

UNIVERSITÉ TOULOUSE III – PAUL SABATIER
FACULTÉ DE SANTÉ – DÉPARTEMENT D'ODONTOLOGIE

ANNEE 2023

2023 TOU3 3096

THÈSE

POUR LE DIPLÔME D'ÉTAT DE DOCTEUR EN CHIRURGIE DENTAIRE

Présentée et soutenue publiquement

par

Clément RABALY

Le 18 décembre 2023

**ANATOMIE DENTAIRE COMPARÉE ET ÉVOLUTION : LES
ADAPTATIONS MORPHOLOGIQUES DES DENTURES
MAMMALIENNES POUR LA COMPRÉHENSION DE LA DENT
HUMAINE**

Directeur de thèse : Dr Sabine Joniot

JURY

Président :	Professeur Philippe Pomar
1er assesseur :	Professeur Paul Monsarrat
2ème assesseur :	Docteur Sabine Joniot
3ème assesseur :	Docteur Thibault Canceill

**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 (*Maillage 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 Marie- Cécile VALERA, M. Mathieu MARTY

Assistants : Mme Anne GICQUEL, M. Robin BENETAH

Adjointes 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, Mme Chahrazed BELAILI

Adjointes d'Enseignement : Mme. Isabelle ARAGON

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

Professeurs d'Université : M. Michel SIXOU, Mme Catherine NABET, M. Olivier HAMEL, M. Jean-Noël VERGNES

Maîtres de Conférences : Mme Géromine FOURNIER

Adjointes 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

Professeurs d'Université : Mme Sara LAURENCIN- DALICIEUX,

Maîtres de Conférences : Mme Alexia VINEL, Mme. Charlotte THOMAS

Assistants : M. Joffrey DURAN, M. Antoine AL HALABI

Adjointes d'Enseignement : M. Loïc CALVO, M. Christophe LAFFORGUE, M. Antoine SANCIER, M. Ronan BARRE ,

Mme Myriam KADDECH, M. Matthieu RIMBERT,

CHIRURGIE ORALE

Professeur d'Université : Mme Sarah COUSTY
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. Matthieu 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, 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 : M. Nicolas ALAUX, M. Vincent SUAREZ, M. Lorris BOIVIN, Mme Laura PASCALIN, M. Thibault DECAMPS, Mme Emma STURARO, Mme Anouk FESQUET
Adjoints d'Enseignement : M. Eric BALGUERIE, M. Jean- Philippe MALLET, M. Rami HAMDAN, M. Romain DUCASSE, Mme Lucie RAPP

PROTHÈSES

Professeurs d'Université : M. Philippe POMAR, M. Florent DESTRUHAUT,
Maîtres de Conférences : M. Antoine GALIBOURG,
Assistants : Mme Margaux BROUTIN, Mme Coralie BATAILLE, Mme Mathilde HOURSET, Mme Constance CUNY, 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. Victor EMONET-DENAND, M. Thierry DENIS, M. Thibault YAGUE, M. Antonin HENNEQUIN, M. Bertrand CHAMPION

FONCTIONS-DYSFONCTIONS, IMAGERIE, BIOMATERIAUX

Professeur d'Université : Mr. Paul MONSARRAT
Maîtres de Conférences : Mme Sabine JONJOT, M. Karim NASR, M. Thibault CANCEILL, M. Julien DELRIEU
Assistants : M. Olivier DENY, Mme Alison PROSPER
Adjoints d'Enseignement : Mme Sylvie MAGNE, M. Thierry VERGÉ, M. Damien OSTROWSKI

Mise à jour pour le 01 Novembre 2023

A mon Président de jury de thèse,

Monsieur 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.

Vous me faites l'immense honneur d'accepter de présider ce jury de thèse.

*Merci de consacrer de votre temps à cet exercice malgré vos très nombreuses
responsabilités.*

*Soyez également ici remercié de vos enseignements, de la bienveillance et de
l'accessibilité que vous n'avez cessé d'observer pour vos étudiants.*

Soyez assuré par ces mots, de mon plus profond respect et de mon immense gratitude.

A mon jury de thèse,

Monsieur le Professeur Paul MONSARRAT

- Professeur des Universités, Praticien Hospitalier d'Odontologie,
- Docteur de l'Université Paul Sabatier - Spécialité Physiopathologie,
- Diplôme Universitaire d'Imagerie 3D maxillo-faciale,
- Diplôme Universitaire de Recherche Clinique en Odontologie,
- Habilitation à Diriger les Recherches
- Lauréat de la faculté de Médecine Rangueil et de Chirurgie Dentaire de l'Université Paul Sabatier,

Vous me faites la joie d'accepter de siéger à ce jury de thèse.

Soyez ici remercié pour la qualité de vos enseignements, tant théoriques, scientifiques que cliniques, et de vos valeurs humaines, qui, au fil de ces années d'études, ont grandement contribué à nourrir mon intérêt pour une omni-pratique intelligente.

Vous constituez pour moi un exemple de réussite.

Veillez trouver dans ces lignes l'expression de toute mon admiration et de mon plus profond respect.

A mon directeur et jury de thèse,

Madame 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.

Vous m'avez fait l'honneur de m'accorder votre confiance pour la direction de cette thèse.

Merci d'avoir accepté de m'accompagner et de me guider avec enthousiasme dans ce sujet très vaste qui me tenait à coeur, tout en m'ayant permis d'aller au bout de mes idées.

Merci pour la bienveillance et la disponibilité que vous m'avez toujours accordées, dans ce travail comme durant ces années d'études.

*Veillez accepter mes plus sincères remerciements, associés au témoignage de ma
profonde estime.*

A mon jury de thèse,

Monsieur le Docteur Thibault CANCEILL

- Maître de Conférences des Universités, Praticien Hospitalier d'Odontologie,
- Docteur en Chirurgie Dentaire,
- Docteur en sciences des matériaux
- Master 1 Santé Publique :
- Master 2 de Physiopathologie
- CES Biomatériaux en Odontologie
- D.U.de conception Fabrication Assisté par ordinateur en Odontologie (CFAO)
- D.U. de Recherche Clinique en Odontologie
- Attestation de Formation aux gestes et Soins d'Urgence Niveau 2

Je vous suis reconnaissant d'avoir accepté de siéger à ce jury de thèse et vous en remercie chaleureusement.

Vos enseignements ont jalonné mon parcours et grandement contribué à celui-ci.

Merci pour la confiance que vous avez su me témoigner en clinique dans le soin de vos patients.

Veillez accepter mes sincères remerciements, et soyez assuré de tout mon respect.

TABLE DES MATIÈRES

INTRODUCTION.....	13
CHAPITRE I : CONCEPTS GÉNÉRAUX.....	14
I. Espèce.....	15
II. Classification et phylogénétique.....	15
III. Évolution.....	18
A. Le caractère et ses variants	18
B. La sélection naturelle.....	18
1. ...vue par Darwin : variation <i>a priori</i>	19
2. ...vue par Lamarck : variation <i>a posteriori</i>	19
3. Évolvabilité et mutations sélectivement neutres.....	20
4. Et l'épigénétique ?.....	20
C. Convergences évolutives et analogies.....	21
D. Homologies.....	22
E. Réversion.....	22
IV. Les mammifères.....	24
A. Définitions.....	24
B. Classification retenue.....	25
C. L'Homme parmi les mammifères.....	27
V. L'anatomie comparée et les caractères dentaires.....	28
A. L'origine de l'anatomie comparée.....	28
B. Les caractères dentaires d'intérêt pour l'étude des mammifères.....	28
C. Lexique.....	29
CHAPITRE 2 : LA DENT MAMMALIENNE ET SON ÉVOLUTION.....	32
I. Brève histoire évolutive des dents mammaliennes.....	33
A. Homodontie et polyphyodontie comme origine.....	34
B. La théorie de la trituberculie.....	34
C. Hétérodontie et diphyodontie.....	37

D.	Innovations et diversifications morphologiques	37
II.	Dents et mammifères, leurs évolutions au service de l'efficacité énergétique	39
A.	Endothermie et succès évolutif des mammifères.....	39
B.	Écologie dentaire.....	39
C.	Biologie évolutive du développement, les apports de l'approche « Evo-devo » dans la compréhension de la morphogenèse dentaire.....	40

CHAPITRE 3 : COMPARAISONS ANATOMIQUES ET MORPHO-FONCTIONNELLES DE CERTAINS MAMMIFÈRES TERRESTRES ACTUELS.....43

I.	Généralités et traits communs.....	44
A.	Avant-propos.....	44
B.	La domestication.....	44
C.	Généralités sur l'anatomie dentaire des mammifères terrestres.....	45
D.	Régimes alimentaires et classifications.....	46
E.	Dynamiques mandibulaires et champs fonctionnels.....	47
II.	Étude d'un carnivore domestique : le chien (<i>Canis lupus familiaris</i>).....	49
A.	Mode de vie et alimentation.....	49
B.	Le système manducateur du chien.....	49
1.	Généralités.....	49
2.	Arcades et types dentaires.....	50
3.	Articulation temporo-mandibulaire et mastication.....	53
4.	Adéquation entre la morphologie dentaire et le régime alimentaire.....	54
III.	Étude d'un lagomorphe herbivore : le lapin (<i>Oryctolagus cuniculus</i>).....	55
A.	Mode de vie et alimentation.....	55
B.	Le système manducateur du lapin.....	55
1.	Généralités.....	55
2.	Arcades et types dentaires.....	55
3.	Articulation temporo-mandibulaire et mastication.....	59
4.	Adéquation entre la morphologie dentaire et le régime alimentaire.....	59
IV.	Étude d'un ongulé herbivore : le cheval (<i>Equus caballus</i>).....	60
A.	Mode de vie et alimentation.....	60

B.	Le système manducateur du cheval.....	60
1.	Généralités.....	60
2.	Arcades et types dentaires.....	60
3.	Articulation temporo-mandibulaire et mastication.....	64
4.	Adéquation entre la morphologie dentaire et le régime alimentaire.....	66
V.	Étude d'un primate omnivore : l'Homme (<i>Homo sapiens</i>).....	67
A.	Mode de vie et alimentation.....	67
B.	Le système manducateur de l'Homme.....	67
1.	Généralités.....	67
2.	Arcades et types dentaires.....	68
3.	Articulation temporo-mandibulaire et mastication.....	70
4.	Adéquation entre la morphologie dentaire et le régime alimentaire.....	72
CHAPITRE 4 : SYNTHÈSE.....		73
I.	Diversité mammalienne actuelle et enseignements évolutifs.....	74
II.	Les dents dans le déterminisme du mode de vie et d'alimentation.....	75
A.	Caractères dentaires et mode de vie.....	75
B.	Le paradoxe de Liem et les limites de l'analyse morphologique.....	75
C.	D'autres outils pour reconstituer les régimes alimentaires des animaux du passé.....	76
1.	Les traces de micro-usures de surface des dents.....	77
2.	Les rapports isotopiques des composants de l'émail.....	78
III.	La dent humaine : entre adaptation et héritage évolutif.....	79
A.	Le paradoxe évolutif de la denture du genre Homo.....	79
B.	Quelles évolutions futures pour les dentures mammaliennes et humaines ?.....	80
C.	L'Anthropocène : accélérateur de l'évolution des espèces ?.....	80
CONCLUSION.....		82
ANNEXES.....		83
LISTE DES ILLUSTRATIONS.....		86
BIBLIOGRAPHIE.....		89

INTRODUCTION

Les mammifères peuplent la planète depuis environ 200 millions d'années. Si la datation de l'origine de leur existence sur Terre fait débat en voyant s'opposer les approches morphologiques et moléculaires (Benton 1999), il en est de même en ce qui concerne les mécanismes sélectifs conduisant à leur adaptation.

De la plus petite chauve-souris bourdon évoluant dans les profondeurs des grottes bordant la rivière Kwai (Pereira et al. 2006), au plus massif éléphant d'Afrique, les mammifères terrestres dont fait partie l'Homme, ont su coloniser la Terre en s'adaptant aux contraintes des environnements les plus variées et extrêmes. Ils nagent, volent, marchent, courent, creusent, grimpent... mais partagent tous la nécessité de s'alimenter pour survivre et subvenir à leurs besoins vitaux.

Leur régime alimentaire a évolué en parallèle de l'adaptation de leur système manducateur. De la simple dent conoïde au système dentaire pluricuspidé complexe, les voies de l'évolution ont accompagné certaines espèces vers l'adoption d'un régime alimentaire exclusivement végétal, d'autres uniquement à base de viande, et d'autres enfin sont devenus omnivores, de manière plus ou moins spécifique, selon les contraintes environnementales auxquelles elles s'adaptent.

Humblement, il ne s'agit pas ici de détailler l'histoire de dizaines de millions d'années d'évolution dentaire, ni de traiter spécifiquement de phylogénie ou de paléontologie, mais de mettre en lumière, au travers de l'étude des modes de vies et alimentaires de certains mammifères qui nous sont contemporains et proches, la diversité des morphologies dentaires qui nous entourent et les mécanismes de leurs évolutions. En bref, ces recherches tentent de comprendre la richesse de la variabilité des caractères dentaires des mammifères terrestres, à travers leurs mécanismes évolutifs, permettant de replacer la dent humaine dans son contexte anatomique et fonctionnel, d'un point de vue évolutif. Pour cela, il est nécessaire d'intégrer les nombreux paradoxes qui viennent complexifier, nuancer et parfois contredire de simples observations actualistes. C'est ce que nous tenterons de faire, modestement et par l'exemple.

CHAPITRE I : CONCEPTS GÉNÉRAUX

CHAPITRE I : CONCEPTS GÉNÉRAUX

I. Espèce

La définition généralement retenue est issue du concept biologique de Mayr :

“Ensemble de populations dont les individus de chacune peuvent naturellement se reproduire avec les individus des autres, en donnant des descendants viables et fertiles” - Mayr, 1942

La notion d'interfécondité est ici prépondérante. Cependant, la littérature scientifique propose plus d'une vingtaine de définitions différentes, dont certaines sont incompatibles entre elles (Mayden 1997).

Ceci laisse imaginer les innombrables controverses que l'avancée de la science a pu créer. Il en est de même pour les concepts de systématique, phylogénie, cladistique abordés ci-après.

II. Classification et phylogénétique

Bien qu'Aristote soit le premier à tenter de classier les animaux dans son traité *“Histoire des animaux”* (Aristote 343Av. JC), c'est à Karl Von Linné, au XVIIIème que l'on attribue historiquement la première classification systématique des êtres vivants. D'abord créationniste, cette conception évolue au siècle suivant avec Charles Darwin et la théorie de l'Évolution : les êtres vivants évoluent depuis un ancêtre commun et partagent avec lui des caractéristiques phénotypiques (morphologiques, biologiques, physiologiques...) communes permettant de les regrouper. On classe ainsi les individus selon leur ressemblance et le fait qu'ils partagent un ou des caractère(s) commun(s) particulier(s).

I. QUADRUPEDIA.

Corpus hirsutum. Pedes quatuor. Femina viviparx. Lactiferx

Ordines.	Genera.	Species.
ANTHROPO- SCUSMORPHA <i>Dentes primores 4, ut Trinque: vel nulli</i>	Homo.	Europæus albesc. Americanus rubesc. Atlantæus fuscus. Africanus nigr.
	Simia.	Simia cauda carens. Papio. Satyrus. Cercopithecus. Cynocephalus.
	Bradypus.	Ai. <i>Ignarus.</i> Tardigradus
FERRA. <i>Dentes primores 6, utrinque: intermedii longiores: omnes acuti. Pedes multifidi, unguiculati.</i>	Urfus.	Urfus Coati <i>Mrg.</i> Wickhead <i>Angl.</i>
	Leo.	Leo.
	Tigris.	Tigris. Panthera.
	Felis.	Felis. Catus. Lynx.
	Mustela.	Martes. Zibellina. Viverra. Mustela. Putorius.
	Didelphis.	Philander. <i>Peffum.</i>
	Lutra.	Lutra.
	Odobænus.	Roff. <i>Marjus.</i>
	Phoca.	Canis marinus.
	Hyæna.	Hyæna <i>Veter.</i> Vivam Landini major vi- dit & descriptis ARTED.
	Canis.	Canis. Lupus. Squillachi. Vulpes.
	Meles.	Taxus. Zibetha.
	Talpa.	Talpa.
Erinaceus.	Echimus terrestris. Armadillo.	
Vespertilio.	Vespertilio. Felis volans <i>Sub.</i> Canis volans <i>Sub.</i> Glis volans <i>Sub.</i>	

Ordines.	Genera.	Species.
GLIRES. <i>Dentes primores 2, utrinque Pedes multifidi.</i>	Hystrix. Sciurus.	Hystrix Sciurus. ... Volans
	Castor. Mus.	Fiber. Rattus. Mus domesticus ... Brachiuus. ... Inacrouus. Lemures. Marmota.
	Lepus.	Lepus Cuniculus
	Sorex.	Sorex.
	Equus.	Equus Alinus. Onager. Zebra.
JUMENTA. <i>Dentes primores incerti, obtusi canini exerti, vahhi.</i>	Hippopotamus	Equus marinus
	Elephas.	Elephas. Rhinoceros.
	Sus	Sus. Aper. Porcus. Barbyrouffa. Tajacu.
	Camelus	Dromedarius. Bactenus. Glama. Pacos.
PECORA. <i>Dentes primores inferiores tantum: superiores nulli. Pedes unguilati.</i>	Cervus.	Camelopardalis. Capres. Axis. Cereus. Platyceros. Rheno. <i>Raugifer.</i> Alces.
	Capra.	Hircus. Ibex. Rupicapra. Strepticeros. Gazella Tragelaphos
	Ovis.	Ovis vulgaris. ... Aribica. ... Africana. ... Angolenfis.
	Bos.	Bos Urus. Bifon. Bubalus.

Fig. 1 : Classification des Mammifères de Linné, telle qu'apparaissant dans l'édition de 1735 de *Systema Naturae* - Modifié par P. S. Ungar - 2010

Cette classification dite “traditionnelle” crée donc des groupes d’échelles différentes appelés taxons, rassemblant les êtres vivants, présents et passés dans les cases particulières de la systématique selon leurs ressemblances :

VIVANT → Règne → Embranchement → Classe → Ordre → Famille → Genre → Espèce
--

Ce n’est qu’au milieu du XX^{ème} que cette classification traditionnelle systématique est détrônée par la phylogénétique moderne, la cladistique, qui rassemble les êtres vivants strictement par leurs relations de parenté (Hennig 1999). Ces taxons emboîtés prennent alors la forme d’un arbre (le cladogramme) et expliquent, au moyen de groupes monophylétiques¹ les liens de parenté entretenus entre les espèces présentes, à travers leurs ancêtres disparues. Ainsi, un clade, ou groupe monophylétique, rassemble une espèce ancêtre et celles qui en descendent et en sont apparentées.

Néanmoins, il n’y a pas eu de bouleversement ponctuellement brusque et majeur des classifications suite à l’essor de la cladistique (voir Annexe 1).

GG Simpson écrit à ce sujet en 1945 :

“Ce changement radical, l’un des plus révolutionnaires dans l’histoire entière de la taxonomie, n’a que des effets extraordinairement petits sur la nature générale et l’aspect des classifications”

Et :

“En remplaçant “ancêtre commun” par “caractère commun”, une classification peut être considérée phylogénétique ou non, à souhait” (Simpson 1945).

Ainsi, la classification Linéenne classique s’est relativement facilement adaptée à la cladistique, montrant que les traits de ressemblance reflètent souvent les liens de parenté réels.

Le principal changement a principalement concerné le nombre de taxons reconnus, qui a notablement augmenté. La place de plus en plus importante et les progrès

¹ Un groupe est qualifié de monophylétique lorsqu’il rassemble les représentants d’une espèce, et tous ceux des espèces qui en descendent, exclusivement.

technologiques de l'approche moléculaire dans la classification du vivant permettront certainement d'atteindre enfin un consensus dans l'établissement de ces groupes (Kemp 2005).

III. Évolution

A. Le caractère et ses variants

Un caractère représente une caractéristique observable d'un individu ou d'un groupe d'individus. L'ensemble des caractères définit le phénotype d'un individu, d'une espèce ou d'un groupe particulier ayant ces caractères en commun.

La comparaison de caractères morphologiques ou anatomiques (dentaire par exemple) permet d'établir des liens entre des individus, via l'approche de la phylogénie classique.

Un variant représente un état possible d'un caractère : le caractère humain "porter quatre incisives maxillaires" possède différents variants comme "avoir des dents de forme anguleuses, arrondies..."

L'héritabilité est le fait qu'un caractère et son variant puissent être transmis à un descendant. Elle n'est jamais totale lors de la reproduction sexuée.

On peut différencier :

- Les caractères ancestraux qui sont partagés par tous les individus d'un taxon,
- Les caractères dérivés qui sont une modification d'un caractère ancestral, une innovation évolutive potentiellement à même d'engendrer un nouveau clade.

Le caractère est l'objet d'étude de base en anatomie, en morphologie et en physiologie.

B. La sélection naturelle...

Dans le courant du XIXème siècle, deux théories apparaissent : la théorie transformiste de Jean-Baptiste De Lamarck puis la théorie de l'Évolution de Charles

Darwin. Celles-ci ont des principes communs, notamment le rejet du créationnisme, mais également d'importantes divergences à l'origine de nombreuses controverses scientifiques.

1. ...vue par Darwin : variation *a priori*

Le postulat de Charles Darwin pour sa Théorie de l'Évolution est que les individus qui survivent le mieux et se reproduisent le plus sont ceux qui possèdent les variants (donc l'allèle d'un gène l'exprimant) les plus avantageux dans le milieu qu'ils occupent. Ainsi, à la faveur d'une mutation conférant un caractère ou l'un de ses variants favorables, donc une meilleure valeur sélective (ou *fitness*), ces individus avantagés vont laisser plus de descendants, propageant davantage leur caractère avantageux. La sélection naturelle est donc le "tri" opéré par les pressions d'un environnement donné, conduisant à la valorisation des individus porteurs d'un variant (allèle) particulier d'un caractère (gène) mieux adapté à ces contraintes environnementales.

Cette approche nécessite donc la préexistence de la variation sur les modifications environnementales. On parle de variation *a priori* (Aboitiz 1992).

2. ...vue par Lamarck : variation *a posteriori*

Du point de vue de Lamarck, la variation apparaît cette fois en réaction à l'environnement et s'acquiert par l'individu, répondant à une contrainte dictée par ses conditions de vie et non plus par le hasard. Ce variant acquis serait alors transmis à la descendance de l'individu, le faisant donc perdurer.

Ainsi, d'après cette approche, les girafes auraient acquis leurs cous démesurés à force d'étendre la tête pour cueillir les feuilles les plus hautes (Bregliano 2017).

L'essor de la compréhension de la génétique, au XXème siècle, donne raison à la théorie de l'Évolution de Darwin, en rejetant l'héritabilité de l'acquis proposée par Lamarck. C'est l'apparition du Néo-Darwinisme, augmenté des connaissances sur la génétique et les modalités de transmission du matériel génétique.

La sélection naturelle n'est donc possible que sur des caractères variables, héréditaires, et dans un milieu précis. Ce sont les espèces qui évoluent, à différents

rythmes, et non les individus. On parle souvent “d’adaptation” en tant que phénomène actif, qu’il convient d’utiliser à l’échelle de l’organisme et non du caractère. En effet, dire qu’un caractère s’adapte est un non-sens. Il convient de dire que celui-ci apporte un avantage à ceux qui l’expriment (Le Dez 2013).

En l’absence de pression du milieu, il y a tout de même une évolution qui s’opère, c’est la dérive génétique qui rejoint le principe de Hardy-Weinberg très étudié en génétique. Par exemple, le fait d’avoir un émail plus ou moins épais ne représente plus, chez l’humain actuel, un quelconque désavantage ni avantage reproductif. C’est un variant dit “sélectivement neutre” (Hervé et Poinso 2013a) mais qui peut jouer un rôle dans la production ultérieure de nouveaux phénotypes, selon la notion d’évolvabilité.

3. Évolvabilité et mutations sélectivement neutres

L’évolvabilité se définit comme la capacité d’un organisme à générer de la variation phénotypique héritable favorisant l’adaptation (Tenailon et Matic, 2022).

Partant du principe que les mutations hautement avantageuses sont très rares, et que les plus délétères sont éliminées par le jeu de la sélection naturelle, il est clair que la plupart des mutations qui s’accumulent dans le génome et pouvant être transmises à la descendance, ne confèrent qu’un effet sélectif très faible, voire nul. Cependant, il est récemment admis que ces mutations sélectivement neutres sont impliquées dans l’évolvabilité et l’évolution des espèces, en permettant l’apparition de nouvelles mutations, et donc de nouveaux phénotypes qui n’auraient pas été possibles sans ces premières. Les trajectoires évolutives peuvent également être modifiées par l’existence de mutations influençant les mécanismes de réparation ou de réplication de l’ADN (Tenailon et Matic, 2022).

