

UNIVERSITÉ TOULOUSE III - PAUL SABATIER

FACULTÉ DE CHIRURGIE DENTAIRE

ANNÉE : 2013

2013-TOU3-3008

T H E S E

POUR LE DIPLÔME D'ÉTAT DE DOCTEUR EN CHIRURGIE DENTAIRE

Présentée et soutenue publiquement

par

Mathieu LE DEZ

Le 12 Février 2013

ÉVOLUTION DES MÂCHOIRES ET DES DENTS DEPUIS L'APPARITION DE LA VIE SUR TERRE.

Directeur de thèse : Docteur Emmanuelle VIGARIOS

JURY

Président :	Professeur Philippe POMAR
1 ^{er} assesseur :	Docteur Emmanuelle VIGARIOS
2 ^{ème} assesseur :	Docteur Christiane LODTER
3 ^{ème} assesseur :	Docteur Henri CAP



FACULTÉ DE CHIRURGIE DENTAIRE

➔ DIRECTION

DOYEN

Mr SIXOU Michel

ASSESEURS DU DOYEN

• ENSEIGNANTS :

Mme GRÉGOIRE Geneviève

Mr CHAMPION Jean

Mr HAMEL Olivier

Mr POMAR Philippe

• PRÉSIDENTE DU COMITÉ SCIENTIFIQUE

Mme GRIMOUD Anne-Marie

• ÉTUDIANT :

Mr HAURET-CLOS Mathieu

CHARGÉS DE MISSION

Mr PALOUDIER Gérard

Mr AUTHER Alain

RESPONSABLE ADMINISTRATIF

Mme GRAPELOUP Claude

➔ HONORARIAT

DOYENS HONORAIRES

Mr LAGARRIGUE Jean +

Mr LODTER Jean-Philippe

Mr PALOUDIER Gérard

Mr SOULET Henri

➔ ÉMÉRITAT

Mr PALOUDIER Gérard

➔ PERSONNEL ENSEIGNANT

56.01 PÉDODONTIE

Chef de la sous-section :

Professeur d'Université :

Maîtres de Conférences :

Assistants :

Chargé d'Enseignement :

Mr VAYSSE

Mme BAILLEUL-FORESTIER

Mme NOIRRIT-ESCLASSAN, Mr VAYSSE

Mr DOMINÉ, Mme GÖTTLE

Mme BACQUÉ, Mme PRINCE-AGBODJAN, Mr TOULOUSE

56.02 ORTHOPÉDIE DENTO-FACIALE

Chef de la sous-section :

Maîtres de Conférences :

Assistants :

Chargés d'Enseignement :

Mr BARON

Mr BARON, Mme LODTER, Mme MARCHAL-SIXOU, Mr ROTENBERG,

Mme ELICEGUI, Mme OBACH-DEJEAN, Mr PUJOL

Mr GARNAULT, Mme MECHRAOUI, Mr MIQUEL

56.03 PRÉVENTION, ÉPIDÉMIOLOGIE, ÉCONOMIE DE LA SANTÉ, ODONTOLOGIE LÉGALE

Chef de la sous-section :

Professeur d'Université :

Maître de Conférences :

Assistant :

Chargés d'Enseignement :

Mr HAMEL

Mme NABET, Mr PALOUDIER, Mr SIXOU

Mr HAMEL

Mr MONSARRAT

Mr DURAND, Mr PARAYRE, Mr VERGNES

57.01 PARODONTOLOGIE

Chef de la sous-section : **Mr BARTHET**

Maîtres de Conférences : Mr BARTHET

Assistants : Mr MOURGUES, Mme VINEL

Chargés d'Enseignement : Mr. CALVO, Mme DALICIEUX-LAURENCIN, Mr LAFFORGUE, Mr PIOTROWSKI,
Mr SANCIER

57.02 CHIRURGIE BUCCALE, PATHOLOGIE ET THÉRAPEUTIQUE, ANESTHÉSIOLOGIE ET RÉANIMATION

Chef de la sous-section : **Mr CAMPAN**

Professeur d'Université : Mr DURAN

Maîtres de Conférences : Mr CAMPAN, Mr COURTOIS, Mme COUSTY

Assistants : Mme BOULANGER, Mr FAUXPOINT, Mme FERNET-MAGNAVAL

Chargés d'Enseignement : Mr GANTE, Mr L'HOMME, Mme LABADIE, Mr PLANCHAND, Mr SALEFRANQUE

57.03 SCIENCES BIOLOGIQUES (BIOCHIMIE, IMMUNOLOGIE, HISTOLOGIE, EMBRYOLOGIE, GÉNÉTIQUE, ANATOMIE PATHOLOGIQUE, BACTÉRIOLOGIE, PHARMACOLOGIE

Chef de la sous-section : **Mr KÉMOUN**

Professeur d'Université : Mme DUFFAUT

Maîtres de Conférences : Mme GRIMOUD, Mr KEMOUN, Mr POULET

Assistants : Mr BLASCO-BAQUE, Mme GAROBY-SALOM, Mme SOUBIELLE, Mme VALERA

Chargés d'Enseignement : Mr BARRÉ, Mme DJOUADI-ARAMA, Mr SIGNAT

58.01 ODONTOLOGIE CONSERVATRICE, ENDODONTIE

Chef de la sous-section : **Mr GUIGNES**

Maîtres de Conférences : Mr DIEMER, Mr GUIGNES, Mme GURGEL-GEORGEIN, Mme MARET-COMTESSE

Assistants : Mr ARCAUTE, Mlle DARDÉ, Mme DEDIEU, Mr ELBEZE, Mme FOURQUET, Mr MICHETTI

Chargés d'Enseignement : Mr BALGUERIE, Mr BELAID, Mlle BORIES, Mr ELBEZE, Mr MALLET, Mlle PRATS,
Mlle VALLAEYS

58.02 PROTHÈSES (PROTHÈSE CONJOINTE, PROTHÈSE ADJOINTE PARTIELLE, PROTHÈSE COMPLÈTE, PROTHÈSE MAXILLO-FACIALE)

Chef de la sous-section : **Mr CHAMPION**

Professeurs d'Université : Mr ARMAND, Mr POMAR

Maîtres de Conférences : Mr BLANDIN, Mr CHAMPION, Mr ESCLASSAN

Assistants : Mr DESTRUHAUT, Mr GALIBOURG, Mr LUCAS, Mr RAYNALDY, Mme SOULES

Chargés d'Enseignement : Mr ABGRALL, Mr DEILHES, Mr FARRÉ, Mr FLORENTIN, Mr FOLCH, Mr GHRENASSIA,
Mr KAHIL, Mme LACOSTE-FERRE, Mme LASMOLLES, Mr LUCAS, Mr MIR, Mr POGÉANT,
Mr RAYNALDY

58.03 SCIENCES ANATOMIQUES ET PHYSIOLOGIQUES, OCCLUSODONTIQUES, BIOMATÉRIAUX, BIOPHYSIQUE, RADIOLOGIE

Chef de la sous-section : **Mme GRÉGOIRE**

Professeur d'Université : Mme GRÉGOIRE

Maîtres de Conférences : Mme JONJOT, Mr NASR

Assistants : Mr AHMED, Mr CANIVET, Mr DELANNÉE

Chargés d'Enseignement : Mme BAYLE-DELANNÉE, Mme MAGNE, Mr MOUNET, Mr TREIL, Mr VERGÉ

*L'université Paul Sabatier déclare n'être pas responsable des opinions émises par les candidats.
(Délibération en date du 12 Mai 1891).*

Mise à jour au 1^{er} novembre 2012

- Remerciements -

A **ma maman**. Si j'en suis arrivé là, c'est bien grâce à toi maman. Dès l'école tu m'as transmis ton goût pour les sciences et par la suite celui pour la santé. Jamais tu n'as failli dans ton rôle de mère. Dans les périodes difficiles, telles que la première année de médecine lorsque j'étais à bout, sans ton appui je me serais effondré. Je sais que je peux tout te dire de ces choses qui parfois me tracassent. Je ne connais personne qui possède d'aussi belles qualités que les tiennes; c'est pourquoi je suis très fier de te ressembler.

A **mon papa**. Même si je pense que tu n'as pas vraiment compris ce que représentait ma première année d'études, en terme de difficultés et de mal être psychologique, je sais que maintenant tu prends conscience du chemin que j'ai parcouru.

A **mon frère** David. Tes propres études t'ont souvent amené à partir à l'autre bout du monde. Mais malgré la distance, j'ai toujours l'impression que tu n'es pas si loin. Si je suis si serein c'est parce que je sais que tu es très débrouillard et très doué. Je suis vraiment très fier de toi et de ton parcours.

A **mes grands-parents** pour avoir suivi de près ma progression dans ces six années d'étude. A mamie Jacqueline, pour toutes les fois où tu m'auras préparé de si délicieux repas. Grâce à toi, j'ai gagné un temps précieux pendant chacune de mes périodes de révision, tout en me régaland. A mamie Jeanine, pour l'affection que tu me portes.

A **mon arrière grand-mère** Marie Louise qui disait toujours que plus tard je serai docteur.

A **mon parrain** José, pour toutes ces profondes discussions sur la vie. A **ma marraine** Nicole, pour ton soutien permanent et pour toutes ces bonnes choses que tu cuisines.

A tous **mes amis** :

A **Vincent**, mon meilleur ami. Avant de te rencontrer je n'avais jamais fait la connaissance de quelqu'un qui te ressemble. Je ne compte plus les fois où je me suis étouffé en riant aux éclats par ta faute. Je peux tout te dire, tu peux tout entendre. Tu m'aides à regarder vers l'avenir lorsque je suis tourné vers le passé. J'admire ta confiance en la vie et ta joie de vivre. Ne change jamais.

A **Alicja**. J'ai tellement de chance de t'avoir rencontré. Mais peut être que certaines rencontres n'ont pas grand chose à voir avec le hasard. C'est avec toi que je suis devenu dentiste, que j'ai partagé les joies et les galères des premiers soins, les rires et les larmes (les larmes de rire surtout). Ton intelligence, ton assurance et ton humour sont hors normes. Avec toi, j'ai découvert ce que la Pologne avait fait de meilleur, après le double

kasza bien sûr. A David, pour t'on ouverture d'esprit.

A **Sarah**. Pour tous ces road trips où tu m'emmènes en voyage et où nous prenons le temps de parler. Je te connais bien, tu es franche et fiable. J'apprécie ta bonne humeur au quotidien et ton dynamisme. Tu ries toujours à mes blagues. J'espère qu'avec toi la route sera longue.

A **Cyrielle**, ma grande amie (1,75 m c'est beaucoup!). J'apprécie un grand nombre de tes qualités. J'aime entre autre ta motivation pour partir en classe de neige. Tu skies si bien. Tu es partout dans mes souvenirs de vie étudiante. Ces souvenirs sont pour moi inestimables; ils sont à mes yeux éternels.

A **Sophie**. Je suis très content d'avoir passé ces années d'étude à tes côtés, ainsi que ces vacances. Je partage avec toi le fait d'être parfois trop conciliant, trop arrangeant. Peu de gens sont aussi agréables à fréquenter et ont un caractère aussi bon que le tien. Sauf peut être au réveil...

A **Anne**. Pour toutes ces fois où je te houspille et que tu prends avec le sourire. Tu es généreuse et humaine, tu as le cœur sur la main.

A **Chloé**, pour ce que la Bretagne nous a donné. Pour moi juste le nom, pour toi le caractère aussi. Mais l'amitié est plus durable et plus vraie lorsque l'on est exigeant, droit et franc.

A mes amis de promo qui ont aussi contribué à rendre mes études formidables : **Lalao, Gauthier, Laura, Sébastien, Loïc et Nicolas**.

Un grand merci à mes amis du 3 chemin des maraîchers :

A **Cécilia**, pour le crocodile.

A **Jérémy**, pour ces soirées inoubliables au BDM et à ton appart.

A **Morgane**, pour cette chanson de Shakira qui te colle à la peau.

A **Quentin**, pour tout ce que tu ranges dans ta valise.

A **Camille**, pour m'avoir permis de rencontrer « someone like you ».

A **Antoine**, pour ta classe à la française.

A **Iskander**, pour ton imagination et ton sens de l'interprétation.

A **Lizza**, pour ce cheval du 82.

A **Jean Camille**, pour ta coupe et ta couleur aux sports d'hiver.

A **Cédric, Claire et Maxime** pour ma « vie sociale ».

A mes amis du lycée Raymond Naves: **Sébastien, Julie, Elsa et Ludovic**.

A mes amis d'enfance : **Caroline, Jean-Philippe et Marine**.

Aux enseignants qui m'auront marqué par leur savoir, leur savoir faire et leur savoir être : **M^{me} Noirrit, M^r Esclassan, M^{me} Gurgel-Georgelin, M^r Vaysse et M^{me} Vigaros**.

Aux chirurgiens dentiste que j'ai eu l'occasion d'assister ou de remplacer : Le **Dr François Marquié**, le **Dr Anne Simonpietri**, le **Dr Annie Dejoie-Le Gall**, le **Dr Fanny Ramirez** et le **Dr Jacques Théodoly**.

Et à leurs assistantes : **Angelica, Christelle, Valérie, Emmanuelle, Isabelle, Sabine et Inès**.

A mes interlocuteurs du Muséum d'Histoire Naturelle de Toulouse : **Anne Hauradou** et **Valérie Bernard**, qui m'ont apporté leur aide pour ce travail.

A **Claire Paludetto**.

Il m'est très difficile d'écrire ces mots. Ayant toujours été très nostalgique, ils résonnent dans ma tête comme une fin. J'espère parvenir à y voir un commencement.

A mon président de thèse,

Monsieur le Professeur Philippe POMAR,

-Professeur des Universités, Praticien Hospitalier d'Odontologie,

-Vice-Doyen de la Faculté de Chirurgie Dentaire de Toulouse,

-Lauréat de l'Institut de Stomatologie et Chirurgie Maxillo-Faciale de la Salpêtrière,

-Chargé de cours aux Facultés de Médecine de Toulouse-Purpan, Toulouse-Rangueil et à la Faculté de Médecine de Paris VI,

-Enseignant-chercheur au CNRS - Laboratoire d'Anthropologie Moléculaires et Imagerie de Synthèse (AMIS – UMR 5288 CNRS),

-Habilitation à Diriger des Recherches (H.D.R.),

-Chevalier dans l'Ordre des Palmes Académiques.

Vous me faites l'honneur d'accepter la présidence de mon jury de thèse. J'ai eu la chance de passer deux années de clinique à vos côtés. J'ai particulièrement apprécié votre bonne humeur. C'était toujours avec grand plaisir que nous vous retrouvions, ma chère binôme et moi, le vendredi au centre de soin. Je vous remercie sincèrement pour tout ce que vous m'avez apporté.

A ma directrice de thèse,

Madame le Docteur Emmanuelle VIGARIOS,

- Ancien assistant hospitalo-universitaire des centres de soins, d'enseignement et de recherche dentaire,
- Praticien Hospitalier,
- Docteur en Chirurgie Dentaire,
- Docteur de l'Ecole des Hautes Etudes en Sciences Sociales (mention Anthropologie Sociale),
- Diplôme d'Université de Psychologie Médecine Générale,
- Diplôme d'Université d'Occlusodontie et Prothèses,
- CES de Prothèse Maxillo-Faciale,
- Lauréat de l'Université Paul Sabatier.

Je vous remercie d'avoir accepté de me suivre dans ce travail. Même si je n'ai pas eu la chance de passer beaucoup de temps à vos côtés durant ma formation clinique, les quelques fois où ce fut le cas, votre conscience professionnelle et votre empathie m'ont beaucoup touché. Veuillez trouver ici l'expression de ma reconnaissance la plus sincère.

A mon jury de thèse,

Madame le Docteur Christiane LODTER,

- Maître de Conférences des Universités, Praticien Hospitalier d'Odontologie,
- Docteur en Chirurgie Dentaire,
- Docteur de l'Université Paul Sabatier,
- Spécialiste qualifié en Orthopédie Dento-Faciale,
- Habilitation à Diriger des Recherches (H.D.R.).

Je suis honoré que vous ayez accepté de siéger à mon jury de thèse. J'ai surtout eu l'occasion de suivre vos cours, plus que de vous suivre en clinique puisque je ne me suis pas orienté vers votre spécialité. Cependant, j'ai particulièrement apprécié votre façon de nous présenter et de nous enseigner l'orthopédie-dento-faciale. Vous avez à mes yeux su rendre le sujet passionnant. Je vous remercie pour votre pédagogie et pour votre bienveillance.

A mon jury de thèse,

Monsieur Henri CAP ,

- Gestionnaire des collections de Zoologie du muséum de Toulouse
- Doctorat en Neurosciences : éthologie et évolution (Université Paul Sabatier, Toulouse)
- DEA systématique animale et végétale (Muséum National d'Histoire naturelle, Paris)
- DESU comportement et systématique (Université Paul Sabatier, Toulouse)
- Licence et Maîtrise Biologie des Organismes des Populations et Ecosystème (Université Paul Sabatier, Toulouse)
- Chargé d'enseignement en Biologie animale (Université Jean-François Champollion, Albi)
- Chargé d'enseignement en Ecologie comportementale (Université Paul Sabatier, Toulouse)
- Chargé d'enseignement en Phylogénétique et évolution (Muséum National d'Histoire naturelle, Paris)

Merci d'avoir accepté de siéger à mon jury de thèse. Je vous suis reconnaissant pour l'aide que vous m'avez apportée dans le cadre de ce travail. Je salue votre sympathie et vos connaissances. Veuillez trouver ici l'expression de mes sentiments les meilleurs.

Table des matières.

Introduction.....	p 17
1. Phylogénie.....	p 20
1.1 Quelques grands moments de l’histoire de la terre.....	p 21
1.2 Théorie de l’évolution – Du darwinisme à la cladistique.....	p 22
1.2.1 Le caractère et l’homologie.....	p 25
1.2.2 Convergence et réversion.....	p 27
1.2.3 Le cladogramme.....	p 29
1.3 La sélection naturelle.....	p 33
1.4 Niches écologiques et paléo-environnements.....	p 36
2. Confrontation sélection naturelle / environnement : le jeu de l’évolution.....	p 39
2.1 La convergence.....	p 40
2.2 La réversion.....	p 43
2.3 La « course aux armements », une coévolution.....	p 45
2.4 La sélection sexuelle.....	p 47

3. Sur les pas de l'homme et de son appareil manducateur.....	p 51
3.1 En parcourant le cladogramme.....	p 52
3.2 Le passage du « type reptilien » au «type mammalien ».....	p 66
3.2.1 Au niveau de l'articulation des mâchoires.....	p 67
3.2.1.1 L'origine de la mâchoire « reptilienne ».....	p 67
3.2.1.2 L'origine de l'articulation temporo-mandibulaire (ou ATM) mammalienne.....	p 70
3.2.2 Au niveau de la denture.....	p 75
3.2.2.1 Définitions.....	p 75
3.2.2.2 Les acquis des mammifères dans le règne animal.	p 78
3.2.2.3 L'origine des dents jugales des mammifères.....	p 80
4. L'adaptation de l'homme à son régime alimentaire parmi les autres adaptations animales.....	p 84
4.1 La notion d'«adaptation ».....	p 85
4.1.1 Chez les non mammaliens fossiles.....	p 86
4.1.2 Chez les non mammaliens actuels.....	p 88
4.1.3 Une autre forme d'adaptation : l'anodontie.....	p 89
4.2 Quelques clades remarquables.....	p 90
4.2.1 Les rongeurs.....	p 90
4.2.2 Les carnivores.....	p 94
4.2.3 Les ruminants.....	p 97

4.3 La particularité des primates et de l' <i>Homo sapiens</i>	p 102
Conclusion.....	p 107
Annexes : 1- L'échelle des temps géologique.....	p 111
2- La position des continents.....	p 116
3- Les grandes extinctions massives.....	p 117
4- Le cladogramme.....	p 118
5- Les phases du cycle masticatoire de l'homme.....	p 125
Bibliographie.....	p 126

Introduction.

La plupart des travaux et des publications du moment dans le domaine de l'odontologie se propose de regarder vers l'avenir. C'est d'ailleurs, en général, le propre de la médecine que de faire avancer les acquis de la science. Les thérapeutiques proposées à nos patients deviennent de plus en plus efficaces, et, dans une certaine mesure, de moins en moins inconfortables.

Le chirurgien dentiste, parmi les autres acteurs de santé, est alors toujours plus performant lorsqu'il prend en charge les pathologies des dents, des maxillaires, et des tissus mous attenants. Pour lui, l'anatomie dento-maxillo-faciale est acquise. Elle est le pré-requis indispensable à la pratique de sa discipline. Cette anatomie est le point de départ de quantité de raisonnements qui ont abouti à de nombreuses propositions thérapeutiques, aussi bien dans les domaines de la prothèse (qu'elle soit dentaire ou maxillo-faciale), que de l'occlusodontie, de l'orthopédie dento-faciale, de la chirurgie ou de l'odontologie restauratrice.

Ce travail, quant à lui, se tourne vers le passé. Nous allons, en partant du passé le plus lointain de l'homme qu'il est possible d'envisager, c'est-à-dire l'apparition de la vie, tenter de comprendre comment *Homo sapiens* a acquis sa propre configuration dento-maxillo-faciale ; son anatomie propre.

Il n'est pas envisageable de dissocier l'évolution de la mâchoire d'un animal de l'évolution de l'être en entier. L'évolution d'un être vivant s'envisage dans sa globalité. Toutefois, parmi la multitude de caractères qui définissent les espèces, la mâchoire et la denture vont être déterminantes. Car c'est par là que l'individu répond à un besoin primaire, qui arrive en deuxième position juste après le besoin de respirer, celui de se nourrir.

Jusqu'à l'apparition des premiers mammifères, mâchoires, dentures et articulations temporo-mandibulaires restaient relativement primitives ; elles pouvaient toutefois refléter une certaine « adaptation » de l'être à son environnement. Chez les mammaliens, des changements morphologiques profonds ont permis à certains groupes de parfaire cette « adaptation ». Ainsi, nous verrons si les primates (et donc l'homme) peuvent être considérés comme autant spécialisés que d'autres groupes qui leur sont cousins tels que les carnivores, les ruminants ou les rongeurs.

Nous laisserons volontairement de côté les ancêtres « récents » de la lignée humaine ; car au regard du chemin parcouru depuis l'apparition du vivant, nous considérerons les

premiers hominines (à partir d'*Orrorin tugenensis* : - 7 M.A) comme étant pratiquement semblables à ce que nous sommes aujourd'hui.

Il sera nécessaire, en amont de ces considérations, d'aborder des notions de phylogénie. Cette science se définit par l'étude des relations de parenté entre les différents êtres vivants en vue de comprendre leur évolution.

1. Phylogénie.

1.1 Quelques grands moments de l'histoire de la terre. [18]

La terre est une planète vieille de 4500 millions d'années (M.A.) (ou 4,5 milliards d'années). Il peut être intéressant de rapporter l'âge de la terre à la durée d'une année civile. Ainsi, en considérant que la terre s'est formée le 1^{er} janvier à 00h00 et qu'à l'instant présent nous sommes au soir du 31 décembre à 23h59, au moment du décompte de la dernière seconde, nous pouvons inscrire sur le calendrier les étapes importantes de la vie.

10 février (4000 M.A.) : Premiers procaryotes.

22 février (3850 M.A.) : Premières traces d'oxygène.

20 juillet (2000 M.A.) : Premiers eucaryotes.

16 novembre (550 M.A.) : Début des temps fossilifères.

20 novembre (500 M.A.) : Premiers vertébrés.

25 novembre (430 M.A.) : Apparition de la mâchoire chez les vertébrés.

02 décembre (350 M.A.) : Sortie des eaux.

12 décembre (220 M.A.) : Premiers mammifères.

24 décembre (70 M.A.) : Premiers primates.

31 décembre à 12h30 (6 M.A.) : Premiers hominines.

31 décembre à 23h49 (0,1 M.A.) : Premiers *Homo sapiens*.

Précisons qu'il s'agit d'évènements qui n'apparaissent pas à des dates ponctuelles mais qui se mettent en place sur des intervalles de temps souvent considérables. Bien que ces dates restent quelque peu approximatives, elles permettent de se rendre compte que l'évolution des espèces ne peut s'apprécier et se comprendre que sur une échelle de temps colossale. L'évolution biologique est contre intuitive parce qu'elle constitue un fait d'une ampleur et d'une portée qui échappent à nos sens, et sur des durées qui nous sont inconcevables.

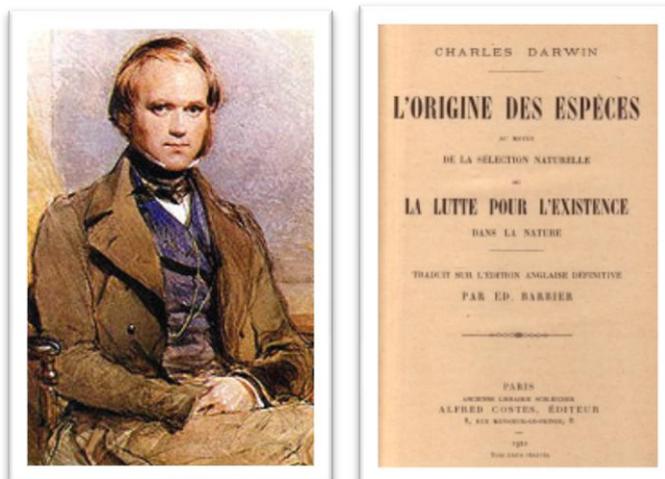
[Annexe : L'échelle des temps géologiques]

1.2 Théorie de l'évolution – Du darwinisme à la cladistique. [1] [16] [17]

On dénombre plus de 1 749 577 espèces vivantes à ce jour. Mais bien plus ont habité la planète ; car des espèces qui prospéraient autrefois sont désormais éteintes. Une espèce se définit par un critère d'interfécondité : si deux êtres peuvent se reproduire et que leur descendance est fertile, alors ils appartiennent à la même espèce. Depuis son apparition sur terre, la vie a donc connu une incroyable diversification. Dès l'antiquité, les hommes ont essayé de classifier les espèces, vivantes ou fossiles, dans le but de mettre de l'ordre dans l'immense diversité du vivant. Cette étape s'avère être un pré requis indispensable pour comprendre comment le vivant évolue.

Par le passé, nombre de classifications ont été proposées. Elles pouvaient s'établir selon une multitude de caractères assez peu pertinents, souvent morpho-anatomiques (tels que la taille, la forme générale, ou bien la couleur). PLINE L'ANCIEN (23-79) a été l'auteur d'une vaste *Historia Naturalis*, composée de 37 volumes, qui proposait une classification utilitaire.

Ce n'est qu'au XIXème siècle, que Charles DARWIN (1809-1882) suggéra que le fil directeur était à chercher en étudiant non pas les variations des caractères acquis, mais celles des seuls caractères héréditaires, transmis aux générations suivantes. De cette façon, la ressemblance entre deux espèces provient des caractères qu'elles ont toutes deux héritées d'une espèce ancestrale. Il devient alors légitime de regrouper ces deux espèces au sein d'un même taxon. Un taxon est une unité systématique, dans une classification. C'est dans son ouvrage *L'origine des espèces* (1859) que Darwin est le premier à expliciter l'idée de « descendance avec modification ». Dès lors, il semble désormais possible d'établir une classification exhaustive et cohérente du monde vivant, fondée sur l'apparemment évolutif et lui seul. De telles relations de parenté seront représentées en arbre phylogénétique.



Portrait de Charles Darwin - 1830 -

En 1950, Willi HENNIG (1913-1976) fonde la systématique phylogénétique (ou cladistique). Cette dernière s'est largement développée et fait désormais référence. Elle se propose de retrouver les parentés évolutives entre les espèces en les rassemblant en groupes monophylétiques, c'est à dire en groupes comportant un ancêtre commun ainsi que la totalité de ses descendants. Un groupe monophylétique est défini par, au moins, une synapomorphie. Ce terme sera défini par la suite.

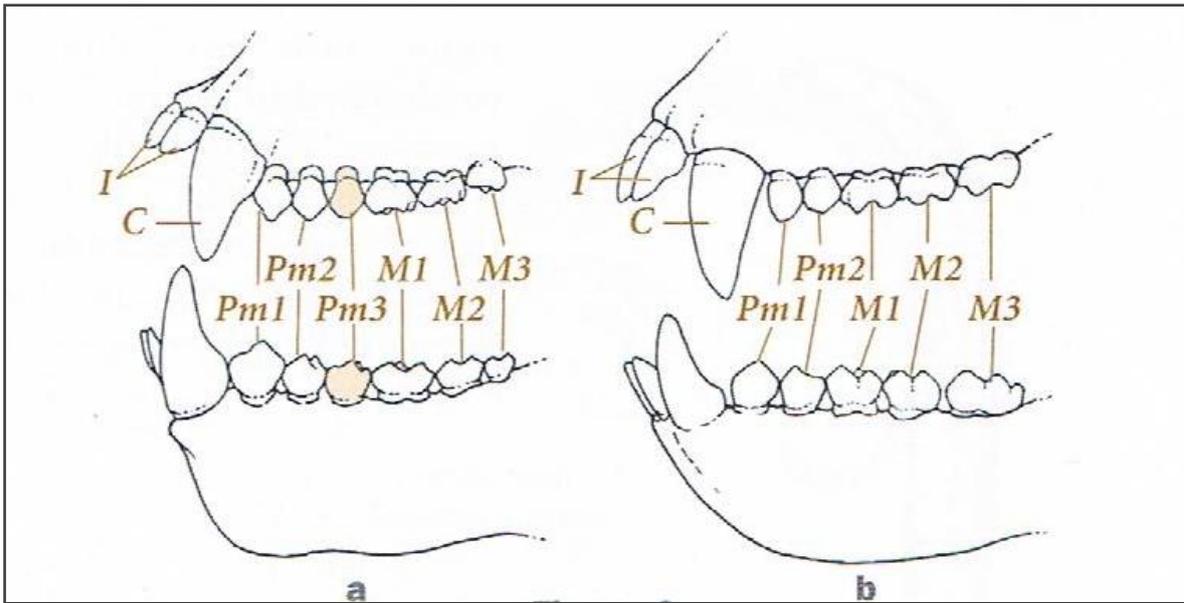
Si, au sein d'un groupe d'étude donné, il y a eu une variation héréditaire d'un caractère, cela signifie que ce dernier présente deux états : un état ancestral (le plus ancien) et un état dérivé (le plus récent, celui qui résulte de la transformation).

Le partage d'un état ancestral, ou symplésiomorphie, ne doit pas être pris en compte puisqu'il est également partagé par des espèces extérieures au groupe ; il n'apporte pas d'information sur les relations immédiates de parenté dans le groupe.

Par exemple, si l'on étudie le groupe des simiiformes (primates chez qui les deux os frontaux, initialement distincts, ont fusionné) on se rend compte que certains présentent une denture de 36 dents : 2 incisives, 1 canine, 3 prémolaires, 3 molaires par hémis arcade. Ce caractère, bien qu'évidemment hérité d'un ancêtre commun, ne permet pas de définir un sous groupe chez les simiiformes car on retrouve cette formule dentaire chez bien d'autres primates. En d'autres termes, l'ancêtre hypothétique ayant pour la première fois présenté cette denture est bien l'un des ancêtres des simiiformes, mais également l'ancêtre de beaucoup d'autres primates (comme le lémurien ou le tarsier). La denture précédemment décrite est, à l'intérieur du cadre d'étude des simiiformes, un caractère primitif partagé, c'est à dire une symplésiomorphie. Elle correspond en réalité à la denture permanente des premiers primates.

Par contre, le partage par plusieurs espèces du groupe étudié d'un état dérivé, qui est le résultat d'un évènement évolutif unique ayant eu lieu au sein du groupe, est signe de parenté encore plus marquée entre certains membres du groupe. Ce caractère dérivé partagé, ou synapomorphie, détermine un groupe monophylétique au sein du groupe d'étude initial

En donnant une suite à l'exemple précédent, toujours si l'on considère les simiiformes, la disparition de la 3^{ème} prémolaire qui peut s'observer chez certains d'entre eux est une innovation. Ainsi, ce caractère évolué justifie que l'on définisse un sous groupe au sein des simiiformes, celui des catarrhiniens. La denture de 32 dents (2 incisives, 1 canine, 2 prémolaires, 3 molaires) est, à l'intérieur du cadre d'étude des simiiformes, un état dérivé du caractère ancestral, c'est-à-dire une synapomorphie.



Représentation de deux types de dentures : ancestrales (a) et dérivées (b)

I : Incisive C : Canine Pm : Prémolaire M : Molaire

1.2.1 Le caractère et l'homologie. [15]

Un caractère est un attribut observable d'un organisme, en d'autres termes, le caractère est la désignation de ce que l'on observe. Pour pouvoir aboutir à un arbre, il est nécessaire que les caractères soient comparables et comparés. Dans cette optique comparative, un caractère est donc une structure identifiée comme similaire chez deux (ou plusieurs) organismes. Cette similitude, puisque observée sous le regard de la phylogénie, constitue une hypothèse d'homologie.

La définition complète du caractère en systématique est donc une série d'attributs observables d'organismes sur lesquels on peut poser une hypothèse d'homologie.

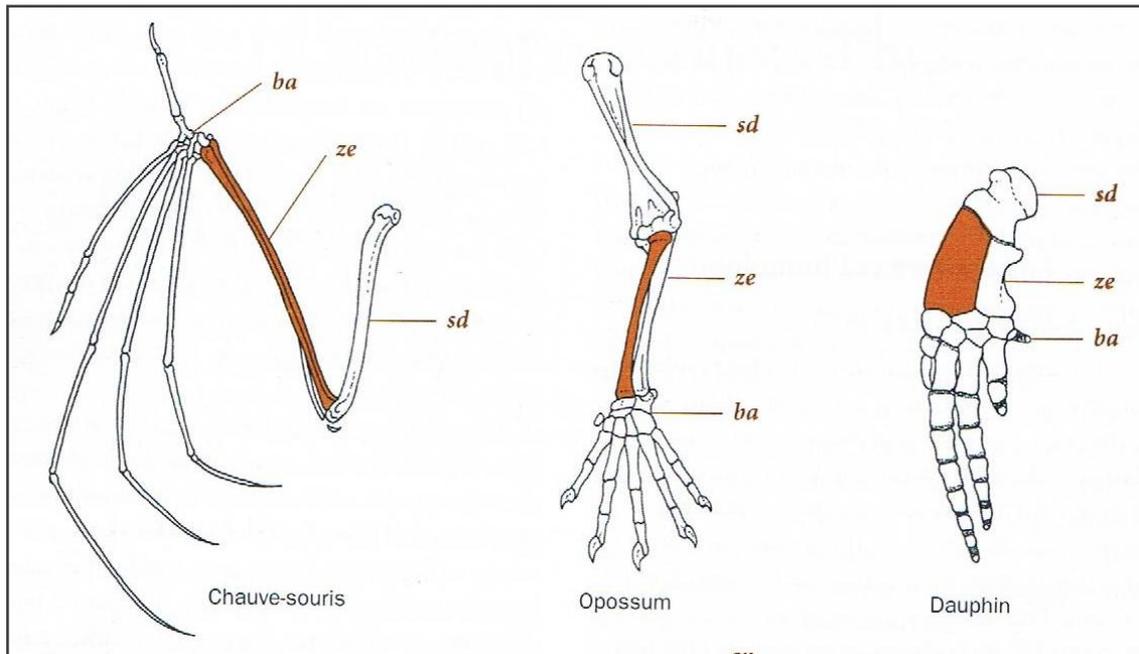
L'homologie revêt deux aspects.

Premièrement, nous parlons de structures homologues lorsque, après comparaison avec plusieurs êtres vivants, elles présentent le même plan d'organisation, les mêmes connections avec les structures voisines, quelles que soient leurs formes et leurs fonctions. C'est l'homologie primaire. Une hypothèse sur l'homologie est alors posée.

Deuxièmement, nous parlons également de structures homologues lorsqu'elles sont héritées d'un ancêtre commun. Il s'agit alors de l'homologie de descendance dite homologie secondaire. Cette dernière n'a de sens que dans un cadre taxonomique précis.

Par exemple, l'aile du perroquet est homologue à l'aile de l'aigle, en tant qu'aile (c'est une homologie dans le cadre du taxon des oiseaux). Mais on ne peut pas dire que l'aile du perroquet et l'aile de la chauve-souris soient homologues en tant qu'ailes car ces deux espèces ne l'ont pas hérité d'un ancêtre qu'elles ont en commun. La chauve-souris étant un mammifère. Par contre, il reste possible de dire que l'aile du perroquet et l'aile de la chauve-souris sont homologues en tant que membres pairs antérieurs dans le cadre du taxon des tétrapodes. Ces deux espèces ont hérité leur membre antérieur d'un ancêtre qu'elles ont en commun, qui est l'ancêtre commun à tous les tétrapodes.

