



HAL
open science

L'évolution squelettique et dentaire de l'appareil manducateur

Virginie Lor

► **To cite this version:**

Virginie Lor. L'évolution squelettique et dentaire de l'appareil manducateur. Sciences du Vivant [q-bio]. 2021. dumas-03588328

HAL Id: dumas-03588328

<https://dumas.ccsd.cnrs.fr/dumas-03588328v1>

Submitted on 24 Feb 2022

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



Distributed under a Creative Commons Attribution - NonCommercial - NoDerivatives 4.0 International License

AVERTISSEMENT

Cette thèse d'exercice est le fruit d'un travail approuvé par le jury de soutenance et réalisé dans le but d'obtenir le diplôme d'État de docteur en chirurgie dentaire. Ce document est mis à disposition de l'ensemble de la communauté universitaire élargie.

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

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



UNIVERSITÉ DE PARIS
FACULTÉ DE SANTÉ
UFR D'ODONTOLOGIE - MONTROUGE

Année 2021

N° M036

THÈSE
POUR LE DIPLÔME D'ÉTAT DE DOCTEUR EN CHIRURGIE DENTAIRE

Présentée et soutenue publiquement le : 05 mai 2021

Par

Virginie LOR

L'évolution squelettique et dentaire de l'appareil manducateur

Dirigée par M. le Docteur Fadi Bdeoui

JURY

M. le Professeur Bruno Gogly

Président

Mme le Docteur Ihsène Taihi

Assesseur

M. le Docteur Denis Bouter

Assesseur

M. le Docteur Alexandre Comte

Assesseur

M. le Docteur Fadi Bdeoui

Invité



Remerciements

À M. le Professeur Bruno Gogly ; Docteur en Chirurgie dentaire ; Spécialiste qualifié en Médecine bucco-dentaire ; Docteur de l'Université Paris Descartes ; Habilité à Diriger des Recherches ; Professeur des Universités, UFR d'Odontologie - Montrouge ; Praticien Hospitalier, Assistance Publique-Hôpitaux de Paris,

Pour avoir accepté de présider le jury de cette thèse d'exercice. Merci pour l'écoute que vous accordez à tous les étudiants et l'enseignement que vous partagez toujours avec plaisir à l'hôpital Henri-Mondor. Veuillez trouver ici l'expression de mes remerciements et de mon profond respect.

À Mme le Docteur Ihsène Taihi ; Docteur en Chirurgie dentaire ; Spécialiste qualifiée en Chirurgie orale ; Ancien Interne des Hôpitaux ; Docteur de l'Université Paris-Est ; Maître de Conférences des Universités, UFR d'Odontologie - Montrouge ; Praticien Hospitalier, Assistance Publique-Hôpitaux de Paris,

Qui me fait l'honneur de participer au jury de cette thèse. Merci pour votre gentillesse, votre disponibilité et vos enseignements. Veuillez trouver ici le témoignage de ma sincère reconnaissance.

À M. le Docteur Denis Bouter ; Docteur en Chirurgie dentaire ; Docteur de l'Université Paris Descartes ; Maître de Conférences des Universités, UFR d'Odontologie - Montrouge ; Praticien Hospitalier, Assistance Publique-Hôpitaux de Paris,

Pour l'honneur que vous me faites de participer au jury de cette thèse. Merci de m'avoir acceptée dans votre consultation. Merci pour votre enseignement et vos conseils, pour votre bonne humeur et votre bienveillance omniprésente. Merci pour tout le savoir que vous nous faites partager quotidiennement, en endodontie comme pour chaque "savoir inutile" qu'on aime écouter ! Veuillez trouver toute ma gratitude et mon plus grand respect.

À M. le Docteur Alexandre Comte, Docteur en Chirurgie dentaire, Assistant Hospitalo-Universitaire, UFR d'Odontologie - Montrouge,

Pour avoir accepté de siéger au jury de cette thèse. Merci pour votre enseignement, votre plaisir à le partager toujours avec humour et pour ces moments enjoués passés en clinique ! Veuillez trouver ici l'expression de mes remerciements et de toute ma reconnaissance.

À M. le Docteur Fadi Bdeoui, Docteur en Chirurgie dentaire ; Praticien Hospitalier, Assistance Publique-Hôpitaux de Paris,

Pour m'avoir fait l'honneur et le plaisir de diriger cette thèse et m'avoir aider patiemment dans sa rédaction. Merci pour votre écoute permanente, votre dévouement et votre pédagogie tout au long de ces années. Merci pour votre humour et vos innombrables histoires qu'on adore écouter ! Ce fut un réel plaisir de travailler à vos côtés. Veuillez trouver ici l'expression de toute mon affection et mon respect.

Résumé et indexation en français et anglais

Résumé :

L'appareil manducateur s'est transformé au cours du temps et des espèces, et l'étude de sa métamorphose est intéressante pour décrypter un peu plus les origines de l'Homme. La paléontologie, c'est-à-dire l'étude des animaux disparus, et leur comparaison avec les animaux actuels en anatomie comparée, permettent de mieux appréhender l'appareil manducateur actuel qui nous est propre parmi l'immensité du règne animal. De par la potentielle influence de l'environnement sur les caractères osseux et dentaires, l'évolution de la denture des Hominidés a donc été analysée en fonction des différentes géographies et des progrès culturels progressifs de l'Homme. Cette thèse s'est ainsi centrée sur les innovations osseuses et dentaires dès les Agnathes à l'Homo Sapiens sapiens actuel et sur les facteurs qui auraient pu participer à ces changements. De nos jours, il est important de souligner qu'il reste beaucoup d'interrogations quant au cheminement qui nous a amené vers l'appareil manducateur moderne. Chaque fouille archéologique continue à contribuer aux théories de l'évolution actuelle, tantôt les confirmant, tantôt les contredisant. Il reste encore beaucoup à découvrir.

Discipline ou spécialité :

Paléodontologie

Mots clés français (fMeSH et Rameau) :

fMeSH : Paléodontologie ; Mastication

Rameau : Appareil manducateur -- Évolution ; Anthropologie dentaire

Forme ou Genre :

fMeSH : Dissertation universitaire

Rameau : Thèses et écrits académiques

Abstract :

The manducator apparatus has been transformed over time and the study of its metamorphosis is interesting to figure out a little more of the origins of human beings. Paleontology, i.e. the study of extinct animals, and their comparison with current animals in comparative anatomy, allow us to better understand the current manducatory apparatus that is specific to us among the immensity of the animal kingdom. Because of the potential influence of the environment on the osseous and dental characters, the evolution of the dentures of the Hominini was analyzed according to the different geographies and the progressive cultural progress of humans. This thesis focused on bone and dental innovations from the Agnathes to today's Homo Sapiens sapiens and on the factors that could have taken part in these changes. Nowadays, it is important to underline that there are still many questions about the path that led us to the modern manducatory apparatus. Each archaeological excavation continues to contribute to the theories of evolution, sometimes confirming them, sometimes contradicting them. Much remains to be discovered.

Branches or specialty :

Paleodontology

English keywords (MeSH) :

Paleodontology ; Mastication

Publication type (MeSH) :

Academic Dissertation

Liste des abréviations

- ATM : Articulation temporo-mandibulaire
- m.a. : millions d'années
- mm : millimètres

Table des matières

INTRODUCTION	3
1 : GENERALITES SUR L'APPAREIL MANDUCATEUR	4
1.1 LE SYSTEME DENTAIRE.....	4
1.1.1 <i>Les caractères du système dentaire humain</i>	4
1.1.2 <i>La constitution de la dent</i>	5
1.2 LE SYSTEME OSTEO-ARTICULAIRE.....	5
1.2.1 <i>L'os maxillaire</i>	5
1.2.2 <i>La mandibule</i>	6
1.2.3 <i>L'articulation-temporo-mandibulaire (l'A.T.M.)</i>	7
2 : LA LIGNEE DE L'HOMME DANS LE REGNE ANIMAL	10
2.1 THEORIE DE L'EVOLUTION : REVOLUTION CLADISTIQUE.....	10
2.2 CLASSIFICATION PHYLOGENETIQUE DE L'HOMME.....	11
2.3 LES DEBUTS DE LA VIE.....	13
3 : LA TRANSFORMATION OSSEUSE DE L'APPAREIL MANDUCATEUR	14
3.1 L'ORIFICE BUCCAL CHEZ LES ETRES UNICELLULAIRES.....	14
3.2 LA TRANSFORMATION DU SQUELETTE CEPHALIQUE A PARTIR DES VERTEBRES.....	15
3.2.1 <i>L'émergence des Vertébrés</i>	15
3.2.2 <i>Les premiers Gnathostomes : les Poissons cartilagineux ou Chondrichthyens</i>	17
3.2.3 <i>Chez les Poissons osseux ou Ostéichthyens</i>	19
3.2.4 <i>Chez les Amphibiens</i>	21
3.2.5 <i>Le passage du type reptilien au type mammalien</i>	22
3.2.6 <i>Chez les Mammifères</i>	26
3.2.7 <i>Chez les Primates</i>	30
3.2.8 <i>L'hominisation</i>	33
4 : L'EVOLUTION DES DENTS	36
4.1 DES STRUCTURES ODONTOÏDES CHEZ LES AGNATHES.....	36
4.2 L'APPARITION DES DENTS CHEZ LES POISSONS CARTILAGINEUX.....	37
4.3 CHEZ LES POISSONS OSSEUX.....	38
4.4 CHEZ LES AMPHIBIENS.....	38
4.5 THECODONTIE CHEZ LES REPTILES.....	39
4.6 L'ARRIVEE DE L'HETERODONTIE CHEZ LES REPTILES MAMMALIENS.....	40

4.7 L'APPARITION DE LA MASTICATION CHEZ LES MAMMIFERES	41
4.8 L'OCCCLUSION ENGRENANTE CHEZ LES PRIMATES	43
4.9 CHEZ LES PREMIERS HOMININES.....	45
4.9.1 Chez les Homininés archaïques.....	45
4.9.2 « <i>Australopithecus anamensis</i> »	45
4.9.3 La première prémolaire inférieure de « <i>Australopithecus afarensis</i> ».....	46
4.9.4 « <i>Australopithecus africanus</i> »	47
4.9.5 « <i>Paranthropus</i> »	48
4.10 LE GENRE HOMO ET LE BUISSONNEMENT DES ESPECES	48
4.10.1 La molaire inférieure de « <i>Homo habilis</i> »	48
4.10.2 « <i>Homo ergaster</i> » et « <i>Homo erectus</i> ».....	49
4.10.3 Les dents taurodentes de « <i>Homo neanderthalensis</i> ».....	49
4.10.4 « <i>Homo sapiens</i> » et variabilité de l'expression des surfaces occlusales des molaires.....	50
4.11 LA PLACE DES AGENESIES DENTAIRES DANS L'EVOLUTION DE L'HOMME	52
4.11.1 La théorie de la réduction du système dentaire	52
4.11.2 La théorie de la diminution de la taille des bases osseuses.....	53
4.11.3 La théorie de l'avantage adaptatif.....	53
5 : LES REPERCUSSIONS DES COMPORTEMENTS MASTICATOIRES SUR LA MANDIBULE ET LES DENTS.....	55
CONCLUSION	62
BIBLIOGRAPHIE	63
TABLE DES FIGURES.....	65
TABLE DES TABLEAUX.....	68

Introduction

L'appareil manducateur est un ensemble complexe comprenant des éléments étroitement liés entre eux :

- Le système dentaire comprenant les arcades dentaires maxillaire et mandibulaire
- Le système ostéo-articulaire comprenant l'articulation temporomandibulaire,
- Et enfin le système neuromusculaire (muscles masticateurs).

Il s'agit d'une véritable unité fonctionnelle accomplissant une variété de fonctions telles que la mastication, la déglutition, la phonation, la respiration, la mimique et le bâillement et répondant au besoin primaire qui est de s'alimenter.

Indissociables, ces différents composants ont beaucoup évolué chez l'Homme avec le temps, et l'étude de l'appareil manducateur au travers des recherches archéologiques a permis d'identifier de nombreux facteurs ayant contribué à sa transformation. Dans le cadre de cette thèse, nous nous focaliserons sur les éléments dentaires, osseux et articulaires.

Le chirurgien-dentiste, en étroite collaboration avec les paléontologues, a pu faire partager ses connaissances et contribuer ainsi à identifier des dents fossiles. Celles-ci jouent un rôle considérable dans l'étude paléoanthropologique, se conservant particulièrement bien dans le temps et nous permettant ainsi de raconter l'histoire au travers de ces ossements retrouvés.

Comment l'appareil manducateur était-il constitué chez les premiers êtres vivants ? Quels sont les facteurs qui ont influencé son évolution ? Quelle a été cette évolution et vers quoi tend-elle ?

Pour répondre à ces interrogations, nous rappellerons quelques fondamentaux paléontologiques de la lignée humaine puis nous retracerons les grandes étapes de l'évolution de l'appareil manducateur en partant des premiers êtres unicellulaires jusqu'à nos jours.

1 : Généralités sur l'appareil manducateur

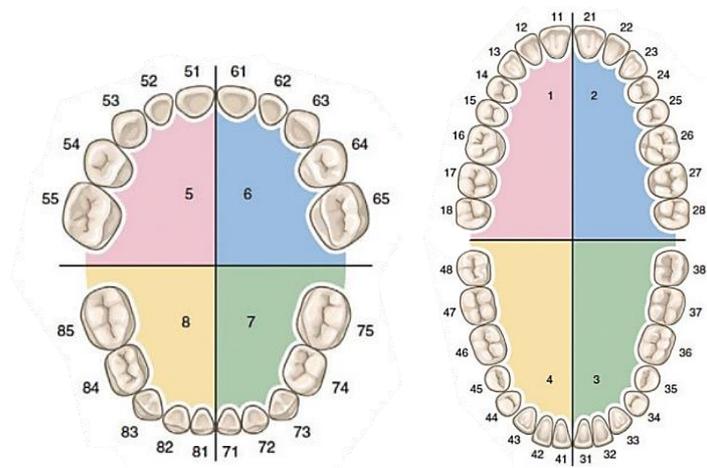
1.1 Le système dentaire

1.1.1 Les caractères du système dentaire humain

Les dents sont des organes localisés dans la région orale, situés à l'entrée du tube digestif, ils servent à la préhension et la mastication des aliments. Le système dentaire humain comporte deux dentitions successives, il est dit diphyodonte¹ :

- La denture temporaire comprend vingt dents : huit incisives, quatre canines, huit molaires.
- La denture définitive met en place trente-deux dents avec huit incisives, quatre canines, huit prémolaires et douze molaires.

Figure 1 : Schéma de la denture temporaire (à gauche) et adulte (à droite)



Source : Tilotta, Lévy et Lautrou, *Anatomie dentaire*, 2018.

Les dents sont réparties de façon égale entre les deux arcades dentaires qui sont symétriques par rapport au plan sagittal médian. Les dents présentent des morphologies diverses : il existe une hétérodontie au sein d'une denture. Chez l'Homme, on retrouve des dents jugales multicuspidées (plexodontie). Leur mode de croissance est limité et le remplacement des dents temporaires se fait de façon verticale, la dent de remplacement se formant sous la dent fonctionnelle.

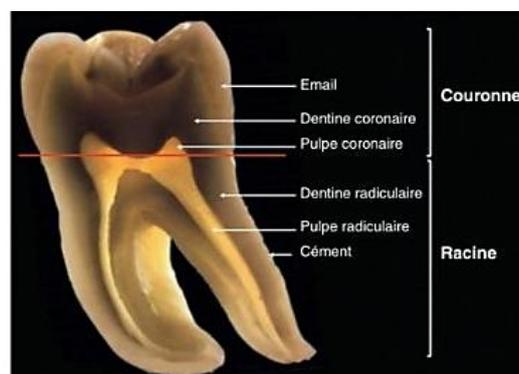
¹ Tilotta, Lévy, et Lautrou, *Anatomie dentaire*.

1.1.2 La constitution de la dent

La dent se compose d'une couronne et d'une racine qui sont séparées par une jonction amélo-cémentaire constituant le collet anatomique de la dent. Chez l'Homme, la couronne est basse et la racine longue (espèce brachyodonte).

L'organe dentaire est formé d'émail, de dentine, de cément et de la pulpe qui renferme les structures vasculaires et nerveuses. L'environnement de la dent, ou parodonte, se compose du ligament parodontal, de l'os alvéolaire et de la gencive.

Figure 2 : Constitution de la dent



Source : Tilotta, Lévy et Lautrou, *Anatomie dentaire*, 2018.

1.2 Le système ostéo-articulaire

Nous nous concentrerons dans cette partie sur les éléments osseux jouant un rôle dans l'appareil manducateur, soit la mandibule, le maxillaire, le temporal et enfin nous décrivons l'articulation temporo-mandibulaire de l'Homme.

