

UNIVERSITE TOULOUSE III – PAUL SABATIER
FACULTE DE SANTE – DEPARTEMENT D'ODONTOLOGIE

ANNEE 2023

2023 TOU3 3016

THESE

POUR LE DIPLOME D'ETAT DE DOCTEUR EN CHIRURGIE DENTAIRE

Présentée et soutenue publiquement

par

Caroline NAVARRO

le 9 mars 2023

L'ÊTRE HUMAIN, UN FŒTUS DE SINGE CAPABLE DE SE
REPRODUIRE ?

Directeur de thèse : Pr Florent DESTRUHAUT

JURY

Président : Pr Philippe POMAR

1er assesseur : Pr Florent DESTRUHAUT

2ème assesseur : Dr Sabine JONJOT

3ème assesseur : Dr Matthieu MINTY

Faculté de santé
Département d'Odontologie

➔ DIRECTION

Doyen de la Faculté de Santé
M. Philippe POMAR

Vice Doyenne de la Faculté de Santé
Directrice du Département d'Odontologie
Mme Sara DALICIEUX-LAURENCIN

Directeurs Adjointes
Mme Sarah COUSTY
M. Florent DESTRUHAUT

Directrice Administrative
Mme Muriel VERDAGUER

Présidente du Comité Scientifique
Mme Cathy NABET

➔ HONORARIAT

Doyens honoraires
M. Jean LAGARRIGUE +
M. Jean-Philippe LODTER +
M. Gérard PALOUDIER
M. Michel SIXOU
M. Henri SOULET

Chargés de mission
M. Karim NASR (*Innovation Pédagogique*)
M. Olivier HAMEL (*Mallage Territorial*)
M. Franck DIEMER (*Formation Continue*)
M. Philippe KEMOUN (*Stratégie Immobilière*)
M. Paul MONSARRAT (*Intelligence Artificielle*)

➔ PERSONNEL ENSEIGNANT

Section CNU 56 : Développement, Croissance et Prévention

56.01 ODONTOLOGIE PEDIATRIQUE et ORTHOPEDIE DENTO-FACIALE (Mme Isabelle BAILLEUL-FORESTIER)

ODONTOLOGIE PEDIATRIQUE

Professeurs d'Université : Mme Isabelle BAILLEUL-FORESTIER, M. Frédéric VAYSSE
Maîtres de Conférences : Mme Emmanuelle NOIRRI-ESCLASSAN, Mme Marie- Cécile VALERA, M. Mathieu MARTY
Assistants : Mme Arnie GICQUEL, M. Robin BÉNETAH
Adjoints d'Enseignement : M. Sébastien DOMINE, M. Mathieu TESTE, M. Daniel BANDON

ORTHOPEDIE DENTO-FACIALE

Maîtres de Conférences : M. Pascal BARON, M. Maxime ROTENBERG
Assistants : M. Vincent VIDAL-ROSSET, Mme Carole VARGAS JOULIA
Adjoints d'Enseignement : Mme Isabelle ARAGON

56.02 PRÉVENTION, ÉPIDÉMIOLOGIE, ÉCONOMIE DE LA SANTÉ, ODONTOLOGIE LÉGALE (Mme NABET Catherine)

Professeurs d'Université : M. Michel SIXOU, Mme Catherine NABET, M. Olivier HAMEL, M. Jean-Noël VERGNES
Assistante : Mme Géromine FOURNIER
Adjoints d'Enseignement : M. Alain DURAND, Mlle. Sacha BARON, M. Romain LAGARD, M. Jean-Philippe GATIGNOL
Mme Carole KANJ, Mme Mylène VINCENT-BERTHOUMIEUX, M. Christophe BEDOS

Section CNU 57 : Chirurgie Orale, Parodontologie, Biologie Orale

57.01 CHIRURGIE ORALE, PARODONTOLOGIE, BIOLOGIE ORALE (M. Philippe KEMOUN)

PARODONTOLOGIE

Maîtres de Conférences : Mme Sara LAURENCIN- DALICIEUX, Mme Alexia VINEL, Mme. Charlotte THOMAS
Assistants : M. Joffrey DURAN, M. Antoine AL HALABI
Adjoints d'Enseignement : M. Loïc CALVO, M. Christophe LAFFORGUE, M. Antoine SANCIER, M. Ronan BARRE ,
Mme Myriam KADDECH, M. Mathieu RIMBERT,

CHIRURGIE ORALE

Professeur d'Université : Mme Sarah CUSTY
Maîtres de Conférences : M. Philippe CAMPAN, M. Bruno COURTOIS
Assistants : M. Clément CAMBRONNE, M. Antoine DUBUC
Adjoints d'Enseignement : M. Gabriel FAUXPOINT, M. Arnaud L'HOMME, Mme Marie-Pierre LABADIE, M. Luc RAYNALDY,
M. Jérôme SALEFRANQUE.

BIOLOGIE ORALE

Professeurs d'Université : M. Philippe KEMOUN, M. Vincent BLASCO-BAQUE
Maîtres de Conférences : M. Pierre-Pascal POULET, M. Mathieu MINTY
Assistants : Mme Chiara CECCHIN-ALBERTONI, M. Maxime LUIS, Mme Valentine BAYLET GALY-CASSIT,
Mme Sylvie LE
Adjoints d'Enseignement : M. Mathieu FRANC, M. Hugo BARRAGUE, M. Olivier DENY, Mme Inessa TIMOFEEVA-JOSSINET

Section CNU 58 : Réhabilitation Orale

58.01 DENTISTERIE RESTAURATRICE, ENDODONTIE, PROTHESES, FONCTIONS-DYSFONCTIONS, IMAGERIE, BIOMATERIAUX (M. Franck DIEMER)

DENTISTERIE RESTAURATRICE, ENDODONTIE

Professeur d'Université : M. Franck DIEMER
Maîtres de Conférences : M. Philippe GUIGNES, Mme Marie GURGEL-GEORGELIN, Mme Delphine MARET-COMTESSE
Assistants : Mme Sophie BARRERE, Mme Marion SAUCOURT, M. Ludovic PELLETIER
M. Nicolas ALAUX, M. Vincent SUAREZ, M. Loris BOIVIN
Adjoints d'Enseignement : M. Eric BALGUERIE, M. Jean- Philippe MALLET, M. Rami HAMDAN, M. Romain DUCASSE,
Mme Lucie RAPP

PROTHESES

Professeurs d'Université : M. Philippe POMAR, M. Florent DESTRUHAUT,
M. Rémi ESCLISSAN, M. Antoine GALIBOURG,
Maîtres de Conférences : Mme Margaux BROUTIN, Mme Coralie BATAILLE, Mme Mathilde HOURSET, Mme Constance CUNY
Assistants : M. Anthony LEBON
Adjoints d'Enseignement : M. Christophe GHRENASSIA, Mme Marie-Hélène LACOSTE-FERRE, M. Olivier LE GAC, M. Jean-
Claude COMBADAZOU, M. Bertrand ARCAUTE, M. Fabien LEMAGNER, M. Eric SOLYOM,
M. Michel KNAFO, M. Vidor EMONET-DENAND, M. Thierry DENIS, M. Thibault YAGUE

FONCTIONS-DYSFONCTIONS, IMAGERIE, BIOMATERIAUX

Professeur d'Université : M. Paul MONSARRAT
Maîtres de Conférences : Mme Sabine JONJOT, M. Karim NASR, M. Thibault CANCELL
Assistants : M. Julien DELRIEU, M. Paul PAGES,
Adjoints d'Enseignement : Mme Sylvie MAGNE, M. Thierry VERGÉ, M. Damien OSTROWSKI

Mise à jour pour le 02 Février 2023

REMERCIEMENTS,

A mes parents,

A mes deux sœurs, Pauline et Claire

A mes amis.

A NOTRE PRESIDENT DU JURY DE THESE,

Mr le Professeur Philippe POMAR

- Professeur des Universités-Praticien des Hôpitaux,
- Spécialiste qualifié en médecine bucco-dentaire et prothèse maxillo-faciale,
- Doyen de la Faculté de santé de Toulouse,
- Doyen honoraire de l'ancienne Faculté de Chirurgie Dentaire de Toulouse,
- Colonel de réserve du service de santé des armées (CDC-RC),
- Commandeur dans l'Ordre des Palmes Académiques.

Nous sommes honorées de l'intérêt que vous avez su porter à notre travail en acceptant la présidence de ce jury.

Nous vous remercions pour votre gentillesse et votre grand dévouement envers la faculté et ses étudiants, ces mêmes qualités nous ayant permis de trouver la piste d'un travail enrichissant.

Veillez trouver, à travers cette thèse d'exercice et ces quelques mots, le témoignage de notre reconnaissance et notre profonde gratitude.

A NOTRE DIRECTEUR DE THESE

Mr le Professeur Florent DESTRUHAUT

- Professeur des Universités, Praticien Hospitalier d’Odontologie,
- Directeur adjoint du département d’Odontologie de la Faculté de Santé de l’Université de Toulouse III Paul Sabatier,
- Directeur adjoint de l’Unité de Recherche Universitaire EvolSan (Evolution et Santé Orale)”
- Habilitation à Diriger des recherches,
- Docteur en Chirurgie Dentaire,
- Spécialiste Qualifié « Médecine Bucco-Dentaire »,
- Docteur de l’École des Hautes Études en Sciences Sociales en Anthropologie sociale et historique,
- Certificat d’Études Supérieures en Prothèse Maxillo-Faciale,
- Certificat d’Études Supérieures en Prothèse Conjointe,
- Diplôme Universitaire de Prothèse Complète Clinique de Paris V,
- Diplôme universitaire d’approches innovantes en recherche de TOULOUSE III,
- Responsable du diplôme universitaire d’occlusodontologie et de réhabilitation de l’appareil manducateur,
- Lauréat de l’Université Paul Sabatier.

Vous avez spontanément accepté d’être notre directeur de thèse, et nous vous en remercions.

Nous tenons également à vous remercier pour la confiance que vous avez su placer en nous. Vous avez su faire preuve d’une grande gentillesse et d’une disponibilité sans faille pendant la réalisation de ce travail. Ce fût un honneur et un plaisir de pouvoir travailler avec vous, sincèrement.

Veillez trouver, à travers ces mots, l’expression de notre reconnaissance.

A NOTRE JURY DE THESE

Mme le Docteur Sabine JONIOT

- Maître de Conférences des Universités, Praticien hospitalier d'Odontologie,
- Docteur en Chirurgie Dentaire,
- Docteur d'Etat en Odontologie,
- Habilitation à diriger des recherches (HDR),
- Lauréate de l'Université Paul Sabatier.

Nous vous sommes reconnaissantes d'avoir accepté de siéger dans ce jury.

Nous vous remercions pour votre gentillesse et votre disponibilité.

Nous vous prions de bien vouloir trouver ici l'assurance de notre respect le plus sincère.

A NOTRE JURY DE THESE

Mr le Docteur Matthieu MINTY

- Maître de Conférences des Universités, Praticien Hospitalier d’Odontologie,
- Diplôme d’Etat de Docteur en Chirurgie-Dentaire,
- Master 1 de Biologie de la Santé en « Anthropologie » et « Physiopathologie des infections »,
- Lauréat de l’Université Paul Sabatier,
- Diplôme Inter-Universitaire MBDS : Médecine Bucco-Dentaire du Sport,
- Certificat d’étude supérieure d’Odontologie Conservatrice – Endodontie – Biomatériaux,
- Master 2 Physiopathologie des infections,
- AEU de biomatériaux,
- Thèse universitaire de biologie.

Je suis fière et honorée de votre présence ici, dans ce jury,

Je tiens également à vous remercier pour votre réelle gentillesse, vous avez su m’inspirer durant mes années d’étude, et ce fut un réel honneur d’avoir pu les partager avec vous. Je vous apprécie beaucoup, sincèrement.

Veillez trouver dans ce travail et ces quelques mots le témoignage de mon amitié.

TABLE DES MATIERES

INTRODUCTION.....	13
CHAPITRE I	14
HISTOIRE EVOLUTIVE D’HOMO SAPIENS	14
1. Histoire de la pensée évolutive.....	14
1. 1. Le fixisme	14
1. 2. L’évolutionnisme	15
1. 2.1. Le transformisme – Lamarckisme	15
1. 2.2. Le Darwinisme.....	15
1. 2.3. Le mutationnisme	15
1. 2.4. La théorie synthétique de l’évolution	16
1. 2.5. EVO DEVO.....	16
2. Une brève histoire d’Homo sapiens.....	17
2. 1. Les Primates	17
2. 1.1. Classification phylogénétique des primates	18
2. 1.1.1. Classification phylogénétique	18
2. 1.1.2. Classification phylogénétique des primates	20
2. 1.2. Les hominoïdes : liens de parenté	21
2. 2. Histoire évolutive d’Homo sapiens	21
2.1. L’Etre humain et le Chimpanzé	22
2. 2.2. Le propre de l’être humain	23
2. 2.3. Homo sapiens, une évolution buissonnante.....	24
CHAPITRE II	26
EVO DEVO ET L’HYPOTHÈSE D’UN ETRE HUMAIN NÉOTÉNIQUE.....	26
1. La biologie évolutive du développement : EVO-DEVO	26
1. 1. Une brève histoire d’EVO DEVO.....	26
1. 1.1. Von Baer : loi de divergence	26
1. 1.2. Haeckel : La théorie de la récapitulation	26
1. 1.3. Bolk – La théorie de la fœtalisation et du retardement	27
1. 1.4. La découverte des gènes du développement : les gènes HOX	27
1. 1.5. Stephen Jay Gould et les horloges internes du vivant	27
1. 2. Les Hétérochronies du développement, “horloges internes du vivant”	28

1. 2.1. Les hétérochronies : définition	28
1. 2.2. Les hétérochronies majeures du développement	28
1. 2.2.1. Altération de la vitesse du développement :	29
1. 2.2.2. Altérations de la durée du développement	30
1. 2.1.3. Tableau récapitulatif	31
2. L'hypothèse d'un être humain néoténique	32
2. 1. Bolk – La théorie de la fœtalisation et du retardement	32
2. 2. Critique de cette théorie avec les données acquise de la science	33
CHAPITRE III	35
HOMO SAPIENS, UNE EVOLUTION EN MOSAIQUE : L'HOMINISATION DE L'EXTREMITÉ CEPHALIQUE A LA LUMIERE D'EVO DEVO	35
1. Changements morphologiques de l'extrémité céphalique d'Homo sapiens et de Pan troglodyte au cours du développement : anatomie comparée.....	35
1. 1. Ontogénèses générales des crânes.....	36
1. 2. Développement de la face	37
1. 3. Position du foramen magnum au cours du développement	38
1. 3.1. Mesure de l'angle foraminien au cours du développement :	39
1. 4. Changement morphologiques des arcades dentaires et dentitions comparées	40
1. 5. La mandibule.....	44
1. 6. Ossification des sutures crâniennes.....	46
2. Changements morphologiques de l'extrémité céphalique de la lignée humaine au cours de l'évolution	48
2.1. Tendances évolutives de la tête humaine depuis le dernier ancêtre commun hypothétique :49	
2.1.1. Sahelanthropus Tchadensis	49
2.1.2. Les australopithèques	50
2.1.3. Le genre Homo	51
2.1.4. Mesures crâniennes et anatomie comparée chez <i>Pan troglodyte</i> , <i>Australopithecus afarensis</i> , <i>Homo habilis</i> , <i>Homo erectus</i> , <i>Homo neanderthalensis</i> , <i>Homo sapiens</i>	52
2. 2. Quantification de l'évolution de la morphologie crânienne d'homo sapiens le long de sa lignée évolutive :	55
2.2.1. La méthode de surimposition Procruste :	55
2.2.2. Du singe à l'être humain : les différents plans d'organisations crâniens de la lignée humaine et les modifications nécessaires pour passer de l'un à l'autre	56
3. Du singe à l'être humain : hétérochronies supposées mises en jeu dans l'évolution de l'extrémité céphalique d'Homo sapiens	61
3. 1. Ontogénèses comparées être humain- chimpanzé :	62
3.2. Hétérochronies supposées mises en jeu dans l'hominisation crânio-faciale : synthèse hétérochronique.	63

3.2.1. La phase embryonnaire : Ralentissement (chez l'être humain)	63
3.2.2. La phase fœtale : fin prématurée, pré-déplacement de la naissance (chez l'être humain).....	63
3.2.3. La phase lactéale : post déplacement de l'éruption de la M1 (chez l'être humain).....	64
3.2.4. La phase de substitution : post déplacement de la maturité sexuelle (chez l'être humain).....	64
3.2.5. Tableau récapitulatif	65
CONCLUSION.....	66
Le président du jury	Erreur ! Signet non défini.
TABLE DES ILLUSTRATIONS	68
BIBLIOGRAPHIE	70

INTRODUCTION

Depuis que la vie est apparue sur Terre il y a 3,5 MA, les espèces ne cessent de se multiplier et d'évoluer. Pour cela elles développent de nouveaux caractères pour s'adapter à leur milieu. Le poisson par exemple, développe la nageoire pour pouvoir nager, l'oiseau les ailes pour voler, le carnassier des dents tranchantes et le cheval développe son pied au point de ne marcher que sur l'ongle de son troisième doigt : le sabot. Produit de l'évolution animale, l'être humain appartient à la grande famille des primates. Il est assez difficile de définir les primates, car ils sont assez peu différenciés, ils sont selon Ernst Mayr et Konrad Lorenz spécialisés dans la non-spécialisation. L'homme quant à lui est le moins spécialisé de tous les primates. Là où des millions d'espèces ont cédé à la spécialisation, le primate et l'homme plus particulièrement, a dit non. Il a gardé la penta-dactylité primitive et de sa main il a construit une rame pour pouvoir nager, l'avion pour pouvoir voler et le couteau pour pouvoir chasser. La loi de Dollo stipule que l'évolution est irréversible pour les organes complexes ¹. Cela signifie que lorsqu'une espèce s'adapte à son milieu et développe un caractère secondaire elle s'engage dans la spécialisation, et le retour en arrière n'est pas possible. Cela m'a fait penser à l'image de la cellule totipotente, cellule souche embryonnaire qui tant qu'elle n'est pas spécialisée peut encore donner naissance à l'organisme tout entier. Puis elle se spécialise devient pluripotente et peut donner seulement naissance à quelques types cellulaires avant de devenir unipotente et de n'être vouée à ne produire qu'un seul type cellulaire. Cette image m'a plu, et j'ai décidé de voir en quoi je pourrai travailler l'hominisation dans le cadre d'une thèse d'exercice. Car comment passer du singe à l'homme ? L'être humain aurait-il pu au cours de son évolution ralentir son développement au point de n'être plus qu'à la fin de sa vie un fœtus de singe capable de se reproduire, avec comme conséquence une annihilation si ce n'est totale, partielle des caractères secondaires acquis chez le singe ? Aurait-il pu se jouer de la loi de Dollo, et par ce jeu diminuer sa spécialisation pour plus de multipotence ? L'être Humain est-il un fœtus de singe capable de se reproduire ?

CHAPITRE I

HISTOIRE EVOLUTIVE D'HOMO SAPIENS

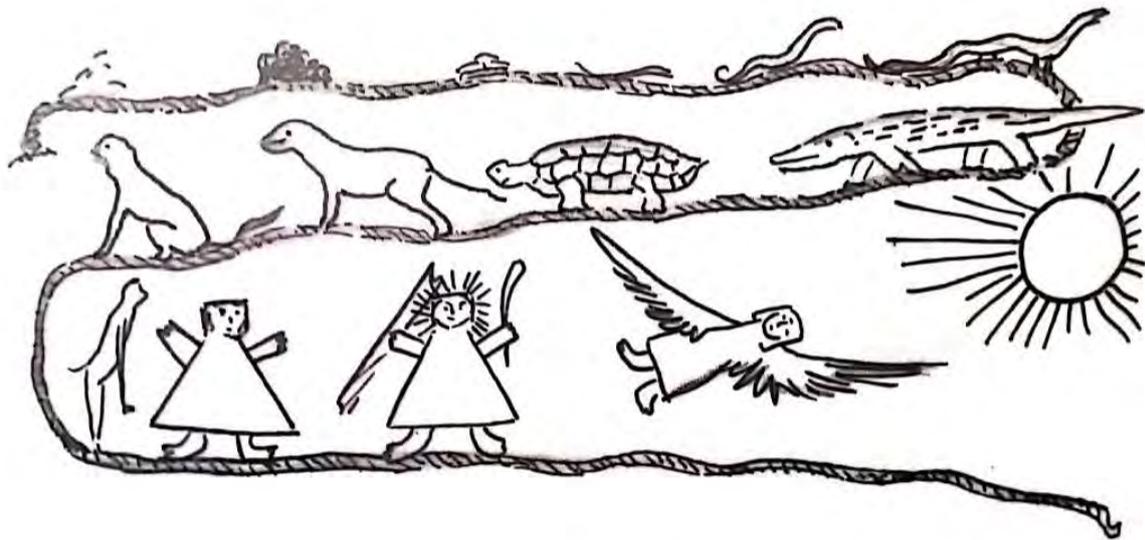


Figure 1 - Fresque inca d'Equateur (Heuvelmans, d'après Volmer 1828). Image redessinée à partir du livre de Jos Verulst "L'homme, premier-né de l'Évolution"

1. Histoire de la pensée évolutive

Depuis l'apparition de la vie sur Terre (il y a environ 3.5 milliards d'années), les espèces n'ont cessé de se multiplier et d'évoluer de sorte qu'aujourd'hui entre les mammifères, les reptiles, les oiseaux (...) les espèces se comptent par millions. Il est difficile de dresser leur inventaire car certaines espèces disparaissent tandis que d'autres apparaissent. La vie est en perpétuelle évolution. Pourtant, durant des siècles les êtres humains ont pensé que toutes ces espèces ont été créées "par la main de dieu" et n'ont pas évolué. La collection d'animaux, ainsi que leur classification par les naturalistes de la renaissance comme Linné par exemple, permet d'attiser la curiosité d'autres scientifiques qui, en retrouvant certaines ressemblances entre les espèces (en particulier lors de l'étude de leur squelette), posent les fondamentaux de ce qui devient plus tard la théorie de l'évolution. ²

1. 1. Le fixisme

Le fixisme est la théorie selon laquelle les espèces vivantes (animales et végétales) ont été créées par Dieu lors de la Genèse et n'évoluent pas au cours du temps. Cette idée prend naissance dans certains courants de pensée de l'Antiquité. En effet, pour certains philosophes de cette période,

dont Aristote et Platon, les espèces sont éternelles et immuables. Il reste cependant impossible de dire ce qu'étaient les idées pour les civilisations remontant avant les Grecs car nous n'avons pas de documents attestant des connaissances biologiques de l'époque³. La figure 1 par exemple, qui est une reproduction d'une fresque Inca d'équateur, semble bien représenter une chaîne évolutive. Au Moyen-Age, la religion se sert des idées d'Aristote et Platon, christianise ces philosophies et le fixisme est adopté. Puis, à la Renaissance, on commence à se réintéresser à la nature et à l'anatomie. Les scientifiques collectionnent insectes et animaux en tous genres, se mettent à les classer, et c'est avec Carl Von Linné (1707-1778) que la classification atteint son paroxysme². Il écrit le *Systema Naturae* qui renferme la "première classification vraiment scientifique du monde minéral, végétal et animal"⁴. Malgré cela il ne croit pas en l'évolution des espèces. De grands scientifiques permettent cependant de faire évoluer les idées créationnistes. Buffon avec ses travaux par exemple⁵ prépare le terrain de l'évolutionnisme, idée selon laquelle les espèces évoluent et ne sont pas, dès le début, créées par Dieu lors de la Genèse.²

1. 2. L'évolutionnisme

1. 2.1. Le transformisme – Lamarckisme

Au XVIIIème siècle, Jean Baptiste Lamarck propose une théorie selon laquelle les espèces se transforment. Cette théorie devient alors la rivale du fixisme et pose les bases de la théorie de l'évolution. Pour Lamarck il existe deux principes qui sous-tendent à la transformation animale : la tendance à la complexification des organes selon les circonstances (ou l'environnement) et l'hérédité des caractères acquis⁶. Selon lui donc, les animaux sont capables au cours de leur vie de modifier leurs organes pour mieux s'adapter à l'environnement et sont ensuite capables de transmettre ces nouveaux caractères à leur descendance.²

1. 2.2. Le Darwinisme

Charles Darwin est en accord avec Lamarck sur le fait que les espèces évoluent au cours du temps mais en désaccord avec lui sur les raisons de cette évolution. Pour Darwin, ça n'est pas la tendance à la complexification qui sous-tend l'évolution mais l'adaptation au milieu ou sélection naturelle². C'est lors d'un voyage de cinq ans au tour du monde au bord du Beagles qu'il élabore sa théorie de l'évolution. Il étudie les pinsons des îles Galapagos, et se rend compte que même issus de différentes contrées ce sont tous des oiseaux appartenant à la même espèce et ce, malgré leurs différences morphologiques. Sur les îles où les fruits sont plus durs par exemple, les becs des pinsons sont plus gros⁷. Selon Darwin, c'est donc la nature qui sélectionne les individus les plus adaptés, en d'autres termes, les plus aptes à vivre dans tel ou tel environnement. Il introduit deux nouveaux principes : la sélection naturelle et le hasard. En 1859, il publie "On the Origins of species" et sa théorie devient alors la théorie évolutionniste de référence. Darwin fut bien inspiré car à son époque il ne connaissait pas les outils de la génétique pour appuyer ses recherches.²

1. 2.3. Le mutationnisme

Gregor Mendel grâce à ces travaux sur l'étude des poids montre que les caractères acquis ne sont pas transmis à la descendance. Il publie ses lois sur l'hérédité des caractères à la même époque que Darwin (1845). Ce n'est que 40 ans plus tard, au début du 20e siècle que les scientifiques (Hugo De Vries, et des généticiens comme Thomas Hunt Morgan) en redécouvrant ses travaux font le lien entre la théorie de l'évolution et la génétique ce qui permet aux deux disciplines de se compléter et de s'enrichir l'une l'autre.²

1. 2.4. La théorie synthétique de l'évolution

Dans les années 1940, un groupe pluridisciplinaire de scientifique (composé du biologiste Huxley, Fisher, Haldane, du généticien Dobzansky, Wright, du zoologiste Mayr, du paléontologue Simpson et du botaniste Stebbins) met en commun les nouvelles données de la génétique et les observations des paléontologues. Ils créent la théorie synthétique de l'évolution appelée aussi Néodarwinisme. Cette théorie énonce que l'évolution se fait de façon graduelle, et s'effectue :

- grâce aux mutations engendrant des variabilités au sein d'une même espèce ;
- grâce à la sélection naturelle jouant ensuite le rôle de tamis, sélectionnant les mutations positives.