4. Et l’épigénétique ?

L’épigénétique est l’étude des modulations de l’activité des gènes, sans modification de séquence d’ADN. Elle est réversible et peut être transmise lors des divisions cellulaires, répondant souvent à un stress subi par une cellule ou un organisme (INSERM 2017). Globalement, l’épigénétique est un ensemble de phénomènes

susceptibles de réguler le fonctionnement du génome. Ceux-ci exploitent de nombreux mécanismes tels que la méthylation de l'ADN, des histones², le rôle d'éléments mobiles comme les transposons³, de facteurs de transcription etc...

L'étude de ces phénomènes, plus récente que celle de la génétique classique, a soulevé de nombreux questionnements sur leurs rôles dans l'Évolution des espèces. En effet, il a été montré que certaines variations épigénétiques, donc sans modification de séquences génétiques, peuvent être transmises à la descendance, en particulier chez les végétaux (Saze 2008). Si ces découvertes ont pu relancer le débat sur l'héritabilité de l'acquis proposée par Lamarck, il convient de rester très prudent sur l'importance supposée de ces phénomènes dans les schémas évolutifs des espèces (Almouzni 2020). En effet, les importants remaniements subis par les lignées germinales des mammifères rendent peu viables ces possibilités de transmissions, *a fortiori* sur plusieurs générations (Heard et Martienssen 2014). Ces découvertes et les recherches qui sont menées ne remettent ainsi pas en question les grandes lignes de la théorie de l'Évolution proposée par Darwin.

C. Convergences évolutives et analogies

En appliquant strictement et grossièrement les méthodes de la classification traditionnelle d'observation de caractéristiques communes, on peut facilement supposer que celles-ci sont héritées d'un ancêtre commun, parfois à tort. En d'autres termes, on peut parfois supposer deux espèces apparentées sur la base d'une ressemblance morpho-anatomique ou fonctionnelle notable, alors qu'elles sont en réalité très éloignées. En effet, lorsque des environnements exercent sur des espèces des contraintes identiques, elles évoluent de la même manière.

Un exemple frappant est celui de l'adaptation au vol des oiseaux et des chauves-souris. Le fait que ces deux espèces aient des ailes et soient aptes au vol n'a rien à voir avec leur proximité évolutive. Il s'agit là d'un parfait exemple d'analogie qui illustre le phénomène de convergence évolutive. L'évolution est à

² Les histones sont des protéines responsables de la compaction de l'ADN sous forme de chromatine. Leurs modifications peuvent induire des modulation de l'expression génique.

³ Un transposon est une séquence d'ADN capable de se déplacer au sein du génome, et ainsi de réguler l'expression de certains gènes.

l'origine de structures semblables répondant au même besoin de deux lignées très éloignées. On parle également d'homoplasie (Hervé et Poinso 2013b).

D. Homologies

Les homologies, plus fréquentes que les homoplasies, sont les ressemblances qui s'expliquent par une réelle proximité phylogénétique, donc par l'héritabilité des caractères considérés... et sont donc à la base des principes de classification que nous avons précédemment détaillés (Hervé et Poinso 2013a).

E. Réversion

La réversion est le phénomène qui signe le retour d'un caractère à un phénotype ancestral, après l'évolution de celui-ci.

L'environnement exerce une pression de sélection sur les représentants d'une espèce qui le peuplent. A l'échelle évolutive, les environnements changent et peuvent modifier leurs pressions sélectives. Ainsi, un caractère qui fut un temps défavorable et perdu par le jeu de l'évolution peut faire son retour à la faveur de modifications de l'environnement qui rendent à nouveau favorable un variant proche du caractère ancestral.

Il faut distinguer deux types de réversions :

- La réversion vraie, qui est rare chez les êtres vivants complexes. Elle constitue un retour au génotype "sauvage" du caractère. C'est-à-dire qu'une première mutation a lieu, et qu'une mutation exactement inverse réintervient pour rétablir le gène initial, et donc le phénotype associé.
- La réversion fausse, qui est la plus fréquente et qui ne s'intéresse qu'au phénotype, à la fonction. Un premier caractère défavorable est perdu, mais celui-ci redevient favorable. Le coût et le temps évolutifs nécessaires à son retour exact sont beaucoup trop importants. Ainsi, ce sont des génotypes et phénotypes différents d'un caractère proche du caractère initial qui font leur apparition.

L'Archéoptéryx est considéré comme un intermédiaire entre les reptiles et les oiseaux, vivant à l'époque du Jurassique, il y a environ 165 millions d'années (Xu et al. 2011). Les fossiles retrouvés le montrent, les représentants de cette espèce possédaient des dents. Il est admis que ces appendices ont disparu conjointement à une évolution du régime alimentaire de ces oiseaux primitifs : il est moins aisé de saisir et d'ingérer des graines avec des dents qu'un bec lisse. De plus, l'apparition d'organes digestifs comme le jabot rend moins utile la fragmentation préalable des aliments. De grandes extinctions de masse ont rendu plus favorables les régimes granivores, sélectionnant ceux-ci. D'autres auteurs arguent que l'abandon des dents chez les oiseaux ancestraux fût appuyé par la spécialisation des oiseaux au vol et à l'avantage procuré par l'allègement pondéral (Linde-Medina et Newman 2014).

De nouvelles études estiment que la perte des dents chez les ancêtres des oiseaux serait en grande partie due à la durée de l'incubation plus longue nécessaire à la formation des dents chez l'embryon. C'est un coût important pour la survie des œufs qui ont alors plus de risques de ne pas éclore (Yang et Sander 2018).

C'est il y a environ 120 millions d'années, au cours du Crétacé, que les ancêtres des oiseaux actuels ont progressivement perdu leur caractère denté.

L'exemple le plus remarquable de fausse réversion est le retour de certaines espèces d'oiseaux pélagiques vivant entre 65 et 2,5 millions d'années, comme *Pelagornis mauretanicus* (famille des bien nommés *Odontoptérygiformes*) à un phénotype de bec dentelé, constitué de pseudo-dents histologiquement proches du tissu osseux (Louchart et al. 2013). Il ne s'agit pas là d'un retour, 100 millions d'années plus tard, au génotype dentaire des dinosaures-oiseaux dentés, mais d'une fausse réversion vers un avantage évolutif conféré par une meilleure fonction de préhension des poissons marins, base du régime alimentaire de ces oiseaux (voir **figure 2**).

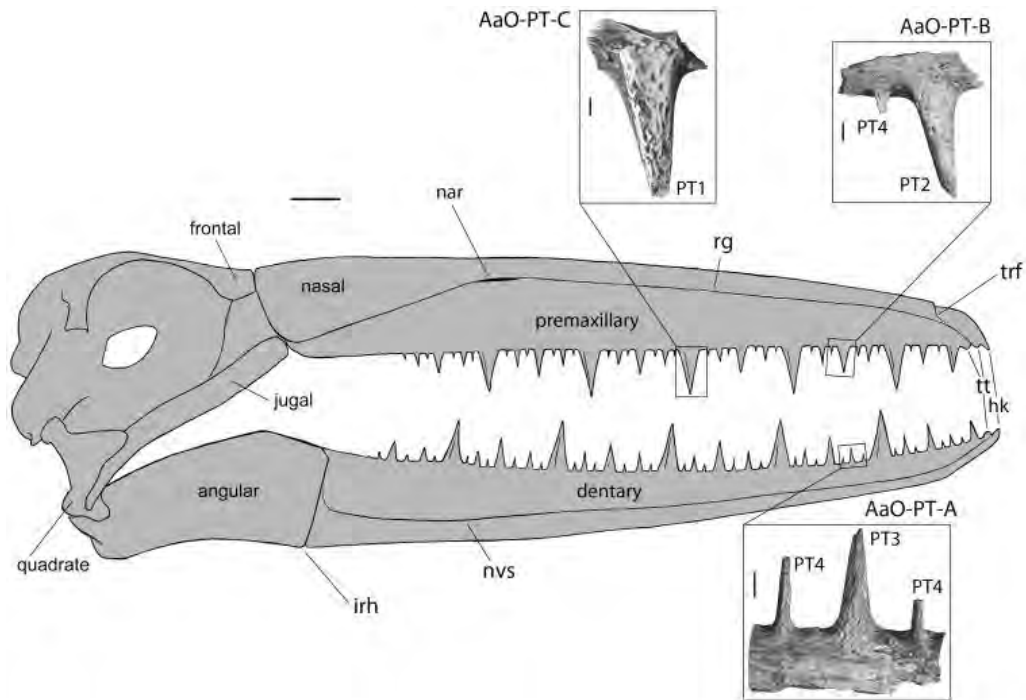


Fig. 2 : Vue latérale droite du crâne de *Pelagornis mauretanicus*, montrant la morphologie et l’organisation spatiale de ses pseudo-dents. © 2013 Louchart et al - Open access.

IV. Les mammifères

A. Définitions

Donner une définition claire et unique aux mammifères est au moins aussi complexe qu’au concept d’espèce, particulièrement si l’on décide de considérer les mammifères actuels et l’ensemble de leurs ancêtres. La difficulté qui se surajoute réside alors dans l’appréciation des premiers mammifères et de ceux qui n’en étaient pas encore (Kemp 2005).

En ce qui concerne spécifiquement les mammifères actuels (ceux qui nous intéressent en particulier ici), l’exercice s’avère un peu plus simple.

Le dictionnaire Larousse propose par exemple la définition suivante :

“Vertébré tétrapode caractérisé notamment par la présence de poils et de mamelles, le mode d’articulation de la mandibule et la présence de trois osselets dans l’oreille moyenne.” (Larousse)

Cette définition, qui n'est qu'une parmi de très nombreuses, se concentre sur quelques caractères anatomiques particuliers, plus ou moins facilement identifiables. Il est évident que les paléontologues, physiologistes, généticiens ou anatomistes adopteront des définitions différentes. De manière plus spécifique, Kemp décrit les mammifères comme des "Synapsides⁴ possédant une articulation dento-squamosale jugale⁵ et une occlusion entre les molaires supérieures et inférieures avec une composante de mouvement transverse" (Kemp 2005).

B. Classification retenue

La classification des mammifères proposée par Bininda-Emonds et al., 2007 se base sur les études moléculaires actuelles pour sa classification. Ainsi, elle permet facilement d'identifier les homoplasies, lorsque des caractères dentaires objectivés paraissent proches, mais que les liens de parenté sont en réalité éloignés. Nous l'emploierons dans ces pages (Voir **figure 3**).

⁴ Synapsides : clade englobant, entre autres, les mammifères.

⁵ Articulation dento-squamosale : correspond à l'articulation temporo (os squamosal) - mandibulaire (os dentaire) qui dérive évolutivement de la fusion de différents os ancestraux, dont certains dérivés forment l'oreille moyenne des mammifères actuels



Fig. 3 : Classification de 2007 des Mammifères (Bininda-Emonds et al. 2007) - Modifié par P. S. Ungar - 2010

C. L'Homme parmi les mammifères

L'Homme, en tant qu'organisme pluricellulaire eucaryote, appartient au règne animal. Selon la classification que nous avons précédemment détaillée, l'Homme est classé de la manière suivante (Shoshani et al. 1996) :

- **Embranchement** : L'Homme est compris dans l'embranchement des **Vertébrés** car il est doté d'un endo-squelette,
- **Classe** : Il appartient à la classe des **Mammifères**. C'est un tétrapode, car constitué de deux paires de membres, et un amniote de par ses modalités de gestation,
- **Ordre** : L'Homme est un **Primate**. La bipédie, le pouce opposable permettant la préhension, le langage articulé, le volume crânien sont des caractères caractéristiques, certains partagés avec les autres primates,
- **Famille** : Il est inclu dans la famille des **Hominidés**, qui comprend plusieurs genres de primates actuels et passés, comme le genre Pan auquel appartient le chimpanzé, le genre Gorilla ou encore Pongo, avec lesquels nous partageons de nombreux caractères,
- **Genre** : L'espèce humaine appartient enfin au genre **Homo**.

V. L'anatomie comparée et les caractères dentaires

A. L'origine de l'anatomie comparée

Nous l'avons vu, la classification systématique classique s'établit par l'observation de ressemblances entre différents individus, permettant de juger de leur parenté supposée. Cette discipline est nommée "anatomie comparée".

On doit sa popularisation au célèbre anatomiste Georges Cuvier (1769-1832), bien que de nombreux scientifiques avant lui aient conduit des travaux s'y rapportant.

B. Les caractères dentaires d'intérêt pour l'étude des mammifères

Les dentures des mammifères présentent une immense variabilité s'offrant à l'anatomiste qui n'étudie pas uniquement la simple organisation morphologique des dents. En effet, de nombreux autres caractères d'intérêt permettent d'enrichir ces observations, et donc la pertinence des comparaisons qui en sont tirées (Ungar 2010) :

- Formule dentaire : le nombre de chaque type de dents, expression de l'hétéroodontie mammalienne et leur organisation peuvent varier entre les représentants d'espèces plus ou moins éloignées les unes des autres,
- Modalité de succession : l'existence ou non d'une ou plusieurs séries de dentitions successives peut également différer, d'une espèce à l'autre,
- Mode d'attache : il existe de nombreux modes d'attache des dents à leur support parodontal : ankylose (soudure), charnière (articulation mobile), membrane fibreuse (lame de conjonctif) etc. Cependant, les mammifères ont la particularité d'articuler leurs dents avec l'os environnant par l'interposition dans l'alvéole osseuse de fibres semi-élastiques fixées au cément radulaire. On parle de gomphose pour cet attachement dit "thécodonte" chez les mammifères (Cieren 2015),
- Mode de croissance et hauteur coronaire : bien que des situations intermédiaires existent, on observe deux principales tendances : les espèces

brachyodontes ayant des dents aux couronnes courtes et dont la croissance radiculaire est finie à l'âge adulte, et les espèces hypsodontes dotées de dents hautes à la croissance prolongée ;

- Surface occlusale et organisation cuspidienne : nombre, positionnement, taille, relief, structure histologique des cuspidés... au cours de l'Évolution, les surfaces occlusales des espèces animales dentées se sont complexifiées, généralement dans le sens de l'adaptation aux régimes alimentaires adoptés. Nous détaillerons les théories et certains mécanismes évolutifs connus dans l'adaptation morpho-fonctionnelle des dents, dans le prochain chapitre.

Au-delà de la simple observation morphologique, les considérations adaptatives de l'évolution ouvrent la voie à d'autres approches de l'étude de ces variations, en particulier du lien entre forme et fonction. On parle alors d'approches morpho-fonctionnelles.

De ces caractères découlent des indices quant à l'utilité fonctionnelle des dents, en particulier en lien avec le mode alimentaire, que nous proposons d'illustrer par l'exemple dans les chapitres suivants.

C. Lexique

Ces notions évolutives exigent l'utilisation d'un vocabulaire précis afin de décrire avec exactitude ces caractères, et leurs stades évolutifs. Nous proposons ici d'établir un lexique rapide de ce vocabulaire employé dans ces écrits, dont les définitions sont essentiellement issues du Centre National de Ressources Textuelles et Lexicales (CNRS 2012).

Anodonte : Qui n'a pas de dent.

Brachyodonte : Se dit des mammifères dont les dents cessent de croître chez l'adulte (carnivores, primates) et qui présentent des dents à couronne basse.

Bunodonte : Se dit des molaires à tubercules arrondis de faible hauteur, émoussés, à croissance limitée, ainsi que des groupes de mammifères ayant de telles molaires (suidés, certains insectivores, primates dont l'homme).

Diphyodonte : Se dit d'un mammifère qui a deux dentitions successives : temporaire et définitive.

Évolvabilité : Capacité d'un organisme à générer de la variation phénotypique héritable favorisant l'adaptation (Tenaillon et Matic 2022).

Haplodonte : Type morphologique présentant des dents coniques simples à une seule pointe, c'est le cas de nombreux vertébrés inférieurs.

Hétérodonte : Qui possède plusieurs types de dents, aux formes et aux fonctions différenciées.

Homodonte : Qui ne possède qu'un seul type de dents (e.g. les reptiles). Celles-ci sont généralement simples, de forme conoïde.

Hypsodonte : Se dit d'une dent à couronne haute, dont la croissance prolongée ou continue compense une usure importante. (C'est le cas des dents jugales du cheval, ou des incisives du lapin.).

Isognathe : Se dit d'un individu ou d'une espèce présentant des arcades d'égale largeur. S'oppose à anisognathe, lorsque ces largeurs sont différentes.

Lophodonte : Se dit de la denture des espèces des mammifères dont les molaires présentent des crêtes transversales, comme chez l'éléphant.

Loxodonte : Se dit d'une molaire dont les crêtes d'émail forment des losanges transversaux.

Monophyodonte : Se dit des mammifères (phoques, cétacés, éléphants) chez lesquels il n'existe qu'une seule poussée dentaire (donc une seule dentition).

Polyodonte : Se dit d'un animal qui possède un grand nombre de dents.

Polyphyodonte : Se dit d'un animal qui présente plusieurs dentitions au cours de sa vie.

Plexodonte : Dent compliquée, à plusieurs tubercules ou cuspides. Caractéristique de la dent jugale des mammifères, elle revêt une infinité de formes correspondant aux différentes modalités de la fonction de mastication selon l'Évolution.

Sécodonte : Qui présente des dents aiguës et acérées (carnassiers).

Sélénodonte : Se dit des mammifères (ruminants notamment) dont les molaires présentent, sous l'effet de l'usure, des lobes en forme de croissant transversal.

Triconodonte : Qui présente des dents à trois cuspides alignées.

Trigonodonte : Ou trituberculaire, qui présente des dents à trois cuspides disposées en triangle.

CHAPITRE 2 : LA DENT MAMMALIENNE ET SON ÉVOLUTION

CHAPITRE 2 : LA DENT MAMMALIENNE ET SON ÉVOLUTION

“Most mammalian species can be distinguished by the nature of the cusp of a single tooth” (Carroll 1988).

Cette citation, tirée du chapitre XVIII du dense ouvrage *“Vertebrate Paleontology and Evolution”*, traduit tout particulièrement l'intérêt que présentent les dents pour l'étude paléontologique.

Dans la caractérisation des espèces mammaliennes et de leur histoire évolutive, l'étude des caractères dentaires occupe ainsi une place prépondérante. On peut attribuer la surreprésentation de ces organes dans les études évolutives à un biais lié à leur exceptionnelle capacité de conservation. Cependant, dans une approche moins paléontologique, la dent (et plus largement le système manducateur) représente l'interface directe entre l'individu et son environnement dans lequel il puise ses ressources alimentaires, en les rendant assimilables grâce à la mastication qui constitue la première étape de la digestion. Ainsi, la dent est un objet d'étude des plus pertinents pour s'intéresser aux mammifères actuels, passés, pour comprendre leurs modes de vies et l'héritage évolutif qu'ils ont légué à leurs descendants dont l'Homme fait partie.

Pour comprendre la diversité actuelle des dents mammaliennes qui nous sont contemporaines, il est indispensable de se plonger dans les grandes lignes évolutives pour comprendre les mécanismes biologiques ayant permis cette diversification vertigineuse.

I. Brève histoire évolutive des dents mammaliennes

L'histoire des dents commence bien avant l'arrivée sur Terre des mammifères primitifs, environ 500 millions d'années plus tôt. Nous ne nous intéresserons néanmoins ici qu'à quelques évolutions et innovations évolutives dentaires de ces derniers, pour éclairer les théories des mécanismes biologiques qui en sont à l'origine.

A. Homodontie et polyphyodontie comme origine

Primitivement, les tétrapodes ancêtres des mammifères actuels présentaient une denture homodonte, formée de dents coniques, toutes identiques, à l'arcade supérieure et inférieure. Les modalités de dentition étaient vraisemblablement de type polyphyodonte, avec un remplacement progressif des dents, échelonné sur l'ensemble de la vie de l'animal, incompatible avec une occlusion reproductible, avec les conséquences que cela engendre sur l'anatomie articulaire (Reisz 2006). En effet, la succession parfois rapide de différentes dentures ne peut garantir les caractéristiques de calage, de centrage et de guidage des dentures stables, phylogénétiquement plus proches des humaines. L'apparition d'une occlusion reproductible, déduite de l'observation de facettes d'usure dento-dentaire serait concomitante à l'enrichissement des régimes alimentaires à base de végétation fibreuse (plus généralement, de l'herbivorie), nécessitant ces caractéristiques masticatoires pour une meilleure efficacité digestive (Reisz 2006).

B. La théorie de la trituberculie

La théorie morphologique communément admise expliquant l'origine de la complexité morphologique des dents postérieures⁶ des mammifères est celle dite de la "trituberculie", énoncée pour la première fois par le Pr. Cope à la fin du XIX^{ème} siècle (Cope 1883). Elle part du postulat, se basant sur l'observation morphologique des fossiles, que la molaire mammalienne-type évolue depuis le phénotype conique simple haplodonte, vers un phénotype triconodonte à 3 cuspides principales apparues par additions successives, de part et d'autre de cette cuspide haplodonte primitive et alignées selon l'axe mésio-distal. Par la suite, la cuspide primitive migre progressivement en direction palatine pour les molaires supérieures et en direction vestibulaire pour les molaires inférieures. Cela forme alors 3 tubercules, disposés cette fois en triangle. C'est le type trituberculaire, tribosphénique, ou encore trigonodonte qui sert ensuite de base évolutive aux complexifications morphologiques des dents des différents groupes mammaliens (Voir **Fig. 4**).

⁶ On parle plus volontiers de dents jugales, chez l'animal.

Il est possible de visualiser cette évolution en feuilletant rapidement le folioscope qui commence au bas de cette page.

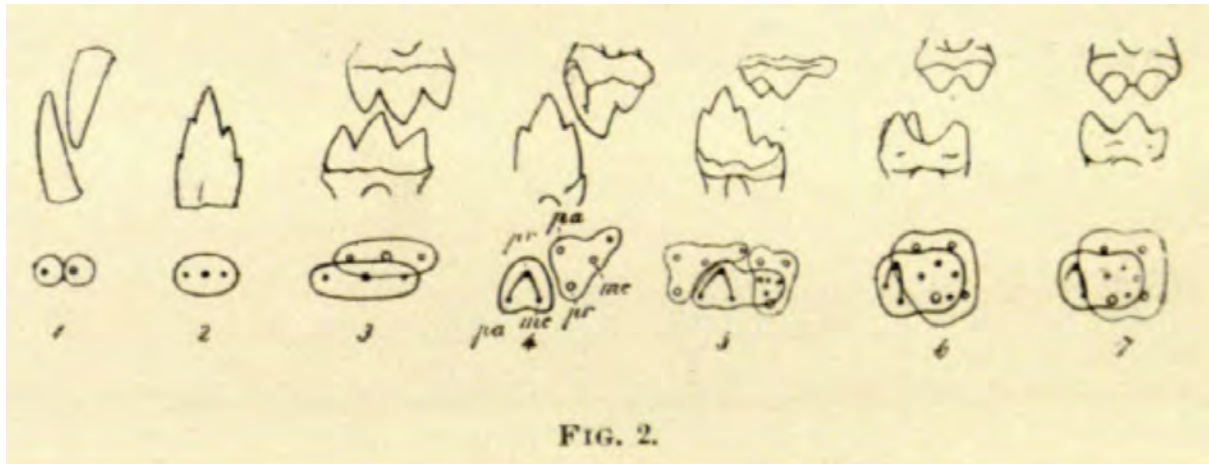


Fig. 4 : Séquence évolutive des molaires-types d'Osborn. Planche XXV, figure 2. (1) Haplodonte ; (3) Triconodonte ; (4) Trituberculaire... (Osborn 1888)

Cette théorie morphologique a rapidement rencontré beaucoup de succès auprès des paléontologues et a été par la suite reprise de nombreuses fois, en particulier par Osborn à l'aube du XXème siècle.

Elle souffre cependant de certaines faiblesses, en particulier embryologiques, génétiques et chronologiques, et d'un certain nombre de contre-exemples qu'elle ne permet pas toujours d'expliquer (Friant 1932). Elle aura supplanté la théorie de la concrescence qui partait alors du principe de la fusion progressive de dents haplodontes pour expliquer la plexodontie mammalienne. L'étude des différents fossiles selon cette théorie, est à l'origine d'enrichissements mutuels des connaissances avec la phylogénie comme le montre la **figure 5**.