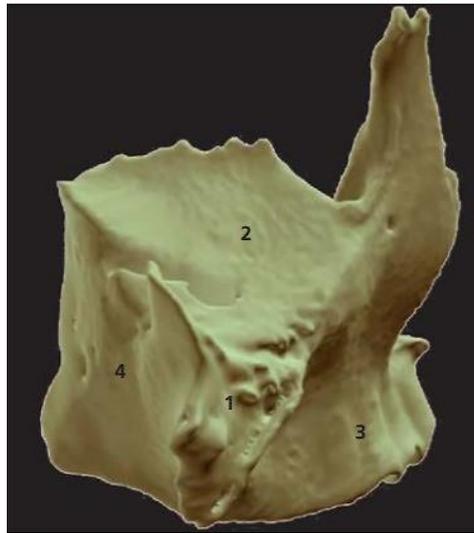
1.2.1 L'os maxillaire

L'os maxillaire constitue la majeure partie du massif facial supérieur. Il est en relation avec d'autres os du massif facial supérieur dont le palatin, le zygomatique, le nasal, le lacrymal, le cornet nasal inférieur et le vomer ainsi que les os de l'étage antérieur de la base du crâne comme le frontal et l'ethmoïde. Cet os participe à la formation des cavités orbitaires, nasales et des fosses infratemporales et ptérygo-palatines. Il est creusé d'une grande cavité pneumatique, le sinus maxillaire.

L'os maxillaire a une forme de pyramide triangulaire irrégulière à sommet tronqué, orienté en dehors. Son sommet, le processus zygomatique, constitue le prolongement des trois faces : supérieure ou orbitaire, antéro-latérale ou jugale et postéro-latérale ou infratemporale. La base de l'os maxillaire est

médiale et présente la forme d'un quadrilatère irrégulier divisé en deux champs par le processus palatin du maxillaire : un champ nasal, participant à la paroi latérale de la cavité nasale et un champ oral, constituant le palais osseux².

Figure 3 : L'os maxillaire avec 1 : le sommet, 2 : la face orbitaire, 3 : la face jugale, 4 : la face infratemporale



Source : Gaudy et al., *Atlas d'anatomie implantaire*, 2011.

1.2.2 La mandibule

La mandibule constitue l'étage inférieur de la face. Il s'agit d'un os impair, symétrique, et est le seul os mobile de la face. Elle porte la denture inférieure et est en relation avec le maxillaire par l'intermédiaire de l'articulé dentaire. Elle est également en relation avec l'os temporal via l'articulation temporo mandibulaire (ATM). Elle se compose d'un corps et de deux branches montantes, leur rencontre formant l'angle mandibulaire.

Le corps de la mandibule a la forme de fer à cheval. On peut le diviser en une région antérieure entre les deux foramens mentonniers, ces derniers étant situés généralement à l'aplomb de la deuxième prémolaire, et en deux secteurs postérieurs homologues droite gauche.

La région mentonnière interforaminaire présente donc la protubérance mentonnière, délimitée par les tubercules mentonniers. On observe, dans cette partie antérieure, un sillon vertical médian : la symphyse mentonnière. Le menton est surmonté d'un processus alvéolaire de faible épaisseur en comparaison à l'os basal, situé en-dessous des apex dentaires et s'étendant jusqu'au bord basilaire de la mandibule, qui présente une corticale constituée d'os compact.

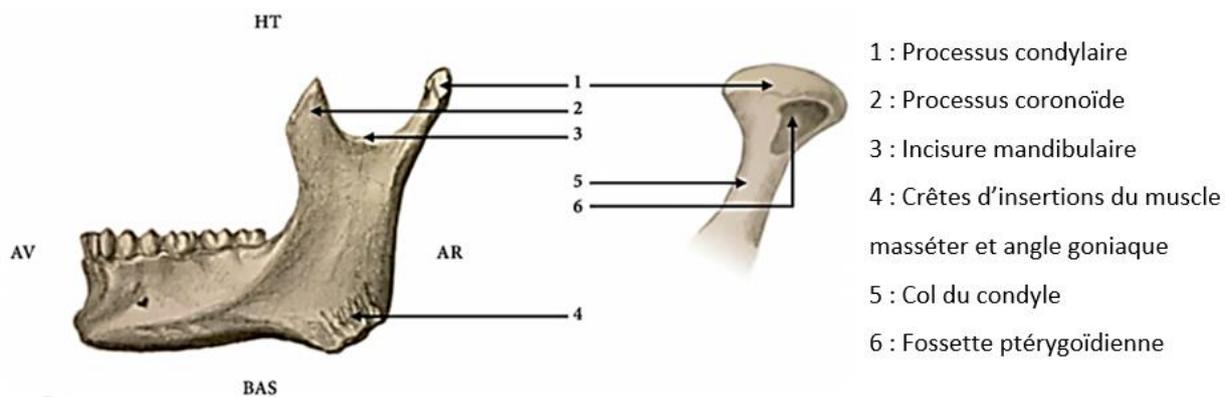
² Gaudy et Gorce, « Os maxillaire : morphologie et sinus maxillaire ».

Cet os présente deux branches montantes, déportées latéralement. Elles sont marquées chacune d'une ligne oblique externe en vestibulaire et d'une ligne oblique interne ou ligne mylo-hyoïdienne en lingual, formant le trigone rétro-molaire. En dessous de la ligne mylo-hyoïdienne, on retrouve la fossette submandibulaire, en rapport avec la glande homonyme.

La face médiale de la branche montante constitue la paroi latérale de la fosse infratemporale. A leur extrémité supérieure, elles possèdent deux processus séparés par l'incisure mandibulaire : un processus coronoïde en avant et un condyle en arrière.

La région postérieure présente, à mi-hauteur de la face interne de la branche montante, le foramen mandibulaire par lequel pénètre le nerf mandibulaire, branche du nerf trijumeau. Il chemine sous les apex dentaires et ressort au niveau du foramen mentonnier. Au-dessus et en avant du foramen mandibulaire, on retrouve l'épine de Spix, un relief triangulaire.

Figure 4 : Schéma de la latérale de la mandibule



Source : Bonnefoy, Chikhani et Dichamp, « Anatomie descriptive et fonctionnelle de l'articulation temporo-mandibulaire », 2013.

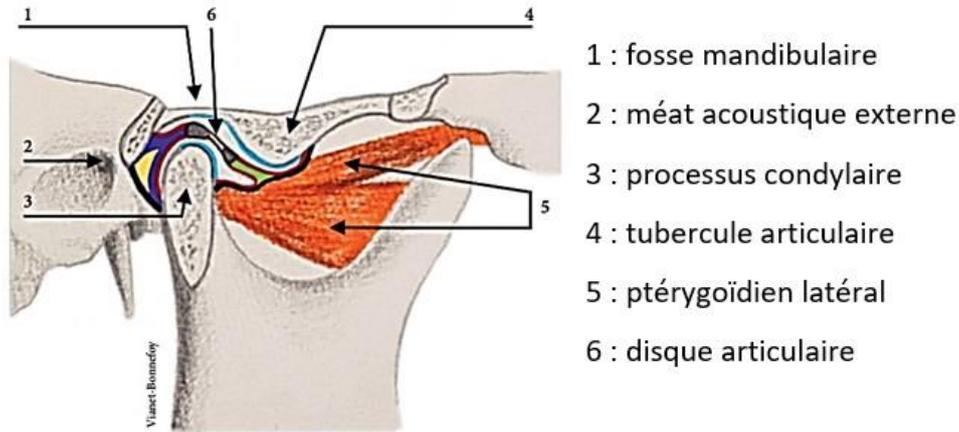
1.2.3 L'articulation-temporo-mandibulaire (l'A.T.M.)

L'A.T.M. est une articulation diarthrose paire bicondyloïde à disque biconcave interposé. Elle est considérée comme l'articulation la plus mobile du corps humain. Elle met en jeu le processus condyloïde de la mandibule et le tubercule articulaire du temporal en avant de la fosse mandibulaire. Cette partie concave et mince de l'os temporal est coiffée, au repos, du disque.

Le condyle mandibulaire, de forme ovoïde, présente un versant antérieur convexe fonctionnel regardant en avant et en haut. Son grand axe est oblique en arrière et en dedans par rapport à la

branche mandibulaire. Au niveau des pôles latéral et médial du condyle se fixent le ligament latéral et le ligament médial de l'articulation temporo-mandibulaire.

Figure 5 : Schéma de l'articulation temporo-mandibulaire



Source : Bonnefoy, Chikhani et Dichamp, « Anatomie descriptive et fonctionnelle de l'articulation temporo-mandibulaire », 2013.

1.2.3.1 Le disque articulaire

Le disque articulaire divise l'articulation en un compartiment supérieur dit disco-temporal et un autre inférieur dit condylo-discal. Il possède la forme générale d'un globule rouge : aplati verticalement avec un bourrelet périphérique et un centre aminci. On peut dissocier cinq zones :

- La zone discale antérieure ou prédiscale ne fait pas partie à proprement parler du disque. Elle donne insertion aux muscles masséter, temporal et ptérygoïdien latéral. Pour Couly, elle est la continuité histologique du disque.
- Le bourrelet discal antérieur est constitué de fibres de collagène orientées dans les trois directions de l'espace. Cette disposition complexe permet au disque de résister aux cisaillements transversaux.
- La zone intermédiaire, de faible épaisseur, a une structure voisine de celle du bourrelet antérieur. Cette région est avasculaire et sans innervation.
- Le bourrelet postérieur est le bourrelet le plus important. Il a la même structure que le bourrelet antérieur.
- La zone bilaminaire présente deux feuillets ou lames. Alors que le feuillet supérieur comporte des fibres élastiques qui permettent un rappel postérieur du disque, le feuillet inférieur est quant à lui dépourvu de fibres élastiques. Ses fibres longent le versant postérieur du condyle

pour se fixer au niveau du col. Entre les deux feuillets, un coussin constitué d'un tissu fibro-vasculaire, appelé aussi coussin vasculaire de Zenker, joue un rôle d'amortisseur lors du recul mandibulaire.

1.2.3.2 La capsule articulaire et le tissu synovial

La capsule est un manchon fibreux, d'épaisseur variable, entourant l'articulation et se fixant, en haut, sur le pourtour de la surface articulaire du temporal et, en bas, sur le col du condyle. Elle permet, avec le disque, les excursions physiologiques du condyle et le ramène en bonne position.

Une membrane plissée tapisse la face interne des deux cavités articulaires de chaque A.T.M. Il s'agit du tissu synovial. Il sécrète la synovie qui permet notamment le glissement des surfaces articulaires.

1.2.3.3 Le double système ligamentaire

La stabilité des surfaces articulaires est assurée par un système ligamentaire :

- Intrinsèque : il est au voisinage direct de l'articulation temporo-mandibulaire et comprend les ligaments latéral et médial.
- L'autre, extrinsèque, est plus à distance et complète la stabilisation de l'articulation, il comprend les ligaments sphéno-mandibulaire, stylo-mandibulaire et ptérygo-mandibulaire ou raphé ptérygo-mandibulaire.

2 : La lignée de l'homme dans le règne animal

La paléanthropologie est souvent sujet de divergences entre les différentes théories et interprétations qui s'y prêtent. Elle est à la fois riche en documentations mais également en incertitudes et hypothèses qui sont encore à démontrer. A chaque nouvelle découverte, ce sont des bribes de notre histoire qui sont récupérées.

En premier lieu, il est important de rappeler succinctement la situation de l'Homme dans le règne animal et son arbre phylogénétique. En effet, pour bien comprendre le développement de l'appareil manducateur, il ne faut pas seulement l'étudier isolément mais en tenant compte des éléments d'organisation des autres espèces.

2.1 Théorie de l'évolution : révolution cladistique

Nous nous concentrerons sur cette théorie qui est aujourd'hui une référence quant à l'étude de l'évolution des espèces. Nous considérons, par « espèce », des individus capables de se reproduire et aboutir à une descendance féconde³.

Développée par Willi HENNIG, sa théorie de la systématique phylogénétique (méthode de classification des organismes vivants) est expliquée à travers son ouvrage *Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik* en 1950. Elle consiste en rétablir les relations de parenté entre les êtres vivants en définissant des clades ou groupes monophylétiques (groupe d'organismes et de l'intégralité de ses descendants au sein duquel les êtres vivants sont plus apparentés qu'avec n'importe quel autre clade). Elle établit également un cladogramme, ou arbre phylogénétique, qui correspond en fait à une hiérarchie de clades⁴.

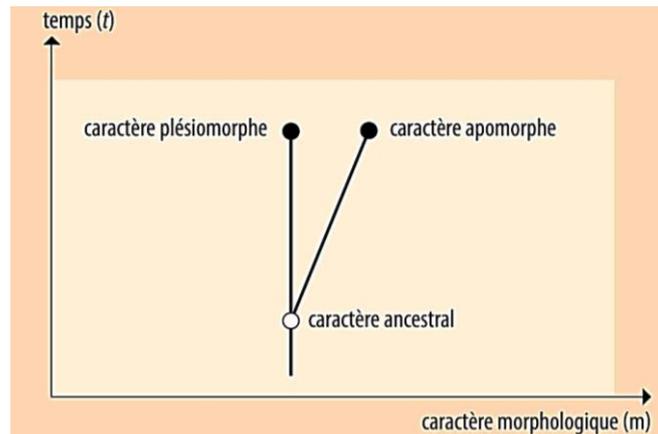
Pour constituer un cladogramme, l'auteur se base sur l'identification de caractères dérivés partagés. En effet, le diagramme de Hennig schématise la division du caractère ancestral en 2 caractères en fonction du devenir morphologique : si ce caractère se transforme au cours du temps, il est dit "apomorphe" tandis que s'il perdure dans le temps sans changer on le qualifie de "plésiomorphe"⁵.

³ Larousse, « Définitions : espèce - Dictionnaire de français Larousse ».

⁴ Tassy, « Hennig Willi (1913-1976) ».

⁵ « Définitions : plésiomorphe ».

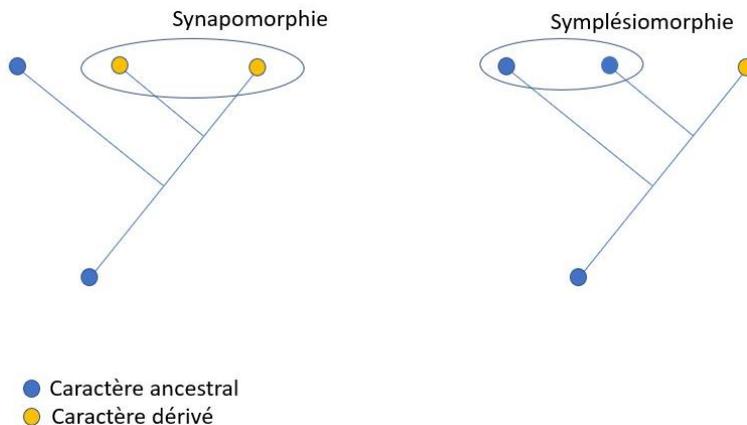
Figure 6 : Diagramme de Hennig



Source : Tassy, « Hennig Willi - (1913-1976) », 2018.

C'est le caractère transformé, aussi dit "ressemblance spéciale", qui permet de retrouver les liens de parenté entre les êtres vivants. Lorsque ce caractère dérivé est partagé à au moins deux taxons et, forme alors un nouveau clade, on parle de synapomorphie. A l'inverse, on parle de symplésiomorphie pour désigner le partage d'un caractère ancestral⁶.

Figure 7 : Synapomorphie ou symplésiomorphie ?



Source : Auteur, 2020.

2.2 Classification phylogénétique de l'Homme

En zoologie, il existe 7 niveaux de classification principaux, chacun d'eux pouvant être de nouveau subdivisé. Ces catégories se présentent ainsi, du plus général au plus particulier⁷ :

⁶ « Définitions : plésiomorphe ».

⁷ Barriel, « Hominoïdes, Hominidés, Homininés et les autres ».