2

1. 2.5. EVO DEVO

Dès le XX^e siècle, les progrès en génétique du développement signent l'avènement d'une science pluridisciplinaire appelée évo-dévo, pour "science de l'évolution et du développement". Cette science permet alors de combiner deux disciplines profondément intriquées qui ne travaillaient pas ensemble jusque-là² :

- la science de l'évolution ;
- la biologie du développement.

Même s'il reste évident que la théorie synthétique a permis l'élaboration d'une vision plus cohérente de l'évolution, elle présente quelques lacunes. En effet il est à noter qu'elle ne prend pas en compte le développement et donc ses éventuels dérèglements⁸. Le développement est en effet sous le contrôle de certains gènes. Une altération de ces gènes contrôlant le développement pourra avoir des répercussions sur la chronologie de ce même développement (sa vitesse, sa durée) et engendrer des innovations qui seront actrices dans le phénomène évolutif. Les acteurs de cette nouvelle science seront surtout S. J. Gould, avec la publication de "Ontogeny and phylogeny" en 1977, ouvrage remettant au goût du jour les travaux sur l'embryologie comparée du XIXe (Haeckel et Von Baer, et Bolk) et la découverte des gènes Hox (qui sont les gènes du développement) et de l'homéoboîte dans les années 1980 ainsi que sa conservation phylogénétique^{2,9,10}. Dès lors, il est admis que l'évolution ne peut être comprise sans comprendre les mécanismes de la biologie du développement. Dans les différents acteurs d'Evo-Devo, nous pouvons noter R. Raff, B.K. Hall, W. Arthur. La plupart d'entre eux viennent de l'embryologie, et s'intéressent à la fois à l'évolution et au développement. Cependant leurs travaux se concentrent sur les animaux et les plantes : aucun ne place l'être humain au centre de ses préoccupations^{2,11}. Les chapitres 2 et 3 se proposent justement de traiter de l'être humain et de sa morphologie, ou comment l'être humain est devenu ce qu'il est depuis son origine simiesque ; le tout à la lumière d'EVO DEVO et de l'anatomie comparée, en s'axant surtout sur l'extrémité céphalique. Mais avant de passer à l'explication plus détaillée de cette science, il était important de rappeler l'histoire d'Homo sapiens.

2. Une brève histoire d'Homo sapiens

L'histoire évolutive d'Homo sapiens suscite de nombreuses questions et reste un thème difficile à aborder. Les questions sont pluridisciplinaires et mobilisent paléanthropologues, généticiens, biologistes... Une chose est certaine l'histoire d'homo sapiens s'inscrit dans celle plus large des primates, il serait en effet le descendant d'un singe africain ². Alors entre tentatives de classification et recherche d'identité généalogique, qui est l'être humain et comment est-il devenu ce qu'il est aujourd'hui ?

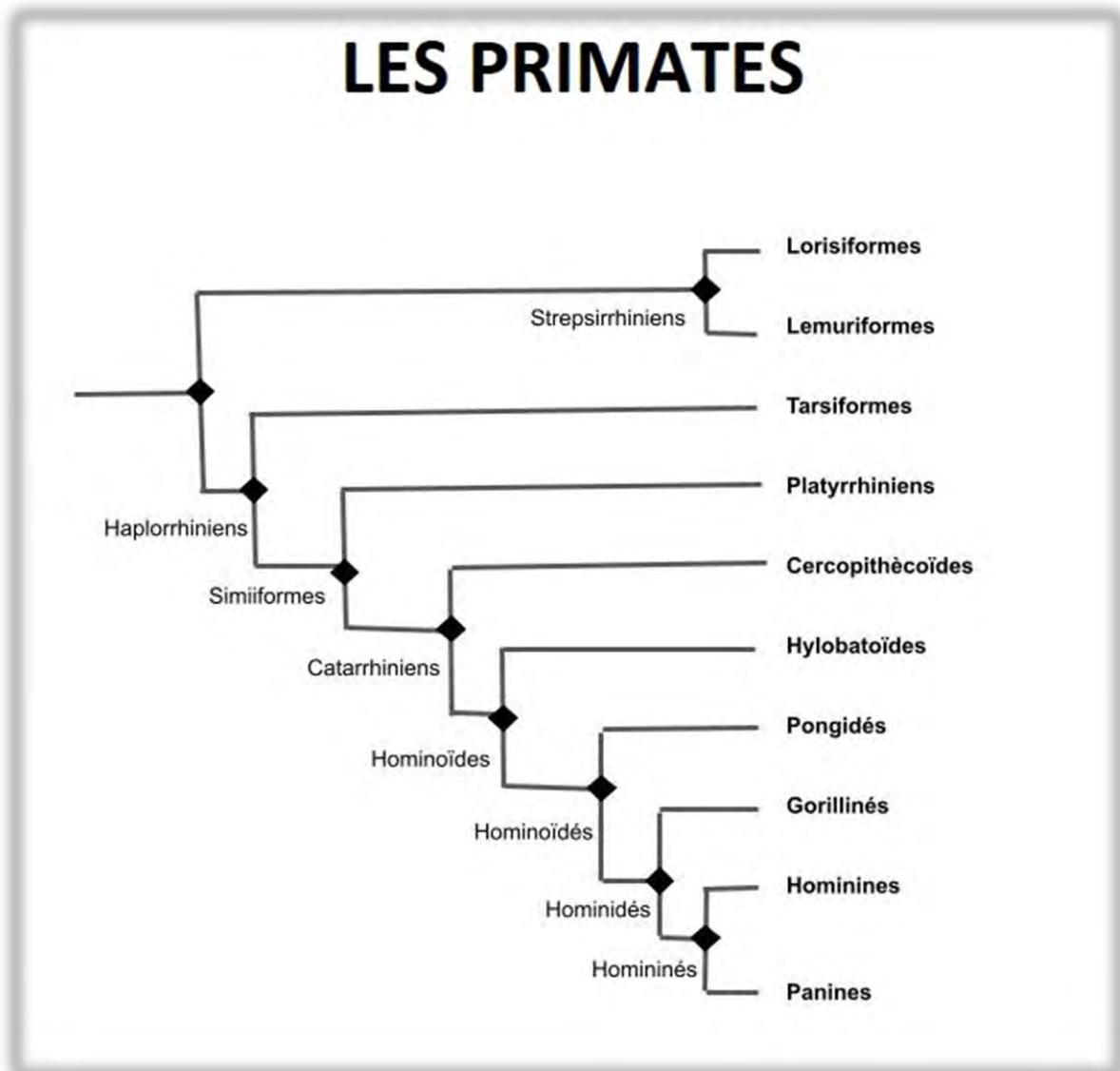


Figure 2 - Classification des primates selon H. Le Guyader et G. Lecointre ¹²

2. 1. Les Primates

Primate, du latin *primas*, *-atis*, signifie premier-né « celui qui occupe la première place ». Ce nom a été donné par Linné dans le *Systema Naturae* en 1758 et conservé depuis ¹³. Selon Le Gros Clark il est difficile de leur donner une définition claire car les primates se distinguent des autres mammifères par leur peu de spécialisation. Ils sont plus proches d'une forme indifférenciée que les

autres ordres, et ont conservé une anatomie et une morphologie plus générale dans leur ensemble (pas de venin, cornes, ailes, sabot, défense, trompe, nageoire...) ^{1,14-16}.

- la structure de leur membre est plus générale,
- ils ont conservé la penta-dactylité primitive (cinq doigts, cinq orteils),
- ils conservent la clavicule qui présente une tendance à la disparition chez les autres espèces
- leur estomac est simplifié,
- leurs reins conservent un caractère primitif,
- leur schéma dentaire est simple et primitif également lorsqu'on le compare aux éléphants, carnivores, ongulés...),
- leurs molaires ont conservé une forme proche de celle de l'ancêtre commun aux mammifères datant du Tertiaire tandis que celles des autres mammifères s'en éloignent progressivement en se spécialisant.

Les principaux caractères distinctifs des primates sont selon Schultz ¹⁶ :

- pouce opposable aux autres doigts,
- perte des griffes remplacées par des ongles,
- tendance générale à la réduction de l'appareil olfactif,
- perfectionnement simultané des organes visuels (vision binoculaire, vision des couleurs),
- expansion et élaboration progressive du "cortex cérébral" et du cerveau en général.

2. 1.1. Classification phylogénétique des primates

Pour établir l'arbre phylogénétique des primates il a d'abord fallu les classer. D'après Lecointre, *la classification des êtres vivants raconte "qui partage quoi avec qui", ce qui additionné à l'évolution raconte finalement "qui est plus proche de qui"* ¹⁷. Au cours du temps deux types de classifications se sont succédées : la classification classique, puis la classification moderne aussi appelée phylogénétique ou cladistique. ¹⁸. La classification classique étant à l'heure actuelle obsolète, seule la classification phylogénétique sera exposée par la suite.

2. 1.1.1. Classification phylogénétique

La classification moderne ou phylogénétique a été systématisée par Will Henning en 1950. Cette classification permet d'établir les relations de parentés entre les différentes espèces et de rendre compte de leur évolution. On la représente sous la forme d'un arbre phylogénétique. Cet arbre repose sur l'emboîtement de groupes monophylétiques (aussi appelés clades ou taxons) composés d'un ancêtre et de ses descendants. Les individus du groupe monophylétique partagent un ancêtre commun et des caractères ++++++dérivés issus de la modification (au cours de l'évolution) de caractères ancestraux ^{15,18,19}.

Notion d'homologie et de convergence :

Lorsqu'on regarde le monde du vivant, on observe des ressemblances entre les différentes espèces. Ces ressemblances peuvent être la conséquence soit d'une convergence soit d'une homologie. Dans le cas de la convergence, la ressemblance est présente chez deux espèces sans lien de parenté. Elle est le résultat de deux évolutions indépendantes dans le même type de milieu. Dans

le cas de l'homologie, le caractère est hérité d'un ancêtre commun¹⁵. Il existe deux types de caractères homologues :

- le caractère homologue ancestral : l'homologie est déjà présente chez l'ancêtre commun ce qui veut dire que ce caractère était déjà présent avant lui. Ce caractère est donc partagé par un plus grand nombre d'espèces qui ne sont pas forcément très proches ;
- le caractère homologue dérivé : l'homologie est apparue après le dernier ancêtre commun, les espèces présentant une homologie dérivée auront donc un lien de parenté plus proche^{19,20}.

L'établissement des liens de parenté entre être vivants se base sur l'analyse de ces caractères homologues. Ils peuvent être d'ordre anatomique, embryologique ou moléculaire.

- sur le plan anatomique on dit que deux caractères sont homologues s'ils partagent la même structure, la même place dans l'organisme et la même origine embryologique.
- sur le plan moléculaire on dit que *deux molécules sont homologues si elles présentent des similitudes au niveau de leur séquence d'acide aminés ou nucléotides*. Pour établir les relations entre les différentes espèces on peut par exemple travailler sur les séquences homologues de l'ADN mitochondrial.

La synthèse des homologies moléculaires et anatomiques permet ensuite d'envisager une phylogénie²⁰.

Comment construire un arbre phylogénétique ?

La construction d'un arbre phylogénétique se base sur :

- Le choix des taxons et des caractères à comparer : on établit une matrice de caractères sur la base de l'absence (0) ou la présence (1) de ceux-ci.
- La détermination d'un extra groupe : taxon de référence qui possède tous les caractères étudiés à l'état primitif sans évolution.
- On construit ensuite l'arbre le plus parcimonieux : parfois plusieurs arbres sont possibles, on choisit alors celui qui implique le plus petit nombre de nœuds ou "pas évolutifs" (apparition ou disparition de caractères). C'est le principe de parcimonie¹⁹

Cette construction permet in fine de situer dans le temps l'apparition des différents caractères dérivés ou innovations évolutives (représentées par une flèche sur la figure 3)^{20,21}. Les regroupements d'espèces en clades restent des hypothèses. En effet, les nouvelles découvertes scientifiques peuvent induire des remodelages. De plus, en fonctions des auteurs on aura parfois des arbres différents selon les données anatomiques et/ou moléculaires retenues²². L'arbre choisi pour la classification des primates est celui construit par Lecointre et Le Guyadier. Il est à retenir que la lecture de l'arbre ne permet pas de définir qui "descend de qui" mais plutôt "qui est plus proche de qui". Les nœuds de l'arbre représentent donc un ancêtre commun hypothétique (cf figure 3)¹⁹.

2. 1.1.2. Classification phylogénétique des primates

Pour classer les primates, il faut déterminer leurs caractères homologues dérivés (caractères qui leur sont propres). Tous les individus du groupe Primate présentent les caractères dérivés de leur ancêtre commun^{15,20,21} :

- le pouce opposable aux autres doigts,
- la perte des griffes, remplacées par des ongles,
- l'apparition de la vision binoculaire liée à la migration des orbites vers l'avant.

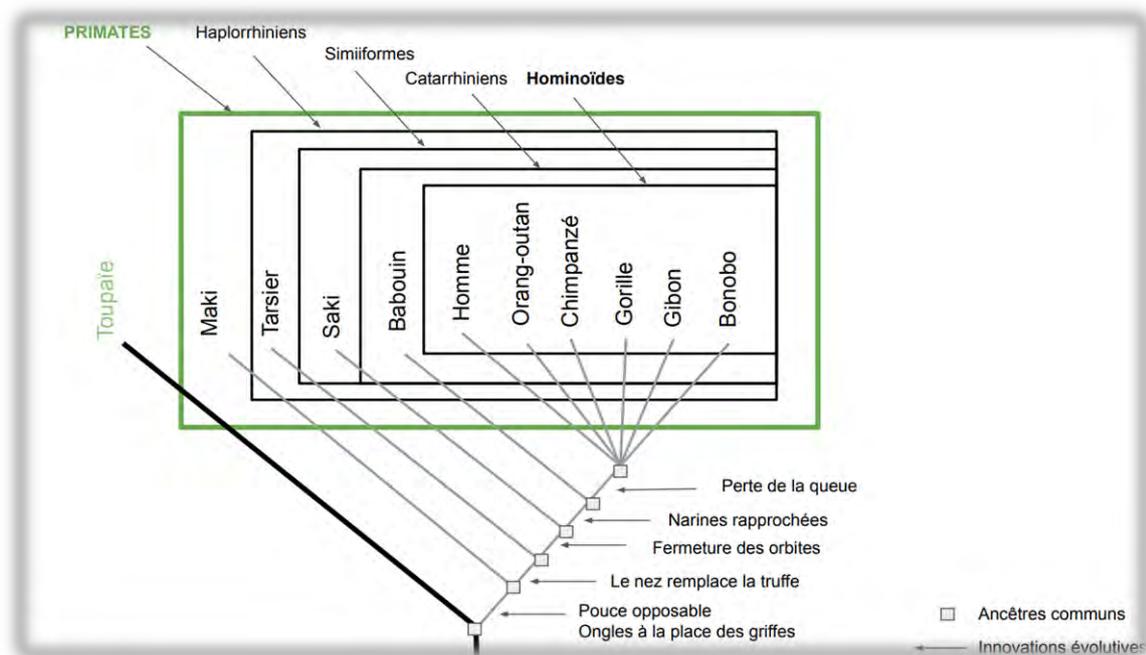


Figure 3 - Classification phylogénétique des primates d'après Lecomte et Leguyader, classification phylogénétique du vivant

Sur la figure 3, les petits carrés à chaque embranchement sont appelés nœuds et représentent le dernier ancêtre commun hypothétique avant la séparation vers un nouveau groupe ayant développé le ou les mêmes caractères dérivés (la notion d'ancêtre commun n'existe plus par définition car l'évolution est buissonnante, c'est pour ça qu'il reste à l'état d'hypothèse, on parle ainsi de dernier ancêtre commun hypothétique^{10,23}). Le groupe Toupaïe est un extra groupe, cela signifie qu'il n'appartient pas au groupe des primates (encadré vert). Il dérive d'un ancêtre plus vieux que le dernier ancêtre commun de ces derniers et ne possède donc aucun de leurs caractères dérivés (il sert ici simplement de référence)²¹. L'origine du groupe des primates remonterait à *Purgatorius*, un petit mammifère quadrupède de la fin du Crétacé²⁴. Après ce dernier ancêtre commun hypothétique (représenté par un nœud sur l'arbre phylogénétique), le groupe Primate se divise entre Strepsirrhiniens et Haplorrhiniens. Le caractère dérivé de tous les haplorrhiniens est la perte du rhinarum ou truffe (nez humide à vibrisse) tandis que les Strepsirrhiniens le conservent. Le groupe des Haplorrhiniens se divise à son tour entre Tarsiiformes et Simiiformes. Le caractère dérivé de tous les simiiformes est la fermeture des orbites. Les simiiformes se divisent ensuite entre Platyrrhiniens (nez plat, narines écartées et orientées vers l'intérieur) et Catarrhiniens (narines rapprochées, caractère dérivé). Les platyrrhiniens ont 36 dents et possèdent 12 Prémolaires. Ils peuvent avoir une queue préhensile. Les catarrhiniens quant à eux ont 32 dents (comme l'être humain), ils possèdent 8 prémolaires et n'ont jamais de queue préhensile. Le groupe des catarrhiniens se divise ensuite entre cercopithèque et hominoïdes. Le caractère dérivé de tous les hominoïdes est la perte de la queue^{1,24,25}

2. 1.2. Les hominoïdes : liens de parenté

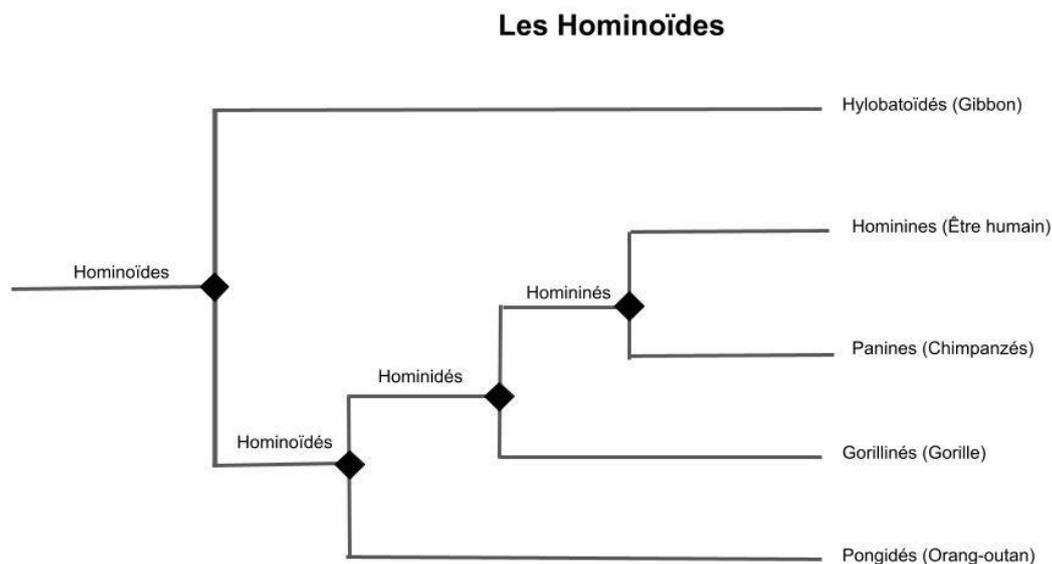


Figure 4 - liens de parenté entre hominoïdes, d'après Lecointre.

Toujours selon Lecointre ¹², la figure 4 représente l'arbre phylogénétique des Hominoïdes. Ce groupe comprend : le gibbon (hylobatoïdés), l'orang-outan (pongidés), le gorille (gorillinés), les chimpanzés (*Pan troglodyte* : chimpanzé et *Pan paniscus* : bonobo) et l'être humain (hominine). On peut voir sur l'arbre de la figure 6 que le groupe des hominoïdés écarte le gibbon, le groupe des hominidés écarte l'orang outan, le groupe des homininés écarte le gorille, le groupe des hominines écarte le groupe des chimpanzés. Les chimpanzés seraient donc nos plus proches parents. Cela signifie qu'ils ont un ancêtre commun exclusif, que le gorille et l'être humain ne partagent pas par exemple. Les données moléculaires indiquent que le dernier ancêtre commun entre la lignée des chimpanzés et des êtres humains remonterait à 6,6 Ma ²⁶. Les découvertes d'un crâne fossile au Chad, confirment ces données. Les ossements de cet individu fossile, nommé *Sahelanthropus Tchadensis* ou Toumaïe dateraient d'il y a environ 6-7 Ma ²⁷. Il y a 6-7 Ma donc, la lignée entre être humain et chimpanzé diverge. Que s'est-il passé depuis *Sahelanthropus tchadensis*, ce dernier ancêtre commun hypothétique ² ?

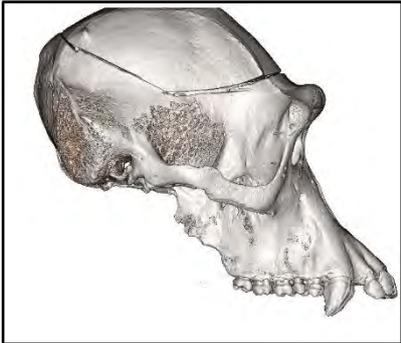
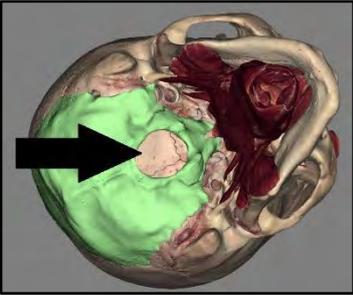
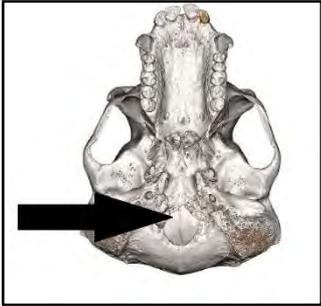
2. 2. Histoire évolutive d'*Homo sapiens*

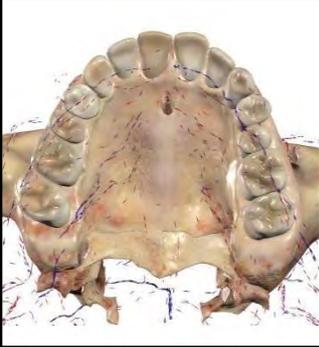
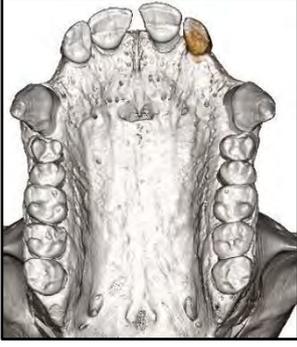
Reconstruire l'histoire de plusieurs millions d'années n'est pas chose simple. Les fossiles sont rares et souvent le temps les a érodé ou dispersé, ce qui rend leur interprétation compliquée. De plus, comment être sûr que les fossiles retrouvés appartiennent bien à la lignée humaine et non à celle des chimpanzés ? C'est en comparant l'être humain avec son plus proche parent qu'il devient possible de déterminer les caractères propres à l'être humain et ainsi écarter les fossiles appartenant à la lignée des chimpanzés ²⁰

2.1. L'Être humain et le Chimpanzé

Du point de vue génétique, l'Être humain et le chimpanzé dérivent très peu. Le séquençage du génome du chimpanzé a pu montrer qu'il partage 99% de son génome avec l'Être humain ²⁸. Et pourtant d'un point de vue morphologique, anatomique et cognitif, l'Être humain et le chimpanzé adulte sont très différents, comme le montre le tableau 1 qui est un tableau comparatif entre l'Être humain et le chimpanzé ²⁰.

Tableau 1 - Tableau comparatif entre l'Être humain et le chimpanzé. Images Anatomage.

CARACTÈRES CRANIAUX	ÊTRE HUMAIN	CHIMPANZÉ
Forme générale du crâne	 <ul style="list-style-type: none"> - Arrière du crâne arrondi - Front et menton marqués - Face Verticale 	 <ul style="list-style-type: none"> - Pas de front ni de menton - Face horizontale - Prognathe
Position du Foramen Magnum	 <ul style="list-style-type: none"> - Centré 	 <ul style="list-style-type: none"> - Vers l'arrière
Volume crânien	1400 cm ³	400 cm ³
Organisation cérébrale	Le cortex cérébral humain est organisé en aires ayant chacune une fonction.	Le cerveau du chimpanzé possède certaines de ces aires mais pas toutes.

Forme des canines et de l'arcade dentaire	 <ul style="list-style-type: none"> - Petites canines - Arcade dentaire parabolique 	 <ul style="list-style-type: none"> - Grosses canines, qui ressemblent à des crocs - Arcade dentaire en U
Forme du bassin	<ul style="list-style-type: none"> - Large et court en forme de cuvette 	<ul style="list-style-type: none"> - Long et étroit
Colonne vertébrale	<ul style="list-style-type: none"> - 4 courbures dues à la bipédie. - Permettant de mieux amortir les chocs 	<ul style="list-style-type: none"> - 2 courbures
Membres	<ul style="list-style-type: none"> - Membres supérieurs plus courts que membres inférieurs - Fémurs convergents 	<ul style="list-style-type: none"> - Membres antérieurs plus longs que membres postérieurs - Fémurs parallèles
Mains et pieds, capacité de préhension	<ul style="list-style-type: none"> - Le pied est adapté à la bipédie - Pouce non préhensile 	<ul style="list-style-type: none"> - Pouce opposable

Source des images numériques : Anatomage.

2. 2.2. Le propre de l'être humain

Aujourd'hui on se rend compte que nombreux des critères qu'on pensait avant exclusifs à l'être humain (comme la bipédie et l'utilisation d'instruments par exemple), sont en fait partagés avec les animaux. Cependant comme pour chaque espèce l'être humain possède des caractères qui lui sont propres et permettent de retracer son histoire et construire son arbre phylogénétique ²³.

- volume cérébral important : l'être humain est le primate qui a le cerveau le plus gros. Le temps de maturation lent au niveau psychomoteur par rapport aux autres primates semble avoir un impact sur la taille de l'encéphale.

- dimorphisme sexuel faible voire absent au niveau crane.
- face verticalisée en retrait, front et menton marqués, crâne arrondi vers l'arrière.
- arcades dentaires paraboliques.
- petites canines.
- bipédie permanente + foramen magnum centré : La bipédie permanente caractérise le mode de locomotion humain, cependant on sait que certains singes passent par un stade bipède pendant l'enfance, jusqu'à ce que le foramen magnum se déplace vers l'arrière et que le chimpanzé change de mode de locomotion et devienne quadrupède.
- culture cumulative : il existe une culture chez certains animaux. Ce qui différencie la culture de l'être humain est qu'elle est cumulative : elle s'additionne de génération en génération, il y a un cumul d'informations et de connaissances diverses et variées (outils sophistiqués, art, langage articulé, culte des morts).
- outils : on en trouve aussi chez les animaux. Quant aux outils "fossiles" retrouvés on n'arrive pas toujours à savoir si ce sont des Homo ou bien des Australopithèques ou des Paranthropes qui les ont faits. Les datations ne cessent de reculer on en a trouvé à 3,3 MA, et à cette époque le genre homo n'existait pas encore.²⁹
- investissement de tous les écosystèmes, et capacité à y produire un peuplement pérenne et performant.