Le taxon correspond à un nœud, un embranchement de l'arbre phylogénétique. Il est défini par au moins un caractère dérivé propre (synapomorphie). Il est monophylétique, c'est-à-dire qu'il comprend un ancêtre commun chez qui la synapomorphie est apparue la première fois, ainsi que la totalité de ses descendants connus.



Membres antérieurs de trois mammifères, illustrant la notion de plan d'organisation :

ba : Basipode sd : Stylopede ze : Zeugopode

Il faut maintenant replacer ces définitions dans l'ordre : on formule d'abord une hypothèse d'homologie primaire, laquelle sera ensuite éventuellement confirmée par l'arbre qui sera défini par l'homologie de descendance.

En réalité, l'homologie de descendance ne peut être obtenue qu'à travers un arbre. Parmi tous les arbres que l'on pourrait imaginer, la méthode cladistique va choisir de construire le plus parcimonieux, c'est-à-dire celui qui présentera le plus petit nombre d'évènements évolutifs le long de ses branches. On peut constater que chaque évènement évolutif (ou état innovant d'un caractère : synapomorphie) est distribué de façon groupée dans l'arbre, de telle sorte que son apparition n'ait lieu que sur une seule branche de l'arbre. Les espèces positionnées sur l'arbre, en aval de l'évènement évolutif ; c'est-à-dire qui proviennent de la branche en question, présenteront la synapomorphie (ou homologie secondaire), héritée de l'ancêtre commun. En revanche, si l'évènement évolutif apparaît en plusieurs endroits de l'arbre, cela révèle que l'hypothèse d'homologie initiale est fautive. Il s'agit alors d'une homoplasie, d'une ressemblance qui n'est pas héritée d'un ancêtre commun (convergence ou réversion).

Pour conclure, la découverte d'une similitude entre deux espèces nous amène à émettre une hypothèse d'homologie primaire. On postule qu'il pourrait s'agir d'une similitude héritée d'un ancêtre que les deux espèces auraient en commun. L'arbre le plus parcimonieux

donnera la réponse. Toutes les homologies primaires confirmées sont des homologies secondaires (ou synapomorphies) héritées d'un ancêtre commun. Toutes les homologies primaires réfutées sont des homoplasies, des ressemblances non héritées d'un ancêtre commun (convergence ou réversion).

1.2.2 Convergence et réversion.

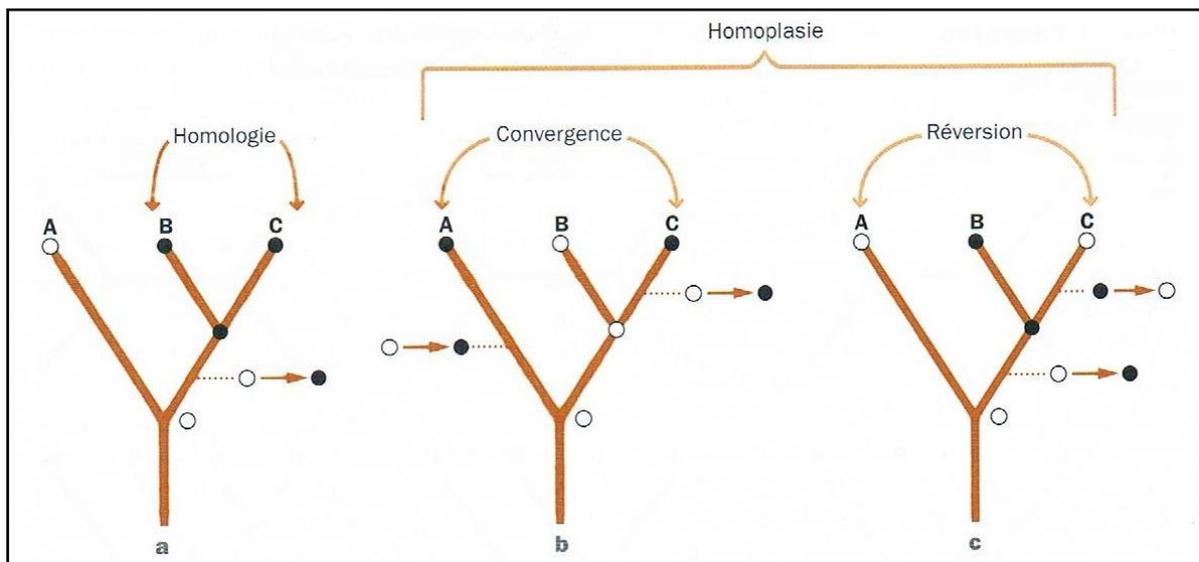
Certaines ressemblances sont des convergences, c'est-à-dire le résultat de l'acquisition d'un même caractère, de façon indépendante, dans deux ou plusieurs branches distinctes du vivant. Le caractère innovant servant à définir le taxon apparaît alors dans un ou plusieurs autres taxons éloignés (non directement apparenté au premier). Des exemples de convergence seront détaillés par la suite, mais précisons dès maintenant la cause d'une telle homoplasie. Le milieu dans lequel l'être vivant évolue exerce sur lui une pression. Pour supporter cette pression et prospérer, des êtres appartenant à des groupes différents peuvent parfois adopter la même stratégie adaptative, qui, au regard de l'évolution, les conduit à présenter des caractères similaires. La convergence s'opère lorsque le milieu imprime sur les êtres vivants, les mêmes contraintes.

Parfois, le caractère innovant servant à définir le taxon va pouvoir être secondairement dérivé dans une partie de ce taxon. Les tétrapodes par exemple, sont caractérisés par des membres locomoteurs munis de doigts, au nombre de cinq initialement. Parmi les tétrapodes, dans des taxons de rang inférieur, ce caractère a été remodelé : les oiseaux présentent quatre « doigts », les équidés un seul.

Il est très difficile de faire comprendre que tous les organismes vivant actuellement sont aussi évolués les uns que les autres, étant donné que les lignées auxquelles ils appartiennent ont toutes vécu le même temps évolutif. Considérer la spécificité humaine comme qualitativement supérieure à celle des autres organismes n'a pas de valeur scientifique. Il faut se représenter les espèces comme des mosaïques de caractères. Chaque espèce se définit par une multitude de caractères et chacun d'entre eux va pouvoir présenter, soit l'état ancestral, soit l'état innovant. Si, par exemple, on considère le volume cérébral, on peut dire que l'homme est plus évolué que le cheval, car il présente l'état de caractère innovant du volume de la boîte crânienne augmenté. Mais en considérant la partie distale des membres locomoteurs, le cheval est plus évolué que l'homme. En effet, ce dernier possède l'état de caractère ancestral : cinq doigts à ses pieds (tout comme les

premiers tétrapodes), tandis que le cheval présente un état de caractère innovant : un seul doigt (et à ce titre appartient au taxon des équidés).

Enfin, dans certains rares cas, le caractère peut, toujours au cours de l'évolution des espèces, revenir à un état primitif. On parlera alors de réversion.



Ci-après, représentation des différentes catégories de ressemblance. Due à l'homologie secondaire (a), due à une convergence (b) et due à une réversion (c).

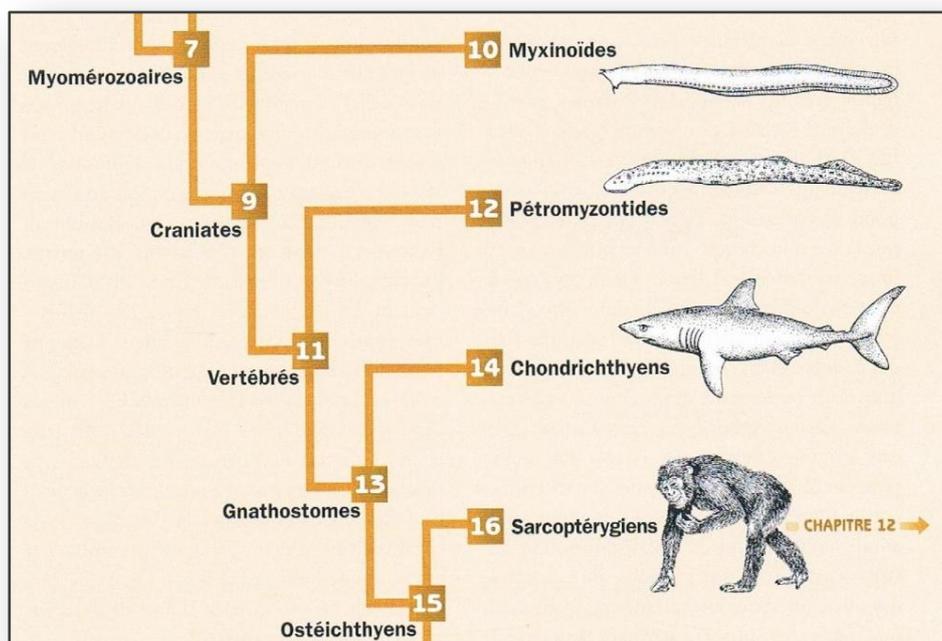
- Rond blanc : Etat primitif d'un caractère
- Rond noir : Etat évolué d'un caractère
- La flèche entre les deux indique le sens de transformation

1.2.3 Le cladogramme. [Annexe : Le cladogramme selon LECOINTRE] [26]

En sciences naturelles, la science des classifications est la systématique. Sa première tâche est de procéder à l'identification, la description et l'inventaire des êtres vivants actuels et fossiles. Dans un second temps, leur classification va permettre de rendre intelligible leur immense diversité. Cette classification ne repose pas sur n'importe quelle logique. Les individus, les populations puis les espèces entretiennent des liens par leur généalogie ; au cours du temps ils se modifient et lèguent leurs acquis à leur descendance. La logique la plus pertinente pour classer les espèces, celle de leur parenté évolutive, permet d'établir le cladogramme. Il est l'arbre unique du monde vivant.

Le cladogramme exprime les relations phylogénétiques entre les taxons, et ses nœuds sont définis par des synapomorphies. En d'autres termes, le cladogramme exprime une série de taxons emboîtés les uns dans les autres.

Le taxon est défini par au moins un caractère dérivé propre (synapomorphie). Il est monophylétique, c'est-à-dire qu'il comprend un ancêtre commun (chez qui la synapomorphie est apparue la première fois) et la totalité de ses descendants connus. Deux taxons frères ont le même rang. Le rang est donné par la position de la branche dans l'arbre. Par exemple, l'arbre montre que les vertébrés sont un taxon de même rang que celui des myxinoïdes, d'un rang inférieur à celui des craniates et supérieur à celui des gnatostomes. Mais il est préférable de retenir le rang relatif (la position dans l'arbre) plutôt que le rang absolu (qui reste arbitraire).



Représentation schématique d'une portion du cladogramme.

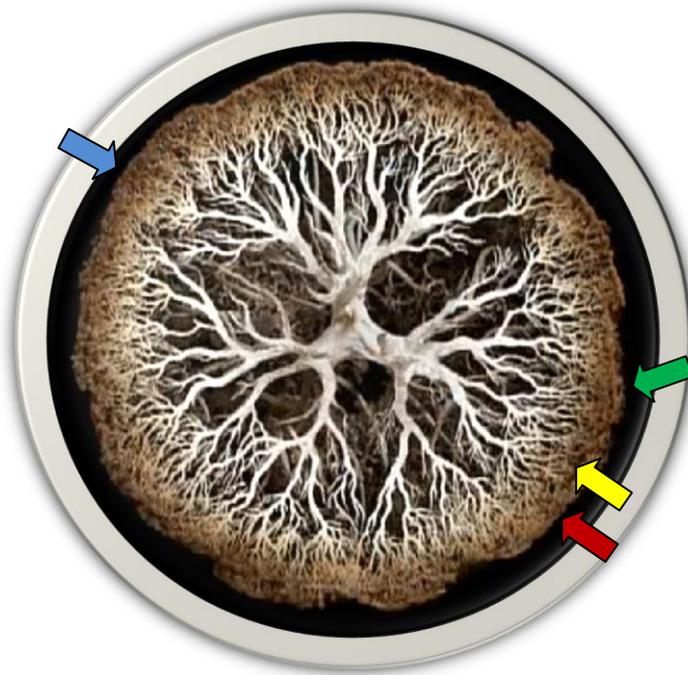
La base de l'arbre représente l'apparition du vivant sur terre. La cellule est l'unité fondamentale de la vie, et les plus petits organismes vivants sont formés d'au moins une cellule. Ils sont capables de recopier par eux même leur séquence d'ADN et de cette façon de propager l'information génétique dans l'espace et dans le temps. De plus, ils sont capables d'assurer eux même la traduction de cette information génétique en protéines constitutives. Ces propriétés d'autonomie définissent la vie. Alors, le vivant va évoluer dans trois directions distinctes :

-Les archées forment un groupe d'organismes à structure procaryote, c'est-à-dire dépourvus de noyaux. Ils sont très divers en morphologie comme en physiologie. Ils présentent, parmi d'autres caractères, une membrane cellulaire lipidique particulière dans laquelle la liaison qui relie l'acide gras à l'alcool est de type éther.

-Les eubactéries sont également des organismes à structure procaryote. Ce groupe rassemble la plupart des bactéries que la microbiologie classique a mise en évidence. Elles présentent, entre autre, une paroi cellulaire de peptidoglycanes contenant de l'acide muramique.

-Les eucaryotes sont unicellulaires ou pluricellulaires. Leur information génétique est contenue dans le noyau de leurs cellules ; ce dernier étant limité par une enveloppe nucléaire.

Par la suite, chaque branche va se développer, se ramifier. Ainsi, pour être au plus près de la réalité du cladogramme, il faudrait le représenter non pas par un arbre unique, mais plutôt par un buisson dépourvu de racines qui naitrait de la divergence de trois troncs principaux (les trois groupes précédemment décrits).



Représentation schématique du cladogramme en un buisson sphérique qui ne pousse pas vers le haut mais dans tous les sens.

Les flèches colorées nous permettent de positionner différentes espèces :

-  L'homme
-  Le diarthrognathe
-  Le girofler
-  Le streptocoque mutans

Le temps évolutif augmente lorsqu'on se déplace du centre de l'arbre vers sa périphérie. Les espèces vivantes à l'heure actuelle vont être situées sur les branches les plus terminales de l'arbre. Celles qui n'atteignent pas la périphérie mais qui prennent fin avant représentent les espèces désormais éteintes.

La cladistique, qui se proposait d'organiser l'arbre phylogénétique du vivant en clades, y est parvenu. De cette façon, toutes les espèces sont représentées et ordonnées.

Un clade regroupe ainsi un ancêtre et l'ensemble de ses descendants, il représente donc une totalité de descendance. La classification phylogénétique du vivant ne reconnaît actuellement que les clades, ou taxon monophylétique.

Si l'on choisit de parcourir l'arbre et de réemprunter le chemin qui mène à l'homme (qui se situe à l'extrémité d'une branche terminale), on passe par tous les clades de son passé évolutif. C'est ce que nous allons faire, et parmi tous les caractères qui définissent un clade, nous nous intéresserons en particulier aux mâchoires et à la denture.

1.3 La sélection naturelle. [8]

Ce n'est pas parce que nos sens nous montrent un monde stable que celui-ci ne change pas. La vitesse du changement est tout simplement imperceptible à nos yeux. Comme le disait DIDEROT (1713-1784) : « De mémoire de rose, on n'a jamais vu mourir un jardinier ».

Le véritable moteur de l'évolution est le couple variabilité/sélection.

La variabilité peut être préexistante ou bien nouvelle. La variabilité préexistante va être représentée par les différents allèles que peut posséder un gène. La variabilité nouvelle, quant à elle, s'exprime par la mutation. Ce n'est que parce que chaque être vivant présente l'incroyable caractéristique de pouvoir varier de ses semblables, que l'évolution est rendue possible. Cette variabilité va d'abord concerner le génome de l'individu, lorsque son ADN subit une mutation génétique. Une fois le génotype de l'individu modifié, la variation pourra alors s'exprimer au niveau de son phénotype (le phénotype est l'ensemble des caractères observables d'un individu) par le jeu de la traduction de l'ADN en protéines.

Les mutations sont des accidents de copie des bases de l'ADN (A, T, C et G) se produisant le plus souvent au cours de sa réplication. L'ADN nouvellement synthétisé n'est alors plus une réplique exacte. Dans d'autres cas, la mutation peut être la cause de dommages subis par l'ADN. Ces accidents peuvent ne concerner qu'une base de la double hélice, (comme dans les cas de substitution, insertion ou délétion) ou bien affecter une portion plus ou moins longue de l'ADN (insertions ou délétions pouvant toucher plusieurs milliers voire millions de bases). Les conséquences des mutations peuvent être multiples : apparition de nouveaux allèles, ajout/suppression de gènes, activation/désactivation génique, etc.

Pour qu'une mutation puisse participer à la sélection naturelle, il faut qu'elle puisse se transmettre à la descendance. Chez les eucaryotes supérieurs, la mutation n'est transmise aux descendants que si elle affecte les cellules sexuelles, et non pas les cellules somatiques. On parle alors de mutation germinale. Par ailleurs, si la mutation affecte l'ADN mitochondrial, et non plus nucléaire, des cellules germinales, elle ne pourra être transmise que par les gamètes femelles.

La mutation est un phénomène aléatoire. En outre, compte tenu des remaniements génétiques de la méiose et du tirage aléatoire des gamètes qui réaliseront une fécondation, l'individu ne transmet qu'une partie de ce qu'il a reçu, et d'une façon qu'il ne maîtrise absolument pas. D'ailleurs, si nous revenions à un point antérieur quelconque du film de la

vie, la probabilité pour que la série d'évènements se déroulant sous nos yeux à partir de ce temps soit exactement la même que celle qui a mené au monde actuel est infiniment petite

L'évolution biologique est un phénomène populationnel, ce qui signifie qu'elle s'apprécie à l'échelle des populations. On ne constatera une mutation uniquement lorsque sa fréquence la rendra détectable au sein de la population.

Le succès de la reproduction et de la pérennité d'une espèce dépend d'optimums physiques (humidité, température, rayonnement solaire ...) et chimique (pH d'un milieu aquatique, sa salinité ...). Les facteurs physico-chimiques de l'environnement vont constituer des facteurs contraignants qui jouent un rôle d'agent sélectif. D'un autre côté, chaque espèce constitue une limite pour les autres espèces, soit parce qu'elle occupe leur espace de vie (notion de niche écologique), soit parce qu'elle les exploite (prédation, parasitisme), ou encore parce qu'elle exploite les mêmes ressources alimentaires qu'elle. Les autres espèces exercent également des contraintes, elles ont aussi un rôle d'agent sélectif.

L'environnement physique, chimique et biologique regroupe une série de facteurs qui opère une sélection naturelle à chaque génération. Cela signifie qu'au sein d'une espèce, les individus porteurs d'une variation (que l'on appelle les variants), momentanément avantageés dans les conditions du milieu par cette variation, vont mieux prospérer que leurs semblables et se reproduiront plus. Ils laisseront alors davantage d'individus à la génération suivante (porteurs de la variation) que les autres. Si les conditions se maintiennent assez longtemps, les variants avantageés finiront par se reprendre dans la population, et l'espèce aura quelque peu évolué. La sélection naturelle correspond donc à un succès reproductif différentiel.

Cependant, au bout d'un certain temps, de nouveaux variants pour le même trait de caractère (ou pour un autre) apparaissent à nouveau. Si bien qu'à terme, si les conditions du milieu varient, d'autres variants que le variant précédemment majoritaire peuvent se trouver à leur tour avantageés. La variabilité d'une espèce est donc son « assurance » pour l'avenir.

Le monde vivant tel que nous le connaissons est donc dans un état d'équilibre face aux différentes contraintes qui, en permanence, interagissent entre elles et sur lui. Il est le résultat d'une sélection naturelle de variations qui se sont avérées, à un moment donné, avantageuses ; ou parfois simplement non létales.

Il n'en reste pas moins surprenant que les traits qui varient restent fonctionnels, car on imagine aisément que ces variations pourraient altérer les fonctions et les structures. Certains diront que : « La nature est bien faite ». Mais l'explication est que les solutions trop désavantageuses ne sont pas parvenues jusqu'à nous. En effet, des variants désavantagés par rapport aux conditions du milieu du moment apparaissent en permanence. Selon la lourdeur de leur « handicap », leur maintien dans les générations suivantes est plus ou moins compromis.

Un trait, lorsqu'il apparaît, pourra être avantageux ou désavantageux pour l'individu qui le porte. Mais dire qu'un trait (ou bien la variation d'un trait de caractère) est « adapté » est un abus de langage. En étant rigoureux, on dira qu'un trait ne peut pas être qualifié d'« adapté » car l'adaptation n'est que le résultat de la sélection naturelle sur de multiples traits et à l'échelle d'une population entière.

La théorie de l'évolution n'incorpore ni but ni destinée, ne défend ni ne préconise aucune valeur, aucune morale et n'autorise aucun espoir, car ce n'est tout simplement pas le rôle d'une théorie scientifique.

1.4 Niches écologiques et paléo-environnements. [17]

La niche écologique est un concept théorique de l'écologie qui traduit la position occupée par une espèce dans un écosystème ainsi que l'ensemble des paramètres du milieu nécessaire pour que l'espèce y soit viable. Ces paramètres sont d'une part physico-chimiques (comme la température, les précipitations ou bien l'acidité), et d'autre part biologiques, c'est-à-dire liés aux interactions avec les espèces avoisinantes (prédation, compétition pour des ressources alimentaires, pour des cachettes, etc.).

Chaque espèce prospère dans une niche écologique donnée. Mais le milieu n'est pas figé ; il évolue en permanence. En se modifiant, il exerce sur le monde vivant une pression de sélection qui conduit les êtres à évoluer.

Le climat a plusieurs fois changé à la surface du globe en fonction de la disposition des continents, des courants océaniques, ou des facteurs astronomiques. Des chaînes de montagne se sont formées, des mers et des océans se sont ouverts sous les effets de la tectonique des plaques. La dérive des continents [**Annexe : La position des continents**], le volcanisme et l'érosion ont façonné les paysages. Tous ces phénomènes sont à la fois lents et de longue durée, compatibles avec la lente évolution des espèces. Toutefois, de tout temps des espèces ont lentement périclité parce que leur milieu de vie devenait trop désavantageux sur des milliers voire des millions d'années.

A l'inverse, la terre a aussi connu des périodes de changements beaucoup plus brutaux. En effet, à plusieurs reprises, un refroidissement important a piégé l'eau sous forme de glace ; les continents ont été partiellement englacés. Ces périodes paléo-climatiques de glaciation ont pu durer de plusieurs dizaines à plusieurs centaines de millions d'années. La chute d'énormes météorites a obscurci l'atmosphère d'immenses nuages de poussière et provoqué une baisse globale de la température. Des éruptions volcaniques de très grande ampleur ont eu des effets similaires du fait des projections de cendres émises pendant des milliers d'années. A d'autres périodes, le volcanisme exacerbé de la planète a libéré des gaz modifiant la composition de l'atmosphère, altérant la couche d'ozone, entraînant un réchauffement climatique global. Nous comprenons qu'il peut être difficile pour les êtres vivants de s'adapter à des changements si rapides et si importants. De tels bouleversements sont à l'origine d'extinctions massives d'espèces.

L'extinction est la disparition totale d'une espèce ou d'un taxon réduisant ainsi la biodiversité. Il y a au moins six grandes extinctions de masse depuis l'apparition de la vie sur terre au cours desquelles de nombreuses espèces disparurent en une période de temps relativement courte à l'échelle des temps géologiques. **[Annexe : L'échelle des temps géologiques]**. La plus importante s'est déroulée il y a 250 millions d'années et a provoqué la disparition de près de 96% des espèces marines et de 70% des espèces terrestres. La plus célèbre, il y a 65 millions d'années, a vu la disparition des dinosaures et de nombreuses espèces marines et terrestres.

Toute espèce inapte à survivre ou à se reproduire dans son environnement, et incapable de se déplacer jusqu'à un nouvel environnement où elle pourrait le faire, meurt et s'éteint. Cela peut arriver par des effets directs comme la pollution de l'environnement, ou indirectement, par la limitation de la capacité d'une espèce à rester efficace dans la compétition pour les ressources alimentaires ou contre de nouvelles espèces concurrentes.

À travers l'évolution, de nouvelles espèces apparaissent par le processus de la spéciation, de nouvelles variétés d'organismes émergent et se développent quand elles sont capables de trouver et d'exploiter une niche écologique. Les extinctions massives ont joué un rôle important dans l'évolution ; en provoquant la disparition massive d'espèces elles ont permis à de nouveaux groupes d'occuper les niches écologiques laissées libres. Il se produit alors une « redistribution des cartes » aux différents groupes zoologiques. Après chaque crise biologique, la biodiversité a de nouveau augmenté grâce à l'évolution rapide de certains groupes, comme les mammifères qui ont profité de la disparition des dinosaures.

Les mammifères sont apparus il y a environ 220 millions d'années, presque en même temps que les dinosaures, mais ils ont dû attendre plus de 150 millions d'années pour que le milieu leur devienne plus favorable, c'est-à-dire que les dinosaures disparaissent et laissent libres de nombreuses niches écologiques. Leur propre survie n'est pas le résultat d'une meilleure adaptation au milieu que celle des dinosaures : aucun animal ne peut s'adapter à une catastrophe aussi brutale que la chute d'une météorite. Mais les mammifères étaient de petits animaux discrets et avaient probablement un mode de vie nocturne, se tenant le jour dans des galeries et sortant la nuit à la recherche de graines ou d'insectes. Peut-être étaient-ils capables d'entrer en vie ralentie pour résister aux périodes difficiles. Toutes ces caractéristiques, ainsi que leur capacité à réguler leur température ont probablement joué un rôle important dans leur survie. Dès le début de l'ère tertiaire, ils ont

pu confronter toutes les potentialités de leur structure et de leur physiologie à des milieux nouveaux, désormais disponibles. Ils ont alors donné naissance à de multiples espèces, parfois très différentes.

Nous pouvons en effet parler d'une véritable radiation évolutive. Il s'agit d'une évolution rapide à partir d'un ancêtre commun d'un ensemble d'espèces caractérisées par une grande diversité écologique et morphologique. Chaque nouvelle espèce étant adaptée à une niche particulière.

Un discours écologique serait à la fois inapproprié et hors sujet dans le cadre de ce travail, mais constatons brièvement que depuis la croissance et la répartition de l'humanité sur la planète, l'extinction des espèces a augmenté à un taux sans précédent (depuis la grande extinction du crétacé). Ce phénomène est connu sous le nom d'extinction de l'Holocène et représente la septième extinction massive. Aux causes anciennes et naturelles s'ajoutent les causes anthropiques récentes, telles que les effets de la pollution, de la surexploitation des ressources naturelles, de la destruction des habitats et du réchauffement climatique. Le temps de l'évolution n'est pas celui des hommes. Il se compte en millions d'années et non en siècles. Lorsque les tigres, les baleines, les ours polaires ainsi que les autres espèces issues d'une longue évolution auront disparu, il ne restera plus aux hommes que les animaux les plus tolérants, capables de prospérer dans toutes les conditions, comme les mouches, les blattes ou les rats.

2. Confrontation sélection naturelle / environnement : le jeu de l'évolution.

2.1 La convergence. [17] [15] [20]

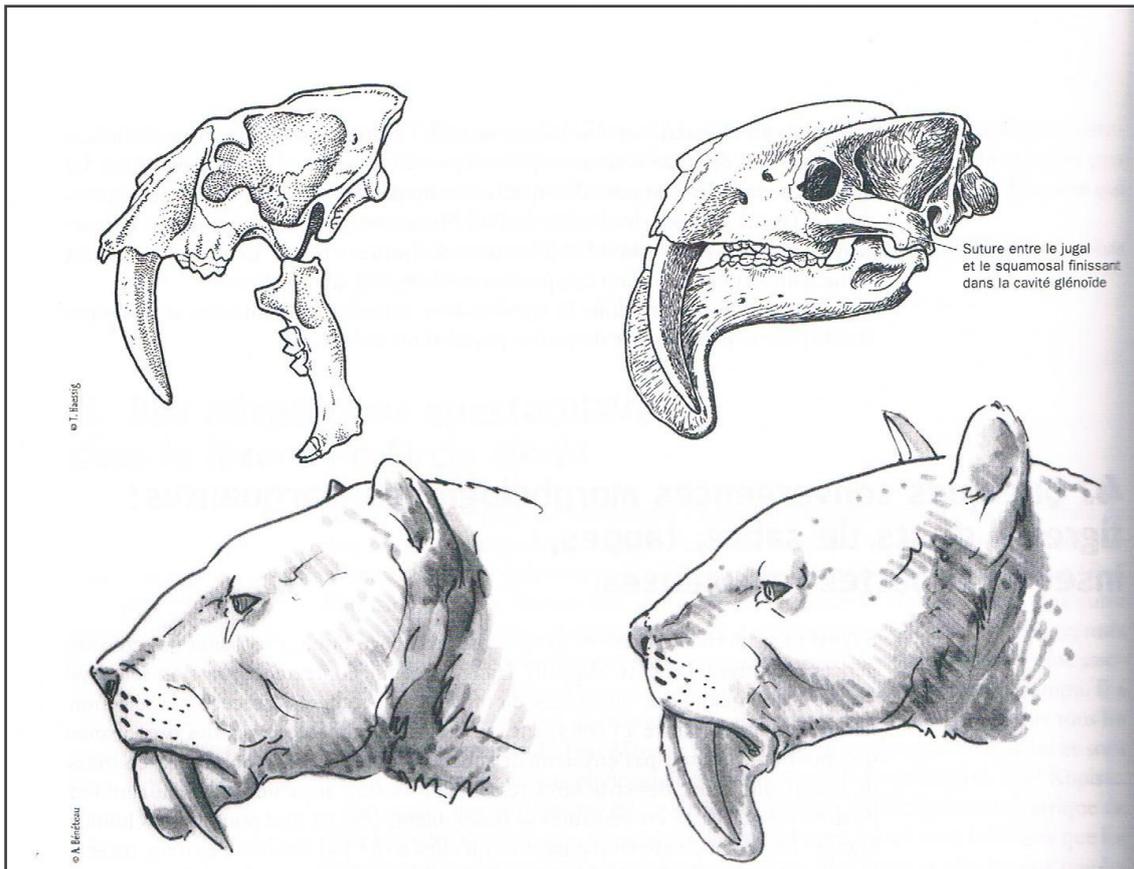
S'il est bien un thème riche en ce qui concerne l'évolution, c'est celui des convergences évolutives. Dans un même contexte de pression sélective, c'est-à-dire lorsque des milieux exercent des contraintes comparables, la sélection naturelle peut conduire à l'émergence de formes semblables qui ne sont pourtant pas apparentées. De cette façon, en de multiples endroits de l'arbre du vivant, des structures ressemblantes sont apparues indépendamment les unes des autres. De telles structures ne peuvent être qualifiées d'homologues car l'analyse phylogénétique montre qu'elles n'ont pas été héritées d'un ancêtre que les deux espèces ressemblantes auraient en commun. Ce sont des homoplasies.

Nous pourrions donner pour exemple des dizaines de cas convergence. Nous proposerons ici d'étudier une convergence évolutive particulièrement marquante : celle des tigres à dents de sabre.

Au cours de Crétacé, il y a 120 Ma, l'océan atlantique s'ouvre : l'Amérique du sud se détache de l'Afrique tout en restant attachée à l'Amérique du nord. Puis, aux alentours de - 55 Ma, des mouvements tectoniques associés à une variation de niveau de la mer provoquent une séparation entre les deux continents américains. Cette situation va durer 52 Ma ; la connexion ne sera rétablie qu'avec la formation de l'isthme de Panama (-3 Ma). Durant ces millions d'années d'isolement, la faune mammalienne connaît une formidable diversification. Cette diversification s'opère de façon indépendante, sans échanges possibles entre les deux continents (du moins pour la faune terrestre).

C'est d'abord en Amérique du sud que va apparaître un imposant prédateur, de la taille du jaguar actuel et pesant dans les 100 kg. Il possède deux énormes canines maxillaires, démesurées. Il s'agit du *Thylacosmilus*.

La ressemblance avec une espèce étant apparue plus tardivement, d'abord en Amérique du nord puis Amérique du sud (après reconnexion des deux continents), est frappante. Le *Smilodon*, de la taille du lion actuel, était également pourvu de deux gigantesques canines (de 18 à 20 cm de long). Cet animal pouvait peser de 55 à 450 kg, mesurer de 2,5 à 4 mètres, et était capable d'ouvrir sa gueule jusqu'à 120°.



Reconstitution et squelette crânien de *Smilodon* à gauche et de *Thylacosmilus* à droite.

Ces deux animaux sont distincts tant du point de vue de l'origine géographique que de l'enracinement dans l'arbre du vivant. En effet, *Smilodon* est un mammifère euthérien (placentaire) qui a émergé en Amérique du nord, tandis que *Thylacosmilus* est un mammifère marsupial apparu en Amérique du sud. La contrainte sélective commune qui explique l'évolution convergente des canines de ces deux animaux est la prédation de proies herbivores de grande taille. Mais la comparaison fine de ces canines montre très bien qu'elles diffèrent dans leur détail.

Les caractéristiques comparées de deux « tigres à dent de sabre » : *Smilodon* et

Thylacosmilus :

<i>Smilodon</i> (genre)	<i>Thylacosmilus</i>	<i>Smilodon</i>
Continent	Amérique du Sud	Apparu en Amérique du Nord (a migré ensuite en Amérique du Sud)
Période d'existence	- 23,5 à - 1,75 Ma	- 2,5 Ma à - 10 000 ans
Dents « dents de sabre »	Deux grandes canines démesurées en forme de sabre	
	Croissance continue	Croissance limitée
	Racines en avant des yeux	Racines en arrière des yeux
Doigts	4	3
Profil du menton	Prolongé en une gouttière dans laquelle viennent se loger les crocs au repos	Pas de gouttière
Position dans la classification	Mammifère marsupial (voir arbre doc. 3)	Mammifère euthérien (placentaire) carnivore félin (voir arbre doc. 3)
Les plus proches parents dans la nature actuelle	Opossums	Félins (lion)

Smilodon et *Thylacosmilus* sont apparus dans deux milieux séparés à la fois dans le temps et dans l'espace. Mais tous deux avaient en commun d'abriter une mégafaune. La mégafaune désigne l'ensemble des espèces animales de grande taille. Les herbivores de la mégafaune n'ont que peu de prédateurs capables de les attaquer adultes. Dans les populations des ancêtres de tigres à dents de sabre, des individus ont pu, par la variabilité de leur génome, présenter des canines un peu plus petites. D'autres ont eu des canines un peu plus grandes. Chez ces derniers, posséder des canines plus grandes s'est avéré être un avantage majeur pour la chasse et la mise à mort des grands herbivores de leur milieu. Ils ont pu mieux se nourrir, prospérer, et transmettre cet acquis à leur descendance. Toutes les modifications de cette dent allant dans le sens de son agrandissement ont été conservées par la sélection naturelle. Le cumul de ces acquis, sur des millions d'années, a permis à l'espèce de s'armer de véritables sabres.

La niche écologique qu'occupaient ces prédateurs est restée vacante depuis leur disparition, ce que l'on peut sans doute expliquer par l'extinction concomitante d'une grande partie de la mégafaune qui devait servir de ressource alimentaire de base à ces carnivores. Mais quoi qu'il en soit, l'apparition récurrente de ce dispositif anatomique traduit bien son efficacité dans le contexte de l'époque, marqué par la présence de communautés particulières d'herbivores

2.2 La réversion. [16]

La réversion est, dans le domaine de la biologie de l'évolution, le retour d'un caractère à un état primitif. Cet état primitif retrouvé reste quelque peu différent de l'état initial mais va permettre de retrouver la fonction initiale perdue, qui, au fil du temps, s'était révélée désavantageuse, ou moins avantageuse que la nouvelle fonction acquise. Sur des millions d'années, le milieu modèle les êtres. Mais lorsque ce milieu change, il peut, par la pression de sélection qu'il impose, conduire les êtres à réadopter des fonctions et des états primitifs si ces derniers présentent un réel avantage dans les nouvelles conditions.