Règne

Sous-Règne

Phylum (Embranchement)

Sous-phylum

Super-classe

Classe

Sous-classe

Super-ordre

Ordre

Sous-ordre

Infra-ordre

Superfamille

Famille

Sous-famille

Tribu

Sous-tribu

Genre

Sous-genre

Espèce

Sous-espèce

Pour l'Homme, on peut retenir neuf divisions :

- **Règne** : Animal
- **Embranchement** : Cordés
- **Sous-embranchement** : Vertébrés
- **Classe** : Mammifères
- **Infra-classe** : Euthériens
- **Ordre** : Primates
- **Famille** : Hominidés
- **Genre** : Homo
- **Espèce** : Homo sapiens sapiens

L'Homme est ainsi un eucaryote, un vertébré, un tétrapode, un amniote, un mammifère, un primate, un hominoïde, un hominidé et un homininé. Tous les Hommes actuels font partis de la même espèce, l'Homo Sapiens sapiens. Les autres espèces d'Hominidés se sont en effet éteintes progressivement. La classification des Primates de Hervé le Guyader et Guillaume Lecointre, utilisée couramment, dresse le tableau suivant⁸ :

Figure 8 : Classification des Primates selon Hervé le Guyader et Guillaume Lecointre

Primates						
Hominoïdes						Autres primates
Hominidés				Pongidés	Hylobatoïdes	
Homininés			Gorillinés			
Homo sapiens	Australopithèques	Paninés				

Source : Le Guyader et Lecointre, *La classification phylogénétique du vivant*, Tome 2, 2017.

⁸ Le Guyader et Lecointre, *La classification phylogénétique du vivant – Tome 2*.

2.3 Les débuts de la vie

Les premiers instants de l'Univers sont datés d'il y a environ 13.8 milliards d'années, à travers un phénomène surnommé le "Big Bang". Cette appellation rassemble les théories sur l'origine et l'évolution de l'Univers.

Les pionniers de ce modèle cosmologique comptent Alexandre FRIEDMANN, Georges LEMAITRE et George GAMOW. Dans des textes publiés dès 1922, ils soutiennent l'idée, à l'époque controversée, que l'Univers aurait eu un commencement et serait par conséquent non éternel. Ce concept sera complété en 1929 par Edwin Hubble qui suggère l'existence d'une phase d'expansion de l'Univers. C'est seulement dans les années 50 que Fred HOYLE introduit finalement le terme de "Big Bang".⁹

On relate, il y a 4.5 milliards d'années, la formation de la Terre via les collisions d'astéroïdes pendant plusieurs millions d'années.

Il y a 3.5 milliards d'années, apparaissent les premières traces de vie : les procaryotes, microorganismes unicellulaires sans noyau.¹⁰

Puis, schématiquement, on peut dresser cinq grandes étapes de l'évolution des êtres unicellulaires à l'Homme actuel¹¹ :

- Le passage des êtres unicellulaires aux êtres pluricellulaires
- L'émergence des Vertébrés
- La sortie du milieu aquatique et l'occupation progressive du milieu aérien
- Le passage du type reptilien au type mammalien
- Le processus d'homínisation

⁹ Silk, *L'univers et l'infini*.

¹⁰ Braly, Fléchet, et Grousson, « Les origines de la vie ».

¹¹ Lavergne J. et al., *Précis d'anatomie comparée crânio-faciale des vertébrés*.

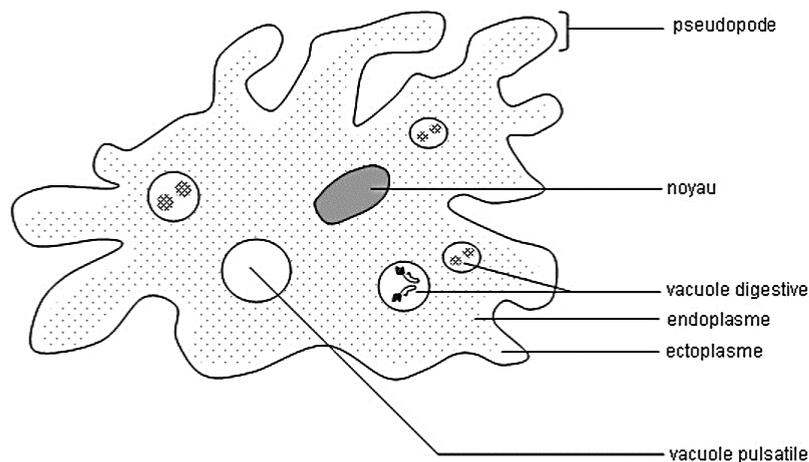
3 : La transformation osseuse de l'appareil manducateur

3.1 L'orifice buccal chez les êtres unicellulaires

Durant la période du Précambrien, il y a environ 3 milliards d'années, on observe le passage de l'état unicellulaire à l'état pluricellulaire. Les êtres unicellulaires, les Protozoaires, possédaient déjà, pour certains d'entre eux, un orifice buccal primaire.

Par exemple, l'Amibe est doté d'une couronne de cils vibratiles permettant de propulser des particules alimentaires vers un canal au fond duquel le cytoplasme de la cellule les absorbe.

Figure 9 : Schéma de l'Amibe



Source : Gallien, « Amibe », « Banque de schémas de l'Académie de Dijon », 2006.

Le groupement des cellules a alors permis la formation de tissus, d'organes, de systèmes, dont le système masticateur, et d'appareils, aboutissant à des êtres pluricellulaires appelés Métazoaires. Ce procédé s'est agencé en deux étapes :

- L'obtention de l'ectoderme (feuille externe qui formera le revêtement cutané et le système nerveux) et de l'endoderme (feuille interne à l'origine des appareils digestif et respiratoire)
- L'introduction d'un troisième feuillet moyen, situé entre l'ectoderme et l'endoderme : le mésoderme. Il permet entre autres la différenciation de leur région céphalique.

3.2 La transformation du squelette céphalique à partir des Vertébrés

Le squelette céphalique comprend des composants de nature osseuse et cartilagineuse. Il est le support anatomique de la manducation. Trois lignées vont apporter chacune des bribes qui vont participer à sa formation : le neurocrâne, le splanchnocrâne et le dermocrâne qui se forme via le développement des os dermiques provenant des écailles de revêtement. Nous allons voir la transformation de chacune de ces lignées au cours du temps.

3.2.1 L'émergence des Vertébrés

3.2.1.1 Des Procordés aux Vertébrés

La transition des Procordés aux Vertébrés passe par des états de transition, observés au sein des Cordés. Ce groupe unit les Procordés et les Vertébrés.

Les Procordés sont dotés d'une corde dorsale, ou notochorde, composée de tissu conjonctif, axe longitudinal et médian leur conférant flexibilité et rigidité. Sous la corde, se situent l'appareil circulatoire et l'appareil digestif. L'appareil masticateur est suivi du pharynx, soutenu par des baguettes cartilagineuses.

Au cours du temps, la corde pourra être remplacée par la colonne vertébrale, donnant les disques intervertébraux chez les Mammifères et les Poissons cartilagineux, ou disparaîtra complètement chez les Reptiles et les Oiseaux. Cependant, parmi les Procordés, la corde subsiste aussi actuellement chez l'Amphioxus.

Figure 8 : Amphioxus branchiostoma lanceolatum



Source : European marine biological resource centre, France, « Amphioxus branchiostoma lanceolatum », 2010.

Ainsi, comme pour les Procordés et leur corde dorsale, chez les Vertébrés, le reste de l'organisme s'organise autour de la colonne vertébrale : l'appareil circulatoire et digestif restent en position ventrale tandis que la moelle épinière longe dorsalement la colonne vertébrale pour se différencier et donner l'encéphale.

Parallèlement, le reste du squelette se construit :

- Sous la forme d'un exosquelette : par l'apparition de plaques dans le derme (os dit dermique)
- Sous la forme d'un endosquelette par transformation des éléments cartilagineux en tissu osseux : l'os est dit endochondral

On observe également une structure de nature cartilagineuse ou osseuse qui s'articule avec la colonne vertébrale dans sa partie antérieure : elle sera à l'origine du crâne. Cette structure naît de deux éléments fondamentaux :

- Elle provient, d'une part, du splanchnocrâne qui se compose de sept baguettes rigides autour du tube digestif dans sa partie antérieure. Ces arcs soutiennent les fentes branchiales situées de part et d'autre du tube digestif et se rejoignent au milieu du ventre.
- Elle dérive d'autre part du neurocrâne, apparu après les Cordés, et qui proviendrait de la chondrification ou de l'ossification de la membrane-péri encéphalique. Cette boîte pourra augmenter de volume pour s'accorder avec le développement de l'encéphale.

Par ailleurs, les organes des sens vont se développer et principalement se réunir au niveau de l'extrémité antérieure des Vertébrés pour améliorer ses capacités à se nourrir, se déplacer et interagir avec son milieu. Ce processus implique la formation de placodes sensorielles optiques, olfactives et auditives, épaissements de l'ectoderme, s'introduisant durant le développement du neurocrâne. De plus, des organes sensoriels de l'équilibration statique et dynamique, principalement représentés par les canaux semi-circulaires et l'utricule, se distinguent et s'adjoignent aux placodes auditives.

3.2.1.2 Les Vertébrés primitifs : les Agnathes

Figure 9 : Lamproie marine et son orifice buccal de Bach (a) et Viallard (b)



Source : Bach et Viallard, « La lamproie marine et la lamproie fluviatile », 2007.

L'espèce s'épanouit pendant l'ère Paléozoïque. Il demeure aujourd'hui des représentants actuels de l'espèce comme les Lamproies et les Myxines dont la position dans l'arbre phylogénétique a été longtemps débattue. En effet, les Myxines ne possèdent aujourd'hui plus de colonne vertébrale mais auraient pu perdre ce caractère ancestral.¹²

¹² Le Guyader, « La myxine, un vertébré sans vertèbres ? »

Chez les Agnathes, le splanchnocrâne constitue les parois du pharynx. De part et d'autre, la série d'arcs branchiaux contient les branchies. En avant de l'orifice buccal, un arc pré-mandibulaire participera à la formation du ptérygo-carré (future mâchoire supérieure). Les trois premiers arcs assurent l'ouverture de la ventouse crâniale : la bouche ne possède pas de mâchoire mais constitue un organe de succion avec une langue faisant office de piston, râpeuse et denticulée et renfermant un cartilage central. Le neurocrâne reste primitif, le squelette axial est formé d'une corde gainée avec segmentation sans différenciation crânio-caudale. Enfin, en avant de l'encéphale, on discerne un système olfactif sous la forme d'une cavité médiane.

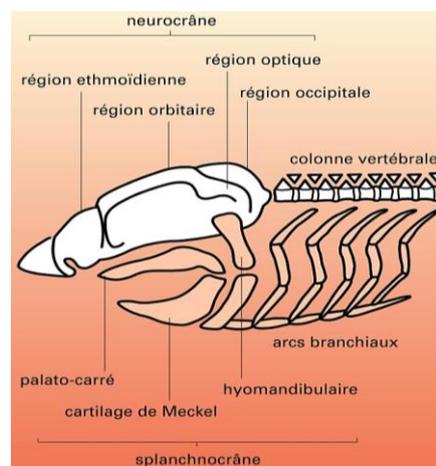
A côté des Agnathes, vont apparaître plus tard les Gnathostomes : à l'inverse des Agnathes, ils sont dotés de mâchoires pourvues de dents. Ils acquièrent aussi un système vertébral métamérisé formé d'éléments cartilagineux ou osseux.

3.2.2 Les premiers Gnathostomes : les Poissons cartilagineux ou Chondrichthyens

Ils comprennent notamment les requins, les raies et les chimères et se caractérisent par une mâchoire constituée de cartilage.

Leur splanchnocrâne se compose de sept paires d'arcs branchiaux. L'arc le plus antérieur, l'arc mandibulaire, se sépare en deux segments articulés formant le complexe palato-carré ou ptérygo-carré et le cartilage de Meckel (correspondant à la mâchoire inférieure). Cet arc constitue le squelette buccal de la mâchoire primaire. Le deuxième arc, l'arc hyoïdien, relie l'arc mandibulaire au neurocrâne.¹³ Il se compose d'une partie dorsale, l'hyomandibulaire, et d'une partie ventrale, le cérateo-hyal.

Figure 10 : Schéma du neurocrâne et du splanchnocrâne chez le Chondrichthyens



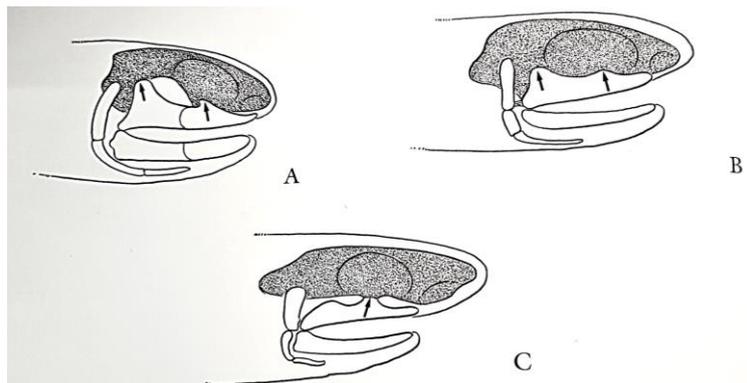
Source : François, Lavergne et Saint-André, « Crâne », 2020.

¹³ François, Lavergne, et Saint-André, « Crâne ».

Le maxillaire est solidarisé avec le cartilage ptérygo-carré. Cet ensemble est relié au neurocrâne selon trois articulations qui autorisent des mouvements d'élévation et d'abaissement par rapport au reste du squelette céphalique :

- Type autodiastylique : Le neurocrâne s'articule avec le ptérygocarré via le processus orbitaire crânialement et le processus otique caudalement. Le ptérygo-carré est indépendant de l'arc hyoïdien.
- Type amphistylique : Il s'agit quasiment de la même configuration mais se rajoute l'hyo-mandibulaire, dérivé de l'arc hyoïdien.
- Type hyostylique : Le processus otique s'efface tandis que le processus orbitaire subsiste et l'hyo-mandibulaire s'impose comme une pièce centrale de la suspension du maxillaire au neurocrâne.

Figure 11 : Comparaison des différents types de suspension de la mâchoire, en A : autodiastylique, B : amphistylique, C : hyostylique



Source : Lavergne et al., *Précis d'anatomie comparée crânio-faciale des vertébrés*, 1996.

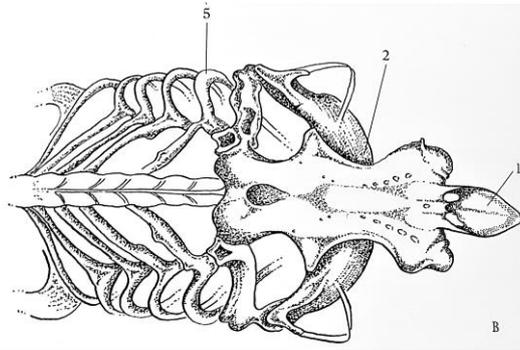
Chez les espèces fossiles, le dermocrâne est constitué de plaques osseuses articulées entre elles. Plus tard, on a pu observer la différenciation des écailles d'origine dermique (écailles placoïdes), se trouvant au niveau des mâchoires, pour laisser place aux dents.

On a ainsi une différenciation fonctionnelle des arcs branchiaux dès les premiers gnathostomes : alors que les arcs mandibulaire et hyoïdien vont assurer la fonction des mâchoires, les arcs post-hyoïdiens vont développer la fonction respiratoire. On note une diminution de la taille du pharynx en faveur de l'élaboration d'un appareil respiratoire avec des branchies situées à l'extérieur des arcs branchiaux.

Concernant le neurocrâne, la plaque basale (présente également chez les Procordés et les Agnathes) se complète d'une loge cartilagineuse calcifiée contenant les organes des sens et l'encéphale. On découpe le neurocrâne en trois régions : une région naso-ethmoïdienne suivie caudalement par une

région orbito-temporale et une région otico-occipitale comprenant le foramen magnum. Au niveau de ce dernier, l'encéphale se prolonge par la moelle épinière.

Figure 12 : Schéma de la vue dorsale l'extrémité céphalique d'un Chondrychtien avec en (1) : le rostre, (2) : l'orbite, (5) : les arcs branchiaux



Source : Pirlot, *Morphologie évolutive des chordés*, 1969.

Les deux cavités orbitaires sont latérales, l'appareil olfactif quant à lui constitue une cavité impaire et médiane, traversée d'une cloison transversale accompagnée d'une narine inhalante et exhalante. Le système auditif, lui, ne comprend que l'oreille interne. On peut également observer dors-et-déjà un système d'équilibration avec ses canaux semi-circulaires particulièrement bien développés.

3.2.3 Chez les Poissons osseux ou Ostéichthyens

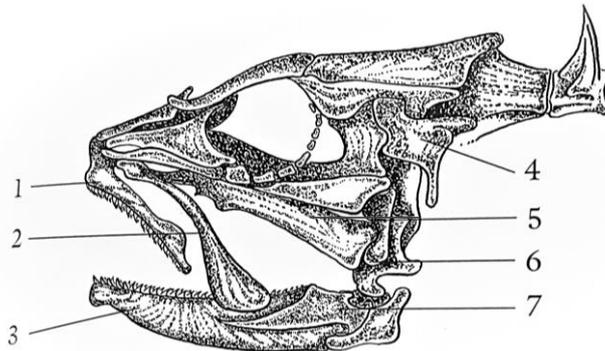
Ils se divisent en deux sous-classes : les Actinoptérygiens ou Poissons à nageoires rayonnées et les Sarcoptérygiens ou Poissons à nageoires charnues. Ces espèces présentent un endosquelette dont le cartilage s'est plus ou moins ossifié.

