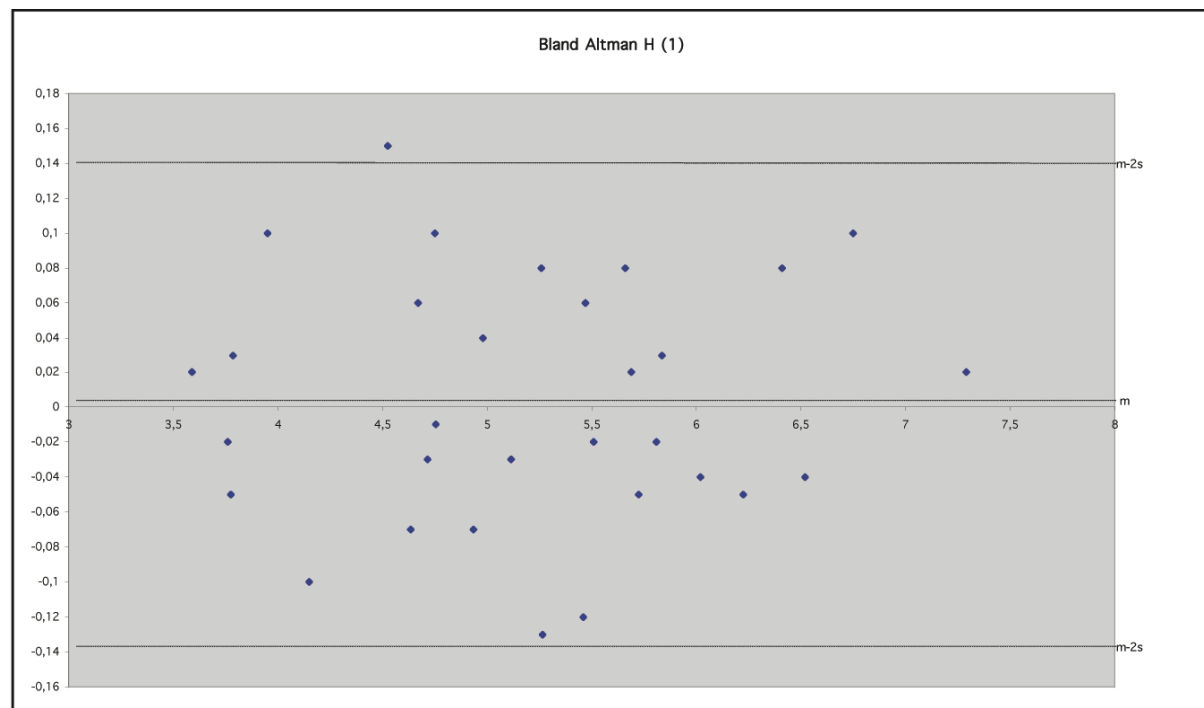


Diagramme d'accord de Bland et Altman : hauteur mandibulaire.

ANNEXE 3 : Répétabilité.

Examineur 1

Mesure de la longueur mandibulaire.

mandibule	L photo 1-1	L photo 1-2	moyenne L	ΔL	
B1 10	10,34	10,45	10,395	-0,11	
B2 15	10,4	10,37	10,385	0,03	
B2 22	9,9	9,81	9,855	0,09	
B2 34	9,6	9,7	9,65	-0,1	
B3 18	10,9	10,93	10,915	-0,03	
B3 20	9,97	9,93	9,95	0,04	
B4 36	9,62	9,52	9,57	0,1	
B5 16	10,94	10,92	10,93	0,02	
B5 24	9,75	9,75	9,75	0	
B5 78	9,65	9,6	9,625	0,05	
B6 10	9,93	9,98	9,955	-0,05	
B6 2	10,43	10,4	10,415	0,03	
C2 18	9,74	9,79	9,765	-0,05	
C2 21	10,08	10,05	10,065	0,03	
C2 38	9,1	9,17	9,135	-0,07	
C3 15	10,42	10,47	10,445	-0,05	
C3 27	9,4	9,42	9,41	-0,02	
C4 36	9,74	9,7	9,72	0,04	
C5 17	9,12	9,21	9,165	-0,09	
		-			+
Moyenne				-0,0073684	
intervalle de confiance			-0,0373684		0,02263158
ecart-type				0,06059721	
limite supérieure				0,113826	
intervalle de confiance			0,061826		0,165826
limite inférieure				-0,1285628	
intervalle de confiance			-0,1805628		-0,0765628

L photo 1-1 : première mesure photographique de la longueur mandibulaire par le premier examinateur.

L photo 1-2 : deuxième mesure par le premier examinateur.

L'échantillon utilisé étant inférieur à 30 individus, l'écart-type calculé est l'écart-type estimé de la population.

Les données sont exprimées en centimètres.

Mesure de la hauteur mandibulaire.

mandibule	H photo 1-1	H photo 1-2	moyenne H	ΔH	
B1 10	6,25	6,24	6,245	0,01	
B2 15	7,28	7,3	7,29	-0,02	
B2 22	4,96	4,89	4,925	0,07	
B2 34	4,97	4,9	4,935	0,07	
B3 18	5,68	5,68	5,68	0	
B3 20	4,64	4,66	4,65	-0,02	
B4 36	3,8	3,85	3,825	-0,05	
B5 16	3,77	3,79	3,78	-0,02	
B5 24	3,58	3,58	3,58	0	
B5 78	6,54	6,55	6,545	-0,01	
B6 10	5,87	5,85	5,86	0,02	
B6 2	4,7	4,78	4,74	-0,08	
C2 18	4,45	4,4	4,425	0,05	
C2 21	4,67	4,67	4,67	0	
C2 38	5,52	5,56	5,54	-0,04	
C3 15	5,75	5,68	5,715	0,07	
C3 27	5,13	5,12	5,125	0,01	
C4 36	4,2	4,2	4,2	0	
C5 17	3,9	3,85	3,875	0,05	
			-		+
Moyenne				0,00578947	
intervalle de confiance			-0,0142105		0,02578947
ecart-type				0,04069344	
limite supérieure				0,08717634	
intervalle de confiance			0,05217634		0,12217634
limite inférieure				-0,0755974	
intervalle de confiance			-0,1105974		-0,0405974

H photo 1-1 : première mesure photographique de la hauteur mandibulaire par le
premier examinateur.

H photo 1-2 : deuxième mesure par le premier examinateur.

L'échantillon utilisé étant inférieur à 30 individus, l'écart-type calculé est l'écart-type estimé de la population.

Les données sont exprimées en centimètres.

Diagrammes de Bland-Altman.