Toutefois, il sera difficile de réobtenir les structures primitives à l'identique de ce qu'elles étaient. Ce sont généralement, dans la partie concernée, les tissus voisins existants qui se modifient, se transforment pour restaurer la fonction, toujours selon les règles de la sélection naturelle. Pour illustrer ce qu'est la réversion d'un caractère, nous choisirons l'exemple des oiseaux.



Harle bièvre : *Merqus merganser*

« Quand les poules avaient des dents, elles n'étaient pas encore tout à fait des poules mais encore un peu des dinosaures. » Après l'extinction massive qui a frappé la faune il y a 65 M.A, quelques dinosaures ont survécu : les oiseaux dentés. Les ancêtres des oiseaux actuels étaient en fait de petits dinosaures carnivores aux mâchoires armées de dents.

Leurs mâchoires portaient en général un grand nombre de dents identiques, facilitant la capture des poissons. En effet, pour les carnivores volants tels que les premiers oiseaux, les dents étaient utiles pour saisir des proies glissantes mais elles représentaient aussi des éléments denses et lourds, gênants pour le vol et dont l'élimination pouvait signifier un gain de poids important. Ceci s'inscrit dans une tendance globale d'allègement de l'oiseau, principalement accompli par l'apparition d'os creux. Lorsque des oiseaux présentaient des dents réduites ou manquantes, ils étaient avantagés par rapport à leurs congénères aux lourdes mâchoires. La sélection naturelle a conservé ce trait de caractère car il s'est révélé viable. Mais gardons à l'esprit que c'est aussi toute la morphologie de l'oiseau qui a évolué dans le sens d'un vol plus performant, et toujours par la confrontation avec la pression de sélection du milieu.

Faute de dents, les oiseaux ont développé un bec, véritable étui corné qui entoure les mâchoires et qui s'aiguise par le frottement des deux parties l'une contre l'autre. Si l'on considère les mâchoires des mammifères comme pouvant représenter une incroyable diversité dans l'adaptation à de multiples régimes alimentaires, il en est de même pour le bec des oiseaux. De toute forme, taille et courbure, il permet à l'aigle de déchirer la chair de sa proie, et au colibri de recueillir le nectar des fleurs.

Malgré ces adaptations, la perte des dents s'est révélée suffisamment gênante pour que certains oiseaux inventent une nouvelle façon de s'en munir à nouveau. Chez le harle, un canard plongeur, le bec est dentelé sur toute sa longueur. Ces nombreuses pointes orientées vers l'arrière lui permettent de maintenir solidement les proies qu'il capture sous l'eau. Ces « dents » ressemblent beaucoup aux dents pointues des ancêtres des oiseaux, mais elles ne sont que de simples pointes cornées qui font partie intégrante du bec. De nombreux autres oiseaux ont un bec dentelé, pouvant servir à d'autres fins ; ou d'autres faims.

L'absence des quelques gènes qui déclenchent la formation des dents constitue un obstacle presque infranchissable car ces gènes sont définitivement perdus. Chez le harle, de fausses dents se sont formées par d'autres voies et la fonction a été retrouvée. Pour l'évolution, il est plus simple de modifier la forme d'un organe existant, le bec, que de retrouver la recette de fabrication des dents, perdue depuis 60 Ma.

2.3 La « course aux armements », une coévolution. [20]

En biologie, la coévolution décrit les transformations qui se produisent entre deux espèces suite à leurs influences réciproques. La coévolution peut s'observer entre espèces antagonistes (système hôte-parasite, ou proie-prédateur) ou bien entre espèces mutualistes.

Chacune des deux espèces appartient au milieu dans lequel l'autre évolue. A ce titre, elle participe à la pression de sélection. Sur la durée, une espèce va sélectionner des modifications qui apparaissent chez une autre et réciproquement. La coévolution est régie par les mécanismes darwiniens précédemment explicités. Nous avons choisi de présenter un exemple de système proie-prédateur.



Panthère : *Panthera pardus* et Addax : *Addax nasomaculatus*

Les grands félins représentent l'archétype du prédateur. La panthère chasse à l'affût ou s'approche lentement de sa proie avant de bondir. Ses orbites sont situées à l'avant du crâne, elle dispose donc d'une vision binoculaire et peut ainsi évaluer les distances avec précision. Sa gueule s'ouvre largement lorsqu'elle saisit le cou de sa victime et l'étrangle. Sous les orbites, les arcades zygomatiques laissent un large passage aux muscles temporaux qui assurent les mouvements verticaux de la mâchoire inférieure.

L'articulation temporo-mandibulaire n'autorise que ce type de mouvement, mais la panthère ne mâche pas sa nourriture. Elle n'a besoin que de mordre pour tuer sa proie puis d'en cisailer la chair avec ses molaires aux pointes aigues, extrêmement tranchantes.

L'addax est l'une des espèces d'antilopes la plus massive et la moins rapide. Comme chez la plupart des ruminants, ses orbites sont situées de part et d'autre du crâne, offrant un champ de vision de presque 360°, ce qui lui permet de surveiller les alentours avec beaucoup d'efficacité. Contre les prédateurs, l'addax choisira surtout la fuite. Sur les larges surfaces plates de la mandibule sont fixés les masséters. Ces muscles de la mastication assurent les mouvements latéraux de la mandibule. Ces mouvements sont caractéristiques d'un herbivore qui doit longuement mâcher sa nourriture afin d'en faciliter la digestion.

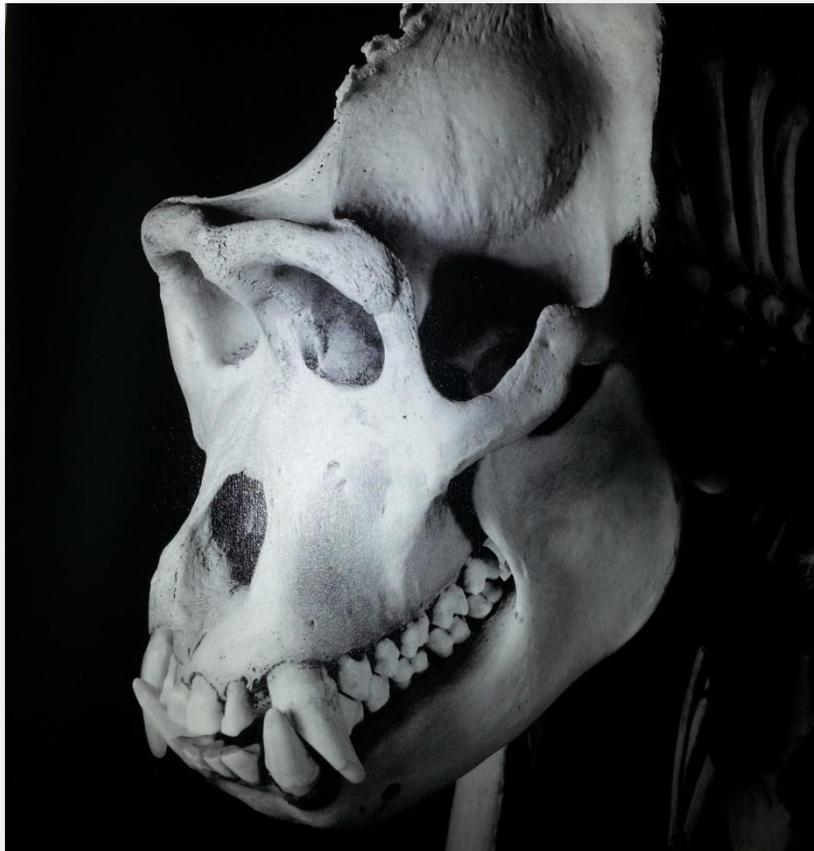
Ces deux espèces semblent bien adaptées. Mais aucune des deux ne doit « gagner » par rapport à l'autre. D'un côté, les panthères ne doivent pas décimer les populations d'addax, sous peine de se trouver privées de nourriture. D'un autre côté, les addax ne doivent pas systématiquement échapper aux panthères car leur prolifération aboutirait à une surexploitation de la végétation, et, au final, à leur disparition. Un véritable équilibre s'établit entre le prédateur et sa proie. Si un prédateur devient globalement plus performant pour la chasse, sa proie évoluera pour mieux lui échapper ; et réciproquement. La coévolution proie-prédateur modèle les armes de chacun (les mâchoires, les dents, les griffes, les cornes, la robustesse et la rapidité). Elle sera encore plus marquée si la proie ne craint qu'un prédateur, et que ce prédateur ne chasse que cette proie. Mais cette course évolutive est aussi soumise à tous les autres éléments extérieurs du milieu.

2.4 La sélection sexuelle. [20]

Le concept de la sélection sexuelle désigne le processus selon lequel la compétition entre les individus en vue de l'accouplement est un facteur de l'évolution de certains traits héréditaires. Il s'agit d'une compétition entre individus d'une même espèce, et qui s'exerce différemment sur les individus mâles et les individus femelles. La sélection sexuelle permet, entre autre, d'expliquer le dimorphisme sexuel, c'est-à-dire les différences qui existent entre les mâles et les femelles d'une même espèce.

Les gènes, et donc les caractères, qui favorisent un succès reproductif se propagent plus rapidement dans la population. Très souvent, des organes tels que les dents vont être impliqués dans ce processus, tout comme les bois ou les cornes.

Les dents des mammifères ne sont ainsi pas réservées à la seule fonction alimentaire. Qu'il s'agisse des défenses du babiroussa, des crocs du muntjac ou bien des impressionnantes canines du gorille, elles jouent également un rôle déterminant dans la reproduction.



Gorille mâle : *Gorilla gorilla*

Les canines d'un gorille mâle atteignent presque la longueur de celles d'un lion. Ceci peut paraître surprenant chez un animal exclusivement végétarien. Celles de la femelle sont nettement plus petites, même si l'on tient compte de la différence de taille entre les deux sexes. Le gorille est l'un des primates chez qui les différences physiques entre mâle et femelle, ou dimorphisme sexuel, se sont le plus accentué. Deux fois plus lourd que les femelles, les mâles portent au sommet de leur crâne une haute crête sur laquelle sont fixés les puissants muscles des mâchoires. Cette crête est très réduite chez la femelle. Des différences si marquées sont le signe d'une forte sélection sexuelle. La structure sociale des gorilles s'organisant autour d'un mâle dominant, les canines sont des armes de dissuasion face aux potentiels rivaux. Ces dernières seraient également des ornements destinés à plaire aux femelles. Si bien que le taux de reproduction des mâles, estimé d'après leur nombre de descendants identifiés, est fortement corrélé à la longueur de leurs canines ; ainsi qu'à leur taille et leur poids.

Intéressons-nous maintenant au muntjac.



Muntjak : *Muntiacus muntjak*

Le muntjac, quant à lui, est un cervidé. Il appartient au règne des mammifères ruminants. Chez les ruminants, les dents du bloc incisivo-canin maxillaire ont disparues.

En effet, elles ont laissé place à un bourrelet de gencive fibreuse qui facilite le recueil des végétaux. Ils les saisissent entre les incisives inférieures et le bourrelet maxillaire. Cependant, le muntjac est pourvu de très longues canines maxillaires.

Ces dernières ont pour fonction de servir d'armes de dissuasion dans la compétition qui a lieu entre mâles. Lorsque le muntjac entreprend de tenir un rival à distance, il retrousse sa lèvre supérieure et expose sa canine. C'est la menace de la canine. Là encore, la taille de l'animal ainsi que celle de ses canines et ses bois semble jouer un rôle important dans sa capacité à laisser des descendants.

Enfin, présentons le cas du babiroussa.



Babiroussa : *Babryrousa babyrussa*

Cet animal est un suidé, il appartient à la famille des cochons sauvages. A ce titre, il possède un groin dépourvu d'os nasaux qui lui permet de fouiller la terre pour rechercher racines et tubercules. Il possède également de très imposantes canines transformées en défenses. Celles du bas émergent de sa mandibule et atteignent 30 cm de long. Celles du haut ne poussent pas dans sa gueule, mais sur la face supérieure du maxillaire. Elles se

recourbent vers l'arrière, arrivant parfois au contact du crâne de l'animal. Chez la femelle, les défenses sont très réduites ou absentes. Lorsque les mâles entrent en compétition, ils se battent avec leurs défenses inférieures qui peuvent infliger de graves blessures. Les défenses du haut sont inoffensives, leur rôle consisterait plutôt à protéger les yeux. On pense également qu'elles pourraient jouer le rôle d'ornements, destinés à séduire les femelles (comme les bois des cerfs qui assurent cette double fonction de compétition-séduction).

Les ornements qui jouent un rôle dans la reproduction se développent sous l'influence de deux séries de gènes : D'une part ceux qui en déterminent chez le mâle la présence et les caractéristiques. D'autre part ceux qui orientent chez la femelle une préférence pour ce type d'ornement.

Cette évolution peut parfois aboutir à des organes de taille démesurée qui deviennent même gênants pour les mâles. Il arrive que des babiroussas meurent le crâne transpercé par leurs canines. Le point d'équilibre est atteint lorsqu'ils ne peuvent plus compenser ce handicap et que la sélection naturelle entre en action par élimination des caractéristiques réellement exagérées.

3. Sur les pas de l'homme et de son appareil manducateur.

En 1866, Ernst HAECKEL (1834-1919) met en évidence la loi biogénétique, ou loi de récapitulation. Il constate que l'ontogénèse récapitule la phylogénèse. En effet, si l'on décrit le développement progressif d'un organisme depuis sa conception, nous retrouvons chronologiquement les étapes de la mise en place progressive des acquis phylogénétiques de l'espèce.

3.1 En parcourant le cladogramme. [14] [16]

Les clades s'emboîtent les un dans les autres. Nous allons, à travers les caractères dérivés qui définissent les différents clades auxquels l'homme appartient, reprendre dans l'arbre du vivant le chemin qui a mené à notre espèce. Rappelons que les clades sont monophylétiques (ils regroupent un ancêtre commun ainsi que tous ses descendants) mais ne sont pas mono-caractère. C'est-à-dire que plusieurs caractères dérivés (innovants) servent à définir un clade. Nous n'aborderons pas ces caractères de façon exhaustive, mais nous nous attacherons à mettre l'accent sur ceux qui concernent l'extrémité céphalique, la face, la mâchoire et la denture.

Pour certains clades, nous préciserons l'âge du plus ancien fossile connu (PAFC).

Eucaryotes → **Unicontes** → **Opisthocontes** → **Choano-organismes** → **Métazoaires**

Ces formes de vie, ancestrales à l'homme moderne, ne seront pas détaillées. Les premiers représentants de ces clades étaient encore extrêmement primitifs.

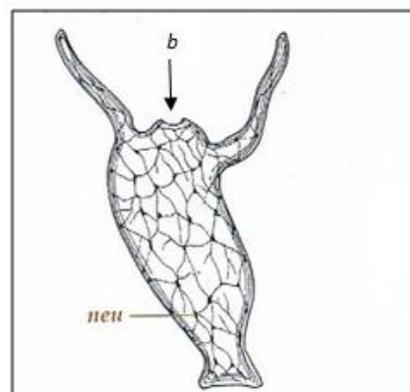
Métazoaires → **Eumétazoaires** PAFC : 700 M.A.

Chez les eumétazoaires, la gastrulation donne naissance à des feuilletts embryonnaires, l'ectoderme et l'endoderme, qui auront des devenir embryologiques précis. La différenciation cellulaire se poursuit, avec la formation de cellule nerveuses et sensorielles. Au niveau de la digestion, l'organisme se dote d'une cavité digestive différenciée. Les produits de la digestion seront distribués à l'ensemble des cellules. La bouche primitive apparait, elle constitue l'entrée de ce tube digestif. Il s'agit là d'une réelle innovation puisque dans les précédant clades, la digestion était soit extracorporelle soit intracellulaire.

Représentation d'un des premiers
représentants des métazoaires.

b : Bouche primitive

neu : Neurone



Eumétazoaires → Bilatériens PAFC : 680 M.A.

Un troisième feuillet, le mésoderme, apparaît entre l'endoderme et l'ectoderme. Les gènes du développement de la famille *Hox* se regroupent en un complexe. Il y a par ailleurs formation d'un système nerveux central organisé autour d'un ganglion céphalique et d'une chaîne nerveuse. Le bilatérien acquiert une symétrie bilatérale. Par ailleurs, un processus de céphalisation concentre, autour de la bouche, les organes des sens et les organes de préhension. C'est la tête qui prend forme.

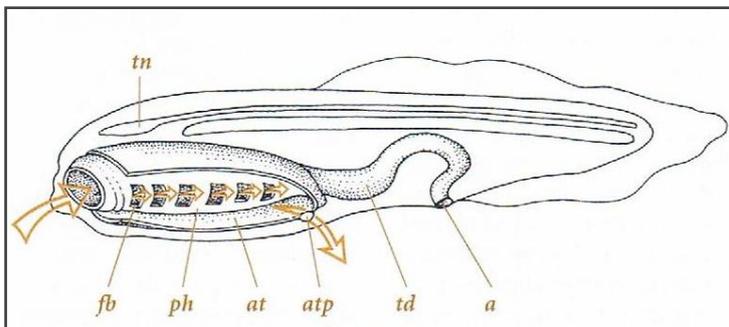
Bilatériens → Deutérostomiens PAFC : 540 M.A.

Le squelette est désormais interne à l'organisme. La bouche se forme secondairement, d'où le nom du groupe (deutero = « secondaire » et stoma = bouche). Le tout premier orifice de l'embryon devient l'anus larvaire, et le plus souvent reste l'anus de l'adulte. Le deuxième deviendra la bouche.

Les bilatériens ont également abouti à un autre groupe, celui des protostomiens. Bien que ce groupe diverge de la lignée de l'homme, il reste remarquable. En effet, 85% des espèces animales appartiennent au clade des protostomiens, et c'est dans cette lignée qu'apparaîtront les pièces buccales appelées « mandibules ». Les mandibules se retrouvent de nos jours chez quantité d'insectes et de crustacés.

Deutérostomiens → Pharyngotrèmes PAFC : 540 M.A.

Un tube nerveux dorsal se forme. Des fentes pharyngées ciliées s'ouvrent latéralement. Elles résultent de la fusion de l'endoderme et de l'ectoderme

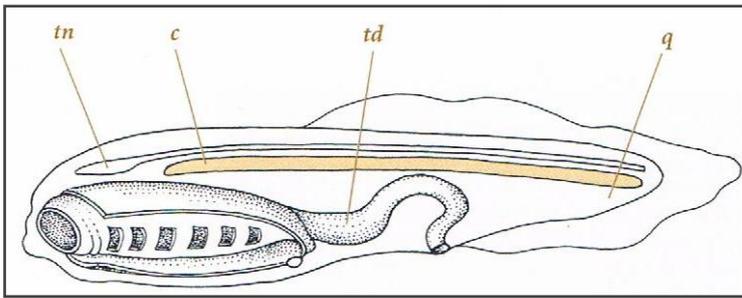


Représentation d'un pharyngotrème primitif.

- | | |
|-----------------------|--------------------|
| tn : Tube neural | td : Tube digestif |
| a : Anus | ph : pharynx |
| at : atrium | atp : Atriopore |
| fb : Fente branchiale | |

Pharyngotrèmes → Chordés PAFC : 540 M.A.

La chorde, un axe dorsal rigide va servir de baguette de soutien à l'organisme, au moins à son stade larvaire. Elle n'est pas constituée d'os, mais de tissu fibreux.



Représentation d'un chordé primitif.

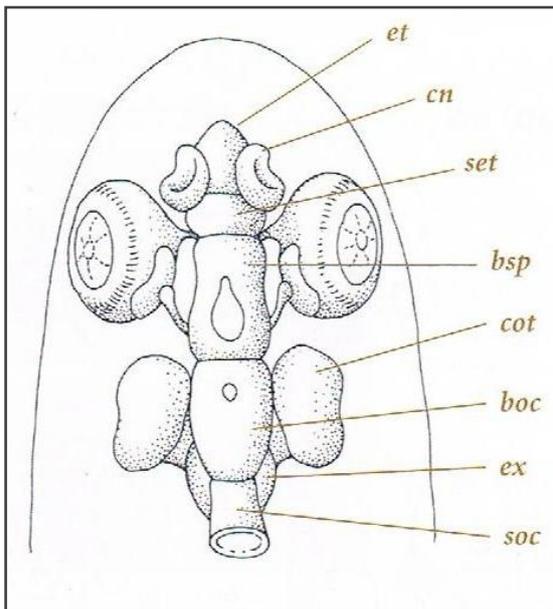
tn : Tube neural td : Tube digestif
c : Chorde q : Queue

Chordés → **Myomérozoaires** PAFC : 530 M.A.

De part et d'autre de la chorde dorsale du tube nerveux, le mésoderme est segmenté dans le sens antéro-postérieur, c'est-à-dire que ce tissu se subdivise en petits blocs successifs appelés somites.

Myomérozoaires → **Craniates** PAFC : 530 M.A.

Présence d'un crâne, constitué primitivement d'arcs cartilagineux et de plaques fibreuses (le neurocrâne).



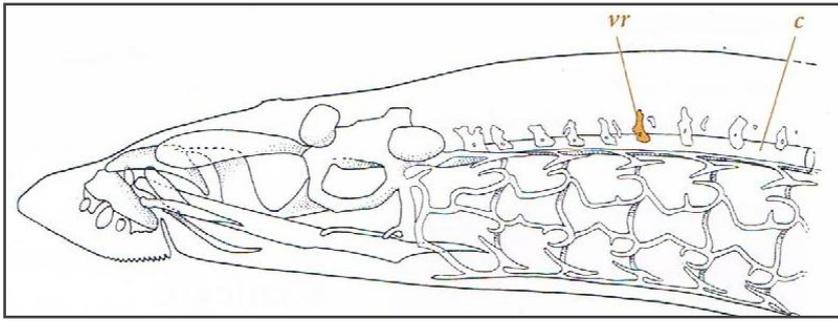
L'organisation primitive du crâne est représentée ici.

Boc : Basioccipital bsp : Basisphénoïdal
cn : Capsule nasale cot : Capsule optique
et : Ethmoïde ex : Exoccipital
soc : Supraoccipital set : Sphénoethmoïde

Les organes sensoriels olfactifs et visuels se forment à partir de petites plaques ; ce sont les placodes épidermiques. Enfin, la minéralisation du squelette implique le phosphate de Ca^{++}

Craniates → **Vertébrés** PAFC : 530 M.A.

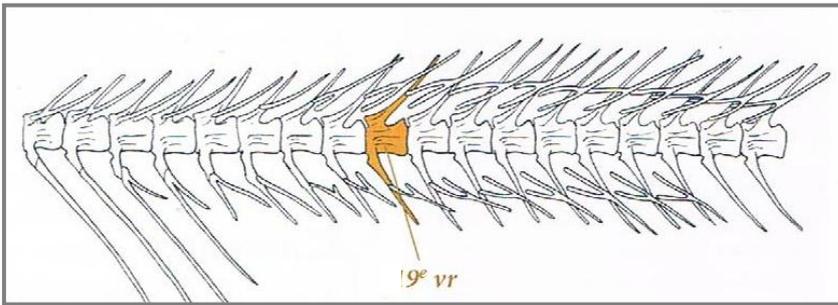
Des vertèbres, pièces squelettiques qui entourent la chorde se succèdent dans le sens antéro-postérieur. Chez les vertébrés d'émergence plus récente, la chorde disparaît au profit des vertèbres, ne laissant que des reliques entre les vertèbres.



Représentation de vertèbres rudimentaires.

vr : vertèbre

c : chorde



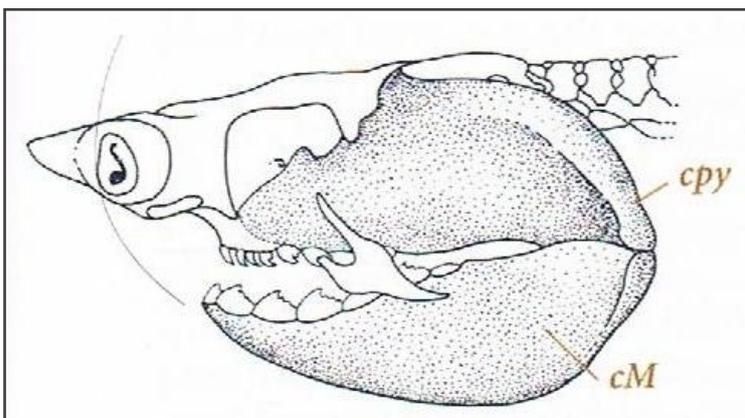
Représentation d'une colonne vertébrale.

vr : vertèbre

Dans l'oreille, il existe deux canaux semi-circulaires qui permettent à l'animal de s'orienter. Les organes de l'audition plus élaborée, quant à eux, apparaîtront plus tardivement dans l'évolution ; nous nous y intéresserons par la suite.

Vertébrés → **Gnatostomes** PAFC : 430 M.A.

Avec les gnatostomes, les mâchoires font leur apparition. On décrit une mandibule supérieure bilatérale constituée des cartilages ptérygopalatocarrés, et une mandibule inférieure bilatérale, constituée des cartilages de Meckel. Cet ensemble serait issu de l'arc branchial le plus antérieur qui se serait modifié.



Représentation d'une mâchoire primitive, telle que l'on pouvait la rencontrer chez les premiers gnatostomes.

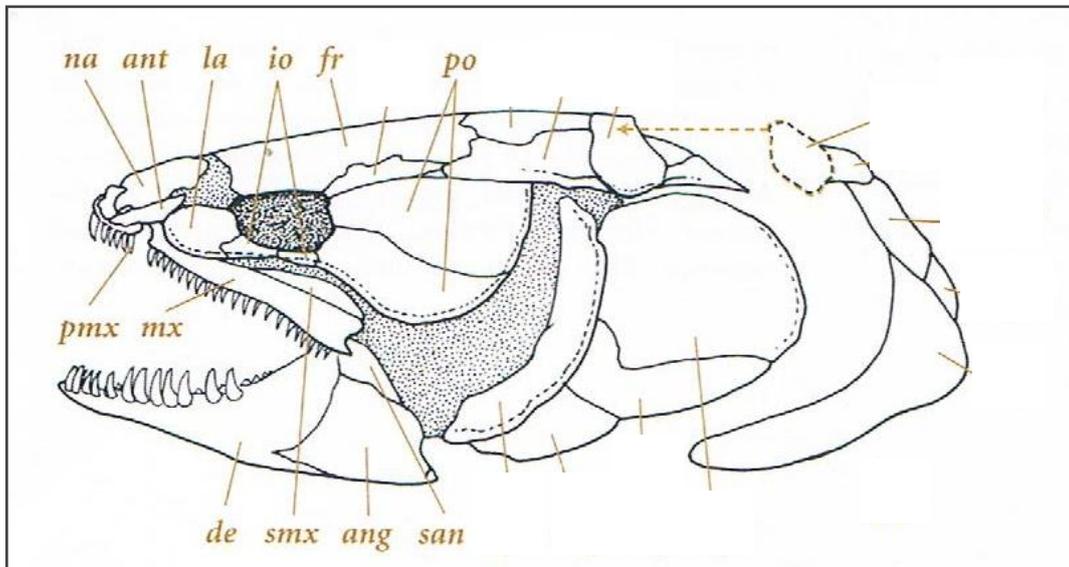
cPy : Cartilages ptérygopalatocarrés

cM : Cartilages de Meckel

Un troisième canal semi-circulaire apparaît au niveau de l'oreille interne, mais malgré cela le système auditif reste primaire et ne sert qu'à l'orientation.

Gnatostomes → **Ostéichthyens** PAFC : 420 M.A.

Des ensembles d'éléments osseux d'origine dermique apparaissent, notamment les os maxillaires, prémaxillaires et dentaires, portant tous des dents. Les éléments d'origine dermique sont représentés en blanc dans cet exemple chez *Amia calva*.



Représentation de l'extrémité céphalique d'un ostéichthyens.

ang :angulaire	ant :antéorbitaire	de :dentaire	fr :frontal
io :infraorbitaire	la :lacrymal	mx :maxillaire	na :nasal
pa :pariétal	po :postorbitaire	san :supra-angulaire	
smx :supramaxillaire	pmx :prémaxillaire.		

Il existe aussi chez les ostéichthyens un nouveau type d'os, l'os enchondral. Les ostéichthyens sont donc pourvus de deux catégories d'os « vrai ». L'os enchondral résulte d'une destruction des cartilages embryonnaires et d'une reconstruction de la même pièce en os. En revanche, l'os dermique se forme par un autre processus, à partir du derme.

Ostéichthyens → **Sarcoptérygiens** PAFC 420 M.A.

Le squelette interne des nageoires des premiers représentants des sarcoptérygiens est de type monobasal, c'est-à-dire qu'il s'attache aux ceintures par une seule pièce squelettique. Les ceintures sont des ensembles squelettiques reliant les membres à la colonne vertébrale, comme le bassin et la ceinture scapulaire.

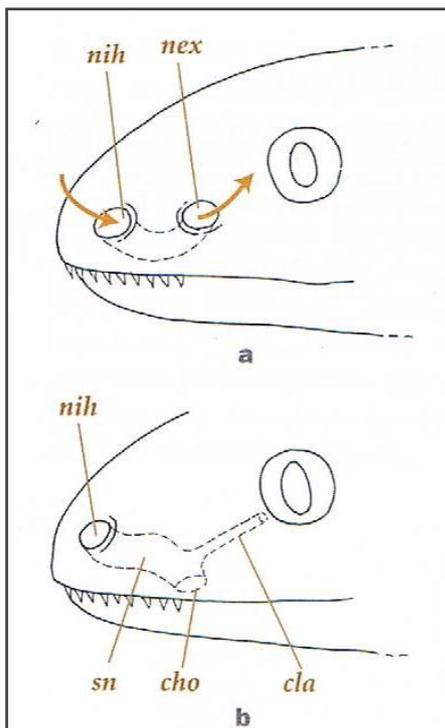
Il existe désormais de l'émail vrai sur les dents.

Sarcoptérygiens → Rhispidistiens PAFC 410 M.A.

Le poumon fonctionnel se muni d'alvéoles. Le cœur présente désormais deux oreillettes tandis que dans les clades précédents, l'atrium était unique

Rhispidistiens → Tétrapodes PAFC 375 M.A.

Les tétrapodes se caractérisent par des membres pairs locomoteurs, munis de doigts. Le squelette des membres pairs est issu de celui de la nageoire des sarcoptérygiens fossiles. Le cou fait son apparition puisque la tête se sépare de la ceinture scapulaire. La première vertèbre cervicale se spécialise (c'est l'atlas). Les narines se modifient. La narine inhalante et la narine exhalante étaient externes. Mais chez le tétrapode, la narine exhalante débouche dans la cavité buccale et est appelée la choane. Le sac nasal est relié à l'œil par le conduit lacrymal.



Représentation schématique de l'extrémité crâniale d'un ancêtre aux tétrapodes (a), ainsi que d'un tétrapode (b).

nih : Narine inhalante

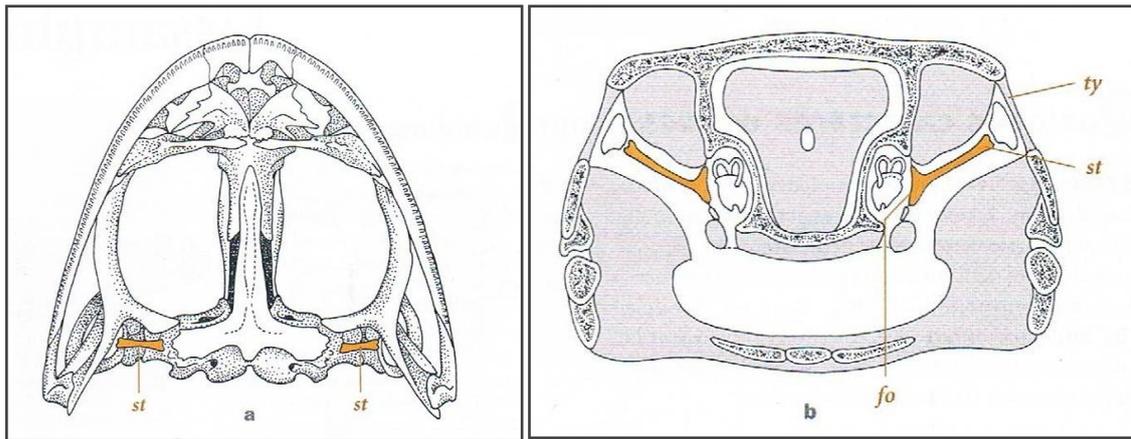
neh : Narine exhalante

cho : Choane

sn : Sac nasal

cla : Conduit lacrymal

L'os hyomandibulaire qui servait à la suspension de la mâchoire passe au service de l'audition. Il conduit le son du tympan (ty) à la fenêtre ovale (fo). Il devient le stapes (que l'on appellera par la suite l'étrier).



Représentation d'une vue ventrale (a) et d'une coupe transversale (b) de la tête de *Rana catesbeiana* (grenouille-taureau)

ty : Tympan

fo : Fenêtre ovale

st : Stapes

Tétrapodes → **Amniotes** PAFC : 340 M.A.

L'amnios, une membrane qui entoure l'embryon forme un sac renfermant le liquide dans lequel le jeune se développe.

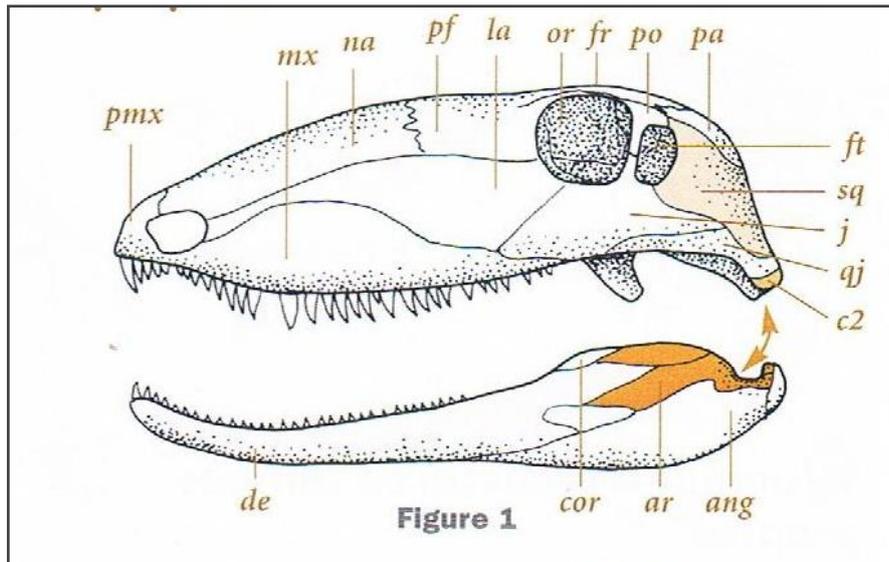
Au niveau du toit crânien, l'os intertemporal disparaît ; et l'os frontal s'étend jusqu'à border l'orbite.

Amniotes → **Mammifères** PAFC : 220 M.A.

La glande mammaire ainsi que les poils font leur apparition.

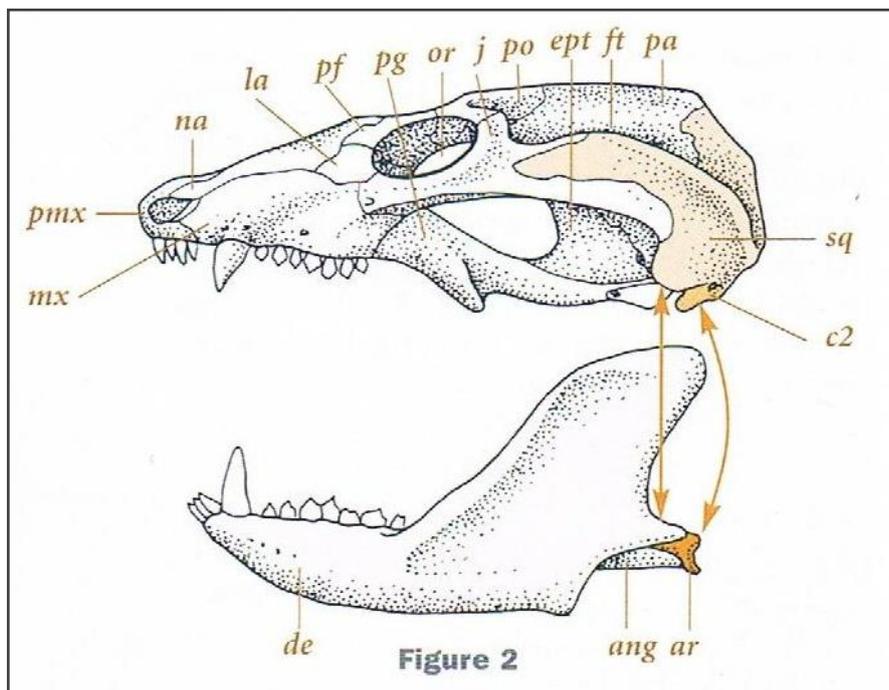
Par ailleurs, chez les mammifères, les dents jugales présentent une double racine.