Chez les Ostéichthyens, le neurocrâne se divise en paléocrâne, composé des régions ethmoïdienne, orbitaire et otique, et en néocrâne composé de l'occipital. Il subsiste du cartilage sur la partie dorsale du neurocrâne. Deux blocs osseux principaux regroupent des régions et s'articulent entre eux : l'éthmo-sphénoïdal (crânial) et l'otico-occipital (caudal). A la base de leur crâne, se dessinent des choanes antérolatérales, esquisses d'une respiration aérienne avec le début du cloisonnement des cavités nasales, en nombre pair, se développant dans le complexe ethmoïdo-sphénoïdal.

Le splanchnocrâne participe à la transformation du neurocrâne en apportant des composants des arcs branchiaux, dont l'arc pré-mandibulaire. Le cartilage ptérygo-carré se transforme d'une part en autopalatin, en méta-ptérygoïde et épiptérygoïde en avant : ces éléments vont contribuer à la formation du palais. D'autre part, il donne le carré qui devient une articulation à la base du neurocrâne. L'arc hyoïdien s'ossifie et donne plusieurs os dont l'hyo-mandibulaire qui perdra son rôle de suspension de la mâchoire.

Alors que le cartilage de Meckel régresse, les mâchoires se transforment avec, au maxillaire supérieur, le pré-maxillaire et le maxillaire, et, au maxillaire inférieur, l'angulaire, l'articulaire et le dentaire. Globalement, le nombre d'os se réduit en se fusionnant à partir des amorces initiales.

Figure 13 : Crâne d'une morue avec (1) : le prémaxillaire, (2) : le maxillaire, (3) : le dentaire, (4) : l'hyomandibulaire, (5) : le palais primaire, (6) : le carré, (7) : l'articulaire



Source : Lavergne et al., *Précis d'anatomie comparée crânio-faciale des vertébrés*, 1996.

Tableau 1 : Os du splanchnocrâne chez les Ostéichthyens

	Os enchondraux	Os dermiques
Splanchnocrâne	Carré	Intermaxillaires Maxillaires Parasphénoïde Prévomers Palatins Ecto-, ento-, épi-ptérygoïde
Mandibule	Régression du cartilage de Meckel	Dentaire Angulaire Articulaire Spléniaux
Arc hyoïde	Hyomandibulaire	Symplectique Stylo-hyals Epi-hyals Cérato-hyals Hypo-hyals Basi-hyals

Source : Baer, *Cours d'Anatomie comparée des Vertébrés*, 1965.

Le crâne s'aplatit, les pariétaux diminuent de taille, l'orbite et le foramen pinéal reculent. Le plancher orbitaire disparaît, les os dermiques se réduisent en nombre et s'amincissent. On peut classer finalement les os crâniens en quatre groupes fonctionnels :

Tableau 2 : Les quatre groupes fonctionnels du crâne d'un Amphibien

Les os de la voûte crânienne	Le complexe palatin = le palais primaire	La base crânienne	La mandibule
<ul style="list-style-type: none"> - Pré-maxillaire - Maxillaire - Série médiane sagittale : le nasal, le frontal et les pariétaux - Os autour des orbites - Série temporale - Os latéraux post-orbitaire, squamosal, jugal et carré. 	<ul style="list-style-type: none"> - Palatins - Para-sphénoïde - Les deux vomers - Ecto-ptérygoïde - Ptérygoïde 	<ul style="list-style-type: none"> - La région ethmoïdienne - La région sphénoïdienne - La région otico-occipitale 	<ul style="list-style-type: none"> - Articulaire - Préarticulaire - Dentaire - Spénial - Angulaire - Supra-angulaire - Trois os coronoïdes

Source : Lavergne et al., *Précis d'anatomie comparée crânio-faciale des vertébrés*, 1996.

Le palais primaire est fenêtré et présente les orifices des choanes, les narines internes, en avant. Il est limité en arrière par la fosse infra-temporale.

3.2.5 Le passage du type reptilien au type mammalien

L'apparition des Reptiles marque le passage vers la vie terrestre par différentes acquisitions. Ainsi, la peau des Poissons, auparavant fine et poreuse, est remplacée par une peau plus étanche. Elle permet la régulation et la conservation de la température interne (l'homéothermie) et empêche l'assèchement et la déshydratation. On observe également l'acquisition d'un système pulmonaire pour permettre l'oxygénation des tissus préalablement gérée par les branchies.

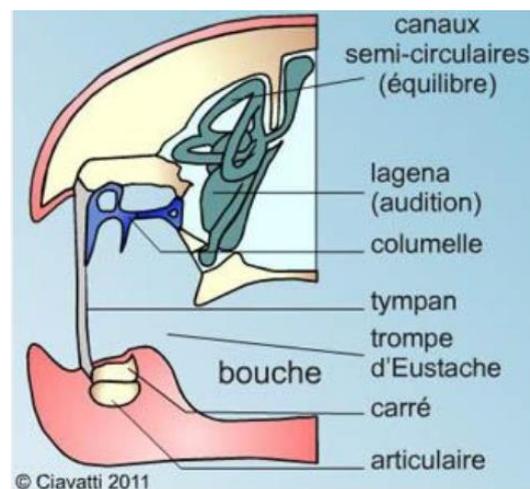
Deux groupes émanent des Reptiles : d'une part, la lignée des Dinosaures et des Oiseaux et, d'autre part, celle des Reptiles mammaliens.

Le crâne est modifié avec le positionnement des organes sensoriels avec un museau facial individualisé, les orifices narinaires et orbitaires sont nettement latéraux. La persistance de la portion fibrocartilagineuse chez les Reptiles au niveau de la face dorsale du neurocrâne va permettre une expansion dorsale continue du cerveau. La filière respiratoire est bien individualisée et la charnière

crânio-rachidienne continue à se libérer. Enfin, le système de reproduction par la ponte terrestre via l'oeuf amniotique à coquille marque également un grand changement.

La fusion et la substitution des os du crâne se poursuivent chez les Reptiles et Reptiles mammaliens avec un englobement des structures, par exemple auditive. En effet, l'oreille moyenne se loge dans la cavité tympanique et communique avec la région pharyngienne via la trompe d'Eustache.¹⁵ Le tympan, provenant de l'angulaire, est fixé par un cadre osseux avec le carré en avant, le squamosal et le supra-temporal en haut. Il transfère à l'oreille interne les vibrations via la columelle.

Figure 15 : Schéma de la coupe d'une oreille d'un Reptile



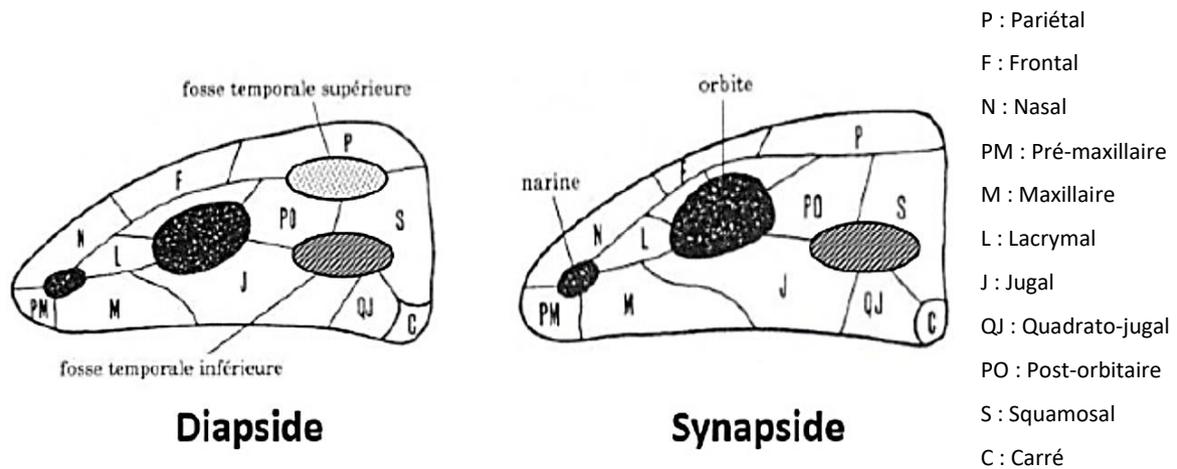
Source : Ciavatti et Ciavatti, « Les caractères dérivés du clade des mammifères », 2011.

Les Reptiles se caractérisent grâce aux fenêtres temporales. Celles-ci participent au développement des insertions des muscles éleveurs de la mandibule. Elles permettent de diviser deux grands groupes :

- Les Sauropsidés sont diapsides, c'est-à-dire qu'ils possèdent deux paires de fosses temporales, une supérieure et une inférieure, séparées par une lame osseuse horizontale.
- Les Synapsides ne possèdent d'une seule fosse temporale avec une fenêtre du vestibule basse. Les Mammifères dérivent de ce groupe. On peut le diviser en trois lignées : les Pélycosaures, les Thérapsidés primitifs et les Thérapsidés évolués avec notamment les Cynodontes. Nous allons voir quelques caractéristiques de chaque lignée.

¹⁵ Devilliers et Clairambault, *Précis de Zoologie : Vertébrés*.

Figure 16 : Comparaison d'un diapside et d'un synapside

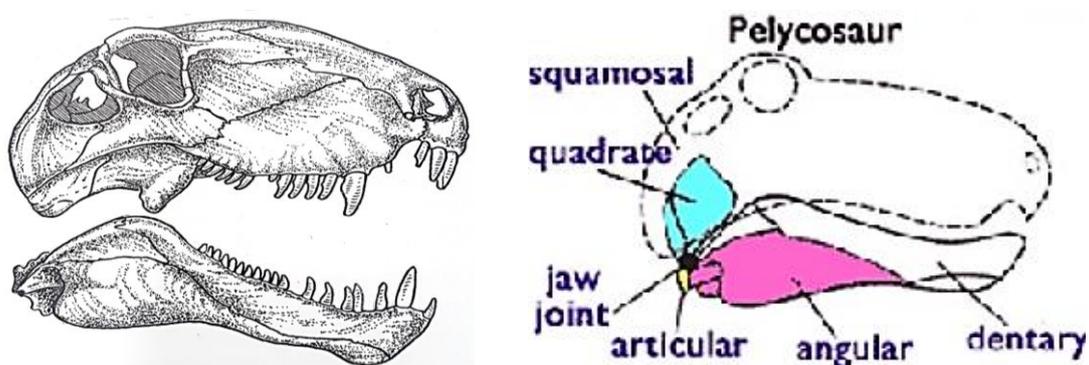


Source : Lecompte et Ribéron, « Anatomie comparée des Vertébrés », 2015.

Chez les Pélycosaures :

- La fenêtre temporelle n'est encore qu'une amorce.
- Le maxillaire est de taille importante. Le palais est constitué du palatin et de la branche antérieure du ptérygoïde. Des denticules sont retrouvées sur l'ecto-ptérygoïde.
- Le carré possède une surface en trochlée s'articulant avec l'articulaire. L'articulation est dite sauropsidienne, reptilienne, quadrato-articulaire. Elle se définit par un travail en synergie du squamosal, du carré, du stapédien, de l'articulaire, de l'angulaire et du dentaire. Cette articulation n'est pas adaptée pour une mastication efficace.
- La mandibule est constituée de l'articulaire, du dentaire, du spénial, de l'angulaire avec sa lame réfléchiée en arrière et en dehors, du pré-articulaire et des deux coronoides.

Figure 17 : Crâne d'un dimétrodon (pélycosaure)



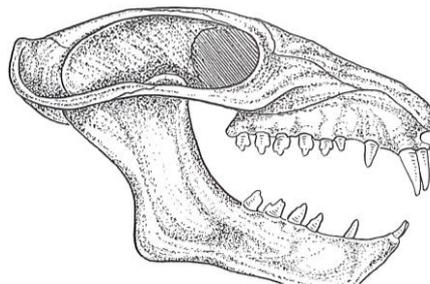
Sources : Carroll, *Vertebrate Paleontology and Evolution*, 1987 ; Langlois, « Trias (250-203 Ma) », 2002.

Des Thérapsidés primitifs aux Thérapsidés évolués : Les Thérapsidés primitifs dériveraient peut-être des Pélycosaures. Les dents sont coniques et pointues et les canines de taille importante. Ils conservent encore leurs dents sur les palatins et les ptérygoïdes. Le dentaire développe un processus coronoïde sur lequel s'insèrent les muscles masticateurs temporaux.

Les Thérapsidés évolués sont considérés comme des intermédiaires entre les Reptiles et les Mammifères et présentent des caractères variés.

- Ils sont dotés d'une barre post-orbitaire (fermeture de l'orbite par la jonction de l'os frontal et zygomatique), spécifique aux Reptiles.
- Ils présentent un orifice pinéal au niveau de la crête interpariétale qui jouerait un rôle dans la régulation thermique et la reproduction.
- Leur fenêtré temporelle unique est bordée par l'arcade temporelle.
- Les muscles masticateurs connaissent un développement croissant : c'est le début de la mastication.
- Le palais grandit et limite les fosses nasales.
- La colonne vertébrale présente un pro-atlas, un atlas, un axis avec une articulation atloïdo-axoïdienne de grande motilité. On retrouve une différenciation segmentaire entre cervicales, thoraciques, lombaires, sacrées et caudales et la présence d'un diaphragme.

Figure 18 : Crâne d'un Pachygenelus (Thérapside cynodonte)

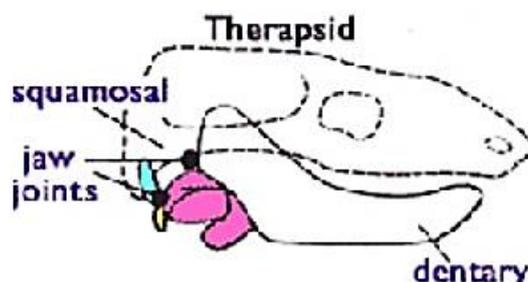


Source : Carroll, *Vertebrate Paleontology and Evolution*, 1987.

Chez certaines espèces, on se rapproche davantage des Mammifères primitifs :

- Ils possèdent une double articulation, associant l'ancienne articulation, carré-articulaire, suppléantée par la nouvelle articulation squamosal-dentaire. Elle facilite la mastication, en comparaison à la simple préhension des Reptiles. Cette innovation permet des mouvements verticaux, antéro-postérieurs et latéraux. L'articulation articulaire-carré s'inclue progressivement dans l'oreille moyenne.

Figure 19 : Schéma de la double articulation carré-articulaire/squamosal-dentaire



Source : Langlois, « Trias (250-203 Ma) », 2002.

- Aussi, on note une différenciation des muscles masticateurs en groupes fonctionnels avec l'apparition du masséter, l'augmentation de l'aire d'insertion du muscle temporal au sein de la fosse temporale. Le digastrique s'ajoute pour accomplir son action d'abaisseur sur la mandibule chez les Cynodontes évolués.
- Une séparation des cavités buccales et nasales : le palais primaire se distingue chez les Reptiles mammaliens et les Crocodiliens par le prolongement de la partie antérieure du ptérygoïde qui va rejoindre la paroi latérale du crâne au niveau de l'orbite¹⁶. Le palais secondaire se développe à partir de l'ecto-ptérygoïde et du ptérygoïde. Il s'ouvre en arrière au niveau des choanes secondaires et sépare la cavité buccale en deux, autorisant à la fois la respiration et la mastication. On retrouve en haut la filière respiratoire et olfactive, avec l'orifice des choanes qui est déporté jusqu'en regard du condyle de l'occipital et, en bas, la filière alimentaire.