2. 2.3. Homo sapiens, une évolution buissonnante.

Pendant très longtemps l'évolution humaine a été vue de façon linéaire, comme une sorte de progrès. Les scientifiques étaient en perpétuelle recherche d'un chaînon manquant permettant de relier progressivement l'être humain au singe. On sait maintenant que cette vision linéaire de l'évolution est fautive : l'évolution est buissonnante²³. Depuis le dernier ancêtre commun entre l'être humain et les chimpanzés, la lignée évolutive humaine a connu de nombreuses espèces et plusieurs genres. Certaines se succèdent pendant que d'autres cohabitent. Pourtant aujourd'hui, de la lignée humaine il ne subsiste que nous, *Homo sapiens*³⁰.

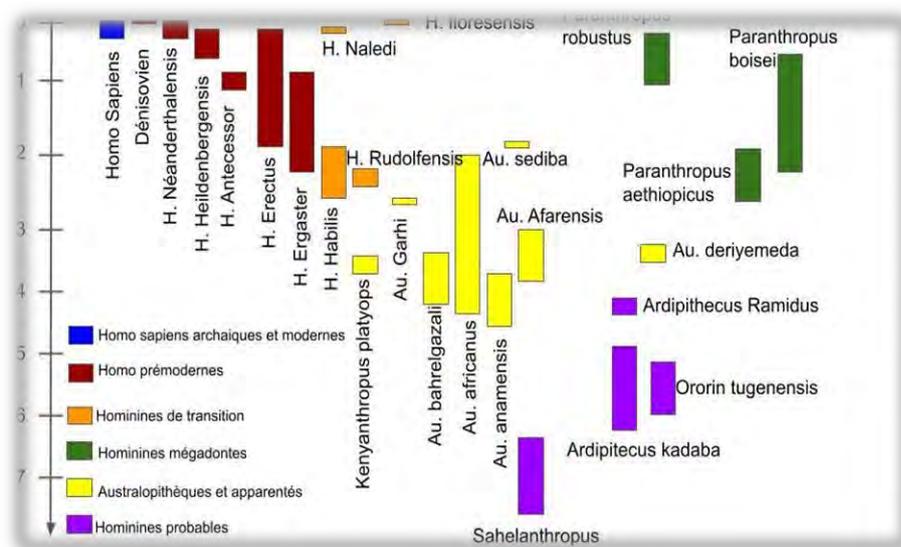


Figure 5 - Tableau de l'évolution selon Wood, 2016

Les hominidés se divisent schématiquement en trois grands groupes. Sur la figure 5 on peut voir le genre *Homo*, le genre Australopithèque et les hominines “probables” (en violet). Ces hominines sont dits probables dans la mesure où on n’a pas assez de preuve pour confirmer leur appartenance à la lignée humaine. Parmi eux on compte *Sahelanthropus tchadensis*, *Orrorin tugenensis*, *Ardipithecus ramidus* et *kadaba*. Dans le groupe des australopithèques on distingue les australopithèques dits graciles (en jaune) des australopithèques robustes (en vert), également appelés paranthropes. Ils sont présents de -4Ma jusqu’à -1Ma. On peut également voir que de -4Ma jusqu’à -3Ma, plusieurs espèces d’australopithèques cohabitent. Puis de -2,5Ma jusqu’à -1Ma ils cohabitent avec le genre *Homo*. Le genre *Homo* est représenté par toute la lignée évolutive d’*Homo habilis* à *Homo sapiens*. Il est à noter que de toutes les espèces du genre *Homo* il ne reste aujourd’hui que la nôtre, *Homo sapiens*^{23,30}.

Il existe de nombreux scénarios concernant l’histoire de la lignée humaine, mais celui le plus communément admis est le suivant : il y a environ -2Ma, *Homo ergaster* ou *Homo habilis* (on ne sait pas) quitte l’Afrique et rejoint l’Asie, où il évolue et donne *Homo erectus*, la forme asiatique évoluée d’*Homo ergaster*. Mais certains membres de la population d’*Homo ergaster* ne migrent pas en Asie et restent en Afrique : une branche de cette population évolue en *Homo sapiens* et reste sur le continent, une autre branche évolue en *Homo Heidelbergensis*, migre en Europe, évolue et donne *Homo Neandertalensis*. *Homo sapiens* resté sur le continent Africain quitte ensuite l’Afrique, arrive en Europe où il rencontre Néandertal et cohabite avec lui jusqu’à son extinction il y a 30 000ans... Génocide ? Les raisons de sa disparition sont encore discutées. *Homo sapiens* réussi depuis l’Afrique à coloniser le reste du monde et partout où il passe, les autres espèces du genre disparaissent, à tel point qu’aujourd’hui de tous les hominidés qui cohabitèrent il ne reste plus qu’une seule espèce : lui, nous, *Homo sapiens*. Mais son histoire n’est pas figée dans le temps. De nouvelles découvertes fossiles et moléculaires obligent parfois les scientifiques à la repenser, et à de nouvelles théories de voir le jour. Une question encore très débattue demeure celle de l’homínisation. Ou comment l’être humain est devenu ce qu’il est. Là aussi de nombreux scénarios sont proposés. Les prochains chapitres traiteront de l’homínisation à la lumière d’Evo-Dévo, et de l’anatomie comparée ou les processus ayant conduit à la forme humaine actuelle, notamment de son extrémité céphalique.^{2,23}

CHAPITRE II

EVO DEVO ET L'HYPOTHÈSE D'UN ETRE HUMAIN NÉOTÉNIQUE

Ce chapitre a pour objectif de traiter de la science Evo-Devo (science de l'évolution et du développement) ; de son histoire et de ses fondamentaux. Ce courant de la science évolutive a été introduit dans le premier chapitre. C'est lui qui a été choisi pour traiter de l'hominisation car il permet de donner des éléments de réponse à notre question fondamentale : comment la forme humaine a-t-elle vu le jour (dans ses rapports avec les grands singes) ?

1. La biologie évolutive du développement : EVO-DEVO

“La biologie évolutive du développement souvent nommée Evo-Devo pour *Evolutionary Developmental Biology* est un champ disciplinaire en biologie de l'évolution qui a pour objectif de comprendre l'origine de la complexité morphologique des organismes (plantes ou animaux) à travers l'étude comparée des gènes qui régulent leur développement.”³¹

1. 1. Une brève histoire d'EVO DEVO

Evo-Devo apparaît en tant que telle au 20e siècle avec la découverte des gènes Hox, de l'homéoboîte et de sa conservation phylogénétique. Elle prend cependant son origine dans l'embryologie comparative du XIXème siècle, plus particulièrement dans les travaux de Von Baer (1828) et de Haeckel (1866) qui seront les premiers à mettre en relation deux disciplines qui ne travaillaient pas ensemble jusque-là^{2,9} :

- la biologie du développement : l'ontogénèse
- la biologie de l'évolution : la phylogénèse

1. 1.1. Von Baer : loi de divergence

Carl Ernst Von Baer, un biologiste du 19e siècle, est l'un des premiers à faire le lien entre développement et phylogénèse. Il énonce la loi de la divergence, qui stipule que les embryons de poissons et de mammifères par exemple ont des patrons de développement similaires pendant les stades initiaux de leur développement. Ces mêmes embryons divergent par la suite en faisant apparaître des caractères de plus en plus spécifiques et propres à l'espèce. “Tous les êtres vivants commencent leur ontogénèse par la même morphologie, la même architecture, et c'est au cours de l'ontogénèse que les différences propres à l'espèce se font.”³²

1. 1.2. Haeckel : La théorie de la recapitulation

Haeckel se base sur les travaux de Von Baer pour énoncer en 1866 la phrase qui le rendra célèbre “l'ontogénèse recapitule la phylogénèse”. Selon lui, il existe un parallélisme entre le

développement d'un organisme à ses divers stades de croissance et les étapes successives de l'histoire d'une lignée. L'ontogénèse d'un organisme passerait par les stades représentant ses espèces ancestrales. C'est ce qu'il appelle la récapitulation. Des centaines de millions d'années d'évolution seraient donc résumés dans l'ontogénèse de chaque organisme. Selon cette idée, l'étude du développement des embryons d'une espèce permettrait de définir ses ancêtres hypothétiques^{33,34}. Un exemple de récapitulation est celui des membres postérieurs chez les cétacés. Les cétacés passent lors de leur embryogenèse par un stade tétrapode, puis perdent leurs pattes arrière par apoptose. Or le *Pakicetus*, ancêtre des cétacés, était un mammifère terrestre qui avait 4 pattes, ses descendants retournent ensuite vivre en milieu aquatique, perdent leurs pattes arrière au cours de leur lignée évolutive pour donner les baleines actuelles. L'embryogenèse des cétacés semble donc bien récapituler l'histoire de leur lignée, du moins leur passage sur voie terrestre avec l'acquisition de deux pattes supplémentaires³⁵. La théorie de la récapitulation a été beaucoup critiquée, en effet il a été montré que Haeckel avait "fraudé" en trafiquant ses planches ontogéniques pour "rendre son argumentaire plus plausible"². Même s'il est aujourd'hui démontré que la théorie de la récapitulation n'est que partiellement vraie, elle permet quand même de soulever une question intéressante : Quel est donc le lien qui unit phylogénèse et ontogénèse ?

1. 1.3. Bolk – La théorie de la foetalisation et du retardement

Louis Bolk (1866-1930) est professeur d'anatomie humaine à l'université d'Amsterdam. Contemporain d'Haeckel, il s'intéresse également à la théorie de la récapitulation, non pas pour la critiquer mais pour la comprendre dans le but d'appuyer sa thèse². Pour lui, l'être humain né prématuré, et sa croissance (son développement) est ralentie. Il développe deux théories afin d'expliquer la morphologie humaine : la théorie de la foetalisation (pour lui l'être humain a évolué en gardant les traits fœtaux de ses ancêtres), la théorie du retardement qu'il avance dans son ouvrage "Das problem der Menschwerdung" en 1926^{2,36}. Pour plus d'informations concernant cette théorie, se référer au paragraphe 2 : l'hypothèse d'un être humain néoténique.

1. 1.4. La découverte des gènes du développement : les gènes HOX

Dans les années 1980, les chercheurs en biologie du développement découvrent les gènes HOX, l'homéoboite et sa conservation phylogénétique. Ces gènes sont les gènes qui régulent le développement. Il y a donc confirmation de l'existence de ces gènes et donc de leur possible mutation¹⁰. De plus, on apprend également que le code génétique est universel. Ainsi, l'homme et la mouche présentent les mêmes gènes. Il y a un changement de paradigme. On ne se demande plus « Pourquoi l'éléphant développe la trompe ? A cause des gènes de la trompe ! ». Aujourd'hui on sait qu'il n'existe pas de gènes de la trompe, par conséquent, la question est plutôt « Comment se fait-il que l'homme ne développe pas de trompe dans la mesure où il possède les mêmes gènes que l'éléphant ? »¹⁰

1. 1.5. Stephen Jay Gould et les horloges internes du vivant

Les années 1980 marquent le retour des études évolutionnistes sur l'ontogénèse. Stephen Jay Gould reconnaît les principes de Haeckel et remet ses travaux au goût du jour. Il démontre que les altérations de la vitesse et de la chronologie du développement sont une mécanique efficace du changement morphologique et parlera d'hétérochronies pour définir ces modifications³⁷. Pour lui, "*la construction morphologique d'un individu résulte du jeu d'un très grand nombre de petites horloges internes. Ces horloges interviennent selon une séquence programmée et la modification de leur chronologie d'apparition semble être une mécanique efficace pour le changement morphologique et donc l'évolution*"². Il invente des horloges : les horloges de Gould afin de déterminer le genre d'hétérochronie mis en jeu³³.

1. 2. Les Hétérochronies du développement, “horloges internes du vivant”

La théorie synthétique de l'évolution n'a pas pris en compte le développement et par conséquent ses éventuels dérèglements ^{2,8}. Il existe en effet des processus génétiques régulant et commandant le développement des espèces. Lorsque ces processus subissent des altérations, ou mutations, il en résulte des modifications morphologiques qui peuvent parfois s'inscrire dans les lignées évolutives. Ces altérations du développement peuvent toucher un caractère seulement, un organe complet ou bien un organisme dans sa globalité (même si cela est plus rare) ³⁸.

1. 2.1. Les hétérochronies : définition

“Une hétérochronie correspond au déplacement d'un événement ontogénique par rapport à l'ontogénie de l'ancêtre, le long de l'axe du temps à une période ontogénique plus précoce ou plus tardive, à un retard ou une accélération de sa mise en place” ³⁹. En d'autres termes *une hétérochronie est la modification de la durée et/ou de la vitesse du développement d'un organisme par rapport à celles de ses ancêtres. Ces modifications sont la conséquence de la mutation de certains gènes du développement qui contrôlent le développement et la mise en place des organes.* On compte 6 hétérochronies majeures ² qui peuvent toucher la vitesse, ou la durée du développement d'un organe. La durée du développement pourra être modifiée soit par une action sur le signal du début du développement (qui pourra être avancé ou reculé) soit par le signal de fin du développement (avancé ou reculé). Les altérations du développement peuvent conduire à deux cas évolutifs distincts ^{33,37,40} :

- la paedomorphose : le descendant aura à l'état adulte la morphologie juvénile de l'ancêtre (perte de caractères par rapport à l'ancêtre),
- la peramorphose : elle donne des descendants à morphologie hyper adulte (gain de caractères par rapport à l'ancêtre).

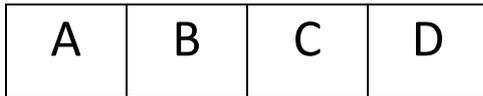
Le tableau 2 rassemble les hétérochronies majeures du développement selon que soit la vitesse ou la durée qui soit touchée par une mutation ou altération ^{2,33}.

Tableau 2 – Tableau récapitulatif des principales hétérochronies du développement

La vitesse de développement du caractère		La durée de développement du caractère			
		Signal de fin du développement du caractère		Le signal du début du développement du caractère	
Ralentie	Accélérée	Raccourcie	Allongée	Avancé	Retardé
Néoténie	Accélération	Hypomorphose	Hypermorphose	Pré-déplacement	Post-déplacement

1. 2.2. Les hétérochronies majeures du développement

Prenons le cas d'un organisme présentant un développement normal. Durant sa vie (de sa conception à sa mort), il parcourt les phases A, B, C et D de développement morphologique. Afin d'illustrer notre propos, nous ferons varier le développement de sa descendance en fonction des différents types d'hétérochronie.



Développement normal

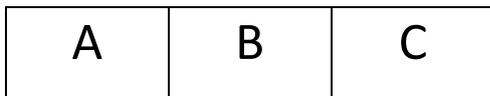
1. 2.2.1. Altération de la vitesse du développement :

Ralentissement de la vitesse du développement : NEOTENIE :

Le ralentissement de la vitesse du développement, (sans modification de sa durée) permet à l'organisme touché de parcourir les étapes A, B et C mais pas la phase D. Le descendant présente à l'âge adulte la morphologie juvénile du stade C de l'ancêtre. La durée n'étant pas touchée, sa taille reste identique. Ce phénomène de ralentissement est appelé Néoténie. Le descendant a un aspect plus juvénile que son ancêtre mais sa taille n'est pas modifiée car le développement se fait sur la même période de temps. Chez les animaux, l'exemple le plus connu est celui de l'axolotl, une salamandre des hauts lacs mexicains : chez la plupart des amphibiens, la larve aquatique se métamorphose pour ensuite sortir de l'eau et vivre sa vie terrestre. L'axolotl lui ne se métamorphose pas mais conserve l'état larvaire de la salamandre jusqu'à l'âge adulte, et peut se reproduire dans cet état dit "foetal". ^{2,8,39}



Développement normal



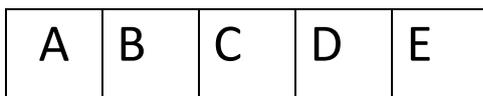
Développement ralenti : taille égale mais morphologie plus jeune que l'ancêtre

Accélération de la vitesse du développement : ACCELERATION :

L'accélération de la vitesse du développement d'un organisme par rapport à son ancêtre engendre le fait qu'il pourra parcourir les phases de développement A B C et D plus rapidement et terminera sa croissance avec une phase nouvelle : la phase E. Ainsi l'organisme accéléré présente une morphologie hyper adulte par rapport à son ancêtre, sans modification de sa taille ^{8,39}. Un exemple d'accélération est celui de la Progeria, une maladie génétique qui accélère la division de toutes les cellules de l'organisme humain au point que les personnes touchées par cette pathologie présentent à l'enfance l'aspect de vieillards. A l'âge de 15 ans leur capital cellulaire serait épuisé ².



Développement normal



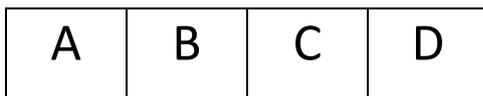
Développement accéléré : taille égale mais morphologie hyper adulte

1. 2.2.2. Altérations de la durée du développement

La durée du développement peut être soit raccourcie, soit allongée. Cela est possible soit en modifiant le signal du début du développement, soit celui de la fin du développement. Si c'est le signal du début du développement qui est déplacé ; il pourra être soit déclenché plus tôt (on parle alors de pré-déplacement) et le développement sera allongé ; soit retardé (on parle alors de post déplacement) le développement sera ainsi raccourci. Si c'est le signal de fin du développement qui est déplacé, il y aura également des répercussions. On sait de manière générale que l'apparition de la maturité sexuelle marque la fin de la croissance. Si celle-ci est avancée ou retardée cela aura des conséquences importantes sur la taille et la morphologie de l'adulte descendant. On parlera d'hypomorphose dans le cas où la fin du développement est avancée et d'hypermorphose dans le cas où la fin du développement est retardée ³⁸.

Modification du signal de fin du développement par raccourcissement : HYPOMORPHOSE

L'apparition précoce de maturité sexuelle aura pour conséquence un arrêt de la croissance plus tôt par rapport à son ancêtre. Un arrêt de croissance plus tôt bloquera le développement du descendant à une étape plus ou moins juvénile en rapport à son ancêtre, ainsi la taille du descendant sera réduite et sa morphologie sera plus juvénile car le descendant sera bloqué au stade C, B, voire A dans des conditions extrêmes.



Développement normal



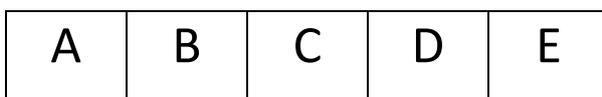
Hypomorphose : taille réduite, morphologie juvénile.

Modification du signal de fin du développement par allongement : HYPERMORPHOSE

Un retard de l'apparition de la maturité sexuelle aura pour conséquence le phénomène d'hypermorphose. L'individu sera plus grand et aura un aspect plus vieux que son ancêtre. En effet, dans la mesure où la croissance se maintient plus longtemps la taille augmente et la morphologie de l'individu dépasse l'étape D ancestrale atteignant une morphologie hyperadulte E, voire F dans les cas plus extrêmes ³⁸.



Développement normal



Hypermorphose : augmentation de taille, morphologie hyper-adulte

Modification du signal du début du développement : Pré et post-déplacements

Le développement d'un caractère peut commencer avant ou après le reste du développement de l'organisme. Exemple de post déplacement : la croissance continue des molaires des campagnols serait due à un post déplacement de la formation des racines dentaires ³⁸.

1. 2.1.3. Tableau récapitulatif

En résumé, le tableau 3 permet de rassembler les différents types d'hétérochronies et leur causes possibles. Ainsi, une hétérochronie peut provenir : d'un changement de vitesse dans le développement, d'un déplacement du début du développement, ou d'un déplacement de la fin du développement donnant lieu à deux morphologies différentes : soit le descendant paraît plus jeune que son ancêtre, soit il paraît plus vieux ³³.

Tableau 3 - Les principales hétérochronies du développement

	Paedomorphose	Peramorphose
Vitesse du développement	Neoténie (ralentissement)	Accélération
Déplacement du signal de la fin du développement	Hypomorphose (fin prématurée)	Hypermorphose (fin retardée)
Déplacement du début du signal du développement	Post-déplacement	Pré-déplacement

2. L'hypothèse d'un être humain néoténique

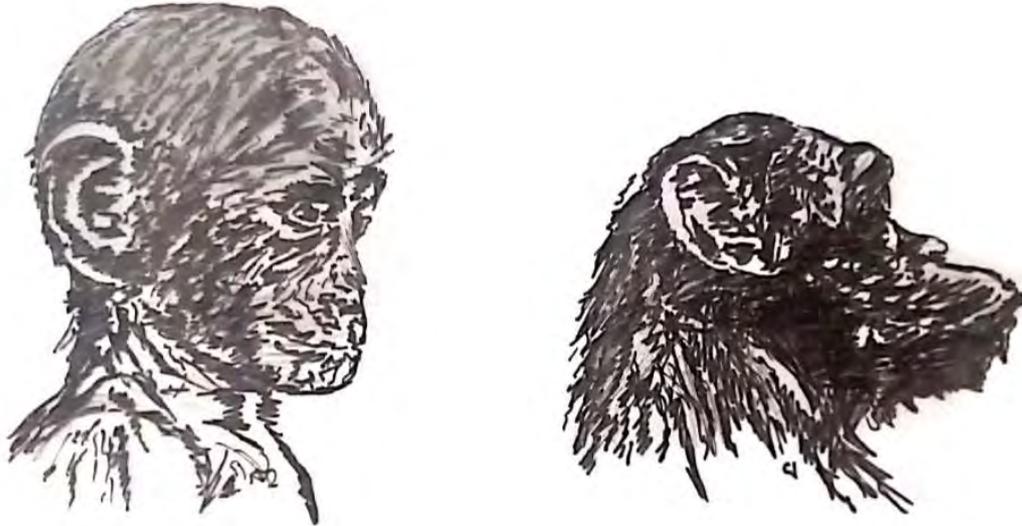


Figure 6 - Photos d'Adolf Naef 1926 redessinées, à partir du livre de Jos Verhulst « L'homme, premier né de l'évolution », à gauche un jeune chimpanzé et à droite un chimpanzé adulte.

2. 1. Bolk – La théorie de la foetalisation et du retardement

Louis Bolk, l'un des premiers, avance l'hypothèse que l'être humain est un singe néoténique³⁶. Selon lui l'être humain serait un singe ayant gardé des caractères foetaux, en d'autres termes " un fœtus de singe capable de se reproduire"¹. Depuis longtemps déjà les scientifiques s'intéressent à la ressemblance entre le jeune singe et l'être humain adulte. Mais Bolk étudie la question plus en profondeur. Ce qui l'intéresse en particulier c'est l'hominisation, ou plutôt, comment l'être humain a acquis sa morphologie au travers de l'évolution. Pour lui donc, l'être humain est devenu ce qu'il est en conservant les caractères juvéniles de ses ancêtres : " ce qui est un stade transitoire dans l'ontogénèse des autres primates est devenu un stade terminal chez l'être humain". Afin d'étayer sa théorie, il compare l'être humain adulte aux jeunes primates et établit ainsi une liste de similarités¹ que l'on peut lire sur la figure 7. Sur la figure 6 on peut voir la photo d'un jeune chimpanzé à gauche et d'un chimpanzé adulte à droite. On y voit que le jeune chimpanzé partage pas mal de caractères communs avec l'être humain adulte, mais que ces similarités disparaissent au fur à mesure de son ontogénèse. Ainsi, le chimpanzé passe d'une forme jeune anthropomorphe à une forme adulte plus "bestiale" pour citer Etienne Geoffrey de Saint Hilaire¹.

LISTE DES CARACTÈRES FOETALISÉS DE L'ÊTRE HUMAIN EN COMPARAISON AVEC LE JEUNE SINGE :

- Faciès aplati orthognatique
- Réduction ou absence de pilosité cutanée
- Perte de la pigmentation des téguments, des yeux et des cheveux
- Forme de l'oreille
- Epicanthus des paupières (ou Mongolien)
- Position centrée du trou occipital (migre en arrière durant l'ontogénie des primates)
- Poids relativement élevé du cerveau
- Persistance des sutures crâniennes jusqu'à un âge avancé
- Grande lèvre des femmes
- Structure de la main et du pied
- Forme du pelvis
- Position du canal sexuel dirigé ventralement chez les femmes
- Certaines variations des rangées dentaires et des sutures crâniennes

D'autres caractères distinctifs ont été décrits ensuite par Montagu (1962), à la suite de Beer (1948, 1958) et de Keith (1949) ajoutant à la liste de Bolk :

- Absence d'arcade sourcilières
- Absence de crêtes crâniennes
- Brachycéphalie
- Petites dents
- Eruption tardive des dents
- Absence de rotation du gros orteil
- Période prolongée de dépendance infantile
- Période de croissance prolongée
- Longue durée de vie
- Grande taille du corps (en relation selon Bolk avec le retard d'ossification et avec la rétention des taux de croissance fœtale)

Liste tirée des travaux de Bolk 1926 et reprise du livre de Jos Verhulst.

Figure 7 - Liste des caractères foetalisés de l'être humain en comparaison avec le jeune singe.

2. 2. Critique de cette théorie avec les données acquise de la science

Les premiers travaux sur les hétérochronies ont eu tendance à généraliser l'étude d'un organe à l'individu dans sa globalité ⁴¹. Or, comme Reilly et al (1997) ⁴² l'ont montré les hétérochronies doivent être analysées caractère par caractère car les différentes parties du corps croissent et se développent à des rythmes différents. Il n'est donc pas possible de rapporter l'ensemble du développement à un seul type d'hétérochronie. L'être humain *in toto* n'est donc pas un fœtus de singe, il n'est pas simplement néoténique ou foetalisé comme Bolk et d'autres le pensaient ⁴³. D'autres phénomènes interviennent. L'évolution est dite en mosaïque, ce qui signifie que plusieurs processus hétérochroniques sont mis en jeu dans le phénomène d'homnisation : l'étude de la tête humaine par exemple suggère une paedomorphose ³⁷ tandis que l'analyse de son bassin suggère une peramorphose ^{44,45}. L'être humain *in toto* n'est donc pas un singe néoténien !

Pour établir une hétérochronie de développement il faut³³ :

- Comparer des parties anatomiques dont le développement est bien délimité, on parle de champs de croissance (growth field)⁴⁶.
- Que la comparaison se fasse entre ancêtre et descendant OU BIEN que les espèces soient très proches et partagent une trajectoire ontogénique commune sur la partie anatomique à comparer. En d'autres termes " *il faut que les trajectoires développementales des sujets étudiés possèdent suffisamment de points communs pour pouvoir définir une trajectoire commune sur laquelle ils occupent différentes positions* " ⁴¹.