L'articulation de la mandibule devient dento-squamosale. Les figures 1,2 et 3 présentent trois crânes en vue latérale. Chez un amniote synapside, le *Pélycosaure ophiacodon*, l'articulation mandibulaire est réalisée par le carré et l'articulaire. Chez un autre reptile mammalien plus récent, le cynodonte *Probainognathus*, l'articulation mandibulaire est double. Elle se fait d'une part entre le carré et l'articulaire, et d'autre part entre le squamosal et le dentaire. Le dentaire émet une lame postérieure en connexion avec le squamosal. Enfin, chez le mammifère, comme *Canis*, seuls le dentaire et le squamosal réalisent l'articulation.



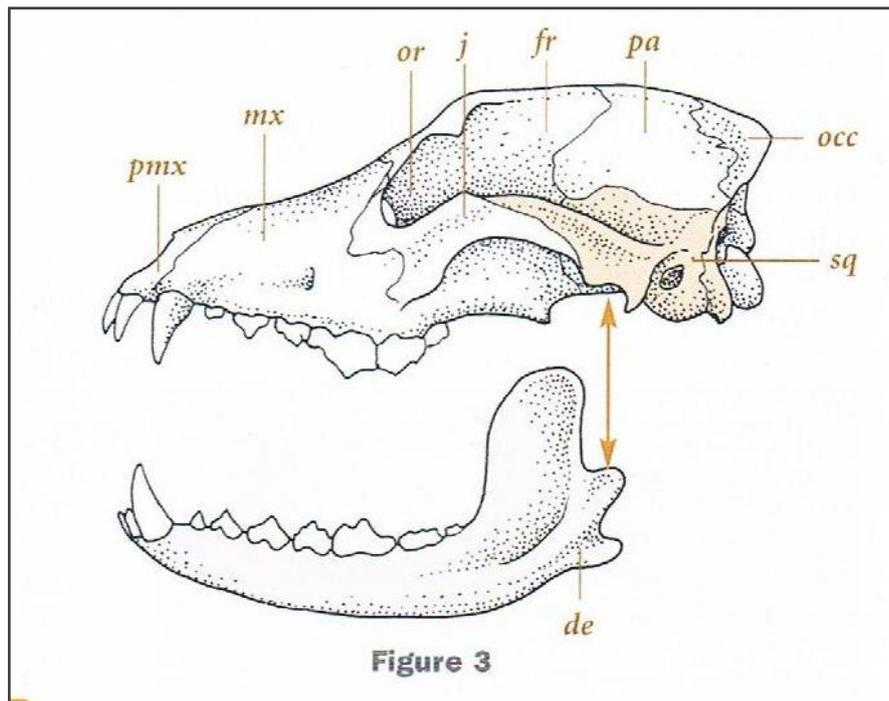
Représentation du crâne de *Pélycosaure ophiacodon*.

- | | | | |
|---------------|------------------------|-----------------|---------------------|
| c2 : Carré | ar : Articulaire | cor : Coronoïde | ang : Angulaire |
| de : Dentaire | qj : Quadratojugal | j : Jugal | sq : Squamosal |
| pa : Pariétal | po : Postorbitaire | fr : Frontal | or : Orbite |
| la : Lacrymal | pf : Préfrontal | mx : Maxillaire | pmx : Prémaxillaire |
| na : Nasal | ft : Fenêtre temporale | | |



Représentation du crâne de *Cynodonte probainognathus*.

- | | |
|-----------------|--------------------|
| pg : Ptérygoïde | ept : Eiptérygoïde |
|-----------------|--------------------|

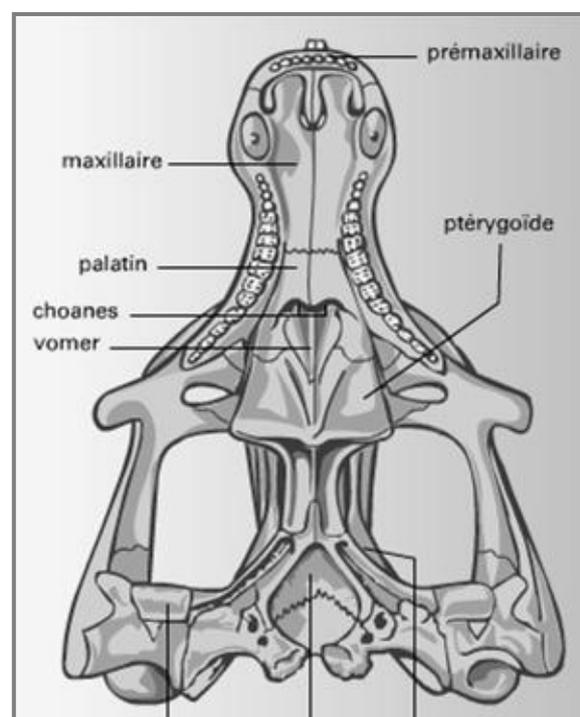


Représentation du crâne de *Canis*.

occ : Occipital

D'un autre côté, le palais secondaire apparaît. Le palais, qui était auparavant mou, membraneux et très peu ossifié va devenir un véritable palais mammalien. Les deux vomers reptiliens se sondent en un seul vomer, tandis que les processus ventraux issus de chaque maxillaire et de chaque palatin s'affrontent sur la ligne médiane. Ainsi, les narines internes (choanes) sont rejetées loin en arrière. Ces animaux pouvaient donc mâcher leur nourriture et respirer en même temps.

Représentation du crâne de *Cynodontes probainognathus* en vue ventrale.



L'os préfrontal et l'os postfrontal disparaissent.

Les molaires supérieures deviennent tribosphéniques, c'est-à-dire qu'apparaît une nouvelle cuspide sur leur bord lingual. Cette cuspide (qui peut encore être appelée le protocône) entrera en occlusion avec la fosse située en distal de la molaire inférieure correspondante, réalisant ainsi une occlusion de type tenon-mortaise. Ainsi, le nombre de surfaces qui entrent en occlusion augmente.

Mammifères → **Thériens** PAFC : 205 M.A.

Les thériens présentent une fosse supraspinale sur la scapula. Elle témoigne du passage d'un membre à position transversale à un membre parfaitement parasagittal.

Thériens → **Euthériens** PAFC : 100 M.A.

La caractéristique la plus évidente de ce clade est que les embryons se développent entièrement dans le corps de leur mère, et sont alimentés pendant la grossesse grâce au placenta. La vie intra-utérine est prolongée par un dispositif anatomique et hormonal.

Euthériens → **Epithériens** PAFC : 100 M.A.

Le péroné ne réalise plus de contact avec le fémur alors qu'auparavant, ce dernier, en atteignant proximale le niveau du tibia, s'articulait avec le fémur.

Epithériens → **Boréoeuthériens** PAFC : 95 M.A. → **Euarchontoglires** PAFC : 65 M.A. → **Euarchontes** PAFC : 65 M.A.

Les caractères dérivés définissant ces clades sont fondés sur des séquences génétiques ; ils n'ont que peu d'intérêt dans le cadre de ce travail.

Euarchontes → **Primates (lato sensu)** PAFC : 55 M.A.

Le cerveau possède un lobe occipital très développé, indiquant la prépondérance de la vue sur les autres sens.

Primates (lato sensu) → **Primates (stricto sensu)** PAFC : 55 M.A.

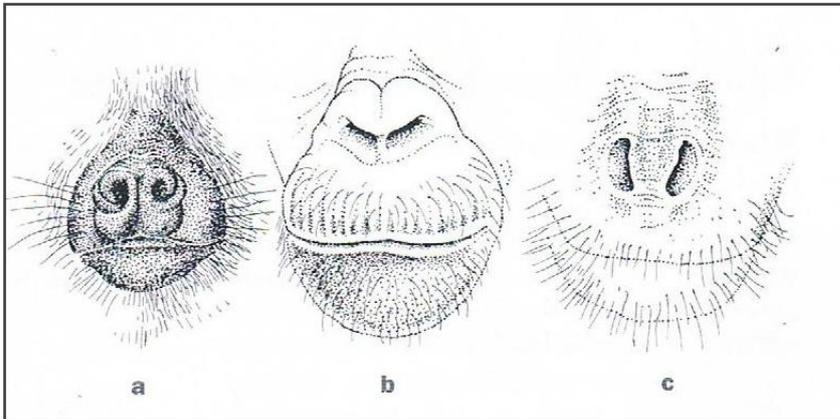
Le pouce devient opposable aux autres doigts.

Les orbites ont migré vers l'avant, autorisant une vision binoculaire.

Primates (stricto sensu) → Haplorrhiniens PAFC : 55 M.A.

Le rhinarium (la truffe) disparaît, et est remplacé par un nez.

Ici sont représentées les régions nasales d'un lémuridé (a), d'un catarrhinien tel que le chimpanzé (b) et d'un haplorrhinien (c).



Représentation de différentes gueules vues de face.

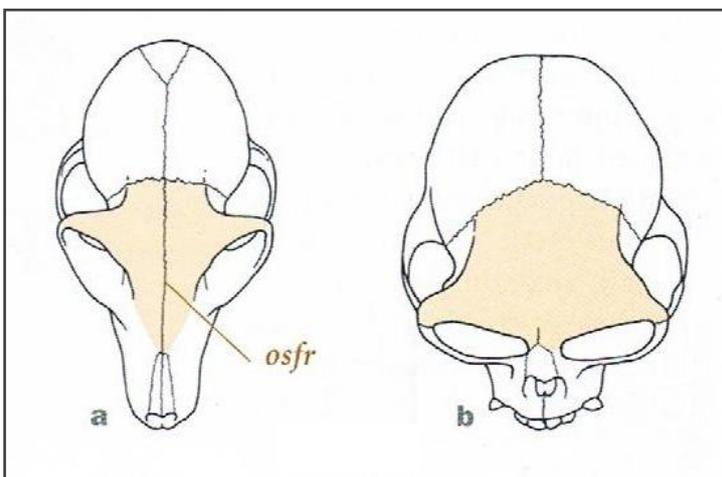
Les vibrisses (les moustaches) disparaissent également.

Haplorrhiniens → Simiiformes PAFC : 34 M.A.

On assiste à une fermeture postérieure de l'orbite par une paroi osseuse.

Ici sont représentés en vue latérale les crânes d'un lémuriforme (a) et d'un simiiforme : le ouistiti (b). La flèche montre l'orbite ouverte sur l'arrière, l'absence de flèche souligne la fermeture postérieure de l'orbite.

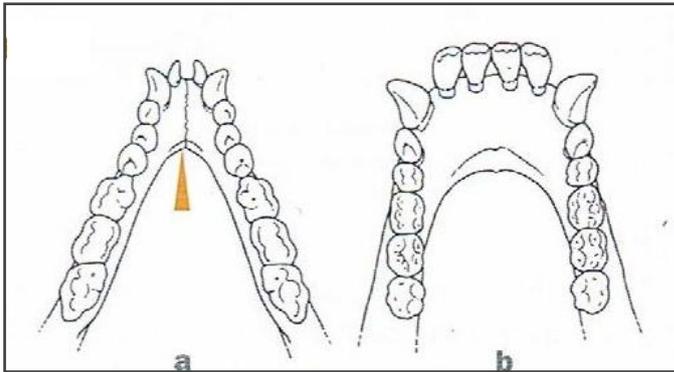
Les deux os frontaux fusionnent en un unique os frontal, comme on peut le voir sur ces représentations d'un crâne de lémuriforme (a) où la suture entre les deux frontaux est encore visible, et celui d'un simiiforme (b), le chimpanzé, où elle disparaît.



Représentation de deux vues crânielles de deux crânes.

osfr : os frontaux

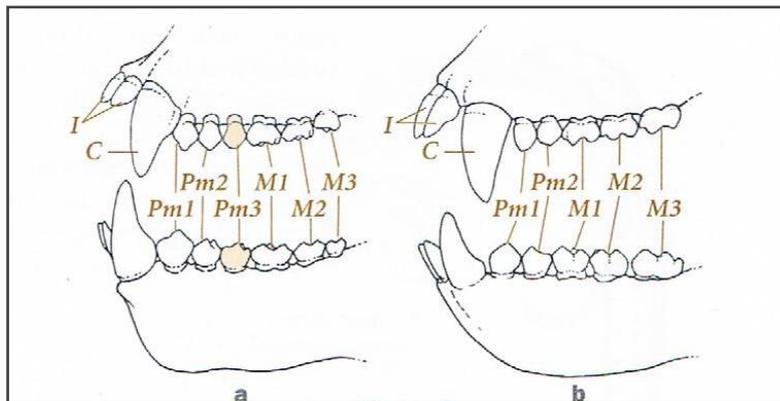
La suture de la symphyse mandibulaire disparaît par fusion des deux os, comme représenté ci-dessous. (a) : chez un tarsier, (b) : chez un chimpanzé.



Représentation de deux vues crâiales de mandibules

Simiiformes → **Catarrhiniens** PAFC : 34 M.A.

Il y a disparition, chez les catarrhiniens (b), de la troisième prémolaire. (a) : denture ancestrale.



Représentation de deux vues latérales de différentes mâchoires.

Légende Cf. page 13

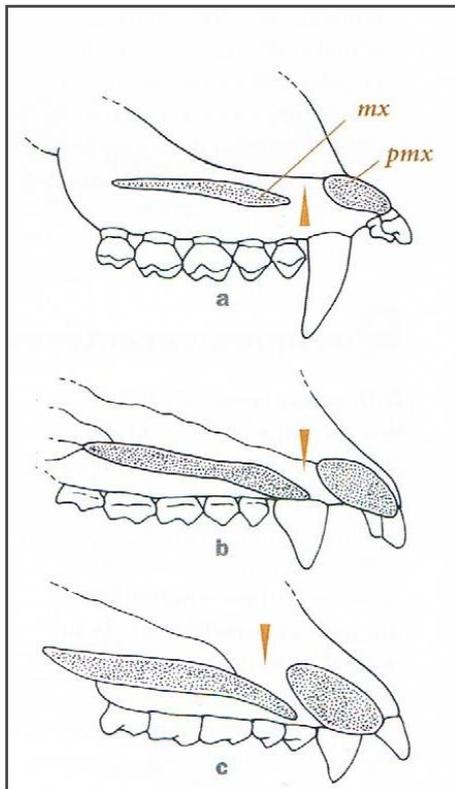
Catarrhiniens → **Hominoïdes** PAFC : 23 M.A.

Les hominoïdes n'ont plus de véritable queue, mais un coccyx ; les vertèbres caudales s'atrophient et se soudent.

Hominoïdes → **Hominoïdés** PAFC : 14 M.A.

L'os maxillaire et l'os prémaxillaire, en se rapprochant, délimitent le canal incisif.

La figure suivante propose des coupes sagittales de la région naso-maxillaire d'un hominoïde : gibbon (a), et de deux hominoïdés : le gorille (b) et d'un chimpanzé (c).



Représentation de trois vues
sagittales médianes de différents
maxillaires.

mx : Maxillaire

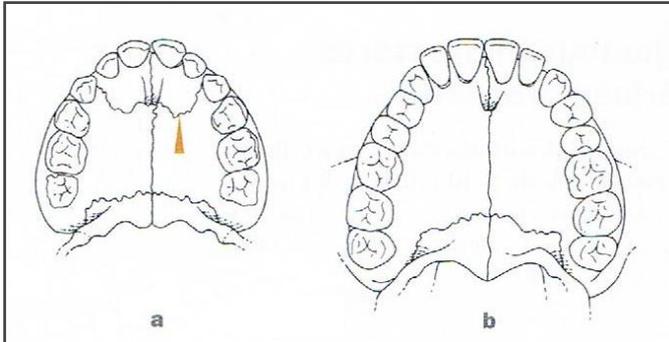
pm : Prémaxillaire

Hominoïdés → **Hominidés** PAFC : 13 M.A.

Dans le squelette de la main, au niveau des os du carpe, l'os scaphoïde et l'os central se soudent.

Hominidés → **Homininés** PAFC : 7 M.A.

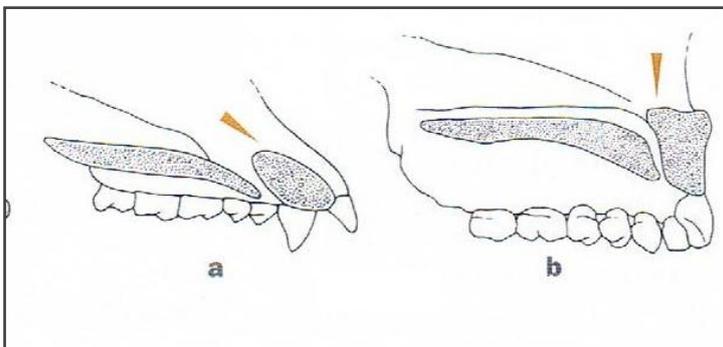
La suture incisive entre le maxillaire et le prémaxillaire est effacée chez l'adulte (b) par rapport à l'enfant (a).



Représentation de deux vues caudales de maxillaires

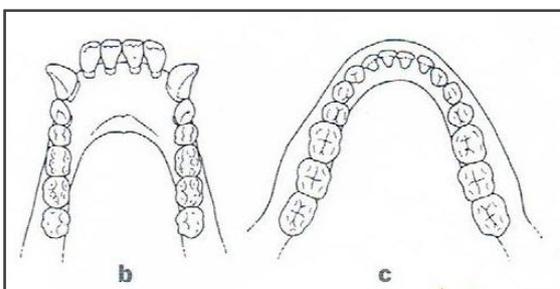
Homininés → **Hominines** PAFC : 6 M.A.

Le prémaxillaire présente un redressement vertical (b), tandis qu'il est oblique chez le chimpanzé.



Représentation de deux coupes sagittales médianes de maxillaires

L'arcade dentaire est parabolique (c), alors qu'elle est en U chez le chimpanzé (b).



Représentation de deux vues crâiales de mandibules

3.2 Le passage du « type reptilien » au « type mammalien ». [5]

Dès l'apparition, au carbonifère, d'un stade « reptile » à partir des premiers amniotes, il semble que deux lignées majeures se soient différenciées.

L'une dite des sauropsides, qui a conduit aux « reptiles non mammaliens », ancêtres des dinosaures, des oiseaux ainsi que des reptiles actuels.

L'autre dite des synapsides, qui a abouti aux « reptiles mammaliens », ces derniers ayant conduit aux mammifères.

Il existe de nombreux critères anatomiques permettant de distinguer les deux lignées, mais c'est par un critère physiologique, l'homéothermie, que l'on comprend mieux la spécificité des mammifères.

L'homéothermie désigne la capacité d'un organisme à maintenir sa température à peu près constante. Cette température est, dans la plupart des cas, proche de 35 à 40 °C. Il y a donc une déperdition constante de chaleur dans le milieu extérieur, puisque la température extérieure est le plus souvent inférieure à celle du corps. Cette déperdition énergétique est majorée au cours des efforts musculaires, lorsque l'individu se déplace, se nourrit ou se reproduit.

La seule forme énergétique utilisée par les animaux provient de leur ration alimentaire qui sera transformée en énergie au cours de la digestion.

A l'exception des oiseaux, qui eux aussi ont fini par acquérir une homéothermie, les « reptiles non mammaliens » ne sont pas homéothermes. Ils ne sont pas soumis aux mêmes contraintes que les mammifères, ces derniers devant généralement se nourrir une fois par jour. Mais l'homéothermie a entraîné de profonds changements dans l'anatomie et la physiologie des animaux, et ce que n'avait pu accomplir les « reptiles non mammaliens » a été possible pour les mammifères. En effet, étant moins dépendants de la température extérieure, il leur a été possible de coloniser des milieux plus variés ainsi que de nouvelles niches écologiques.

Si les mammifères devaient toujours ingérer leur ration alimentaire sans la mâcher, leur estomac serait soumis à une physiologie de la digestion qui ne tarderait pas à les fatiguer ; et surtout d'une lenteur incompatible avec l'augmentation de leur métabolisme basal. Mais si au contraire l'animal fait subir au bol alimentaire une sorte de prédigestion, la tâche de l'estomac sera considérablement facilitée.

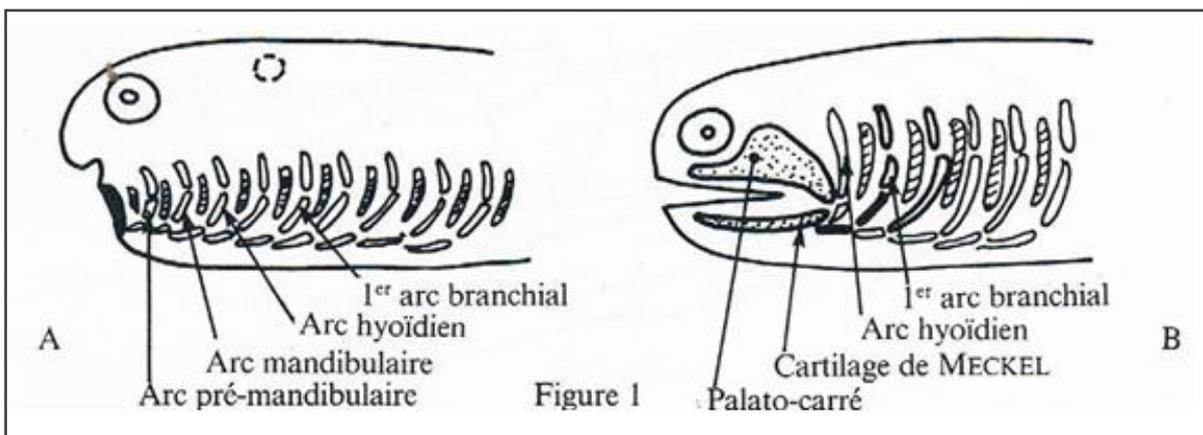
Pour que la gueule soit en mesure d'accomplir cette mastication préparatrice, il est nécessaire qu'elle se munisse d'éléments dentaires capables de sectionner, dilacérer, et de broyer les aliments. Secondairement interviendront les enzymes de la salive qui transformeront cette trituration mécanique en véritable prédigestion. L'articulation temporo-mandibulaire des mammifères sera, au même titre que la formule et l'anatomie dentaire, caractéristique du type de nourriture de base.

3.2.1 Au niveau de l'articulation des mâchoires. [12]

3.2.1.1 L'origine de la mâchoire « reptilienne ». [13]

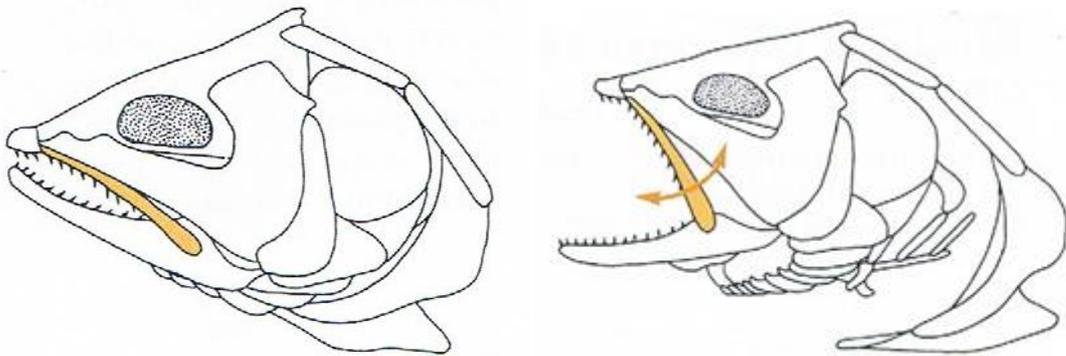
La morphologie de l'appareil manducateur est en relation directe avec le mode de d'alimentation de l'animal. Lorsque le régime alimentaire était encore microphage, la taille des masses alimentaires était limitée et ne nécessitait pas d'effort de capture. Ainsi, chez les agnathes (dépourvus de mâchoires), l'orifice oral est maintenu ouvert par des plaques fibro-cartilagineuses et par un cartilage annulaire. Ces animaux se nourrissent en absorbant le plancton dans le courant de l'eau.

Avec l'accroissement de la taille et de l'activité de l'animal, la capture des proies macroscopiques par un système de pinces devient un avantage sélectif. Cet avantage provient de la mise en place des mâchoires primitives, étant elles mêmes issues des arcs branchiaux. L'arc branchial mandibulaire va former deux pièces cartilagineuses. La pièce supérieure correspond au cartilage palato-carré et participera à l'édification du maxillaire. La pièce inférieure correspond au cartilage de Meckel et servira de tuteur lors de l'édification de la mandibule. Les gnathostomes posséderont alors des mâchoires articulées qui permettront la préhension.



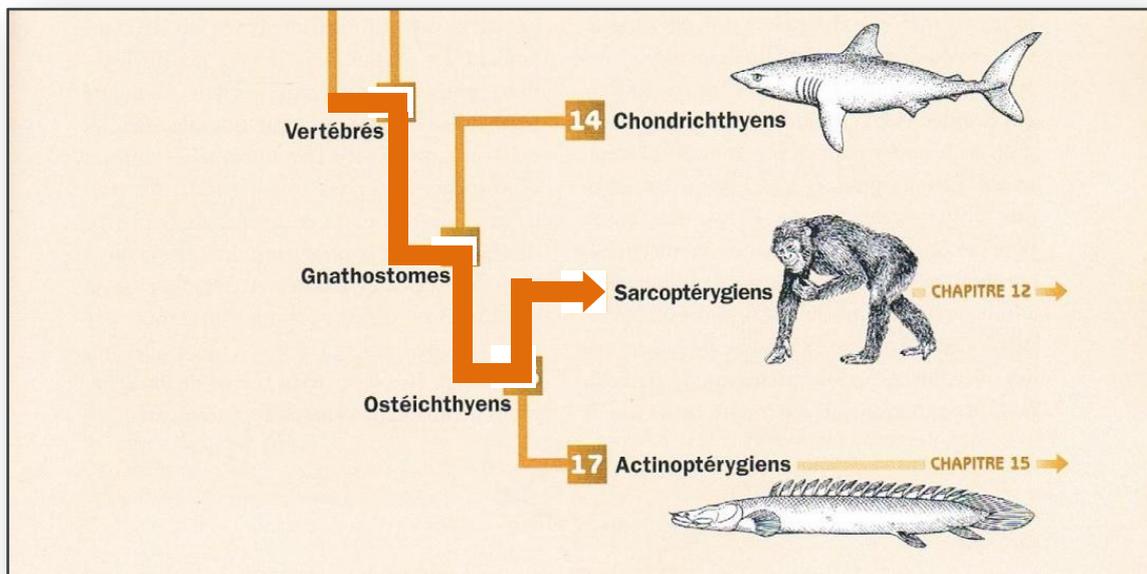
Comparaison de l'extrémité céphalique d'un vertébré agnathe (A) et d'un vertébré gnathostome(B).

A partir de ce stade, plusieurs types d'organisation articulaire pourront se mettre en place dans les différents groupes du vivant. Chez certains actinoptérygiens, par exemple, le massif de la mâchoire supérieure sera mobile par rapport au reste du crâne.



Représentation de la tête osseuse schématique d'un actinoptérygien.

Mais nous avons choisi de rester dans les pas de l'homme :



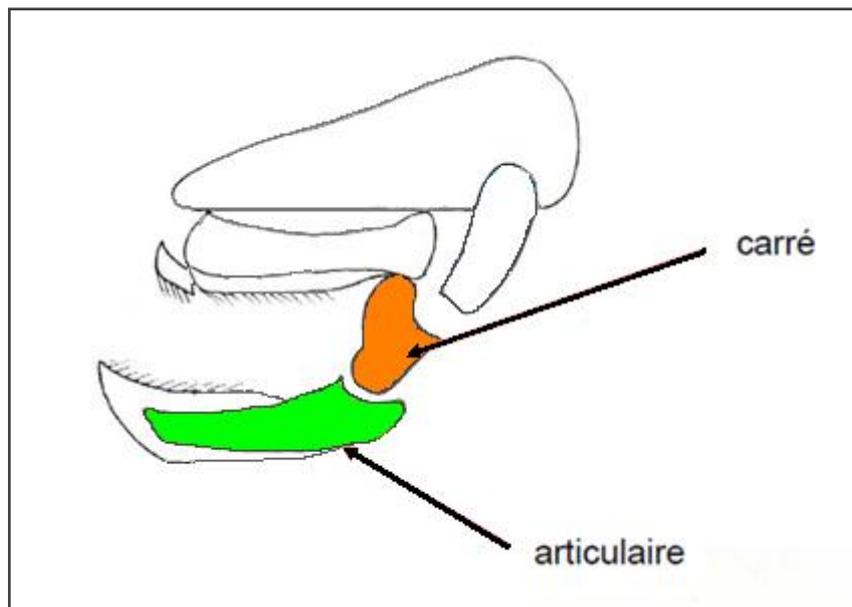
Chez les ostéichthyens, les pièces osseuses provenant des cartilages palato-carré et de Meckel s'agencent en plusieurs os pour former le squelette des mâchoires. Ces os se modèlent, certains fusionnent et d'autres s'individualisent.

L'articulation de la mâchoire va se réaliser entre l'os carré (appartenant à la mâchoire supérieure) et l'os articulaire (constitutif de la mâchoire inférieure).

L'articulaire présente une cavité glénoïde arrondie, dont la concavité correspond à la convexité du condyle du carré.

L'articulation se fait entre deux surfaces cartilagineuses réduites et est renforcée par d'importants dispositifs ligamentaires et fibreux. On parle de l'articulation quadrato-articulaire ; cette dernière n'autorise qu'un mouvement de charnière.

Dès le stade des ostéichthyens (poissons osseux), la mâchoire est constituée d'un squelette osseux (et non plus cartilagineux). Mais du cartilage persiste au niveau des surfaces osseuses qui participent à l'articulation. Il s'agit du cartilage articulaire, qui permet le glissement de ces surfaces les unes par rapport aux autres.



Représentation schématique de l'articulation quadrato-articulaire.

Cette articulation quadrato-articulaire perdurera dans la lignée de l'homme jusqu'à ce qu'apparaissent, chez les synapsides, les premiers « reptiles mammaliens ».

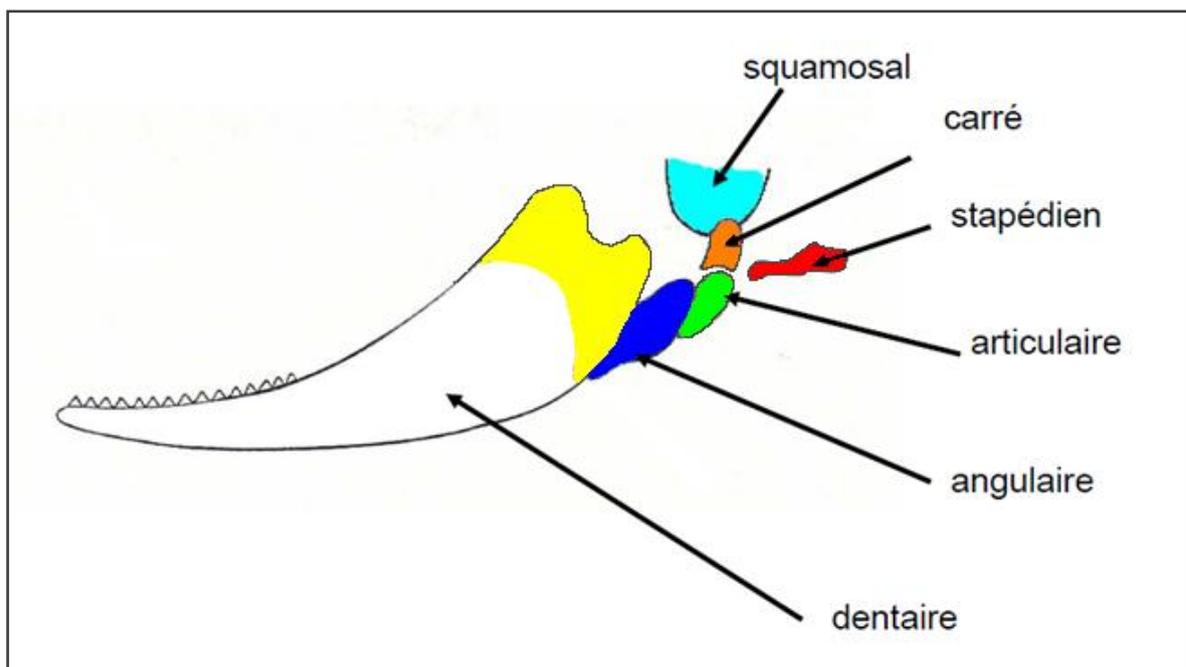
3.2.1.2 L'origine de l'articulation temporo-mandibulaire (ou ATM) mammalienne. [22] [25]

L'articulation temporo-mandibulaire des mammifères est une structure très spéciale, qui n'est pas apparue comme une adaptation progressive d'un système préexistant, mais comme une création originale. L'histoire de notre ATM a été établie d'une part à l'aide de l'anatomie comparée et d'autre part avec la paléontologie.

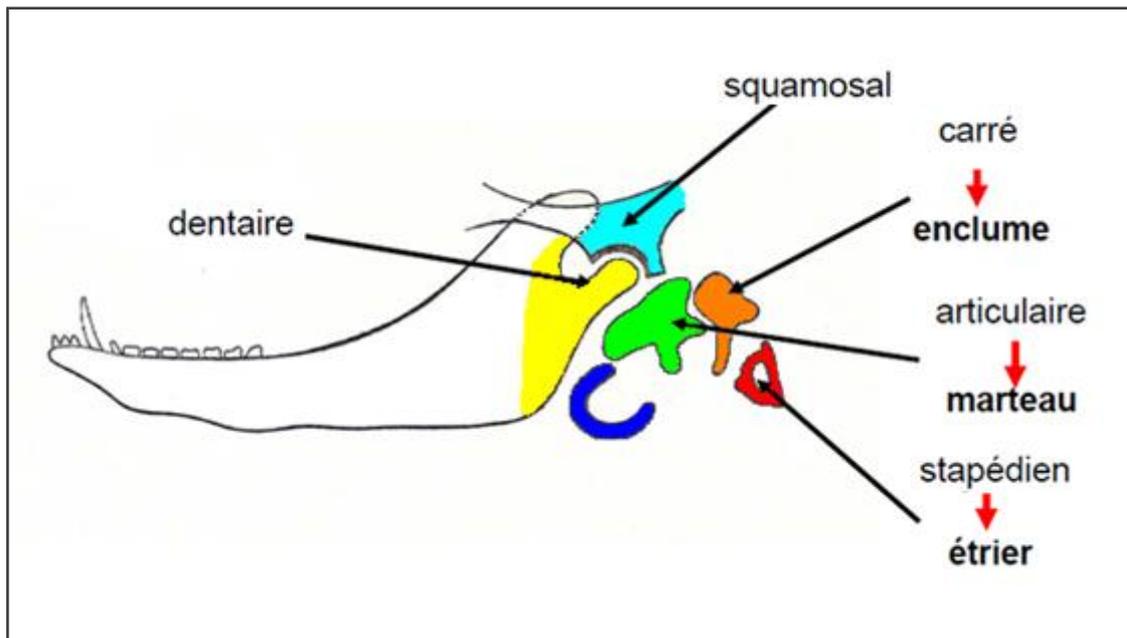
Plusieurs os constituent la mâchoire inférieure des reptiles mammaliens : le dentaire (le seul qui porte les dents mandibulaires), l'angulaire, et l'articulaire.

Chez les mammifères, au contraire, la mandibule ne comporte plus qu'un seul os, le dentaire, qui s'articule avec le squamosal (ce dernier étant incorporé à la boîte crânienne).

Lors du passage du premier type d'articulation au deuxième, on constate que l'os dentaire s'allonge pour constituer presque entièrement la mâchoire inférieure. Les os postérieurs de la mâchoire inférieure (l'angulaire et l'articulaire) se réduisent en taille. Le carré également, se réduit et devient indépendant du crâne. Le dentaire émet une éminence de forme condylienne, orientée vers le haut qui vient au contact d'une partie de l'os temporal : le squamosal. On parlera d'articulation dento-squamosale.



Représentation schématique de l'articulation reptilienne.