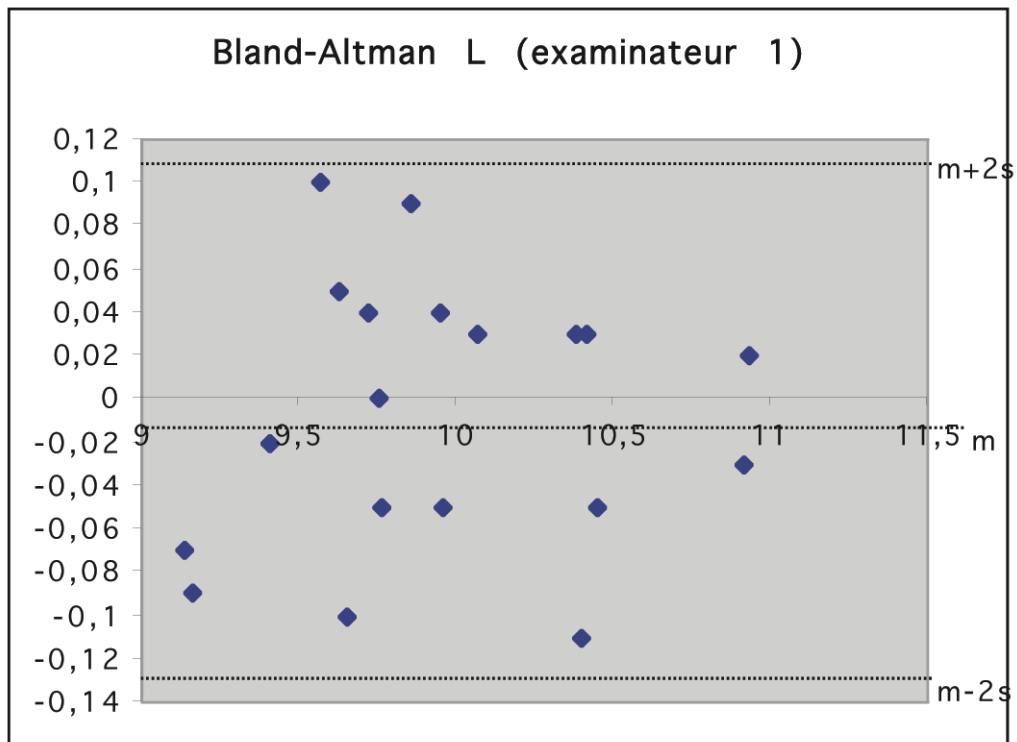


Diagramme de Bland-Altman, Longueur mandibulaire, examineur 1

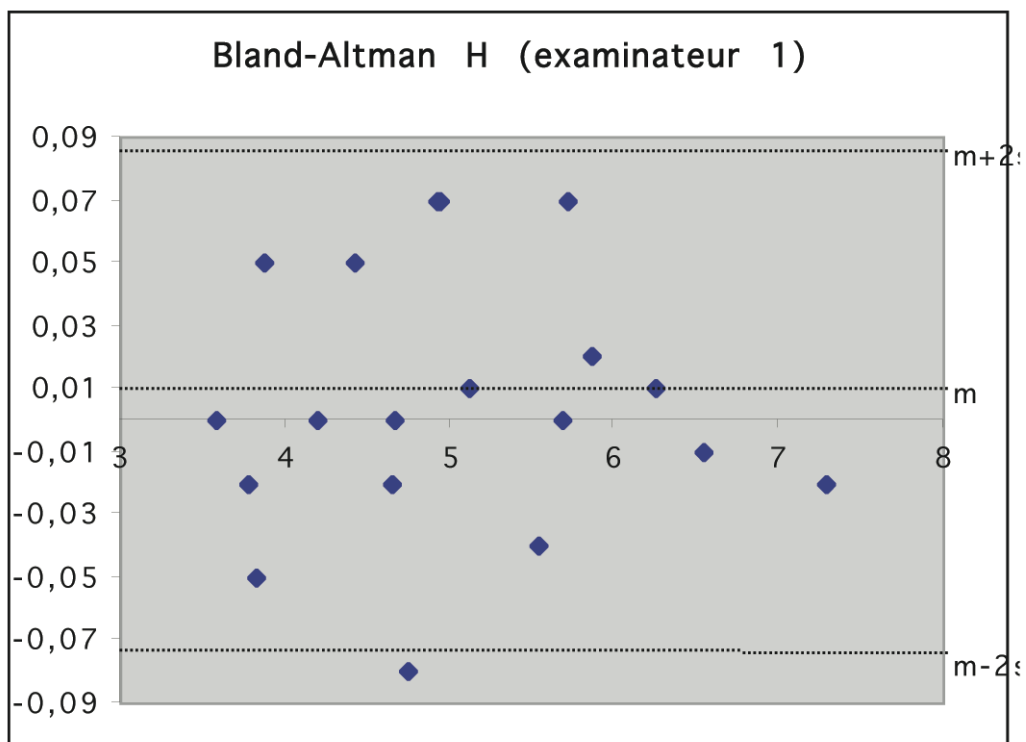


Diagramme de Bland-Altman, hauteur mandibulaire, examineur 1.

Examineur 2

Mesure de la longueur mandibulaire.

mandibule	L photo 2-1	L photo 2-2	ΔL	moyenne L
B1 10	10,4	10,37	0,03	10,385
B2 15	10,4	10,44	-0,04	10,42
B2 22	9,8	9,82	-0,02	9,81
B2 34	9,49	9,56	-0,07	9,525
B3 18	10,88	10,8	0,08	10,84
B3 20	9,98	9,95	0,03	9,965
B4 36	9,65	9,54	0,11	9,595
B5 16	11,01	10,97	0,04	10,99
B5 24	9,8	9,81	-0,01	9,805
B5 78	9,6	9,56	0,04	9,58
B6 10	9,98	9,97	0,01	9,975
B6 2	10,4	10,43	-0,03	10,415
C2 18	9,81	9,92	-0,11	9,865
C2 21	10,02	10,04	-0,02	10,03
C2 38	9,16	9,17	-0,01	9,165
C3 15	10,44	10,53	-0,09	10,485
C3 27	9,42	9,45	-0,03	9,435
C4 36	9,68	9,7	-0,02	9,69
C5 17	9,2	9,21	-0,01	9,205
	-			+
Moyenne			-0,0063158	
intervalle de confiance		-0,0323158		0,01968421
ecart-type			0,05273674	
limite supérieure			0,09915768	
intervalle de confiance		0,05915768		0,13915768
limite inférieure			-0,1117893	
intervalle de confiance		-0,1517893		-0,0717893

L photo 2-1 : première mesure photographique de la longueur mandibulaire par le deuxième examinateur.

L photo 2-2 : deuxième mesure par le deuxième examinateur.

L'échantillon utilisé étant inférieur à 30 individus, l'écart-type calculé est l'écart-type estimé de la population.

Les données sont exprimées en centimètres.

Mesure de la hauteur mandibulaire.

mandibule	H photo 2-1	H photo 2-2	ΔH	moyenne H
B1 10	6,21	6,25	-0,04	6,23
B2 15	7,34	7,33	0,01	7,335
B2 22	4,94	4,94	0	4,94
B2 34	4,97	4,95	0,02	4,96
B3 18	5,64	5,66	-0,02	5,65
B3 20	4,7	4,67	0,03	4,685
B4 36	3,91	3,86	0,05	3,885
B5 16	3,81	3,83	-0,02	3,82
B5 24	3,58	3,61	-0,03	3,595
B5 78	6,52	6,51	0,01	6,515
B6 10	5,93	5,91	0,02	5,92
B6 2	4,69	4,68	0,01	4,685
C2 18	4,45	4,43	0,02	4,44
C2 21	4,69	4,71	-0,02	4,7
C2 38	5,53	5,52	0,01	5,525
C3 15	5,72	5,69	0,03	5,705
C3 27	5,15	5,15	0	5,15
C4 36	4,2	4,21	-0,01	4,205
C5 17	3,85	3,86	-0,01	3,855
		-		+
Moyenne			0,00315789	
intervalle de confiance		-0,0068421		0,01315789
ecart-type			0,02249038	
limite supérieure			0,04813865	
intervalle de confiance		0,02813865		0,06813865
limite inférieure			-0,0418229	
intervalle de confiance		-0,0618229		-0,0218229

H photo 2-1 : première mesure photographique de la hauteur mandibulaire par le deuxième examinateur.