Le chapitre trois se propose maintenant d'étudier une région anatomique en particulier : l'extrémité céphalique ; et de voir en quoi et si l'homínisation de la tête se fait bien par pedomorphose. *Pan troglodyte* est le singe qui a été choisi pour cette comparaison car le séquençage de son génome a permis de montrer qu'il est le plus proche parent de l'être humain²⁸. Cependant, gorilla gorilla partage également une trajectoire ontogénique commune avec *Homo sapiens* et *Pan troglodyte* et sera également cité en exemples dans quelques cas de figure⁴⁷.

CHAPITRE III

HOMO SAPIENS, UNE EVOLUTION EN MOSAIQUE : L'HOMINISATION DE L'EXTREMITÉ CEPHALIQUE A LA LUMIERE D'EVO DEVO

L'être humain in toto n'est pas un fœtus de singe capable de se reproduire : les hétérochronies doivent s'analyser par champs de croissance, caractère par caractère. C'est pourquoi ce chapitre est consacré à une région anatomique en particulier : l'extrémité céphalique. Lorsque l'on compare le crâne d'un chimpanzé juvénile avec celui d'un homo sapiens adulte on se rend compte que la configuration du crâne de l'être humain adulte diffère très peu de celle du jeune anthropoïde⁴³. Cela mène à la notion que l'aspect du crâne d'homo sapiens pourrait évoquer un stade simien juvénile. La question qui se pose est donc de comprendre si l'hominisation de la tête est bien la conséquence d'un ralentissement de l'ontogénèse crânienne du singe et d'un arrêt de celle-ci au stade infantile. Afin de répondre à cette nouvelle interrogation, il s'agira, à la manière d'EVO DEVO :

- de comparer dans un premier temps le développement de la tête humaine à celui de son proche cousin *Pan troglodyte*.
- d'analyser les changements morphologiques de l'extrémité céphalique au cours de l'évolution de la lignée humaine, ce qui permettra de confirmer si ces changements se font bien par fœtalisation progressive des caractères simiesques originaux.

1. Changements morphologiques de l'extrémité céphalique d'Homo sapiens et de Pan troglodyte au cours du développement : anatomie comparée.

Le calcul d'une hétérochronie se fait généralement entre ancêtre et descendant mais il peut également se faire entre espèces apparentées. Pour cela il faut que les espèces à comparer partagent une trajectoire ontogénique commune ce qui est le cas de nos deux espèces.⁴⁷. Ce paragraphe a pour objectif de comparer trait par trait l'anatomie de l'extrémité céphalique d'*Homo sapiens* et *Pan troglodyte* au cours de leurs ontogénèses respectives. Le but étant de comprendre par quels processus hétérochroniques la tête *Homo sapiens* présente son aspect actuel. Pour rappel l'ontogénèse est le développement biologique d'un individu depuis sa conception jusqu'à l'âge adulte³⁷.

1. 1. Ontogénèses générales des crânes

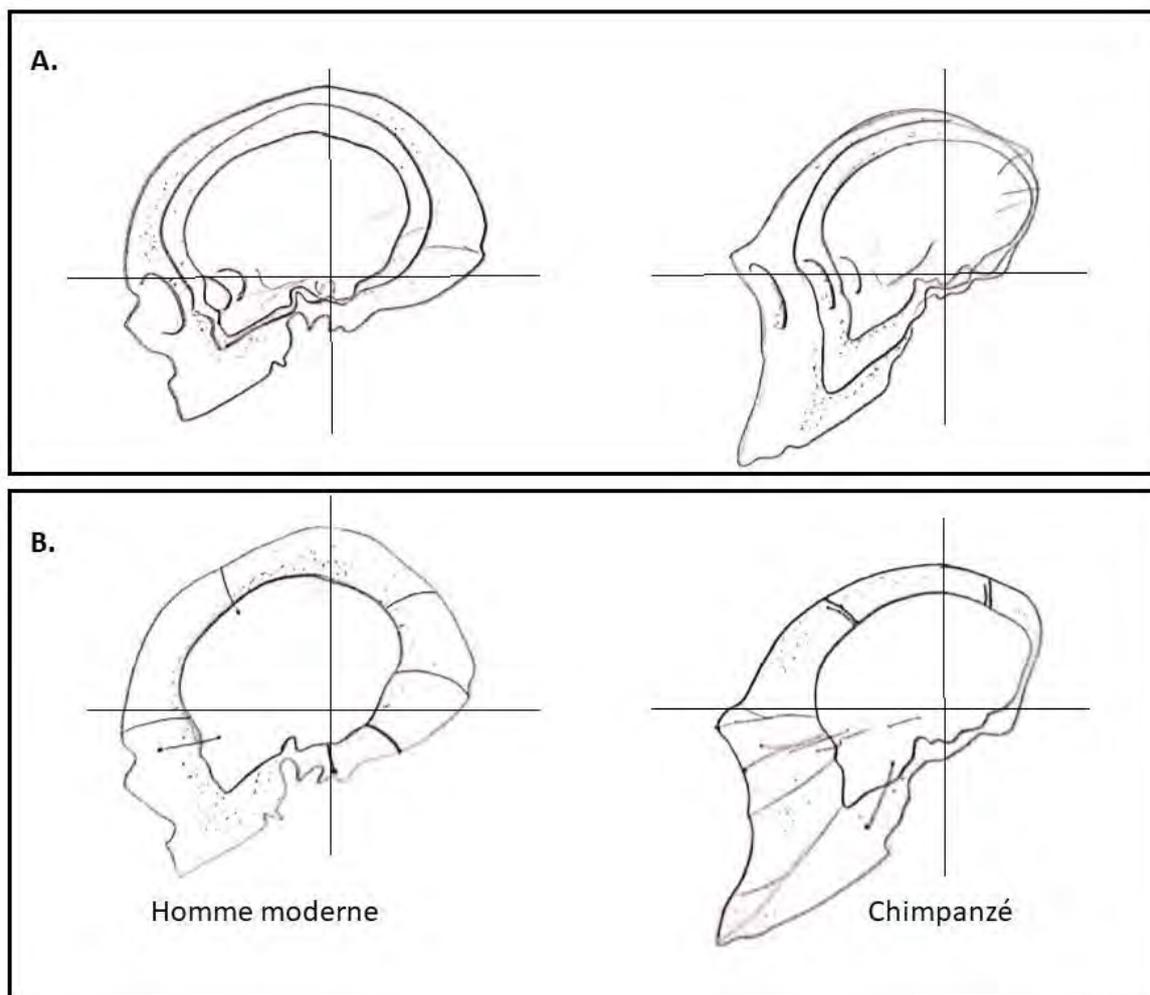


Figure 8 - Coupes sagittales des profils gauches des crânes d'*Homo sapiens* et de chimpanzé de gauche à droite. Redessiné d'après les images de Delattre et Fenart. A. succession de profils emboîtés des quatre stades de la naissance à l'adulte mâle chez *Homo sapiens* (gauche) et le chimpanzé (droite) ; B. mouvement des mêmes points de repères craniométriques de la naissance au stade adulte chez l'homme moderne (gauche) et le chimpanzé (droite) ⁴⁸

Sur la figure 8 on peut voir que l'être humain et le chimpanzé présentent une morphologie crânienne similaire à la naissance : le crâne est contracté, plutôt globuleux et arrondi au niveau de l'occipital ; la face est verticale et le foramen magnum est dans un plan horizontal, à la partie inférieure de la base du crâne ⁴⁸. Chez l'être humain cette conformation n'évolue que très peu, chez le chimpanzé en revanche, les modifications morphologiques au cours du développement ontogénétique sont très importantes ⁴⁹. Une étude de Y. Rak et F.C. Howell montre que le changement de la configuration crânienne entre l'âge juvénile et l'adolescence est de 6,77% chez l'être humain et de 21,94% chez le chimpanzé ⁵⁰.

Afin de rendre la comparaison de leur ontogénèse crânienne possible, des points de repères ont été sélectionnés sur les différents crânes (figure X). Les mêmes points ont donc été choisis chez l'être humain et le chimpanzé afin d'étudier la croissance crânienne au cours de leurs développements respectifs. Après étude du déplacement des mêmes points craniométriques entre les deux espèces, on peut voir sur la figure X que le trajet des points choisis crée une courbe qui tourne dans le sens

inverse des aiguilles d'une montre chez le chimpanzé lorsqu'on observe le profil gauche de leurs crânes, tandis qu'elles tournent dans le sens des aiguilles d'une montre chez l'être humain⁴⁸. On observe :

- une rotation vers le bas et l'avant de l'occipital chez l'être humain,
- une rotation de l'occipital dans le sens inverse entraînant le foramen magnum vers le haut et l'arrière chez le chimpanzé,
- un développement horizontal de la face chez le chimpanzé (prognathisme),
- un développement vertical de la face chez l'être humain,
- l'acquisition chez le chimpanzé de superstructures architecturales : crête sagittale, torus sus orbitaire,
- dans le plan frontal, on observe chez le chimpanzé une phénozygie très forte (écartement des arcades zygomatiques).

Précisions sur le dimorphisme sexuel chez Pan troglodyte⁵¹:

Lors du passage de la phase adolescente à la phase adulte on observe chez les femelles un ralentissement de la croissance associé à la mise en place du cycle sexuel. Chez le mâle, au contraire on observe comme une deuxième phase de croissance entraînant des variations morphologiques entre les mâles et les femelles d'une même espèce : c'est le dimorphisme sexuel.

- Le torus sus-orbitaire est plus fort chez le mâle,
- La face poursuit son développement chez les mâles : le prognathisme s'accroît jusqu'à la mise en place des canines définitives hypertrophiques qui seront plus développées chez le mâle que la femelle,
- La crête sagittale est plus importante chez les mâles,
- Le crâne continue de s'élargir et la phénozygie est plus importante chez les mâles,
- Le foramen magnum acquiert un axe de plus en plus oblique vers l'arrière chez les mâles car le mouvement de bascule occipitale se poursuit.

Cela laisse à penser que les femelles sont plus néoténiques que les mâles, et que la fin du développement des mâles se fait par hypermorphose. En effet, le développement des mâles s'arrêtant plus tard, des nouveaux caractères apparaissent. Pour l'espèce humaine en revanche, le dimorphisme sexuel est très peu marqué.

1. 2. Développement de la face

Lors de leurs phases fœtales précoces, les primates présentent tous une face verticalisée¹. L'être humain a tendance à garder cette conformation au cours de son ontogénèse. Chez les autres primates en revanche (ici le chimpanzé), la face se développe dans l'horizontalité, créant ce que l'on appelle le museau. Grâce à l'analyse craniométrique, il est possible de mettre en avant les changements de positions des différents points repères. Sur la figure X on peut voir que le point alvéolaire antérieur est projeté vers le bas et l'avant chez les singes. Ce même point reste dans une position homothétique chez l'être humain⁴⁸. Cela est dû à la croissance de l'os alvéolaire qui est beaucoup plus importante chez le singe que chez l'être humain⁵² (paragraphe 1.6). On y voit également se développer les arcades zygomatiques et le torus sus-orbitaire chez le singe tandis que l'être humain garde une conformation faciale plutôt semblable au cours de la croissance. La face chez

l'être humain semble donc (en rapport avec le chimpanzé) retenir les caractères foetaux initiaux ce qui va dans le sens de la paedomorphose ⁵³.

1. 3. Position du foramen magnum au cours du développement

Le foramen magnum est le trou qui se trouve dans l'os occipital et qui permet le passage de la moelle épinière (entre autres). Chez les fœtus d'être humain et de singe ce foramen se trouve à la partie inférieure du crâne. Chez l'être humain, le trou occipital semble rester dans cette position au cours du développement, tandis que chez le singe, il se déplace progressivement vers l'arrière. Cela est dû à la bascule de l'os occipital au cours du développement vers le haut et l'arrière chez les singes, tandis que chez l'être humain ce mouvement se fait en sens inverse ^{48,54}.

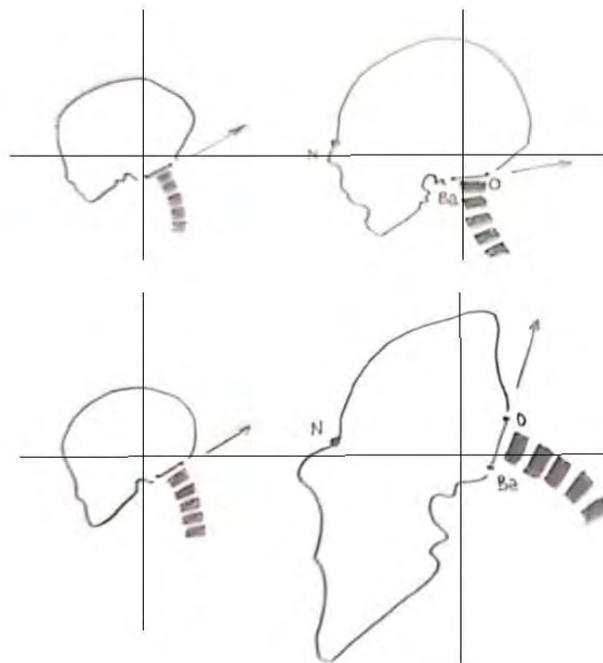


Figure 9 - Croquis représentant la bascule de l'occipital et la position du foramen magnum au cours du développement chez l'être humain (haut) et le chimpanzé (bas) entre le stade fœtal (gauche) et adulte (droite). Image redessinée, d'après Delattre et Fenart.

Sur la figure 9 on peut voir : la droite "Basion-Opisthion" (Ba/O) qui représente le grand axe du foramen magnum ; le Nasion (N) est le point le plus antérieur de la suture naso-frontale. On constate que chez les nouveaux nés (à gauche) humain et chimpanzé, l'allure et l'inclinaison du foramen magnum est identique. Lors du passage à l'âge adulte (droite) on observe une bascule vers le haut et l'arrière chez le chimpanzé. L'être humain quant à lui semble conserver une position foetalisée du foramen magnum. La figure 10 permet de montrer la différence finale de position et d'inclinaison du foramen magnum à l'âge adulte chez l'être humain et le chimpanzé ⁵⁵. On peut voir que le foramen magnum est positionné plus en hauteur et plus incliné vers l'arrière chez le chimpanzé que chez l'être humain alors qu'ils avaient une situation identique lors de leurs stades d'ontogenèse initiaux ⁴⁸.

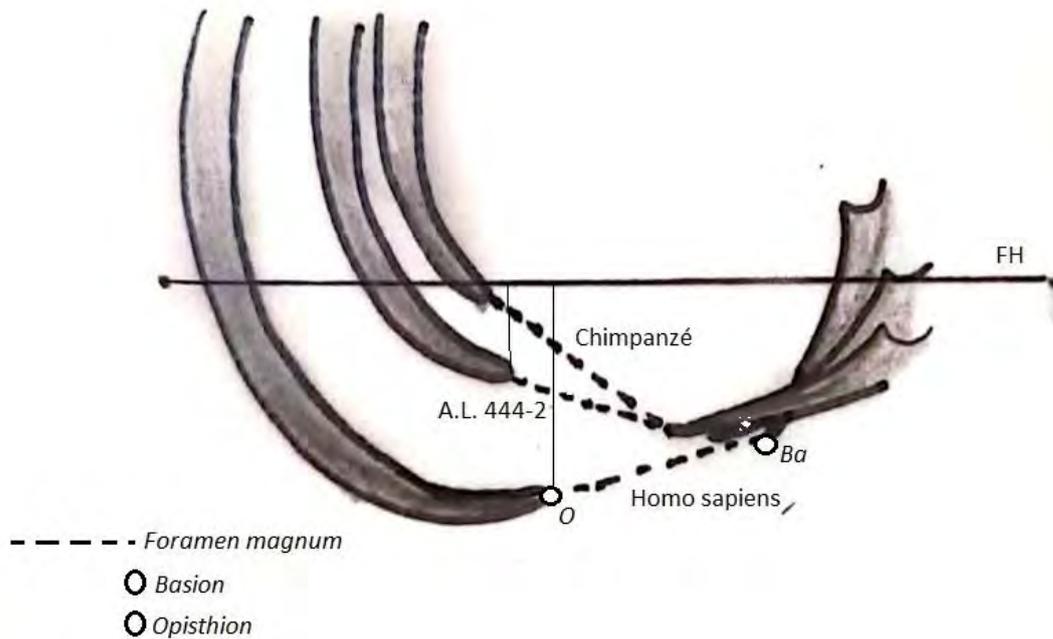


Figure 10 - Schéma représentant l'inclinaison du foramen magnum : droite basion (ba) opisthion (o) par rapport au plan Horizontal de Franckfort (FH) chez H. sapiens, le chimpanzé et Au. Afarensis (A.L. 44-2). Croquis modifié de William H. Kimbel Yoel Rak Donald C. Johanson, The skull of Australopithecus afarensis.

1. 3.1. Mesure de l'angle foraminien au cours du développement :

Le calcul de la position du foramen magnum est rendu possible par la mesure de l'angle foraminien. Plusieurs techniques sont possibles pour le mesurer :

- L'angle foraminien de Delattre et Fenart = angle entre la droite Basion-Opisthion et le plan horizontal.
- L'angle foraminien radiologique : angle NOB = angle entre la droite "Nasion-Opisthion" et la droite Basion-Opisthion.

Tableau 4 – Tableau représentant les mesures de l'angle NOB au cours de la croissance (Les mesures retenues sont les mesures moyennes et le dimorphisme sexuel n'a pas été pris en compte). D'après Delattre et J. Wangermez. ^{56,57}

	HOMO SAPIENS	CHIMPANZE
Angle NOB à la NAISSANCE	30°	30°
Angle NOB à l'âge ADULTE	15,5°	41°

Le tableau 4 montre qu'à la naissance, l'angle NOB est identique chez l'être humain et le chimpanzé (30°). Le foramen magnum s'incline par la suite dans un sens chez l'être humain et de l'autre sens le singe. Cela est dû à la bascule de l'os occipital vers le haut et l'arrière chez le singe et le bas et l'avant chez l'être humain au cours de la croissance, la flexion de la base du crâne au cours du

développement est impliquée dans cette remontée occipitale ^{48,58}. Il y a donc chez l'être humain et le singe un dépassement des caractères fœtaux, chez les singes, la rotation se faisant dans un sens les entraînant vers la quadrupédie. Chez l'être humain la flexion de la base se poursuit dans le sens inverse, fixant le foramen magnum dans une position permettant la bipédie permanente. Ce caractère ne peut donc pas être considéré comme néoténique car il n'y a pas seulement conservation des caractères foetaux mais dépassements de ceux-ci. Pour Anne Dambricourt Malasse, il y a conservation de la "dynamique de développement foetale", ce qui n'est pas la même chose que la conservation du caractère foetal ⁵⁹. Il est à noter que tant que l'angle foraminien est de 30° le chimpanzé a une locomotion bipède, puis lorsque la rotation de l'occipital entraîne ce même foramen magnum vers le haut et l'arrière, ils deviennent quadrupèdes. La bipédie permanente semble donc en lien avec la position basse et avancée du foramen magnum. ^{51,57,60,61}

1. 4. Changement morphologiques des arcades dentaires et dentitions comparées

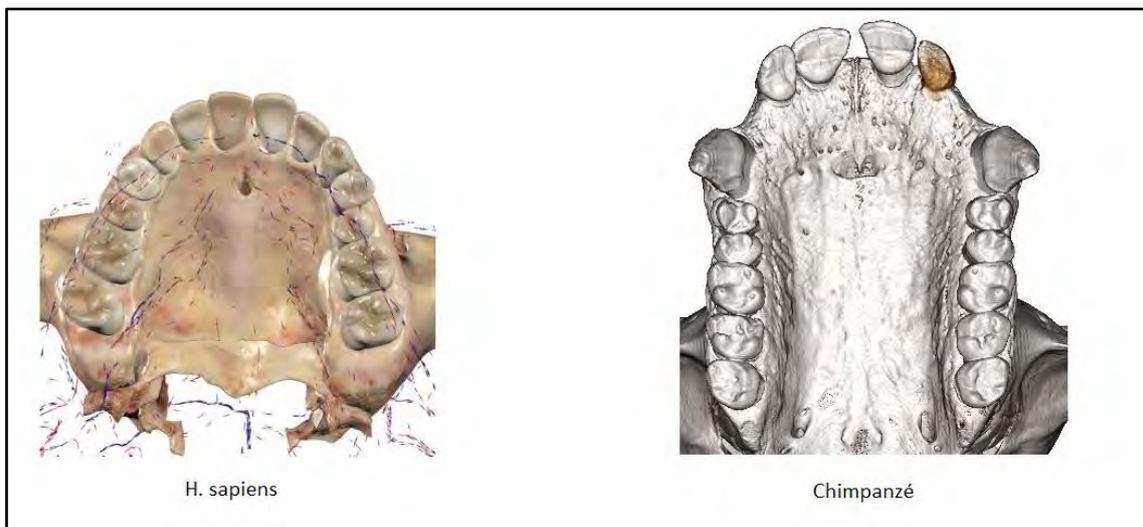


Figure 11 - Arcades dentaires supérieures d'être humain (gauche) et de chimpanzé adulte (droite).
Source Images Anatomage.

On peut voir sur la figure 11 que l'être humain et le chimpanzé présentent le même schéma dentaire. On observe par hémis-arcade : 2 Incisives, 1 Canine, 2 Prémolaires et 3 Molaires. L'anatomie comparée de l'arcade de ces deux espèces adultes met en avant des différences sur plusieurs points :

- canines
- diastèmes
- incisives
- forme des arcades dentaires
- séquences d'éruption dentaire

Ces différences anatomiques existaient-elles lors de leurs stades ontogéniques précoces ?

La canine et le complexe C1/P3 :

Chez l'être humain, dans la denture lactéale comme dans la denture définitive, la canine s'intègre de manière harmonieuse à l'arcade dentaire, elle ne dépasse pas ou très peu des dents voisines et crée le lien entre les incisives à l'avant et les prémolaires à l'arrière ⁶². Dans la denture lactéale du chimpanzé, les canines ne dépassent en hauteur que modérément des autres dents. Ce n'est que chez le singe adulte (lors du passage à la denture définitive) que la canine s'hyperdéveloppe et dépasse le niveau des autres dents donnant ce que l'on appelle le croc. Cette canine hypertrophique va créer un diastème au niveau de l'arcade antagoniste. Ce diastème s'observe en mésial de la canine supérieure et en distal de la canine inférieure. Au cours de l'occlusion, les canines vont pouvoir s'aiguiser l'une contre l'autre et également contre la prémolaire. C'est ce que l'on appelle le complexe C1/P3. ^{62,63}. Chez l'être humain, la canine hypertrophique ainsi que le complexe C1/P3 n'existent pas. Il semble conserver des canines proches du stade simien foetal ^{1,64,65}.

Les incisives :

Les incisives lactéales du jeune singe et de l'être humain sont verticalisées. L'être humain conserve cette verticalité lors du passage à la denture définitive, chez le singe en revanche elles s'horizontalisent. Cela a pour conséquence une action sécante chez l'être humain alors que chez le chimpanzé, elles fonctionnent plus comme des "pincettes", comme un moyen de préhension supplémentaire ¹. Il existe un indice qui permet de calculer la verticalisation incisive : l'angle inter incisif ⁶⁶. On peut voir sur la figure 12 que :

- Chez l'être humain cet angle reste quasi identique de la denture de lait à la denture permanente,
- Chez le chimpanzé adulte, cet angle diminue : les dents fonctionnant comme des pincette (préhension)

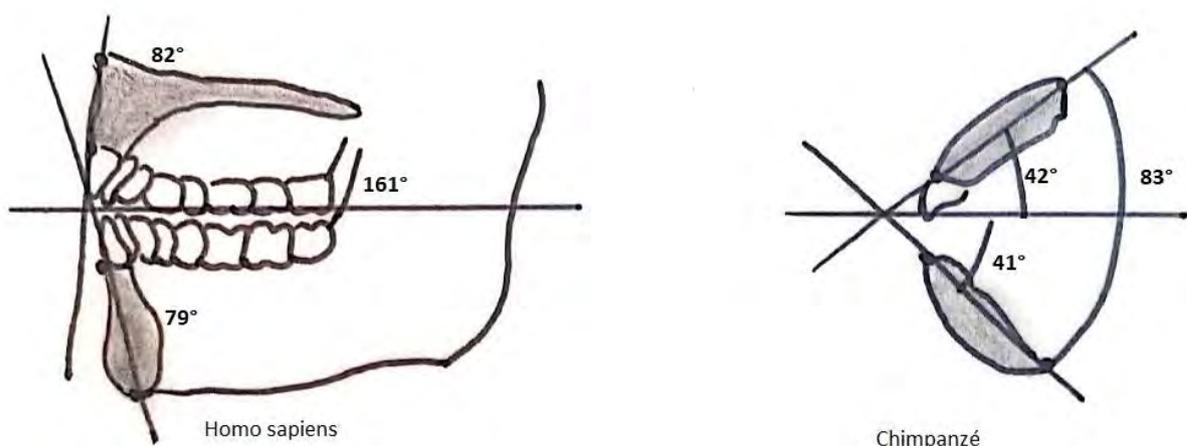


Figure 12 -- angle inter incisif chez *Homo sapiens* adulte (gauche) 161° et le chimpanzé adulte (à droite) 83°. Image modifiée de "Lucy" Redux: A Review of Research on *Australopithecus afarensis* William H. Kimbel and Lucas K. Delezenne.

Forme de l'arcade dentaire :

Le jeune singe et le jeune Homo sapiens possèdent des arcades dentaires de forme parabolique. L'être humain conserve cette forme parabolique à l'âge adulte ¹. Chez le singe en revanche, elle prend la forme d'un U lors du développement des dents définitives ⁶⁷. (Se référer au paragraphe 1.6 sur la mandibule). On peut voir sur les figures 13 et 14 le changement de forme de l'arcade dentaire chez le chimpanzé, qui passe d'une forme parabolique à une forme en U entre le stade juvénile et le stade adulte ⁶⁴.