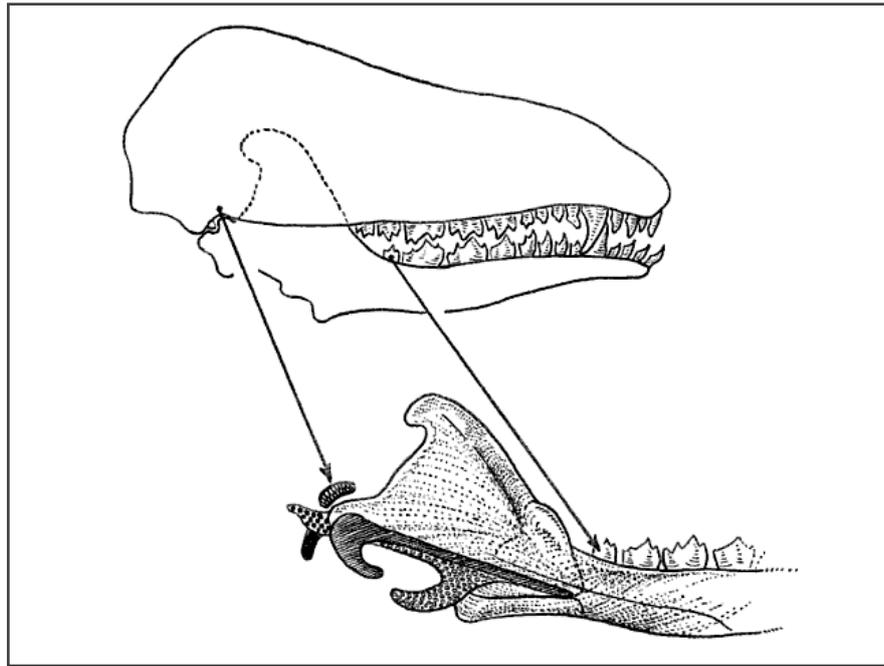
Représentation schématique de l'articulation mammalienne.

Le passage de la première disposition à la seconde n'a été compris qu'à la lumière de travaux qui ont montré qu'un organe variant dans sa conformation, peut passer d'une fonction à une autre, mais qu'il reste en connexion avec les pièces voisines.

L'équivalent chez les mammifères de l'articulation de la mâchoire reptilienne (quadrato-articulaire) est l'articulation marteau-enclume. Cette surprenante transformation semble difficile à concevoir tant il est malaisé de comprendre le fonctionnement des mâchoires au moment où l'articulation passe dans l'oreille moyenne.

C'est le paléontologiste Robert BROOM (1866-1951) qui permet l'explication par la découverte d'un fossile célèbre : *Diarthrognathus*.

Ce fossile fut découvert en Afrique, dans une couche géologique du trias supérieur.



Représentation du crâne du diarthrognathe.

Le diarthrognathe présente une articulation mandibulaire double : une articulation mammalienne (externe) ainsi qu'une articulation reptilienne (interne).

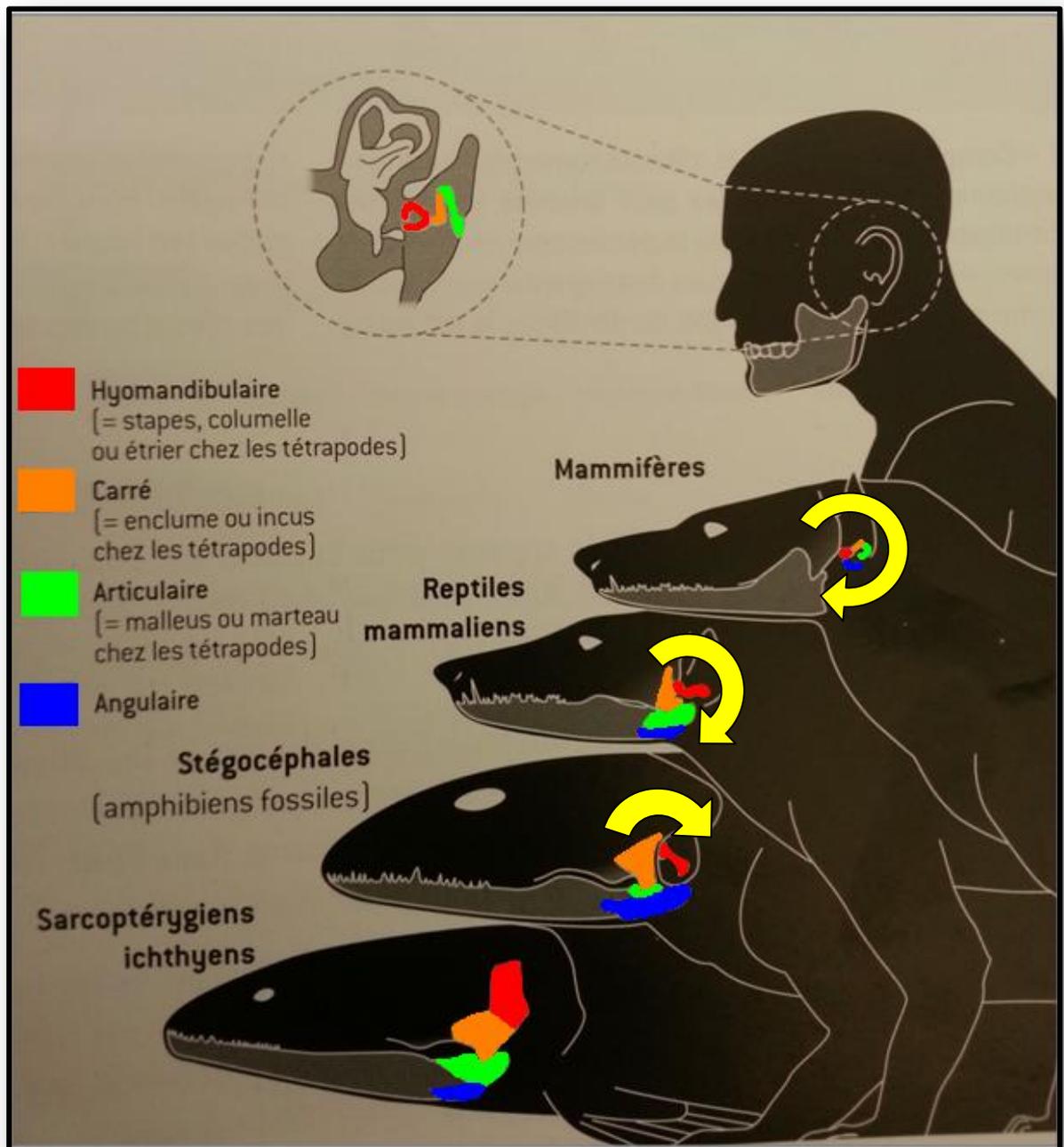
Bien évidemment, l'articulation est double de chaque côté ; cet animal possède donc quatre articulations mandibulaires. Grâce à lui, on comprend qu'une transition entre les deux types articulaires a pu se réaliser. L'articulation a d'abord été quadrato-articulaire. Puis la dento-squamosale s'est constituée et les deux ont coexisté jusqu'à ce que la quadrato-articulaire disparaisse.

Il est intéressant de constater l'inversion des courbures : primitivement l'articulation des mâchoires comportait une cavité mandibulaire et une éminence para-crânienne, alors que l'ATM des mammifères comportera une cavité crânienne et une éminence mandibulaire.

Mais quelles peuvent être les causes de l'évolution combinée de l'ATM et de l'oreille moyenne ?

La séparation de la tête et du tronc, par la formation d'un cou, provoque une véritable réorganisation du squelette axial associée à une modification des muscles de la tête (surtout ceux des mâchoires et de l'arrière du crâne).

La position redressée de la tête et du cou provient d'une rotation postérieure de l'extrémité céphalique. La posture change, les ancêtres de l'homme passent d'une posture horizontale à une posture verticale.



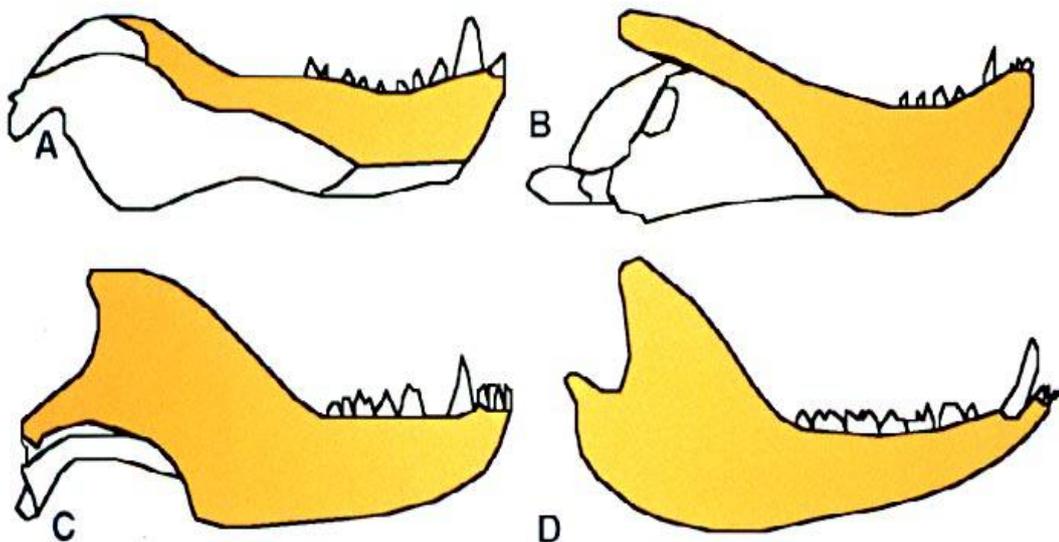
Représentation de la mandibule et de l'oreille moyenne chez certains groupes du vivant.

Les flèches jaunes représentent la rotation postérieure de l'extrémité céphalique.

Cette rotation postérieure, associée à un redressement de la posture, va avoir plusieurs conséquences. Tout d'abord les régions temporales et la mâchoire se déplacent vers le bas et vers l'avant. Par ailleurs, l'étage supérieur de la face augmente et la mâchoire s'abaisse ; la partie postérieure de la face s'élargit. Une séparation s'opère entre l'os dentaire et les autres os de la mandibule reptilienne qui lui sont postérieurs. Ces dernières pièces osseuses se condensent et le déploiement du crâne les englobe ; elles deviennent des structures auditives primitives.

Les structures auditives des mammifères proviennent donc de l'articulation reptilienne. Le carré est devenu l'enclume, l'articulaire le marteau, l'angulaire le tympanique et l'hyomandibulaire l'étrier.

Les effets de la manducation sur le squelette facial vont aussi dans ce sens. L'augmentation des forces masticatrices a également contribué à cette « disjonction » entre l'os dentaire d'une part et l'angulaire et l'articulaire d'autre part. L'extension des zones d'insertion des muscles masticateurs sur les parties postérieures de l'os dentaire stimule son développement extensif.



Représentation de l'augmentation de la taille de l'os dentaire chez 4 synapsides.

A : Le pélicosaure B : Un thérapside primitif C : Un thérapside évolué D : Un mammifère

Les thérapside (anciennement appelé reptiles mammaliens), forment avec les pélicosaures et les mammifères le groupe des synapsides.

3.2.2 Au niveau de la denture. [23]

3.2.2.1 Définitions. [3]

Au cours de ce chapitre, nous allons utiliser des termes en rapport avec les dents. Il convient donc d'en donner les définitions.

En zoologie, lorsqu'on aborde les mammifères, il est fréquent de différencier les dents labiales des dents jugales. Les dents labiales désignent les dents situées en regard des lèvres, c'est-à-dire les incisives et les canines ; celles qui sont dans la partie libre de la gueule. Par opposition, les dents jugales sont celles situées en regard des joues : les prémolaires et molaires, elles sont dans la partie fermée par la paroi de la joue.

De façon plus générale, de multiples termes permettent de qualifier la denture animale.

- Selon le nombre de dents, l'espèce pourra être :

→ Oligodonte : petit nombre de dents.

→ Polyodonte : grand nombre de dents.

→ Anodonte : absence de dents.

- Selon la forme des dents :

→ Haplodonte : dent simple, généralement conique, au rôle préhensif et de rétention.

→ Plexodonte : dent complexe, en rapport avec la fonction spécialisée.

→ Homodonte : toutes les dents ont la même forme.

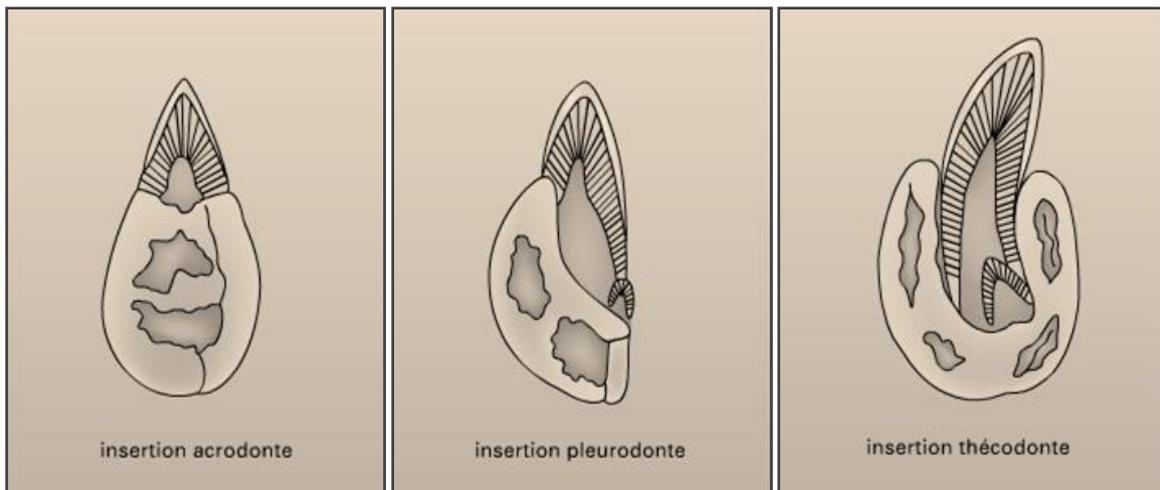
→ Hétérodonte : les dents ont des formes différentes.

- Selon le type de fixation :

→ Ankylose de type acrodonte : la dent se soude, par sa base, à la surface des mâchoires.

→ Ankylose de type pleurodonte : la dent se soude latéralement à la surface des mâchoires.

→ Thécodonte : La dent est implantée par enchâssement dans une alvéole de la mâchoire. Elle y est maintenue par une attache fibreuse.



- Selon le mode de remplacement :

→ Monophyodonte : une seule dentition.

→ Diphyodontes : deux dentitions successives. La première est dite lactéale.

→ Polyphyodonte : plusieurs dentitions successives.

- Selon le type de croissance.

→ Brachyodonte : les dents ont une couronne basse et une croissance limitée.

Les molaires peuvent dans ce cas être **bunodontes**, c'est-à-dire à cuspides arrondies.



Vue occlusale

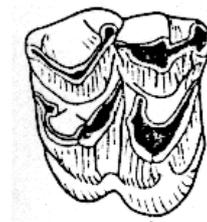
Elles peuvent également être **secodontes** : à cuspides pointues réunies par des crêtes tranchantes



Vue occlusale

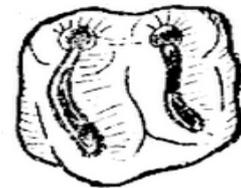
→ Hypsodontes : les dents ont une couronne haute et une croissance continue.

Les molaires pourront être de type **bélodonte** si les cuspides forment des crêtes disposées dans un sens antéro-postérieur. Nous pouvons également parler de type **sélénodonte** car lorsque la dent s'abrase, les crêtes prennent la forme de 4 croissants.



Vues occlusales

Les molaires de type **lophodonte**, quant à elles, présentent des cuspides en forme de crêtes ou de cônes couchés disposés transversalement. Ils forment des stries perpendiculaires à la mâchoire. Cette disposition prend aussi le nom de type **taëchodonte** pour signifier la présence de nombreuses crêtes transversales, donnant à la face occlusale un aspect plissé.



Vue occlusale

3.2.2.2 Les acquis des mammifères dans le règne animal. [4]

Si, de façon générale, l'on devait décrire la denture des « reptiles non mammaliens », qu'il s'agisse des sauropsides fossiles ou actuels, on pourrait la qualifier de polyodonte, haplodonte et homodonte. L'archétype de leur mâchoire serait représenté avec de nombreuses dents très simples, cylindro-coniques, toutes identiques. La fonction de ce dispositif est la préhension ainsi que la rétention.

Chez les gnatostomes non amniotes (encore plus éloignés des mammifères sur le plan phylogénétique), tels que les poissons ou les amphibiens, il n'est pas rare que les dents ne se limitent pas aux seuls bords des mâchoires mais soient aussi présentes sur de nombreux os du palais. La plupart du temps, les dents sont fixées aux mâchoires par une ankylose (de type acrodonte ou pleurodonte), et parfois de façon encore plus primitive par des gaines ou des fibres élastiques.

Chez les mammifères, la denture est généralement de type oligodonte, plexodonte et hétérodonte. En effet, on constate une réduction du nombre de dents ainsi qu'une spécialisation poussée. Les dents sont confinées aux os prémaxillaires, maxillaires et dentaires ; l'insertion de la dent dans l'os est de type thécodonte. L'implantation de la dent dans une alvéole découle des contraintes mécaniques importantes auxquelles elle est soumise. Cette organisation, semblable à un amortisseur, prévient des fractures et d'une abrasion trop rapide. Toutes ces transformations seraient associées à la mise en place de la mastication. Cependant, les cétacés font exception. En effet, bien que descendants de mammifères terrestres aux dents différenciées, ils sont par la suite revenus à une denture homodonte haplodonte. L'orque possède une cinquantaine de dents coniques ; celles du dauphin sont plus fines et encore plus nombreuses. Ces animaux ont donc perdu leur fonction masticatrice en regagnant le milieu marin où la fonction préhensive semble plus appropriée. Il existe encore, au sein de la famille des cétacés, d'autres exceptions que nous aborderons ultérieurement.

Les polyphyodontes possèdent un grand nombre de dentitions successives, toutes semblables. Ce sont par exemple les poissons (jusqu'à 100 dentitions successives), ou les reptiles. Les oligophyodontes sont essentiellement les mammifères : le nombre de générations dentaires est réduit, et les dentures qui se succèdent ne sont pas semblables. Les oligophyodontes seront souvent diphyodontes, c'est-à-dire à deux dentures, une lactéale et une permanente. Les monophyodontes, eux, n'ont qu'une dentition. C'est le cas

par exemple des cétacés odontocètes (comme le dauphin) et des proboscidiens (tel que l'éléphant) qui ont une unique denture lactéale pour toute leur vie.

Les différents modes de croissance dentaire seront détaillés dans le chapitre suivant.

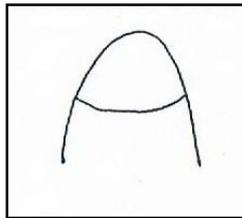
Dans toutes ces considérations, il est important de se souvenir que l'évolution n'est pas linéaire mais buissonnante. Il n'y a pas qu'un groupe unique qui voit un de ses caractères primitifs subir, une par une et dans l'ordre, chacune des modifications conduisant à la fonction évoluée. Il n'y a pas de finalisme. L'évolution se réalise dans toutes les directions, elle n'a pas de but ; la sélection naturelle effectue un tri sur les variants en fonction des contingences du moment. C'est pourquoi l'attribution des caractères dentaires aux groupes animaux précédemment abordés ne reflète que les tendances générales. Ainsi il existe des poissons hétérodontes. Les daurades et les raies ont à la fois des dents de type haplodontes et des dents aux couronnes aplaties, molariformes, destinées à broyer les coquillages. De plus, dans certaines lignées appartenant à toutes les classes de vertébrés, les dents régressent où même disparaissent complètement (anodontie).

3.2.2.3 L'origine des dents jugales des mammifères. [21] [6]

Le problème de l'origine de la plexodontie a suscité de nombreuses théories. Comment a-t-on pu passer de la dent haplonte, simple et conique, à la morphologie complexe et variée de la molaire des mammifères ? De nombreuses théories ont ainsi supposé que de nouvelles cuspides seraient apparues par « bourgeonnement », par « irritation fonctionnelle », par « concrescence » ou encore par « fusion » de germes dentaires. Mais dans l'état actuel des connaissances, aucune de ces conceptions ne se révèle capable de rallier les suffrages.

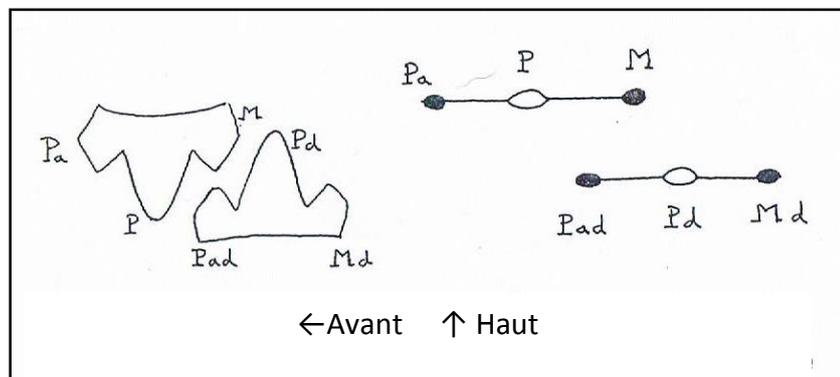
La théorie la mieux admise, universellement acceptée par les chercheurs, est la théorie phylogénétique de COPE et HOSBORN, encore appelée « le néotrituberculisme ». Elle tend à montrer que les dents jugales des mammifères ont acquis leur type morphologique par complexification graduelle à partir de la dent haplodonte qui représente le premier stade morphologique.

Premier stade :



La dent est simple, elle est formée d'un unique tubercule. Elle correspond à la dent conique reptilienne. On la nomme protocône (P) à la mâchoire supérieure, et protocônide (Pd) à la mâchoire inférieure.

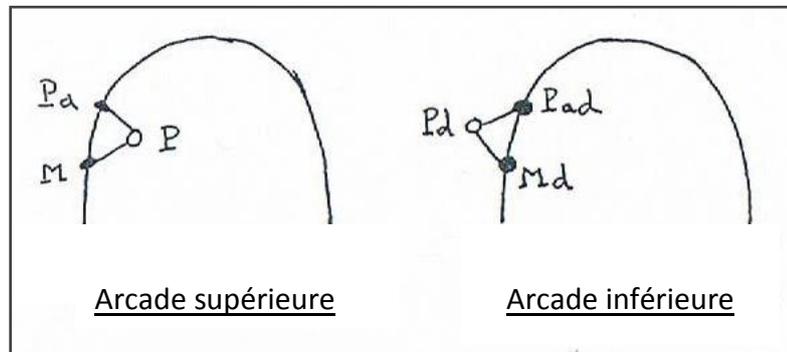
Deuxième stade :



Addition de deux cuspides au tubercule primitif. La première sera située en avant, il s'agira du paracône (Pa) à la mâchoire supérieure et du paracônide (Pad) à la mâchoire inférieure.

De la même façon, la deuxième cuspide se situera en arrière, et on parlera du metacône (M) à la mâchoire supérieure et du metacônide (Md) à la mâchoire inférieure. On obtient alors une dent à trois cônes située dans le même plan mesio-distal, c'est le stade triconodonte.

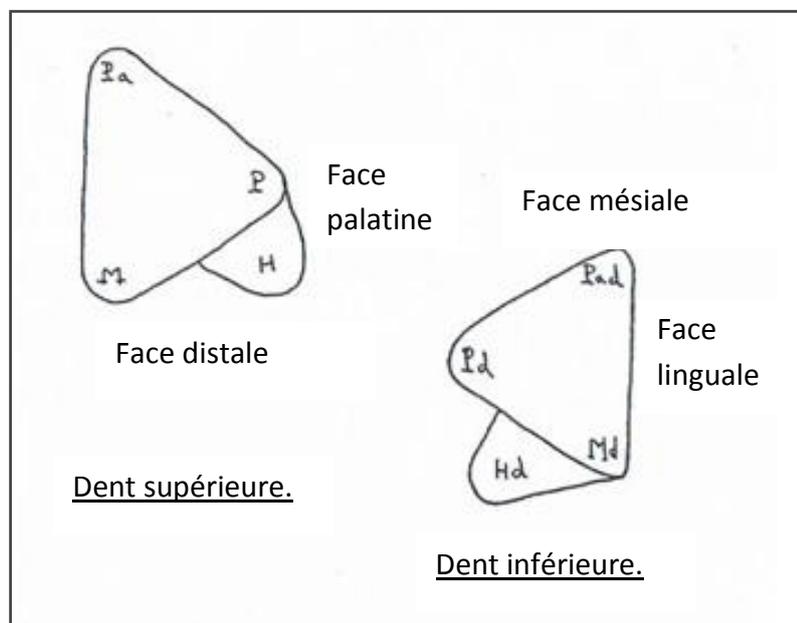
Troisième stade :



Le tubercule primordial (proto) subit un déplacement transversal. Le protocône se déplace en dedans tandis que le protocônide se déplace en dehors. Ainsi, deux trigones sont définis : le trigone à l'arcade supérieure et le trigonide à l'arcade inférieure.

Les deux s'imbriquent l'un dans l'autre, c'est le stade trigonodonte.

Quatrième stade :

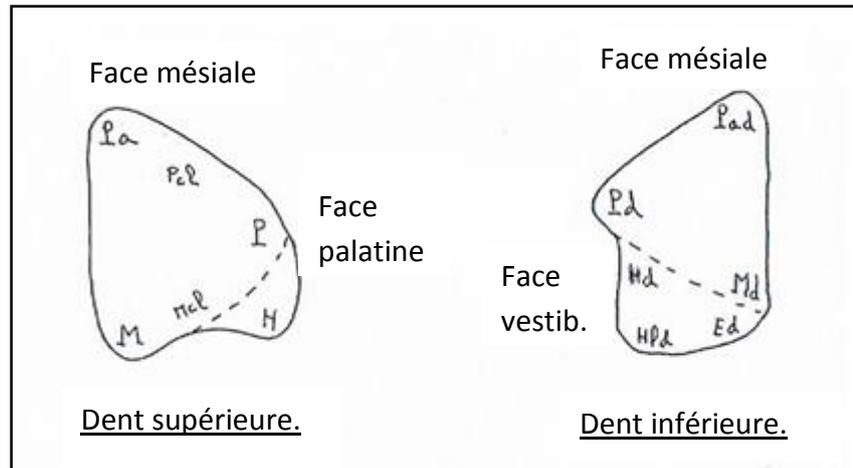


Une cuspide se surajoute. Elle apparaît en position postero-interne (ou disto-palatine) sur les dents supérieures, on parlera d'hypocône (H). Sur les dents inférieures, elle apparaît en position postero-externe (ou disto-vestibulaire), on parlera d'hypocônide (Hd).

La dent prend alors une forme quadrangulaire et sa partie postérieure constitue fonctionnellement un talon broyeur.

C'est le stade du talon pour les dents supérieures, et du talonide pour les dents inférieures.

Quatrième stade :



De nouvelles cuspides vont encore accentuer le degré de complexification de la couronne.

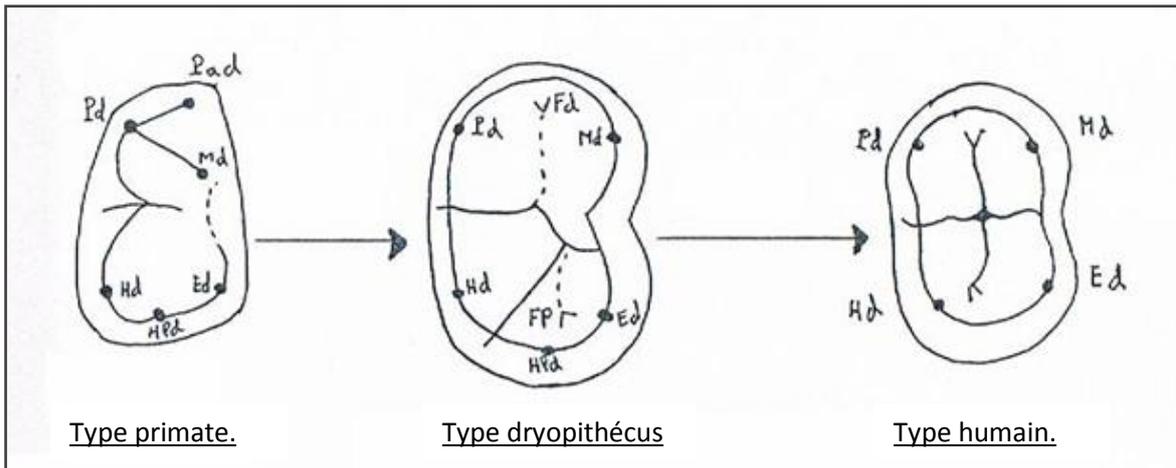
A la mâchoire supérieure vont apparaître un protocônule (Pcl) entre le protocône et le paracône et un metacônule (Mcl) entre le metacône et le protocône. A la mandibule, il y a addition de deux cuspides sur le talonide : l'hypocônulide (Hld) et l'Entocônide (Ed).

Ce stade représente le type primitif de la molaire des mammifères qui évoluera selon le type d'alimentation de l'animal.

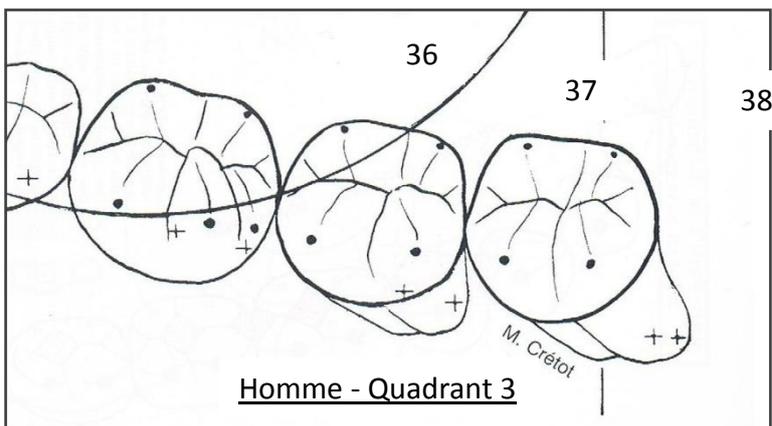
Stades de différenciation vers la dent humaine, exemple de la molaire inférieure :

Chez les primates, le talonide de la dent inférieure qui se situait initialement plus bas que le trigonide vient se placer au même niveau ; il s'agit du type primate. Puis le trigonide va régresser : le paracônide disparaît avant d'être remplacé par une fovéa antérieure.

Dès lors, la couronne présente 5 tubercules, c'est le type dryopithécus, caractéristique des anthropoïdes.



Chez l'homme, au niveau des 2^{èmes} et 3^{èmes} molaires mandibulaires, le talonide se réduit par disparition de l'hypocônulide, donnant ainsi une couronne à 4 tubercules avec un schéma en croix. Les premières molaires mandibulaires conservent une organisation à 5 tubercules.



Le néotrituberculisme explique aussi la morphologie actuelle des molaires supérieures ainsi que celle des prémolaires humaines. En effet, toutes les dents jugales des mammifères sont passées par le quatrième stade (décrit plus haut).

Puis, par la suite, l'adjonction, la suppression et le modelage des tubercules se sont orientés dans des directions différentes. Ceci explique la grande diversité morphologique des dents jugales du groupe des mammifères.

En ce qui concerne les dents labiales, leur évolution est plus simple à envisager. Même si depuis le stade de la dent haploïde simple les incisives et les canines ont évolué, elles ont conservé une morphologie relativement simple, qui dérive d'un tubercule unique.

4. L'adaptation de
l'homme à son régime
alimentaire parmi les autres
adaptations animales.

4.1 La notion d'« adaptation ». [17] [20] [23]

L'adaptation a certainement été l'un des concepts les plus mal compris de la biologie. Les deux écueils principaux sont le flou autour de la définition et la tendance naïve à considérer que tout, dans un organisme, est adapté. Il convient de distinguer l'adaptation en tant que phénomène, c'est-à-dire l'adaptation d'une population ou d'une espèce donnée face à une pression sélective donnée, et une adaptation en tant que trait avantageux acquis. L'adaptation en tant que phénomène ne peut être constatée que sur l'organisme entier, après avoir pris en compte tous les traits de caractère à la fois. Aussi, dire qu'un trait est adapté est un raccourci ; il sera préférable de dire qu'un trait confère un avantage.

Rappelons que l'on parle d'adaptation lorsqu'à une structure nouvelle correspond une fonction nouvelle.

En ce qui concerne les traits de caractère auxquels nous nous intéressons (la denture et les mâchoires), nous avons constaté des changements avec l'apparition des mammifères. Le passage à une articulation dento-squamosale ainsi qu'à l'oligodontie, la plexodontie et l'hétérodontie offre des perspectives nouvelles. Au-delà du simple mouvement d'ouverture-fermeture, il devient désormais possible d'envisager des mouvements de propulsion et de diduction mandibulaire. Par ailleurs la spécialisation des dents suggère une possibilité de découpe et de mastication du bol alimentaire. Par la suite, nous nous intéresserons à trois groupes de mammifères remarquables sur ce plan : les carnivores, les ruminants et les rongeurs.

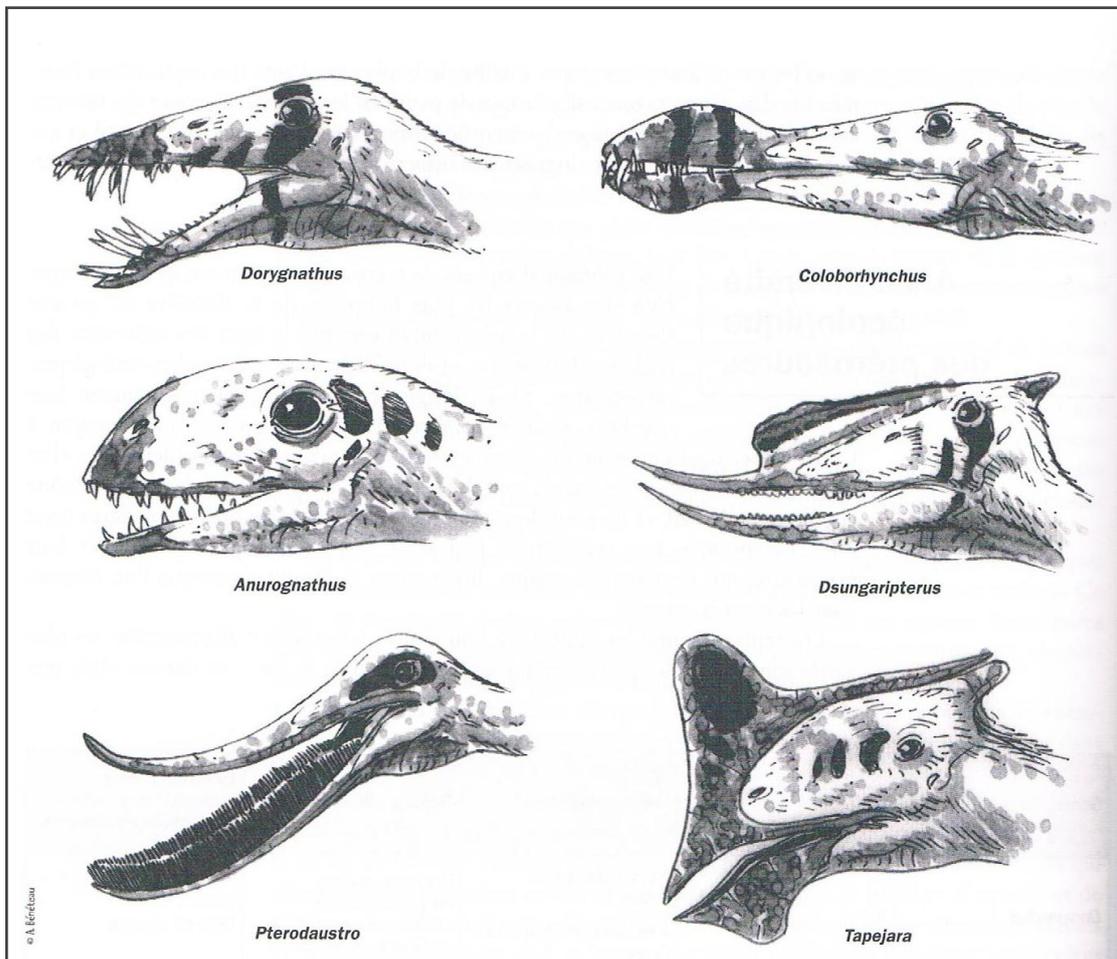
Toutefois, même si les perspectives d'adaptation des mammifères à différents régimes alimentaires sont inégalées, ils n'ont pas l'exclusivité de présenter des traits de caractère avantageux. Bien avant leur apparition, mais aussi encore de nos jours, les espèces ont développé des stratégies performantes pour se nourrir.