H photo 2-2 : deuxième mesure par le deuxième examinateur.

L'échantillon utilisé étant inférieur à 30 individus, l'écart-type calculé est l'écart-type estimé de la population.

Les données sont exprimées en centimètres.

Diagrammes de Bland-Altman.

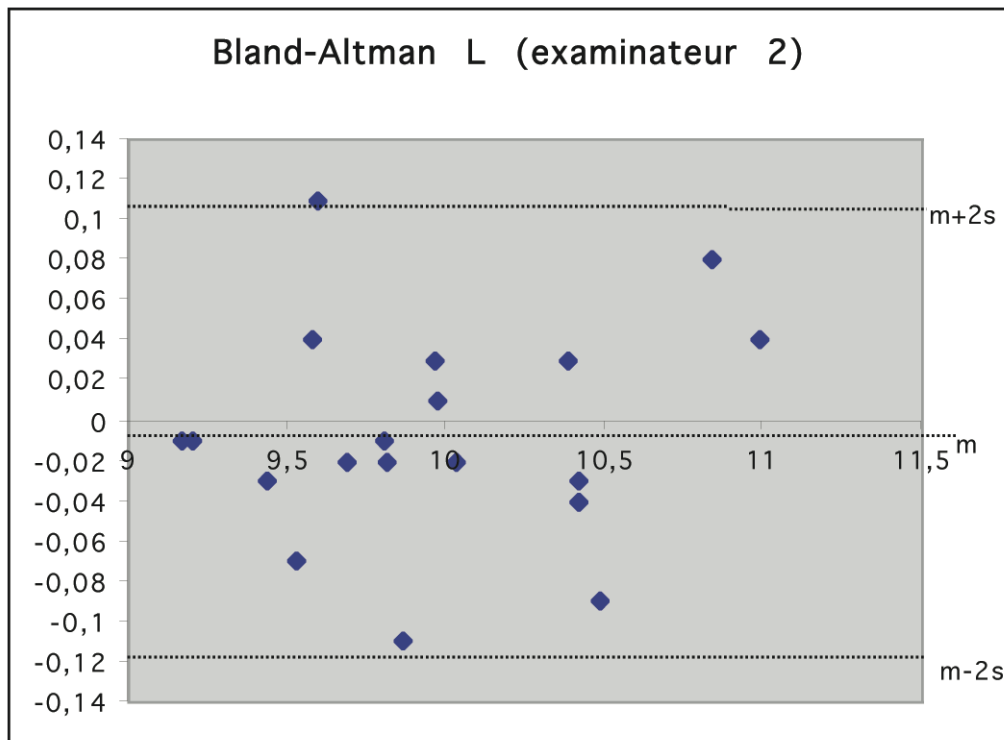


Diagramme de Bland-Altman, Longueur mandibulaire, examineur 2

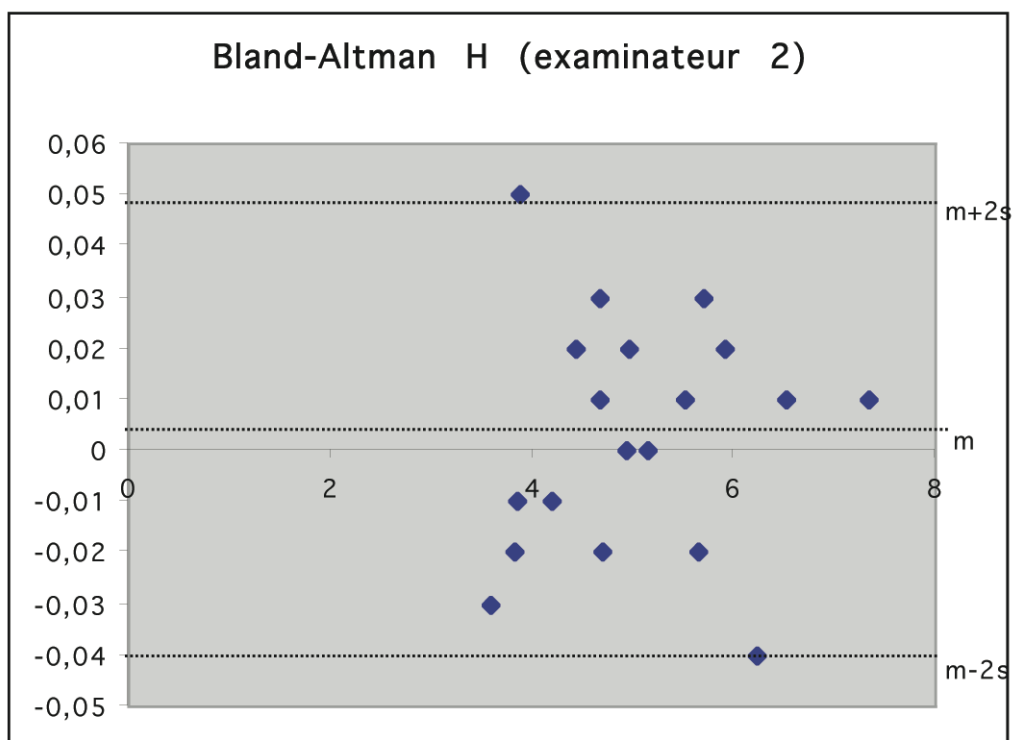


Diagramme de Bland-Altman, Hauteur mandibulaire, examineur 2

ANNEXE 4 : Reproductibilité.

Mesure de la longueur mandibulaire

mandibule	L photo 1-1	L photo 2-1	ΔL	moyenne L
B1 10	10,34	10,4	-0,06	10,37
B2 15	10,4	10,4	0	10,4
B2 22	9,9	9,8	0,1	9,85
B2 34	9,6	9,49	0,11	9,545
B3 18	10,9	10,88	0,02	10,89
B3 20	9,97	9,98	-0,01	9,975
B4 36	9,62	9,65	-0,03	9,635
B5 16	10,94	11,01	-0,07	10,975
B5 24	9,75	9,8	-0,05	9,775
B5 78	9,65	9,6	0,05	9,625
B6 10	9,93	9,98	-0,05	9,955
B6 2	10,43	10,4	0,03	10,415
C2 18	9,74	9,81	-0,07	9,775
C2 21	10,08	10,02	0,06	10,05
C2 38	9,1	9,16	-0,06	9,13
C3 15	10,42	10,44	-0,02	10,43
C3 27	9,4	9,42	-0,02	9,41
C4 36	9,74	9,68	0,06	9,71
C5 17	9,12	9,2	-0,08	9,16
		-		+
moyenne			-0,0047368	
Intervalle de confiance		-0,0332368		0,02376316
ecart-type			0,05752514	
limite supérieure			0,11031343	
intervalle de confiance		0,06031343		0,16031343
limite inférieure			-0,1197871	
intervalle de confiance		-0,1697871		-0,0697871

L photo 1-1 : première mesure de la longueur mandibulaire par le premier examinateur.