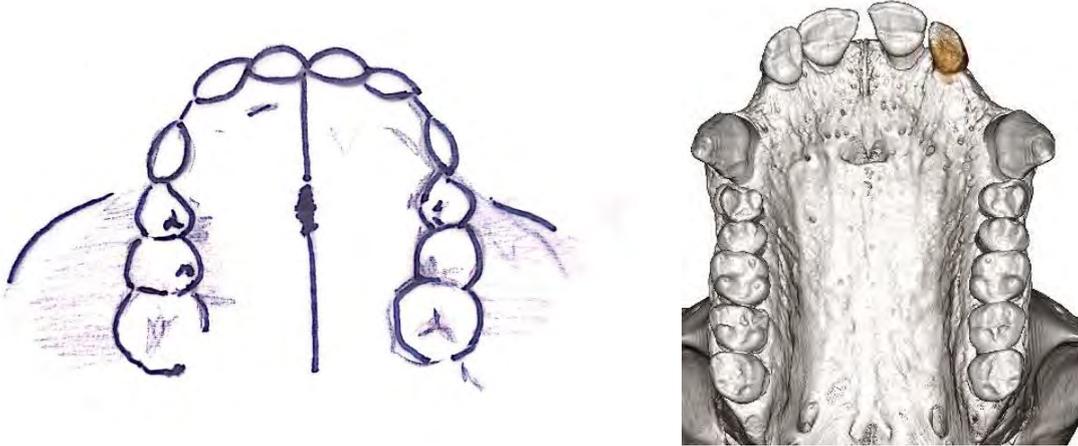


Figure 13 - Arcade dentaire maxillaire de jeune chimpanzé, redessinée d'après Scott ; Shape of the dental arches (gauche) et arcades dentaires maxillaires de chimpanzé adulte, source image anatomage (droite).

Séquences éruptives comparées - être humain/primate

Chez l'être humain et les singes, on observe deux dentitions qui se succèdent dans le temps : la dentition lactéale et la dentition permanente. La chronologie d'apparition des dents lactéales se produit globalement de la première incisive à la molaire. Cette phase lactéale s'achève avec l'apparition de la première molaire définitive supérieure M1. Lorsque l'on compare (fig X) les séquences éruptives de l'être avec celles des grands singes, ici le chimpanzé, on se rend compte que ^{15,43,68}.

- Chez le chimpanzé, la durée de la phase lactéale est de 3 ans (M1 faisant son éruption vers l'âge de 3 ans). Le remplacement par les dents permanentes se fait sans temps de latence entre les deux dentitions. Elles se succèdent rapidement dans le temps, de sorte qu'à 8-9 ans, les singes possèdent leur dentition permanente au complet.
- Chez l'être humain, la durée de la phase lactéale est de 6-7 ans (M1 faisant son éruption vers cet âge-là). Ensuite, la mise en place de la denture définitive se met en place plus lentement, avec des temps de latence. M2 par exemple fait son éruption vers l'âge de 12 ans. Les troisièmes molaires définitives quant à elles peuvent faire leur éruption jusqu'à l'âge de 80 ans.

Tableau 5 – Tableau représentant l'âge d'éruption des dents définitives chez l'être humain et le chimpanzé.

	ÊTRE HUMAIN	CHIMPANZÉ
M1	6	2-3
INCISIVES	6-7	3-4
M2	12	4
PRÉMOLAIRES	10-12	7
M3	18-20	8
CANINES	11-12	8-9

On remarque sur le tableau 5 que :

- La phase lactéale s'achève vers 6 ou 7 ans chez l'être humain et 3 ou 4 ans chez le chimpanzé. La durée de la phase est presque doublée pour l'être humain.
- Le laps de temps entre l'éruption des premières molaires adultes et des secondes est de 6 ans chez l'être humain et 1 an chez le chimpanzé.

On peut voir sur la figure 15 que pour les stades (a) à (d) représentant la denture de lait : les canines ne dépassent presque pas les autres dents en hauteur, les incisives sont verticales, le menton n'est ni saillant, ni fuyant. Pour le stade e en revanche, qui représente la mâchoire définitive du chimpanzé : les canines deviennent hypertrophiques, les incisives s'horizontalisent et le menton part en fuite. Le stade définitif de la mâchoire humaine semble donc conserver des éléments caractéristiques juvéniles : canines peu saillantes et incisives verticales, petites arcades dentaires paraboliques.

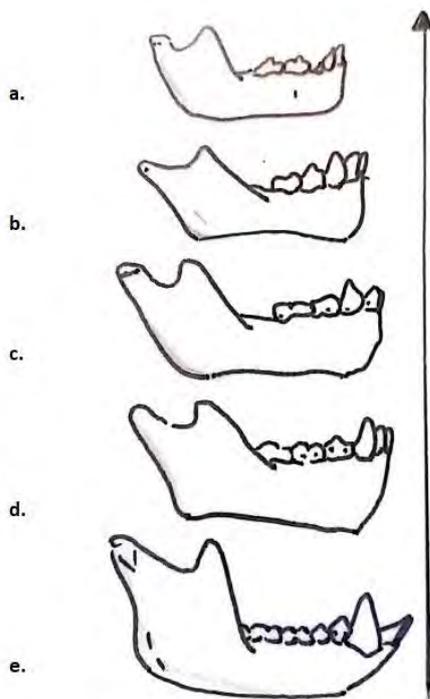


Figure 14 - Evolution de la mâchoire et de l'arcade dentaire du chimpanzé selon cinq stades successifs : Les stades (a) à (d) représentent la denture de lait, Le stade e représente la mâchoire définitive. Dessin modifié du livre de Jos Verhulst, *l'homme premier né de l'humanité*.

1. 5. La mandibule

Lorsque l'on compare la mandibule humaine à celles du chimpanzé et du gorille, on observe des différences anatomiques :

- mandibule plus petite chez l'être humain, sans interruption entre les dents ⁶⁴,
- présence de diastème chez les singes dû à la présence de grosses canines chez ce dernier ^{64,69},
- arcade de forme parabolique chez l'être humain et en forme de U chez le singe ⁶⁷,
- présence d'un menton chez l'être humain et pas chez le singe ¹,
- le ramus se termine par deux saillies : apophyse coronoïde à l'avant et condyle à l'arrière : chez l'être humain moderne, le chimpanzé et l'orang outan le condyle (surface articulaire) est plus grand que l'apophyse coronoïde (liaison musculaire), chez le gorille c'est l'inverse ^{64,70}.

Taille de l'arcade dentaire mandibulaire :

La mandibule adulte est bien plus petite chez l'être humain que chez le chimpanzé et le gorille. Comme nous l'avons vu précédemment, chez le primate, la face se développe horizontalement pour former le museau. La mandibule aussi est prise dans cette croissance vers l'avant, ainsi malgré sa petite taille à la naissance, le singe développe une mandibule imposante au cours de sa morphogenèse ¹.

Forme de l'arcade dentaire mandibulaire :

La courbure de l'arcade dentaire humaine est de forme parabolique, on pourrait la représenter en la comparant à la forme d'une chaînette (*forme que prend une cordelette suspendue à ses deux extrémités à deux points fixes*) ⁶⁹.

- Chez l'être humain la forme en chaînette de la mandibule est présente dès le stade foetal et sera conservée de la dentition lactéale à la dentition définitive ¹.
- Chez le singe la forme en chaînette est présente aux stades foetaux initiaux et prend progressivement une forme en U de la dentition lactéale à la dentition définitive. Pourtant, si l'on regarde la forme du rebord inférieur de la mandibule (et non l'arcade dentaire en elle-même), sa forme est parabolique. Cela montre que ce n'est pas le rebord inférieur de la mandibule qui grandit lors de l'ontogenèse mais plutôt l'os alvéolaire, os soutenant les dents ⁶⁹.

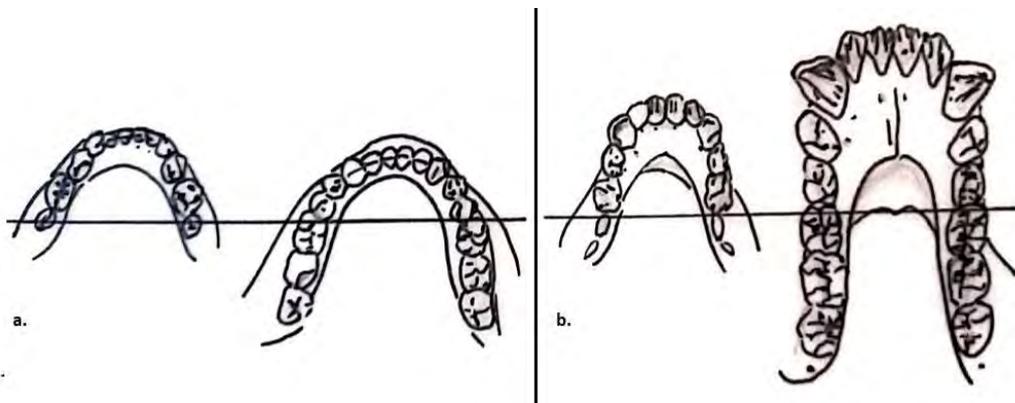


Figure 15 - Denture de lait à gauche et permanente à droite chez l'Être humain (a) et l'Oran Outan (b) ; Croquis redessiné du livre de Jos Verhulst, « L'homme, premier né de l'Evolution ».

Sur la figure 15, on remarque que :

- Chez l'être humain : la partie avant de l'arcade dentaire (partie soutenant les dents lactéales) ne poursuit plus sa croissance à partir du changement de dentition (6ème année). Les incisives, les canines et les prémolaires définitives doivent se contenter de la place investie par la dentition de lait.
- Chez les singes au contraire, cette même partie continue de croître vers l'avant. La forme en chaînette de l'arcade dentaire est abandonnée et donne la forme rectangulaire en U qu'on leur connaît.

“le rebord inférieur de la mandibule humaine adulte ressemble même davantage à la forme en chaînette que l'arcade elle-même. Les animaux dont l'arcade dentaire ne se conforme pas du tout à cette ligne, par exemple les ongulés, les marsupiaux et les rongeurs, présentent cependant un bord mandibulaire inférieur concordant tout à fait avec elle. C'est aussi le cas chez les anthropoïdes. Le jeune chimpanzé possède une arcade dentaire qui s'accorde encore le mieux à la ligne en chaînette, alors que l'animal plus âgé, pendant l'élaboration des dents, présente une courbe qui commence à prendre l'allure définitive de l'adulte fort éloignée de la chaînette. Alors qu'en règle générale, la denture des animaux s'écarte de la forme en chaînette, le rebord mandibulaire inférieur de la plupart des mammifères concorde avec elle avec une constance remarquable “⁶⁹. L'os alvéolaire humain semble donc garder l'aspect foetalisé lorsqu'on le compare aux singes chez lesquels sa croissance (entre autres) aura pour conséquence la formation d'un museau et une horizontalisation de la face.

Le menton :

L'être humain adulte présente un menton **saillant**, pourtant cet élément n'existe chez aucun autre primate ¹. Le menton saillant est caractéristique d'homo sapiens (y compris lorsque l'on remonte dans sa lignée évolutive) ⁷¹. Chez les nouveaux nés humains et singes, le menton est plutôt arrondi. Chez l'être humain, cet arrondi disparaît puis le menton apparaît ensuite entre sept et treize ans. Chez le singe en revanche, le menton n'apparaît jamais ¹. Pour Louis Bolk, l'apparition du menton serait “le résultat passif du retardement extrême de la denture humaine”. Selon Verhulst, l'apparition du menton serait la conséquence d'une différence de croissance entre les différents éléments de la mandibule :

- L'os alvéolaire arrête sa croissance avec l'éruption des dents définitives (6-7 ans). Incisives, canines et prémolaires doivent se contenter de la place investie par les dents de lait.
- La base de la mandibule quant à elle (notamment la symphyse mentonnière) continue sa croissance jusqu'à la maturité sexuelle. Elle “rattrape” l'os alvéolaire sus jacent (partie qui soutient le bloc incisivo-canin) en se développant vers l'avant ce qui donne le menton.

Une étude de A. Riesenfeld ⁷² montre qu'il est possible de faire apparaître un menton chez des espèces n'en possédant pas initialement. C'est en enlevant les incisives de manière précoce à des rats qu'ils ont réussi à créer un menton chez ces espèces. L'apparition du menton semble donc liée au raccourcissement de la mandibule. Sur la figure 16 on peut voir ces mandibules de rats.

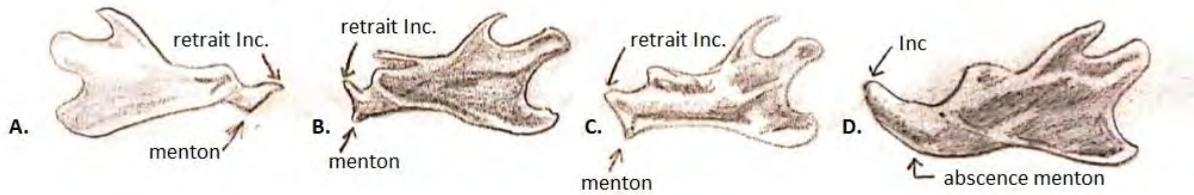


Figure 16 - Sur la colonne 1 et 2 et 3 toutes les incisives ont été enlevées, on voit apparaître un menton bien que les rats n'en possèdent pas initialement. Sur la dernière colonne, on a conservé les incisives et le menton est en fuite (pas de menton). Image de A. Riesenfeld « The adaptive mandible : an experimental study »

Chez l'être humain cette projection vers l'avant de la symphyse mentonnière pourrait donc être la conséquence et en relation avec la denture. En effet, le menton saillant se développe au même moment que l'éruption dentaire définitive (entre 7 et 13 ans environ) qui bloque la mandibule dans une taille plus petite, en empêchant la croissance de l'os alvéolaire. Cette conservation d'une mandibule plus petite induirait la formation du menton saillant ¹.

1. 6. Ossification des sutures crâniennes

A la naissance, on note chez l'être humain et les singes des sutures crâniennes, permettant la croissance du crâne. Ces sutures crâniennes (fontanelles) se ferment plus tard chez l'être humain que chez les singes. Cela permet au cerveau humain de poursuivre son développement post-natal tandis que chez le singe le cerveau augmente assez peu de volume après la naissance.

La suture métopique :

La suture métopique est la suture séparant l'os frontal. Chez les grands singes, elle se ferme très peu de temps après la naissance. Chez l'être humain en revanche, la fermeture des sutures est bien plus tardive. L'ossification de la suture métopique commence après l'éruption des deuxièmes molaires (vers deux ans), remontant à la manière d'une fermeture éclair de la racine du nez vers la fontanelle et s'achève vers l'âge de 6 ans. Cette segmentation de l'os frontal du fœtus jusqu'après la naissance permet l'accouchement de bébés aux cerveaux volumineux, le crâne étant rendu malléable par la suture ⁷³⁻⁷⁵.

L'os intermaxillaire : cas particulier d'une soudure très précoce

Les os intermaxillaires sont des os pairs que l'on retrouve au niveau antérieur de la face des primates, et chez lesquels ils constituent une partie du museau (plus grande encore chez les autres mammifères). Ils sont situés au niveau du nez entre les deux maxillaires côté facial et en avant des os maxillaires côté palatin. Selon les espèces, ces os seront plus ou moins développés et la suture entre les deux au niveau médian se fera plus ou moins précocement.

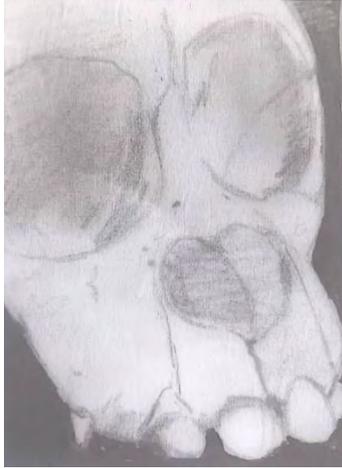


Figure 17 - Image Redessinée d'un jeune Gorille (*Gorilla gorilla*) n° A. 14.544 Coll. Muséum A. C. Paris, âgé de dix mois, n'ayant pas encore sa dentition temporaire au complet. Cliché de Vizzavona.

*Sur la figure 17 on peut voir le squelette de la région antérieure de la face, montrant le prémaxillaire (séparé du maxillaire par la suture incisive (inter maxillo-maxillaire)), bien visible, ainsi que la suture intra-incisive.*⁷⁶

Les os prémaxillaires sont présents chez tous les primates⁴⁹ mais ne sont pas visibles chez l'être humain lorsqu'on analyse son crâne de face. Pourtant ces os existent aussi chez l'être humain⁷⁷ ; ils se développent lors de la phase fœtale mais se soudent très rapidement aux os maxillaires. Dès la fin du troisième mois de vie fœtale en effet, les apophyses des deux os maxillaires le recouvrent en antérieur et se rejoignent sous le nez, au niveau de la lèvre supérieure, "enfermant" les deux os intermaxillaires et les rendant ainsi invisibles côté face. On ne retrouve ainsi jamais de suture entre ces deux os au-dessous du nez alors que côté palatin on distingue chez un quart des adultes et la majorité des enfants une suture séparant le bloc incisif (vers l'avant) des os maxillaire (vers l'arrière) témoin de ces deux os⁷⁸.

Chez le singe, la croissance est différente : le maxillaire n'enferme pas l'os intermaxillaire, et cet os est pris dans la croissance horizontale de la face. Chez l'être humain au contraire la croissance de la face est retenue, les maxillaires se développent par-dessus, et bloquent le développement du museau. Le moment où les sutures de cet os s'ossifient est très variable entre les espèces. Il est à noter qu'en rapport avec les autres mammifères, cet os s'ossifie déjà prématurément chez les primates. C'est chez l'être humain qu'elles s'ossifient le plus tôt (3ème mois de vie fœtale), chez le chimpanzé elles disparaissent avant la naissance, ensuite ce sera le tour de l'orang outan, du gorille puis du gibbon. Chez l'atèle elles sont toujours visibles à l'âge adulte.¹

2. Changements morphologiques de l'extrémité céphalique de la lignée humaine au cours de l'évolution

On a pu voir dans la partie 1 de ce chapitre le développement crânien d'homo sapiens et de ses proches cousins. A la manière d'EvoDevo (science du développement et de l'évolution), la partie 2 est consacrée à l'analyse de l'évolution de la morphologie crânienne d'homo sapiens au cours de l'évolution de sa lignée. Cela sera donc rendu possible grâce à la comparaison de différentes espèces jalonnant la lignée humaine. Les éléments d'anatomie à comparer seront dans la mesure du possible les mêmes que ceux sélectionnés pour le développement crânien de l'être humain et des grands singes (*Capacité crânienne, configuration de la face, position du foramen magnum, forme et taille des arcades dentaires, dentitions comparées, mandibule, prognathie, menton, suture métopique*). Cela permettra d'analyser si les changements progressifs au cours de l'évolution se font bien dans le sens de la néoténie pour reprendre les termes de Gould. Pour rappel (se référer au chapitre 1, une brève histoire d'Homo sapiens) on estime la séparation entre la lignée évolutive humaine et celle du chimpanzé à environ 8 millions d'années. De leur dernier ancêtre commun (*Sahelanthropus Tchadensis*, homme de Toumai) jusqu'à l'être humain moderne s'ensuit une diversité d'espèces fossiles de plusieurs genres et espèces ^{30,79}.

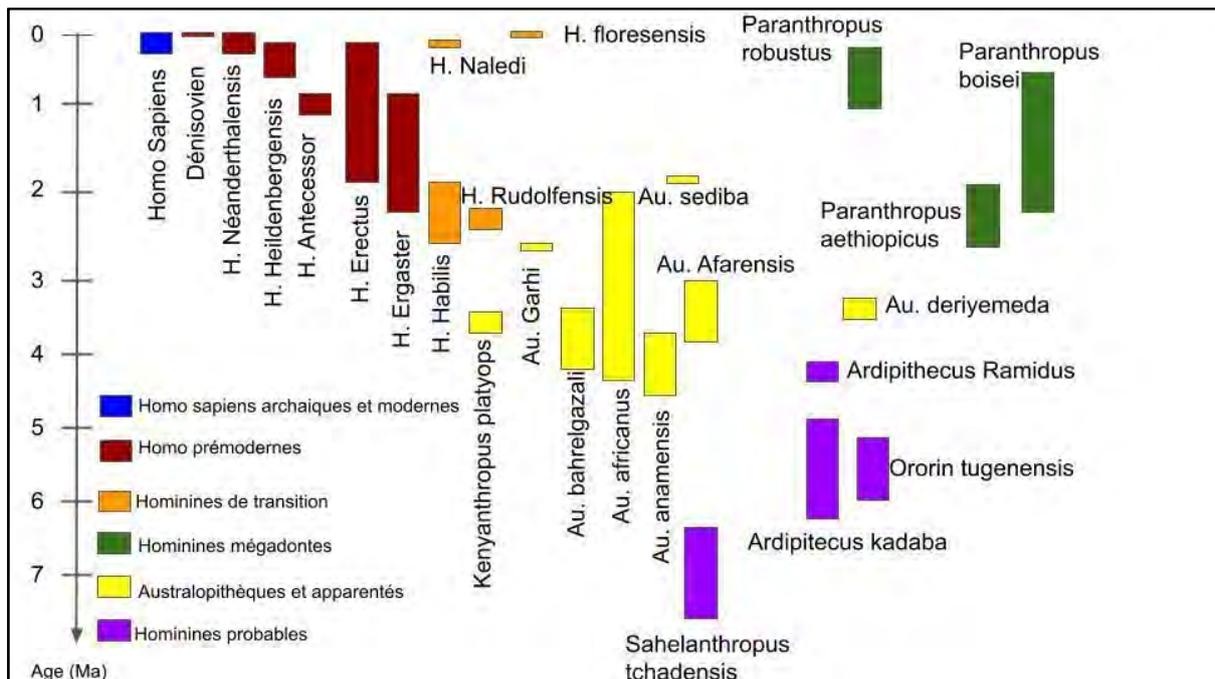


Figure 18 - tableau de l'évolution selon Wood.

La figure 18 représente le tableau de l'évolution selon Wood ³⁰ déjà commenté dans le chapitre 1. Ce tableau a été remis intentionnellement à ce niveau pour que le lecteur revisualise l'évolution buissonnante de la lignée humaine depuis qu'elle a divergé de celle des chimpanzés.

2.1. Tendance évolutive de la tête humaine depuis le dernier ancêtre commun hypothétique :

Dans ce paragraphe, ce qui est recherché est la tendance évolutive de la tête d'*Homo sapiens*, le but étant de montrer si, in fine, la tête de l'être humain moderne a été acquise par paedomorphose. Ainsi tous les paramètres crâniens, faciaux et dentaires ne seront pas forcément détaillés dans la mesure où le deuxième paragraphe permet, grâce à un logiciel d'analyser les changements morphologiques de manière très précise. Mais si le lecteur tenait à avoir de plus grandes précisions, le livre "The evolution of the human head" de Lieberman contient de nombreuses informations sur le sujet.⁷⁹⁻⁸². Afin d'étayer l'hypothèse selon laquelle l'hominisation de la tête se ferait par paedomorphose, ont été pris successivement en exemple :

- *Sahelanthropus Tchadensis*
- *Australopithecus africanus et afarensis*
- *H. habilis*
- *H. erectus*
- *H. néanderthalensis*
- *H. sapiens*

2.1.1. Sahelanthropus Tchadensis

Le principal fossile attribué à *S. Tchadensis* est un crâne presque complet, TM 266-01-060-1, surnommé Toumaï. Il serait daté entre 6,8 et 7,2 millions d'années^{27,83,84}. Le crâne de Toumaï a de nombreuses caractéristiques primitives : on note un petit volume endocrânien. Mais déjà certaines caractéristiques sont spécifiques aux hominidés. On note : une face relativement verticale en rapport aux chimpanzés, une région prémaxillaire assez courte et un foramen magnum plus antérieur que celui des chimpanzés²⁷.

Tableau 6 - Encadré synthétisant les données récoltées sur *S. tchadensis*.

S. TCHADENSIS (TOUMAI) TM266 <small>^{27,84}</small>
<ul style="list-style-type: none">• CONFIGURATION DU CRÂNE : Sa capacité crânienne est de 360 - 370 cm^3• POSITION FORAMEN MAGNUM : Le foramen magnum est en position légèrement avancée par rapport aux chimpanzés. Selon une étude il est même possible que <i>S. tchadensis</i> ait déjà développé une certaine forme de bipédie : le foramen magnum est positionné plus antérieurement, le basi-occipital est plus court, le plan nuchal est orienté plus horizontalement, la crête nucale a glissé vers le bas. La reconstitution du crâne TM266 montre une angulation entre le foramen magnum et le plan orbital de 95°, résultat plutôt proche de l'être humain chez qui cet angle mesure 103° environ²⁷.• LA FACE : légèrement réduite, un début de verticalisation• MENTON : Absent• DENTITIONS COMPARÉES : Comparées à celles des grands singes, les molaires ont des cuspidés plus basses et plus arrondies, l'émail de leur couronne a une épaisseur intermédiaire entre les chimpanzés et les premiers australopithèques.⁸³ Les canines sont également plus petites, n'ont pas la forme du croc que l'on retrouve chez les chimpanzés mâles.^{84,85}

2.1.2. Les australopithèques

Le genre *Australopithecus* apparaît en Afrique il y a environ 4Ma. Au moins neuf espèces d'australopithèques ont été proposées parmi lesquelles quatre sont vraiment bien connues : *Au. afarensis*, *Au. africanus*, *Au. Boisei*, et *Au. Robustus*. Ils peuvent être divisés en deux types : les australopithèques robustes (paranthropes) et les australopithèques dits graciles⁷⁹. Tous partagent certaines caractéristiques primitives avec les chimpanzés et les gorilles, mais également de nombreuses similitudes dérivées avec les premiers hominidés. Il existe bien évidemment des différences entre les différentes espèces d'australopithèque mais de manière générale on observe⁴⁵ :

Comme caractères primitifs : un volume cérébral faible avoisinant les 400cm³, une forte constriction rétro-orbitaire, une crête sagittale chez les mâles, frontal très oblique, prognathisme, etc.⁴⁵

Comme caractères dérivés : on note une bipédie plus ou moins parfaite. Des études montrent que certains caractères ont déjà pris le pli de la paedomorphose et que l'australopithèque se dégage déjà du plan grand singe :

- on observe un premier gonflement de la capacité crânienne. Malgré ça, les australopithèques gardent une capacité crânienne relativement petite, semblables aux chimpanzés, allant de 387 cm³ à 560 cm³ selon les espèces.
- le foramen magnum est en position légèrement plus avancée (critère indispensable à la bipédie).
- la face se verticalise légèrement même si le prognathisme reste proche de celui du chimpanzé.⁵⁵
- il y a une augmentation de la taille des dents postérieures⁸⁶ et diminution de la taille des dents antérieures (les incisives sont déjà plus verticales et diminuent de taille, les canines sont plus petites et moins en forme de croc que celles des grands singes (sans affûtage du complexe C-P3))⁶³ ; les molaires sont plus grosses avec un email plus épais.
- les arcades sont plus réduites.
- la suture métopique se ferme plus tard.

Tableau 7 - Quelques données représentatives d'*A. afarensis* et *A. africanus*.