3.2.6 Chez les Mammifères

Il y a 200 m.a., les Mammifères se développent. Certains caractères apparus chez les Reptiles se retrouvent chez les Mammifères tandis que d'autres ont été observés seulement à partir de cette classe. Les Mammifères sont des vertébrés dotés de thermorégulation, pourvue d'une colonne vertébrale formée de vertèbres articulées. Enfin, la mère nourrit ses petits grâce à une sécrétion lactéale. Ainsi, les Mammifères et Reptiles présentent en commun :

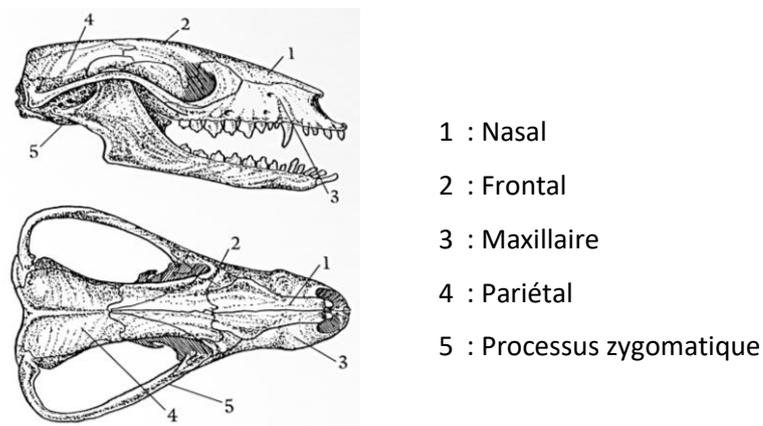
- Un nombre d'os en diminution du fait de leur fusion aboutissant à la formation du temporal et du sphénoïde : les os otiques se réunissent pour donner la pyramide pétreuse et se soudent au squamosal ainsi qu'à des éléments de l'arc hyoïdien, pour former l'os temporal. Le

¹⁶ Beaumont, Cassier, et Richard, *Biologie animale - les Cordés : anatomie comparée des Vertébrés*.

sphénoïde, lui, provient de la fusion d'éléments du neurocrâne, du ptérygo-carré et des os du dermocrâne.

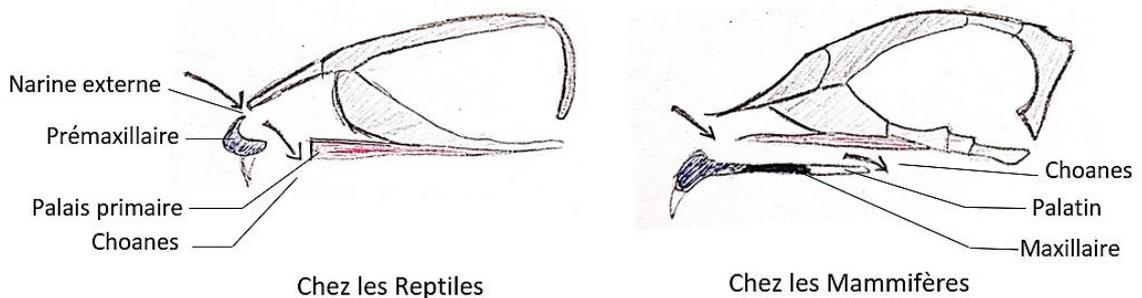
- La fosse temporale s'étend vers le haut et vers l'avant jusqu'à la ligne médiane. La paroi osseuse jugale se réduit à l'arcade zygomatique. Parallèlement, le muscle temporal continue de gagner en puissance avec l'accroissement de la fosse temporale.
- Le voile mou apparaît en arrière du palais osseux secondaire grâce au recul des choanes. Les cavités buccale et nasale sont isolées et le palais primaire régresse.

Figure 20 : Vue latérale et dorsale du crâne d'un Morganucodon



Source : Sigogneau-Russell, *Les Mammifères au temps des Dinosaures*, 1997.

Figure 21 : Recul des choanes : comparaison chez les Reptiles primitifs et les Mammifères

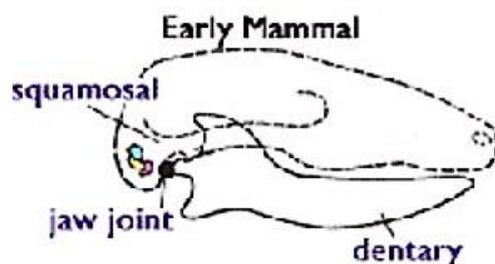


Source : Auteur, 2020, d'après Devilliers et Clairambault, *Précis de zoologie : vertébrés*, 1976.

Mais des caractères ont été aussi identifiés spécifiquement chez les Mammifères :

- L'apparition de l'articulation temporo-mandibulaire : Alors que chez les Mammifères primitifs et les Reptiles Mammaliens, il demeurait une double articulation reptilienne et mammalienne, chez les Mammifères plus évolués, l'articulation met en jeu la cavité glénoïde du squamosal. La mandibule s'articule via un condyle du dentaire.

Figure 22 : L'articulation chez les Mammifères



Source : Langlois, « Trias (250-203 Ma) », 2002.

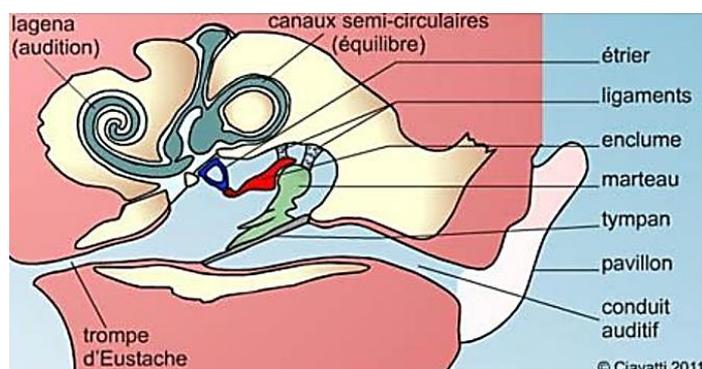
- Transformation de l'oreille moyenne : Alors que l'oreille moyenne des Reptiles était principalement représentée par la columelle, chez les Mammifères, on retrouve trois osselets. En effet, l'articulation reptilienne carré-articulaire s'incorpore dans l'oreille moyenne chez les Mammifères avec la transformation du carré en enclume et de l'articulaire en marteau. L'enclume s'articule avec l'étrier qui remplace la columelle et migre vers l'oreille interne où le canal cochléaire s'enroule. Le tympan s'enfouit et se dispose au fond du méat acoustique externe.

Tableau 3 : Évolution des os de l'oreille moyenne

Reptiles	Mammifères
Columelle	Etrier
Articulaire	Marteau
Carré	Enclume
Angulaire	Tympan

Source : Ciavatti et Ciavatti, « Les caractères dérivés du clade des mammifères », 2011.

Figure 23 : Coupe d'une oreille d'un mammifère



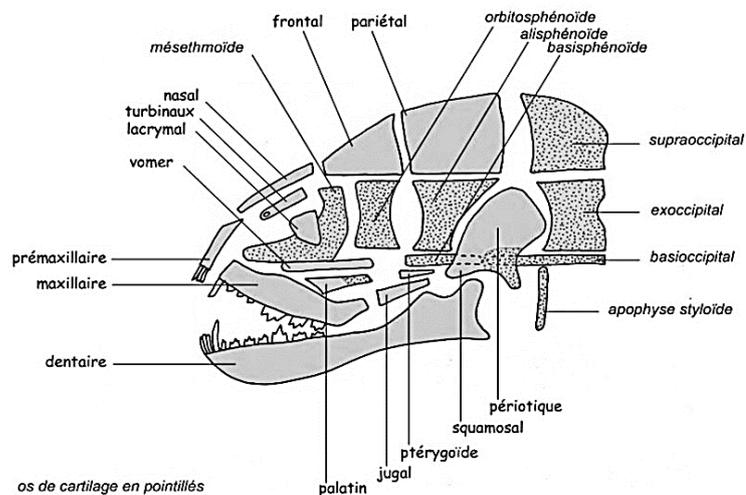
Source : Ciavatti et Ciavatti, « Les caractères dérivés du clade des mammifères », 2011.

Ces caractéristiques s'accompagnent d'autres caractères qui émergent progressivement :

- Disparition du foramen pinéal

- Présence d'une cage thoracique renfermant les poumons
- Développement du crâne dans le sens antéro-postérieur avec l'extension de l'os frontal qui s'intercale entre le nasal et le pariétal et dans le sens transversal avec l'incorporation de composants latéraux de la région sphénoïdale, notamment la grande aile du sphénoïde. Les processus latéraux des ptérygoïdes se réduisent.
- Développement important du cerveau notamment au niveau du télencéphale
- La base du crâne, plancher de la loge cérébrale, est formée d'avant en arrière par :
 - o Le cartilage du mésethmoïde qui devient la lame perpendiculaire de l'ethmoïde
 - o Le pré-sphénoïde qui présente une structure pneumatisée
 - o Le basi-sphénoïde, creusé par la loge de la glande pituitaire
 - o Le basi-occipital en avant du foramen magnum
- La calvaria, elle, est constituée :
 - o En avant par les nasaux, les frontaux et les orbito-sphénoïdes
 - o En arrière par les pariétaux et les ali-sphénoïdes
 - o Le groupe péri-otique, squamosal et tympanique
 - o Le groupe postérieur comportant les supra-occipitaux et l'exo-occipital
- Le massif facial supérieur est formé par le vomer, les cornets nasaux, les zygomatiques, les ptérygoïdes, les palatins, les maxillaires et les pré-maxillaires.
- La fusion des os du crâne se poursuit : l'occipital se constitue des deux exo-occipitaux porteurs des condyles, le basi-occipital, le supra-occipital, les post-pariétaux et les tabulaires. Le pré-frontal, le post-frontal et post-orbitaire disparaissent. Un orifice unique médian chez les Mammifères remplace l'ouverture osseuse paire des narines chez les Reptiles.

Figure 24 : Crâne d'un mammifère



Source : Saint-Georges, *Le crâne des vertébrés*, 2018.

- Les cornets nasaux apparaissent au sein des fosses nasales, permettant l'orientation des flux gazeux, contribuant à l'olfaction et au réchauffement de l'air.
- L'expansion des processus palatins et des lames horizontales contribue au palais osseux.
- La mandibule se dessine d'une seule ébauche : elle se compose des dentaires qui se sont joints ventralement par une symphyse, tandis que les arcs post-mandibulaires forment le squelette ostéo-cartilagineux de l'os hyoïde et du larynx. La fusion des deux héli-mandibules donnant un seul os mandibulaire autorisent, selon Gaspard¹⁷, les mouvements de torsions, de cisaillement et flexion réalisés lors de la mastication unilatérale alternée chez les Mammifères. Les muscles masticatoires se développent pour permettre d'exercer des forces importantes. Les lèvres et les joues apparaissent également, permettant d'aider la langue à positionner le bol alimentaire.

3.2.7 Chez les Primates

L'apparition des Primates est marquée par un développement important du cerveau et la diminution du massif facial. Le crâne des Primates, Prosimiens et Simiens, évolue pour devenir plus arrondi et plus volumineux que chez les autres Mammifères, dans la lignée de quadrumanes (quatre mains) amenant à l'Homme. Les premiers Primates sont datés d'il y a environ 70 millions d'années.

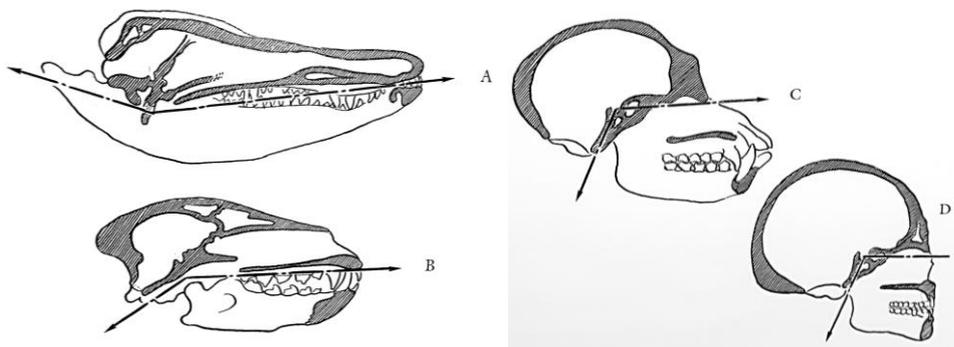
Chez les Simiens, on discerne deux groupes : les Singes du Nouveau Monde, les Platyrrhiniens, présentant des orifices narinaux ouverts sur les côtés, et, les Singes de l'Ancien Monde, les Catarrhiniens, dont les orifices narinaux sont dirigés vers le bas. Appartenant aux Mammifères, ils présentent les traits cités juste avant mais également d'autres caractéristiques :

- Le processus zygomatique du Primate régresse. La cavité tympanique se complète et s'enfouit dans l'os pétreux.
- La position tend à être verticale avec une libération des membres thoraciques. Les mains possèdent cinq doigts pourvus d'ongles dont un pouce opposable. La marche est plantigrade sur la sole plantaire.
- Le membre thoracique et la main se libèrent : l'amplitude des membres augmente grâce à des articulations plus mobiles. L'orientation de la main est plus précise dans les différents sens de l'espace avec l'acquisition d'un tact discriminatif fin grâce à des zones étendues de projection au niveau du cortex cérébral sensitif et moteur. Ce développement aurait pu être favorisé par la manipulation d'outils de chasse et des aliments.

¹⁷ Gaspard, « Acquisition et exercice de la fonction masticatrice chez l'enfant et l'adolescent (1ère partie) ».

- Le foramen magnum s'horizontalise, les condyles occipitaux se déplacent, déportant la base du crâne en bas et en arrière et contribuant à la migration de la région faciale. Il existe un angle sphénoïdal, spécifique aux Primates, entre le sphénoïde antérieur et la partie postérieure du sphénoïde prolongeant le basi-occipital. Cet angle de la base du crâne augmente de manière proportionnelle avec le développement de la verticalisation de même qu'il s'accroît juste après la naissance chez l'Homme.

Figure 25 : Comparaison de la flexion de l'axe basi-crânien entre un Reptile (A), un Mammifère (B), un Chimpanzé (C) et le genre Homo (D)



Source : Lavergne et al., *Précis d'anatomie comparée crânio-faciale des vertébrés*, 1996.

Le massif facial diminue aussi de taille, impliquant :

- Une diminution de la sensibilité tactile par les vibrisses (poils longs et raides présents autour du museau). Ces poils tendent à disparaître chez l'Homme.
- Une diminution du sens olfactif notamment chez les Simiens, Pongidés et Hominidés avec une régression de la muqueuse réceptrice et du nombre de cornets ainsi que de l'aire cérébrale de projection. Le système olfactif s'enfouit sous le crâne. Les orifices nasaires se rapprochent, on observe l'externalisation de la pyramide nasale (développement de l'épine nasale antérieure) alors qu'elle est, chez beaucoup de Mammifères, latérale.
- Une orientation des cavités orbitaires plus ou moins médiale avec l'apparition d'une vision binoculaire et stéréoscopique et l'émergence de la décussation partielle optique et la projection cérébrale sur les deux hémisphères.
- La réduction du système manducateur s'accompagne de :
 - La diminution du prognathisme avec le recul du massif facial en bas et en arrière.
 - Le système maxillaire se réduit également. Originellement allongé et conique, il devient cubique.

- La diminution de la taille de l'os prémaxillaire mais il persiste (expliquant l'existence des fentes labiales)
- Face aux impératifs de l'articulé dentaire, le ramus se développe avec une augmentation de hauteur des branches mandibulaires, améliorant les bras de levier musculaires. Le volume des muscles masticateurs diminue suite au retrait de la mandibule.
- Développement du crâne avec l'accroissement de l'écaille du temporal. Parallèlement, l'expansion dorsale du cerveau se poursuit. Elle a commencé au niveau du cervelet chez les Reptiles, puis du lobe occipital, recouvrant le cervelet, en parallèle avec le développement de la vision, et, pour finir, le lobe frontal qui conduit à une verticalisation du frontal comme chez l'Homo Sapiens Sapiens. Le cerveau du Primate continue d'augmenter de volume, en particulier le télencéphale comme chez les Mammifères, où la partie olfactive se réduit tandis que les aires optiques, motrices et sensibles augmentent.
- Réunion des sutures crâniennes : lambda par la soudure de l'exo-occipital et des deux pariétaux, ainsi que bregma par la soudure du frontal et des pariétaux.
- Développement des tori (structures sur la face externe du crâne) :
 - Chez les Pongidés, le bourrelet sus-orbitaire forme une barre continue au-dessus des deux orbites. On le retrouve encore chez les Hominidés tandis qu'il n'est plus qu'un léger épaissement chez l'Homo Sapiens Sapiens. Il constituerait un contrefort antérieur de la loge temporale traduisant la puissance du muscle temporal.

Figure 26 : Comparaison des torus supra-orbitaire chez le Pongidé, l'Australopithèque et le genre Homo (de gauche à droite)



Source : Coppens, *Le singe, l'Afrique et l'homme*, 1983.

- Le chignon occipital (protubérance au niveau de la face externe de l'occipital) traduit l'importance des muscles de la nuque autorisant l'équilibre de la tête en regard de la

charnière crânio-rachidienne. Actuellement, chez l'Homme, il peut persister sous une forme d'un renflement léger.