L photo 2-1 : première mesure, deuxième examinateur.

L'échantillon utilisé étant inférieur à 30 individus, l'écart-type calculé est l'écart-type estimé de la population.

Les données sont exprimées en centimètres.

Mesure de la hauteur mandibulaire.

mandibule	H photo 1-1	H photo 2-1	ΔH	moyenne H
B1 10	6,25	6,21	0,04	6,23
B2 15	7,28	7,34	-0,06	7,31
B2 22	4,96	4,94	0,02	4,95
B2 34	4,97	4,97	0	4,97
B3 18	5,68	5,64	0,04	5,66
B3 20	4,64	4,7	-0,06	4,67
B4 36	3,8	3,91	-0,11	3,855
B5 16	3,77	3,81	-0,04	3,79
B5 24	3,58	3,58	0	3,58
B5 78	6,54	6,52	0,02	6,53
B6 10	5,87	5,93	-0,06	5,9
B6 2	4,7	4,69	0,01	4,695
C2 18	4,45	4,45	0	4,45
C2 21	4,67	4,69	-0,02	4,68
C2 38	5,52	5,53	-0,01	5,525
C3 15	5,75	5,72	0,03	5,735
C3 27	5,13	5,15	-0,02	5,14
C4 36	4,2	4,2	0	4,2
C5 17	3,9	3,85	0,05	3,875
		-		+
moyenne			-0,0089474	
Intervalle de confiance		-0,0289474		0,01105263
ecart-type			0,04063894	
limite supérieure			0,07233051	
intervalle de confiance		0,03833051		0,10723051
limite inférieure			-0,0902253	
intervalle de confiance		-0,1242253		-0,0553253

H photo 1-1 : première mesure de la hauteur mandibulaire par le premier examinateur.

H photo 2-1 : première mesure, deuxième examinateur.

L'échantillon utilisé étant inférieur à 30 individus, l'écart-type calculé est l'écart-type estimé de la population.

Les données sont exprimées en centimètres.

Diagrammes de Bland-Altman.

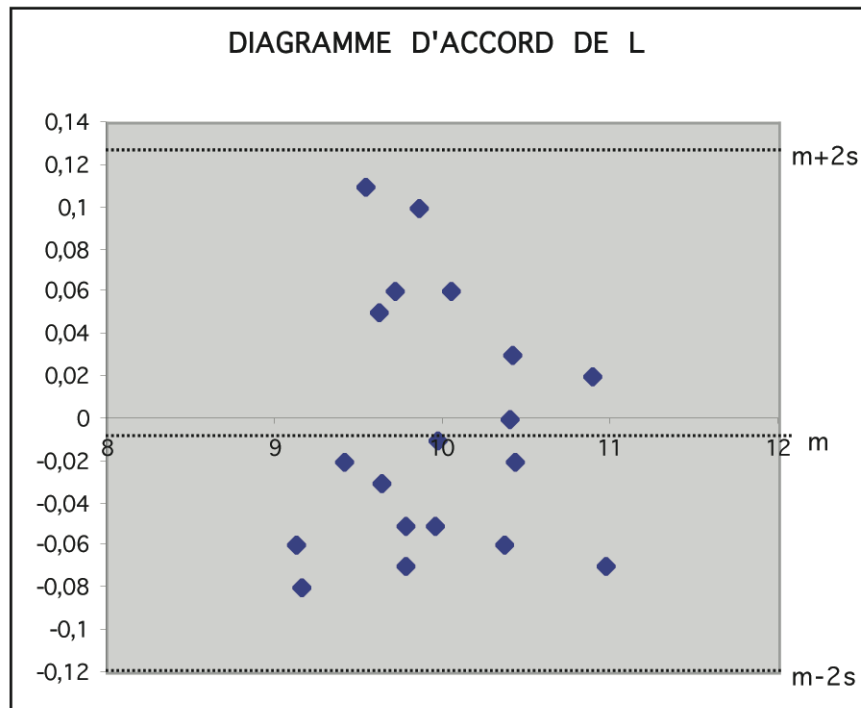


Diagramme de Bland Altman, longueur mandibulaire.

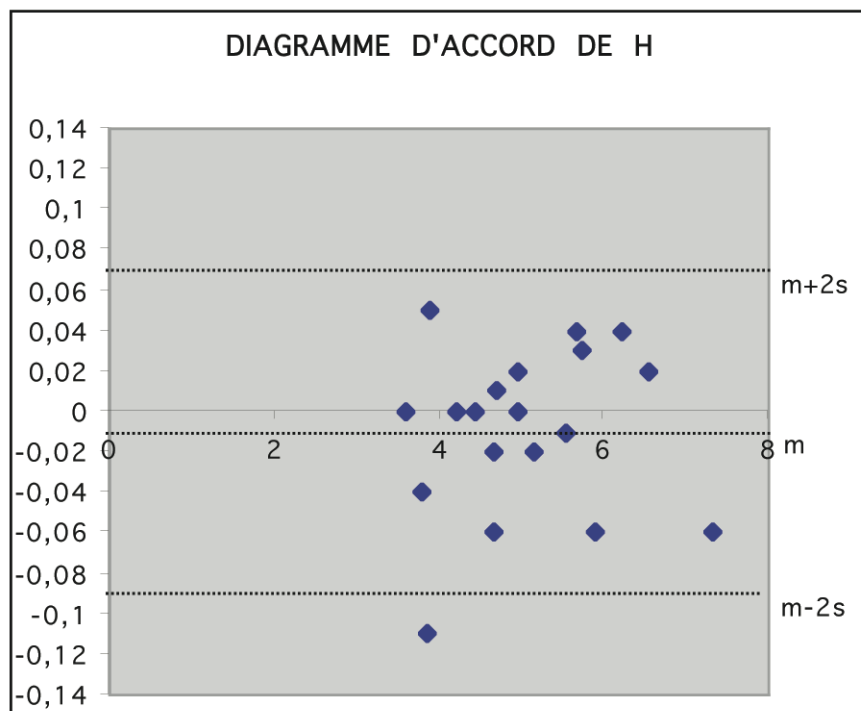


Diagramme de Bland Altman, hauteur mandibulaire.

ANNEXE 5 : ANOVA de validation du protocole de mesure.

L'analyse de variance a été réalisée sur les cinq séries de mesures (mesure réelle, 2 mesures photographiques par un opérateur 1, 2 par un opérateur 2).

L : longueur.

H : hauteur.