4.1.1 Chez les non mammaliens fossiles. [13]

Prenons l'exemple des ptérosaures. Ils appartiennent au taxon des archosaures et ont émergé au Trias supérieur. Ce sont les premiers vertébrés capables de voler de manière active, en vol battu, avant les oiseaux et bien avant les chauves-souris. Nous connaissons une centaine d'espèce de ptérosaures.

L'un des aspects les plus frappants de la diversité du groupe s'observe au niveau de la denture, qui traduit une forte diversification des régimes alimentaires et donc l'occupation de niches écologiques variées. La longueur des dents, leur emplacement, leur courbure et leur nombre changent beaucoup d'une espèce à l'autre. Leur structure reste cependant toujours identique : elles n'ont qu'une seule racine et dotées d'une couronne formée d'un seul cône et recouvertes d'émail. Elles ne possèdent ni bord coupant, ni pointe secondaire.

Certes, les ptérosaures pouvaient difficilement découper leur nourriture, qui était avalée presque directement, mais le groupe présente une incroyable diversité de traits de caractères adaptés à de multiples régimes.



Gros plan sur la tête de 6 genres de ptérosaures.

Dorygnathus. Il possède des crochets écartés vers l'avant et de petites dents pointues à l'arrière. Son régime alimentaire est piscivore, il capture des petits poissons en volant au dessus de la surface de l'eau.

Anurognatus. Ses dents sont petites courtes et pointues, régulièrement espacées. Il est insectivore, il perce et déchire la carapace des insectes.

Coloborhynchus. Il présente des dents pointues, nombreuses, très serrées, en crochets. Avec sa longue mâchoire il capture des proies de taille importante, certainement des poissons, en volant au dessus de la surface de l'eau.

Ptérodaustro. Ses dents sont longues et très fines comme des filaments. Il filtre le plancton.

Dsungaripterus. Il possède de grosses dents bulbeuses regroupées sur la moitié postérieure des mâchoires et solidement implantées. Elles lui permettent d'écraser les coquillages.

Tapejara. Il n'a pas de dents, son bec est court et puissant. Il se nourrissait peut être de graines.

Chez les ptérosaures, d'autres traits de caractère innovants sont apparus : la maîtrise du vol battu s'est accompagnée d'une maîtrise de la locomotion terrestre. Ces animaux ont ainsi pu accéder à de nouvelles niches écologiques vacantes et peupler des environnements nouveaux (les milieux péri-aquatiques ou les océans). Ce sont les premiers vertébrés aériens.

4.1.2 Chez les non mammaliens actuels. [4]

Il existe aussi, parmi les espèces non mammifères encore présentes, de multiples exemples de spécialisation fonctionnelle de la bouche. Nous prendrons comme exemple les cas particuliers de la lamproie et du serpent.

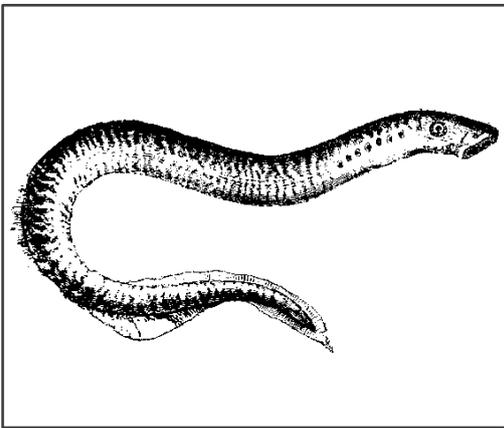
Les lamproies sont des vertébrés dépourvus de mâchoire. Se sont des agnathes. Cependant, ce terme ne désigne pas un taxon car le groupe n'est pas monophylétique.

Ce sont des filtreurs à l'état larvaire, mais ils sont, à l'âge adulte, adaptés à un régime hématophage. Après leur métamorphose, ils sont dotés d'une bouche-ventouse munie de plusieurs anneaux cartilagineux concentriques constitués de dents tranchantes.

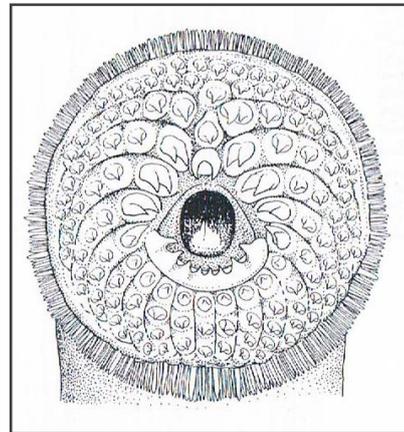
Les lamproies vont grandir et préparer leur maturation sexuelle en mer. Elles se déplacent parfois sur de grandes distances en s'accrochant à d'autres poissons ou parfois à des mammifères marins au moyen de leur ventouse.

Grâce à leurs dents, les lamproies percent ou raclent la peau de leur victime, ce qui leur permet ensuite d'aspirer le sang et la lymphe s'écoulant de la blessure. Certaines espèces peuvent aussi parfois s'enfoncer dans les ouïes de leurs hôtes et se fixer sur ses branchies.

Leur bouche, bien que relativement primitive, leur confère un trait de caractère qui, en plus de leur morphologie et de leur physiologie, les rend bien adaptées au parasitage externe.



Lamproie marine- 100cm



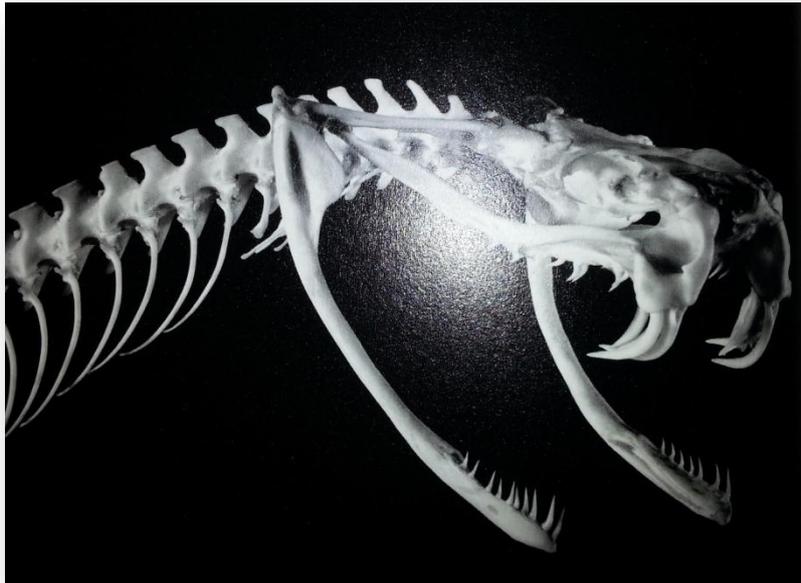
Représentation de la bouche de la lamproie

Prenons maintenant l'exemple des serpents. Ils appartiennent au groupe des squamates. Ce groupe présente une très grande diversité d'espèces, mais toutes sont zoophages. Selon le type de denture qu'ils possèdent, on peut en distinguer 5 catégories. Les serpents présentent une évolution morphologique intéressante des dents, liée à un perfectionnement de la fonction venimeuse.

Les glandes à venin sont en fait des glandes salivaires modifiées. On admet que tous les serpents en possèdent mais leur présence n'est réellement utile que si l'animal possède l'appareil inoculateur. Ce dernier est constitué par une paire de dents très particulière que l'on appelle les crochets. Les crochets présentent soit une rainure longitudinale ou bien sont creusés d'un tubule pour permettre l'écoulement du venin.

Le venin est expulsé des glandes par contraction des muscles mandibulaires adducteurs. C'est également une action musculaire, celle des muscles ptérygoïdiens qui entraîne le redressement des crochets lors de la morsure.

Par ailleurs, le serpent présente deux os mandibulaires indépendants, qui ne s'articulent pas entre eux. Ils peuvent s'écarter et permettent à l'animal d'ingurgiter des proies plus larges que sa tête.



Crotale : *Crotalus*

4.1.3 Une autre forme d'adaptation : l'anodontie. [19]

Dans certaines lignées appartenant à toutes les classes de vertébrés, les tissus dentaires régressent ou même disparaissent complètement.

Les tortues, par exemple, présentent un bec corné totalement dépourvu de dents, contrairement à leurs ancêtres du Trias.

Chez les mammifères, les monotrèmes (tel que l'ornithorynque) perdent leurs dents à l'âge adulte. Les xénarthres (comme le fourmilier ou le paresseux) n'ont quasiment plus de dents ; ils leur reste parfois quelques molaires très peu développées. Enfin, les cétacés à fanons sont également anodontes ; bien que des germes dentaires se développent avant la naissance mais ils ne font jamais leur éruption. Les fanons sont des productions

kératinisées issues de l'épiderme de la mâchoire supérieure : ils jouent un rôle de filtre et constituent donc une adaptation au régime planctonophage.

Ainsi, la tendance à la disparition des tissus dentaires se manifeste indépendamment dans certaines lignées. Il n'est pas toujours évident de rattacher cette évolution à une adaptation nette à l'égard d'un régime alimentaire précis. Mais, si une espèce a évolué dans cette direction, c'est que cela s'est révélé, à un moment donné, avantageux pour elle.

4.2 Quelques clades remarquables. [16] [23]

Il est important d'insister sur l'exceptionnel intérêt que présentent les dents des mammifères pour l'étude de la taxinomie et de l'évolution. La morphologie de la dent ainsi que celle de l'ATM mammalienne exprime de façon subtile et précise les adaptations variées aux divers régimes alimentaires. De plus, elles constituent d'excellents caractères permettant de différencier les formes animales et de les organiser en clades.

Dans la classe des mammifères, il existe 3 clades pour lesquels les caractères dérivés propres, permettant le groupement légitime au sein du clade, sont des caractères dentaires et dento-articulaires.

C'est-à-dire que chez eux, la spécialisation de l'appareil manducateur est tellement poussée qu'elle constitue un caractère dérivé ; une véritable innovation propre à ce groupe. Il s'agit des rongeurs, des carnivores et des ruminants.

4.2.1 Les rongeurs. [16]

Ecologie.

Ils vivent dans tous les milieux, y compris les plus arides. Il existe des rongeurs arboricoles, terrestres, semi-aquatiques ou fouisseurs.

Les rongeurs sont herbivores ou omnivores, car leur régime alimentaire est plus varié que les herbivores stricts. Ils consomment surtout des aliments riches en cellulose, parfois durs, tels que des écorces et des graines. Comme tous les herbivores, ils possèdent une flore bactérienne symbiotique capable de digérer la cellulose.

Leurs puissantes incisives sont des armes redoutables auxquelles peu de matières résistent. Ils ont un besoin constant de ronger. En effet, leurs incisives à croissance ininterrompue nécessitent d'être constamment usées.

La lèvre supérieure est le plus souvent fendue en un « bec de lièvre ». Elle produit en outre des lobes labiaux formant des sacs dilatables appelés abajoues, dédiés au transport d'aliments.

Les dents.

Chaque demi-arcade comporte une seule incisive, encore appelée la seconde incisive de lait. Elle est de très grande taille et entièrement recouverte d'émail. Ces incisives s'enracinent très profondément dans l'os, formant un grand arc à l'intérieur des mâchoires, dont la courbure élève le museau. Elles permettent de découper la ration alimentaire en morceaux.

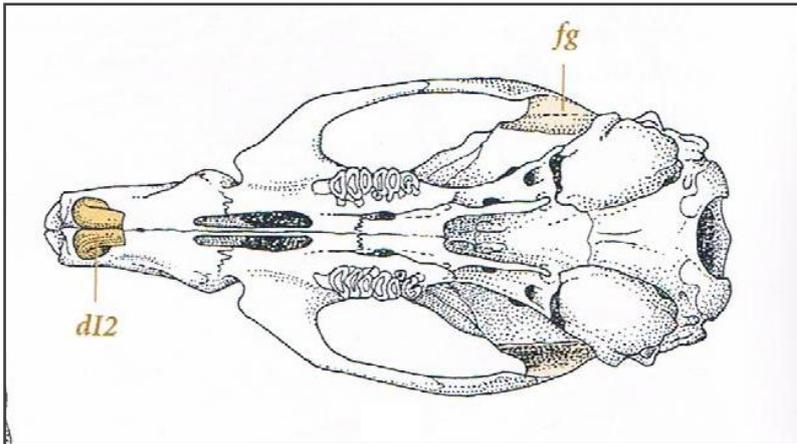
En arrière, un important diastème sépare les incisives des prémolaires/molaires. On parle d'un diastème « barre ». Les canines et certaines prémolaires sont absentes.

Molaires et prémolaires se distinguent très difficilement les unes des autres, elles sont de type tœchodonte. Elles sont également à croissance continue. Une usure compensatrice proviendra des mouvements mandibulaires qui permettront le broyage.

Du fait que ces dents soient à croissance continue, il résulte qu'elles n'ont pas de racine. En effet, la couronne plonge dans l'alvéole, sa base en perpétuelle multiplication et différenciation cellulaire.

La cinématique de l'ATM

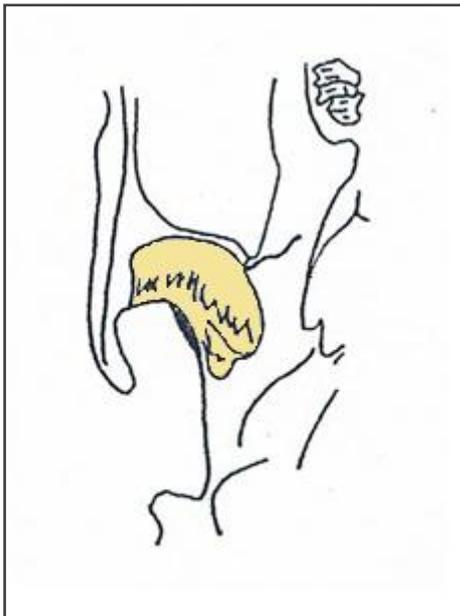
La fosse glénoïde, qui reçoit le condyle mandibulaire n'est plus délimitée postérieurement par le processus post-glénoïde. Elle forme, chez les rongeurs, une profonde ornière allongée dans le sens antéro-postérieur qui permet justement d'accomplir des mouvements antéro-postérieurs tout en verrouillant les possibilités de mouvements latéraux.



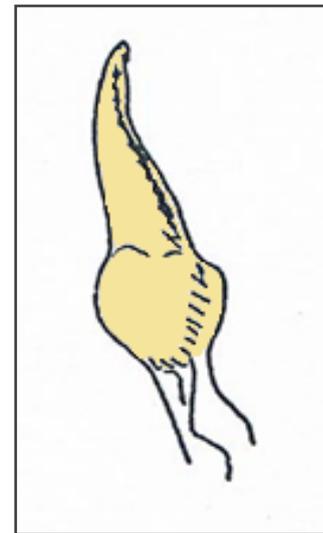
Représentation d'une vue ventrale
du crâne du rat.

fg : Fosse glénoïde

d12 : Seconde incisive de lait



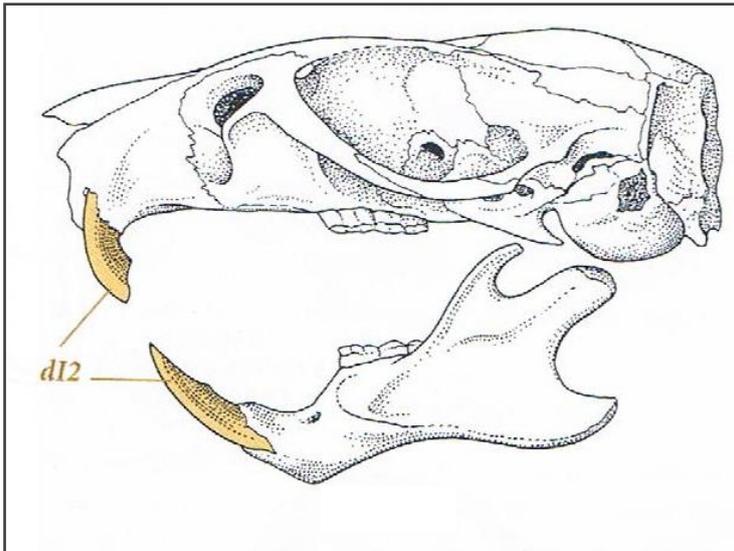
Représentation schématique de la cavité
glénoïde du rongeur, en vue antérieure.



Représentation schématique du condyle du
rongeur, en vue antérieure.

Le condyle est lui aussi allongé dans le sens antéro-postérieur. Il est plus fin dans sa partie postérieure. Au repos, il est positionné dans la gorge que nous venons de décrire.

Dès que l'animal voudra se nourrir, le condyle glissera en avant le long de la gorge. Mais comme celle-ci est dirigée vers le bas, la mandibule va se déplacer vers le bas (et un peu vers l'avant), les contacts dento-dentaires au niveau des molaires disparaissent (désocclusion) et la cavité buccale va s'ouvrir.



Représentation d'une vue latérale gauche du crâne du rat.

d12 : Seconde incisive de lait

A partir de cette position, la translation condylienne pourra se poursuivre par une fermeture dans une position mandibulaire « avancée » par rapport à la position de repos, pour permettre aux incisives de ronger.

C'est la première phase, celle pendant laquelle l'animal découpe des morceaux et les accumule dans sa bouche et dans ses abajoues.

Dans une seconde phase au cours de laquelle la position mandibulaire sera plus proche de la position de repos (qui permettra la mise en occlusion des molaires) les morceaux seront broyés. Leurs molaires tœchodontes favorisent l'efficacité des mouvements de broyage réalisés dans le sens antéro-postérieur (bien que ces mouvements soient de faible amplitude). Le relief tœchodonte agit un peu à la manière d'une râpe, il améliore l'action de ronger ou ruginer.

Les rongeurs ont donc un mode de mastication très spécial qui permet l'accumulation rapide de la nourriture, son stockage temporaire, son transport éventuel, et enfin son broyage et son ingestion en lieu sûr.

Certains rongeurs, tels que les sciuridés (comme par exemple l'écureuil), sont moins verrouillés dans le sens transversal et peuvent réaliser de faibles mouvements latéraux. Aussi, la morphologie tœchodonte de leurs dents jugales est moins marquée car leur ATM s'est moins spécialisée dans les mouvements antéro-postérieurs que chez leurs voisins. Cette morphologie serait plus justement qualifiée de bunodonte (relief cuspidien en colline). En position d'occlusion, les surfaces triturantes de ces dents s'articulent correctement entre elles, presque à la façon de celles des primates. Par ailleurs, les dents

jugales sont à croissance limitée, elles ont une couronne basse et des racines longues, fermées aux apex. L'animal n'a pas besoin de les user.

Cette variante chez les rongeurs est encore une fois à la rigueur du régime alimentaire. En effet, les sciuridés se nourrissent de substances végétales plus ou moins molles mais surtout moins riches en cellulose et qui ne nécessitent donc pas un broyage très important afin de faciliter la digestion de cette macromolécule.

4.2.2 Les carnivores. [11] [27]

Ecologie.

Les carnivores sont le plus souvent des carnassiers, voire des charognards, parfois omnivores et exceptionnellement végétariens (c'est le cas du grand panda).

Ils sont présents dans les biotopes terrestres les plus divers, des zones polaires à la forêt tropicale, en passant par les déserts les plus arides, et même en altitude. Mais certains évoluent aussi en milieu marin.

Les dents.

L'adaptation au régime carné se caractérise par des incisives moyennement développées, elles sont tranchantes et toujours au nombre de 3 par hémi-arcade. Elles permettent de finir de nettoyer les os de leurs proies pour en récupérer chaque morceau de chair qui reste attaché. La langue assure aussi ce rôle ; elle possède de nombreuses papilles cornées, dirigées vers l'arrière, qui lui permettent d'agir à la façon d'une râpe.

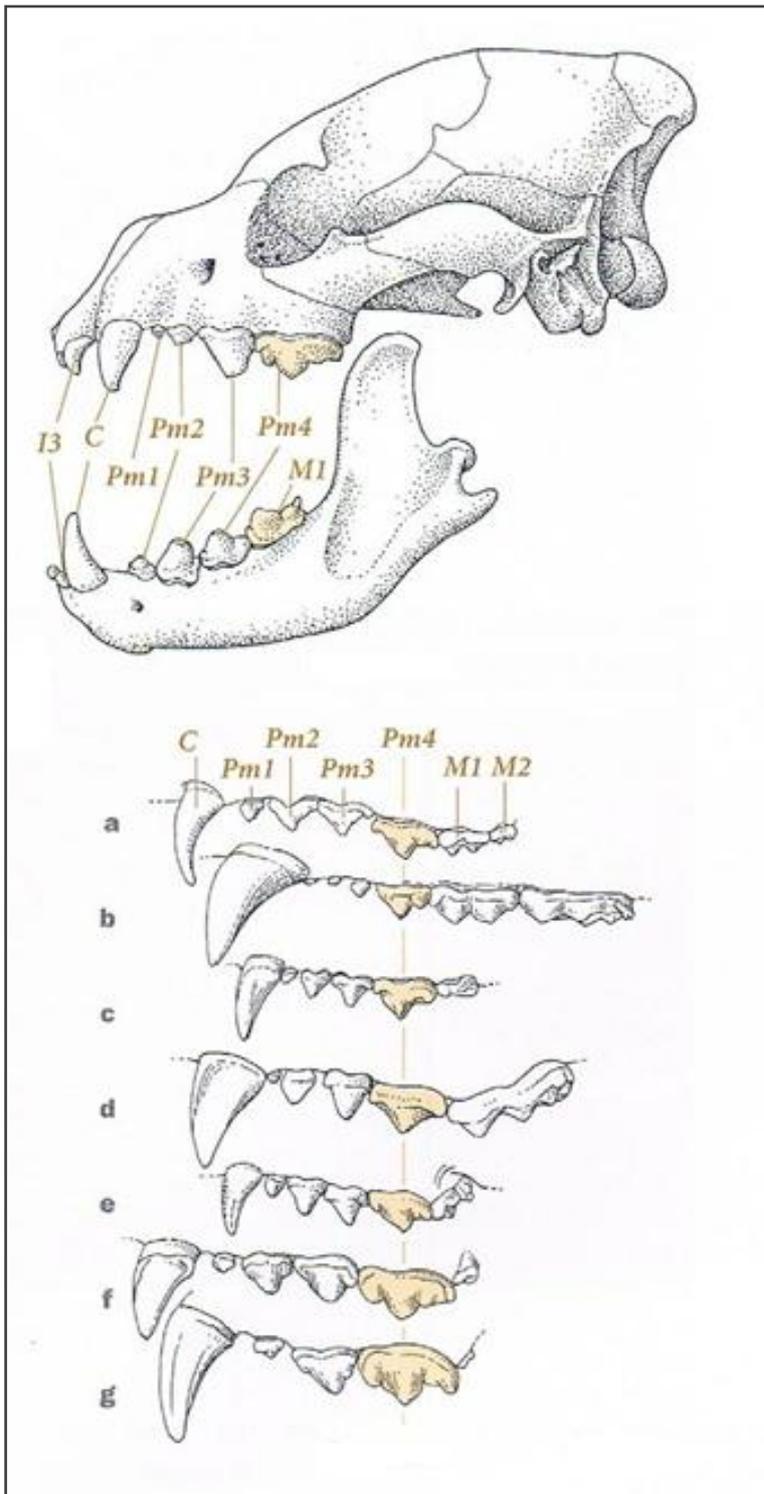
Les canines sont développées en d'imposants crocs ; elles sont longues, puissantes et destinées à mettre à mort la proie. Des diastèmes sont présents en avant et en arrière de chaque canine, pour permettre le passage de la canine antagoniste en occlusion.

Les dents jugales sont de type sécodonte. Les prémolaires sont aplaties transversalement, elles sont sécantes, tranchantes. Les molaires sont plurituberculées permettant également un début de broyage. Globalement, ces dents jugales sécodontes vont permettre de découper des lambeaux de viande.

Les arcades zygomatiques sont largement débordantes de part et d'autre de la boîte crânienne, laissant un large espace au passage de puissants muscles masticateurs.

La dernière prémolaire supérieure (4^{ème} prémolaire) et la première molaire inférieure sont transformées en dents carnassières coupantes. Cette spécialisation consiste en un élargissement de ces dents en lames longitudinales, fonctionnant comme les deux lames d'une paire de ciseaux.

Ici, la croissance des dents est limitée.



Représentation d'une vue latérale du crâne de la hyène tachetée.

I3 : 3^{ème} incisive

C : Canine

Pm1 : 1^{ère} prémolaire

Pm4 : 4^{ème} prémolaire

M1 : 1^{ère} molaire

Représentation des dentures de l'hémi-maxillaire gauche de :

a : Loup

b : Ours

c : Martes

d : Blaireau

e : Mangouste

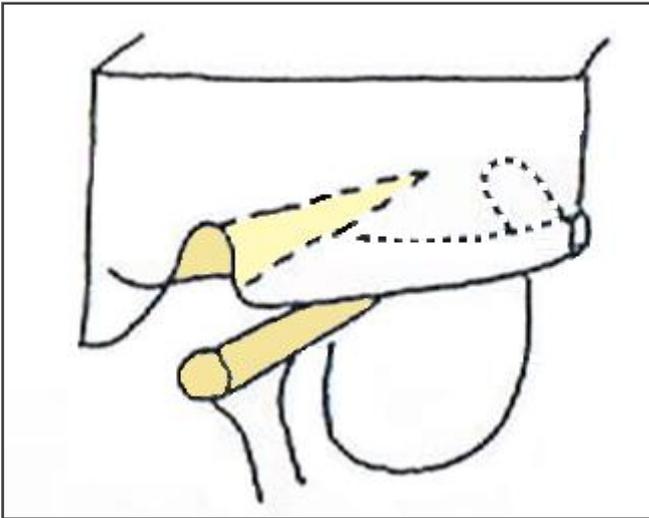
f : Hyène

g : Lion

La cinématique de l'articulation temporo-mandibulaire.

La cavité glénoïde pourrait être modélisée par un cône, orienté dans un sens transversal. Sa base est dirigée en dedans et son sommet en dehors.

Le condyle correspond à une portion du cône précédemment décrit, il est également disposé selon un axe transversal.



Modélisation de l'ATM gauche du carnivore, en vue interne.

Les mouvements de la mandibule permis par l'ATM ne peuvent se réaliser que dans le sens vertical. Seule la rotation du condyle dans sa cavité glénoïde est possible ; elle permet à l'animal de réaliser des mouvements d'ouverture-fermeture.

Aucun mouvement dans le sens antéro-postérieur n'est possible du fait que le condyle soit bloqué en avant et en arrière par des lames osseuses (tangentes à la cavité glénoïde) interdisant sa translation.

Les mouvements de latéralité sont inenvisageables, du fait de l'orientation et de la forme des surfaces articulaires.

Puisque la largeur de la mandibule est inférieure à celle de la mâchoire supérieure, les dents carnassières du bas vont être recouvertes par celles du haut lors de l'occlusion. La mandibule, en réalisant des mouvements verticaux, va permettre la découpe de la nourriture en coups de ciseaux.

La mastication carnivore consiste à dilacérer et à perforer la chair en de multiples endroits. La nourriture sera alors mieux imbibée par la salive et ainsi avalée et digérée avec facilité.

Certaines espèces poussent encore plus loin leur adaptation au régime carnassier. Chez le lion, ou la panthère par exemple, la régression des molaires (qui permettaient un semblant de broyage) s'accompagne d'un développement des prémolaires. Ces dernières tiennent le rôle de grandes cisailles.

A l'inverse, le loup, ou bien l'ours, conserve des molaires développées pour parvenir à broyer les racines et les fruits dont il se nourrit également. Son régime plus omnivore l'oriente dans une moindre mesure vers la spécialisation carnassière. Exception faite de l'ours polaire qui, lui, reste un très grand carnassier.

4.2.3 Les ruminants. [2] [28]

Ecologie.

Les ruminants sont uniquement terrestres, ils vivent dans les forêts denses, les prairies, ou les savanes. Ce sont des herbivores, ils mangent feuilles, herbes et graminées. Cette nourriture est abondante, assez pauvre en protéines mais très riche en cellulose. Ils sont caractérisés par un estomac à 4 poches de structure originale, permettant la fermentation anaérobie de la cellulose. Leur flore bactérienne est spécifique.

Ils pratiquent la rumination, qui est une mastication différée. Ces animaux régurgitent leur nourriture pour la broyer à nouveau. On pense que la rumination ne présente pas seulement un avantage digestif, mais présente aussi l'avantage de réduire au minimum le temps de recueil de nourriture durant lequel l'animal est vulnérable et de différer sa mastication en un endroit sûr.

Les ruminants présentent l'adaptation la plus poussée au régime herbivore de tout le règne animal. Au même titre que les grands carnassiers, cette hyperspécialisation a pour conséquence une dépendance alimentaire vis-à-vis d'un type unique d'aliment, et donc une certaine vulnérabilité.

Les dents.

L'adaptation au régime végétarien s'accompagne d'un diastème entre le groupe des incisives/canines et celui des prémolaires/molaires. Les dents antérieures régressent ou disparaissent souvent tandis qu'il y a une molarisation des prémolaires qui forment avec les molaires une batterie dentaire jugale homogène, constituant une table d'abrasion.

Tous les ruminants ont perdu leurs incisives supérieures, et même généralement leurs canines supérieures. Ces dents sont remplacées par un bourrelet corné. Les incisives et les canines inférieures sont inclinées en vestibulaire et présentent une forme de pelle. Ce dispositif permet aux ruminants de pincer les végétaux entre leurs dents labiales inférieures et le bourrelet, puis de les arracher. Les puissants muscles labiaux interviennent également.

Les dents labiales sont à croissance limitée. A l'inverse, les dents jugales sont à croissance prolongée afin de compenser leur usure importante.

Les dents jugales sont de type hypsodonte sélénodonte, c'est-à-dire à cuspides en forme de croissants. Ce type est caractéristique des ruminants ; lorsque les mouvements de broyage se font dans le sens transversal. En réalité, lorsque l'animal est jeune, les dents présentent des tubercules non abrasés. Mais très rapidement, en raison de la trituration et du broyage, les dents s'abrasent et laissent apparaître la dentine sous-jacente, il se dessine alors une table d'usure dont la surface est inégale. En effet, les constituants de la dent ayant des duretés différentes, on obtient des crêtes d'émail dont l'orientation se fera en fonction des mouvements principaux de la mâchoire. Les cuspides sont à l'origine disposées dans le sens mésio-distal, mais, sous la pression des mouvements latéraux, une déformation en croissant de lune apparaît.

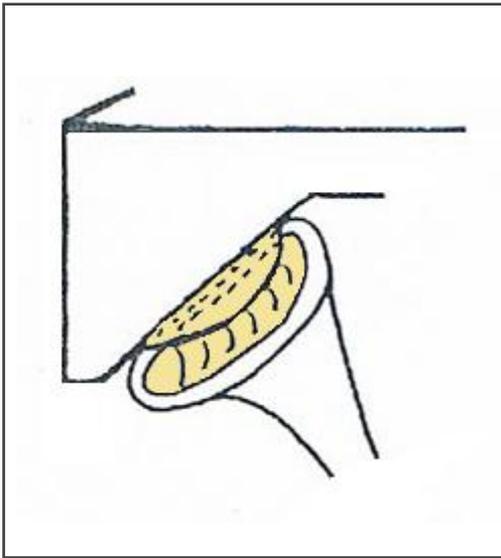
L'étude du broyage a montré que les dents entrent en occlusion lorsque la latéralité se fait de dehors en dedans. Chacune des hémi-arcades correspondant tour à tour au côté travaillant. Nous comprenons mieux que les canines et incisives maxillaires aient disparu, puisqu'elles étaient incompatibles avec ce type de mouvement (verrouillage antérieur de la latéralité).

Pour parvenir à se nourrir exclusivement d'herbe et de feuilles, les ruminants ont résolu les problèmes de préhension, de mastication et de digestion liés à ce type de régime. Ils possèdent un dispositif manducateur permettant la trituration et broyage nécessaire à la libération de la cellulose.

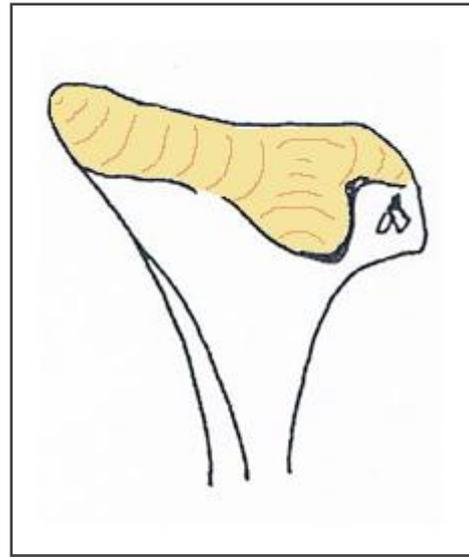
La cinématique de l'ATM.

La cavité glénoïde n'est pas une cavité à proprement parler puisqu'elle a une morphologie convexe, semblable à une portion de sphère.

De la même façon, le condyle est une dénomination peu appropriée à sa morphologie qui présente une convexité dans le sens antéro-postérieur et une concavité de dehors en dedans.



Modélisation de l'ATM du ruminant.



Représentation du condyle du ruminant en
vue antérieure.

Les surfaces articulaires prédisposent les ruminants à des mouvements de diduction ayant une grande amplitude.

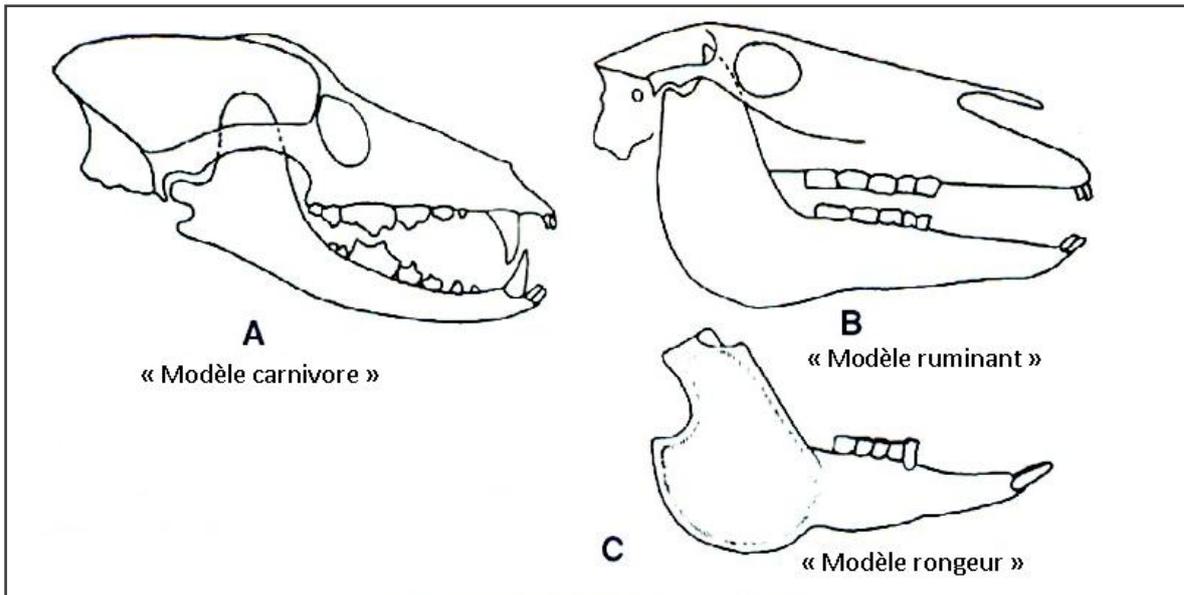
Les mouvements rotationnels dans le sens vertical, permettant l'ouverture-fermeture sont limités.

Les mouvements antéro-postérieurs sont quant à eux très limités, car la surface convexe du condyle dans le sens antéro-postérieur bloque son déplacement dans cette direction sur une « éminence glénoïde » elle-même convexe.