AUSTRALOPITHECUS AFARENSIS : <small>55,66,87</small>
<ul style="list-style-type: none">• CONFIGURATION DU CRANE : Sa capacité crânienne est de 450 cm³, il y a donc un léger gonflement par rapport au dernier ancêtre commun (400 cm³)• POSITION FORAMEN MAGNUM : Le foramen magnum est en position légèrement avancée par rapport au DAC^{55,66}• LA FACE : légèrement réduite• MANDIBULE ET PROGNATHIE / ANGLE FACIAL : La mandibule est en forme de V, Prognathe (angle facial : 56 à 75°), selon une étude de Ray et al 2007, le ramus mandibulaire ressemble à celui du gorille : le processus coronoïde est plus haut que le processus condyloïde). Chez l'être humain moderne, le chimpanzé et l'Orang outan c'est l'inverse.⁷⁰• MENTON : Absent• DENTITIONS COMPAREES (canines / incisives / forme de l'arcade dentaire) :

Louis de Bonis et Al. 1981 ont comparé dans une étude des échantillons dentaires d'*Australopithecus afarensis* et d'*Ouranopithecus macedoniensis* (grand singe fossile). Les résultats montrent que chez *Australopithecus afarensis* (Louis de Bonis et al., 1981) :

- Les incisives sont implantées plus verticalement que chez l'Ouranopithèque, et dépourvues de cingulum basilaire. Elles sont plus proches de l'être humain moderne que ne le sont celles de l'Ouranopithèque.
- Les canines présentent moins de dimorphisme chez *afarensis*, mais la moyenne haute des canines avoisine la taille des femelles Ouranopithèques; leur morphologie n'est pas très différente.

L'angle interincisif mesure 115° pour AL 417-7 et 107° pour AL 44-2 qui sont deux individus de l'espèce *A. afarensis*, contre 83° chez le chimpanzé et 161° chez *H. sapiens* ^{55,66}

AUSTRALOPITHECUS AFRICANUS et L'ENFANT DE TAUNG :

L'enfant de Taung (âge estimé : 3-5 ans) est un fossile d'Australopithèque *africanus* jeune nous permettant de comprendre la croissance de leur crâne au cours de leur développement. Contrairement aux pongidés, ce fossile d'enfant ayant dépassé le stade déciduel n'a pas encore développé le torus sus-orbitaire, ni entamé le développement ostéo musculaire masticateur ⁵⁹. Par ailleurs, chez les grands singes on sait que la suture métopique se ferme très peu de temps après la naissance. Chez cet individu en revanche, cette suture se ferme vers deux ans après l'éruption des deuxièmes molaires. (Comme pour le genre *homo*) ⁷⁴.

SYSTEME MASTICATOIRE DES AUSTRALOPITHEQUES :

Le système masticatoire des australopithèques augmente progressivement des espèces les plus vieilles aux plus récentes. Il peut être calculé grâce à la mesure de la zone post-canine. Cette zone mesure : *A. anamensis* (428mm²) ; *A. afarensis* (460mm²) ; *A. africanus* (516mm²) puis chez les paranthropes qui sont les australopithèques robustes : *P. robustus* (588mm²) ; *P. boisei* (756mm²) ⁸⁶. Au niveau incisivo-canin, les dents se placent en bout à bout, c'est ce que l'on appelle la labiodontie. (*Africanus*, *robustus* *boisei*) ²⁵.

2.1.3. Le genre Homo

Avec le genre *Homo* les différences crâniennes avec la lignée *Pan* deviennent évidentes ⁴⁵. Des analyses effectuées sur l'ensemble des représentants du genre *homo* montrent que la morphologie crânienne se modifie dans la même direction et de façon encore plus marquée que lors du passage du plan grand singe au plan australopithèque. On retrouve : *disparition progressive de la constriction retro-orbitaire, disparition de la crête sagittale chez les mâles, frontal de plus en plus vertical, réduction du prognathisme, augmentation progressive du volume cérébral.* ^{45,89,90}

Tableau 8 - Quelques données représentatives d'H. habilis

HOMO HABILIS	
•	CAPACITE CRÂNIENNE : entre 500 et 700 cm ³ ⁹¹
•	POSITION FORAMEN MAGNUM : plus central que chez les australopithèques ⁹²
•	LA FACE : Les quelques crânes d'H. habilis à peu près complets (p. ex. KNM-ER 1813, OH 24) montrent des faces assez verticales. ⁹¹
•	MANDIBULE PROGNATHIE ET ANGLE FACIAL : La bouche est mince et peu profonde, avec une région prémaxillaire courte et un prognathisme alvéolaire réduit. (Angle facial de KNM-ER 1813 : 72°) ⁹¹ Pas de menton ⁷¹ .
•	SYSTEME MASTICATOIRE/ZONE POST CANINE : réduction en rapport avec les australopithèques, ce système mesure : <i>H. habilis</i> (478mm ²) ; <i>H. ergaster</i> (377mm ²) et <i>H. sapiens</i> (334mm ²) ⁸⁶
•	DENTS : Les dents sont disposées de façon elliptique sur les arcades mandibulaire et maxillaires, sans diastème. ⁸¹
-	Les dents de <i>H. habilis</i> ne sont pas beaucoup plus petites que chez les australopithèques ni beaucoup plus grandes que chez <i>H. erectus</i>)

Dans le tableau 8 ont été commentées certaines caractéristiques d'H. habilis afin de mieux comprendre le saut évolutif du genre australopithecus au genre homo. Les caractéristiques anatomiques et craniométriques des autres hominines du genre homo sont consignées dans les tableaux 29 et 30.

2.1.4. Mesures crâniennes et anatomie comparée chez *Pan troglodyte*, *Australopithecus afarensis*, *Homo habilis*, *Homo erectus*, *Homo neanderthalensis*, *Homo sapiens*.

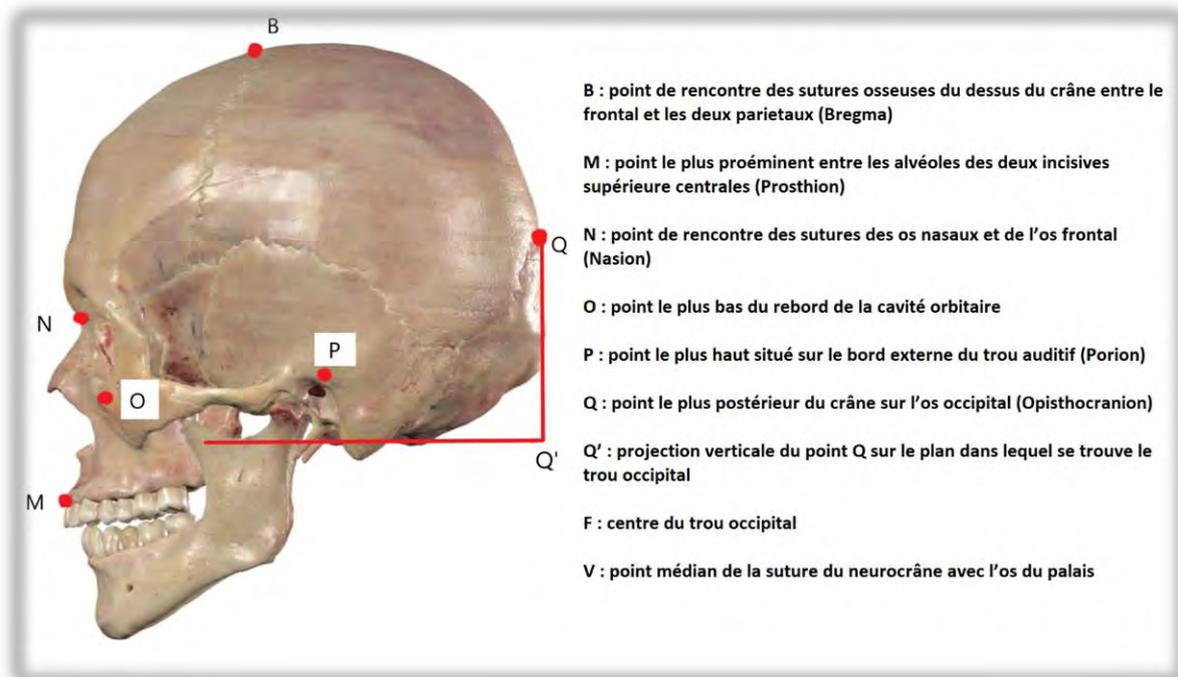


Figure 19 - Quelques points de repères craniométriques. Image Anatomage modifiée

Sur la figure 19 on peut voir quelques points de repères craniométriques, permettant de faire des mesures crâniennes afin de comparer les différents crânes d'hominidés jalonnant la lignée humaine. De manière à être plus synthétique toutes les données de craniométrie d'anatomie comparée ont été synthétisées dans un tableau dans lequel ont été sélectionnés : *Pan troglodyte*, *Australopithecus afarensis*, *Homo habilis*, *Homo erectus*, *Homo neanderthalensis*, *Homo sapiens*.

Tableau 9– Tableau représentant les mesures crâniennes de *Pan troglodyte*, *Australopithecus afarensis*, *Homo habilis*, *Homo erectus*, *Homo neanderthalensis*, *Homo sapiens*. Pour la visualisation des points de repères craniométriques, se référer à la figure X.

MESURES CRÂNIENNES					
93–96					
	Volume crânien (cm³)	Angle facial (prognathisme) (OP/MN)	Rapport hauteur/longueur: BP/NQ	Position trou occipital Rapport Q'F/Q'V	Age supposé d'apparition de M1 ⁹⁶
Chimpanzé	400 cm ³	34 à 35	0,4 à 0,47	0,6	3 ans
Australopithecus	450 cm ³	56 à 75°	0,58 à 0,67	0,64	afarensis: 3,2 ans
H. habilis	550 à 700 cm ³	65 à 68°	0,48 à 0,66	0,58	4 ans
H. erectus	600 à 1200 cm ³	75 à 81°	0,46 à 0,54	0,5 à 0,53	Early : 4,6 ans Late : 5,4
H. neanderthalensis	1500 à 1750 cm ³	71 à 89°	0,45 à 0,63	0,56 à 0,6	6,6 ans
H. sapiens	1400 cm ³	82 à 88°	0,59 à 0,64	0,43	5,9 6,3

Tableau 10 – Tableau représentant l’anatomie comparée de quelques structures chez *Pan troglodyte*, *Australopithecus afarensis*, *Homo habilis*, *Homo erectus*, *Homo neanderthalensis*, *Homo sapiens*.

ANATOMIE ⁹⁷						
	Face	Front	Menton	Mandibule	Bourrelet sus orbitaire	Foramen magnum
Chimpanzé	Développé	Absent	NON	En U	Oui	En arrière
Australopith.	Développé	Fuyant	NON	En U	Oui	Légèrement avancé
H. habilis	Réduite	Fuyant	NON	Parabolique	Oui	Intermédiaire
H. erectus	Réduite	Fuyant	NON	Parabolique	Oui	Centré
H. neander	Réduite	Fuyant	NON	Parabolique	Oui	Légère rebascule vers l’arrière
H. sapiens	Réduite	OUI	OUI	Parabolique	NON	Centré

Ce que l’on retient de ces deux tableaux c’est que l’on observe progressivement d’Australopithèque à *Homo sapiens* :

- Augmentation du volume cérébral ;
- Passage de la position du foramen magnum en position centrée conduisant à une bipédie plus stable ;
- Diminution de la taille des arcades dentaires, et du système masticateur ;
- Diminution du prognathisme ;
- Descente du larynx conduisant au langage articulé ;
- Apparition d’un menton et d’un front chez *Homo sapiens* ;
- Disparition des superstructures crâniennes.
- Un retardement progressif de l’éruption de la M1

2. 2. Quantification de l'évolution de la morphologie crânienne d'homosapiens le long de sa lignée évolutive :

Ce paragraphe a pour vocation de quantifier les changements de la morphologie crânienne le long de l'évolution de la lignée humaine grâce à une méthode plus précise. Cette méthode utilise un logiciel et est appelée "méthode de surimposition Procruste".

2.2.1. La méthode de surimposition Procruste :

La méthode Procruste permet de comparer les crânes de différentes espèces ou bien de la même espèce mais à des âges différents en choisissant des points de repères bien précis sur les crânes à comparer. Ces points de repère que l'on peut voir sur la figure 20 sont localisables sur tous les crânes (actuels ou fossiles) et véhiculent une très bonne information en termes d'homologie car ils sont situés sur des sutures, à la jonction d'un ou plusieurs os⁴³. Une fois repérés sur les différents crânes à comparer, ces points sont digitalisés. Les différences entre les crânes sont ensuite analysées points par point. Les changements de forme d'un crâne à l'autre seront analysés selon leur conformation, c'est-à-dire la forme sans la taille⁴⁷.

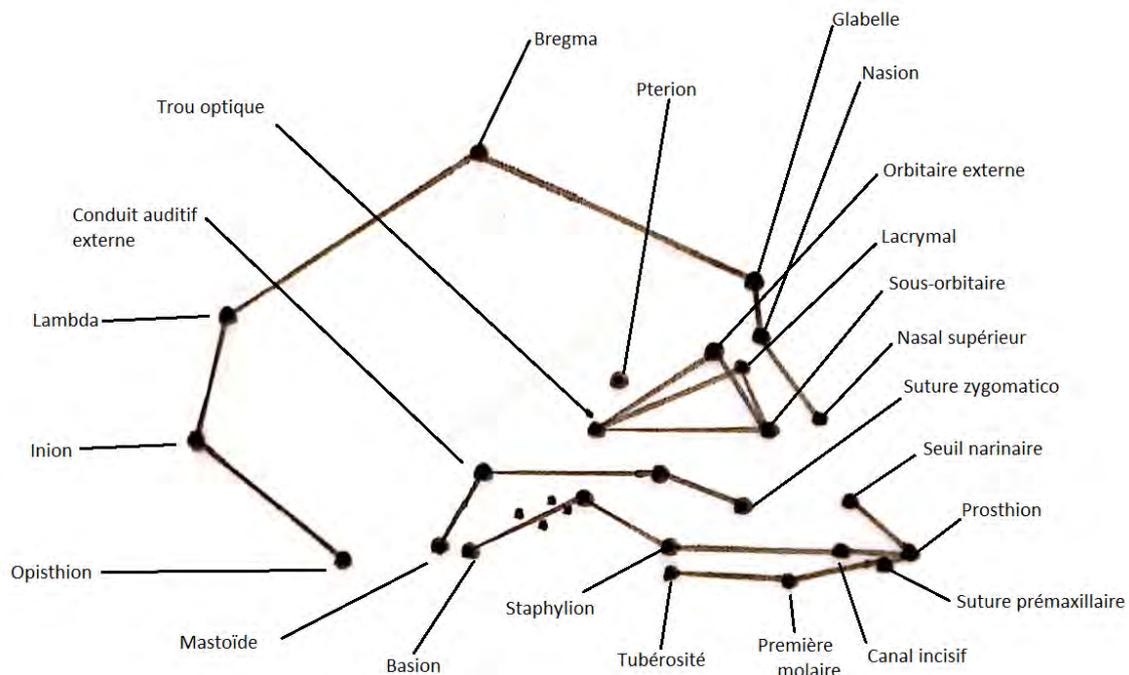


Figure 20 - Cette figure représente un crâne en coupe sagittale avec les 29 principaux points repères (landmarck) représentés par des petits carrés permettant la digitalisation et l'analyse de la morphométrie crânienne par méthode Procruste. Image de Penin & Berge, 2001.

2.2.2. Du singe à l'être humain : les différents plans d'organisations crâniens de la lignée humaine et les modifications nécessaires pour passer de l'un à l'autre

Une étude de Chaline ⁴³ portant sur la comparaison de la morphologie de 16 crânes de différentes espèces de singes modernes, d'hominidés fossiles et d'être humain actuel a permis de distinguer trois plans d'organisation distincts des crânes au cours de l'évolution de la lignée humaine. Par plan d'organisation on entend le regroupement d'individus n'appartenant pas forcément à la même espèce mais partageant suffisamment de caractéristiques communes pour appartenir à un même groupe, même si certains des éléments anatomiques divergent ^{43,98}. Une autre étude d'Anne Dambricourt Malasse, portant sur les corps fossiles de la mandibule mais incluant l'évolution de tous les primates (et pas seulement la lignée humaine) avait déjà identifié 6 plans d'organisation dont ces trois plans d'organisation font aussi partie. ⁹⁹⁻¹⁰¹

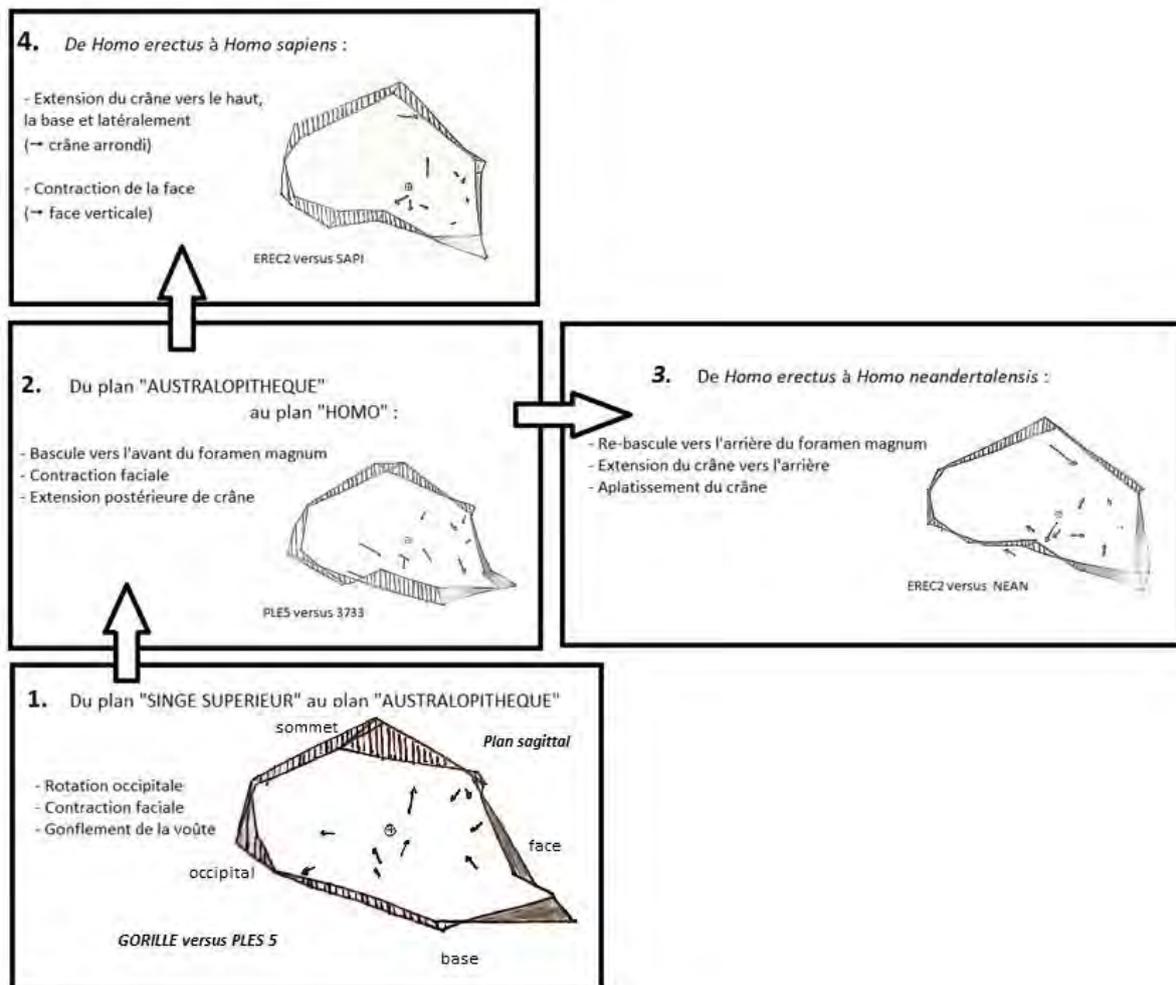


Figure 21 - - Cette figure représente les étapes de changements morphologiques entre les différents plans d'organisation du crâne dans la lignée humaine (champs vectoriels dans le plan sagittal). La direction et la longueur des vecteurs indiquent l'orientation et l'intensité des différences morphologiques. La croix cerclée indique le barycentre. La partie grisée correspond à la face et la partie hachurée au reste du crâne. 1. Le passage du plan "singe supérieur" (gorille) au plan "Australopithèque" (PLES5) ; 2. Le passage du plan "Australopithèque" (PLES5) au plan "Homo" (3733) ; 3. Le passage d'Homo erectus (EREC2) à Homo neandertalensis (NEAN) ; 4. Le passage de "Homo erectus" (EREC2) à Homo sapiens (SAPI). Image modifiée de J. Chaline "Quantification de l'évolution morphologique du crâne des Hominidés et hétérochronies"

Les trois plans identifiés par Chaline sont:

- le plan singe supérieur
- le plan australopithèque
- Le plan homo : avec les hommes archaïques (Homo ergaster, Homo erectus Homo neanderthalensis) et l'homme moderne (homo sapiens)

C'est en superposant ces plans d'organisations grâce à la méthode Procruste qu'il devient possible de quantifier les modifications nécessaires pour passer de l'un à l'autre. Sur la figure 21 reprise et modifiée d'un article de Chaline ⁴³ on peut voir que :

1. L'évolution du plan grand singe au plan australopithèque se caractérise par :
 - un recul de la face
 - une rotation de l'arrière du crâne (occipital) vers le bas
 - un gonflement de la voûte crânienne
2. L'évolution du plan Australopithèque au plan Homo est marquée par :
 - un recul de la face
 - une extension du crâne vers l'arrière (dolichocéphalie)
 - élargissement de l'os frontal
 - une forte bascule du trou occipital vers l'avant
 - séparation définitive du bregma et du stephanion (caractère dérivé du genre homo: cette séparation va de pair avec le fort accroissement de la capacité crânienne observé)

Dans le groupe des hommes archaïques on a tout de même l'homme de Neandertal qui se singularise.

3. Le passage de *Homo erectus* à *Homo neandertalensis* se traduit par :
 - un allongement du crâne
 - une rebasculé vers l'arrière du foramen magnum
4. Le passage de l'homme archaïque (erectus) à l'homme moderne se fait par :
 - une contraction de la face
 - un agrandissement de la capacité crânienne dans toutes les directions : le crâne devient arrondi, sphérique.
 - une rotation occipitale
 - une accentuation du recul de la face qui devient verticale chez l'homme moderne
 - une disparition du bourrelet sus-orbitaire

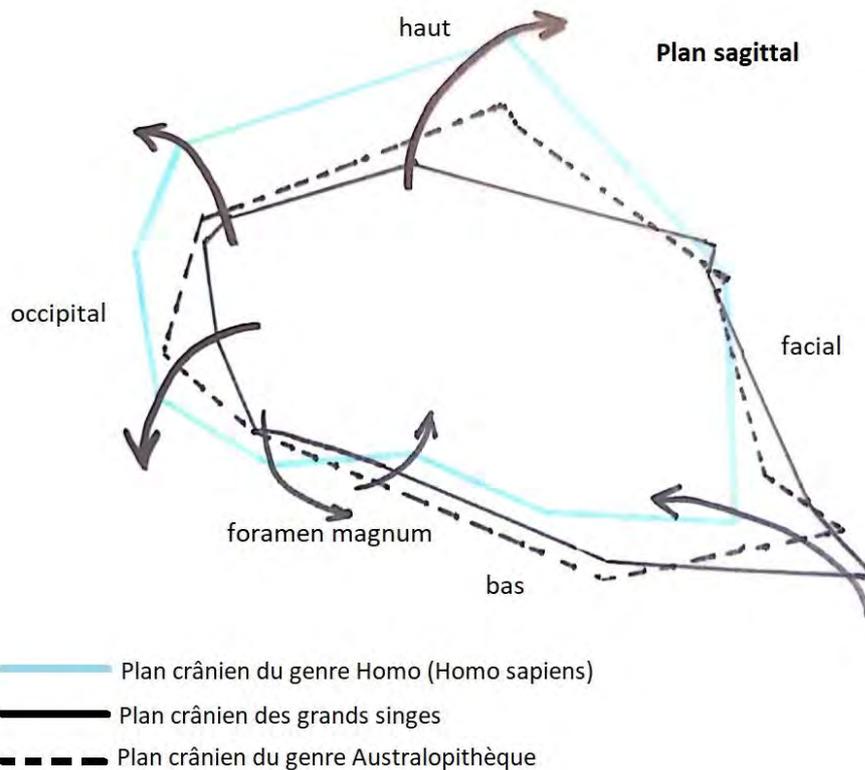


Figure 22 - Récapitulation des étapes de changement morphologique dans l'évolution des crânes. Les flèches représentent les principales étapes de changements morphologique : (1) retrait et verticalisation de la face, (2) contraction crânienne et augmentation de la capacité crânienne, (3) bascule du foramen magnum. Image redessinée d'après Chaline, 2003.

Sur la figure 22 on voit que si l'on récapitule les étapes de changement morphologiques entre les différents plans d'organisations de la lignée humaine, on observe :

- retrait et verticalisation de la face
- contraction du crâne et accroissement du volume crânien
- bascule du foramen magnum

Ces changements morphologiques entre les plans confirment l'existence d'une contraction crâniofaciale au cours de l'évolution des primates qui s'effectue par à-coups et suggèrent une paedomorphose de la face, ainsi qu'une peramorphose de la boîte crânienne (gonflement de celle-ci)

40,43,102

2.2.3. Précision sur la contraction crânio-faciale : flexion de la base du crâne / rotation sphénoïdale

Trois plans crâniens ont été mis en avant par la méthode Procruste : le plan crânien des grands singes, celui du genre australopithèque et celui du genre homo⁴³. Une autre étude comparative englobant toute la famille des primates, permet de mettre en avant l'apparition six types ontogéniques ou plans d'organisation crâniens successifs au cours de l'évolution : prosimiens, simiens, pongidés, australopithèques, premiers homo (*habilis*, *erectus*, *neanderthal*) et *homo sapiens*¹⁰⁰. Ces différents plans s'organisent autour de 6 contractions crâniofaciales, synonymes de rotation sphénoïdale. Lorsque l'on compare les crânes fossiles de primates au cours de l'évolution, on observe une flexion de la base de leur crane qui se fait dans le même sens : la base du crane des premiers primates était plane, plus on s'approche d'*Homo sapiens*, plus cette base est repliée sur elle-même : la contraction crânio-faciale est de plus en plus importante. On sait que la base du crâne s'organise autour du sphénoïde. Cet os est le premier à se former lors de l'ontogénèse du crane. Au cours de l'évolution on observe une flexion de plus en plus importante de celui-ci. En 60MA, le sphénoïde change 5 fois de forme, se pliant chaque fois un peu plus dans la même direction. Et chaque fois que le sphénoïde fléchi, cela donne une nouvelle espèce, (ou plan d'organisation) dans l'évolution des primates. C'est ainsi que l'on observe 6 plans d'organisation au cours de l'évolution des primates : prosimiens, simiens, pongidés, australopithèques, premiers homo (*habilis*, *erectus*, *neanderthal*) et *homo sapiens*¹⁰⁰ (l'étude de chaline prend en compte moins d'espèces, et s'arrête aux grands singes, c'est pourquoi elle ne met en avant que trois plans).