ANOVA Table for L

	DF	Sum of Squares	Mean Square	F-Value	P-Value
methode	4	,006	,001	,005	>,9999
Residual	90	24,013	,267		

Model II estimate of between component variance: •

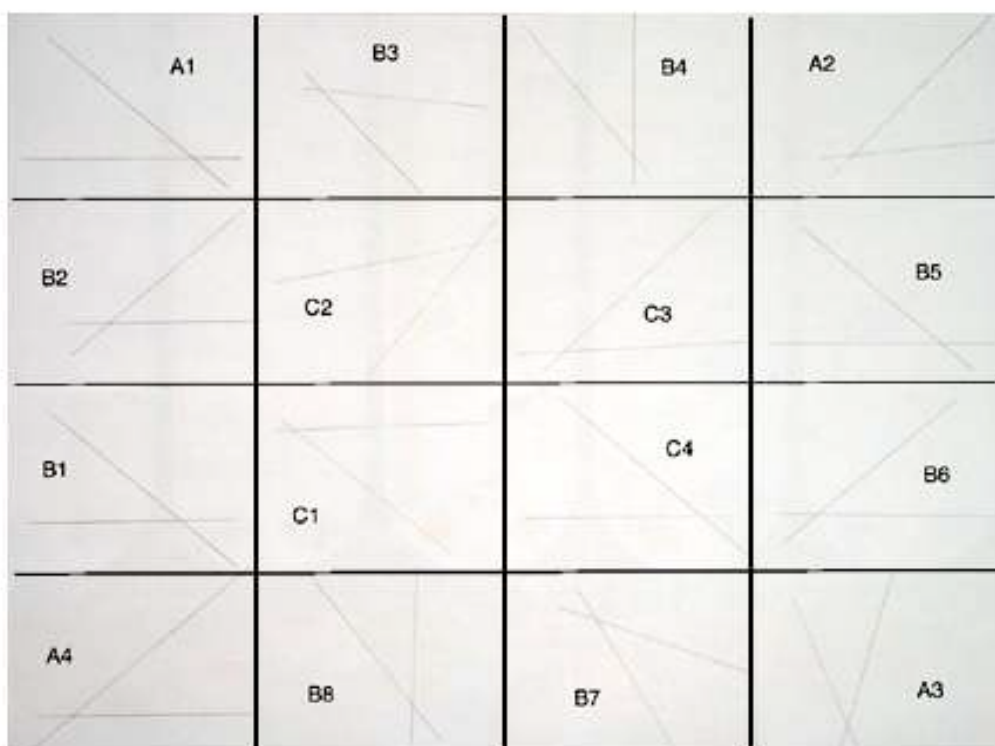
ANOVA Table for H

	DF	Sum of Squares	Mean Square	F-Value	P-Value
methode	4	,003	,001	,001	>,9999
Residual	90	92,424	1,027		

Model II estimate of between component variance: •

ANNEXE 6 : Evaluation de la déformation sphérique.

1- Mire photographique.



2- Résultats des mesures.

zone	mesure (°)	moyenne	écart-type
A1	40	39,925	0,42720019
A2	39,6		
A3	39,6		
A4	40,5		
B1	40,3	40,1375	0,25035689
B2	40,5		
B3	39,9		
B4	40,2		
B5	39,8		
B6	40,4		
B7	40		
B8	40		
C1	40,2	40,05	0,12909944
C2	39,9		
C3	40		
C4	40,1		

ANNEXE 7 : Valeurs des coefficients de corrélations.