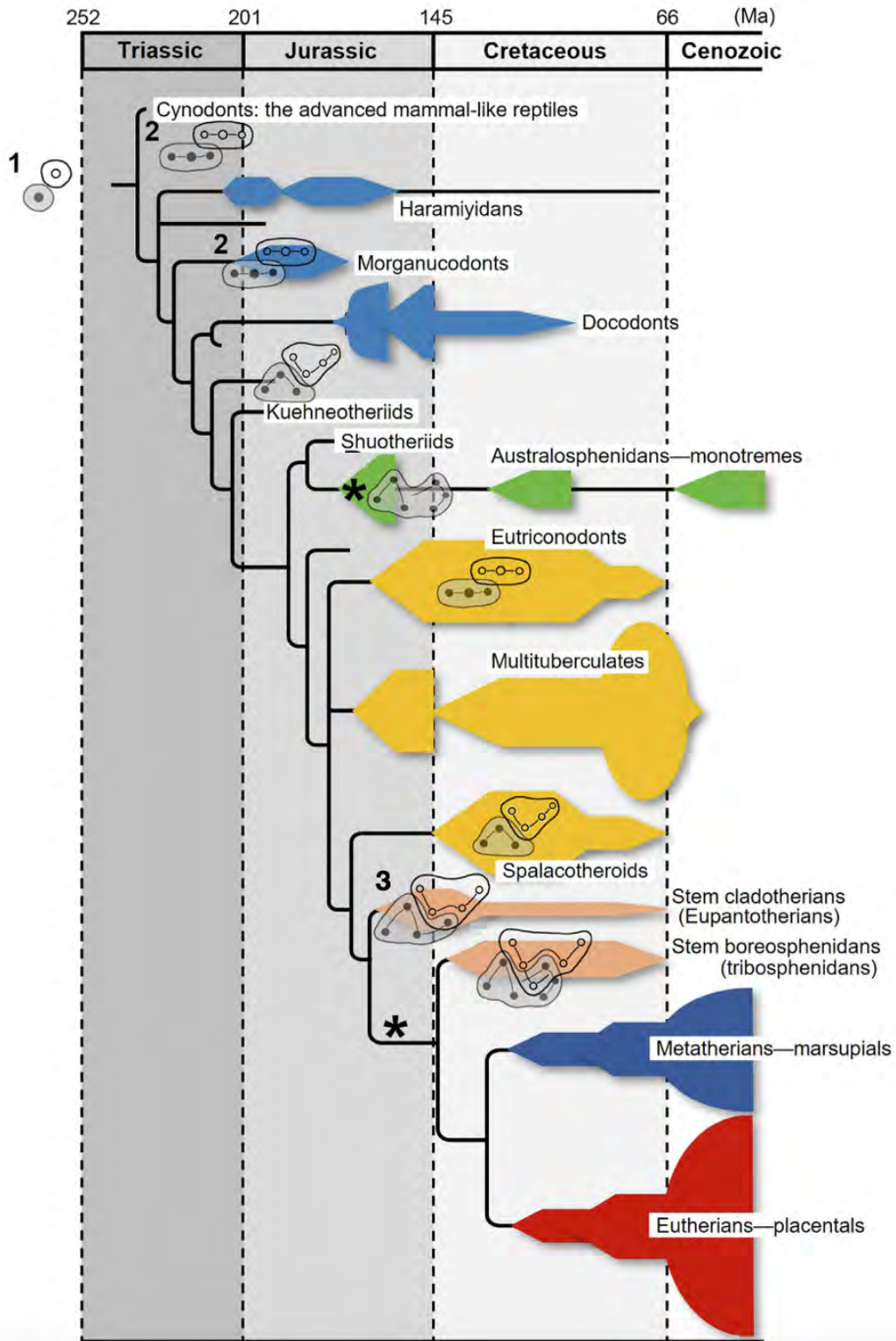


Fig. 5 : Chronologie et phylogénie des mammifères illustrant les transformations morphologiques des molaires mammaliennes. **1** représente la dent haplodonte primitive, **2** le phénotype triconodonte, **3** la forme pré-trituberculaire. * indique l'apparition de la dent trituberculaire. Il est intéressant de noter que celle-ci a pu évoluer indépendamment à plusieurs reprises, selon des chemins évolutifs différents, illustrant le principe de convergence évolutive. (D'après (Luo 2007), modifié par (Yamanaka 2022)).

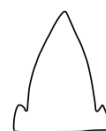


C. Hétérodontie et diphyodontie

Progressivement, à la faveur vraisemblable d'une diminution de la fréquence du remplacement des dents, le caractère polyphyodonte laisse place à la diphyodontie (Luo, Kielan-Jaworowska, et Cifelli 2004). Il y a diminution du nombre de dents et l'hétérodontie se met en place avec la caractérisation de morphologies spécifiques et régionalisées caractéristiques des mammifères : apparition des incisives, canines, prémolaires, molaires (Labonne 2014). La disparition de la polyphyodontie a des conséquences sur la nécessité de résistance des dents : celles-ci doivent rester en place et en fonction toute la durée de vie de l'individu sans possibilité de renouvellement. Les conséquences d'une fracture de dent définitive peuvent mener l'individu à une baisse de sa compétitivité, une famine voire sa mort. Ainsi, le ralentissement du renouvellement des dentures et le passage progressif à la diphyodontie et à la monophyodontie chez certaines espèces, s'accompagne d'innovations visant à renforcer la structure et la résistance des dents (microstructure amélaire, organisation des différents tissus dentaires en charpente de résistance, modalités de croissance...) afin d'en assurer la pérennité durant la totalité de la vie des individus (Popowics, Rensberger, et Herring 2001).

D. Innovations et diversifications morphologiques

L'augmentation de la résistance à l'abrasion des dents est une tendance convergente chez de nombreux groupes de mammifères, qui répond également à l'adaptation à l'herbivorie, plus ou moins complète. Cette augmentation de résistance s'effectue par de nombreuses modifications morphologiques, histologiques, et physiologiques comme l'acquisition d'une quatrième cuspide, la complexification des surfaces occlusales, l'augmentation de l'épaisseur amélaire, et, par exemple, l'hypsodontie via la croissance prolongée des dents de certains groupes de mammifères par des mécanismes de compensation de l'usure occlusale (Janis et Fortelius 1988).



La figure 6, d'après l'ouvrage de Hartenberger, propose d'illustrer les différents chemins évolutifs des dentures mammaliennes, depuis la dent trituberculaire ancestrale, jusqu'aux espèces actuelles. Sont mises en évidence sur le schéma les espèces traitées dans la suite de cette étude.

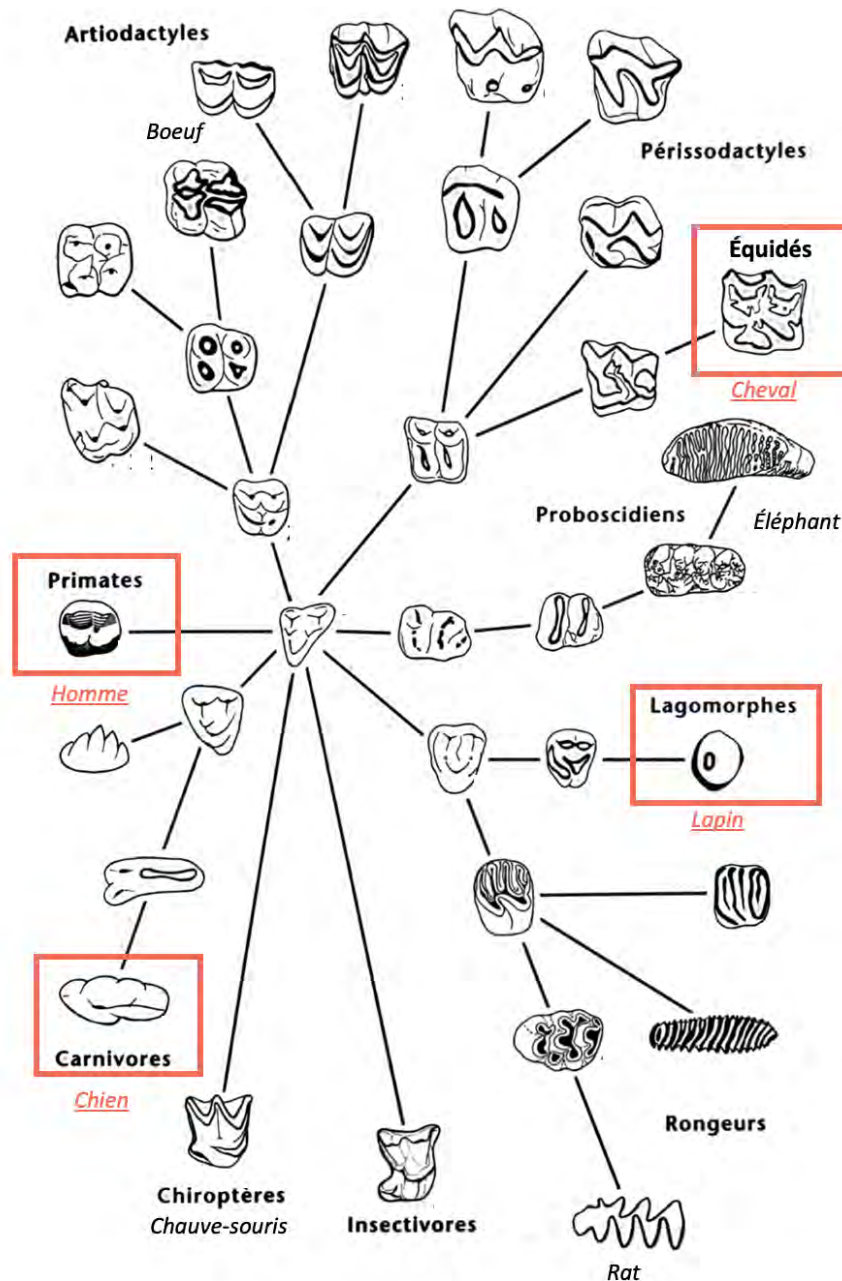


Fig. 6 : Évolution de la diversité morphologique des molaires des principaux ordres des mammifères placentaires. Au centre est présenté le modèle de la dent trituberculaire, à l'origine des dents mammaliennes actuelles, selon la théorie d'Osborn. Sont encadrées et soulignées les espèces dont les phénotypes dentaires sont étudiés dans le chapitre 3. En italique, quelques exemples. Modifié, d'après Hartenberger 2001.



II. Dents et mammifères, leurs évolutions au service de l'efficacité énergétique

A. Endothermie et succès évolutifs des mammifères

L'endothermie-homéothermie des mammifères est leur capacité métabolique à générer et maintenir une température interne constante. Cette capacité présente de nombreux bénéfices, notamment celui de permettre la colonisation d'environnements aux conditions variées, thermiquement inconstantes et défavorables, ainsi que d'étendre les périodes d'activité (nocturne par exemple) en étant moins dépendant des apports exogènes de chaleur (Mcnab 2019). Elle est cependant accompagnée de coûts importants, énergétiques en particulier, la source thermique étant issue du métabolisme. Pour y répondre, ces êtres vivants ont dû augmenter leurs apports caloriques, notamment en améliorant leur efficacité alimentaire.

L'amélioration et la spécialisation de l'efficacité masticatoire permet une meilleure fragmentation des aliments, améliorant leur digestibilité et leur exposition aux enzymes digestives qui sont plus stables en conditions thermiques régulées. Ces gains d'efficacité digestive et donc énergétique facilitent en outre le développement et le fonctionnement d'organes métaboliquement coûteux mais à "haute valeur ajoutée", comme le cerveau (Hillenius et Ruben 2004).

Ainsi, les adaptations polymorphes des dentures mammaliennes sont considérées comme un facteur déterminant dans le succès évolutif des mammifères dans leur course à la colonisation de milieux variés, dont certains très défavorables aux ectothermes. Les relations entre mastication, métabolisme et endothermie et donc développement et évolution sont donc directes (Ungar 2010).

B. Écologie dentaire

L'écologie est l'interaction entre les individus et leur environnement. La denture constitue une interface majeure entre ces deux éléments, notamment grâce à son rôle dans l'alimentation, la défense et la communication. Les mammifères ont su s'adapter à des environnements aux caractéristiques variées. Nous avons vu que



ces adaptations ont nécessité des modifications évolutives morphologiques et fonctionnelles d'un point de vue bucco-dentaire au service d'un gain d'efficacité énergétique. Or, celle-ci est influencée par la disponibilité alimentaire du milieu dans lequel évolue l'individu (Constantino et Wright 2009). Il paraît alors évident que l'adaptation morphologique des dentures mammaliennes est liée à l'évolution des régimes alimentaires, elle-même dépendante des changements du milieu dans lequel les individus évoluent (Cuozzo, Ungar, et Sauter 2012). Il a été montré que des modifications climatiques importantes, induisant des modifications qualitatives et quantitatives des ressources alimentaires disponibles sont responsables d'adaptations brusques des espèces qui y sont confrontées (Schluter 2000 et El Zaatari et al. 2016).

C. Biologie évolutive du développement, les apports de l'approche "Evo-devo" dans la compréhension de la morphogenèse dentaire

L'étude du développement et de l'évolution, aujourd'hui enrichie de l'essor des connaissances en génétique et morphogénétique, constitue la biologie évolutive du développement (souvent surnommée "Evo-Devo"). Cette discipline plus récente réunit les champs autrefois plus hermétiques de l'Évolution, de la génétique, de la biologie du développement et de la morphologie, en permettant une compréhension plus globale des mécanismes responsables des variations morphologiques des structures anatomiques (Breuker, Debat, et Klingenberg 2006), dont la dent. Elle établit également des parallèles intéressants entre développement embryonnaire et Évolution (Hall 2012).

Cette discipline a notamment permis de clarifier les mécanismes biologiques, génétiques et développementaux responsables de la morphogenèse dentaire aux caractères plexodontes et hétérodontes, en lien avec l'apparition régionalisée des surfaces occlusales plus ou moins cuspidées.

Ainsi, comme le montre la **figure 7**, l'hétérodontie et la régionalisation des différents morphotypes dentaires mammaliens sont permises et contrôlées par l'expression région-spécifique de molécules de signalisation activatrices ou inhibitrices issues de l'épithélium adamantin, et du rôle central des noeuds d'émail secondaires agissant



comme des centres de signalisation. Des interactions épithélio-mésenchymateuses induisent une modulation de l'expression des différents facteurs de transcription à l'œuvre selon la région concernée et sont responsables de la cuspidation différentielle de ces dents (D W Stock 2001, David W. Stock, Weiss, et Zhao 1997 et Yamanaka 2022).

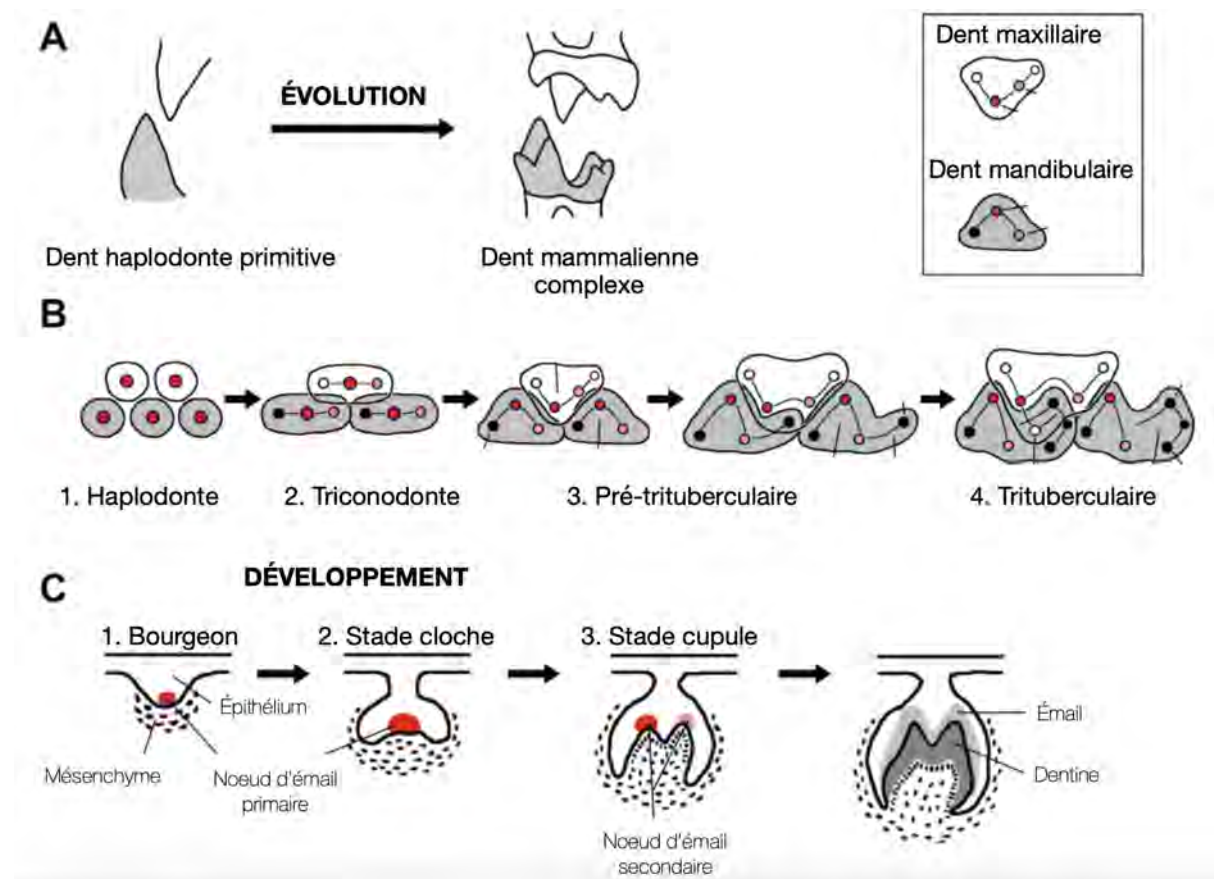


Fig. 7 : Mise en parallèle de l'Évolution (A et B) et du développement (C) des dents mammaliennes pluricuspidées. Le rôle des nœuds d'émail primaire et secondaires sont illustrés, dans le phénomène de différenciation et de régionalisation des dents des mammifères. Modifié, d'après Yamanaka 2022.

L'étude expérimentale de gènes Knock Out chez la souris, ou encore la recherche d'anomalies génétiques lors de pathologies dentaires humaines (agénésies syndromiques, dents surnuméraires...) a permis d'en apprendre davantage sur le rôle des gènes du développement (D W Stock 2001) et sur la grande modularité de leur expression au cours de l'odontogenèse (Lan, Jia, et Jiang 2014).

Les progrès dans la compréhension des mécanismes morphogénétiques ont permis de montrer qu'il n'y a pas de lien direct entre un gène et une cuspidé et de clarifier le



rôle des nœuds d'émail dans la médiation de l'expression génique du développement morphologique dentaire (Salazar-Ciudad et Jernvall 2002). Cela a tendance à questionner les approches d'Osborn et Cope, qui voient les cuspides distinctes comme des entités séparées exprimant directement l'évolution des mammifères (Polly 2005).

Cependant, de nombreuses études doivent encore être menées pour améliorer la compréhension de ces phénomènes et l'implication précise des gènes et des facteurs de transcription modulateurs de l'expression génique dans la modularité des dentures mammaliennes et de leurs évolutions (D W Stock 2001).



**CHAPITRE 3 : COMPARAISONS ANATOMIQUES ET
MORPHO-FONCTIONNELLES DE CERTAINS MAMMIFÈRES
TERRESTRES ACTUELS**



CHAPITRE 3 : COMPARAISONS ANATOMIQUES ET MORPHO-FONCTIONNELLES DE CERTAINS MAMMIFÈRES TERRESTRES ACTUELS

I. Généralités et traits communs

A. Avant-propos

Nous abordons ici une description synthétique et comparative de l'anatomie des arcades et des dents, parallèlement aux modes de vie, en particulier alimentaires de certains mammifères terrestres actuels. L'objectif est de constater la diversité morphologique, exprimant les adaptations mises en œuvre au cours de l'Évolution chez des mammifères (dont l'Homme) qui partagent notre environnement contemporain et que nous connaissons tous.

B. La domestication

Le choix a été fait de traiter d'exemples d'espèces animales domestiques actuelles. Celles-ci, proches de l'Homme, ont été soumises à des millénaires d'influences et de sélections. En effet, les traces des premiers comportements de domestication par l'Homme remontent à environ 15 000 ans, sur des canidés, proches du loup, qui aboutiront aux chiens domestiques actuels (Ollivier 2017).

En quelques milliers d'années, l'Homme a pu, par la pression de sélection (qui peut être qualifiée "d'artificielle") qu'il a exercée sur ces animaux, considérablement modifier leurs phénotypes. Le polymorphisme de *Canis lupus familiaris*, le chien domestique est un excellent exemple de cette course à la sélection. Néanmoins, bien que l'Homme ait pu sélectionner des individus sur des caractéristiques morphologiques précises (jusqu'à tendre parfois vers des hypertypes défavorables, comme la brachycéphalie), la morphologie dentaire des chiens est toutefois relativement conservée entre les différentes races (Ollivier 2017).

Equus caballus, le cheval, est le dernier des grands mammifères à avoir été domestiqué il y a 4200 ans, bien après la vache, le mouton et la chèvre (il y a plus de 10 000 ans) (Orlando 2023).

Enfin, *Oryctolagus cuniculus*, le lapin commun, a connu une domestication beaucoup plus tardive. S'il était chassé et sa viande consommée depuis plusieurs



millénaires, sa domestication remonte à peine au Moyen Âge (Lebas, F., et Gidenne 2010).

L'Homme exerce donc, à travers la domestication, des pressions de sélection directes particulièrement importantes et dirigées dans le but d'améliorer la productivité ou le service apporté par ces animaux.

Cependant, les principes adaptatifs qui nous intéressent restent les mêmes, que cette pression de sélection soit contrôlée par l'Homme (directement ou non) ou naturelle (Gautier 1983).

C. Généralités sur l'anatomie dentaire des mammifères terrestres

Les dentures des mammifères sont variées, mais présentent un certain nombre de points communs pour l'immense majorité d'entre eux. La plupart des mammifères sont porteurs d'une denture plexodonte, hétérodonte et diphyodonte⁷.

Cependant, certaines exceptions existent, pour chacun de ces caractères :

- Les Xénarthres (super-ordre de mammifères comprenant les fourmiliers, paresseux et tatous) sont dépourvus de dents (parfois quelques molaires peu développées),
 - Les dauphins sont pourvus d'une denture homodonte plus adaptée à la préhension de leurs proies aquatiques,
 - Les éléphants sont considérés comme monophyodontes et disposent d'un renouvellement antéro-postérieur de leur unique molaire par hémi-arcade.
-
- Les incisives délimitent les arcades antérieurement. Généralement au nombre de 3 par hémi-arcade, elles assurent des rôles de préhension, d'arrachage et de découpe par le profil généralement acéré de leur bord libre. Chez les animaux, les incisives portent un nom différent selon leur localisation : de mésial à distal on parle de "pince", "mitoyenne" et "coin".

 - Les canines, sont principalement retrouvées chez les animaux adoptant un régime alimentaire à forte composante animalivore. On n'en compte qu'une

⁷ Voir lexique Chapitre 1.V.C.



par héli-arcade. Elles présentent un fort dimorphisme sexuel chez les espèces où sa présence est inconstante. Leur rôle de défense et d'intimidation s'associe au rôle alimentaire de dilacération des chairs chez les animalivores. Chez les espèces qui n'en possèdent pas, on retrouve généralement un diastème parfois important appelé "barre".

- Les prémolaires sont les dents les plus antérieures à présenter une réelle face occlusale, traduisant leur rôle de pré-écrasement des aliments, avant d'atteindre plus postérieurement les molaires. On en compte entre 1 et 4 par héli-arcade selon les genres et les espèces.
- Les molaires (du latin "*mola*" signifiant "meule") assurent la fin du conditionnement des aliments, en les rendant compatibles avec la déglutition. Leur présence est constante chez les mammifères terrestres, quels que soient les régimes alimentaires qu'ils adoptent, traduisant la nécessité de la réduction de la taille des particules du bol alimentaire pour en augmenter la digestibilité et donc l'extraction énergétique digestive.

D. Régimes alimentaires et classifications

De nombreuses classifications des régimes alimentaires des mammifères ont été développées et souffrent d'une absence totale de standardisation (Pineda-Munoz et Alroy 2014). La plus vulgarisée regroupe les animaux en trois grands groupes :

- Les carnivores, se nourrissant exclusivement d'autres animaux
- Les herbivores, se nourrissant exclusivement de végétaux
- Les omnivores se nourrissant tant de végétaux que d'animaux

Cette classification simpliste occulte la grande variabilité des alimentations dites omnivores et nie la grande spécificité de nombreux autres régimes alimentaires. Eisenberg propose une approche qualitative avec une classification basée sur seize catégories qualitatives pour les mammifères (Eisenberg 1981). Dérivée de cette première, Miljutin propose une nouvelle classification en 3 groupes : les



Animalivores, les Frugivores et les Herbivores. (Miljutin 2009). Leurs correspondances sont détaillées dans le tableau 1.

Classification de Miljutin	Classification d'Eisenberg
Animalivores	Piscivores - « Calamarivores » - Carnivores - Crustacivores - « Clamivore » - Myrmécophages - Insectivores - Planctonivores - Hématophages
Frugivores	Frugivores/Omnivores - Frugivores/Granivores - Frugivores/Herbivores - Nectarivores, Gommivores
Herbivores	Herbivores/Brouteurs - Herbivores/Paisseurs

Tab. 1 : Comparaison des classifications des régimes alimentaires d'Eisenberg et de Miljutin (Traduit, d'après Eisenberg 1981 et Miljutin 2009).

Enfin, d'autres auteurs développent des approches alternatives quantitatives via des analyses statistiques multivariées permettant de mieux standardiser et de décrire plus fidèlement ces régimes (Pineda-Munoz et Alroy 2014). Cependant, les auteurs se rejoignent sur la nécessité d'abandonner le qualificatif d'omnivorie, rassemblant de trop grandes variétés de régimes pour ne constituer qu'une seule catégorie.