En revanche la concavité condylienne dans le sens transversal lui permet tout à fait de réaliser d'amples mouvements latéraux sur la convexité de l'« éminence glénoïde ». Les mouvements latéraux de diduction se font par glissement latéral du condyle mandibulaire sur le condyle du temporal et non pas par pivotement autour de ce même condyle.

Au niveau de cette ATM, une lame méniscoïdale est présente. Elle n'est que peu mobile mais facilite les mouvements.

Nous pouvons compléter l'observation de chacun des groupes précédemment étudiés en définissant trois « modèles » d'appareil manducateur.



Représentation de trois types de « modèles » d'appareil manducateur.

En dehors de l'étude de l'ATM et de la denture, la seule observation de l'os mandibulaire permettrait de déterminer l'appartenance à un de ces groupes.

Dans celui des carnivores, le processus coronoïde est très développé. En revanche, chez les ruminants, ce sont les branches montantes et l'angle mandibulaire qui présentent un développement important. Enfin, chez les rongeurs, la partie postérieure de l'angle mandibulaire est très imposante.

En toute logique, il semble possible d'établir un lien entre ces différentes morphologies mandibulaires et les forces musculaires que ces mandibules subissent. La cinématique mandibulaire nous a montré que ces trois groupes avaient des possibilités manducatrices très différentes. Ainsi, l'orientation, l'intensité, et le point d'application des forces musculaires diffèrent d'un modèle à l'autre. Tout comme la durée et la fréquence de ces forces. Les muscles masticateurs sont déterminants dans le fonctionnement de chaque modèle.

Dès lors se pose la question du modelage de l'appareil manducateur sous l'influence de l'excitation mécanique des muscles de la mastication. Peut-on considérer que la spécialisation vers un modèle donné s'est accomplie par la mise en action des muscles masticateurs de la façon qui permettait à l'animal de se nourrir d'un aliment donné ?

Il est indiscutable que la stimulation musculaire des os de l'être en croissance est indispensable à leur modelage. L'action mécanique tout comme la fonction au sens large oriente et stimule la croissance du squelette. Un déficit mécanique ou fonctionnel pourra se traduire par un déficit de croissance. Les exemples sont nombreux dans le domaine de l'odontologie ; en particulier de l'orthopédie dento-faciale.

Toutefois, on ne peut pas attribuer de telles propriétés au squelette mature. Certes, la stimulation musculaire entretient la trophicité et participe au métabolisme de l'os adulte, mais elle n'a pas véritablement le potentiel de le modeler. L'excitation mécanique ne semble pas être le « moteur » de l'évolution des espèces.

Comme nous l'avons vu, ce « moteur » provient de la variation. Prenons l'exemple d'un carnivore : le processus coronoïde très développé est en rapport avec une large insertion des puissants muscles temporaux. Ce dispositif permet aux canidés (entre autre) d'exercer une force de morsure considérable (150 kg par cm² chez le loup). Dans les populations des ancêtres des canidés, par la variabilité naturelle, des individus ont été dotés de mâchoires plus puissantes (plus gros muscles temporaux, insertion plus large sur le processus coronoïde, etc.) que leurs congénères. Elles se sont révélées être un avantage pour la survie dans les conditions du milieu de l'époque. Ce caractère a, par la suite, été transmis aux générations suivantes. **[Cf. Chapitre 1.]**

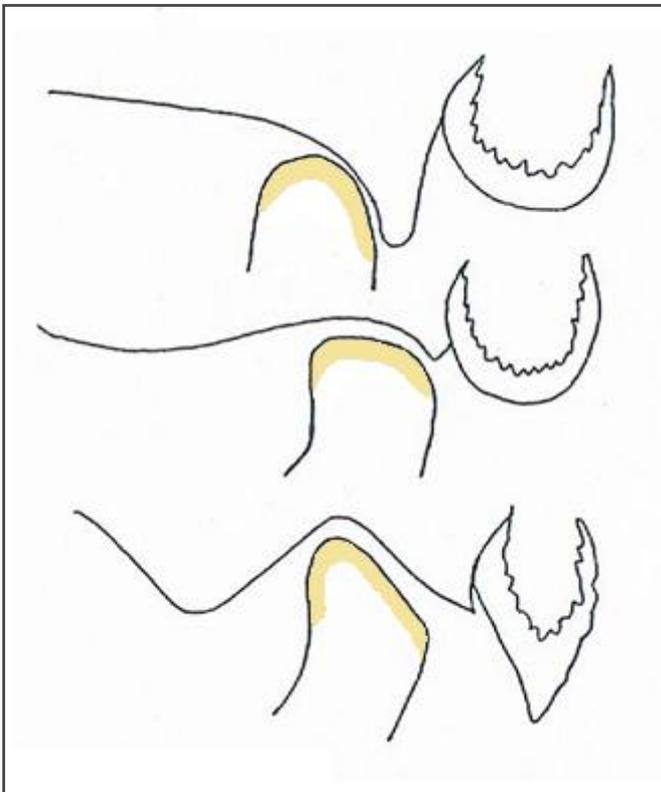
Pour conclure cette partie, observons que les différents clades que nous venons d'étudier, rongeurs, carnivores et herbivores, font partie d'un ensemble où chacun à sa place. Cependant, certains ont poussé l'adaptation à un régime alimentaire à l'extrême. Il est sûr que cela leur confère un avantage : les ruminants, par exemple, exploitent au mieux la ressource alimentaire que constituent l'herbe et les feuilles basses. Cette ressource abondante leur permet de prospérer. Mais d'un autre côté, s'être spécialisé à ce point dans un régime alimentaire unique, les rend vulnérable. En effet, rappelons que le milieu ne cesse de varier, et que parfois les changements s'opèrent de façon brutale. Si un jour l'herbe et les graminées venaient à disparaître, les herbivores exclusifs tels que les ruminants disparaîtraient rapidement. Les rongeurs quant à eux, plus spécialisés dans une fonction (la rugination) que dans un régime alimentaire unique, présenteraient un meilleur potentiel adaptatif.

Ce qui certainement fait la force des ancêtres de l'homme, c'est, entre autre, d'avoir conservé une ATM et une denture peu spécialisée, autorisant une grande diversité dans l'alimentation, et ainsi de s'adapter aux variations du milieu.

4.3 La particularité des primates et de l'*Homo sapiens*. [7] [9] [10]

Les primates que nous allons étudier seront d'abord les singes anthropoïdes actuels, tels que les gibbons, les orang-outans, les chimpanzés et les gorilles. Il s'agit des hominoïdes encore vivants.

Les singes anthropoïdes ne présentent pas à proprement parler une « cavité » glénoïde de l'os temporal. A ce niveau, l'os présente une surface articulaire plane, légèrement inclinée vers l'arrière et limitée dans sa partie postérieure par l'apophyse glénoïde. Cette apophyse bloque le déplacement postérieur du condyle.



Représentation de différentes « cavités » glénoïdes et des condyles correspondants, chez, (de haut en bas) :

Les singes anthropoïdes d'Afrique.

Le chimpanzé.

L'*Homo sapiens*.

L'étude des surfaces articulaires du condyle des singes anthropoïdes, révèle que la surface antérieure est relativement peu importante et que la surface postérieure s'étend plus largement, jusqu'à la partie postérieure de la branche montante.

Cette morphologie est révélatrice de la possibilité de mouvements d'ouverture de la mandibule, très amples dans le sens vertical. L'ATM du singe anthropoïde joue le rôle du point d'appui du levier mandibulaire.

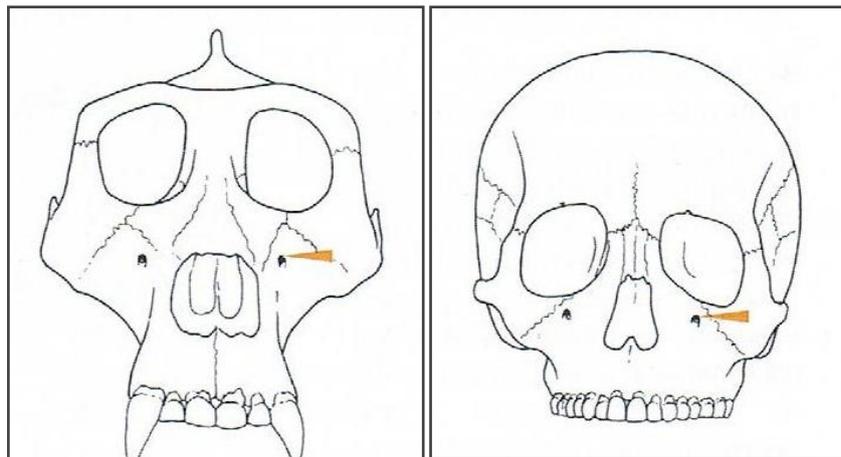
Constatons par ailleurs, que chez le chimpanzé (notre plus proche cousin parmi les singes anthropoïdes actuels), la surface glénoïde présente une légère dépression qui correspond à la fosse mandibulaire de l'os temporal de l'homme actuel.

En ce qui concerne la formule dentaire des singes anthropoïdes, elle est la même que celle l'homme : 20 dents temporaires et 32 dents permanentes.

Denture temporaire : Incisives 2/2 - Canine 1/1 - Molaire 2/2.

Denture permanente : Incisives 2/2 - Canine 1/1 - Prémolaires 2/2 - Molaire 3/3.

Chez les primates en général, et principalement chez les singes anthropoïdes, la canine représente l'une des pièces maîtresses du massif facial. Elle se retrouve en continuité avec les travées osseuses qui rejoignent le massif orbitaire. La hauteur des canines dépasse de beaucoup celle des autres dents chez les singes anthropoïdes mais ce n'est pas le cas chez l'homme.



Représentation schématique du crâne du gorille (à gauche) et du crâne de l'homme (à droite) en vues antérieures.

L'occlusion des incisives se fait en bout à bout chez les singes anthropoïdes en raison de leur importante obliquité. Chez l'homme, ces dents sont orientées beaucoup plus verticalement et les incisives supérieures recouvrent légèrement les incisives inférieures. L'occlusion molaire statique est à peu près semblable à celle de l'homme. Elle est de type « une dent sur deux dents » : les cuspidés vestibulaires des molaires inférieures viennent s'engrainer dans le sillon intercuspidien mésio-distal des molaires supérieures avec un décalage postérieur d'une demi-dent pour le maxillaire.

Cependant, en raison d'une alimentation à base de végétaux, les reliefs molaires sont rapidement usés et les surfaces triturantes sont peu à peu réduites à l'état de plateau.

D'après l'étude des surfaces articulaires de l'ATM ainsi que des surfaces occlusales des dents jugales, nous pourrions penser que des mouvements de latéralité sont possibles, mais il n'en est rien. En effet, lors de la fermeture, les volumineuses canines servent de guide et obligent l'animal à positionner sa mandibule dans un axe sagittal. La canine supérieure (la plus haute) vient se placer dans le diastème rétro-canin mandibulaire. La face distale de la canine inférieure va glisser contre la face mésiale de la canine supérieure jusqu'à ce que le diastème pré-canin maxillaire soit comblé par la canine mandibulaire.

Chez l'homme, les dents forment une série continue et s'épaulent les unes les autres par leurs points de contact coronaires proximaux. Il n'y a généralement pas de diastème et la canine, moins volumineuse, s'inscrit dans le plan d'occlusion. Ceci explique pourquoi, chez les singes anthropoïdes actuels, l'usure canine se produit sur les faces proximales et non pas au niveau de la pointe, comme chez l'homme.

Tant que la canine dépasse la hauteur coronaire des autres dents, les mouvements de latéralité à partir de la position d'intercuspidation maximale, sont interdits. Toutefois, l'étude de Gus MILLS met en évidence la possibilité de mouvements latéraux mandibulaires et va à l'encontre de l'hypothèse selon laquelle le fort développement des canines constituerait une entrave totale à ces mouvements. Il est raisonnable de penser que, lors de la mastication, l'animal a la possibilité de réaliser des mouvements de latéralité de quelques millimètres lorsqu'il a la bouche légèrement entre-ouverte.

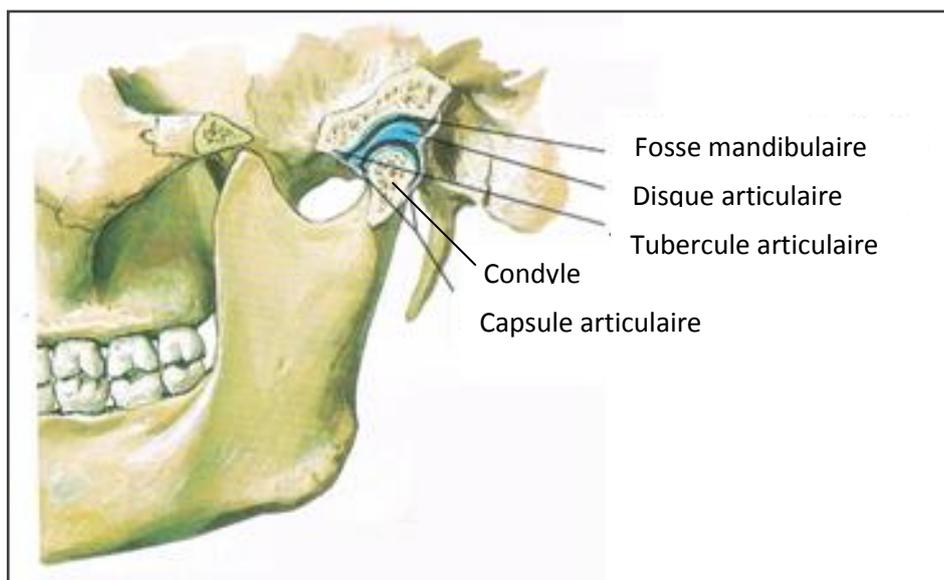
Du fait de la limitation de la latéralité, les mouvements antéropostérieurs de propulsion-répropulsion semblent dominer chez les singes anthropoïdes. Chez l'homme, la levée de ce verrou canin permettra d'exploiter préférentiellement les mouvements de latéralité pendant les phases de la mastication. **[Annexe : Les phases du cycle masticatoire de l'homme]** Mais cela ne sera possible que si, en parallèle, l'ATM évolue.

Intéressons-nous enfin à l'*Homo sapiens*.

Dès que la bipédie devient habituelle, le squelette crânio-facial se modifie et se rapproche de plus en plus de celui de l'espèce humaine. L'architecture crânio-faciale typique de l'espèce humaine ne sera cependant acquise que lorsque la station sera totalement érigée et la locomotion exclusivement bipède. L'accentuation des mouvements de rotation [Cf. page 73] accompagnant la verticalisation du rachis, provoque à la fois, le raccourcissement sagittal, l'allongement vertical et l'élargissement transversal du squelette crânio-facial.

Nous constaterons, en particulier, l'ascension des ATM par rapport au plan palatin, au plan d'occlusion et aux bords basilaires mandibulaires.

L'ATM de l'*Homo sapiens* est une diarthrose (ou synoviale) qui unit la fosse mandibulaire de l'os temporal, au condyle de la mandibule par l'intermédiaire d'un ménisque ou disque fibro cartilagineux.



Les mouvements observés au niveau de l'ATM de l'homme actuel sont des mouvements d'abaissement, d'élévation, de propulsion, de rétropulsion et de diduction droite et gauche. En d'autres termes, sa mandibule est libre dans les trois sens de l'espace. Ceci n'était pas le cas des autres mammifères précédemment étudiés. En effet, la spécialisation vers un régime alimentaire particulier oriente la morphologie de l'appareil manducateur. Le dispositif est alors très performant pour la fonction de préhension ou de mastication de l'aliment en question, mais la plupart du temps l'ATM ne fonctionne que dans deux des trois sens de l'espace. De la même façon, comme nous l'avons vu, la denture de l'*Homo sapiens* est restée peu spécialisée, favorable à un régime alimentaire omnivore.

Pour conclure cette partie, nous pouvons constater que parmi les mammifères, les primates ont d'abord présenté un état non spécialisé des caractères suivants : mâchoires, ATM et denture. Ces premiers singes arboricoles, omnivores, étaient encore globalement primitifs par rapport à l'homme actuel. Leur capacité cérébrale restait limitée.

Par la suite, le groupe s'est diversifié, et sont apparus les premiers hominoïdés, ou singes anthropoïdes. Ils présentaient la particularité de posséder d'imposantes canines. Ces dernières n'étaient pas utilisées pour mettre à mort des proies (à la façon des carnivores), mais constituaient un caractère important du dimorphisme sexuel (véritables atouts de séduction) et de la sélection naturelle (armes dans la compétition entre les individus). En effet, ces animaux étaient végétariens. Malgré un potentiel qui va dans le sens de la non spécialisation (au niveau de leur denture et de leur ATM), le verrou canin entrave les mouvements de latéralité, et témoigne à ce titre d'une certaine spécialisation. Malgré un certain nombre d'hypothèses fonctionnelles imaginées, le déterminisme profond de leurs mouvements masticatoires nous échappe.

Enfin ont émergé les primates évolués tels que l'*Homo sapiens* et les ancêtres récents de la lignée humaine. Rappelons encore une fois que l'on ne peut pas dissocier l'évolution de la mâchoire et des dents de l'évolution globale des animaux. Chez les hominines, le verrouillage canin disparaît. En effet, l'important développement cérébral leur confère désormais des capacités intellectuelles. Le poids du dimorphisme sexuel et de la sélection naturelle par la canine diminue. Les femelles sont séduites par d'autres atouts que ceux de la denture ; et la compétition change : les armes ne sont plus dans la bouche. L'ATM et la denture continuent d'évoluer dans le sens de la non spécialisation. C'est ce qui a certainement permis à l'espèce de survivre aux périodes difficiles, en s'alimentant avec tout ce que le milieu avait à offrir.

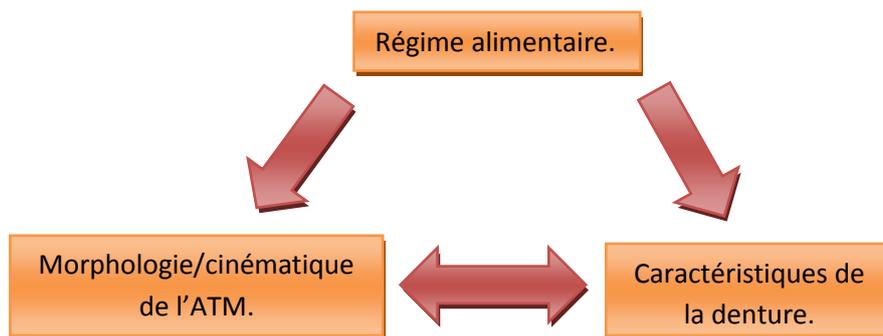
Il s'agit d'une certaine façon, de la « spécialisation » la plus poussée au régime omnivore.

L'espèce est, certes, moins vulnérable car moins dépendante d'un régime alimentaire particulier ; mais aussi parce qu'elle apprend peu à peu à fabriquer des armes, des vêtements, elle commence à réfléchir, à penser.

Conclusion.

« Toute étude d'anatomie comparée, a inévitablement pour but une recherche de filiation, de parenté possible entre les espèces, les groupes considérés. La notion d'anatomie comparée implique en effet celle d'évolution. Il serait vain de comparer des structures que l'on saurait pertinemment dépourvues de tout lien de parenté entre elles, fut-il lointain ». Ces quelques lignes ont été empruntées à G. VANDEBROEK.

L'origine des mâchoires des mammifères et donc de l'homme, remonte au Silurien (il y a 430 M.A.). Des poissons cartilagineux aux mammifères, le nombre des os de la mâchoire inférieure diminue, pour aboutir à un seul os. Mais cette simplification quantitative est concomitante avec une complexification qualitative. En effet, cette évolution s'effectue à la faveur de la mise en place d'une denture et d'une ATM mammalienne. La morphologie et la cinématique de cette ATM, dépendent du système dentaire, lui-même lié au régime alimentaire et réciproquement. De telles relations peuvent s'exprimer au travers d'un triangle :



Les rongeurs, les carnivores ainsi que les ruminants illustrent bien les rapports entre ces trois éléments. Puis les primates ont été étudiés sous leur forme actuelle. Même si chez les singes anthropoïdes, un verrou canin limite les possibilités de mouvements mandibulaires, dans l'ensemble, la denture et l'ATM des primates sont restées non spécialisées. Ceci leur a conféré un avantage certain et leur a permis de prospérer sur des millions d'années.

Dans la lignée de l'*Homo sapiens sapiens*, il s'associe à cette non spécialisation une tendance à la réduction progressive des dimensions du système dentaire et du support osseux des dents, ainsi que des changements dans la forme des arcades. Le développement de l'appareil masticateur est inversement proportionnel au développement du crâne et du cerveau.

Parmi les hommes fossiles actuellement connus, aucun ne présente l'articulé dentaire tel qu'on le retrouve chez les singes anthropoïdes ; en effet, la canine ne dépasse pas le plan d'occlusion des autres dents. Chez les premiers hominines, le rôle de guidage des mouvements mandibulaires est dévolu à l'ATM. En effet, en raison d'une géophagie associée (consommation de la terre présente sur les végétaux), la morphologie occlusale des dents s'use rapidement. Il faudra attendre la fin de la géophagie pour que la conservation de la morphologie occlusale permette le guidage de la cinématique mandibulaire en harmonie avec les surfaces articulaires de l'ATM. Dès lors, se mettent en place des déterminants de l'occlusion tels que le guide antérieur, la protection canine ou la fonction de groupe.

Notre appareil manducateur est l'aboutissement de centaines de millions d'années d'évolution, depuis la bouche primitive du vivant microscopique. Notre anatomie a très lentement été modelée par les mécanismes complexes de l'évolution, pour aboutir à ce que nous sommes aujourd'hui. Mais il en est de même pour chacune des espèces vivantes. Il n'y a pas de déterminisme ; l'évolution n'a pas pour but d'aboutir à l'*Homo sapiens sapiens*. L'évolution est buissonnante ; elle a doté d'autres êtres vivants d'appareils préhenseurs ou masticateurs tout à fait remarquables.

Notre évolution va-t-elle se poursuivre? Toute l'histoire de la vie sur terre ne permet de déceler ni direction dans l'évolution des espèces, ni point d'arrêt, sinon par leur extinction. Cependant, notre espèce s'est en grande partie, affranchie du jeu de l'évolution, en diminuant radicalement le poids de la sélection naturelle. Une partie des imperfections liées à notre nature, de l'handicap inné à la vieillesse et la maladie, peuvent être compensées, au moins dans les pays riches. L'*Homo sapiens sapiens* s'est organisé en sociétés civilisées et solidaires.

Même s'il semble que la réduction du système dentaire se poursuive (la prévalence de l'agénésie de la 3^{ème} molaire serait croissante), à long terme, c'est-à-dire, sur plusieurs millions d'années, l'évolution future de l'homme et de sa bouche relève de la divination.

Dr VIGARIOS Emmanuelle.

Vu la Directrice de Thèse
le 10/12/12


Pr POMAR Philippe.

Vu, le Président
du Jury
le 10/12/12


- Annexes -

[Annexe 1 : L'échelle des temps géologiques]

Éon	Ère	Période ² ou Système	Époque ou Série	Étage	Bornes		Évènements majeurs		
					Ma ³	± ^{4,5}			
P H A N É R O Z O Ï Q U E	C É N O Z O Ï Q U E	Quaternaire ⁶	Holocène	Atlantique	0,011784 *	-	Agriculture et sédentarisation		
				Boréale					
			Pléistocène ⁶	Tarantien	0,126*	-	Cycles glaciaires dans l'hémisphère Nord ; extinction des mammifères géants ; évolution de l'homme moderne		
				Ionien	0,781* *	-			
		Calabrien		1,806*	-				
		Gélasien ⁶	2,588*	-					
		N É O G È N E	Pliocène	Néogène	Plaisancien	3,600*	-	Séparation de la lignée humaine et de la lignée des chimpanzés	
					Zancléen	5,332*	-		
			Miocène	Messinien	7,246*	-			
				Tortonien	11,608 *	-			
	Serravallien			13,82*	-				
	Langhien			15,97	-				
	Burdigalien			20,43	-				
	Aquitaniien			23,03*	-				
	Tertiaire ⁷		Oligocène	Paléogène	Chattien	28,4	0,1		Isolement du continent antarctique et établissement d'un courant circumpolaire
					Rupélien	33,9*	0,1		
		Éocène	Priabonien		37,2	0,1	Nombreuses nouvelles espèces de petits mammifères et surrection des Alpes (cétartiodactyles, rongeurs...).		
			Bartonien		40,4	0,2			
			Lutétien		48,6	0,2			
			Yprésien		55,8*	0,2			
		Paléocène	Thanétien		58,7*	0,2	Premiers périssodactyles, glires, primates...		
			Sélandien		61,1*	0,2			
	Danien		65,5*	0,3					
	M É S O Z O	Crétacé	Supérieur	Maastrichtien	70,6*	0,6	Isolement de l'Euramérique ; extinction des dinosaures ; premiers mammifères placentaires.		
Campanien				83,5	0,7				
Santonien				85,8	0,7				
Coniacien				89,3	1,0				

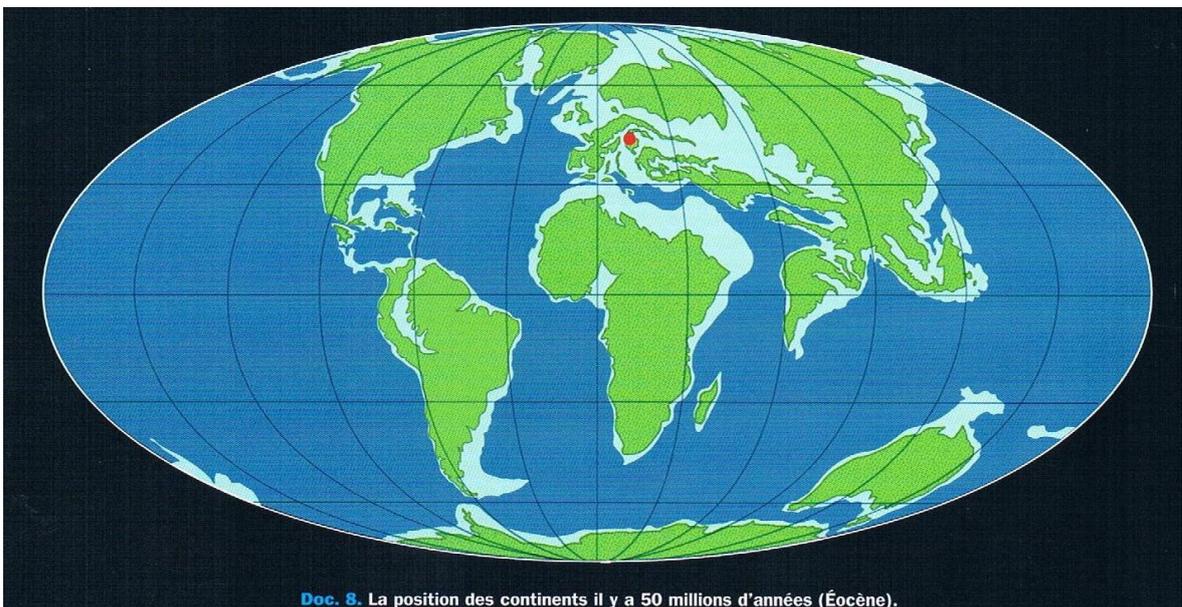
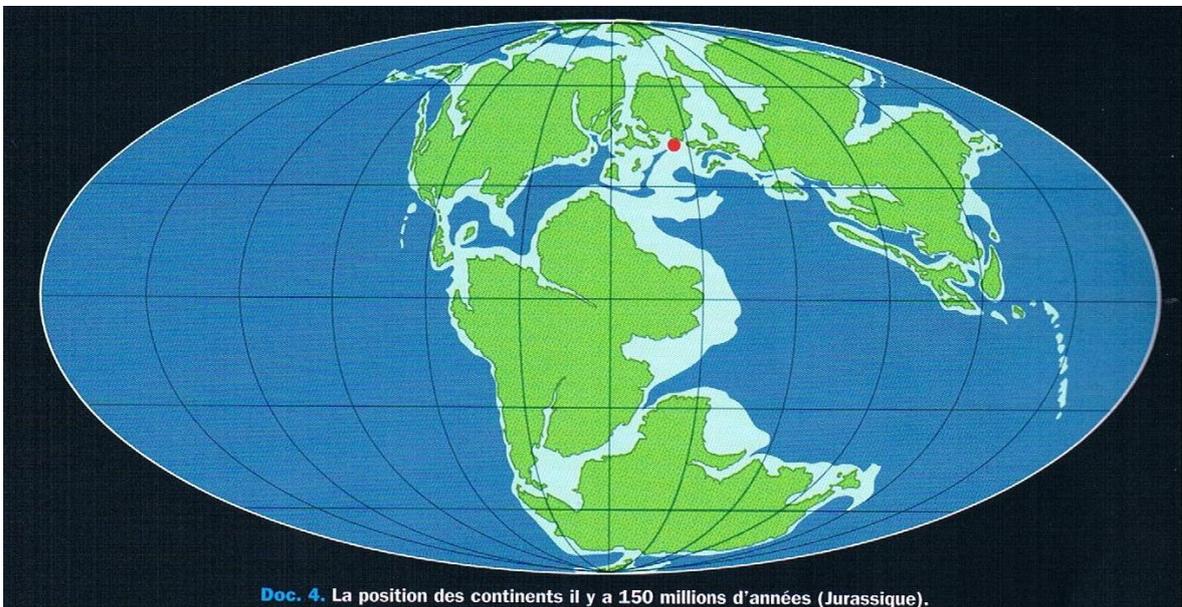
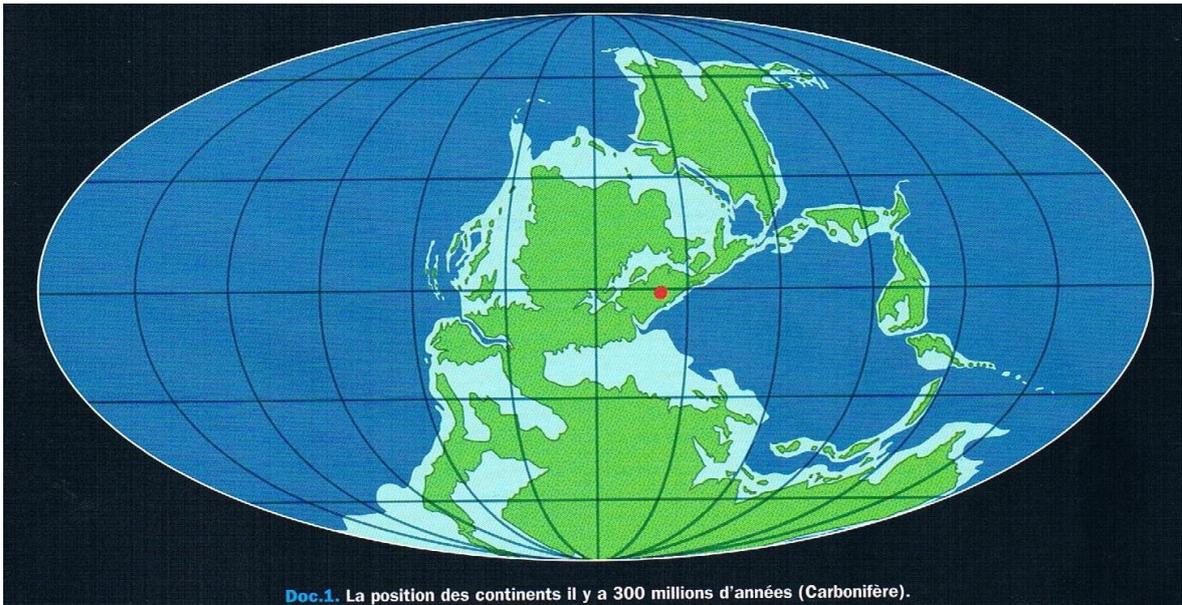
Ère Quaternaire	Secondaire ⁷	Craie	Turonien	93,6*	0,8		
			Cénomannien	99,6*	0,9		
		Jurassique	Inférieur	Albien	112,0	1,0	Isolement de l'Afrique
				Aptien	125,0	1,0	
				Barrémien	130,0	1,5	
				Hauterivien	133,9	2,0	
				Valanginien	140,2	3,0	
				Berriasien	145,5	4,0	
		Jurassique	Supérieur Malm	Tithonien	150,8	4,0	Mammifères marsupiaux, premiers oiseaux ; premières plantes à fleurs.
				Kimméridgien	155,6*	4,0	
				Oxfordien	161,2	4,0	
			Moyen Dogger	Callovien	164,7	4,0	
				Bathonien	167,7*	3,5	
				Bajocien	171,6*	3,0	
				Aalénien	175,6*	2,0	
			Inférieur Lias	Toarcien	183,0	1,5	Division de la Pangée
				Pliensbachien	189,6*	1,5	
				Sinemurien	196,5*	1,0	
				Hettangien	199,6*	0,6	
			Trias	Supérieur	Rhétien	203,6	1,5
Norien	216,5	2,0					
Carnien	228,7*	2,0					
Moyen	Ladinien	237,0*		2,0			
	Anisien	245,0*		1,5			

P A L É O Z O Ï Q U E	Primaire ⁷	Permien	Inférieur	Olenekien	249,7*	0,7	Extinction du Permien-Trias (95 % des espèces marines, 70 % des espèces terrestres)
				Indusien	251,0*	0,4	
			Lopingien	Changxing'ien	253,8*	0,7	
				Wuchiaping'ien	260,4*	0,7	
		Guadalupéen	Capitanien	265,8*	0,7		
			Wordien	268,0*	0,7		
			Roadien	270,6*	0,7		
		Cisuralien	Kungurien	275,6*	0,7		
			Artinskien	284,4*	0,7		
			Sakmarien	294,6*	0,8		
			Assélien	299,0*	0,8		
		Carbonifère	Pennsylvanien cf. Silésien	Gzhélien	303,4	0,9	Insectes géants ; premiers sauropsides (reptiles) ; arbres primitifs de grande taille ; fossilisation importante de matière organique...
				Kazimovien	307,2	1,0	
				Moscovien	311,7	1,1	
				Bashkirien	318,1*	1,3	
			Mississippien cf. Dinantien	Serpoukhovien	328,3	1,6	
				Viséen	345,3*	2,1	
				Tournaisien	359,2*	2,5	
		Dévonien	Supérieur	Famennien	374,5*	2,6	Crise de la faune marine : extinction du Dévonien ; premiers vertébrés terrestres ; premières plantes à graines ; premiers arbres.
				Frasnien	385,3*	2,6	
Moyen	Givétien		391,8*	2,7	Plantes ligneuses : prêles, fougères...		
	Eifelien		397,5*	2,7			
Inférieur	Emsien		407,0*	2,8			
	Praguien		411,2*	2,8			

						8	
				Lochkovien	416,0*	2,8	
		Silurien	Pridolien	Pridolien	418,7*	2,7	« Sortie des eaux » : premières plantes terrestres, arthropodes terrestres.
			Ludlowien	Ludfordien	421,3*	2,6	
				Gorstien	422,9*	2,5	
			Wenlockien	Homérien	426,2*	2,4	
				Sheinwoodien	428,2*	2,3	
			Llandovérien	Télychien	436,0*	1,9	
				Aéronien	439,0*	1,8	
				Rhuddanien	443,7*	1,5	
			Ordovicien	Supérieur	Hirnantien	445,6*	
		Katien			455,8*	1,6	
		Sandbien			460,9*	1,6	
		Moyen		Darriwilien	468,1*	1,6	
				Dapingien	471,8*	1,6	
		Inférieur		Floien	478,6*	1,7	
			Trémadocien	488,3*	1,7		
		Cambrien	Furongien	Étage 10	492,0	-	« Explosion cambrienne » : faune de Burgess, premiers chordés
				Étage 9	496,0	-	
				Paibien	499,0*	2,0	
			Série 3	Guzhangien	503,0*	-	
				Drumien	506,5*	-	
				Étage 5	510,0	2	
			Série 2	Étage 4	517,0	-	
				Étage 3	521,0	-	
			Terreneuvien	Étage 2	528,0	-	
				Fortunien	542,0*	1,0	
Fin du Précambrien ⁸							Organismes archaïques de classement incertain ; métazoaires bilatériens
P	NÉO	Édiacarien			635*	-	

R O T É R O Z O Ï Q U E		Cryogénien	Varangien	650	-	Glaciation Varanger
			Sturtien	850*	-	
		Tonien		1000*	-	Formation du continent Rodinia
	MÉSO	Sténien		1200*	-	Eucaryotes multicellulaires
		Ectasien		1400*	-	
		Calymnien		1600*	-	
	PA- LÉO	Stathérien		1800*	-	Emergence du continent Columbia
		Orosirien		2050*	-	Premiers eucaryotes ; atmosphère riche en dioxygène O ₂ ; Grande oxydation ; couches rouges ; glaciation huronienne
		Rhyacien		2300*	-	
		Sidérien		2500*	-	
A R C H É E N	NÉOARCHÉEN		2800	-	Bactéries ; archées ; photosynthèse(cya- -nobactéries) ; disparition du méthane CH ₄ ; gisements de fer rubané	
	MÉSOAR- CHÉEN		3200	-		
	PALÉOAR- CHÉEN		3600	-		
	ÉOARCHÉEN		4000	-		
H A D É E N			4600	-		

[Annexe 2 : La position des continents] : Page suivante.