1	A1	A2	A3	A4	A5	FM-CM	FM-Co	FM-Go	FM-TM	FM-M1	FM-I	FM-Po	TM-Po	TM-I
A1	1	0,453	-0,207	0,397	0,199	0,314	0,288	0,347	0,437	0,403	0,397	0,468	0,507	0,466
A2	0,453	1	0,046	0,246	-0,004	0,248	0,401	0,091	0,180	0,096	0,165	0,199	0,309	0,195
A3	-0,207	0,046	1	-0,447	-0,181	0,224	0,233	-0,064	-0,042	-0,008	0,002	-0,031	0,122	-0,028
A4	0,397	0,246	-0,447	1	0,313	-0,005	0,033	0,049	0,105	0,073	0,096	0,149	0,268	0,249
A5	0,199	-0,004	-0,181	0,313	1	0,143	0,108	0,224	0,109	0,206	0,200	0,228	0,473	0,409
FM-CM	0,314	0,248	0,224	-0,005	0,143	1	0,936	0,816	0,845	0,863	0,887	0,862	0,760	0,831
FM-Co	0,288	0,401	0,233	0,033	0,108	0,936	1	0,759	0,809	0,811	0,846	0,824	0,730	0,801
FM-Go	0,347	0,091	-0,064	0,049	0,224	0,816	0,759	1	0,898	0,906	0,922	0,910	0,746	0,826
FM-TM	0,437	0,180	-0,042	0,105	0,109	0,845	0,809	0,898	1	0,978	0,979	0,990	0,719	0,835
FM-M1	0,403	0,096	-0,008	0,073	0,206	0,863	0,811	0,906	0,978	1	0,987	0,982	0,755	0,877
FM-I	0,397	0,165	0,002	0,096	0,200	0,887	0,846	0,922	0,979	0,987	1	0,986	0,777	0,900
FM-Po	0,468	0,199	-0,031	0,149	0,228	0,862	0,824	0,910	0,990	0,982	0,986	1	0,802	0,881
TM-Po	0,507	0,309	0,122	0,268	0,473	0,760	0,730	0,746	0,719	0,755	0,777	0,802	1	0,841
TM-I	0,466	0,195	-0,028	0,249	0,409	0,831	0,801	0,826	0,835	0,877	0,900	0,881	0,841	1
2	A1	A2	A3	A4	A5	FM-CM	FM-Co	FM-Go	FM-TM	FM-M1	FM-I	FM-Po	TM-Po	TM-I
A1	1	0,208	-0,443	0,220	-0,144	-0,132	-0,258	0,018	0,040	-0,034	-0,066	-0,033	-0,199	-0,126
A2	0,208	1	0,012	0,263	0,062	0,047	0,208	-0,015	-0,127	-0,073	-0,070	-0,107	-0,021	0,020
A3	-0,443	0,012	1	-0,117	-0,029	0,157	0,215	-0,131	-0,259	-0,123	-0,100	-0,216	-0,028	0,070
A4	0,220	0,263	-0,117	1	0,273	0,300	0,271	0,406	0,404	0,438	0,395	0,401	0,257	0,416
A5	-0,144	0,062	-0,029	0,273	1	0,115	0,027	0,168	0,095	0,113	0,090	0,233	0,513	0,106
FM-CM	-0,132	0,047	0,157	0,300	0,115	1	0,825	0,768	0,719	0,802	0,841	0,763	0,578	0,832
FM-Co	-0,258	0,208	0,215	0,271	0,027	0,825	1	0,549	0,573	0,660	0,704	0,607	0,450	0,749
FM-Go	0,018	-0,015	-0,131	0,406	0,168	0,768	0,549	1	0,774	0,825	0,829	0,835	0,674	0,716
FM-TM	0,040	-0,127	-0,259	0,404	0,095	0,719	0,573	0,774	1	0,926	0,925	0,961	0,504	0,705
FM-M1	-0,034	-0,073	-0,123	0,438	0,113	0,802	0,660	0,825	0,926	1	0,959	0,932	0,597	0,839
FM-I	-0,066	-0,070	-0,100	0,395	0,090	0,841	0,704	0,829	0,925	0,959	1	0,940	0,623	0,901
FM-Po	-0,033	-0,107	-0,216	0,401	0,233	0,763	0,607	0,835	0,961	0,932	0,940	1	0,723	0,756
TM-Po	-0,199	-0,021	-0,028	0,257	0,513	0,578	0,450	0,674	0,504	0,597	0,623	0,723	1	0,596
TM-I	-0,126	0,020	0,070	0,416	0,106	0,832	0,749	0,716	0,705	0,839	0,901	0,756	0,596	1
3	A1	A2	A3	A4	A5	FM-CM	FM-Co	FM-Go	FM-TM	FM-M1	FM-I	FM-Po	TM-Po	TM-I
A1	1	0,499	-0,348	0,458	-0,049	0,351	0,099	0,283	0,288	0,319	0,336	0,298	0,220	0,485
A2	0,499	1	-0,139	0,262	-0,132	0,082	0,090	-0,065	-0,092	-0,052	-0,081	-0,091	-0,053	0,079
A3	-0,348	-0,139	1	-0,165	0,016	0,332	0,338	0,171	0,172	0,231	0,238	0,159	0,074	0,212
A4	0,458	0,262	-0,165	1	0,362	0,513	0,417	0,545	0,542	0,551	0,493	0,580	0,487	0,532
A5	-0,049	-0,132	0,016	0,362	1	0,379	0,278	0,364	0,392	0,374	0,353	0,458	0,485	0,349
FM-CM	0,351	0,082	0,332	0,513	0,379	1	0,757	0,851	0,841	0,878	0,882	0,858	0,611	0,878
FM-Co	0,099	0,090	0,338	0,417	0,278	0,757	1	0,744	0,726	0,714	0,719	0,706	0,413	0,651
FM-Go	0,283	-0,065	0,171	0,545	0,364	0,851	0,744	1	0,896	0,904	0,910	0,907	0,628	0,825
FM-TM	0,288	-0,092	0,172	0,542	0,392	0,841	0,726	0,896	1	0,956	0,946	0,968	0,552	0,823
FM-M1	0,319	-0,052	0,231	0,551	0,374	0,878	0,714	0,904	0,956	1	0,966	0,955	0,627	0,889
FM-I	0,336	-0,081	0,238	0,493	0,353	0,882	0,719	0,910	0,946	0,966	1	0,944	0,617	0,941
FM-Po	0,298	-0,091	0,159	0,580	0,458	0,858	0,706	0,907	0,968	0,955	0,944	1	0,744	0,845
TM-Po	0,220	-0,053	0,074	0,487	0,485	0,611	0,413	0,628	0,552	0,627	0,617	0,744	1	0,615
TM-I	0,485	0,079	0,212	0,532	0,349	0,878	0,651	0,825	0,823	0,889	0,941	0,845	0,615	1
4	A1	A2	A3	A4	A5	FM-CM	FM-Co	FM-Go	FM-TM	FM-M1	FM-I	FM-Po	TM-Po	TM-I
A1	1	0,257	0,040	0,730	0,694	0,354	0,374	0,838	0,470	0,766	0,542	0,482	0,342	0,812
A2	0,257	1	0,300	0,163	-0,152	0,796	0,514	0,288	-0,265	0,187	0,019	0,131	0,717	0,389
A3	0,040	0,300	1	-0,310	-0,085	0,774	0,818	0,402	0,374	0,457	0,307	0,601	0,714	0,254
A4	0,730	0,163	-0,310	1	0,162	0,014	-0,208	0,301	0,260	0,345	0,263	0,210	0,046	0,382
A5	0,694	-0,152	-0,085	0,162	1	-0,004	0,366	0,786	0,479	0,669	0,566	0,362	0,087	0,730
FM-CM	0,354	0,796	0,774	0,014	-0,004	1	0,845	0,539	0,072	0,465	0,193	0,432	0,840	0,472
FM-Co	0,374	0,514	0,818	-0,208	0,366	0,845	1	0,763	0,404	0,713	0,526	0,671	0,856	0,679
FM-Go	0,838	0,288	0,402	0,301	0,786	0,539	0,763	1	0,652	0,948	0,768	0,744	0,636	0,951
FM-TM	0,470	-0,265	0,374	0,260	0,479	0,072	0,404	0,652	1	0,841	0,920	0,911	0,416	0,636
FM-M1	0,766	0,187	0,457	0,345	0,669	0,465	0,713	0,948	0,841	1	0,911	0,908	0,684	0,930
FM-I	0,542	0,019	0,307	0,263	0,566	0,193	0,526	0,768	0,920	0,911	1	0,932	0,605	0,834
FM-Po	0,482	0,131	0,601	0,210	0,362	0,432	0,671	0,744	0,911	0,908	0,932	1	0,753	0,756
TM-Po	0,342	0,717	0,714	0,046	0,087	0,840	0,856	0,636	0,416	0,684	0,605	0,753	1	0,688
TM-I	0,812	0,389	0,254	0,382	0,730	0,472	0,679	0,951	0,636	0,930	0,834	0,756	0,688	1
5	A1	A2	A3	A4	A5	FM-CM	FM-Co	FM-Go	FM-TM	FM-M1	FM-I	FM-Po	TM-Po	TM-I
A1	1	0,265	-0,164	0,274	-0,071	-0,314	-0,275	-0,003	-0,280	-0,265	-0,207	-0,305	-0,251	0,089
A2	0,265	1	0,076	0,185	-0,036	0,355	0,408	0,062	-0,100	-0,106	-0,147	-0,004	0,201	0,232
A3	-0,164	0,076	1	-0,257	-0,108	0,323	0,301	0,024	0,014	0,169	0,215	0,105	0,269	0,322
A4	0,274	0,185	-0,257	1	0,416	0,330	0,310	0,472	0,395	0,360	0,252	0,470	0,474	0,455
A5	-0,071	-0,036	-0,108	0,416	1	0,130	0,134	0,168	-0,030	0,075	-0,035	0,092	0,307	0,112
FM-CM	-0,314	0,355	0,323	0,330	0,130	1	0,842	0,468	0,603	0,646	0,510	0,712	0,696	0,657
FM-Co	-0,275	0,408	0,301	0,310	0,134	0,842	1	0,437	0,576	0,601	0,456	0,690	0,698	0,581
FM-Go	-0,003	0,062	0,024	0,472	0,168	0,468	0,437	1	0,625	0,579	0,583	0,659	0,511	0,555
FM-TM	-0,280	-0,100	0,014	0,395	-0,030	0,603	0,576	0,625	1	0,902	0,865	0,954	0,529	0,548
FM-M1	-0,265	-0,106	0,169	0,360	0,075	0,646	0,601	0,579	0,902	1	0,890	0,902	0,592	0,682
FM-I	-0,207	-0,147	0,215	0,252	-0,035									

Annexe 8 : résultats des tests de normalité de Shapiro-Wilk.