La classification de Miljutin enrichie des précisions d'Eisenberg semble établir un consensus parmi les classifications qualitatives et sera donc adoptée dans la suite de ces écrits.

E. Dynamiques mandibulaires et champs fonctionnels

Le Gall associe trois typologies de champs fonctionnels mandibulaires à trois stratégies alimentaires (Le Gall et Lauret 2011) :

- Les carnivores avec un champ fonctionnel vertical, marqué par la composante essentiellement verticale des mouvements mandibulaires,
- Les herbivores ont un champ fonctionnel horizontal avec une composante de mouvements essentiellement latérale et une ouverture buccale peu importante,
- Les rongeurs, avec un champ fonctionnel sagittal et des mouvements essentiellement antéro-postérieurs.

Dans la partie suivante, nous tenterons de relier anatomie, organisation des arcades, caractéristiques fonctionnelles et stratégies alimentaires. Nous dressons une description de l'anatomie dentaire et de certaines caractéristiques du système



manducateur de plusieurs espèces mammifères domestiques actuelles, mises en perspective dans un second temps avec ces mêmes caractéristiques dans l'espèce humaine.



II. Étude d'un carnivore domestique : le chien (*Canis lupus familiaris*)

Le chien est un mammifère de l'ordre des carnivores, appartenant à la famille des canidés. C'est une sous-espèce domestique de *Canis lupus*, le loup gris, avec lequel il est interfécond.

La Fédération Cynologique Internationale décrit 335 races de chiens aux caractéristiques morphologiques générales très variables du fait de millénaires de sélections humaines basées sur certains caractères morphologiques d'intérêt.

Celles-ci peuvent être classifiées en quatre morphotypes principaux :

- Les lupoïdes, morphologiquement proches de *Canis lupus*, avec une tête de forme pyramidale,
- Les molossoïdes, dont la tête est large, ronde, au splanchnocrâne peu volumineux,
- Les braccoïdes, au splanchnocrâne carré et allongé,
- Les graïoïdes, à la tête allongée de type dolichocéphale.

A. Mode de vie et alimentation

La sous-espèce *Canis lupus familiaris* est carnivore à tendance omnivore opportuniste. Le chien domestique est en effet capable de digérer l'amidon et certaines fibres d'origine végétale. Néanmoins, l'anatomie de son système digestif le rapproche davantage des carnivores stricts que des omnivores tels que l'Homme ou le porc (Blanchard et Paragon 2008).

B. Le système manducateur du chien

1. Généralités

Le chien possède une denture hétérodonte, plexodonte et diphyodonte.

Ses dents sont de type brachyodontes et sécodonte, à croissance limitée. Un diastème est toujours présent, en avant de la canine supérieure et en arrière de la canine inférieure, pour loger l'antagoniste en occlusion (Barone 2010). Le dimorphisme sexuel de la denture est peu marqué.



2. Arcades et types dentaires

Les représentants de *Canis lupus* et *Canis lupus familiaris* disposent d'une denture définitive comportant 42 dents ainsi réparties :

Molaires	Prémolaires	Canines	Incisives	Incisives	Canines	Prémolaires	Molaires
Maxillaire							
2	4	1	3	3	1	4	2
Mandibule							
3	4	1	3	3	1	4	3

Tab. 2 : Formule dentaire de *Canis lupus familiaris*

A noter que certaines races canines peuvent présenter une oligodontie, en particulier par l'agénésie fréquente (et décorrélée du profil céphalique des races) de la première prémolaire inférieure et de la dernière molaire (Poplin 1976).

- Les incisives sont légèrement protrusives. Leur taille est croissante de mésial en distal et la troisième incisive a parfois un aspect caniniforme. Leur couronne est constituée d'une haute cuspide centrale entourée de chaque côté d'un lobe accessoire, le mésial étant beaucoup moins prononcé que le distal (Fig. 8). Les incisives inférieures entrent en occlusion avec les cingula des faces linguales des incisives supérieures. De mésial à distal elles portent les noms de "Pince", "Mitoyenne" et "Coin".

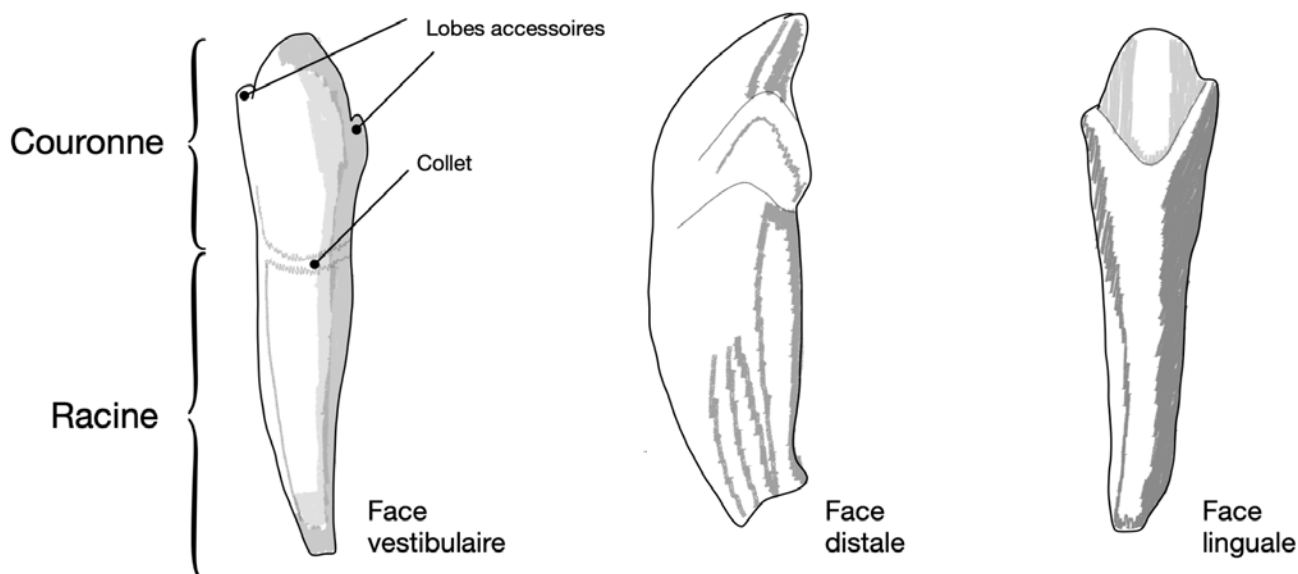


Fig. 8 : Vues schématiques d'une seconde incisive (mitoyenne) inférieure gauche définitive de chien. Schémas : Clément Rabaly, inspiré de Barone 2010.



- Les canines (ou crocs), allongées, de forme plus conoïde, sont dépourvues de lobes accessoires (Fig. 9). Leur extrémité est légèrement aplanie, et leur couronne légèrement incurvée en endo-buccal. En occlusion, la canine mandibulaire se loge dans le diastème situé en mésial de la canine maxillaire. Cette dernière se loge dans le diastème situé en distal de la canine mandibulaire.

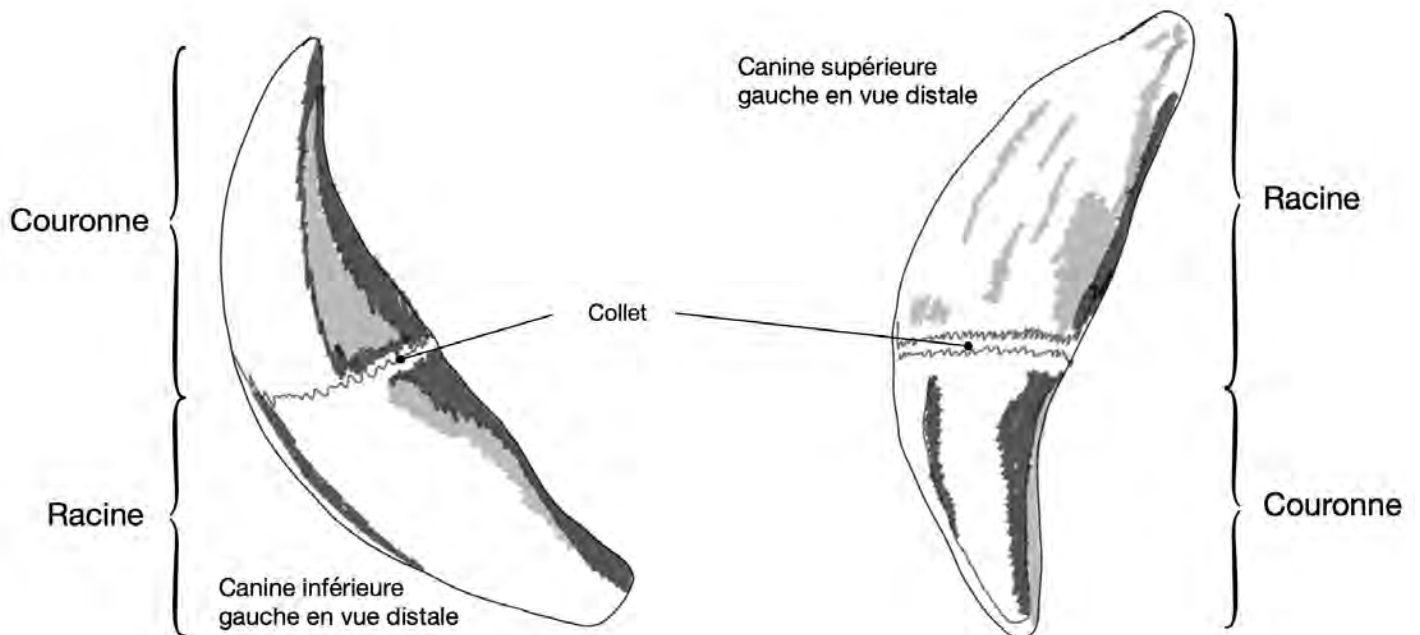


Fig. 9 : Vues schématiques distales d'une canine définitive inférieure et d'une canine définitive supérieure de chien. Schéma : Clément Rabaly, inspiré de Barone 2010.

- Les prémolaires :

À la mandibule, les 4 prémolaires ont des formes similaires, exceptée la première, parfois conoïde et souvent perdue tôt dans la vie de l'animal. Leur taille est croissante de mésial en distal. Elles disposent d'une cuspide principale et d'une cuspide accessoire en distal qui sont alignées dans le sens mésio-distal.

Au maxillaire, la première prémolaire est également de forme conoïde. La seconde et la troisième ont une forme comparable aux prémolaires mandibulaires. Enfin, la quatrième est la dent carnassière supérieure, constituée d'une cuspide vestibulaire et d'une cuspide mésio-linguale, préfigurant l'allure des molaires.



Dents définitives postérieures maxillaires du chien

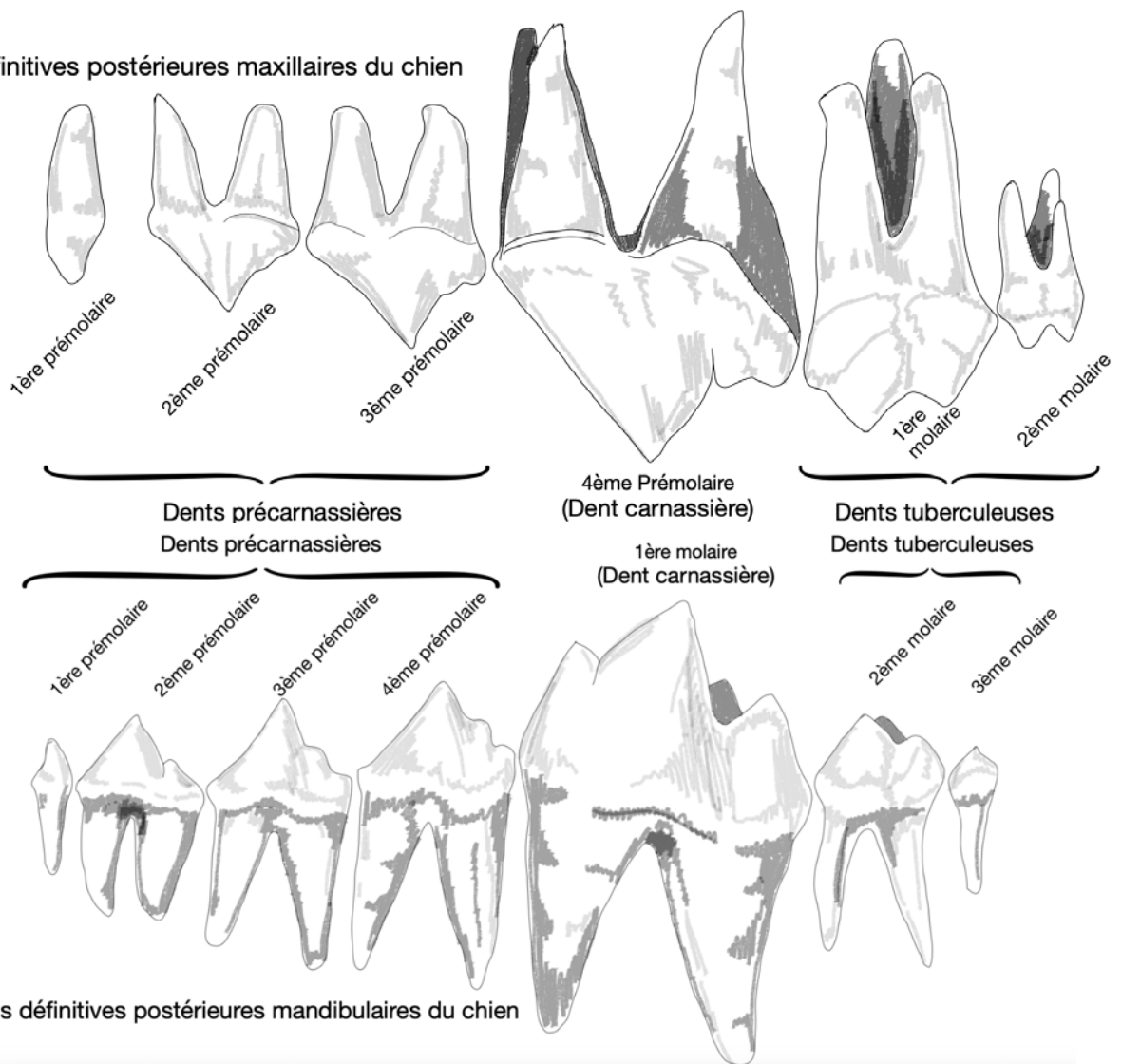


Fig. 10 : Vues schématiques des secteurs prémolo-molaires des arcades supérieures et inférieures du chien adulte. Schémas : Clément Rabaly, inspiré de Barone 2010.

- Les molaires :

À la mandibule, la première molaire est la carnassière inférieure. Elle est constituée de deux cuspides principales et d'une surface postérieure appelée talonide qui entre en occlusion avec la partie mésio-palatine de la première molaire supérieure. La seconde molaire est de taille inférieure, tricuspidée. La troisième molaire est une petite dent conoïde.

Au maxillaire, la première molaire est large, de forme triangulaire avec deux cuspides vestibulaires et une surface occlusale palatine. La seconde et dernière molaire a une forme semblable à la première, mais est d'une taille inférieure. Les dernières molaires sont nommées "dents tuberculeuses" de par leur forme.



3. Articulation temporo-mandibulaire et mastication

Le chien, et les carnivores en général, ont un appareil manducateur spécialisé dans les mouvements verticaux. Le condyle mandibulaire est étroit et allongé, presque cylindrique, légèrement rétréci et incliné en médial. Le condyle mandibulaire est emboîté dans une fosse articulaire temporale très engainante, profonde et limitée par deux reliefs latéraux. Le disque articulaire est fin, sans ligament postérieur. Cette morphologie articulaire est directement corrélée au fort verrouillage canin et à la composante quasi exclusivement verticale des mouvements masticatoires (voir la vidéo via le QR-code de la Fig. 11) adaptés à la consommation de chairs et de cartilages animaux (Barone 1980).



Fig. 11 : Photographies de **A**. Crâne sec d'un chien en vue de profil. **B**. Mandibule de chien et ses condyles en vue supérieure. **C**. Mandibule de chien en vue latérale gauche. Photographies : Clément Rabaly. Collection du Musée d'Anatomie de l'Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse (ENVT). Le QR-code permet de visualiser une vidéo de la mastication du chien, illustrant la composante principalement verticale de ses mouvements.



4. Adéquation entre la morphologie dentaire et le régime alimentaire

La denture canine, de type sécodonte, comme la majorité des carnivores, présente une adaptation et une spécialisation régionalisée des dents qui la composent.

Deux types de dents jouent un rôle-clé dans la fonction masticatoire du chien :

- Les canines, qui sont rendues particulièrement efficaces par la réduction de taille des dents qui l'entourent, et qui ont pour rôle de tuer, saisir et dilacérer les proies. Elles remplissent aussi un important rôle d'intimidation.
- Les carnassières (première molaire mandibulaire et quatrième prémolaire supérieure) cumulent le rôle de presses et de broyage. Elles sont affûtées et tranchantes, permettant tant le broyage des aliments durs que la réduction des fragments de chair volumineux. Elles sont aidées dans une moindre mesure par les autres dents postérieures dites "tuberculeuses" qui se rapprochent d'un type bunodonte et qui généralement n'entrent pas en contact occlusal.

Bien que la morphologie des dents puisse subir des variations selon les races de chiens, ce schéma fonctionnel est quant à lui constant.

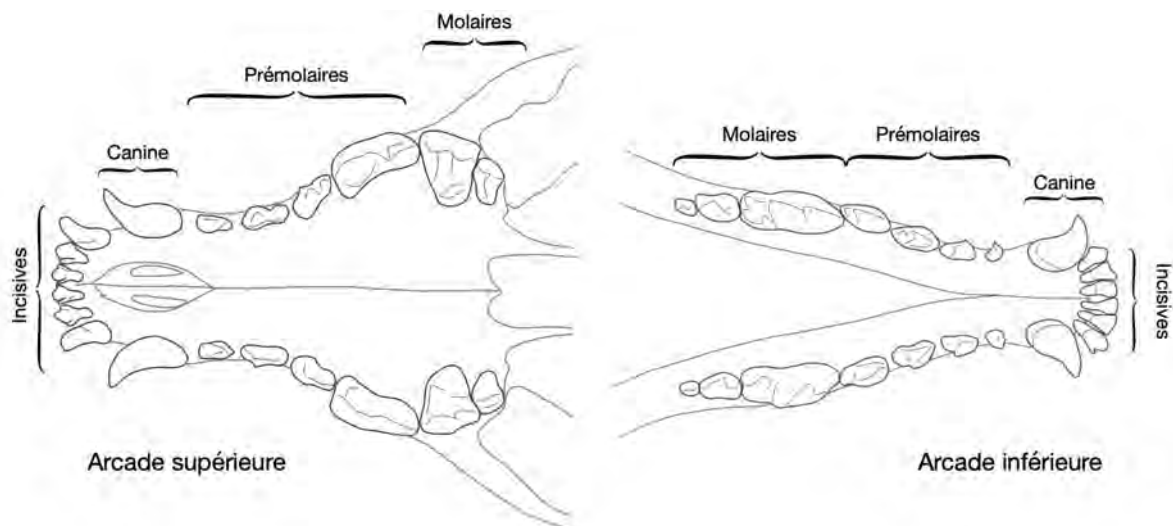


Fig. 12 : Vues schématiques des arcades supérieure et inférieure du chien. Schémas : Clément Rabaly, inspiré de Barone 2010.



III. Étude d'un lagomorphe herbivore : le lapin (*Oryctolagus cuniculus*)

Contrairement à une idée répandue, le lapin n'est pas un rongeur (anciennement appelés "Simplicidentés"), mais un lagomorphe (anciennement "Duplicidentés"). Il s'en distingue notamment par la présence d'une incisive maxillaire supplémentaire par héli-arcade : la petite incisive supérieure, qui est située postérieurement à la grande incisive principale.

A. Mode de vie et alimentation

Le lapin est un herbivore strict, se nourrissant essentiellement d'herbes et de divers végétaux à la saison où les ressources fourragères diminuent.

B. Le système manducateur du lapin

Le lapin est également un exemple intéressant de denture spécialisée.

1. Généralités

Hétérodonte et diphyodonte, le lapin présente une denture hypsodonte caractérisée par la croissance continue de ses dents, causant de fréquentes et précoces malocclusions lorsque l'usure ne la compense pas.

Il dispose de 28 dents, caractérisées par l'absence de canines et l'atrophie foetale du germe des incisives centrales. On note un très long diastème entre les incisives et les prémolaires, égal à près du tiers de la longueur totale de la tête de l'animal.

2. Arcades et types dentaires

Molaires	Prémolaires	Canines	Incisives	Incisives	Canines	Prémolaires	Molaires
Maxillaire							
3	3	0	2	2	0	3	3
Mandibule							
3	2	0	1	1	0	2	3

Tab. 3 : Formule dentaire d'*Oryctolagus cuniculus*.



- Les incisives :

- Au maxillaire, les incisives sont au nombre de quatre : on compte deux grandes incisives arquées, convergentes et longues, parcourues d'une cannelure longitudinale sur leur face vestibulaire. La face palatine est concave dans sa longueur. L'épaisseur de l'émail est moindre sur la face palatine que sur la face vestibulaire, permettant à l'usure attritionnelle d'aménager un biseau lingual poursuivi par un bord vestibulaire tranchant. Leur croissance continue a une vitesse supérieure à 12,7 cm par an et est normalement compensée par l'usure (Shadle 1936). On retrouve également deux incisives dites "petites incisives" juste en arrière des grandes. Elles sont fines et grêles, quasiment rectilignes.
- À la mandibule, les incisives sont au nombre de deux. Elles sont plus épaisses que les grandes supérieures et moins incurvées. Elles ne présentent pas de cannelure vestibulaire mais un simple sillon longitudinal lingual. Le biseau lingual est encore plus marqué et tranchant qu'au maxillaire. Leur vitesse de pousse est estimée entre 12,5 et 20,3 cm par an (Shadle 1936, Barone 2010).

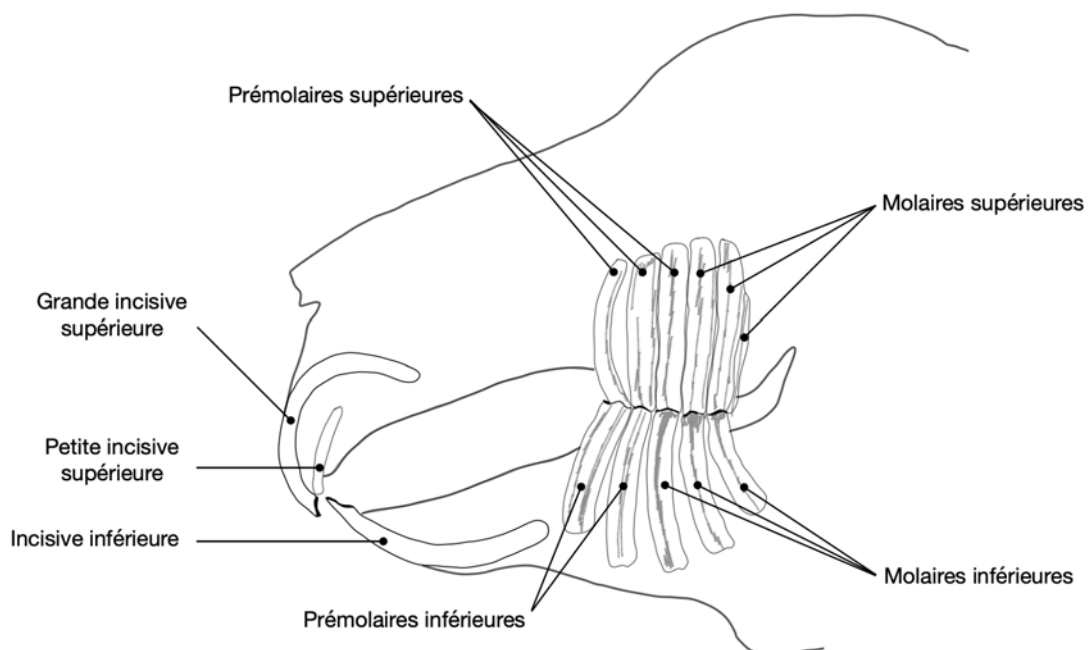


Fig. 13 : Vue latérale en coupe sagittale paramédiane d'une tête de lapin.

Schémas : Clément Rabaly, inspiré de Barone 2010.



- Les prémolaires :

- Au maxillaire, il y a absence de première prémolaire. La seconde est grêle, quasi cylindrique et incurvée en distal. Les troisièmes et quatrièmes prémolaires sont plus volumineuses et semblables aux molaires.
- A la mandibule, il n'y a que deux prémolaires par héli-arcade. Elles sont larges et semblables aux molaires.