- La crête sagittale interpariétale traduit, chez les Carnivores, le développement des insertions du muscle temporal jusqu'à la ligne médiane. Chez l'Homo Sapiens, les insertions des muscles temporaux s'écartent de la ligne médiane.
- La puissance des muscles de la posture, notamment de la nuque, est réduite, permise par la diminution du poids céphalique. La puissance des muscles masticateurs se réduit également.
- Des phénomènes de pneumatisation en regard des sinus paranasaux et des processus mastoïdiens se développent également.

3.2.8 L'hominisation

Elle est marquée par la disparition de la queue et l'apparition de la bipédie, acquise tardivement à partir des Australopithèques, il y a 5 millions d'années. La position en bipédie finit par être permanente avec l'apparition de courbures alternantes dans le plan sagittal. L'évolution de l'Homme est aussi bouleversée par le développement de la capacité crânienne qui peut atteindre, en moyenne, 1 400 ml. En France, Homo sapiens apparaît il y a 35 000 ans et y remplace l'homme de Néanderthal au début de la dernière glaciation, vers - 30 000 ans.

La bipédie a été permise par les transformations de la voûte plantaire, de l'articulation talo-crurale, du genou, de la hanche, de l'articulation sacro-iliaque puis du rachis. En effet, le membre pelvien se constitue d'os massifs et d'articulations favorisant la portance au détriment de la motilité. Le pied participe à la sustentation du corps mais l'hallux perd son caractère opposable.

D'après certaines études, le bipède aurait pu passer par une position intermédiaire acroupie facilitant une alimentation (comme le ramassage d'insectes). La bipédie aurait pu être aussi favorisée par la nécessité de pouvoir se déplacer tout en portant des outils ou des aliments qui ne pouvaient être contenus dans la mâchoire ou ne pouvaient être mis à l'abri comme chez d'autres animaux. En effet, cette famille se caractérise également par la manipulation d'outils et l'émergence d'un langage pour répondre au besoin de communication par exemple lors de la chasse en groupe. Finalement, on observe aussi l'acquisition d'une grande motilité de l'épaule grâce à la libération de la scapula et le faible emboîtement de l'articulation scapulo-humérale.

La famille des Hominidés regroupe les Australopithèques et le genre Homo. La main des Australopithèques se serait libérée suite à l'émergence de la bipédie, cependant il demeure incertain quant à la capacité ou non des Australopithèques à élaborer des outils. Les outils retrouvés les plus archaïques appartiendraient à une époque de cohabitation entre les Australopithèques et les premiers

Homininés pourvus d'une capacité cérébrale légèrement supérieure. Ainsi, on rattache la manipulation des outils plutôt à la première espèce humaine, *Homo habilis*.

Le crâne cérébral va par la suite se démarquer par un important développement, notamment au niveau de la calvaria crânienne avec l'apparition des lobes frontaux, et, en parallèle, l'expansion de la masse télencéphalique. Les os crâniens sont allégés malgré l'augmentation du volume de la loge cérébrale : chez les Primates, les os sont massifs et épais avec des corticales importantes et une substance spongieuse réduite. Par comparaison, chez l'Homme, les corticales sont minces et entourent la couche d'os spongieux, le diploé. Concurremment, le massif facial continue à se réduire et à se déplacer en bas et en arrière. Le foramen magnum s'horizontalise davantage et se déplace vers l'avant. L'angle entre le pré-sphénoïde et le basi-sphénoïde s'accroît.

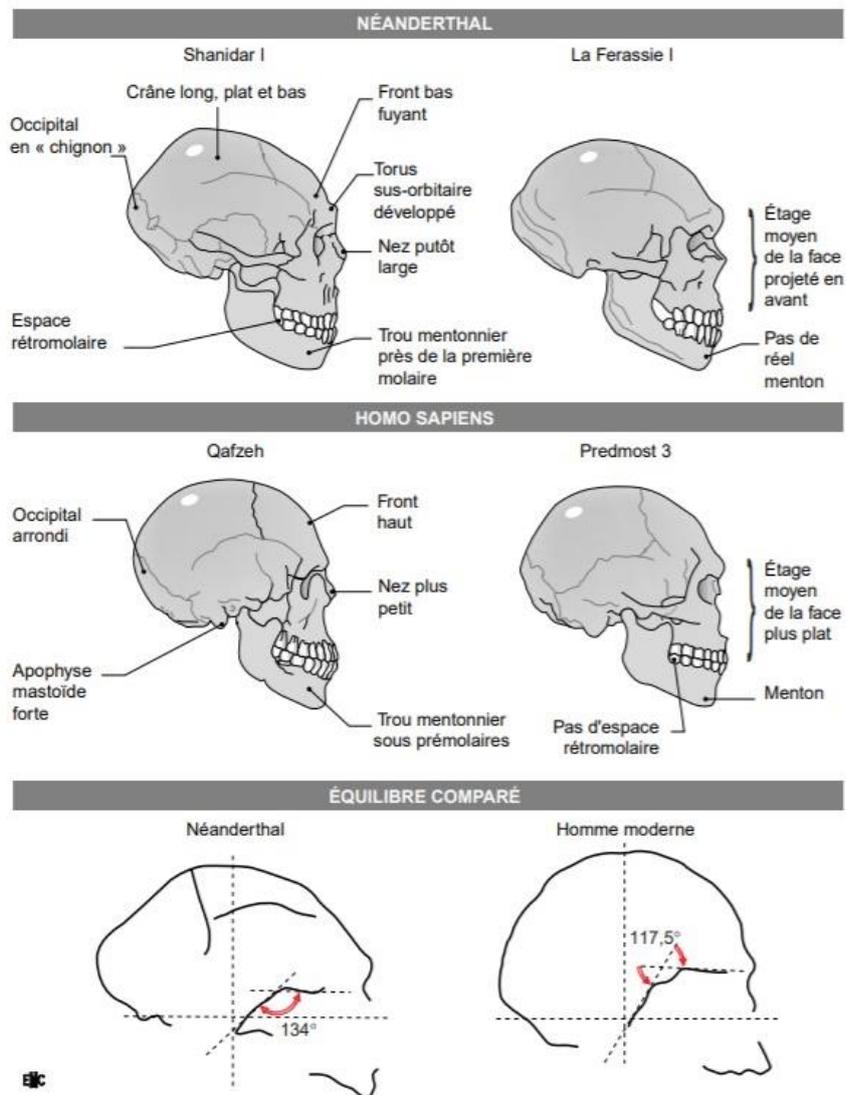
Les fosses nasales se développent en hauteur, les sinus aériens apparaissent. Alors que la position frontale des orbites avait déjà permis l'acquisition du sens du relief stéréoscopique, la perception des couleurs devient plus nette chez les Hominidés.

La mandibule se soude au niveau de la symphyse. La saillie de l'éminence mentonnière, accentuée par le recul de l'arcade basilaire et les processus rétro-symphysaires apparaissent progressivement. Le processus coronoïde et le condyle allongent la branche mandibulaire qui a un axe oblique en dedans et en arrière. Les arcades alvéolaires de l'Homme moderne se démarquent aussi par l'arrêt de leur croissance antérieure.

Par rapport aux premiers Hominidés, tels que les Australopithèques, la mandibule diminue de taille, les dents également, l'Homme moderne est moins prognathe. L'arcade dentaire qui était autrefois formée de rangées de dents parallèles dessine plutôt aujourd'hui une courbe parabolique. L'os est constitué d'une corticale plus fine avec un remodelage de la symphyse mentonnière et l'émergence du menton.¹⁸

¹⁸ Puech, Warembourg, et Mascarelli, « Évolution de la denture permanente des Homininés ».

Figure 27 : Comparaison du crâne chez l'Homme de Néanderthal et l'Homo Sapiens : répercussion sur l'équilibre



Source : Puech, Warembourg et Mascarelli, « Évolution de la denture permanente des Homininés », 2001.

4 : L'évolution des dents

La morphogenèse de la dent de l'Homme moderne au cours de son développement peut se retrouver à travers l'évolution des Vertébrés, étudié dans la phylogénèse. Les différentes morphologies dentaires des espèces actuelles et fossiles offrent des informations utiles pour mieux comprendre l'appareil manducateur ainsi que la répercussion que peuvent avoir les changements de son environnement.

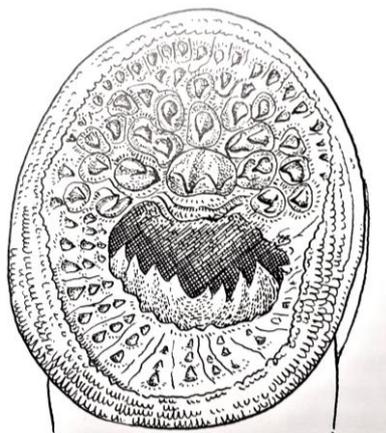
L'évolution des dents jugales a été notamment l'objet de plusieurs théories dont l'une a été retenue particulièrement : le néotrituberculisme. Cope et Osborn en est à l'origine dès 1874, puis Gregory et Simpson ont apporté des modifications. Nous allons voir dans cette partie que le trituberculisme se base sur une différenciation des dents jugales mammaliennes depuis un stade primitif (trigonodonte), comprenant trois cuspidés, vers nos molaires modernes.

4.1 Des structures odontoïdes chez les Agnathes

Sur les parois de leur entonnoir buccal et sur la langue, on a identifié des structures odontoïdes coniques cornées, kératinisées, implantées au sommet d'une papille dermique. Leur remplacement après usure se fait de façon continue par des éléments analogues se constituant dans les couches profondes de l'épithélium buccal.

Ainsi, de nos jours, on peut observer la Lamproie qui dispose en périphérie de sa ventouse, des organes cornés d'origine épithéliale, analogues aux dents.

Figure 28 : Schéma de l'entonnoir buccal d'un Agnathe



Source : Lavergne et al., *Précis d'anatomie comparée crânio-faciale des vertébrés*, 1996.

Elles ne sont pas amarrées au squelette et sont formées de cellules kératinisées externes et de cellules vacuolées internes.

4.2 L'apparition des dents chez les Poissons cartilagineux

On peut réellement parler de dents à partir de cette classe. La dent dérive de :

- L'organe adamantin épithélial. Les adamantoblastes y forment l'émail particulièrement minéralisé. On observe des stries de croissance de Retzius.
- La papille dermique où les odontoblastes en palissade créent la dentine, élément constant et caractéristique de la dent.

La dent est donc constituée de dentine essentiellement, revêtue d'émail au niveau de la couronne. Le reste de la papille dermique forme la chambre pulpaire vascularisée et innervée.

Figure 29 : Schéma d'une écaille placoïde avec en rouge l'émail, en noir la dentine, en gris la chambre pulpaire, en bleu et vert l'épiderme et en jaune le derme.



Source : Langlois, « Les productions tégumentaires dures des vertébrés : écailles, plumes, poils », 2006.

Les dents sont nombreuses (polyodontie), homodontes, coniques, pointues et au niveau des dents lacératrices, un aspect soit unicuspide, pluricuspide ou crênelé. Les dents fonctionnelles se disposent sur les arcades alors que les dents de substitution sont en position linguale. Ces dernières entrent en fonction en verticalisant leur axe par un mécanisme de rotation. Les dents ne sont pas ancrées au squelette mais le sont dans le derme par une plaque basale.

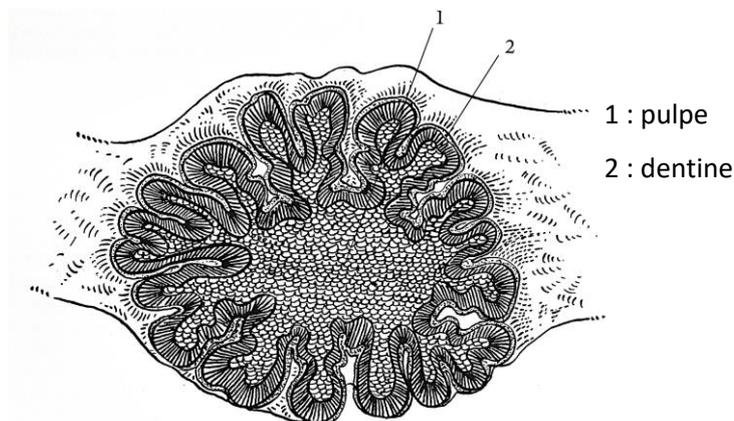
Autrement, des écailles placoïdes recouvrent le reste de la cavité orale et le pharynx, les dents en seraient dérivées. On a pu observer en effet des homologues histologiques entre ces écailles et les dents. En effet, celles situées au niveau des mâchoires, se seraient différenciées pour donner les dents.

Lorsque l'organisme perd une dent, elle est entraînée sur la face externe de la mâchoire où elle est éliminée tandis que la dent suivante la remplace.

4.3 Chez les Poissons osseux

Les dents sont également homodontes mais peuvent être de taille différente, généralement de taille décroissante de l'avant à l'arrière. Elles sont aussi nombreuses, de type haplodonte c'est-à-dire avec une couronne simple et une unique racine. Les types dentaires peuvent varier du fait du régime alimentaire diverse. Les dents sont composées d'une couronne à base cannelée, qualifiée de labyrinthodonte.

Figure 30 : Coupe d'une dent labyrinthodonte



Source : Lavergne et al., *Précis d'anatomie comparée crânio-faciale des vertébrés*, 1996.

La base de la dent peut être ankylosée à l'os par synostose, on parle de dent acrodonte, ou via l'intermédiaire d'un ligament, par syndesmose.

Le système dentaire se caractérise par une polyphyodontie avec de nombreuses dents de remplacement qui se positionnent en position mésiale de la dent fonctionnelle. Le remplacement se fait grâce à la résorption de la racine de la dent fonctionnelle. Les dents s'implantent sur les arcades, au niveau des os palatins et des os pharyngiens.

4.4 Chez les Amphibiens

Il aurait persisté, chez les espèces fossiles, la structure labyrinthodonte, tandis que chez les espèces actuelles, on observe différentes dispositions, allant de l'édentement complet à la présence de dents

seulement au niveau de la mâchoire supérieure ou encore des dents sur les arcades supérieure et inférieure.

Nombreuses, les dents se composent d'une couronne et d'un pédoncule, coniques et pointues, avec parfois deux cuspidés. Elles sont considérées homodontes même si leur aspect varie en fonction de leur emplacement dans la mâchoire : plutôt aigüe en région antérieure, réduites dans la région moyenne et larges en postérieur.

Elles s'implantent par une fixation de type acrodonte dans l'os par synostose au niveau des pré-maxillaires, maxillaires, mandibule, pré-vomères et parfois parasphénoïdes. Les dents sont remplacées de manière cyclique et continue en vagues postéro-antérieures, par une vague remplaçant les dents paires puis une vague remplaçant les dents au numéro impair, de façon à ce que les dents de substitution cohabitent avec les dents fonctionnelles.

4.5 Thécodontie chez les Reptiles

Chez les Reptiles, le système dentaire se perfectionne. L'homéothermie demande un apport alimentaire suffisant, fourni par l'appareil manducateur qui affine sa précision au niveau des rapports occlusaux entre les dents maxillaires et mandibulaires.

Le modèle de la dent conique à une pointe, retrouvé chez les Poissons, persiste, utile pour saisir et déstructurer les aliments. On parle de dent protocône au maxillaire et de protoconide à la mandibule.¹⁹ L'occlusion des dents est du type monocuspide alterné. Les dents sont dotées d'une racine et d'une couronne recouverte d'émail dont la surface, parfois striée, dévoile une organisation sans prisme.

Chez les Chéloniens (Tortues), les dents n'existent pas et sont substituées par des structures odontoïdes, mais, lorsqu'elles sont présentes, elles sont nombreuses et assez similaires. Elles se disposent en rangées sur les mâchoires et parfois également sur la voûte du palais, du complexe ptérygoïdien et des vomers.

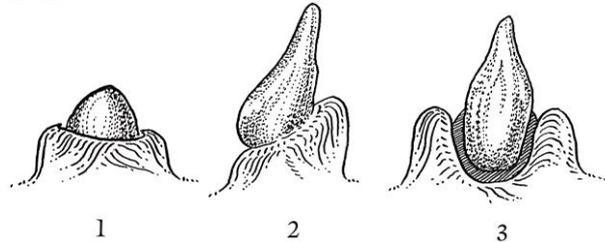
Chez les Pélycosaures, les dents sont implantées sur le pré-maxillaire, le maxillaire et le dentaire et également en position palatine. Une dent commence à se développer : la canine, de grande taille par rapport aux autres dents, évoquerait un régime alimentaire carnivore.