<i>Pan troglodytes</i>															
Valeur de p	A1	A2	A3	A4	A5	FM-CM	FM-Co	FM-Go	FM-TM	FM-MI	FM-I	FM-Po	TM-Po	TM-I	
Classe 1	0,751	0,77	0,96	0,62	0,22	0,9	0,43	0,32	0,56		0,66	0,98	0,09	0,7	
Classe 2	0,92	0,12	0,81	0,32	0,09	0,77	0,93	0,03	0,59	0,2	0,47	0,36	0,69	0,38	
Classe 3	0,68	0,19	0,84	0,31	0,3	0,7	0,97	0,15	0,09	0,3	0,2	0,3	0,49	0,37	
Classe 4	0,43	0,56	0,77	0,86	0,48	0,24	0,84	0,81	0,1	0,54	0,32	0,24	0,34	0,42	
<i>Gorilla</i>															
Valeur de p	A1	A2	A3	A4	A5	FM-CM	FM-Co	FM-Go	FM-TM	FM-MI	FM-I	FM-Po	TM-Po	TM-I	
Classe 1	0,89	0,22	0,65	0,5	0,86	0,47	0,64	0,53	0,31		0,7	0,68	0,88	0,38	
Classe 2	0,11	0,22	0,52	0,45	0,72	0,07	0,16	0,11	0,28	0,29	0,28	0,47	0,82	0,23	
Classe 3	0,58	0,3	0,55	0,92	0,81	0,18	0,18	0,66	0,32	0,64	0,17	0,96	0,71	0,39	
Classe 4	0,21	0,44	0,56	0,058	0,14	<0,0001	0,022	0,001	0,006	0,01	0,003	0,027	0,84	0,46	
Classe 4 M	0,051	0,96	0,48	0,012	0,054	0,28	0,1	0,79	0,45	0,1	0,26	0,71	0,54	0,92	
Classe 4 F	0,41	0,03	0,73	0,45	0,43	0,008	0,001	0,001	0,001	0,005	0,002	0,005	0,44	0,142	
Dimorphisme	0,017	0,001	0,26	0,27	0,036	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	
<i>Pan paniscus</i>															
Valeur de p	A1	A2	A3	A4	A5	FM-CM	FM-Co	FM-Go	FM-TM	FM-MI	FM-I	FM-Po	TM-Po	TM-I	
Classe 1	0,42	0,54	0,78	0,62	0,22	0,58	0,58	0,87	0,11		0,28	0,88	0,33	0,62	
Classe 2	0,88	0,77	0,89	0,1	0,61	0,81	0,56	0,56	0,056	0,097	0,206	0,47	0,76	0,23	
Classe 3	0,74	0,25	0,29	0,52	0,23	0,95	0,058	0,15	0,88	0,97	0,91	0,56	0,44	0,41	
Classe 4	0,54	0,81	0,95	0,81	0,72	0,19	<0,0001	0,066	0,94	0,63	0,71	0,1	0,99	0,88	
<i>Homo sapiens</i>															
Valeur de p	A1	A2	A3	A4	A5	FM-CM	FM-Co	FM-Go	FM-TM	FM-MI	FM-I	FM-Po	TM-Po	TM-I	
Classe 1	0,59	0,41	0,86	0,73	0,35	0,03	0,0001	0,16	0,41		0,3	0,11	0,03	0,74	
Classe 2	0,63	0,48	0,78	0,32	0,33	0,67	0,21	0,23	0,55	0,83	0,19	0,71	0,04	0,04	
Classe 3	0,47	0,47	0,69	0,74	0,15	0,72	0,67	0,31	0,3	0,49	0,33	0,5	0,25	0,066	
Classe 4	0,81	0,96	0,48	0,42	0,72	0,95	0,47	0,42	0,8	0,11	0,67	0,44	0,22	0,51	
<i>Homo neanderthalensis</i>															
Valeur de p	A1	A2	A3	A4	A5	FM-CM	FM-Co	FM-Go	FM-TM	FM-MI	FM-I	FM-Po	TM-Po	TM-I	
Classe 4	0,4	0,58	0,82	0,69	0,99	0,68	0,11	0,0001	0,35	0,57	0,01	0,96	0,77	0,37	
<i>Homo heidelbergensis</i>															
Valeur de p	A1	A2	A3	A4	A5	FM-CM	FM-Co	FM-Go	FM-TM	FM-MI	FM-I	FM-Po	TM-Po	TM-I	
Classe 4	0,72	0,31	0,08	0,42	0,51	0,72	0,98	0,18	0,31	0,34		0,86	0,43		

Les cases ombrées mettent en évidence une valeur de p significative au risque 5%. Dans ces cas, la distribution ne suit pas une loi normale.

**ANNEXE 9 : Mandibule D2735 (*Homo erectus* européen immature ;
Damisi, Georgie).**



ANNEXE 10 :

Exemples de mandibules d'*Homo sapiens*, *Homo neanderthalensis*, *Pan paniscus* et *Pan troglodytes* et *Gorilla beringei graueri*, permettant d'objectiver la plicature du bord inférieur du corps mandibulaire dans les 4 premières espèces, et son absence dans la dernière.



Homo sapiens



Homo neanderthalensis (Krapina J).