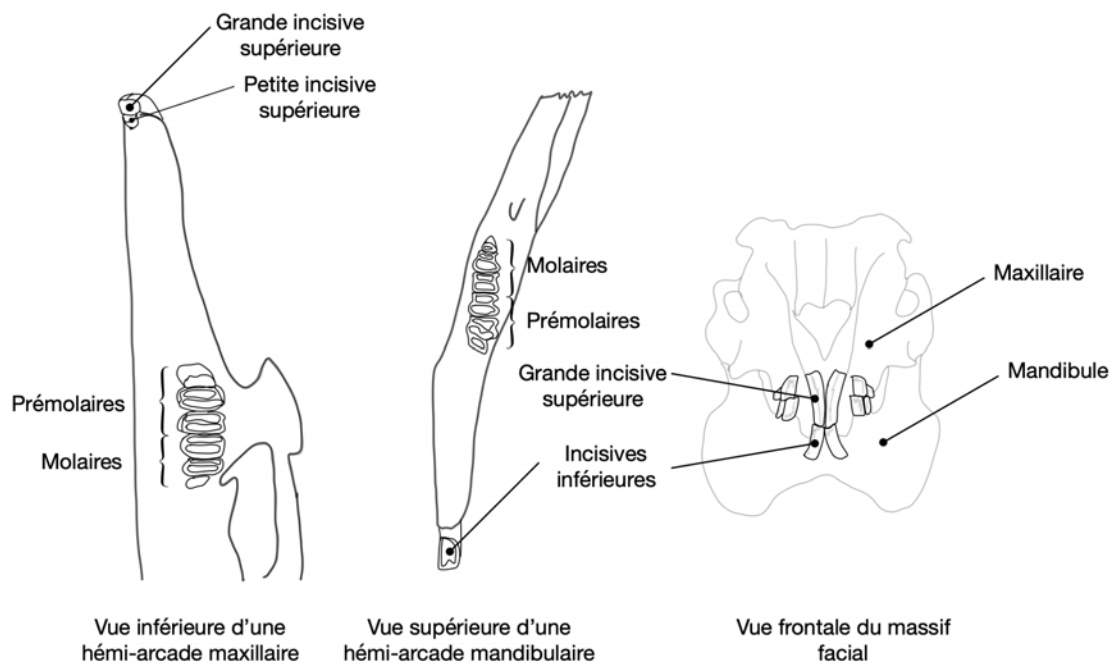


Fig. 14 : Vues schématisques des héli-arcades et du crâne d'un lapin.
Schémas : Clément Rabaly, inspiré de Barone 2010.

- Les molaires :

- Au maxillaire, la première et la seconde molaires sont massives, de section rectangulaire, aplaties dans le sens méso-distal. Elles prennent la forme de deux lobes accolés mésial et distal, ceinturés d'émail. On peut retrouver du cément au creux des sillons formés par ces lobes. Ces replis d'émail, plus saillants, assurent le rôle de meules des dents postérieures. La dernière molaire est particulièrement grêle et fine, quasiment comparable aux petites incisives maxillaires.



- À la mandibule, les deux premières molaires sont plus volumineuses dans le sens méso-distal qu'au maxillaire. Leur sillon vestibulaire longitudinal est plus profond. La dernière molaire est également particulièrement grêle et fine, parfois inexistante.

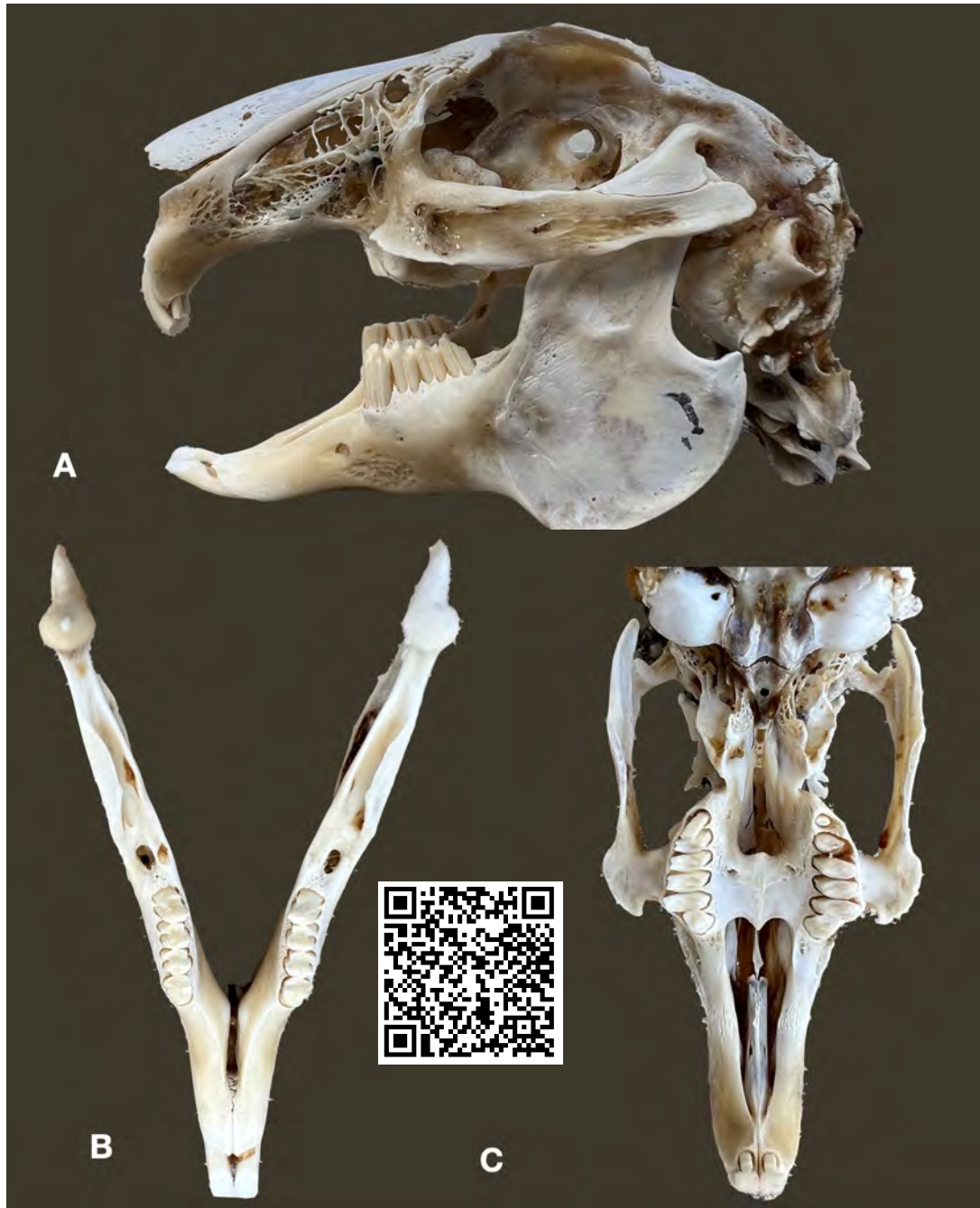


Fig. 15 : Photographies de **A.** Crâne sec d'un lapin en vue de profil gauche. **B.** Mandibule de lapin et ses condyles, en vue supérieure. **C.** Massif facial supérieur en vue inférieure. Le QR-code permet de visualiser une vidéo de la mastication du lapin, illustrant la composante principalement latérale et antéro-postérieure de ses mouvements.

Photographies : Clément Rabaly, collection personnelle.



3. Articulation temporo-mandibulaire et mastication

Le condyle mandibulaire est convexe dans toutes les directions, de forme quasi sphérique. Il s'articule avec une cavité glénoïde et un tubercule articulaire temporal concave transversalement, et sans processus rétro-articulaire qui puisse limiter les mouvements de rétropulsion. Cette articulation autorise une composante de mouvements principalement transversaux et antéro-postérieurs (voir la vidéo via le QR-code de la fig. 15), exploitant la disposition des molaires au broyage d'aliments très fibreux. Le lapin est un animal quasi-anisognathe : le diamètre transversal de son arcade mandibulaire est inférieur à celui de l'arcade maxillaire. La grande amplitude des mouvements transversaux de broyage est également nécessaire pour permettre aux tables occlusales de s'affronter efficacement. En outre, ces frictions interdentaires importantes contribuent à l'usure des dents qui doit être régulière pour compenser le rythme de croissance continue et soutenue toute la vie de l'individu. Souvent, cette usure n'est pas suffisante, causant des malocclusions sévères à l'origine d'abcès et d'une incapacité à s'alimenter pouvant mettre la vie de l'animal en jeu.

4. Adéquation entre la morphologie dentaire et le régime alimentaire

L'alimentation du lapin est constituée d'une grande proportion d'aliments fibreux, ligneux et abrasifs. Les incisives, longues et tranchantes, remplissent leur rôle de préhension et de découpe des aliments, qui se font moins tendres et plus abrasifs que l'herbe en période hivernale. La langue très tonique amène les aliments aux dents postérieures qui présentent des faces occlusales remarquablement adaptées au broyage et à la réduction de son bol alimentaire. Sa denture hypsodonte à croissance continue nécessite une usure uniforme et régulière et est complétée par de nombreux mouvements de forte amplitude, parfois à vide, tel un bruxisme alors physiologique.



IV. Étude d'un ongulé herbivore : le cheval (*Equus caballus*)

Le cheval est un ongulé à sabot unique de la famille des *equidae*.

A. Mode de vie et alimentation

Il s'agit d'un herbivore pisseur non ruminant, monogastrique. Il se nourrit essentiellement d'herbes de type graminées et légumineuses. Le cheval s'alimente 10 à 15h par jour, du fait de sa digestion continue.

B. Le système manducateur du cheval

1. Généralités

Le cheval présente l'archétype de la denture herbivore spécialisée, caractérisée par l'absence fréquente des canines, la présence d'un grand diastème entre incisives et prémolaires et un caractère hypsodonte extrême. Les faces occlusales sont si planes que l'on parle volontiers de "tables occlusales". La consommation tout au long de la journée d'une alimentation abrasive nécessitant une longue mastication avant sa déglutition correspond au caractère hypsodonte de sa denture qui présente des couronnes hautes à croissance prolongée, dont l'égression compense l'usure occlusale (Barone 2010).

2. Arcades et types dentaires

La denture du cheval est constituée de 36 à 44 dents ainsi réparties :

Molaires	Prémolaires	Canines	Incisives	Incisives	Canines	Prémolaires	Molaires
Maxillaire							
3	3	1	3	3	1	3	3
Mandibule							
3	3	1	3	3	1	3	3

Tab. 4 : Formule dentaire de *Equus caballus*.

- Les incisives sont hypsodontes à évolution lente. On dit que les incisives de cheval ne sont jamais complètes. En effet, l'usure de la couronne commence alors que son édification n'est pas encore terminée. Une fois l'édification



radiculaire terminée, la dent égresse en compensant l'usure et rétrécit progressivement avec l'âge. Leur face occlusale a un diamètre vestibulo-lingual plus important en mésial qu'en distal. Dès le début de leur usure occlusale, elles forment une réelle surface dont la conformation évolue avec l'âge. Ces stades d'usure constituent un outil intéressant de diagnose de l'âge de l'animal.

Les dents du cheval ont la particularité de présenter une véritable charpente amélaire. En effet, ce tissu ne recouvre pas seulement l'extérieur de la couronne, mais s'invagine et se réfléchit en interne pour délimiter l'infundibulum qui est comblé de ciment (voir fig. 15 et 17). Les incisives du cheval évoluent tout au long de sa vie : au fur et à mesure de son usure, la face occlusale prend la forme de toutes les sections transversales de la dent. Les incisives maxillaires sont plus larges et volumineuses que les mandibulaires. Il en résulte un décalage où le bord distal de la troisième incisive maxillaire n'affronte pas son antagoniste et s'use donc moins, formant une saillie distale appelée "queue d'aronde" (Barone 2010).

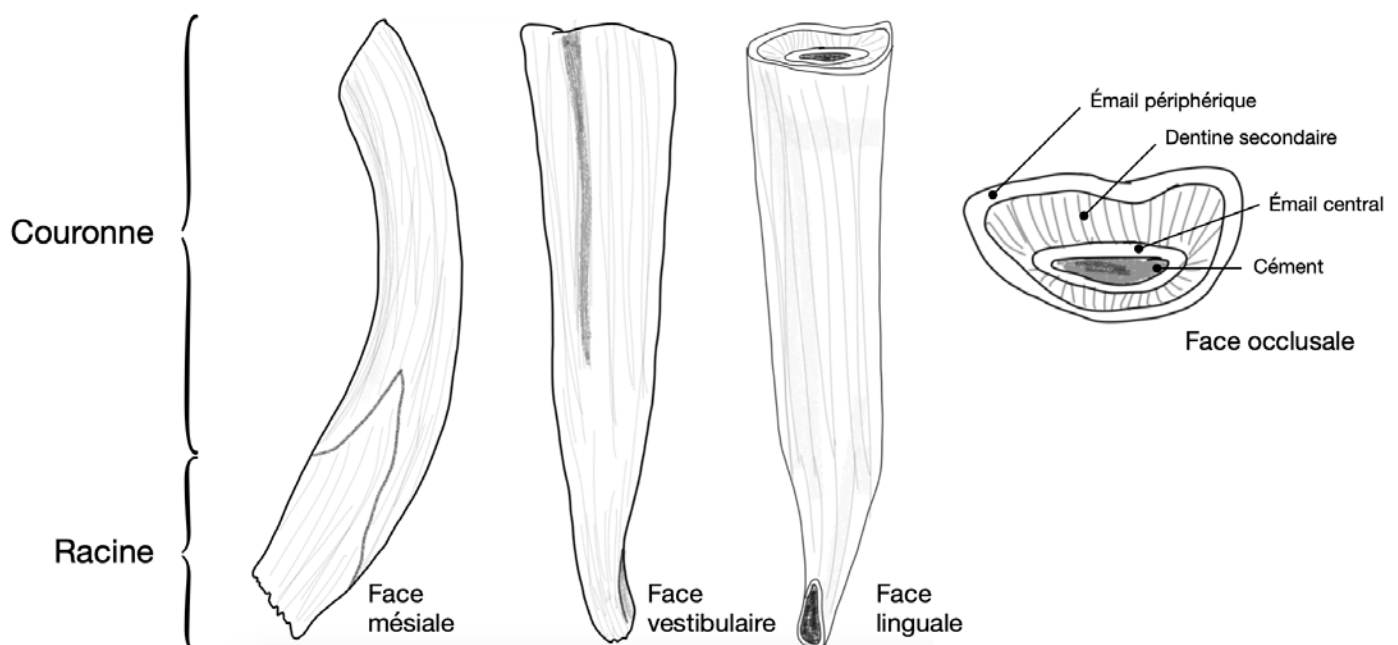


Fig. 16 : Vues schématiques d'une incisive centrale (pince) inférieure d'un cheval d'environ 6 ans. Schémas : Clément Rabaly, inspiré de Barone 2010.



- Les canines ne sont généralement présentes qu'en denture définitive et chez le mâle. Certaines juments en sont cependant parfois dotées. Elles se placent au sein de la barre, entre les incisives et les prémolaires. Elles sont plus mésiales à la mandibule qu'au maxillaire, et n'entrent donc pas en occlusion. Peu hypsodontes, ces dents terminent leur éruption en 2 à 3 ans. Fusiformes et parfois très incurvées, la couronne poursuit la racine sans former de collet. Les canines maxillaires sont plus courtes et grêles que les mandibulaires.

Molaires et prémolaires forment les dents postérieures, jugales du cheval. Elles présentent des morphologies très proches et indissociables : on dit que les prémolaires sont molarisées. Elles ont également pour point commun leur hypsodontisme très marqué et leur caractère lophodonte (Barone 2010).

- Les prémolaires sont généralement au nombre de 3 par héli-arcade. On observe fréquemment la persistance de la première prémolaire déciduale appelée "dent de loup" et la présence d'une première prémolaire inférieure rudimentaire.
- Les molaires sont également au nombre de 3 par héli-arcade. Une quatrième molaire est parfois présente.

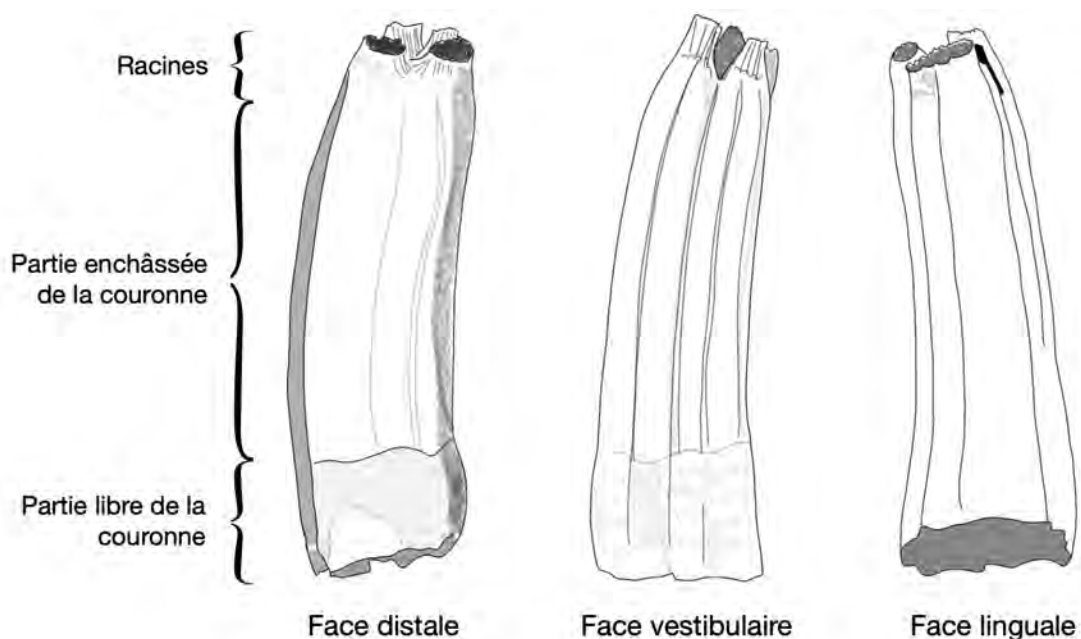


Fig. 17 : Vues schématiques d'une quatrième prémolaire supérieure gauche d'un cheval d'environ 6 ans. Clément Rabaly, inspiré de Barone 2010.



Comme les incisives, les prémolaires et molaires ne sont jamais complètes. La dent est de forme prismatique à 4 faces. Avant le début de son usure, la dent dite “vierge” présente 4 cuspidés coalescentes. Elles sont séparées par de larges et profonds infundibula comblés de ciment.

Après le début de l’usure, la face occlusale ne devient pas strictement plane. Elle n’est pas non plus orthogonale au grand axe de la dent, mais oblique.

- Les prémolaires et molaires supérieures ont une face occlusale possédant une crête vestibulaire plus acérée que le bord palatin. Les nombreux replis d’émail, bordés de dépressions dentinaires et cémentaires au niveau infundibulaire et à l’usure plus prononcée, augmentent la puissance de broyage et de trituration de ces faces actives. Contrairement aux incisives où l’infundibulum disparaît relativement tôt dans la vie du cheval, les infundibula sont nettement plus profonds dans les dents postérieures et l’émail qui les borde reste présent tout le long de la vie du cheval, contribuant au maintien de son efficacité masticatoire. La largeur des faces occlusales a tendance à diminuer de mésial à distal, tout comme leur obliquité par rapport au grand axe des dents.

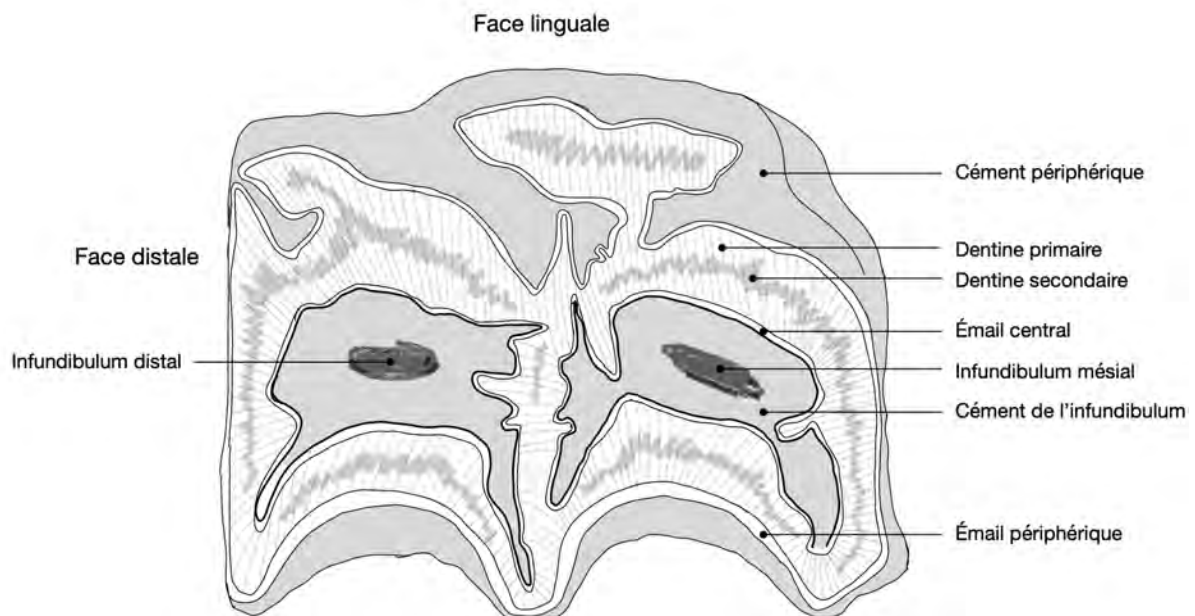


Fig. 18 : Vue schématique de la face occlusale d’une dernière prémolaire supérieure gauche entamée par l’usure chez un cheval adulte. Schéma : Clément Rabaly, d’après Barone 2010.



- Les prémolaires et molaires inférieures ont une longueur mésio-distale équivalente à leurs antagonistes, mais sont nettement plus étroites en vestibulo-lingual. A l'inverse, elles présentent un bord lingual plus vif que leur bord vestibulaire. Leur émail est plus dur et résistant que celui des dents postérieures maxillaires. Ainsi les dents supérieures et inférieures s'usent à la même vitesse, malgré la surface occlusale plus étroite à la mandibule.

L'usure des dents et l'anatomie occlusale dans l'efficacité masticatoire :

Le rythme d'usure et donc d'égression compensatrice des dents jugales est de l'ordre de 3mm par an. L'émail de surface de la dent vierge disparaît, sauf au niveau de sa section horizontale, formant des replis d'émail légèrement plus saillants sur la face occlusale que la dentine et le cément qui les entourent, du fait d'une usure inégale de ces différents tissus n'ayant pas la même résistance à l'abrasion. Cet émail dit "central", agit comme une véritable meule en broyant les aliments qui se retrouvent interposés avec la table occlusale antagoniste.

3. Articulation temporo-mandibulaire et mastication

Le tubercule articulaire du temporal est légèrement concave latéralement, et plus large en externe. La fosse mandibulaire est peu profonde, limitée en arrière par un volumineux processus rétro-articulaire qui limite les mouvements de rétropulsion mandibulaire.

Le condyle mandibulaire est allongé et légèrement convexe transversalement. Il est plus fortement convexe dans son axe antéro-postérieur.

Au repos, l'extrémité médiale du condyle mandibulaire loge dans la fosse articulaire du temporal.

Durant la mastication, l'ouverture buccale est peu importante. La composante de mouvements verticaux est donc de faible amplitude, à l'inverse des mouvements de latéralité. La mastication se fait de manière unilatérale régulièrement alternée.

Du côté travaillant, la mandibule s'abaisse latéralement. La tête du condyle travaillant réalise un mouvement de rotation autour de son extrémité latérale. Elle se porte ensuite contre le pôle postérieur et revient se positionner dans la fosse



articulaire. Le condyle opposé voit son extrémité glisser en avant lors de l'ouverture, puis en début de fermeture, en arrière de la position de repos.



Fig. 19 : Photographies de **A**. Crâne sec d'une jument en vue de profil gauche. **B**. Mandibule de cheval et ses condyles, en vue supérieure. **C**. Massif facial supérieur en vue inférieure. Le QR-code permet de visualiser une vidéo de la mastication du cheval, illustrant la composante principalement horizontale de ses mouvements.

Photographies : Clément Rabaly. Collection personnelle, José Lleida.



4. Adéquation entre la morphologie dentaire et le régime alimentaire

Le cheval dispose d'une denture hautement spécialisée. Elle est l'archétype de la denture herbivore, avec la quasi-absence de canines et la présence d'un diastème très marqué entre les incisives et les prémolaires.

Les incisives permettent de saisir et d'arracher efficacement l'herbe broutée. La conformation des condyles et des faces occlusales des dents postérieures au caractère lophodonte rendent particulièrement efficace la réduction du bol alimentaire essentiellement constitué de particules végétales fibreuses. Celles-ci, hautement abrasives, notamment par la présence de silice, associées à une activité masticatoire occupant une grande partie de la journée de l'animal, font que des mécanismes de compensation de l'usure doivent exister pour permettre le maintien de la fonction masticatoire, tout au long de la vie du cheval. C'est ce caractère hypsodonte qui le permet.