De nombreuses dentitions au cours d'une vie peuvent se succéder, ces espèces sont polyphyodontes. Le mode de remplacement est latéral ou à la fois latéral et vertical. L'attache des dents peut se faire de différentes façons. Chez certaines espèces, la dent est acrodonte. Dans d'autres cas, l'attache se fait au niveau d'une alvéole, la dent est dite thécodonte. Ce mode d'implantation nouveau introduit

¹⁹ Osborn, « The evolution of dentitions. The study of evolution suggests how the development of mammalian dentitions may be controlled ».

les alvéoles et, par conséquent, le cément, se constituant d'un système dépourvu de canaux de Havers. Enfin, les dents peuvent être soudées à la face interne de la mâchoire, on parle de mode pleurodonte.

Figure 31 : Les différents modes d'attache à la dent, 1 : acrodontie, 2 : pleurodontie, 3 : thécodontie

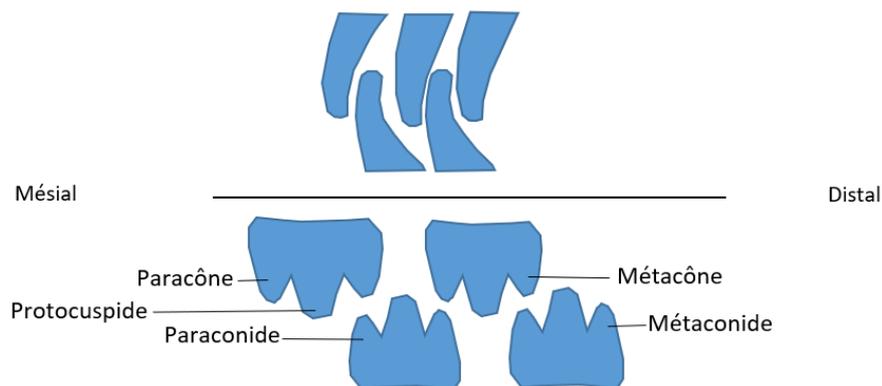


Source : Lavergne et al., *Précis d'anatomie comparée crânio-faciale des vertébrés*, 1996.

4.6 L'arrivée de l'hétérodontie chez les Reptiles mammaliens

Les Reptiles mammaliens apparaissent vers - 250 millions d'années. Qualifiés de Reptiles cynodontes, on constate chez eux une diminution du nombre de dents et une spécialisation des dents. Ainsi, la canine, positionnée en première position sur le maxillaire, est désormais bien différenciée. Les dents en avant de la canine deviennent les incisives et se placent en avant sur le prémaxillaire. Les dents dites post-canines constitueront, à l'avenir, les prémolaires ainsi que les molaires. Elles se complexifient avec trois tubercules alignés par la formation de deux cuspidés en avant et en arrière de la protocuspide : c'est le stade triconodonte²⁰. Elles constituent des dents broyeuses.

Figure 32 : Haplodonte (haut) vs triconodonte (bas), schéma inspiré de Puech P.F., Warembourg P., et Mascarelli L., *Évolution de la denture permanente des Homininés*



Source : Auteur, 2020.

²⁰ Puech, Warembourg, et Mascarelli, « Évolution de la denture permanente des Homininés ».

Le système d'attache des racines se fait de façon thécodonte. La localisation des dents se réduit aux arcades et le nombre de dentitions de remplacement se réduit jusqu'à n'avoir que deux remplacements dentaires avec une dentition lactéale puis permanente. L'émail dentaire devient prismatique alors qu'il était précédemment lisse.

4.7 L'apparition de la mastication chez les Mammifères

La mastication va permettre de rendre les aliments plus rapidement assimilable grâce à une phase de digestion écourtée pour l'organisme. Mastiquer nécessite des dents avec des racines vigoureuses, un émail résistant et une occlusion encastrante plus précise.

On sépare les Mammifères en deux groupes²¹ :

- Les Allothériens possèdent des molaires multituberculées et des incisives à croissance prolongée. Il s'agit d'une lignée herbivore qui disparaît vers - 35 millions d'années ;
- Les Protothériens, qui disparaissent vers - 100 millions d'années, et les Thériens (menant aux marsupiaux et placentaires). Dès les Thériens primitifs, la molaire ne comporte plus trois tubercules alignés mais s'est complexifiée pour former trois cuspidés principales agencées en « triangle » (trigonodonte). La position de ces trois cuspidés serait le résultat de la migration de la protocuspide en direction linguale au maxillaire et en direction vestibulaire à la mandibule. L'occlusion est alors cunéiforme, adaptée au cisaillement des aliments.

Implantées de manière thécodonte exclusivement sur les arcades dentaires, les dents sont hétérodontes et plexodontes, comprenant les incisives, les canines, les prémolaires et les molaires. Elles ont donc chacune pour but d'achever une fonction précise en fonction du type de mastication.

Par ailleurs, le nombre de dentitions se réduit à deux, comprenant une dentition lactéale avec une formule dentaire par héli-arcade de trois incisives, une canine, quatre prémolaires et dentition permanente avec trois incisives, une canine, quatre prémolaires et trois molaires.

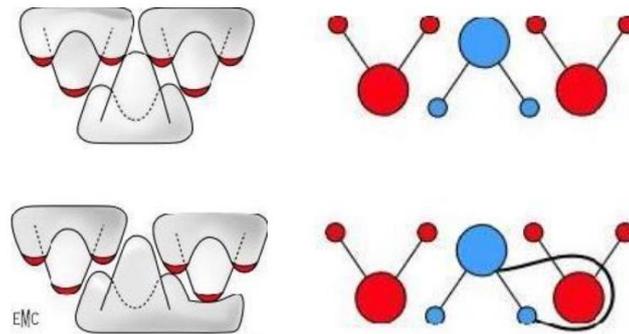
La dent est composée d'une couronne couverte d'émail et de dentine contenant la pulpe, localisée au niveau de la couronne et de la racine. L'émail possède alors une structure prismatique, le parodonte joue un véritable rôle d'amortisseur des contacts interdentaires et de capteur de la sensibilité proprioceptive, participant au réflexe de la mastication.²²

Progressivement, la molaire inférieure de certains mammifères se distingue par la mise en place d'un talonide positionné plus bas et en arrière du trigonide, formant un prolongement peu élevé, une structure en cuvette dans laquelle vient s'articuler le protocone : l'occlusion est encastrante.

²¹ Puech, Warembourg, et Mascarelli.

²² Lavergne J. et al., *Précis d'anatomie comparée crânio-faciale des vertébrés*.

Figure 33 : Trigonodonte (en haut) et apparition du talonide sur la molaire inférieure (en bas), en vue vestibulaire (à gauche) et vue occlusale (à droite)

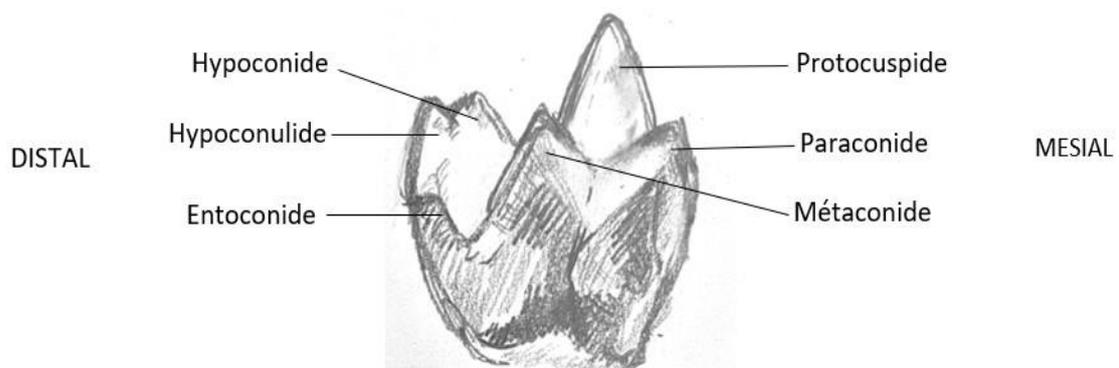


Source : Puech, Waremberg et Mascarelli , « Évolution de la denture permanente des hominés », 2001.

Sur les dents des Thériens, à environ 140 millions d'années, le talonide se constitue d'une cuspide subsidiaire, l'hypoconide, qui migre en direction vestibulaire pour devenir coupante tandis qu'apparaît l'hypoconulide au contact de la dent distale. Ce modèle de molaire mandibulaire est une dent prétribosphénique.

Puis, une troisième cuspide sur la molaire inférieure apparaît vers - 105 millions d'années, appelée l'entoconide. Elle dispense la dent d'une surface d'écrasement plus large. La molaire inférieure dispose alors de trois tubercules pointus et haut agencés en triangle et, en distal, trois autres tubercules plus petits, formés autour d'une cuvette, destinée à accueillir la cuspide principale de la molaire antagoniste tribosphénique. L'engrènement occlusal permet le broiement des aliments comme un système de pilon dans un mortier.²³

Figure 34 : Apparition progressivement de l'hypoconide, l'hypoconulide et l'entoconide formant la molaire tribosphénique inférieure



Source : Auteur, 2020.

²³ Granat, « Histoire naturelle des dents humaines ».

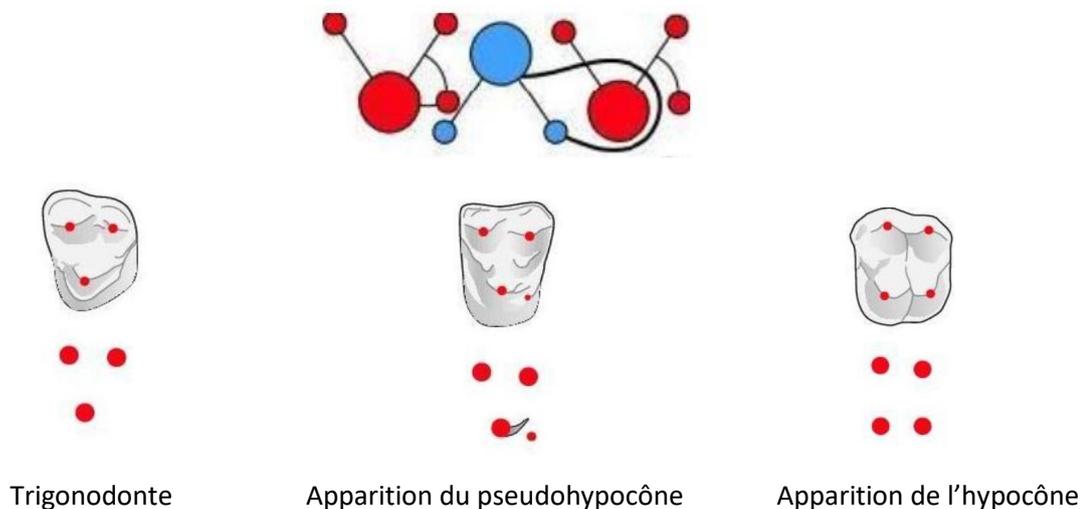
4.8 L'occlusion engrénante chez les Primates

Grâce à leurs dents tribosphéniques, les Primates les plus primitifs ont pu être reconnus, tel que *Purgatorius*, daté de - 70 millions d'années : elles sont souvent l'une des seules traces de leur existence. Sa formule dentaire se détaille en 44 dents comprenant trois incisives, une canine, quatre prémolaires et trois molaires par héli-arcade. La molaire ne mesure alors que 2 mm de long.²⁴

Un caractère dentaire distinctif est associé à ces Prosimiens, il s'agit du pli nannopithex sur la molaire supérieure. En partant du protocône, celui-ci dessine une crête et s'oriente vers l'angle postérolingual de la dent. Les dents à pli nannopithex introduisent au niveau du bourrelet cingulaire un pseudohypocône.

Environ à - 50 millions d'années, un vrai hypocône se forme à la mâchoire supérieure. En relation avec la dent antagoniste distale, il permet d'accroître la surface occlusale et conduit à l'apparition d'une occlusion dite engrénante.

Figure 35 : Apparition de l'hypocône contribuant à l'émergence d'une occlusion engrénante, vue occlusale de l'engrènement en haut et vue occlusale de la molaire supérieure



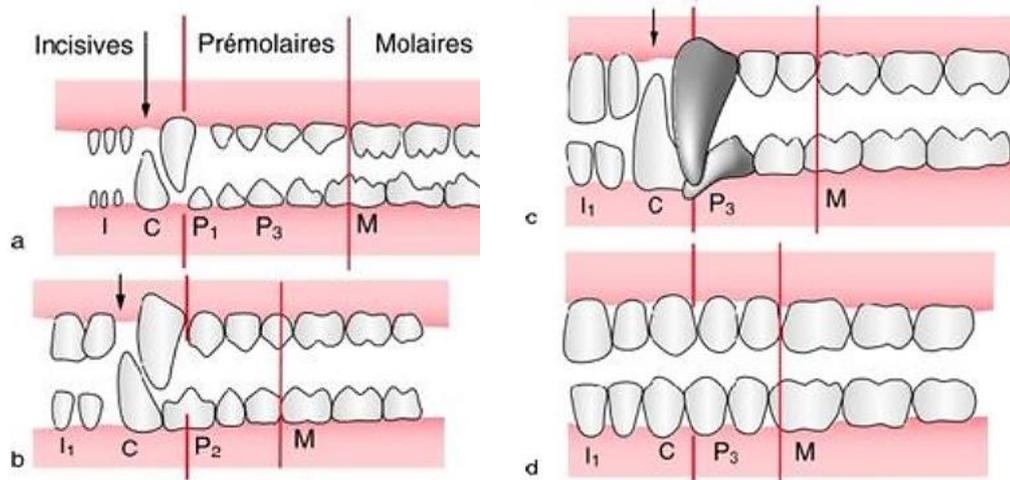
Source : Puech, Warembourg et Mascarelli, « Évolution de la denture permanente des hominés », 2001.

Les Platyrrhiniens perdent une prémolaire pour finalement en posséder trois par héli-arcade et trois molaires par héli-arcade. En comparaison aux Prosimiens, l'engrènement des canines verrouille clairement la position de la mandibule en occlusion. Pour s'interposer dans la rangée des dents

²⁴ Puech, Warembourg, et Mascarelli, « Évolution de la denture permanente des Hominés ».

antagonistes, un diastème est nécessaire en avant de la canine supérieure. Cet engrènement entre la canine supérieure et la première prémolaire constitue un véritable aiguiseur.

Figure 36 : Comparaison des engrènements chez les Mammifères (a), les Singes du Nouveau Monde (b), les Singes de l'Ancien Monde (c) et de l'Homme (d)



Source : Puech, Warembourg et Mascarelli, « Évolution de la denture permanente des hominés », 2001.

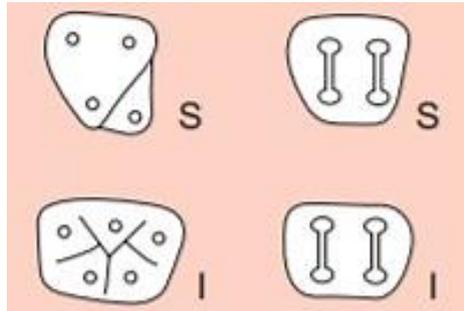
Comme l'Homme, les Catarhiniens sont pourvus 32 dents suite à la perte, depuis les Mammifères, d'une incisive et de deux prémolaires. Il se sépare en deux groupes, le premier groupe, les Cynomorphes, sont dotés d'une queue et d'un museau. Ils bénéficient de molaires inférieures caractérisées par quatre cuspides se joignant deux par deux (bilophodontes).

Le deuxième groupe comprend les Anthropomorphes, ils forment la superfamille des Hominoïdés. Leur crâne est haut et court, ils se suspendent aux branches des arbres et n'ont pas de queue. Leurs incisives latérales supérieures sont spatulées, la canine est incisiforme et sans diastème.

Leur première molaire inférieure dispose de cinq cuspides au même niveau, organisées en Y5 (le sillon central dessine un « Y »). Ce schéma a été qualifié de dryopithécien, du nom d'un hominoïde fossile retrouvé, datant de - 10 millions d'années, le dryopithèque, dont la molaire inférieure présente cette configuration. L'appellation a été depuis abandonnée car elle a été observée chez un Catarhinien plus ancien, *Aegyptopithecus*, âgé de 34 millions d'années.²⁵

²⁵ Granat, « Histoire naturelle des dents humaines ».

Figure 37 : Schéma des molaires supérieure (S) et inférieure (I) bilophodonte (en haut) et en Y5 (en bas)



Source : Puech, Warembourg et Mascarelli, « Évolution de la denture permanente des Homininés », 2001.