- **PROSIMIENS (60MA)** : le sphénoïde des prosimiens n'a pas encore plié. La base de leur crâne est longue et plate. Le foramen magnum est positionné en arrière et la face est horizontalisée. Le plan d'organisation prosimien est un « type ontogénique » nouveau qui se stabilise génétiquement. Ce type ontogénique n'a pas disparu est resté pérenne dans le temps. Ainsi, lorsque l'on compare les crânes fossiles des premiers prosimiens (apparus il y a 55Ma) à ceux de leurs descendants ; on remarque que la conformation de la base de leur crâne n'a pas changé, elle est longue et plate comme celle de leurs ancêtres.¹⁰³
- **SIMIENS (40MA)** : il y a 40 MA on observe une première flexion sphénoïdale. La base du crâne n'est plus plate, elle est légèrement fléchie, le foramen magnum est avancé, les yeux se déplacent des deux côtés du visage vers la face. Les singes (simiiformes) apparaissent.
- **GRANDS SINGES (20MA)** : il y a 20MA on observe pour la deuxième fois une flexion du sphénoïde. Le plan grand singe apparait. Parmi ces grands singes seulement quatre ont survécu : le chimpanzé le gorille l'orang outan et le bonobo.
- **AUSTRALOPITHEQUES (6MA)** : il y a 6MA on observe une 3eme flexion sphénoïdale : le plan australopithèque apparait. Ils présentent un foramen magnum plus avancé avec une bipédie plus ou moins parfaite et une face plus en retrait.
- **LES PREMIERS HOMO (2MA)** : Il y a 2MA on observe une 4eme flexion du sphénoïde. Le genre Homo apparait. Comme critères distinctifs ils présentent une augmentation de la taille cerveau, complexification de celui-ci rendant la parole possible.
- **HOMO SAPIENS (160 000ans)** : il y a 160 000 ans on observe une 5eme flexion, le cerveau se complexifie et *Homo sapiens* apparait.

L'évolution des hominidés ne s'est donc pas faite progressivement mais par paliers, et entre chaque flexion de la base on observe des périodes de stabilité de plus en plus courtes. Cette flexion de la base se ferait donc par à-coups au cours de l'évolution, entraînant petit à petit le foramen magnum en position basse et centrée, et conduisant à la bipédie permanente d'*homo sapiens*, ainsi qu'au retrait progressif de la face. *“Les hominidés et leurs descendants présentent une rotation plus importante que chez les grands singes actuels ou fossiles, permanente jusqu'au stade adulte, dont le nouvel équilibre bipède est une conséquence. Leur apparition s'inscrit dans un processus continu qui*

se perçoit sur les grandes échelles de temps, mais aux effets discontinus.”¹⁰³ Dans ce travail ont été étudiées les hétérochronies entre chimpanzé et être humain, mais ces hétérochronies existent tout du long de la lignée évolutive des primates. Cela expliquant le passage d’un plan organisationnel à un autre au cours de l’évolution. Selon Dambricourt Malasse¹⁰⁰, les différents plans se distingueraient par la “durée relative des étapes de développement depuis l’embryon jusqu’à la sénescence”^{8,100}, donc aux hétérochronies^{43,59,100,101,103}.

- le déphasage entre les Pongidés et les australopithèques permettrait d’expliquer l’accentuation de la flexion de la base du crane, la disparition du croc et la transformation de l’appareil locomoteur (iliaque plus court)
- le déphasage entre australopithèque et *Homo habilis* permettrait d’expliquer l’amplification du phénomène de flexion et disparition de l’important système ostéo-musculaire masticateur.
- le déphasage entre les premiers homo et homo sapiens permettrait d’expliquer l’amplification du phénomène de flexion, l’apparition du menton (ralentissement de la croissance alvéolo dentaire) et la disparition du bourrelet sus orbitaire.

2.2.4. Précision sur la canine et le complexe C1/P3.

Chez les êtres humains modernes, la canine est de taille normale, incisiforme et dans l’alignement des autres dents. Chez *Pan troglodyte* en revanche, la canine est hypertrophique (en forme de croc) ce qui crée au niveau de l’arcade antagoniste un espace, aussi appelé diastème. La canine mandibulaire s’articule en mésial de la canine maxillaire, créant l’espace en distal de l’incisive latérale maxillaire. A la mandibule le diastème se retrouve entre la prémolaire et la canine, ce qui permet à la canine maxillaire de se loger. Au cours de l’occlusion, les canines vont s’aiguiser l’une contre l’autre et également contre la prémolaire. C’est ce que l’on appelle le complexe C1/P3. L’aiguisage produit une facette d’usure. Ces caractères dentaires permettent de classer les espèces dans la lignée évolutive humaine ou de les en exclure. En effet, la canine en forme de croc des grands singes, ainsi que le complexe C1/P3 sont considérés comme des caractères secondaires⁶². Cela signifie que ces caractères sont apparus en réponse à l’environnement au cours de l’évolution et ne se retrouvent pas chez les hominidés. L’ancêtre des grands singes (*Aegyptopithèque* ; 25mA) avait des canines plus petites mais déjà engagées dans la voie du croc. Ainsi la canine humaine ne serait pas celle d’un singe ayant diminué de taille, mais plutôt la conservation d’un caractère ancestral, dont la taille était petite à l’origine⁶². Dès le début chez les hominidés (australopithèques et genre homo) les canines sont de petite taille, leur hauteur est normale et dans l’alignement des autres dents ; leur implantation est verticale. Chez le genre *Homo* dès *Homo habilis*, la canine ne montre pas de fortes variations d’une espèce à l’autre, les dents sont stables en nombre et en forme.^{62,65}

Les couronnes des canines maxillaires d’*Au. afarensis*, *Au. anamensis*, *A. ramidus* sont relativement plus petites que celles de *Pan troglodyte* femelle⁶³. Lorsque l’on compare le jeune *Pan troglodyte* à *Homo sapiens* adulte, la forme de la canine est similaire. Les canines ayant leur propre champ de croissance ontogénique au sein de la dentition⁶², une étude hétérochronique est donc à priori possible. Selon Dambricourt malasse, la canine hypertrophique, caractère secondaire dérivé n’apparaît jamais chez l’être humain à cause d’un ralentissement extrême de son ontogénèse¹⁰⁰.

3. Du singe à l'être humain : hétérochronies supposées mises en jeu dans l'évolution de l'extrémité céphalique d'Homo sapiens

La méthode de superposition Procruste rend également possible la comparaison de la configuration crânienne d'un jeune chimpanzé avec celui d'un homo sapiens adulte. Ce sera en replaçant l'évolution des hominidés dans un cadre plus large en réintégrant les grands singes, que l'on tentera d'expliquer l'hominisation en terme d'hétérochronies du développement. Les données actuelles de la science suggèrent de prendre Pan troglodyte comme standard de référence. ^{28,45}

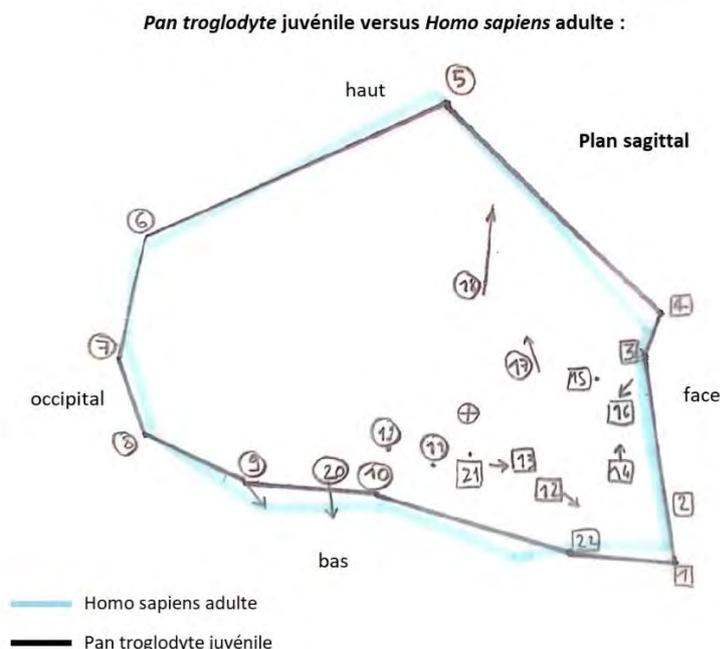


Figure 23 - Comparaison des crânes dans le plan sagittal d'un jeune Pan troglodytes et d'un Homo sapiens adulte (homme moderne). Les points sans vecteur indiquent une variation morphologique nulle ou négligeable. Les vecteurs indiquent une variation significative : la direction et la longueur des vecteurs indiquent l'orientation et l'intensité des différences morphologiques. Les numéros entourés correspondent aux landmarcks légendés figure 24. Image modifiée, d'après Chaline 2009

Après digitalisation de nos points repères, on peut voir figure 23 les résultats qui montrent qu'hormis la taille, le crâne d'Homo sapiens adulte est très semblable à celui du jeune Pan troglodyte notamment au niveau :

- De la forme arrondie du crâne,
- De la verticalité de la face,
- Du foramen magnum en position inférieure.

Cela mène à la notion que l'aspect du crâne d'Homo sapiens pourrait évoquer un stade simien juvénile, et donc que le crâne humain aurait subi une paedomorphose au cours de l'évolution. Le but sera de comprendre par quels processus hétérochroniques, car la paedomorphose peut être induite de différentes manières (se référer au chapitre 2 sur les hétérochronies du développement). Ce sera en comparant l'ontogénèse de l'être humain à celle de ses proches cousins que des réponses verront le jour. ⁴³

3. 1. Ontogénèses comparées être humain- chimpanzé :

Lorsqu'on compare le développement humain à ses proches cousins on observe des différences en termes de durées des différentes phases de l'ontogénèse qui auront des répercussions sur la morphologie des différents organes. Pour rappel, l'ontogénèse est le développement biologique d'un individu depuis sa conception jusqu'à l'âge adulte. Elle est constituée de 4 grandes phases que sont ⁸ :

- Phase embryonnaire : période de l'ontogénèse qui suit la fécondation,
- Phase foetale : de la fin de la phase embryonnaire jusqu'à la naissance,
- Phase lactéale : de la naissance jusqu'à l'apparition de la première molaire définitive M1,
- Phase de substitution par les dents définitives : s'achève avec l'apparition de la maturité sexuelle qui marque le début de la phase adulte.

Tableau 11 – Tableau de comparaison de la durée des différentes phases de l'ontogénèse (embryonnaire, foetale, lactéale et de substitution) entre le chimpanzé et l'être humain ^{8,104} :

	CHIMPANZÉ	HOMME	
1.	PHASE EMBRYONNAIRE	2 semaines	8 semaines
2.	PHASE FOETALE	224 jours	210 jours
3.	PHASE LACTÉALE	3 - 4 ans	6 - 7 ans
4.	PHASE DE SUBSTITUTION	3 - 4 ans	6 - 7 ans

On peut voir sur le tableau 8 que :

- la phase embryonnaire, première phase de l'ontogénèse, est plus longue chez l'être humain chez lequel elle dure huit semaines contre deux chez le chimpanzé.
- la phase foetale est plus courte chez l'être humain chez lequel elle dure 210 jours contre 224 chez le chimpanzé.
- la phase lactéale dure de la naissance à l'apparition de la première molaire définitive supérieure M1. Cette dent fait son éruption à l'âge de 3-4 ans chez le chimpanzé et 6-7 ans chez l'être humain. La phase lactéale est donc doublée chez l'être humain.
- La phase de substitution par dents définitives s'achève avec l'apparition de la maturité sexuelle. Cette phase dure 3 à 4 ans chez le chimpanzé, car la maturité sexuelle intervient à environ 7 ans chez eux, tandis qu'elle dure 6 à 7 ans chez l'être humain dans la mesure où la maturité sexuelle intervient vers 12/14ans.

3.2. Hétérochronies supposées mises en jeu dans l'hominisation crânio-faciale : synthèse hétérochronique.

La comparaison des deux ontogénèses permet de mettre en avant la mise en jeu de plusieurs type d'hétérochronies dans l'hominisation crânio-faciale.

3.2.1. La phase embryonnaire : Ralentissement (chez l'être humain)

Elle dure huit semaines chez l'être humain contre deux chez le chimpanzé. Elle est donc prolongée chez l'être humain. Or c'est durant cette phase seulement que les cellules nerveuses se multiplient (environ 5000 neurones par secondes) jusqu'à obtenir un réseau nerveux d'environ 100 milliards de cellules. Le prolongement de la durée de cette phase chez l'homme induit une multiplication par deux ou trois du nombre final de neurones. Ce prolongement de la durée de la phase embryonnaire chez l'homme serait induit par un ralentissement de celle-ci par hétérochronie ⁶¹. Les conséquences de ce ralentissement sont :

- l'élaboration d'un cerveau plus gros chez l'être humain que chez le chimpanzé,
- une taille de la boîte crânienne plus grande chez l'être humain que chez le chimpanzé,
- un déclenchement de la phase fœtale plus tardif chez l'être humain.

Pour rappel, le ralentissement du développement induit une augmentation du temps sur lequel l'organe ciblé par l'hétérochronie se développera plus. Cette hétérochronie est appelée hypermorphose. Cette prolongation de phase peut donc être caractérisée d'hypermorphique: le cerveau humain subi ainsi une hypertrophie par rapport à celui des chimpanzés ³⁸. Cette augmentation de la taille du cerveau aura pour conséquence une augmentation de la capacité crânienne. La boîte crânienne a donc effectivement bien la même morphologie que celle du bébé singe, mais sa taille étant plus importante elle est donc à considérer comme peramorphique.

3.2.2. La phase fœtale : fin prématurée, pré-déplacement de la naissance (chez l'être humain)

Cette phase est plus courte chez l'être humain que chez le chimpanzé. En effet, chez l'être humain, l'accouchement se produit vers le 266ème jour. Chez le chimpanzé en revanche, il se produit vers le 238ème jour, ce qui fait un mois de différence seulement sur la durée totale de gestation alors que la phase embryonnaire dure 6 semaines de plus chez l'être humain. Selon Portmann (1941), la durée de la gestation chez l'être humain devrait être de 21 mois, mais au lieu de cela : elle dure 9 mois ^{39,61}. Nous sommes donc face à un raccourcissement relatif de la phase fœtale chez l'être humain au cours de l'évolution.

De plus, on remarque que le développement cérébral est freiné entre la 30ème et la 40ème semaine. On observe une décélération du développement cérébral à la fin de la phase fœtale ce qui permet à la tête du bébé de passer le canal obstétrical lors de l'accouchement. Pourquoi ? L'augmentation de la capacité crânienne de l'être humain au cours de l'évolution risque d'empêcher l'accouchement du bébé si sa tête est trop grosse. L'évolution aurait donc retenu un accouchement plus précoce, avec des sutures crâniennes non fermées permettant une certaine malléabilité crânienne et en limitant sa croissance crânienne prénatale le tout permettant de faciliter la naissance du bébé humain. Ce raccourcissement de la phase fœtale se ferait par hétérochronie de pré-déplacement de l'évènement « naissance » chez l'être humain. La durée de gestation étant ainsi

raccourcie, le bébé humain naît prématuré par rapport aux chimpanzés⁸. Il y aurait donc lors de la phase fœtale :

- Une décélération de la croissance cérébrale entre la 30 et 40^{ème} semaine.
- Un pré-déplacement de la naissance, conduisant à une naissance prématurée chez l'être humain afin de permettre l'accouchement.

3.2.3. La phase lactéale : post déplacement de l'éruption de la M1 (chez l'être humain)

Cette phase concerne la période de la naissance à l'apparition de la première molaire supérieure. Elle se produit vers 3-4 ans chez le chimpanzé contre 7 ans chez l'être humain. On observe donc un fort post-déplacement du caractère « apparition de la première molaire supérieure » chez l'être humain ce qui a pour conséquence de doubler la durée de sa phase lactéale⁶¹. Le doublement de cette phase chez l'être humain a des conséquences morphologiques. La plupart des caractères secondaires apparaissant chez le chimpanzé pendant la phase de substitution entre 4 et 7 ans, n'apparaissent jamais chez l'être humain. En effet, c'est pendant la phase de substitution que les caractères simiesques apparaissent chez le chimpanzé (muscles masticateurs puissants, fort bourrelet sus orbitaire, canine hypertrophique). Ors cette phase a lieu entre trois, quatre ans jusqu'à l'apparition de la maturité sexuelle qui a lieu vers 7ans. Chez l'être humain, la phase lactéale est repoussée jusqu'à six sept ans et la plupart des caractères apparaissant lors de cette phase chez le chimpanzé n'apparaissent jamais chez l'homme. Durant cette phase également on observe la remontée du foramen magnum (basculé de l'occipital) vers le haut et l'arrière chez le singe. Cela se réalise vers un an et demi chez le chimpanzé et un an chez le gorille. C'est à partir de ce moment que les deux primates passent de la bipédie à la quadrupédie. Chez l'être humain en revanche cette remontée n'a jamais lieu, au contraire, le foramen magnum se déplace en sens inverse⁴⁸. Pour Chaline, cela serait dû à un processus d'hypomorphose « tronquant le développement de ce caractère »³⁹

3.2.4. La phase de substitution : post déplacement de la maturité sexuelle (chez l'être humain)

La maturité sexuelle est atteinte à 7ans chez le chimpanzé contre 12-14 ans chez l'être humain. Cela correspondrait à un post déplacement du caractère "maturité sexuelle" qui aurait pour conséquence de doubler le temps de cette phase. Pour Chaline cela aurait pour conséquence l'hypermorphose des membres inférieurs : la durée de la phase étant doublée on assiste à une augmentation de la période de croissance cela expliquerait la taille supérieure des membres inférieurs humains par rapport aux grands singes. La période d'apprentissage qui se fait également durant ce laps de temps s'en trouve doublée. Selon Chaline, un processus d'hypomorphose également empêcherait (comme pour la bascule du trou occipital vers l'arrière) l'apparition des caractères simiens : Bourrelet sus orbitaire, canines hypermorphiques, muscles masticateurs puissants³⁹. L'apparition du menton chez l'être humain a lieu entre sept et treize ans, pendant la phase de substitution. Pour Louis Bolk, son apparition serait "le résultat passif du retardement extrême de la denture humaine". Selon Verhulst, l'apparition du menton serait la conséquence d'une différence de croissance entre les différents éléments de la mandibule :

- L'os alvéolaire arrête sa croissance avec l'éruption des dents définitives (6-7 ans). Incisives, canines et prémolaires doivent se contenter de la place investie par les dents de lait.
- La base de la mandibule quant à elle (notamment la symphyse mentonnière) continue sa croissance jusqu'à la maturité sexuelle. Elle "rattrape" l'os alvéolaire sus jacent (partie qui soutient le bloc incisivo-canin) en se développant vers l'avant ce qui donne le menton.

3.2.5. Tableau récapitulatif

		CHIMPANZE	HOMME MODERNE
Phases	Evènements	Décalage chronologique et conséquences	
EMBRYONNAIRE 2 semaines	<ul style="list-style-type: none"> - Rotation embryonnaire - Division des neurones - Formation des cuspidés de dM1 	prolongée	<ul style="list-style-type: none"> - Vide symphysaire : trou au niveau du menton - Durée de division cellulaire prolongée : multiplication par 2 ou 3 du nombre de neurones
FOETALE 8 mois			<p>HYPERMORPHOSE</p> <ul style="list-style-type: none"> - 5 cuspidés au lieu de 2 - 8 semaines - angle symphysien se ferme
LACTEALE 3 ans	<ul style="list-style-type: none"> - <u>Bipédie</u> temporaire , jusqu'à 1 ans et demi ; foramen magnum en position basse et inférieure - Langage articulé impossible (larynx trop haut) - Maturation cérébrale 	post - déplacement	<p>9 mois NAISSANCE</p> <ul style="list-style-type: none"> - Grande capacité crânienne - Bipédie qui se maintient toute la vie, pas de remontée du trou occipital - Apparition du langage articulé (descente du larynx, allongement du pharynx)
DE SUBSTITUTION 7 ans	<ul style="list-style-type: none"> - Arrêt de la maturation du cerveau - quadrupédie <p>APPARITION DES CARACTERES SIMIEQUES :</p> <ul style="list-style-type: none"> - Muscles masticateurs puissants - Fort torus sus orbitaire - Crête occipitale - Canine hypermorphique (CROC) 		<p>6 ans APPARITION DE M1</p> <ul style="list-style-type: none"> - Les caractères secondaires simiesques n'apparaissent jamais : - Petite canine - Absence de superstructures crâniennes - M3 retardée
ADULTE		post - déplacement	<ul style="list-style-type: none"> - Apparition du menton <p>Maturité sexuelle déplacée à 14 ans : 7 ans de retard : prolongation de la période d'apprentissage</p> <p>14 ans MATURE SEXUELLE</p>

Figure 24 - Tableau résumant les différentes phases du développement entre l'être humain et le chimpanzé ainsi que les conséquences des hétérochronies du développement sur la morphologie de l'être humain. Tableau récapitulatif modifié, selon Chaline 1994

L'être humain semble être le résultat d'un ensemble complexe de jeu d'hétérochronies par ralentissement, hypermorphoses, hypomorphoses, post-déplacements, pré-déplacements touchant les quatre phases du développement : embryonnaire, foétale, lactéale et de substitution par dents définitives. Le passage d'une morphologie de singe supérieur à celle d'un être humain fait donc intervenir un jeu complexe d'hétérochronies du développement jouant "en mosaïque" selon deux motifs opposés qui raccourcissent ou allongent le développement ³⁹.

CONCLUSION

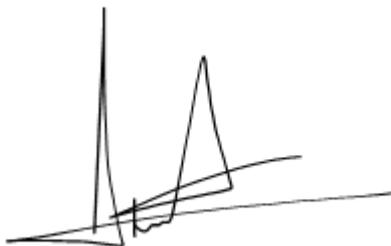
L'hominisation (ou comment l'être humain moderne a acquis sa morphologie au cours de l'évolution) est une question qui reste encore débattue à l'heure actuelle. Pour tenter de répondre à cette interrogation, il a fallu dans une première partie replacer l'être humain dans son contexte évolutif et « familial » : la grande famille des primates. Dans cette famille, les données actuelles de la science s'accordent pour dire que les chimpanzés sont les plus proches parents d'*Homo sapiens*, avec plus de 99% de gènes en commun. Cela signifie qu'êtres humains et chimpanzés partagent un ancêtre commun exclusif que le gorille (par exemple) ne partage pas avec eux. Les analyses moléculaires et les dernières découvertes fossiles datent ce dernier ancêtre commun à 6-7 million d'années. Dès lors, les lignées évolutives entre les deux espèces divergent, laissant leur morphologie évoluer vers ce qui aboutira : d'un côté à l'être humain et de l'autre au chimpanzé. Alors comment passer du singe à l'être humain ? Autrement dit, comment a bien pu se réaliser l'hominisation ? C'est en regardant la morphologie du bébé singe et en la comparant à celle de l'homme adulte que des réponses voient le jour. En effet, la ressemblance de l'homme moderne adulte avec le jeune singe est frappante. C'est d'ailleurs ce qui a amené certains chercheurs comme Louis Bolk à publier la théorie de la foetalisation en 1926. Selon cette théorie, il suffirait d'un ralentissement extrême du développement du singe pour passer de la morphologie simiesque à celle d'*Homo sapiens*, faisant de l'être humain un fœtus de singe capable de se reproduire. Après un bref rappel sur l'histoire des idées sur l'évolution, une branche moderne de la science évolutive a été choisie pour soutenir ce projet. Cette science appelée EVO-DEVO pour "science de l'évolution et du développement" permet de remettre au goût du jour les travaux de Bolk. Intégrer la science de l'évolution à celle du développement EVO-DEVO, permet de comprendre comment des mutations sur les gènes du développement (aussi appelées hétérochronies) permettent aux organismes d'évoluer en modifiant la durée ou la vitesse de leur développement par rapport à celui de leur ancêtre. Il existe six hétérochronies majeures du développement pouvant aboutir à deux cas évolutifs distincts : la peramorphose (le descendant adulte a une morphologie plus vieille que son ancêtre, il développe plus de caractères) et la paedomorphose (le descendant adulte a une morphologie plus jeune que son ancêtre). Le but étant toujours de comprendre l'hominisation. Alors non ; l'Homme *in toto* n'est pas un fœtus de singe capable de se reproduire. La phrase sonnait un peu comme un slogan et l'idée n'était pas aberrante. Mais les données actuelles de la science ont permis de faire évoluer cette idée, et de comprendre que les hétérochronies s'appliquent assez rarement à un organisme dans sa totalité. En effet, elles s'étudient par champs de croissance, et entre individus suivant la même trajectoire ontogénique. Il est donc assez rare de généraliser une hétérochronie à un organisme dans sa globalité. Le cas de l'axolotl est un cas particulier. Ainsi, l'étude du bassin humain suggère une peramorphose tandis que l'étude de la tête suggère une paedomorphose. C'est donc l'extrémité céphalique qui a été choisie pour traiter réellement cette hypothèse. Nous avons essayé dans ce manuscrit, de répondre à cette question à la manière d'EVO-DEVO :

- dans un premier temps, nous avons comparé le développement de l'extrémité céphalique de l'être humain et du chimpanzé. Cela a été fait en sélectionnant certaines régions anatomiques et en suivant leur développement au cours de la croissance. Le but étant de voir si, là où le chimpanzé développe des caractères secondaires et des spécialisations propres à son espèce, l'homme retient les caractères fœtaux jusqu'à l'âge adulte.
- dans un second temps, les mêmes régions anatomiques ont été sélectionnées et comparées chez les fossiles jalonnant la lignée évolutive humaine afin de se rendre compte si la foetalisation était progressive au cours de l'évolution. En d'autres termes, nous avons quantifié les changements morphologiques de l'extrémité céphalique d'*Homo sapiens* au cours de l'évolution.

Les résultats sont plutôt intéressants car l'être humain semble être le résultat d'un ensemble complexe de jeu d'hétérochronies par ralentissement, hypermorphoses, hypomorphoses, post-déplacements, pré-déplacements touchant les quatre phases du développement : embryonnaire, fœtale, lactéale et de substitution par dents définitives. Le passage d'une morphologie de singe supérieur à celle d'un être humain fait donc intervenir un jeu complexe d'hétérochronies du développement jouant "en mosaïque" selon deux motifs opposés qui raccourcissent (paedomorphose) ou allongent (peramorphose) le développement.