Pan paniscus

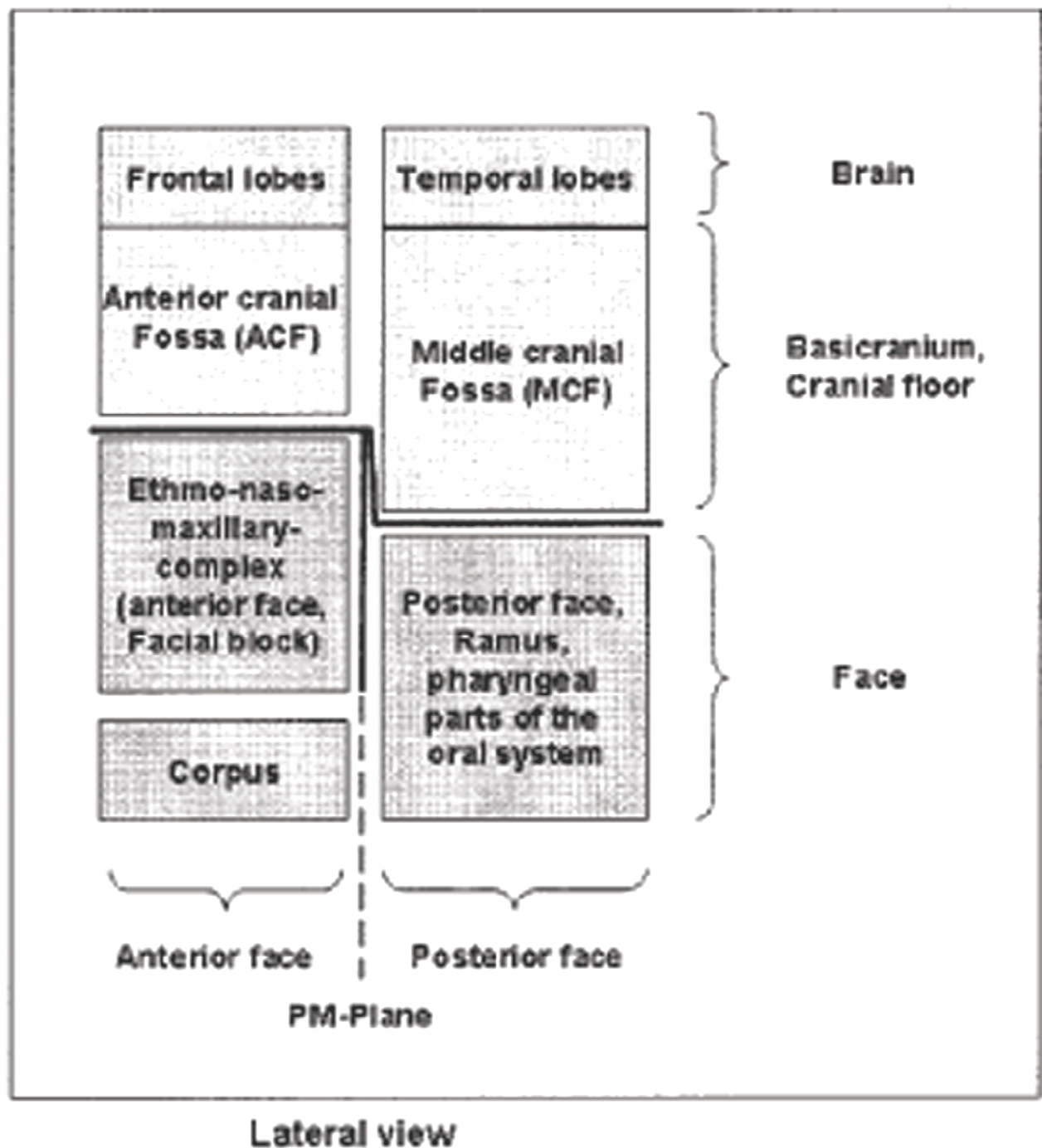


Pan troglodytes



Gorilla beringei graueri

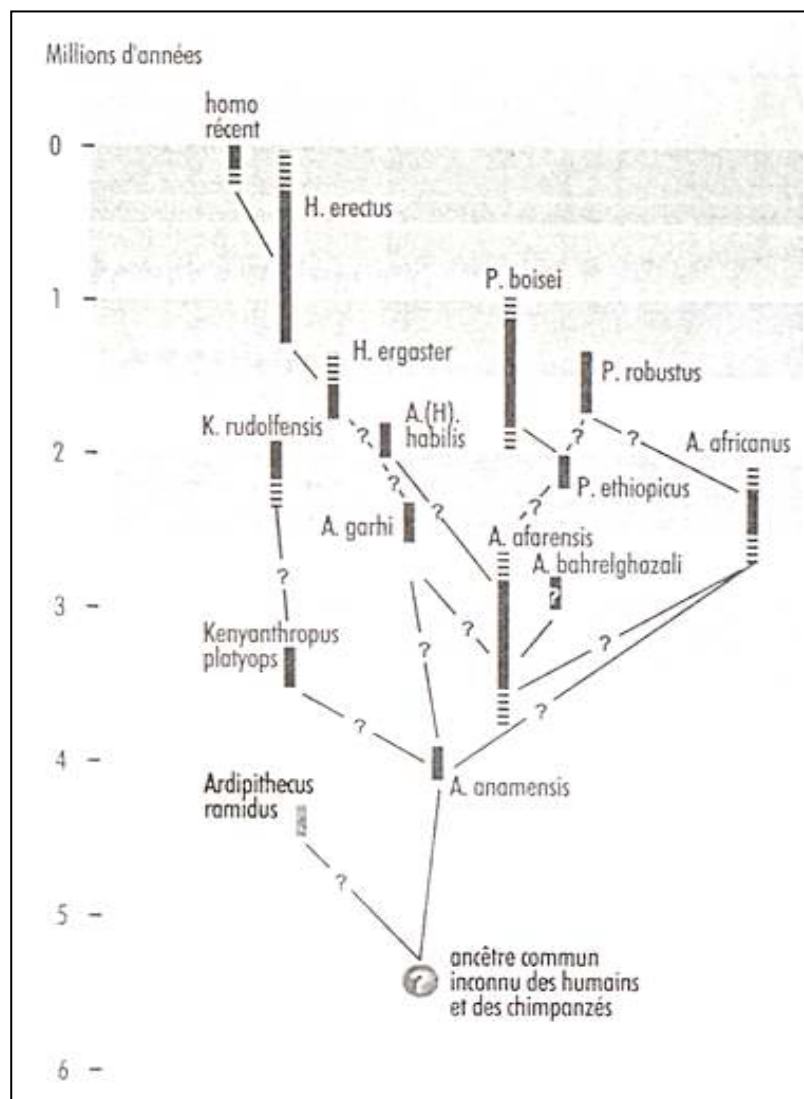
ANNEXE 11 : Modélisation des interactions faciales d'après Bastir et Rosas (2005).



Parties antérieure et postérieure de la face d'après Bastir et Rosas (2005)

ANNEXE 12 : Phylogénie hypothétique des hominés d'après Liebermann (2001).

Les points d'interrogation représentent des lignées hypothétiques non confirmées par les données fossiles.



Evolution, variabilité et développement de la mandibule chez les hominidés : intérêt d'une approche intégrative centrée sur le canal mandibulaire.

Evolution, variability and development of the mandible in hominids : utility of an integrative method based on the mandibular canal.

Résumé :

La mandibule est constituée d'unités distinctes intégrées autour d'un tuteur, le nerf alvéolaire inférieur dont l'artefact osseux est le canal mandibulaire. Une étude de la variabilité, de l'évolution et du développement de la mandibule chez les hominidés est donc menée selon une méthodologie distinguant les unités mandibulaires tout en les articulant autour du canal mandibulaire.

L'étude porte sur 453 mandibules, représentant les genres actuels *Homo*, *Pan*, et *Gorilla* ainsi que certaines espèces fossiles de la lignée humaine. Les mesures sont effectuées numériquement sur des photographies sagittales standardisées de mandibules. Le protocole a été validé statistiquement. La variabilité globale chez les hominidés, le développement puis la variabilité interspécifique sont analysés.

La méthodologie employée procure un gain d'acuité sur le développement mandibulaire et en permet la modélisation. La mandibule subit non pas une évolution globale, mais en mosaïque. Notre méthode permet de distinguer une mandibule antérieure et une mandibule postérieure reliées par l'axe neural. Notre travail confirme le rôle primordial de l'axe neural dans la variabilité mandibulaire. Ses implications phylogénétiques, adaptationnelles et développementales sont envisagées.

Abstract :

The mandible is composed of distinct units integrated into a single bone around the director axis of the mandibular nerve which osseous artefact is the mandibular canal.

Our study of the evolution and development of the mandible in hominids use a method that permits the study of the individual developments in these sub-units, with the mandibular canal as reference system.

453 mandibles of the genera *Homo*, *Pan*, *Gorilla* and some fossil hominid species are studied. Our protocol is based on standardized digital photographs. Its validity is statistically verified. Global variability in hominids, development and interspecific variability are analyzed.

Our methodology provides improved perspicacity concerning the phenomena at work during the mandibular development and allows it to be modeled. The evolution of the mandible is not global but follows a "mosaic" pattern. We differentiate an anterior mandible and a posterior mandible linked by the neural axis.

Our work confirms the primordial, central and leading role of the mandibular nerve in mandibular development. The phylogenetic, adaptational, developmental and therapeutic implications are discussed.

Mots clés :

Croissance et développement, évolution, mandibule, nerf mandibulaire, Hominidae.

Keywords :

Growth and development, évolution, mandible, mandibular nerve, Hominidae.