V. Étude d'un primate omnivore : l'Homme (*Homo sapiens*)

Après avoir présenté les dentures de canidés, lagomorphes, équidés et exposé les grandes lignes de leurs habitudes de vie, notamment alimentaires, nous proposons ici la mise en perspective de ces mêmes caractéristiques chez l'Homme.

L'Homme est un primate, appartenant à la famille des Hominidés et au genre *homo* (voir 1.IV.C.).

A. Mode de vie et alimentation

L'Homme a une alimentation particulièrement variée, on dit communément qu'il est omnivore. L'application de la classification d'Eisenberg classerait la majorité des humains dans la catégorie des Frugivores/Omnivores, bien qu'ils puissent adopter des régimes très variables selon les cultures, croyances et disponibilités alimentaires.

Une des particularités de l'alimentation humaine est la consommation d'une grande proportion d'aliments cuits. La cuisson permet d'augmenter la digestibilité et la disponibilité énergétique de l'alimentation. C'est une innovation cruciale dans le développement de notre espèce (Fonseca-Azevedo et Herculano-Houzel 2012).

B. Le système manducateur de l'Homme

L'extrémité céphalique est ramassée, pouvant être positionnée, de profil, dans un cercle centré sur le méat acoustique externe. Elle se caractérise par le fort développement du neurocrâne au détriment du splanchnocrâne (beugre 2006).

1. Généralités

L'Homme possède une denture hétérodonte, plexodonte et diphyodonte.

Ses dents sont de type brachyodonte et bunodonte, habituellement sans diastème.

Le dimorphisme sexuel de la denture est peu marqué.



2. Arcades et types dentaires

Les arcades dentaires humaines sont paraboliques, quasi héli-circulaires et de type isognathe avec une occlusion reproductible caractérisée par la trilogie “calage, centrage, guidage” (Orthlieb 2013).

L’Homme présente une denture constituée de 32 dents, ainsi réparties :

Molaires	Prémolaires	Canines	Incisives	Incisives	Canines	Prémolaires	Molaires
Maxillaire							
3	2	1	2	2	1	2	3
Mandibule							
3	2	1	2	2	1	2	3

Tab. 5 : Formule dentaire humaine.

- Les incisives humaines sont au nombre de deux par héli-arcade. C’est une caractéristique commune aux primates. Elles présentent une face antérieure (vestibulaire) aplanie, rejoignant la face postérieure (linguale/palatine) plus modelée, au niveau du bord libre (ou bord incisal). Celui-ci est responsable du rôle de préhension et de coupage des aliments. Les collets palatins sont surplombés d’un cingulum, bordé latéralement par les crêtes marginales, zone d’affrontement avec les bords libres des incisives inférieures. Les incisives mandibulaires ont un diamètre transversal inférieur à celui des maxillaires, expliquant les rapports occlusaux de la classe I d’Angle : la distocclusion d’une demi cuspide de la première molaire maxillaire par rapport à son homologue antagoniste, en conditions occlusales normales.
- Les canines, de forme plus conoïde, constituent le carrefour entre les dents antérieures et postérieures. Chez l’Homme, elles ont perdu leurs rôles d’arrachage, de défense et d’intimidation en étant davantage impliquées dans la fonction de guidage et d’encadrement des composantes latérales des mouvements masticatoires, en levant les contraintes latérales nocives sur les dents postérieures. C’est la protection canine (Joniot et al. 2018).



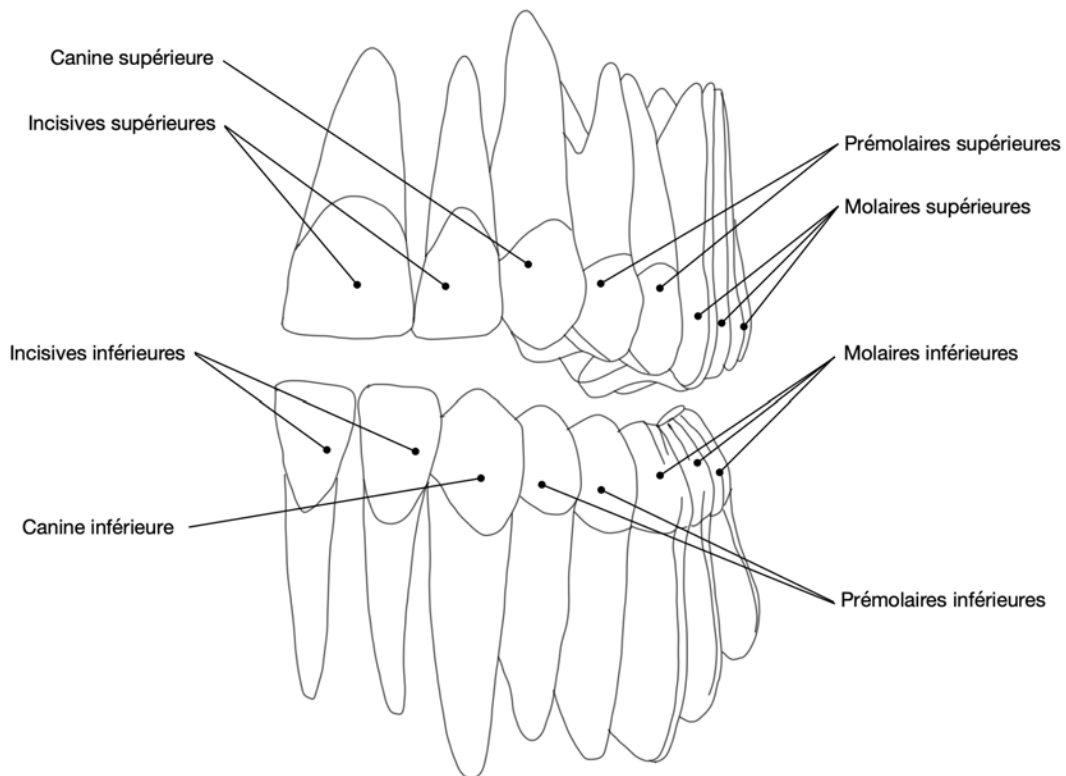


Fig. 20 : Vue schématique frontale de la denture humaine définitive des héli-arcades supérieure et inférieure gauche. Schéma : Clément Rabaly, d'après (Crétôt 2009)

- Les prémolaires présentent une face occlusale à deux voire trois cuspides. Plus petites que les canines, elles cumulent la fonction de préhension et celle de pré-broyage en préparant l'arrivée des aliments aux molaires.
- Les molaires ont une taille décroissante de mésial à distal.
 - Au maxillaire, elles comportent quatre cuspides, formant en vue occlusale un parallélogramme, parfois accompagné d'un tubercule accessoire sur la face palatine de la première molaire (tubercule de Carabelli). Leur diamètre vestibulo-lingual est plus important que leur diamètre mésio-vestibulaire.
 - À la mandibule, elles présentent une forme rectangulaire en vue occlusale. Leur diamètre mésio-distal est plus important que leur diamètre vestibulo-lingual. La couronne de la première molaire est la plus volumineuse et peut présenter cinq cuspides.



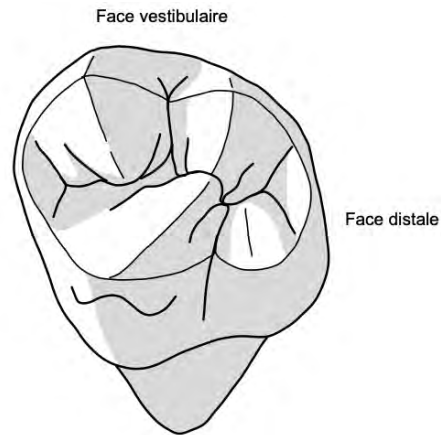


Fig. 21 : Vue occlusale d'une première molaire maxillaire gauche humaine. D'après Crétôt 2009.

Les troisièmes molaires, sont appelées "dents de sagesse" de par leur évolution tardive. Elles sont relativement souvent absentes, et certains auteurs soulignent leur caractère potentiellement régressif dans l'espèce humaine (Genet-Varcin 1990).

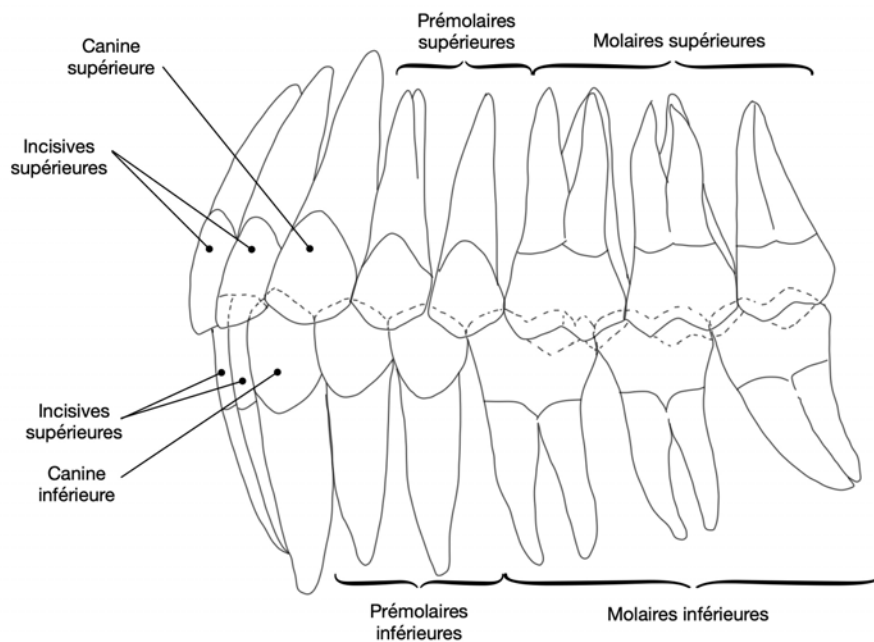


Fig. 22 : Vue schématique latérale gauche de la denture humaine définitive des héli-arcades supérieure et inférieure. Schéma : Clément Rabaly, d'après (Crétôt 2009).

3. Articulation temporo-mandibulaire et mastication

L'articulation temporo-mandibulaire humaine a la particularité d'être constituée de l'affrontement de deux surfaces articulaires convexes, entre lesquelles s'interpose



un disque articulaire de forme bi-concave permettant leur congruence. L'ouverture du cycle masticatoire se manifeste au niveau articulaire par un mouvement de rotation et de translation du condyle mandibulaire qui quitte alors la cavité glénoïde du temporal qu'il occupe au repos (Vacher 2009). L'essentiel de la limitation de l'amplitude des mouvements transversaux est dicté par la conformation anatomique de ces structures. Elle est en relation directe avec l'articulation dento-dentaire et donc la morphologie des faces occlusales des dents postérieures et des faces de guidage canines ou prémolaires (Joniot et al. 2018). Enfin, les mouvements masticatoires de l'Homme, intermédiaires entre une typologie carnivore à mouvements essentiellement verticaux et herbivore à forte composante horizontale sont également compatibles avec des régimes alimentaires très variés.

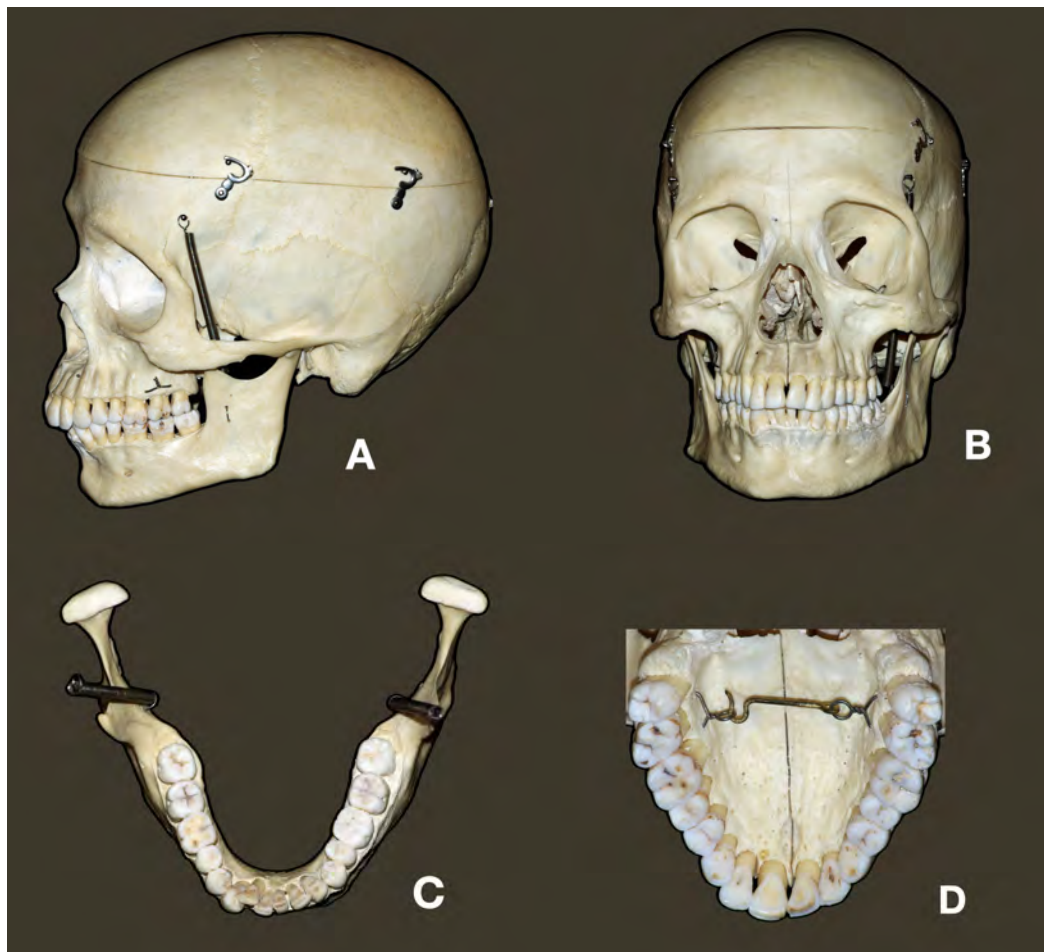


Fig. 23 : Photographies de **A.** Crâne sec humain en vue de profil. **B.** Crâne sec humain en vue de face. **C.** Mandibule humaine et ses condyles en vue supérieure. **D.** Arcade maxillaire en vue inférieure. Collection Dr Joniot - Photographies François Bousquet.



4. Adéquation entre la morphologie dentaire et le régime alimentaire

Les dents humaines autorisent le conditionnement à la déglutition d'une grande variété d'aliments. Elles possèdent les caractéristiques de dents adaptées à une alimentation peu abrasive par leur émail fin et leur caractère brachyodonte. Le type bunodonte, résultant de la cuspidation des dents postérieures (généralement associée aux carnivores) associée à la présence de surfaces occlusales (caractère plutôt développé chez les herbivores/paisseurs) rend les dents humaines compatibles avec la mastication de substrats hétérogènes, plus ou moins résistants et donc diversifiés, correspondant au régime classiquement qualifié d'omnivore.



CHAPITRE 4 : SYNTHÈSE



CHAPITRE 4 : SYNTHÈSE

I. Diversité mammalienne actuelle et enseignements évolutifs

L'histoire des mammifères placentaires modernes, récente à l'échelle de l'histoire de la vie sur notre planète, trouve ses origines au début du Cénozoïque, il y a environ une centaine de millions d'années (Hartenberger 2003).

Deux événements géologiques majeurs ont eu un impact important sur les évolutions et sélections de ces mammifères et de leurs ancêtres :

- L'extinction majeure du Trias-Permien, il y a environ 252 millions d'années, a causé la disparition de près de 90% des espèces animales et végétales. Elle a favorisé, durant une longue période d'instabilité climatique et environnementale qui a suivi, les espèces les plus résilientes, en particulier douées d'endothermie (Ungar 2010).
- L'extinction du Crétacé-Paléogène, il y a 66 millions d'années, voit environ 80% des espèces animales disparaître à leur tour, dont les derniers dinosaures. Les mammifères dotés de dents tribosphéniques, meilleurs candidats à une alimentation moins spécifique ont pu plus facilement s'adapter à ces conditions et présenter une descendance. Les mammifères modernes descendent de ceux-ci, ces événements expliquant en partie le succès évolutif de la placentation mammalienne.

Actuellement, on compte environ 5 000 espèces de mammifères peuplant la Terre. C'est relativement peu, comparé aux quelque 50 000 espèces de poissons et aux près de 10 000 espèces d'oiseaux. Cependant, les mammifères se démarquent par leur immense diversité, qu'elle soit physiologique, morphologique et surtout adaptative, comme en témoigne la large variété d'environnements qu'ils ont su coloniser, grâce à des caractéristiques biologiques issues de leur héritage évolutif ancestral (Gheerbrant 2010).

La morphologie et la physiologie dentaires des mammifères occupent un rôle important dans ce succès reproductif et évolutif par la grande adaptation dont ils ont fait preuve, permettant d'améliorer leur sécurité alimentaire et leur survie.



II. Les dents dans le déterminisme du mode de vie et d'alimentation

A. Caractères dentaires et mode de vie

La majorité des mammifères illustre le fait que la morphologie et de nombreux caractères dentaires sont en adéquation avec le régime alimentaire qu'ils adoptent, résultant d'une adaptation aux conditions environnementales et du recours à des stratégies trophiques précises. Ainsi, nous l'avons vu, des dents pointues et acérées sont compatibles avec la mastication efficace d'aliments résistants (os, tendons, fibres musculaires) dévolue aux carnivores-animalivores. À l'inverse, des dents hautes, aux surfaces occlusales plus planes sont davantage adaptées au broyage de fibres végétales et à une alimentation abrasive chez les herbivores-paisseurs, voire brouteurs. Les espèces aux régimes plus diversifiés adoptent généralement des morphotypes dentaires intermédiaires compatibles avec une plus large diversité alimentaire. Enfin, les espèces aux régimes très spécifiques et peu diversifiés présentent souvent des morphotypes dentaires hyper-spécifiques (Hillson 2005).

Mais il existe de nombreux contre-exemples qui mettent en évidence les précautions à prendre lors de l'analyse strictement morphologique des dents et des informations sur les régimes alimentaires que l'on peut être tenté d'en déduire. De plus, l'alimentation n'est pas la seule pression sélective responsable de l'adaptation des dentures : les dents, en particulier antérieures, remplissent chez de nombreuses espèces des rôles accessoires tels que le creusage, le fouissement, la défense, l'intimidation, la toilette... tant de rôles qui ont également contribué au modelage des dentures mammaliennes

B. Le paradoxe de Liem et les limites de l'analyse morphologique

Le paradoxe de Liem fait référence au décalage apparent entre le régime alimentaire adopté par une espèce ou un groupe d'individus et celui auquel leur morphologie dentaire semble les disposer. Il a été décrit pour la première fois par le biologiste américain Karel Liem dans les années 1980. Durant ses travaux sur une espèce de poisson d'eau douce, un Cichlidé porteur de dents au phénotype plat et globuleux paraissant adapté au broyage des mollusques à coquille, il a constaté que ces



individus préfèrent consommer une alimentation essentiellement molle lorsqu'elle est disponible (Liem 1980).

Peter Ungar a montré que ce paradoxe était également présent chez les primates : les gorilles dotés de molaires aiguës semblent disposés au broyage d'aliments durs. C'est le régime qu'adoptent certaines communautés vivant dans des forêts d'altitude. Cependant, d'autres représentants de cette espèce, vivant dans des environnements offrant une meilleure disponibilité en fruits sucrés, mous ou fibreux, plus ou moins charnus, préfèrent ces aliments lorsqu'ils sont disponibles. Les aliments coriaces et résistants que leur anatomie dentaire semble favoriser ne sont en réalité consommés que lorsque leurs préférés ne sont pas disponibles (Ungar et Foster 2018).

Ainsi, la morphologie dentaire ne serait pas tant le reflet de l'alimentation principalement adoptée par une espèce, mais davantage celui des aliments de secours dits "fallback foods" que cette espèce est capable d'assimiler. Leur rôle est essentiel en cas de crise de disponibilité alimentaire, comme ce fût le cas pour chaque grand bouleversement environnemental (ayant par exemple conduit aux grandes extinctions), événements responsables de sélections importantes des individus et des espèces les plus résilientes. Ces "fallback foods" sont considérées comme une force sélective et évolutive majeure pour le système digestif et la morphologie odonto-stomatognathique des espèces (Marshall et al. 2009).

Ainsi, ce paradoxe illustre les limites des conclusions qui peuvent être tirées de l'analyse strictement morphologique des dentures sur la prédictibilité des régimes alimentaires des espèces et traduit la nécessité de développer d'autres outils de recherche.

C. D'autres outils pour reconstituer les régimes alimentaires des animaux du passé

Face à cette relative imprédictibilité, et au caractère opportuniste de nombreux régimes alimentaires dépendant grandement de la disponibilité des milieux dans lesquels évoluent les individus, les chercheurs ont développé de nouveaux outils afin de reconstituer les régimes alimentaires des espèces. Ces outils ne s'intéressent



plus seulement qu'à des caractéristiques phénotypiques innées, mais à des indices acquis dans la vie de l'individu dont sont étudiées les dents. Deux approches se démarquent :

a) Les traces de micro-usures de surface des dents

L'usure est définie par Williams comme le résultat d'une perte de matière suite à des phénomènes mécaniques et/ou chimiques (Williams 2005). De manière non spécifique, la tribologie est la science qui étudie ces phénomènes.

La mastication conduit à des contacts occlusaux interdentaires et à l'interposition des aliments entre les faces occlusales. Ceux-ci laissent sur l'émail de micro-traces : trous, rayures, éclats, ayant des caractéristiques différentes (longueur, parallélisme, profondeur...) selon leurs natures et leurs proportions. La figure 22 illustre quelques exemples de microtraces d'usures à la surface de dents de mammifères actuels aux régimes alimentaires divers.

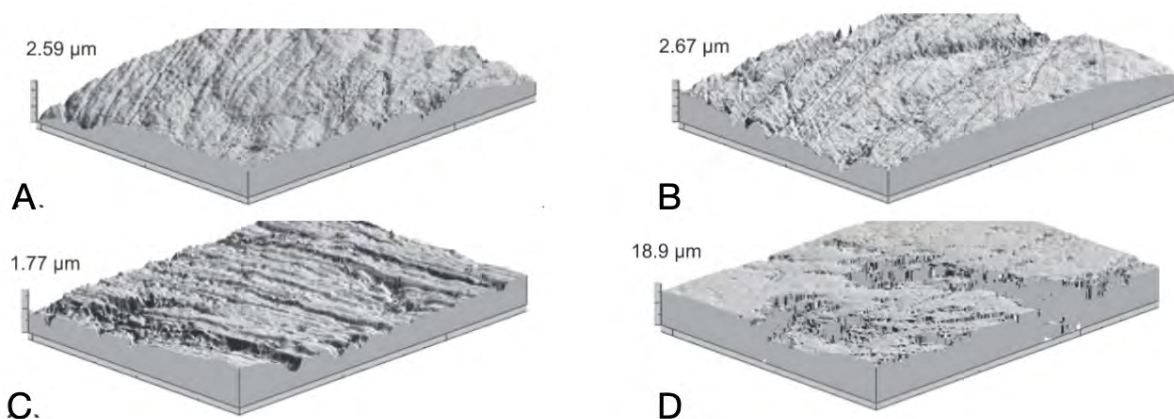


Fig. 24 : Représentations tridimensionnelles de photostimulations de microsursfaces d'occlusion en grossissement x100 de **A.** Kangourou géant (*Macropus giganteus*) se nourrissant essentiellement d'herbe, **B.** Panda géant (*Ailuropoda melanoleuca*) consommant exclusivement des feuilles de bambou, **C.** Guépard (*Acinonyx jubatus*) consommant exclusivement des chairs animales et **D.** Ours polaire (*Ursus maritimus*) carnivore. D'après (DeSantis 2016).

Ces stigmates fonctionnels constituent l'empreinte permettant d'identifier la nature des derniers aliments consommés par un individu (DeSantis 2016 et Ungar, Grine, et Teaford 2008).

Ces techniques, étalonnées sur des individus actuels aux régimes bien connus, permettent de préciser et d'affiner les connaissances des régimes alimentaires réellement adoptés par les individus étudiés.

b) Les rapports isotopiques des composants de l'émail

Une autre technique pour reconstituer les préférences alimentaires des herbivores du passé consiste en l'étude des rapports isotopiques, notamment du carbone ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$), constituant l'émail.

Les plantes peuvent adopter deux types de photosynthèses différentes, consommant différemment le carbone : une photosynthèse de type C_4 absorbe davantage d'atomes de ^{13}C que de ^{12}C que les végétaux effectuant une photosynthèse de type C_3 .

Les plantes herbacées et graminées effectuent une photosynthèse C_4 , contrairement aux autres végétaux, en particuliers forestiers, en C_3 .

Ainsi, les tissus biologiques, dont l'émail des dents des animaux consommant ces végétaux, présentent des rapports entre ces isotopes différents. Cela permet notamment de discriminer les herbivores pousseurs des herbivores brouteurs folivores (Tütken et al. 2013 et Ungar 2010).