[Annexe 3 : Les grandes extinctions massives]

Depuis que la vie est apparue sur Terre, son histoire a été ponctuée par six épisodes majeurs d'extinction et un septième serait en cours :

1 - Il y a 500 M.A, à la limite du Cambrien et de l'Ordovicien, l'extinction du Cambrien a éliminé beaucoup de brachiopodes, conodontes, et un grand nombre d'espèces de trilobites.

2 - Il y a 435-440 M.A, à la limite entre l'Ordovicien et le Silurien, deux extinctions massives se produisent, peut-être suite à une grande glaciation qui aurait entraîné des désordres climatiques et écologiques rendant difficile l'adaptation des espèces et écosystèmes au recul de la mer sur des centaines de kilomètres, puis à son retour en fin de phase glaciaire.

3 - Il y a 365 M.A, l'extinction du Dévonien élimine 70 % des espèces, non pas brutalement, mais en une série d'extinctions sur une période d'environ 3 Ma.

4 - Il y a 245-252 M.A, l'extinction du Permien est la plus massive. Près de 95 % de la vie marine disparaît ainsi que 70 % des espèces terrestres (plantes, animaux).

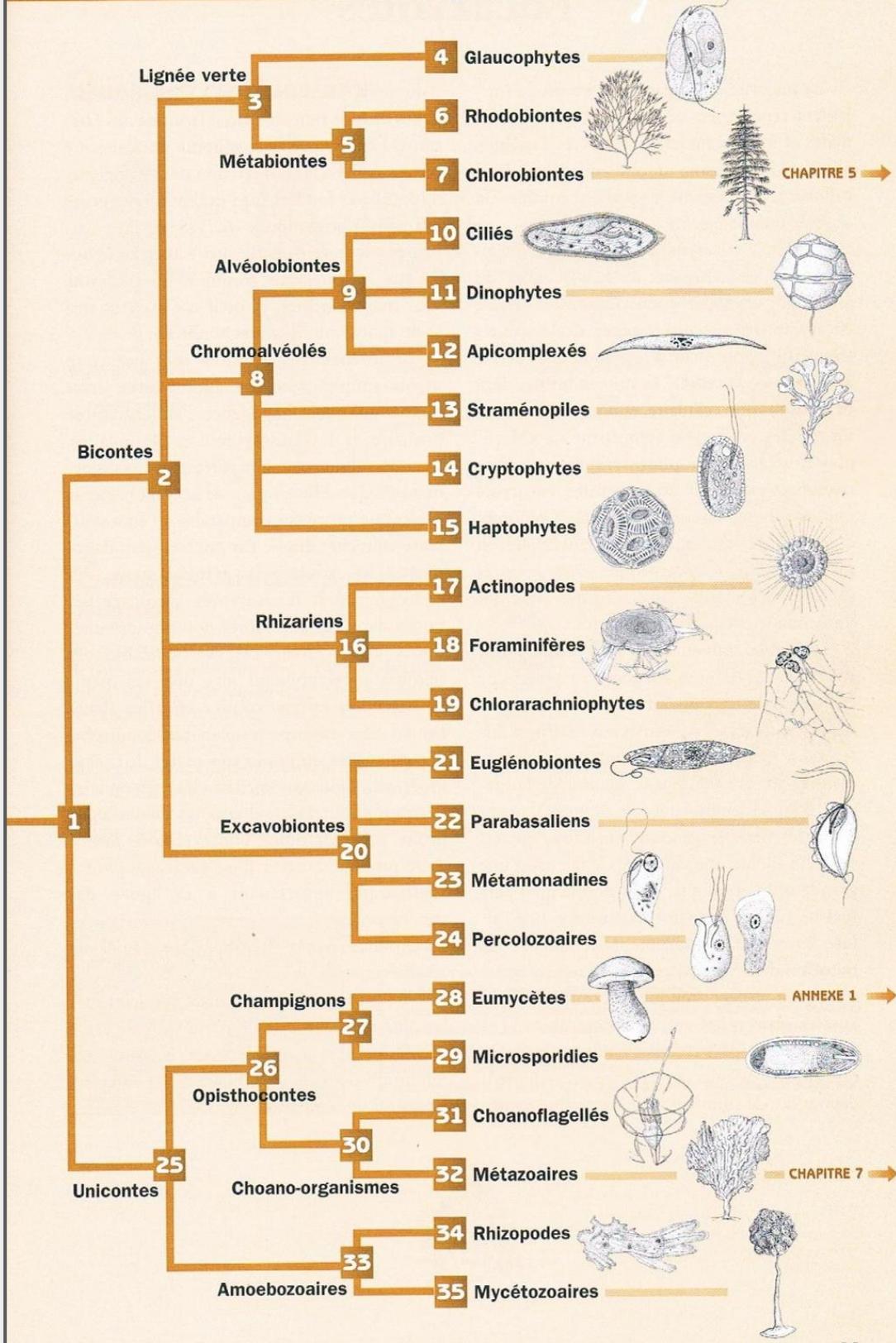
5 - Il y a 200 M.A, l'extinction du Trias-Jurassique marque la disparition de 75% des espèces marines, et de 35% des familles d'animaux. Fracturation de la Pangée.

6 - Il y a 65 M.A, les extinctions du Crétacé tuent 50 % des espèces, dinosaures non-avien compris.

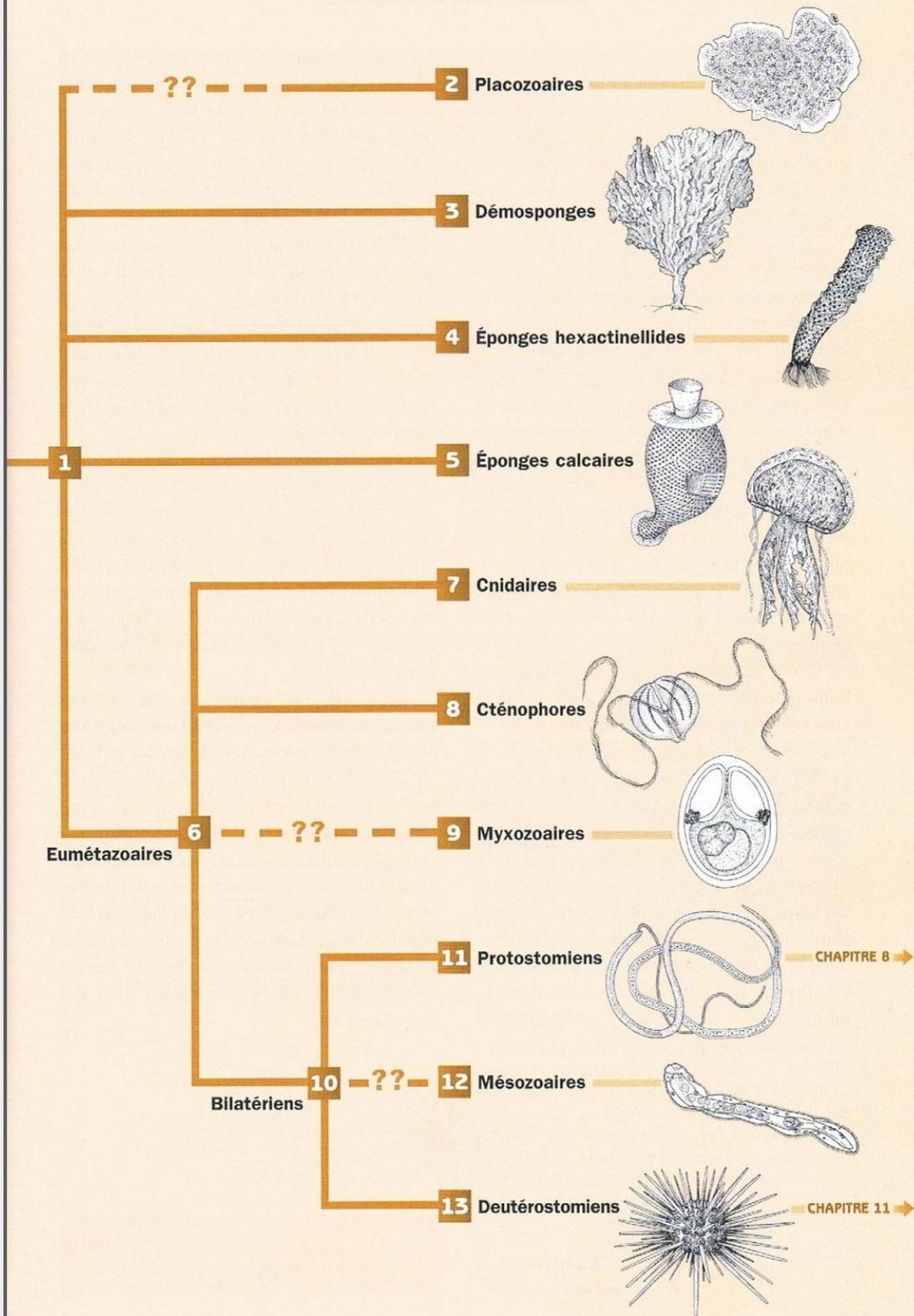
Depuis 13000 ans, l'extinction de l'Holocène est provoquée par la colonisation de la planète par l'homme ; elle est souvent surnommée la septième extinction.

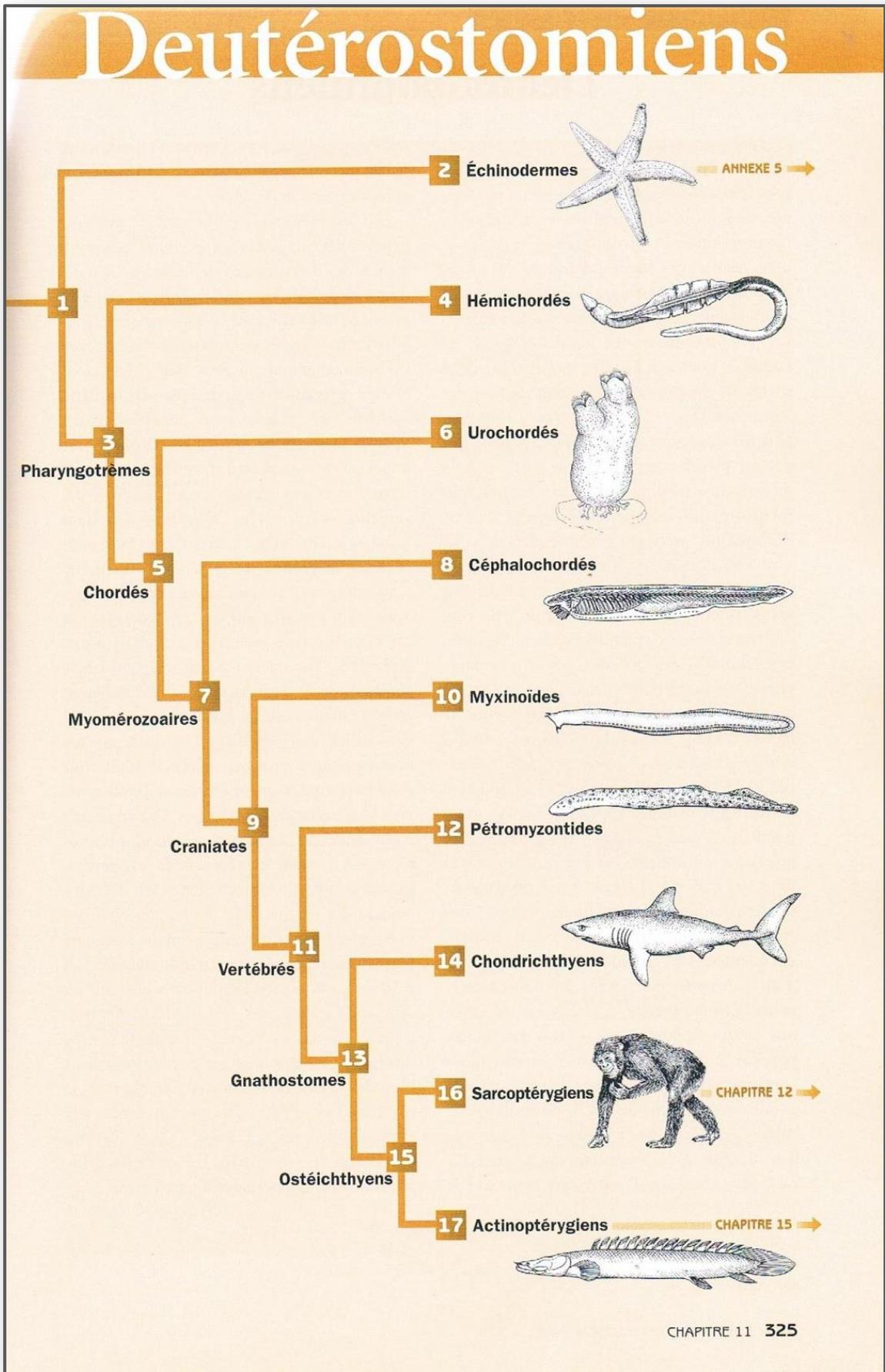
[Annexe 4 : Le cladogramme selon LECOINTRE] : Pages suivantes.

Eucaryotes

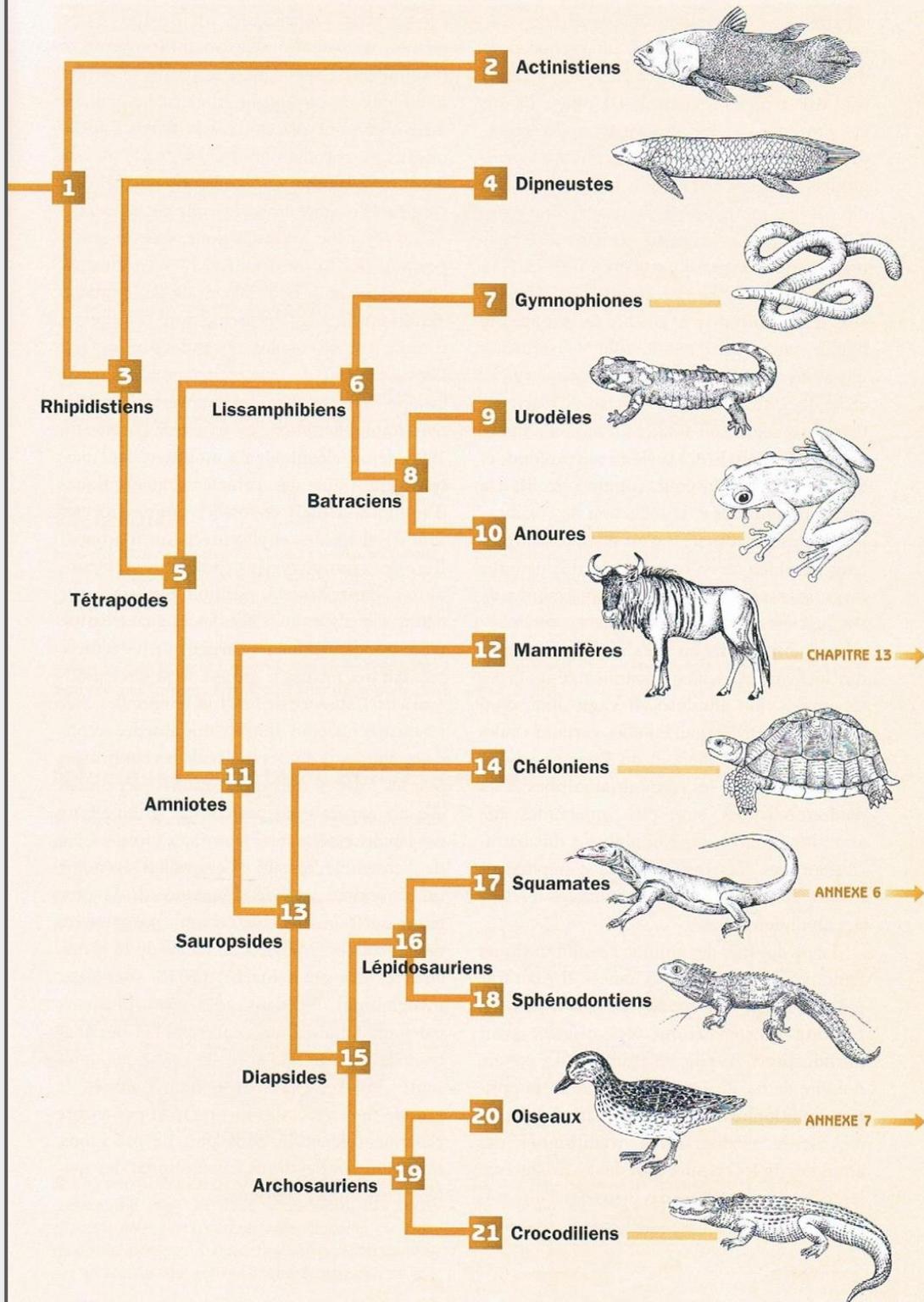


Métazoaires

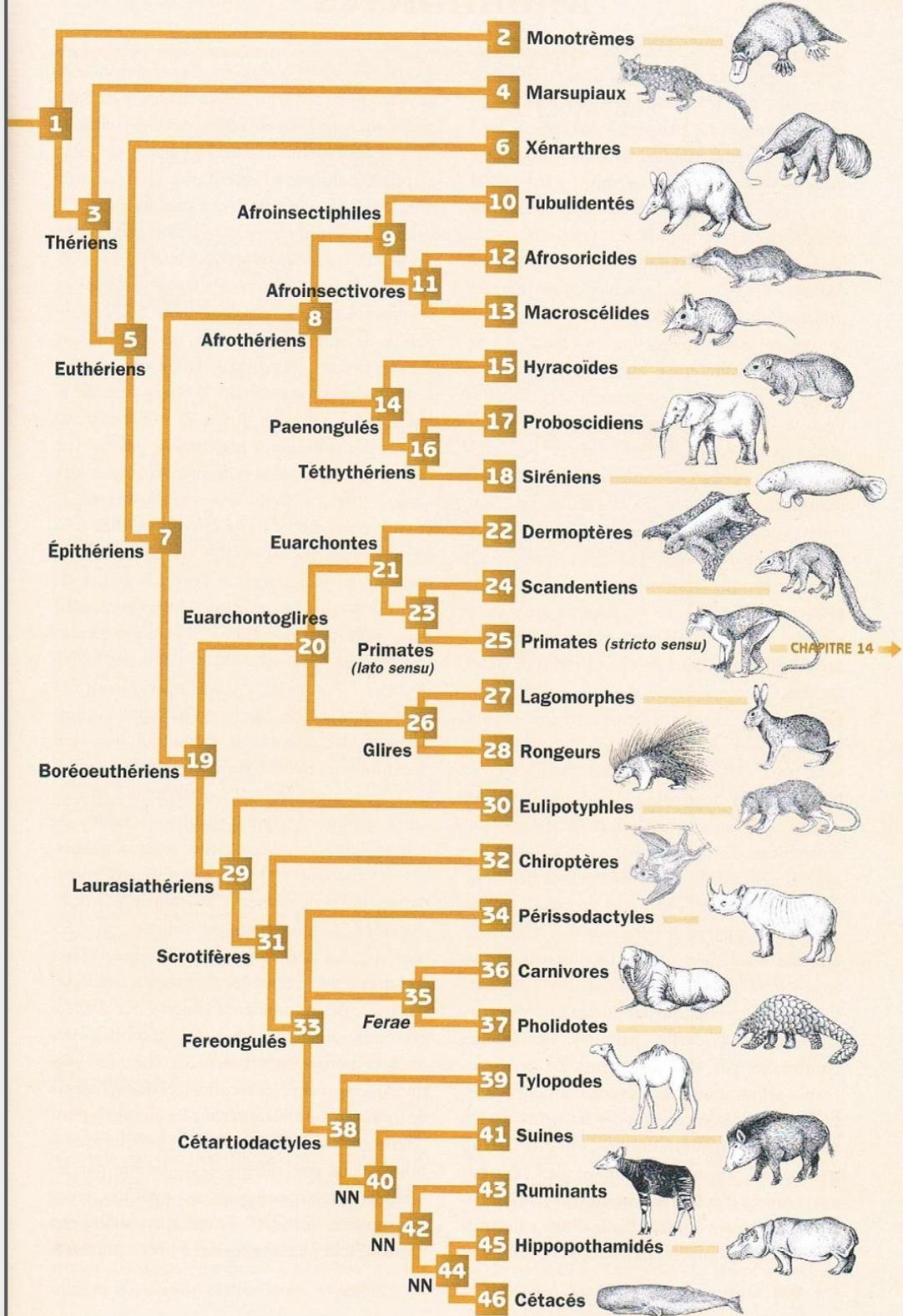




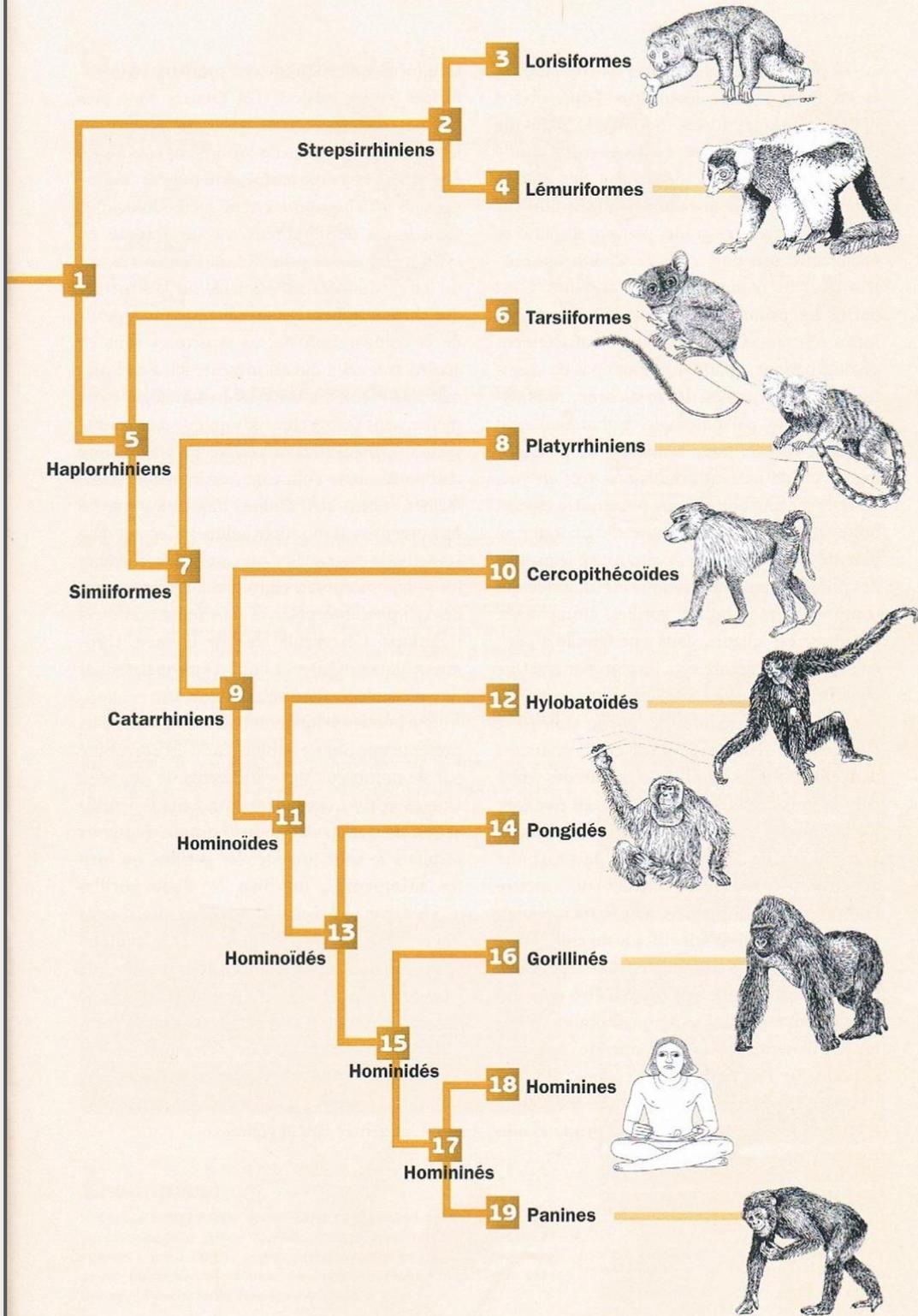
Sarcoptérygiens



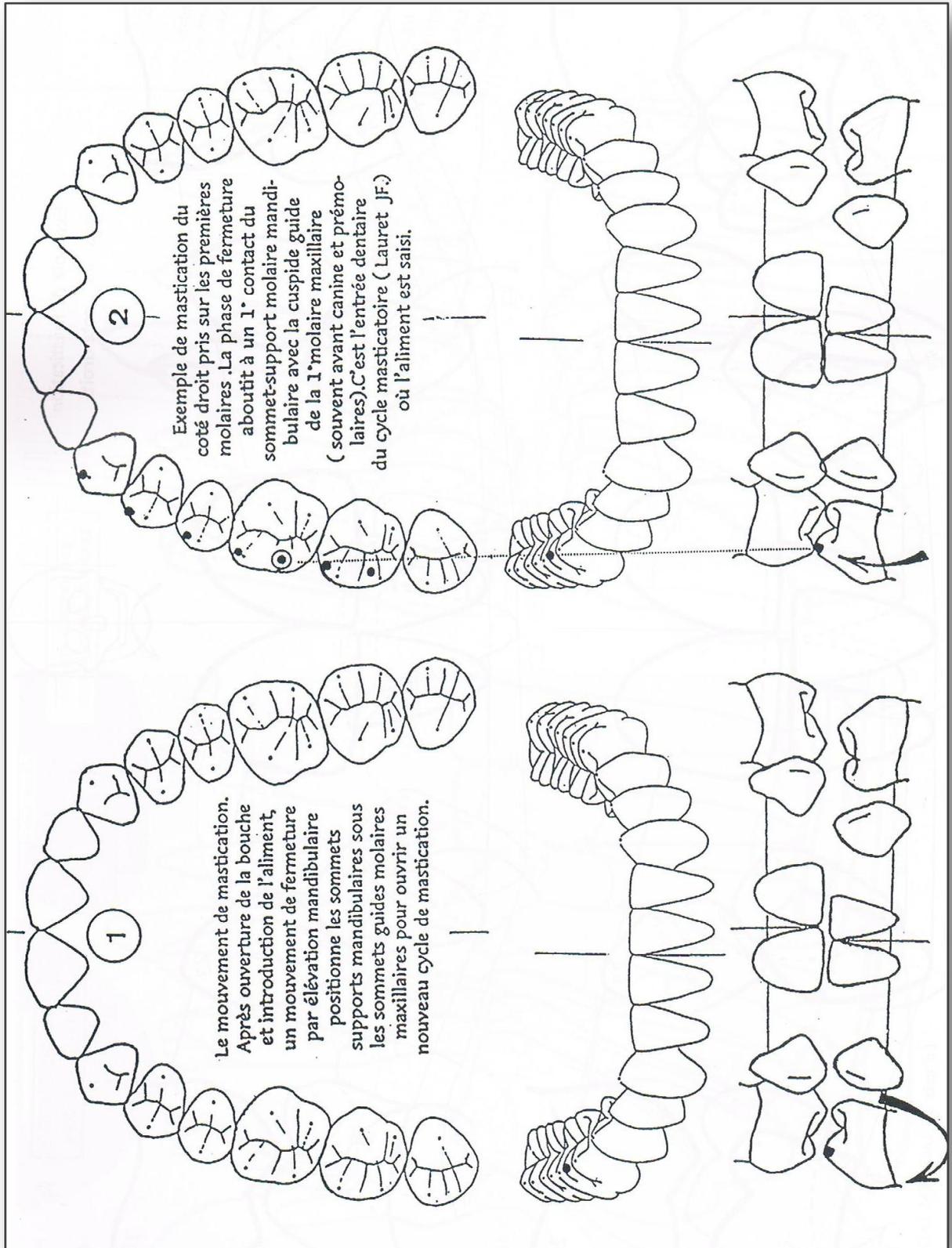
Mammifères

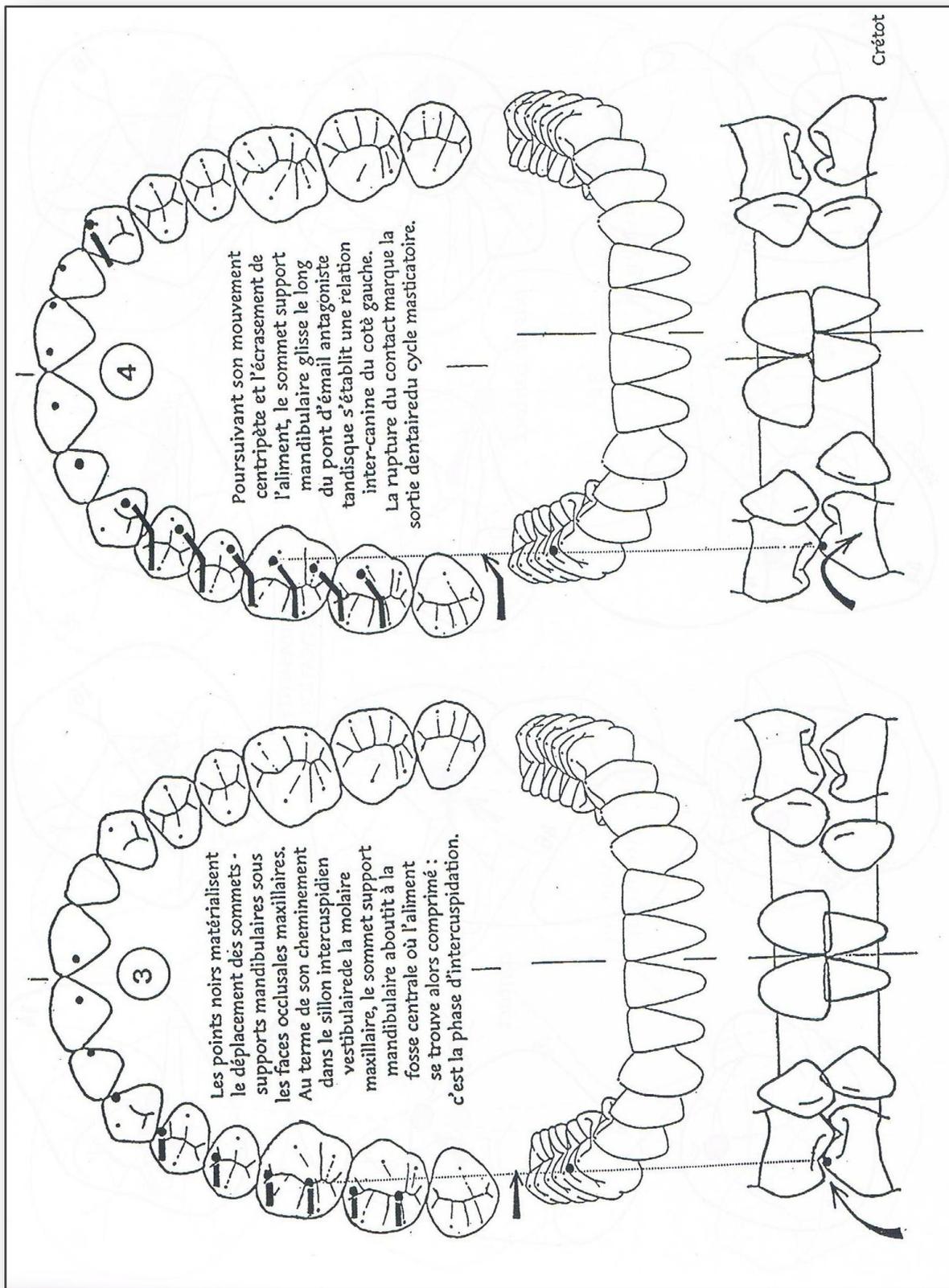


Primates



[Annexe 5 : Les phases du cycle masticateur de l'homme. Selon
LAURET et LE GALL]





Crétot

- Bibliographie -

1- AMEISEN JC.

Dans la lumière et les ombres : Darwin et le bouleversement du monde.

2- BOUÉ CP.

Anatomie fonctionnelle des dents labiales des ruminants. 1972.

3- CENTRE NATIONAL DES RESSOURCES TEXTUELLES ET LEXICALES.

www.cnrtl.fr

4- CLAIRAMBAULT P.

Mammifères actuels - Encyclopaedia Universalis.

5- CORVOL P, ELGHOZI JL.

Sortie de l'eau : de la vie aquatique à la vie terrestre. 2011

6- CRÉTOT M.

L'arcade dentaire humaine : Morphologie.

7- DUPOUY JP.

Odontologie comparative de l'homme et des pongidés africains. 1980.

8- ETIENNE J, CLASER E.

Abrégés – Biochimie génétique – Biologie moléculaire – Masson.

9- FRANK H.

Netter- Atlas d'anatomie humaine.

10- GENET-VARCIN E.

A la recherche du primate ancêtre de l'homme : primates et évolution.

11- GRANDJEAN D.

Encyclopédie du chien – Tome 1.

12- JANVIER P.

Gnatostomes - Encyclopaedia Universalis.

13- JANVIER P.

Reptiles fossiles - Encyclopaedia Universalis.

14- JANVIER P.

Vertébrés - Encyclopaedia Universalis.

15- KINGLER C, ERWIN DH, VANNIER J.

La valse des espèces : 600 millions d'années d'évolution.

16- LECOINTRE G.

Classification phylogénétique du vivant.

- 17- LECOINTRE G.
Guide critique de l'évolution.
- 18- LE MONDE, HORS SERIE.
Darwin.
- 19- MANARANCHE R.
L'ordre des édentés - Encyclopaedia Universalis.
- 20- PANAFIEU JB.
Evolution. 2011.
- 21- RAYGOT P.
Evolution de l'occlusion et de l'articulation temporo-mandibulaire chez les primates.
1988.
- 22- REVUE D'ORTHOPEDIE DENTO-FACIALE.
Volume 21. Numéro III. Septembre 1987.
- 23- RICQLÈS A.
Dents – Encyclopaedia Universalis.
- 24- SAINT-ANDRÉ PA.
Mammifères - Encyclopaedia Universalis.
- 25- STAYER S.
La Terre avant les dinosaures.
- 26- VAN WAEREBEKE D.
Espèces d'espèces : un film qui fait aimer la science.
- 27- WILSON DE, MITTERMEIER RA.
Handbook of the mammals of the world. 1, Carnivores.
- 28- WILSON DE, MITTERMEIER RA.
Handbook of the mammals of the world. 2, Hoofed mammals.

**ÉVOLUTION DES MÂCHOIRES ET DES DENTS DEPUIS L'APPARITION
DE LA VIE SUR TERRE.**

RÉSUMÉ :

Les dents sont constituées par des tissus très résistants, les plus durs du corps. Elles sont parfois les seules structures à avoir résisté aux outrages du temps. Ainsi, la connaissance des dents est capitale dans l'établissement des rapports phylogénétiques entre les différents groupes animaux. En parcourant la branche de *Homo sapiens* sur l'arbre phylogénétique, nous passons par les différentes configurations dento-maxillo-faciales des ancêtres de l'homme moderne. Et c'est à la lumière des principes de l'évolution des espèces que l'on réalise que l'homme n'est pas le plus performant en tout.

TITLE : EVOLUTION OF JAWS AND TEETH SINCE LIFE BEGAN ON EARTH.

DISCIPLINE ADMINISTRATIVE : Chirurgie Dentaire.

MOTS-CLÉS : Phylogénie, Evolution, Denture, ATM, Mâchoires.

INTITULÉ DE L'U.F.R. OU DU LABORATOIRE :

Université Toulouse III-Paul Sabatier
Faculté de chirurgie dentaire
3 Chemin des Maraîchers
31062 Toulouse Cedex.

DIRECTEUR DE THÈSE : Docteur Emmanuelle VIGARIOS.