Un point nous interroge et reste cependant à soulever : la question de la position du foramen magnum. Chaline suggère une hypomorphose (processus paedomorphique) de ce caractère : "*le maintien chez l'homme adulte de la morphologie crânienne primate juvénile implique un processus d'hypomorphose qui tronque le développement de ce caractère puisque la bascule vers l'arrière ne se fait pas.*" Cela signifierait que le foramen magnum garderait la position fœtale (entendons par fœtale, position jeune) de son ancêtre ou de ces proches cousins (Pan troglodyte et Gorilla gorilla). Ors, lorsque l'on analyse son inclinaison au cours de l'ontogénèse du singe, on se rend compte qu'il est emporté par la bascule occipitale vers le haut et l'arrière. Mais lorsqu'on compare son évolution dans l'ontogénèse humaine, celui-ci ne se contente pas de se fixer dans une position fœtalisée dans son rapport avec le singe. En effet, on observe un dépassement du caractère simiesque fœtal, qui l'entraîne dans la direction opposée. Il n'y aurait donc pas fœtalisation à proprement parler de ce caractère mais conservation de la "dynamique de développement fœtal". C'est ce que Anne Dambricourt Malassé souligne. Cela serait dû à la flexion de la base du crâne, induite par une flexion du sphénoïde lors de l'embryogénèse de plus en plus importante au cours de l'évolution. En effet, en 60MA, le sphénoïde change 5 fois de forme, se pliant chaque fois un peu plus dans la même direction. Et chaque fois que le sphénoïde fléchi, cela donne une nouvelle espèce, (ou plan d'organisation crânien) dans l'évolution des primates. C'est ainsi que l'on observe 6 plans d'organisation au cours de l'évolution des primates¹⁰⁰ : prosimien, simiens, grands singes, australopithèques, anciens homo, homo sapiens. Le passage d'un plan à l'autre étant dû à un déphasage des différentes phases de l'ontogénèse, donc dû aux hétérochronies. Le sphénoïde est le premier os qui se forme chez l'embryon. Dans les premiers jours de la vie il est plat comme chez les mammifères puis, le cerveau s'enroule progressivement autour de lui et le sphénoïde fléchit. La flexion du sphénoïde se fait entre 7 et 8 semaines, DONC pendant la période embryonnaire juste avant que la période fœtale commence... Or, la période embryonnaire est sujette à une hétérochronie du développement qui la rallonge chez l'être humain : ainsi elle dure 8 semaines chez lui contre 2 chez le chimpanzé. Or, c'est durant cette phase que la division des neurones se fait, ce qui permet d'expliquer l'hypermorphose cérébrale humaine par rapport au chimpanzé. Se pourrait-il donc que cette flexion progressive (intimement liée à la position du foramen magnum) soit en fait liée à l'augmentation du volume cérébral, elle-même induite par le ralentissement de la phase embryonnaire ?

Le directeur de thèse :
Professeur Florent Destruhaut



Le président du jury
Professeur Philippe Pomar



TABLE DES ILLUSTRATIONS

Figure 1 - Fresque inca d'Equateur (Heuvelmans, d'après Volmer 1828). Image redessinée à partir du livre de Jos Verulst "L'homme, premier-né de l'Évolution".....	14
Figure 2 - Classification des primates selon H. Le Guyader et G. Lecointre ¹²	17
Figure 3 - Classification phylogénétique des primates d'après Lecointre et Leguyader, classification phylogénétique du vivant	20
Figure 4 - liens de parenté entre hominoïdes, d'après Lecointre.....	21
Figure 5 - Tableau de l'évolution selon Wood, 2016	24
Figure 6 - Photos d'Adolf Naef 1926 redessinées, à partir du livre de Jos Verhulst « L'homme, premier né de l'évolution », à gauche un jeune chimpanzé et à droite un chimpanzé adulte.....	32
Figure 7 - Liste des caractères foetalisés de l'être humain en comparaison avec le jeune singe.	33
Figure 8 - Coupes sagittales des profils gauches des crânes d'Homo sapiens et de chimpanzé de gauche à droite. Redessiné d'après les images de Delattre et Fenart. A. succession de profils emboîtés des quatre stades de la naissance à l'adulte mâle chez Homo sapiens (gauche) et le chimpanzé (droite) ; B. mouvement des mêmes points de repères craniométriques de la naissance au stade adulte chez l'homme moderne (gauche) et le chimpanzé (droite) ⁴⁸	36
Figure 9 - Croquis représentant la bascule de l'occipital et la position du foramen magnum au cours du développement chez l'être humain (haut) et le chimpanzé (bas) entre le stade fœtal (gauche) et adulte (droite). Image redessinée, d'après Delattre et Fenart.....	38
Figure 10 - Schéma représentant l'inclinaison du foramen magnum : droite basion (ba) opisthion (o) par rapport au plan Horizontal de Franckfort (FH) chez H. sapiens, le chimpanzé et Au. Afarensis (A.L. 44-2). Croquis modifié de William H. Kimbel Yoel Rak Donald C. Johanson, The skull of Australopithecus afarensis.....	39
Figure 11 - Arcades dentaires supérieures d'être humain (gauche) et de chimpanzé adulte (droite). Source Images Anatomage.	40
Figure 12 - -- angle inter incisif chez Homo sapiens adulte (gauche) 161° et le chimpanzé adulte (à droite) 83°. Image modifiée de "Lucy" Redux: A Review of Research on Australopithecus afarensis William H. Kimbel and Lucas K.Delezene.....	41
Figure 13 - Arcade dentaire maxillaire de jeune chimpanzé, redessinée d'après Scott ; Shape of the dental arches (gauche) et arcades dentaires maxillaires de chimpanzé adulte, source image anatomage (droite).	42
Figure 14 - Evolution de la mâchoire et de l'arcade dentaire du chimpanzé selon cinq stades successifs : Les stades (a) à (d) représentent la denture de lait, Le stade e représente la mâchoire définitive. Dessin modifié du livre de Jos Verhulst, l'homme premier né de l'humanité.	43
Figure 15 - Denture de lait à gauche et permanente à droite chez l'Être humain (a) et l'Oran Outan (b) ; Croquis redessiné du livre de Jos Verhulst, « L'homme, premier né de l'Evolution ».	44
Figure 16 - Sur la colonne 1 et 2 et 3 toutes les incisives ont été enlevées, on voit apparaître un menton bien que les rats n'en possèdent pas initialement. Sur la dernière colonne, on a conservé les	

incisives et le menton est en fuite (pas de menton). Image de A. Riesenfeld « The adaptive mandible : an experimental study »	46
Figure 17 - Image Redessinée d'un jeune Gorille (<i>Gorilla gorilla</i>) n° A. 14.544 Coll. Muséum A. C. Paris, âgé de dix mois, n'ayant pas encore sa dentition temporaire au complet. Cliché de Vizzavona.	47
Figure 18 - tableau de l'évolution selon Wood.....	48
Figure 19 - Quelques points de repères craniométriques. Image Anatomage modifiée	52
Figure 20 - Cette figure représente un crâne en coupe sagittale avec les 29 principaux points repères (landmarck) représentés par des petits carrés permettant la digitalisation et l'analyse de la morphométrie crânienne par méthode Procruste. Image de Penin & Berge, 2001.	55
Figure 21 - - Cette figure représente les étapes de changements morphologiques entre les différents plans d'organisation du crâne dans la lignée humaine (champs vectoriels dans le plan sagittal). La direction et la longueur des vecteurs indiquent l'orientation et l'intensité des différences morphologiques. La croix cerclée indique le barycentre. La partie grisée correspond à la face et la partie hachurée au reste du crâne. 1. Le passage du plan "singe supérieur" (gorille) au plan "Australopithèque" (PLES5) ; 2. Le passage du plan "Australopithèque" (PLES5) au plan "Homo" (3733) ; 3. Le passage d' <i>Homo erectus</i> (EREC2) à <i>Homo neandertalensis</i> (NEAN) ; 4. Le passage de "Homo erectus" (EREC2) à <i>Homo sapiens</i> (SAPI). Image modifiée de J. Chaline "Quantification de l'évolution morphologique du crâne des Hominidés et hétérochronies"	56
Figure 22 - Récapitulation des étapes de changement morphologique dans l'évolution des crânes. Les flèches représentent les principales étapes de changements morphologique : (1) retrait et verticalisation de la face, (2) contraction crânienne et augmentation de la capacité crânienne, (3) bascule du foramen magnum. Image redessinée d'après Chaline, 2003.	58
Figure 23 - Comparaison des crânes dans le plan sagittal d'un jeune <i>Pan troglodytes</i> et d'un <i>Homo sapiens</i> adulte (homme moderne). Les points sans vecteur indiquent une variation morphologique nulle ou négligeable. Les vecteurs, indiquent une variation significative : la direction et la longueur des vecteurs indiquent l'orientation et l'intensité des différences morphologiques. Les numéros entourés correspondent aux landmarcks légendés figure 24. Image modifiée, d'après Chaline 2009	61
Figure 24 - Tableau résumant les différentes phases du développement entre l'être humain et le chimpanzé ainsi que les conséquences des hétérochronies du développement sur la morphologie de l'être humain. Tableau récapitulatif modifié, selon Chaline 1994.....	65

BIBLIOGRAPHIE

1. Verhulst, J. L'Homme, premier-né de l'Evolution. (2007).
2. Stoll, C. Histoire des idées sur l'évolution de l'homme Tome I. (2008).
3. Mayr, E. The Growth of Biological Thought. (1982).
4. Duris, P. Systema Naturae. *Encyclopedie Universalis*.
5. Buffon. *Histoire naturelle*. (1749).
6. Lamarck, J. B. de M. *Phylosophie zoologique*. vol. 1 (1873).
7. Gilgenkrantz, S. Début de spéciation chez des pinsons et des fauvettes. *médecine/sciences* **26**, 349–352 (2010).
8. Talluto, D. & Timmermans, A. *Sommes-nous des singes neoténiens ?* www.sciencepresse.qc.ca (2013).
9. Arthur, W. The emerging conceptual framework of evolutionary developmental biology. *Nature* **415**, 757–764 (2002).
10. Duboule, D. Une brève histoire d'evo devo. (2020).
11. Raff, R. A. *The Shape of Life: Genes, Development, and the Evolution of Animal Form*. (2012).
12. Lecointre, G. & Leguyader, H. *Classification phylogénétique du vivant*. (2014).
13. Linneaus, C. *Systema Naturae*. (1758).
14. le Gros Clark, W. E. Ape-Men or Man-Apes? *The South African Archaeological Bulletin* **3**, 27 (1948).
15. Fleagle, J. G. *Primate adaptation and evolution*. (2013).
16. Schultz, A. H. *La grande encyclopédie de la nature, Les Primates*. vol. 17 (1972).
17. Lecointre, G. *Comprendre et enseigner la classification du vivant*. (2008).
18. Classification moderne des êtres vivants.
19. Lévi-Strauss, C. Guillaume Lecointe ; Hervé Le Guyader, Classification phylogénétique du vivant. *L'Homme* 309–312 (2002) doi:10.4000/lhomme.169.
20. Othmân Rajjal. *Un regard sur l'évolution de l'homme*.
21. Guillaume, L. & Hervé, L. G. *Classification phylogénétique du vivant*. vol. 2 (2017).
22. Hartenberger, J. L. La radiation des Mammifères : phylogénie et innovations évolutives, progrès récents. *C R Palevol* **2**, 473–482 (2003).
23. José Braga, paléanthropologue, professeur à l'Université P. S. à T., Claudine Cohen, philosophe et historienne des sciences (EHESS, E.), Bruno Maureille, paléanthropologue, professeur à l'Université de B., Nicolas Teyssandier, préhistorien, chargé de recherche à l'Université T.-J. J. & Sylvestre Huet, journaliste spécialisé dans l'information scientifique. *Origine de l'humanité, les nouveaux scénarios*. (2017).

24. Shoshani, J., Groves, C. P., Simons, E. L. & Gunnell, G. F. Primate Phylogeny: Morphological vs Molecular Results. *Mol Phylogenet Evol* **5**, 102–154 (1996).
25. Granat, J., Genet Varcin, E. & Heim, J. L. Evolution de la denture permanente des hominidés. *Encyclopédie Médico Chirurgicale* vol. 22003 (1992).
26. Steiper, M. E. & Young, N. M. Primate molecular divergence dates. *Mol Phylogenet Evol* **41**, 384–394 (2006).
27. Zollikofer, C. P. E. *et al.* Virtual cranial reconstruction of Sahelanthropus tchadensis. *Nature* **434**, 755–759 (2005).
28. Initial sequence of the chimpanzee genome and comparison with the human genome. *Nature* **437**, 69–87 (2005).
29. Harmand, S. *et al.* 3.3-million-year-old stone tools from Lomekwi 3, West Turkana, Kenya. *Nature* **521**, 310–315 (2015).
30. Wood, B. & K. Boyle, E. Hominin taxic diversity: Fact or fantasy? *Am J Phys Anthropol* **159**, 37–78 (2016).
31. Moczek, A. P. *et al.* The significance and scope of evolutionary developmental biology: a vision for the 21st century. *Evol Dev* **17**, 198–219 (2015).
32. Janvier, P. Ontogénie, phylogénie et homologie: Les tests de l'hétérochronie. *Geobios* **22**, 245–255 (1989).
33. Rozzi, F. *Hétérochronies : état des lieux*. vol. 3 (2000).
34. Schmitt, S. Generale morphologie der organismen (E. Haeckel). *Universalis*.
35. Thewissen, J. G. M. *et al.* Developmental basis for hind-limb loss in dolphins and origin of the cetacean bodyplan. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **103**, 8414–8418 (2006).
36. Bolk, L. *Das problem der menschwerdung*. (1926).
37. Gould, S. J. *Ontogeny and phylogeny*. (1977).
38. Chaline, J. & Marchand, D. *Les merveilles de l'évolution*. (2002).
39. Chaline, J. *Les horloges du vivant*. (1999).
40. Shea, B. T. Heterochrony in human evolution: The case for neoteny reconsidered. *Am J Phys Anthropol* **32**, 69–101 (1989).
41. Ramirez Rozzi, F. v. *Hétérochronies dans l'évolution des hominidés. Le développement dentaire des australopithécines « robustes » Abridged version*. (2000).
42. Reilly, Willey & Meinhardt. An integrative approach to heterochrony: the distinction between interspecific and intraspecific phenomena. *Biological Journal of the Linnean Society* (1997).
43. Chaline, J. *et al.* *Quantification de l'évolution morphologique du crâne des Hominidés et hétérochronies*. <https://halshs.archives-ouvertes.fr/halshs-00428730> (2009).
44. Berge, C. Heterochronic processes in human evolution: An ontogenetic analysis of the hominid pelvis. *Am J Phys Anthropol* **105**, 441–459 (1998).

45. Chaline, J., Berge, C. & Marchand, D. *L'évolution de l'homme : un modèle gradualiste ou ponctualiste ?* (1986).
46. Godfrey, L. R. , and M. R. S. *Whats growth got to do with it. Process and product.* (1995).
47. Penin, X. & Berge, C. Étude des hétérochronies par superposition procruste : application aux crânes de primates Hominoidea. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences - Series III - Sciences de la Vie* **324**, 87–93 (2001).
48. Delattre, A. & Fenart, R. Le développement du crâne du Gorille et du Chimpanzé comparé au développement du crâne humain. *Bull Mem Soc Anthropol Paris* **6**, 159–173 (1955).
49. Smith, T. D., DeLeon, V. B., Vinyard, C. J. & Young, J. W. *Skeletal Anatomy of the Newborn Primate.* (Cambridge University Press, 2020). doi:10.1017/9781316591383.
50. Rak, Y. & Howell, F. C. Cranium of a juvenile *Australopithecus boisei* from the lower Omo Basin, Ethiopia. *Am J Phys Anthropol* **48**, 345–365 (1978).
51. Millet, J. J. *et al.* Note sur l'ontogenèse crânienne et les hétérochronies chez *Gorilla gorilla* et *Pan troglodytes*. *Anthropologie* **105**, 317–326 (2001).
52. Lacruz, R. S. *et al.* Ontogeny of the maxilla in Neanderthals and their ancestors. *Nat Commun* **6**, 8996 (2015).
53. Flügel, C., Schram, K. & Rohen, J. W. Postnatal Development of Skull Base, Neuro- and Viscerocranium in Man and Monkey: Morphometric Evaluation of CT Scans and Radiograms. *Cells Tissues Organs* **146**, 71–80 (1993).
54. Captier, G. *et al.* Modèles géométriques de croissance du cerveau, cervelet, tronc cérébral et modification des angles de la base du crâne au cours de la période fœtale. *Morphologie* **97**, 38–47 (2013).
55. Kimbel, W. H. , and, Rak, Y. & Johanson, D. C. *The Skull of Australopithecus afarensis.* (2004).
56. R.P. Cousin, R. Fenart & R. Deblock. Variations ontogéniques des angles basi-crâniens et faciaux. Etudes comparatives chez *Homo* et chez *Pan*. (1981).
57. J. Wangermez. Courbes de croissance de certaines régions du squelette en relation avec la station bipède. *Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris* (1965).
58. Dean, M. C. & Wood, B. A. Phylogeny, Neoteny and Growth of the Cranial Base in Hominoids. *Folia Primatologica* **43**, 157–180 (1984).
59. Dambricourt Malassé, A. Hominisation et foetalisation (Bolk 1926). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences* (1988).
60. Russo, G. A. & Kirk, E. C. Foramen magnum position in bipedal mammals. *J Hum Evol* **65**, 656–670 (2013).
61. Chaline, J. Vers une approche globale de l'évolution des Hominidés. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences - Series IIA - Earth and Planetary Science* **326**, 307–318 (1998).
62. Benoît, R., Granat, J. & Peyre, É. La canine humaine. Seconde partie : La canine des Hommes et des autres Primates. Biologie du développement. *Actualités Odonto-Stomatologiques* 11–25 (2009) doi:10.1051/aos/2008048.

63. Haile-Selassie, Y., Suwa, G. & White, T. D. Late Miocene Teeth from Middle Awash, Ethiopia, and Early Hominid Dental Evolution. *Science* (1979) **303**, 1503–1505 (2004).
64. Aiello, L. & Dean, C. *An introduction to human evolutionary anatomy*. (Academic Press, 1990).
65. Greenfield, L. O. Origin of the human canine: A new solution to an old enigma. *Am J Phys Anthropol* **35**, 153–185 (1992).
66. Kimbel, W. H. & Delezene, L. K. “Lucy” redux: A review of research on *Australopithecus afarensis*. *Am J Phys Anthropol* **140**, 2–48 (2009).
67. W G Kinzey. Basic rectangle of the mandible. *Nature* (1970) doi:10.1038/228289a0.
68. Brandt, K. L., Smith, H. B. & Crummet, T. L. Ages of Eruption of Primate Teeth: A Compendium for Aging Individuals and Comparing Life Histories. *Yearb Phys Anthropol* (1994).
69. Scott J. H. The shape of the dental arches. *J Dent Res* (1957).
70. Rak, Y., Ginzburg, A. & Geffen, E. Gorilla-like anatomy on *Australopithecus afarensis* mandibles suggests *Au. afarensis* link to robust australopiths. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **104**, 6568–6572 (2007).
71. Granat, J. & Peyre, E. La situation du larynx du genre Homo. Données anatomiques, embryologiques et physiologiques. (2004).
72. Riesenfeld, A. The adaptive mandible: An experimental study. *Cells Tissues Organs* **72**, 246–262 (1969).
73. Keith, M., Dalley, A. & Agur, A. Anatomie médicale : aspects fondamentaux et applications cliniques, De Boeck Supérieur, 2001. (2001).
74. Falk, D., Zollikofer, C. P. E., Morimoto, N. & Ponce de León, M. S. Metopic suture of Taung (*Australopithecus africanus*) and its implications for hominin brain evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **109**, 8467–8470 (2012).
75. Weinzweig, J. et al. Metopic Synostosis: Defining the Temporal Sequence of Normal Suture Fusion and Differentiating It from Synostosis on the Basis of Computed Tomography Images. *Plast Reconstr Surg* **112**, 1211–1218 (2003).
76. Friant, M. L’os prémaxillaire du gorille, un stade de son évolution ontogénique. (1946) doi:10.1159/000140194.
77. Ashley-Montagu. “The Premaxilla in the Primates.” *The Quarterly Review of Biology*. vol. 10 (1935).
78. Villmoare, B. A. et al. Craniofacial modularity, character analysis, and the evolution of the premaxilla in early African hominins. *J Hum Evol* **77**, 143–54 (2014).
79. Lacruz, R. S. et al. The evolutionary history of the human face. *Nat Ecol Evol* **3**, 726–736 (2019).
80. Adam S. Wilkins. *Making faces : The evolutionary of the human face*. (Belknap Press: An Imprint of Harvard University Press, 2017).
81. Granat, J. L’évolution des muscles masticateurs au cours de l’évolution humaine. *quartier latin* (2018).

82. Lieberman, D. E. *The Evolution of the Human Head*. (2011).
83. Brunet, M. *et al.* A new hominid from the Upper Miocene of Chad, Central Africa. *Nature* **418**, 145–151 (2002).
84. Brunet, M. Sahelanthropus tchadensis dit « Toumaï » : le plus ancien membre connu de notre tribu. *Bull Acad Natl Med* **204**, 251–257 (2020).
85. Cela-Conde, C. J. & Ayala, F. J. Genera of the human lineage. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **100**, 7684–7689 (2003).
86. McHenry, H. M. & Coffing, K. Australopithecus to Homo: Transformations in Body and Mind. *Annu Rev Anthropol* **29**, 125–146 (2000).
87. Cobb, S. N. The facial skeleton of the chimpanzee-human last common ancestor. *J Anat* **212**, 469–485 (2008).
88. Louis de Bonis, Donald Johanson, Jean Melentis & Tim White. Variations métriques de la denture chez les hominidés primitifs: comparaisons entre Australopithecus afarensis et Ouranopithecus macedoniensis. *C. R. Acad. Se. Paris* (1981).
89. Cronin, J., Boaz, N. & Rak, Y. Tempo and mode in hominid evolution. *Nature* **292**, 113–122 (1981).
90. Wolpoff, M. H. Evolution in *Homo erectus* : the question of stasis. *Paleobiology* **10**, 389–406 (1984).
91. Benazzi, S., Gruppioni, G., Strait, D. S. & Hublin, J.-J. Technical Note: Virtual reconstruction of KNM-ER 1813 *Homo habilis* cranium. *Am J Phys Anthropol* **153**, 154–160 (2014).
92. Dean, M. & Wood, B. Basicranial anatomy of Plio-Pleistocene hominids from east and South Africa. *Am J Phys Anthropol* **59**, 157–174 (1982).
93. Increasing brain size.
94. Les Hominines, craniométrie, quelques points de repère. http://lycee.nicolas-cohen.org/fichiers/fichiers_pdf/hominines.pdf.
95. Hominisation. <https://www.svt-lycee-elorn.ovh/hominisation.php>.
96. Smith, B. H. Dental development and the evolution of life history in Hominidae. *Am J Phys Anthropol* **86**, 157–174 (1991).
97. Ghebriout, B., Serradj, M. B., Moualek, S., Taibi, A. & Ahmed, M. B. Caractéristiques anatomiques de modèles de moulage de crânes d'hominidés. *Morphologie* **101**, 221–222 (2017).
98. Chaline, J. Increased cranial capacity in hominid evolution and preeclampsia. *J Reprod Immunol* **59**, 137–152 (2003).
99. Dambricourt Malassé, A. Ontogenèses, paleontogenèses et phylogénèse du corps mandibulaire catarhinien. Nouvelle interprétation de la mécanique hominisante (Théorie de la foetalisation Bolk). (1987).
100. Dambricourt Malassé, A. Analyse des différents types architecturaux cranio-faciaux par l'approche ontogénique de l'hominisation. *Rev Stomatol Chir Maxillofac* 249–258 (1991).

101. Dambricourt Malassé, A. Continuity and discontinuity during hominization. *Quaternary international* (1993).
102. Lieberman, D. E. & McBratney, B. M. The evolution and development of cranial form in *Homo sapiens*. (2002).
103. Dambricourt Malassé, A. Évolution du chondrocrâne et de la face des grands anthropoïdes miocènes jusqu'à *Homo sapiens*, continuités et discontinuités. *C R Palevol* **5**, 109–117 (2006).
104. Chaline, J. *Une famille peu ordinaire : du singe à l'homme*. (1994).

L'ÊTRE HUMAIN, UN FŒTUS DE SINGE CAPABLE DE SE REPRODUIRE ?

RESUME EN FRANÇAIS :

La ressemblance entre *Homo sapiens* adulte et *Pan troglodyte* juvénile est frappante. C'est d'ailleurs ce qui a poussé Louis Bolk et d'autres scientifiques après lui à énoncer la théorie selon laquelle l'être humain moderne serait fœtalisé dans son rapport avec le singe. La question qui sous-tend cette thèse d'exercice étant celle de l'hominisation, l'hypothèse a été de se demander si l'être humain moderne aurait pu ; au cours de son évolution ; ralentir son développement au point de n'être à l'âge adulte plus qu'un fœtus de singe capable de se reproduire. Les données actuelles de la science permettent aujourd'hui de dire que l'homme n'est pas fœtalisé dans son intégralité, mais l'étude de sa tête suggère bien une paedomorphose (fœtalisation). C'est pourquoi la sphère cervico faciale a été choisie comme région anatomique à étudier. Pour tenter d'y répondre, une branche moderne de la science évolutive : Evodévo (pour science de l'évolution et du développement) a été choisie. A la manière d'évo-dévo donc ; nous avons dans un premier temps comparé le développement de la tête humaine, à celui de son proche cousin Pan troglodyte. Puis nous avons quantifié les changements morphologiques de l'extrémité céphalique au cours de la lignée évolutive humaine (depuis son dernier ancêtre commun hypothétique avec le chimpanzé), pour voir si ces changements s'opéraient bien dans le sens de la paedomorphose.

TITRE EN ANGLAIS : IS HOMO SAPIENS A APE'S FETUS ABLE OF REPRODUCTION ?

DISCIPLINE ADMINISTRATIVE : Chirurgie dentaire

MOTS-CLES : EvoDevo, évolution, développement, hétérochronies du développement, fœtalisation, néoténie, paedomorphose, peramorphose, hominisation, homo sapiens, pan troglodyte, primates.

Université Toulouse III-Paul Sabatier Faculté de santé – Département d'Odontologie 3 chemin des Maraîchers 31062 Toulouse Cedex 09

Directeur de thèse : Pr Florent Destruhaut