De la même manière, les carnivores se nourrissant d'animaux herbivores spécialisés dans la consommation de végétaux de type C_3 pourront être discriminés d'autres carnivores dont le régime alimentaire est axé sur des herbivores pousseurs consommateurs d'herbes à la photosynthèse de type C_4 .

Ces méthodes peuvent également permettre d'apporter des renseignements sur les caractéristiques des environnements et des écosystèmes du passé (Lee-Thorp, Sponheimer, et Luyt 2007).

L'étude d'autres isotopes stables tels que les rapports isotopiques du Strontium ($^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$), du Soufre ($^{34}\text{S}/^{32}\text{S}$) ou encore de l'Hydrogène ($^2\text{H}/^1\text{H}$), permettent d'en apprendre davantage sur les régimes alimentaires des espèces du passé, sur la disponibilité alimentaire des environnements selon les périodes géologiques et les déplacements des animaux. Nous avons vu que la morphologie des dents traduit globalement les régimes alimentaires qu'une espèce est susceptible d'adopter, sans

en être toujours le strict reflet. Selon la disponibilité alimentaire offerte par l'environnement, ceux-ci sont susceptibles de varier. Les outils complémentaires que nous avons présentés permettent de préciser plus finement les stratégies trophiques développées par les individus en tenant compte des spécificités de leur environnement (voir Chapitre 2, partie II, B. Ecologie dentaire).

III. La dent humaine : entre adaptation et héritage évolutif

A. Le paradoxe évolutif de la denture du genre Homo

Le genre *Homo*, durant la totalité de son évolution, depuis *Homo Habilis* il y a 2,8 millions d'années, a vu son volume crânien augmenter et avec lui, la taille du cerveau (encéphalisation). Le développement de cet organe, particulièrement coûteux énergétiquement, aurait intuitivement dû s'accompagner d'un accroissement du volume ou du nombre des dents afin de gagner en efficacité alimentaire. Or, la relation entre l'accroissement du volume cérébral et la taille des dents est en réalité strictement inverse : ces dernières n'ont cessé de diminuer de volume au cours de l'évolution du genre Homo (Jiménez-Arenas et al. 2014).

Parallèlement, la taille des muscles masticateurs, du temporal en particulier, a également diminué, permettant de lever les obstacles anatomiques au développement de la boîte crânienne (Stedman et al. 2004).

Ce paradoxe s'explique par les avantages conférés par une capacité cérébrale augmentée : elle permet le recours aux outils (démonstré à partir d'*Homo habilis*), l'amélioration des techniques de chasse, et la capacité à l'omnivorie permise également par la morphologie des dents humaines, qui ont permis de faciliter et de sécuriser l'apport de ressources alimentaires, diversifiées et plus énergétiques. Le recours à la cuisson et à la "préparation mécanique extra-orale" des aliments a également diminué l'importance de l'efficacité masticatoire pour la survie des représentants de nos ancêtres humains. Ceci explique que le volume des dents et des muscles masticateurs évolue de manière inversement proportionnelle à celui du cerveau.

Enfin, on ne peut exclure l'impact d'une potentielle sélection sur des critères esthétiques dans l'attrait reproductif : des dents volumineuses, caractère jugé primitif, auraient pu (et pourraient !) constituer un désavantage reproducteur.

B. Quelles évolutions futures pour les dentures mammaliennes et humaines ?

Concernant l'Évolution de la denture humaine, il est fréquent d'entendre que l'agénésie des troisièmes molaires présente une prévalence en augmentation, qui serait le marqueur d'une tendance à la réduction du nombre des dents dans l'espèce humaine.

Cependant, aucune preuve ne permet d'affirmer que la troisième molaire humaine soit en voie de disparition (Héloret 2015). En effet, au cours de l'Évolution, la réduction du nombre de dents s'est toujours faite de manière symétrique. Or, les agénésies des troisièmes molaires, comme des autres dents, concernent souvent un nombre impair de dents. Cet argument est en faveur de l'idée que ces agénésies doivent avant tout être considérées comme des incidents développementaux individuels. L'augmentation de leur prévalence pourrait être attribuée uniquement à l'amélioration de son dépistage (Granat et Chapelle 1988). Le déterminisme génétique de ces agénésies, bien que partiellement compris, n'est à ce jour relié qu'à des syndromes (Norcy 2015).

Les chercheurs s'accordent à dire qu'il est impossible de prévoir la direction que prendra l'Évolution des mammifères actuels, y compris de l'Homme. La prédictibilité de l'Évolution serait ainsi dépendante de celle de l'environnement, des conditions de vie des espèces, mais également des modalités de survenue de modifications génétiques conférant un avantage sélectif, une variation de "*fitness*". De plus, il est désormais admis que les mutations neutres ont également un rôle dans les trajectoires évolutives des espèces, selon la notion d'évolvabilité.

C. L'Anthropocène, accélérateur de l'évolution des espèces ?

A l'échelle de l'Histoire de notre planète, les grandes périodes géologiques sont séparées par des événements majeurs, tels que des éruptions volcaniques

d'ampleur mondiale, la chute de météorites ou encore la succession des différentes glaciations. Ces manifestations ont conduit à des modifications majeures et souvent violentes du climat et de l'environnement des être vivants, induisant des pressions sélectives particulièrement intenses, les forçant à modifier leur mode de vie pour espérer survivre et pérenniser leur espèce. Ainsi l'Évolution n'est pas linéaire, et se manifeste de manière discontinue au cours de l'Histoire, ces pics coïncidant avec ces périodes instables (Chaline 2003).

Ces 12 000 dernières années, l'Homme a développé ses sociétés durant l'Holocène, une période géologique interglaciaire caractérisée par une grande stabilité climatique. Dans le courant des années 2000, le terme "Anthropocène" a vu le jour, offrant de nombreux débats dans la communauté scientifique. Cette approche reconnaît l'impact de l'Homme comme le facteur majeur modifiant désormais la Terre, son climat, ses écosystèmes, son atmosphère...

Changement climatique et pollution, déforestation et urbanisation ont par exemple des conséquences profondes sur la planète. Concernant la biodiversité, le taux d'extinction d'espèces est aujourd'hui 100 à 1000 fois supérieur à ce qu'il a été au cours de l'Histoire de la Terre (Lawton et May 1995). La destruction des espaces de vie due aux activités humaines en est en grande partie responsable (Thomas, Lefevre, et Raymond 2010).

En effet, l'idée que l'Holocène ait laissé place à l'Anthropocène depuis la Révolution Industrielle gagne du terrain dans les communautés scientifiques. Néanmoins, ce terme n'est pas officiellement reconnu par l'Union Internationale des Sciences Géologiques.

Ainsi, l'impact de l'Homme pourrait être responsable de la sixième extinction de masse qu'ait connue la vie sur Terre. Ce phénomène, comme les autres événements responsables des précédentes extinctions, exerce et exercera des pressions sélectives importantes sur les êtres vivants, ce qui entraîne (et entraînera !) inévitablement les phénomènes adaptatifs que nous avons détaillés, pour la course à la survie des espèces qui en ont le potentiel.

CONCLUSION

Ce travail de thèse a permis une réflexion sur les phénomènes évolutifs responsables du modelage des dentures mammaliennes, à l'aune de considérations morpho-fonctionnelles, développementales, environnementales et historiques.

Cette thèse illustre la nécessité d'une approche globale et trans-disciplinaire pour comprendre ces phénomènes complexes, que le recours à l'exemple permet d'imager. Paléontologie, archéologie, anthropologie, chimie, géologie, tribologie, climatologie, écologie, physiologie, anatomie, embryologie, génomique... et odontologie sont autant de disciplines apportant des éléments de compréhension et d'analyse du passé, en permettant de comprendre le présent des organismes vivants et les circonstances expliquant leur diversité.

L'évolution des dentures mammaliennes, à l'instar de celle de toute structure biologique, résulte d'un chemin adaptatif saccadé, sinueux, sans but ni finalité sur lequel évoluent les espèces. Les représentants de ces dernières portent et transmettent par leur génome l'héritage évolutif résultant des sélections réalisées par les conditions environnementales et leurs variations au cours des temps.

L'Homme et son succès évolutif, directement lié au développement de ses structures cérébrales et de ses capacités cognitives permis par un gain d'efficacité énergétique alimentaire, ne fait aucunement exception à ces principes. Il s'insère dans un écosystème qu'il transforme pour servir sa survie et le développement de son espèce. La construction de ses sociétés passant par l'exploitation croissante des ressources terrestres induit des bouleversements environnementaux qui constitueront désormais les principaux moteurs de l'Évolution du vivant sur Terre sur la période de temps à venir.

Le système dentaire et l'appareil manducateur, en tant qu'interfaces directes entre l'individu et son environnement, permettent l'acquisition des ressources énergétiques indispensables à la vie. La co-adaptation des stratégies trophiques et des morphotypes dentaires est un élément-clé dans le succès évolutif des mammifères terrestres, et donc de l'Homme.

Vu, le Directeur de Thèse

Dr S. Joriot

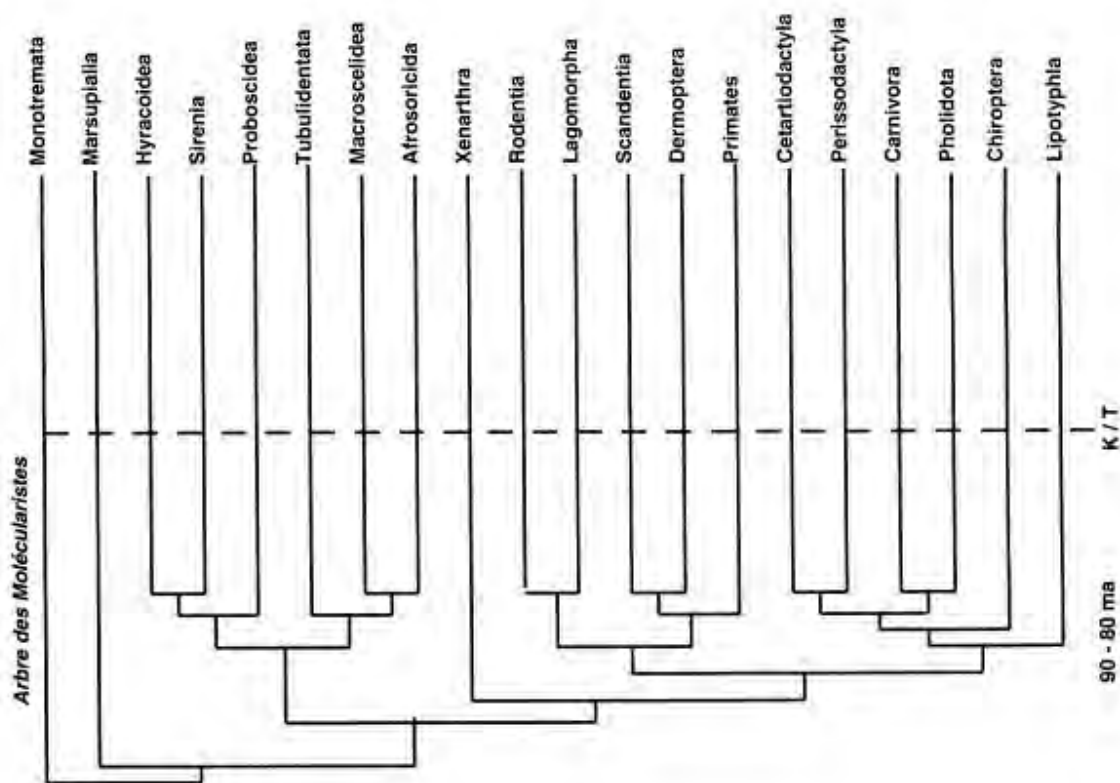
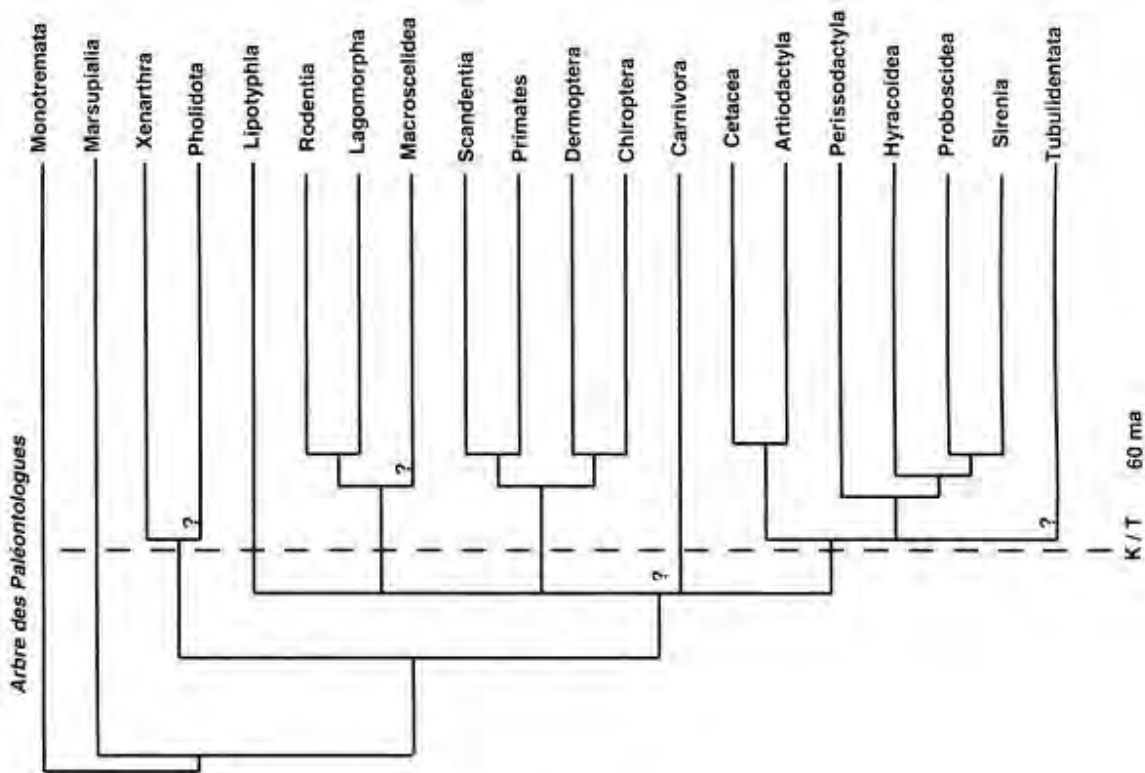


Vu, le Président du Jury

Philippe POMAR



ANNEXES



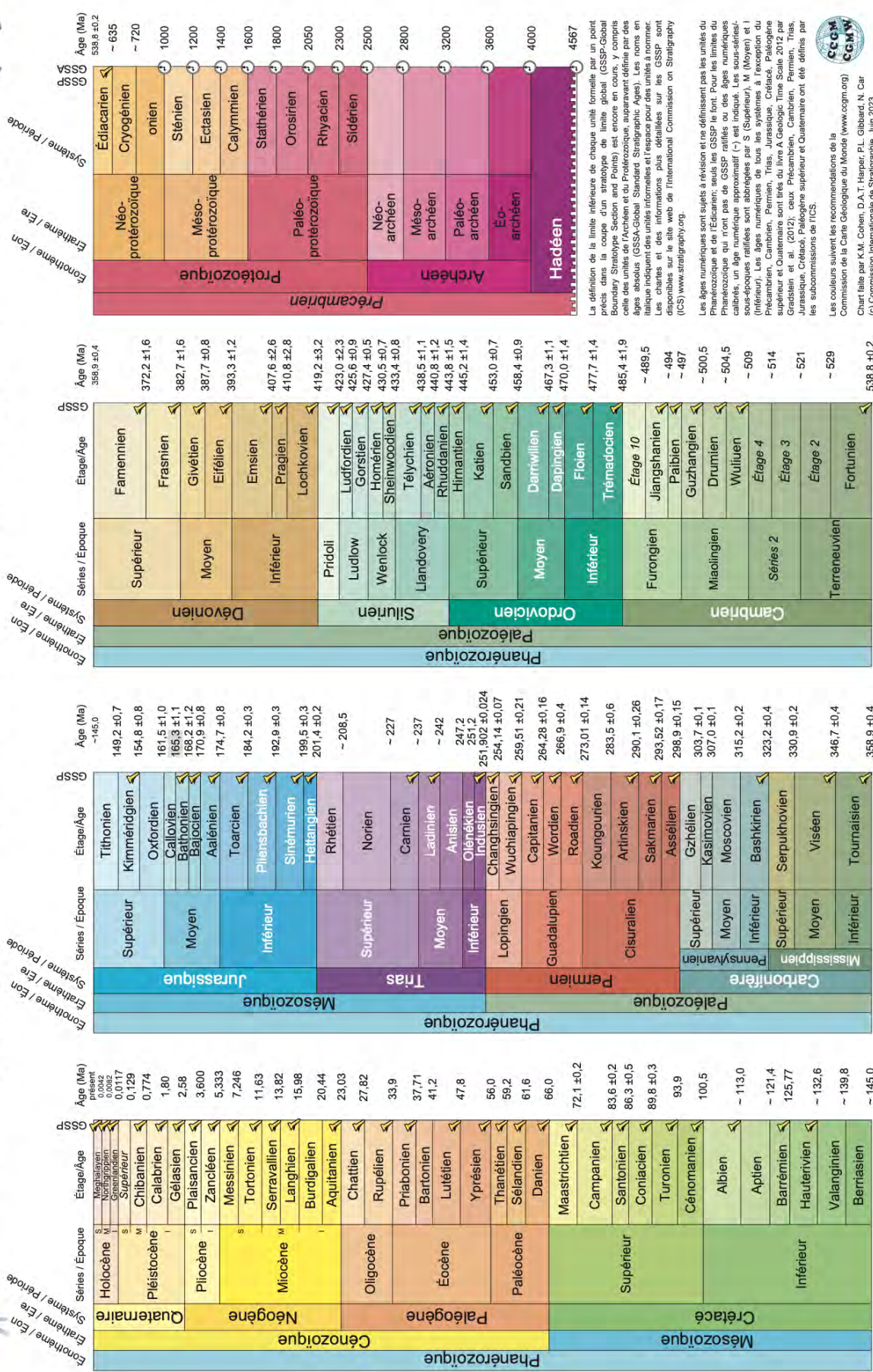
Annexe 1 : Comparaison des arbres phylogénétiques des mammifères selon l'approche de phylogénie classique et la cladistique moléculaire (Hartenberger 2003).



CHARTe CHRONOSTRATIGRAPHIQUE INTERNATIONALE

www.stratigraphy.org Commission Internationale de Stratigraphie

v 2023/06



Annexe 2 : Charte chronostratigraphique, version 2023 de la Commission Internationale de Stratigraphie (Cohen et al. 2013)

La définition de la limite inférieure de chaque unité formelle par un point précis dans le coupe d'un stratotype de limite global (GSSP-Global Boundary Stratotype Section and Point) est encore en cours, y compris pour les unités du Paléozoïque. Les limites de temps pour des séries stratigraphiques (SSS) sont indiquées par des flèches. Les séries stratigraphiques (SSS) et les unités stratigraphiques (SSU) sont indiquées par des flèches. Les chartes et des informations plus détaillées sur les GSSP sont disponibles sur le site web de l'International Commission on Stratigraphy (ICS) www.stratigraphy.org.

Les âges numériques sont sujets à révision et ne définissent pas les unités du Phanérozoïque et de l'Édiacarien, seuls les GSSP le font. Pour les limites du Phanérozoïque et du Crétacé, les âges numériques sont indiqués en italique. Les âges numériques approchés (*) est indiqué. Les sous-séries stratigraphiques sont abrégées par S (Supérieur), M (Moyen) et I (Inférieur). Les unités stratigraphiques sont indiquées par des lettres majuscules. Les unités stratigraphiques sont indiquées par des lettres minuscules. Les unités stratigraphiques sont indiquées par des lettres minuscules. Les unités stratigraphiques sont indiquées par des lettres minuscules.

Les couleurs suivent les recommandations de la Commission de la Carte Géologique du Monde (www.cgmw.org) Chart faite par K.M. Cohen, D.A.T. Harper, P.L. Gibbard, N. Car (c) Commission Internationale de Stratigraphie, Juin 2023

Citation: Cohen, K.M., Finney, S.C., Gibbard, P.L. & Fan, J.X. (2013, updated) The ICS International Chronostratigraphic Chart. Episodes 36:199-204.

URL: <http://www.stratigraphy.org/ICSchart/ChronostratChart2023-06/French.pdf>

LISTE DES ILLUSTRATIONS

- Figure 1** : Classification des Mammifères de Linné, telle qu'apparaissant dans l'édition de 1735 de *Systema Naturae* - Modifié par P. S. Ungar - 2010.....16
- Figure 2** : Vue latérale droite du crâne de *Pelagornis mauretanicus*, montrant la morphologie et l'organisation spatiale de ses pseudo-dents. © 2013 Louchart et al - Open access.....24
- Figure 3** : Classification de 2007 des Mammifères (Bininda-Emonds et al. 2007)) - Modifié par P. S. Ungar - 2010.....26
- Figure 4** : Séquence évolutive des molaires-types d'Osborn. Planche XXV, figure 2. (1) (Osborn 1888).....35
- Figure 5** : Chronologie et phylogénie des mammifères illustrant les transformations morphologiques des molaires mammaliennes (D'après (Luo 2007), modifié par (Yamanaka 2022)).....36
- Figure 6** : Évolution de la diversité morphologique des molaires des principaux ordres des mammifères placentaires. Modifié, d'après Hartenberger 2001.....38
- Figure 7** : Mise en parallèle de l'Évolution (**A** et **B**) et du développement (**C**) des dents mammaliennes pluricuspidées. Le rôle des nœuds d'émail primaire et secondaires sont illustrés, dans le phénomène de différenciation et de régionalisation des dents des mammifères. Modifié, d'après Yamanaka 2022.....41
- Figure 8** : Vues schématiques d'une seconde incisive (mitoyenne) inférieure gauche définitive de chien. Schémas : Clément Rabaly, inspiré de Barone 2010.....50
- Figure 9** : Vues schématiques distales d'une canine définitive inférieure et d'une canine définitive supérieure de chien. Schéma : Clément Rabaly, inspiré de Barone 2010.....51
- Figure 10** : Vues schématiques des secteurs prémolo-molaires des arcades supérieures et inférieures du chien adulte. Schémas : Clément Rabaly, inspiré de Barone 2010.....52
- Figure 11** : Photographies de **A**. Crâne sec d'un chien en vue de profil. **B**. Mandibule de chien et ses condyles en vue supérieure. **C**. Mandibule de chien en vue latérale gauche. Photographies : Clément Rabaly. Collection du Musée d'Anatomie de l'Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse (ENVT). Le QR-code permet de visualiser une vidéo de la mastication du chien, illustrant la composante principalement verticale de ses mouvements.....53
- Figure 12** : Vues schématiques des arcades supérieure et inférieure du chien. Schémas : Clément Rabaly, inspiré de Barone 2010.....54
- Figure 13** : Vue latérale en coupe sagittale paramédiane d'une tête de lapin. Schémas : Clément Rabaly, inspiré de Barone 2010.....56
- Figure 14** : Vues schématiques des héli-arcades et du crâne d'un lapin. Schémas : Clément Rabaly, inspiré de Barone 2010.....57

- Figure 15** : Photographies de **A.** Crâne sec d'un lapin en vue de profil gauche. **B.** Mandibule de lapin et ses condyles, en vue supérieure. **C.** Massif facial supérieur en vue inférieure. Le QR-code permet de visualiser une vidéo de la mastication du lapin, illustrant la composante principalement latérale et antéro-postérieure de ses mouvements. Photographies : Clément Rabaly, collection personnelle.....58
- Figure 16** : Vues schématiques d'une incisive centrale (pinçe) inférieure d'un cheval d'environ 6 ans. Schémas : Clément Rabaly, inspiré de Barone 2010.....61
- Figure 17** : Vues schématiques d'une quatrième prémolaire supérieure gauche d'un cheval d'environ 6 ans. Clément Rabaly, inspiré de Barone 2010.....62
- Figure 18** : Vue schématique de la face occlusale d'une dernière prémolaire supérieure gauche entamée par l'usure chez un cheval adulte. Schéma : Clément Rabaly, d'après Barone 2010.....63
- Figure 19** : Photographies de **A.** Crâne sec d'une jument en vue de profil gauche. **B.** Mandibule de cheval et ses condyles, en vue supérieure. **C.** Massif facial supérieur en vue inférieure. Le QR-code permet de visualiser une vidéo de la mastication du cheval, illustrant la composante principalement horizontale de ses mouvements. Photographies : Clément Rabaly. Collection personnelle, José Lleida.....65
- Figure 20** : Vue schématique frontale de la denture humaine définitive des héli-arcades supérieure et inférieure gauche. Schéma : Clément Rabaly, d'après (Crétôt 2009).....69
- Figure 21** : Vue occlusale d'une première molaire maxillaire gauche humaine. D'après Crétôt 2009.....70
- Figure 22** : Vue schématique latérale gauche de la denture humaine définitive des héli-arcades supérieure et inférieure. Schéma : Clément Rabaly, d'après (Crétôt 2009).....70
- Figure 23** : Photographies de **A.** Crâne sec humain en vue de profil. **B.** Crâne sec humain en vue de face. **C.** Mandibule humaine et ses condyles en vue supérieure. **D.** Arcade maxillaire en vue inférieure. Collection Dr Joniot - Photographies François Bousquet.....71
- Figure 24** : Représentations tridimensionnelles de photostimulations de microsursaces d'occlusion en grossissement x100 de **A.** Kangourou géant (*Macropus giganteus*) se nourrissant essentiellement d'herbe, **B.** Panda géant (*Ailuropoda melanoleuca*) consommant exclusivement des feuilles de bambou, **C.** Guépard (*Acinonyx jubatus*) consommant exclusivement des chairs animales et **D.** Ours polaire (*Ursus maritimus*) carnivore. D'après (DeSantis 2016).....77

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1 : Comparaison des classifications des régimes alimentaires d'Eisenberg et de Miljutin (Traduit, d'après Eisenberg 1981 et Miljutin 2009).....	47
Tableau 2 : Formule dentaire de <i>Canis lupus familiaris</i>	50
Tableau 3 : Formule dentaire d' <i>Oryctolagus cuniculus</i>	55
Tableau 4 : Formule dentaire de <i>Equus caballus</i>	60
Tableau 5 : Formule dentaire humaine.....	68

LISTE DES ANNEXES

Annexe 1 : Comparaison des arbres phylogénétiques des mammifères selon l'approche de phylogénie classique et la cladistique moléculaire (Hartenberger 2003).....	84
Annexe 2 : Charte chronostratigraphique, version 2023 de la Commission Internationale de Stratigraphie (Cohen et al. 2013).....	85

BIBLIOGRAPHIE

1. Aboitiz, F. 1992. « Mechanisms of Adaptive Evolution. Darwinism and Lamarckism Restated ». *Medical Hypotheses* 38 (3): 194-202. [https://doi.org/10.1016/0306-9877\(92\)90093-r](https://doi.org/10.1016/0306-9877(92)90093-r).
2. Almouzni, Geneviève. 2020. « Après Darwin : épigénétique et évolution – L'architecture du génome : ses briques et sa plasticité ». In *Darwin au Collège de France*, édité par Antoine Compagnon et Céline Surprenant. Passage des disciplines. Paris: Collège de France. <https://doi.org/10.4000/books.cdf.7381>.
3. Aristote. 343Av. JC. *Histoire des animaux*. GF 1590. Paris: Flammarion.
4. Barone, Robert. 1980. *Anatomie comparée des mammifères domestiques. 2 : Arthrologie et myologie*. 2. éd., Revue et mis À jour. Paris: Vigot.
5. Barone, Robert. 2010. *Anatomie comparée des mammifères domestiques. 3 : Splanchnologie I*. 4 ed. Vol. 3 : Splanchnologie I. Paris: Editions Vigot.
6. Benton, Michael J. 1999. « Early Origins of Modern Birds and Mammals: Molecules vs. Morphology ». *BioEssays* 21 (12): 1043-51. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1521-1878\(199912\)22:1<1043::AID-BIES8>3.0.CO;2-B](https://doi.org/10.1002/(SICI)1521-1878(199912)22:1<1043::AID-BIES8>3.0.CO;2-B).
7. Bininda-Emonds, Olaf R. P., Marcel Cardillo, Kate E. Jones, Ross D. E. MacPhee, Robin M. D. Beck, Richard Grenyer, Samantha A. Price, Rutger A. Vos, John L. Gittleman, et Andy Purvis. 2007. « The Delayed Rise of Present-Day Mammals ». *Nature* 446 (7135): 507-12. <https://doi.org/10.1038/nature05634>.
8. Blanchard, Géraldine, et Bernard-Marie Paragon. 2008. *L'alimentation des chiens*. France Agricole Editions.
9. Bregliano, Jean Claude. 2017. « Lamarck et Darwin : deux visions divergentes du monde vivant ». *Encyclopédie de l'environnement*, septembre.
10. Breuker, Casper J., Vincent Debat, et Christian Peter Klingenberg. 2006. « Functional evo-devo ». *Trends in Ecology & Evolution* 21 (9): 488-92. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.06.003>.
11. Butler, P. M. 1939. « Studies of the Mammalian Dentition.—Differentiation of the Post-Canine Dentition ». *Proceedings of the Zoological Society of London* B109 (1): 1-36. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1939.tb00021.x>.
12. Carroll, Robert Lynn. 1988. *Vertebrate paleontology and evolution*. New York, N.Y: Freeman.
13. Chaline, Jean. 2003. « Continu versus discontinu, linéaire versus non linéaire

- dans l'évolution des espèces ». *Comptes Rendus Palevol* 2 (6): 413-21. <https://doi.org/10.1016/j.crpv.2003.09.025>.
14. Cieren, Claire. 2015. « Les différents modes d'attache des dents chez les amniotes ». Lyon 1.
 15. CNRS. 2012. « -ODONTE : Définition de -ODONTE ». Centre National de Ressources Textuelles et Lexicales. 2012. <https://www.cnrtl.fr/definition/-odonte>.
 16. Cohen, K.M., Finney, S.C., Gibbard, P.L. & Fan, J.X. (2013; updated) The ICS International Chronostratigraphic Chart. Episodes 36:199-204. <http://www.stratigraphy.org/ICSchart/ChronostratChart2023-06French.pdf>
 17. Constantino, Paul J., et Barth W. Wright. 2009. « The Importance of Fallback Foods in Primate Ecology and Evolution ». *American Journal of Physical Anthropology* 140 (4): 599-602. <https://doi.org/10.1002/ajpa.20978>.
 18. Cope. 1883. « On the Homologies and Origin of the Types of Molar Teeth ». *American Naturalist*, avril.
 19. Crétôt, Maurice. 2009. *L'arcade dentaire humaine: morphologie*. 7e éd. remaniée. Rueil-Malmaison: Éd. CdP.
 20. Cuozzo, Franck P, Peter S. Ungar, et Michele L. Sauter. 2012. « Primate dental ecology: How teeth respond to the environment ». *American Journal of Physical Anthropology* 148 (juin): 148-59. <https://onlinelibrary-wiley-com-s.docadis.univ-tlse3.fr/doi/epdf/10.1002/ajpa.22082>.
 21. DeSantis, Larisa R. G. 2016. « Dental Microwear Textures: Reconstructing Diets of Fossil Mammals ». *Surface Topography: Metrology and Properties* 4 (2): 023002. <https://doi.org/10.1088/2051-672X/4/2/023002>.
 22. Eisenberg, John Frederick. 1981. *The mammalian radiations: an analysis of trends in evolution, adaptation, and behavior*. Chicago: University of Chicago Press.
 23. El Zaatari, Sireen, Frederick E. Grine, Peter S. Ungar, et Jean-Jacques Hublin. 2016. « Neandertal versus Modern Human Dietary Responses to Climatic Fluctuations ». *PloS One* 11 (4): e0153277. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0153277>.
 24. Fonseca-Azevedo, Karina, et Suzana Herculano-Houzel. 2012. « Metabolic constraint imposes tradeoff between body size and number of brain neurons in human evolution ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 109 (45): 18571-76. <https://doi.org/10.1073/pnas.1206390109>.
 25. Friant. 1932. « La théorie de la trituberculie et l'influence de la taille sur la forme des dents ».

26. Gautier, A. 1983. « Evolution et domestication ».
27. Genet-Varcin, E. 1990. « Réflexion sur les modalités évolutives des primates et de l'Homme moderne ». *L'Information Dentaire* 72 (22): 1985-2000.
28. Gheerbrant, Emmanuel. 2010. « La diversification des mammifères - Société Française d'Ecologie et d'Evolution ». [sfecologie.org](https://sfecologie.org/regard/regards-5-gheerbrant/). 2010. <https://sfecologie.org/regard/regards-5-gheerbrant/>.
29. Granat, Jean, et P Chapelle. 1988. « Agénésies, hypergénésies dentaires et évolution. » *Actualités Odonto-Stomatologiques* 161: 31-48.
30. Hall, Brian K. 2012. « Evolutionary Developmental Biology (Evo-Devo): Past, Present, and Future ». *Evolution: Education and Outreach* 5 (2): 184-93. <https://doi.org/10.1007/s12052-012-0418-x>.
31. Hartenberger, Jean-Louis. 2001. *Une brève histoire des mammifères: bréviaire de mammalogie*. Regards sur la science. Paris: Belin, Pour la Science.
32. Hartenberger, Jean-Louis. 2003. « La radiation des Mammifères : phylogénie et innovations évolutives, progrès récents ». *Comptes Rendus Palevol* 2 (6): 473-82. <https://doi.org/10.1016/j.crpv.2003.09.004>.
33. Heard, Edith, et Robert A. Martienssen. 2014. « Transgenerational Epigenetic Inheritance: Myths and Mechanisms ». *Cell* 157 (1): 95-109. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2014.02.045>.
34. Héloret, Coralie. 2015. « Agénésies dentaires: De la phylogénèse à l'épigénétique ». Toulouse III Paul Sabatier.
35. Hennig, Willi. 1999. *Phylogenetic Systematics*. University of Illinois Press.
36. Hervé, Maxime, et Denis Poinso. 2013a. *L'évolution des espèces*. Espace des sciences. Rennes: Éd. Apogée.
37. Hervé, Maxime, et Denis Poinso. 2013b. *L'évolution des espèces*. Espace des sciences. Rennes: Éd. Apogée.
38. Hillenius, Willem J., et John A. Ruben. 2004. « The Evolution of Endothermy in Terrestrial Vertebrates: Who? When? Why? » *Physiological and Biochemical Zoology: PBZ* 77 (6): 1019-42. <https://doi.org/10.1086/425185>.
39. Hillson, Simon. 2005. *Teeth*. 2nd ed. Cambridge manuals in archaeology. New York: Cambridge University Press.
40. INSERM. 2017. « Épigénétique · Inserm, La science pour la santé ». Inserm. 18 août 2017. <https://www.inserm.fr/dossier/epigenetique/>.

41. Janis, Christine M., et Mikael Fortelius. 1988. « On the Means Whereby Mammals Achieve Increased Functional Durability of Their Dentitions, with Special Reference to Limiting Factors ». *Biological Reviews* 63 (2): 197-230. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1988.tb00630.x>.
42. Jiménez-Arenas, Juan Manuel, Juan Antonio Pérez-Claros, Juan Carlos Aledo, et Paul Palmqvist. 2014. « On the Relationships of Postcanine Tooth Size with Dietary Quality and Brain Volume in Primates: Implications for Hominin Evolution ». *BioMed Research International* 2014 (janvier): e406507. <https://doi.org/10.1155/2014/406507>.
43. Joniot, Sabine, Damien Ostrowski, Florent Destruhaut, Thibault Canceill, et Philippe Pomar. 2018. *Anatomie dentaire: du fondamental à la clinique*. Guide clinique. Malakoff: Éditions CdP.
44. Kemp, T. S. 2005. *The Origin and Evolution of Mammals*. OUP Oxford.
45. Labonne. 2014. « Modèle de développement et évolution du patron dentaire chez les rongeurs actuels et fossiles. Radiation adaptative et émergence de phénotype : le cas des Arvicolinae (Rodentia) ». Doctorat en Paléontologie, Dijon: Université de Bourgogne.
46. Lan, Yu, Shihai Jia, et Rulang Jiang. 2014. « Molecular Patterning of the Mammalian Dentition ». *Seminars in Cell & Developmental Biology* 25-26 (février): 61-70. <https://doi.org/10.1016/j.semcdb.2013.12.003>.
47. Larousse, Éditions. s. d. « Définitions : mammifère - Dictionnaire de français Larousse ». Consulté le 11 février 2023. <https://www.larousse.fr/dictionnaires/francais/mammif%C3%A8re/49008>.
48. Lawton, John H., et Robert M. May, éd. 1995. *Extinction rates*. Oxford ; New York: Oxford University Press.
49. Le Dez. 2013. « Evolution des mâchoires et des dents depuis l'apparition de la vie sur Terre ». Thèse d'exercice de Docteur en Chirurgie Dentaire, Toulouse: Toulouse.
50. Le Gall, Marcel G., et Jean-François Lauret. 2011. *La fonction occlusale: implications cliniques*. 3e éd. entièrement revue et mise À jour. Collection JPIO. Rueil-Malmaison: Éd. CdP.
51. Lebas, François, TUDELA F., et Thierry Gidenne. 2010. « La domestication du Lapin s'est faite dans des clapiers ». *Cuniculture Magazine* 37 (janvier): 54-58.
52. Lee-Thorp, Julia A., Matt Sponheimer, et Julie Luyt. 2007. « Tracking changing environments using stable carbon isotopes in fossil tooth enamel: an example from the South African hominin sites ». *Journal of Human Evolution, African Paleoclimate and Human Evolution*, 53 (5): 595-601. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2006.11.020>.

53. Liem, Karel F. 1980. « Adaptive Significance of Intra- and Interspecific Differences in the Feeding Repertoires of Cichlid Fishes¹ ». *American Zoologist* 20 (1): 295-314. <https://doi.org/10.1093/icb/20.1.295>.
54. Linde-Medina, Marta, et Stuart A. Newman. 2014. « Limb, Tooth, Beak: Three Modes of Development and Evolutionary Innovation of Form ». *Journal of Biosciences* 39 (2): 211-23. <https://doi.org/10.1007/s12038-013-9355-2>.
55. Louchart, Antoine, Jean-Yves Sire, Cécile Mourer-Chauviré, Denis Geraads, Laurent Viriot, et Vivian de Buffrénil. 2013. « Structure and Growth Pattern of Pseudoteeth in *Pelagornis Mauretanicus* (Aves, Odontopterygiformes, Pelagornithidae) ». *PLoS ONE* 8 (11). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0080372>.
56. Luo, Zhe-Xi. 2007. « Transformation and Diversification in Early Mammal Evolution ». *Nature* 450 (7172): 1011-19. <https://doi.org/10.1038/nature06277>.
57. Luo, Zhe-Xi, Zofia Kielan-Jaworowska, et Richard L. Cifelli. 2004. « EVOLUTION OF DENTAL REPLACEMENT IN MAMMALS ». *Bulletin of Carnegie Museum of Natural History* 2004 (36): 159-75. [https://doi.org/10.2992/0145-9058\(2004\)36\[159:EODRIM\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2992/0145-9058(2004)36[159:EODRIM]2.0.CO;2).
58. Marshall, Andrew J., Corin M. Boyko, Katie L. Feilen, Ryan H. Boyko, et Mark Leighton. 2009. « Defining Fallback Foods and Assessing Their Importance in Primate Ecology and Evolution ». *American Journal of Physical Anthropology* 140 (4): 603-14. <https://doi.org/10.1002/ajpa.21082>.
59. Mayden, R. L. 1997. « A Hierarchy of Species Concepts: The Denouement in the Saga of the Species Problem ». 1997. <https://philpapers.org/rec/mayaho-6>.
60. McNab, Brian. 2019. « The Evolution of Endothermy in the Phylogeny of Mammals », juin, 1-21.
61. Miljutin, Andrei. 2009. « Substrate utilization and feeding strategies of mammals: Description and classification ». *Estonian Journal of Ecology* 58 (mars): 60-71. <https://doi.org/10.3176/eco.2009.1.07>.
62. Norcy, Elvire Le. 2015. « Prédicteurs morphologiques et démographiques de l'agénésie des troisièmes molaires : revue systématique de la littérature et méta-analyse ». *L'Information Dentaire*, octobre. <https://www.information-dentaire.fr/actualites/predicteurs-morphologiques-et-demographiques-de-l-agenesie-des-troisiemes-molaires-revue-systematique-d-e-la-litterature-et-meta-analyse/>.
63. Ollivier, Morgane. 2017. « Reconstruire et comprendre l'histoire de la domestication du chien grâce à la paléogénétique ». *Les nouvelles de l'archéologie*, n° 148 (septembre): 50-55. <https://doi.org/10.4000/nda.3728>.

64. Orlando, Ludovic. 2023. *La Conquête du cheval: Une histoire génétique*. Odile Jacob.
65. Orthlieb, J.D. 2013. « Fonctions occlusales : aspects physiologiques de l'occlusion dentaire humaine ». *EMC - Odontologie* 28-160-B-10 (janvier): 1-10.
66. Osborn, Henry Fairfield. 1888. « The Evolution of Mammalian Molars to and from the Tritubercular Type ». *The American Naturalist* 22: 1067-79.
67. Pereira, Maria João Ramos, Hugo Rebelo, Emma C. Teeling, Stephen J. O'Brien, Iain Mackie, Si Si Hla Bu, Khin Maung Swe, Mie Mie Khin, et Paul J.J. Bates. 2006. « Status of the World's Smallest Mammal, the Bumble-Bee Bat *Craseonycteris Thonglongyai*, in Myanmar ». *Oryx* 40 (4): 456-63. <https://doi.org/10.1017/S0030605306001268>.
68. Pineda-Munoz, Silvia, et John Alroy. 2014. « Dietary characterization of terrestrial mammals ». *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 281 (1789): 20141173. <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.1173>.
69. Polly, P. D. 2005. « Evolutionary Studies: Genetics, Development, and Palaeontology Interlock ». *Heredity* 96 (3): 206-7. <https://doi.org/10.1038/sj.hdy.6800778>.
70. Poplin, François. 1976. « Existe-t-il Une Corrélation Entre Les Anomalies de Nombre Des Dents Jugales et l'allongement Facial, Chez Le Chien? » *Anatomia, Histologia, Embryologia* 5 (1): 21-34. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0264.1976.tb00654.x>.
71. Popowics, T. E., J. M. Rensberger, et S. W. Herring. 2001. « The Fracture Behaviour of Human and Pig Molar Cusps ». *Archives of Oral Biology* 46 (1): 1-12. [https://doi.org/10.1016/s0003-9969\(00\)00102-3](https://doi.org/10.1016/s0003-9969(00)00102-3).
72. Reisz, Robert R. 2006. « Origin of Dental Occlusion in Tetrapods: Signal for Terrestrial Vertebrate Evolution? » *Journal of Experimental Zoology. Part B, Molecular and Developmental Evolution* 306 (3): 261-77. <https://doi.org/10.1002/jez.b.21115>.
73. Salazar-Ciudad, Isaac, et Jukka Jernvall. 2002. « A gene network model accounting for development and evolution of mammalian teeth ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 99 (12): 8116-20. <https://doi.org/10.1073/pnas.132069499>.
74. Saze, Hidetoshi. 2008. « Epigenetic memory transmission through mitosis and meiosis in plants ». *Seminars in Cell & Developmental Biology, Controlling Size Within Cells*, 19 (6): 527-36. <https://doi.org/10.1016/j.semcdb.2008.07.017>.
75. Schluter, Dolph. 2000. *The ecology of adaptive radiation*. Oxford series in ecology and evolution. Oxford: Oxford University Press.

76. Shadle, Albert R. 1936. « The Attrition and Extrusive Growth of the Four Major Incisor Teeth of Domestic Rabbits ». *Journal of Mammalogy* 17 (1): 15-21. <https://doi.org/10.2307/1374543>.
77. Shoshani, Jeheskel, Colin P. Groves, Elwyn L. Simons, et Gregg F. Gunnell. 1996. « Primate Phylogeny: Morphological vs Molecular Results ». *Molecular Phylogenetics and Evolution* 5 (1): 102-54. <https://doi.org/10.1006/mpev.1996.0009>.
78. Simpson, George Gaylord. 1945. *The Principles of Classification and a Classification of Mammals*. American Museum of Natural History.
79. Stedman, Hansell H., Benjamin W. Kozyak, Anthony Nelson, Danielle M. Thesier, Leonard T. Su, David W. Low, Charles R. Bridges, Joseph B. Shrager, Nancy Minugh-Purvis, et Marilyn A. Mitchell. 2004. « Myosin Gene Mutation Correlates with Anatomical Changes in the Human Lineage ». *Nature* 428 (6981): 415-18. <https://doi.org/10.1038/nature02358>.
80. Stock, D W. 2001. « The genetic basis of modularity in the development and evolution of the vertebrate dentition. » *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B* 356 (1414): 1633-53. <https://doi.org/10.1098/rstb.2001.0917>.
81. Stock, David W., Kenneth M. Weiss, et Zhiyong Zhao. 1997. « Patterning of the Mammalian Dentition in Development and Evolution ». *BioEssays* 19 (6): 481-90. <https://doi.org/10.1002/bies.950190607>.
82. Tenaillon, Olivier, et Ivan Matic. 2022. « L'impact des mutations neutres sur l'évolvabilité et l'évolution des génomes ». *médecine/sciences* 38 (10): 777-85. <https://doi.org/10.1051/medsci/2022122>.
83. Thomas, Frédéric, Thierry Lefevre, et Michel Raymond. 2010. *Biologie évolutive*. Bruxelles [Paris]: De Boeck CNRS.
84. Tütken, Thomas, Thomas M. Kaiser, Torsten Vennemann, et Gildas Merceron. 2013. « Opportunistic Feeding Strategy for the Earliest Old World Hipsodont Equids: Evidence from Stable Isotope and Dental Wear Proxies ». *PloS One* 8 (9): e74463. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0074463>.
85. Ungar, Peter S. 2010. *Mammal Teeth: Origin, Evolution, and Diversity*. Baltimore: J. Hopkins University Press.
86. Ungar, Peter S., et Jon Foster. 2018. « The Real Paleo Diet ». *Scientific American* 319 (1): 42-49. <https://www.jstor.org/stable/27173544>.
87. Ungar, Peter S., Frederick E. Grine, et Mark F. Teaford. 2008. « Dental Microwear and Diet of the Plio-Pleistocene Hominin *Paranthropus Boisei* ». *PloS One* 3 (4): e2044. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0002044>.

88. Vacher, Christian. 2009. « Anatomie clinique de l'articulation temporo-mandibulaire ». *Actualités Odonto-Stomatologiques*, n° 246 (juin): 129-33. <https://doi.org/10.1051/aos/2009003>.
89. Williams, John A. 2005. « Wear and wear particles—some fundamentals ». *Tribology International*, Ferrography and Friends - Pioneering Developments in Wear Debris Analysis, 38 (10): 863-70. <https://doi.org/10.1016/j.triboint.2005.03.007>.
90. Xu, Xing, Hailu You, Kai Du, et Fenglu Han. 2011. « An Archaeopteryx-like Theropod from China and the Origin of Avialae ». *Nature* 475 (7357): 465-70. <https://doi.org/10.1038/nature10288>.
91. Yamanaka, Atsushi. 2022. « Evolution and Development of the Mammalian Multicuspid Teeth ». *Journal of Oral Biosciences* 64 (2): 165-75. <https://doi.org/10.1016/j.job.2022.03.007>.
92. Yang, Tzu-Ruei, et P. Martin Sander. 2018. « The origin of the bird's beak: new insights from dinosaur incubation periods ». *Biology Letters* 14 (5): 20180090. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2018.0090>.

ANATOMIE DENTAIRE COMPARÉE ET ÉVOLUTION : LES ADAPTATIONS MORPHOLOGIQUE DES DENTURES MAMMALIENNES DANS LA COMPRÉHENSION DE LA DENT HUMAINE

RÉSUMÉ EN FRANÇAIS :

Le chirurgien-dentiste prévient, diagnostique et traite les maladies congénitales ou acquises, réelles ou supposées, de la bouche, des dents, des maxillaires et des tissus attenants. Il intervient donc à ce titre sur les tissus dentaires humains, dont il maîtrise parfaitement l'anatomie, la physiologie et la pathologie ainsi que leurs variabilités inter-individuelles. Cependant, connaît-il les mécanismes évolutifs responsables de la morphologie des dents telles qu'il les soigne au quotidien ? A-t-il conscience de la richesse de la variabilité inter-espèces des mammifères peuplant et ayant peuplé la planète, et donc de la place de l'Homme qu'il soigne, au sein de cette biodiversité ? Quels facteurs influencent l'adaptation et l'évolution de l'anatomie dentaire des mammifères ? Ces questions ont guidé les recherches conduites dans ce travail, en tentant de leur apporter un éclairage illustré, axé sur des considérations évolutives et fonctionnelles par une étude de morphologie dentaire descriptive comparée de plusieurs espèces mammifères domestiques actuelles.

TITRE EN ANGLAIS : COMPARATIVE DENTAL ANATOMY AND EVOLUTION: MORPHOLOGICAL ADAPTATIONS OF MAMMALIAN TEETH TO UNDERSTAND HUMAN TEETH

DISCIPLINE ADMINISTRATIVE : Chirurgie Dentaire

MOTS-CLEFS :

Dents, Évolution, Anatomie, Morphologie, Mammifères, Humains, Adaptation

INTITULÉ ET ADRESSE DE L'UFR :

Université Toulouse III-Paul Sabatier

Faculté de Santé – Département d'Odontologie — 3 Chemin des Maraîchers

31062 Toulouse Cedex 09

DIRECTEUR DE THÈSE : Docteur Sabine JONJOT