4.9 Chez les premiers Homininés

L'Homme s'est éloigné des Singes par des critères morphologiques qu'il s'est, au fur et à mesure, approprié tels que la bipédie, la dimension du cerveau et les dents à caractère omnivore il y a environ 7 millions d'années.²⁶

Le cadre géographique et culturel va nous aider à discerner les Homininés archaïques, l'Australopithèque et l'Homo. Chez les Australopithèques, les incisives et les canines sont de taille réduite, leur prémolaires et molaires se développent davantage, possiblement en raison de leur alimentation végétarienne, pouvant gagner deux fois de volume par rapport à nos molaires modernes.

4.9.1 Chez les Homininés archaïques

Ils disposent aussi bien de caractères dentaires identifiés chez l'Homme que chez les Singes. Ainsi, Orrorin, vieux de 6 millions d'années, est doté d'une denture relativement petite, d'une canine supérieure avec un sillon mésial vertical et un émail épais au niveau des molaires. La taille réduite et la forme de ses dents le rapprochent de l'Homme.

4.9.2 « Australopithecus anamensis »

Agé de 4 millions d'années, « Australopithecus anamensis » possédait un petit cerveau et était bipède. Ses dents jugales forment deux longues rangées parallèles rapprochées, accordant à la mâchoire un schéma en « U ». La canine supérieure s'implante verticalement et la faible largeur dentaire intercanine

²⁶ Coppens, *Le singe, l'Afrique et l'homme*.

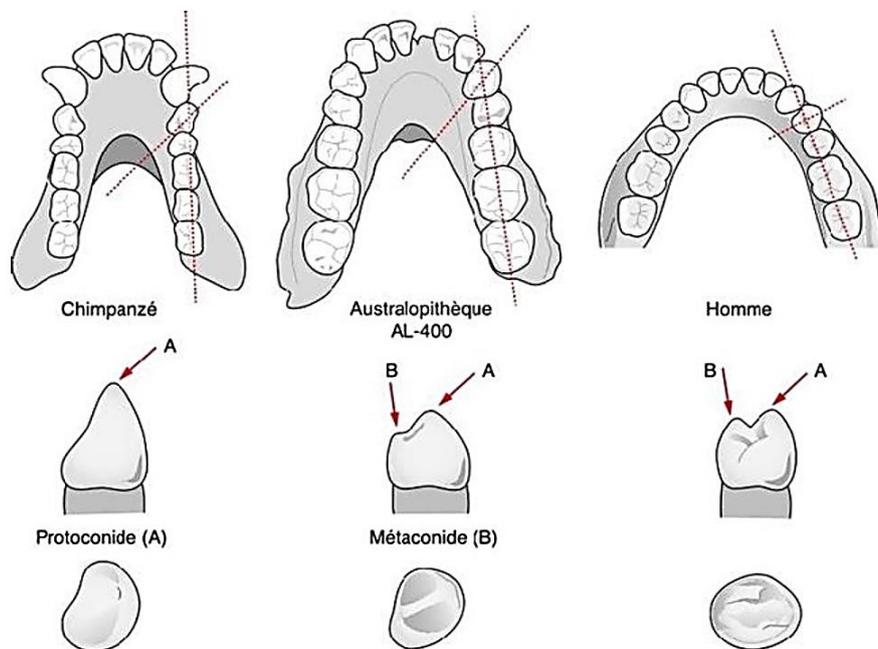
le rapprochent du genre Homo. La couronne de la première prémolaire inférieure est asymétrique et présente deux racines distinctes. L'émail des dents est épais.

4.9.3 La première prémolaire inférieure de « Australopithecus afarensis »

Datée entre 3,9 et 2,9 millions d'années, il présente un massif facial qui se projette nettement en avant, et des membres supérieurs plus longs que ses membres inférieurs. Son représentant célèbre, le squelette de « Lucy », possède une mandibule rétrécie en avant, dessinant un « V », avec deux rangées de dents postcanines bien conservées²⁷ dont la prémolaire inférieure de Lucy qui n'est plus totalement monocuspidée : en descendant vers sa face linguale, l'épicrête rencontre une esquisse du métaconide. A l'inverse, la prémolaire inférieure des Simiens reste monocuspidée et s'est spécialisée pour accomplir un rôle d'aiguiseur envers la canine supérieure.

Finalement, l'Australopithecus afarensis met en évidence l'existence de deux configurations de prémolaires inférieures : en comparaison avec la prémolaire coupante des Simiens, chez les Homininés, elle s'est déspecialisée et a laissé émerger le métaconide.

Figure 38 : L'apparition du métaconide sur la prémolaire inférieure : comparaison chez le Singe, l'Australopithèque et chez l'Homme



Source : Puech, Warembourg et Mascarelli, « Évolution de la denture permanente des hominés », 2001.

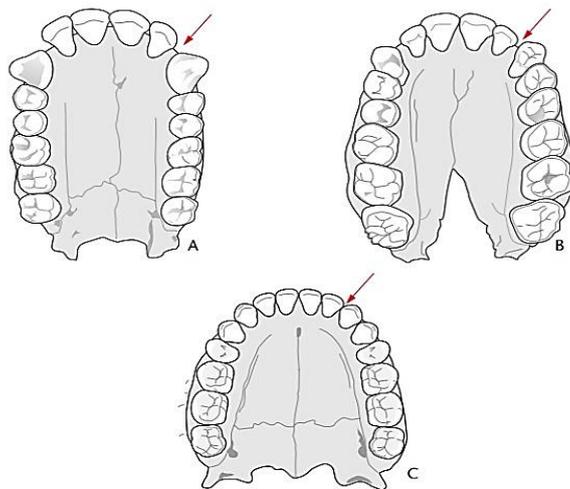
²⁷ Taieb, *Sur la terre des premiers hommes*.

Par ailleurs, l'étude de l'usure des dents a mis en lumière l'existence d'un mouvement masticoire alliant cisaillement et broyement, ce qui caractérise les Homininés. Les molaires sont volumineuses et augmentent de taille de la première à la troisième.

4.9.4 « *Australopithecus africanus* »

Australopithecus africanus a été identifié lors de l'étude d'un crâne d'enfant trouvé à Taung, âgé d'environ 2-3 millions d'années. Pour beaucoup d'individus découverts, un diastème est observé entre l'incisive et la canine. Les dents jugales sont ordonnées en ligne droite sauf pour la dernière molaire, en position plus palatine.

Figure 39 : Comparaison de la forme d'arcade entre le Chimpanzé (A), l'Australopithèque (B) et l'Homme (C)



Source : Puech, Warembourg et Mascarelli, « Évolution de la denture permanente des homininés », 2001.

Finalement, la mégadontie des dents jugales est bien une caractéristique des Australopithèques. Les dents jugales de cette espèce sont plus grandes que celles du Chimpanzé, en général environ deux fois plus grandes que chez l'Homme.

Par ailleurs, son développement dentaire s'assimile à celui des grands Singes actuels. La deuxième molaire fait éruption avant la canine et les prémolaires et la première molaire ferait son éruption vers 3-4 ans. Ainsi, chez l'Homme, on peut remarquer que le développement est comme ralenti par rapport aux espèces précédentes. Il pourrait s'agir d'une évolution depuis les Primates qui évoquerait un prolongement de la durée de l'enfance en faveur d'une éducation de l'enfant.

4.9.5 « Paranthropus »

Datés de 2,5 millions d'années, ces individus robustes et bipèdes possèdent un cerveau plus volumineux que celui des Australopithèques. Ils se sont éteints il y a presque un million d'années. Ils possèdent un appareil dentaire puissant avec des adaptations propres à l'espèce. On reconnaît trois groupes :

- *Australopithecus aethiopicus* : Retrouvé en Afrique de l'Est, il s'agit de l'Homininé le plus ancien des Paranthropes. Il se distingue par des incisives et des canines plus grandes.
- *Australopithecus robustus* : Découvert en Afrique du Sud, son front est fuyant tandis que son squelette facial monte particulièrement haut. Ses pommettes sont positionnées nettement en avant et cachent les orifices nasaux.
- *Australopithecus boisei* : Identifié en Tanzanie, le spécimen possède des dents antérieures notablement plus petites comparées aux dents jugales, le système musculaire est bien développé.

4.10 Le genre Homo et le buissonnement des espèces

4.10.1 La molaire inférieure de « Homo habilis »

Retrouvé en Tanzanie vers – 2 millions d'années, *Homo habilis* est de taille réduite, avec une face moyenne diminuée par rapport aux espèces précédentes et doté d'un cerveau d'environ 600 ml. Son apparition est concomitante à des variations du climat qui devient plus sec et la végétation moins dense. Les Paranthropes, qui possèdent des mâchoires et des dents leur permettant de broyer des aliments de consistance dure, s'expandent, tandis que les Australopithèques disparaissent. Un nouveau régime omnivore aurait été adopté et serait associé au développement du cerveau et à l'apparition de dents aux dimensions plus réduites. Les fruits, les roseaux immatures, les plantes aquatiques et les mollusques s'invitent alors dans leur alimentation.²⁸

Il persiste un torus supraorbitaire, arboré également par ses ancêtres. Il possède des incisives et canines larges tandis que les dents postcanines inférieures sont étroites et allongées mésiodistalement. La diminution de la largeur de la première molaire inférieure fait partie des différences morphologiques qui distinguent les premiers Hommes des Australopithèques.

²⁸ Verhaegen et Puech, « Hominid lifestyle and diet reconsidered : paleo-environmental and comparative data ».

4.10.2 « Homo ergaster » et « Homo erectus »

Agé d'environ 1,8 million d'années, Homo ergaster a été découvert en Afrique de l'Est. Avec une taille pouvant aller jusqu'à 1,80m, il est nettement plus grand qu'Homo habilis. Sa capacité crânienne est aussi augmentée à 800 mL. Le bourrelet sus-orbitaire est présent, les dents sont plus petites et la bipédie est acquise. On peut le considérer comme un ancêtre possible des Hommes à venir.

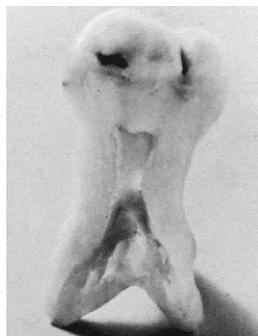
Deux crânes et une mandibule, vieux de 1,8 million d'années, ont été déterrés en Georgie et avaient été appropriés par Homo erectus. Néanmoins, cette identification reste encore en discussion car l'apparition d'Homo erectus serait plutôt datée à environ 1 million d'années. En Afrique, il égalerait en fait Homo ergaster, et Homo erectus se serait alors répandu sur une grande partie de l'Ancien Monde. Les caractères dentaires présentent des ressemblances avec Homo habilis, tandis que la disposition du crâne s'assimile plutôt à Homo ergaster.²⁹

4.10.3 Les dents taurodontes de « Homo neanderthalensis »

Il y a environ 600 000 ans, il s'est produit conjointement l'arrivée en Afrique des Homo Sapiens et, en Europe, une autre évolution qui a donné les Hommes de Néanderthal. Ces derniers se répartissent progressivement en France, en Grèce, en Allemagne, en Italie etc...

Ils possèdent un corps plus trapu que leurs ancêtres, une face projetée vers l'avant sous des bourrelets imposants sus-orbitaires et un crâne plus volumineux. Ses dents se rapprochent de l'Homme moderne mais elles ont acquis des caractères propres à l'espèce, peu retrouvés chez nous actuellement. En effet, la hauteur apico-occlusale de la chambre pulpaire des dents est augmentée au dépend des racines, et la furcation est plus apicale. On qualifie les dents de taurodontes. Ainsi, les couronnes apparaissent plus cylindriques et moins galbées. Les dents antérieures sont bien développées.

Figure 40 : Molaire taurodonte avec vue sur sa chambre pulpaire



Source : Cia, « Le taurodontisme : vers une nouvelle définition ? », 2018.

²⁹ Puech, Warembourg, et Mascarelli, « Évolution de la denture permanente des Homininés ».

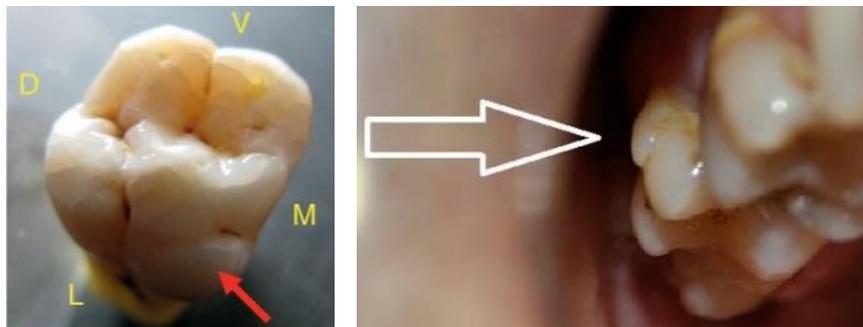
4.10.4 « Homo sapiens » et variabilité de l'expression des surfaces occlusales des molaires

L'évolution de l'Homme est marquée par le développement de la capacité crânienne qui peut atteindre, en moyenne, 1 400 ml, mais aussi par l'apparition des lobes frontaux, une réduction de la face, une gracilisation générale des os et des dents ainsi que par l'émergence du menton. En France, Homo sapiens apparaît il y a 35 000 ans et y remplace peu à peu l'Homme de Néanderthal.

Sur les molaires supérieures des Homininés, il existe trois tubercules principaux qui dessinent le trigone, auquel s'ajoute l'hypocône. Chez l'Homme actuel, sa taille décroît de la première molaire à la troisième. Finalement, on peut discriminer quatre grades d'expression grâce à la variation de taille et de disposition des tubercules.

Par ailleurs, on observe parfois une cuspide accessoire sur la partie linguale du protocône, nommé le tubercule de Carabelli. Ce trait peut aussi être présent sous la forme d'un puit ou d'une fissure. De même, sur la face vestibulaire du paracône, il peut exister, plus rarement que le tubercule de Carabelli, une cuspide accessoire appelé le tubercule de Bolk.³⁰

Figure 41 : À droite, tubercule de Carabelli (flèche rouge) sur une première molaire maxillaire droite et à gauche, tubercule de Bolk (flèche) sur une deuxième molaire maxillaire



Source (à droite) : Tilotta, Lévy et Lautrou, *Anatomie dentaire*, 2018.

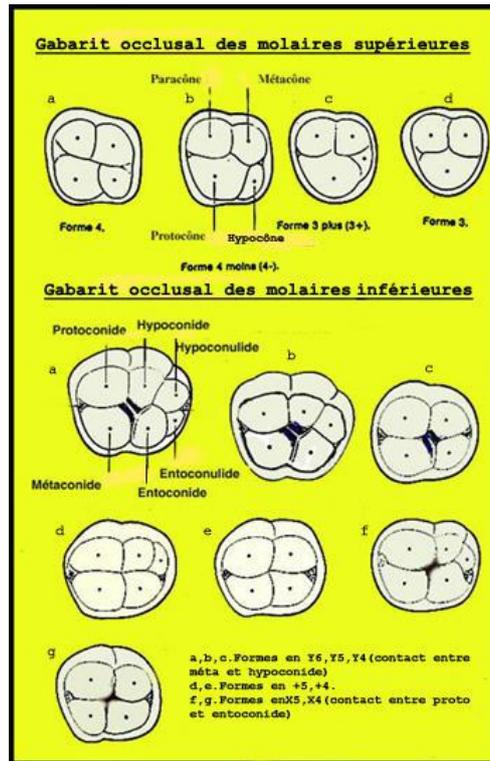
Source (à gauche) : Astier, *Identification estimative en odontologie médico-légale*, 2013.

Aux molaires inférieures, les schémas occlusaux montrent aussi bien le nombre et l'importance des cuspides. Chez les Primates, le paraconide (cuspide mésiolinguale) disparaît dans les formes supérieures, le trigonide ne compte alors plus que deux tubercules. Chez les Anthropomorphes, le groupement pour la première molaire présente généralement un sillon au contact de l'hypoconide et du métaconide, ce qui produit un Y avec les autres sillons.³¹

³⁰ Puech, Warembourg, et Mascarelli.

³¹ Granat, « Histoire naturelle des dents humaines ».

Figure 43 : Gabarits occlusaux



Source : Granat, « Histoire naturelle des dents humaines », 2001.

On peut noter l'évolution caractéristique de l'hypoconulide dont le gradient s'accroît de la première molaire à la troisième chez les Cynomorphes, alors que chez les Anthropomorphes, l'hypoconulide se réduit de la première molaire à la troisième. Une autre caractéristique particulière de la dentition que s'est appropriée les Homininés est l'existence de deux tubercules sur la première prémolaire inférieure arrondie.

La canine se « déspecialise » et sa racine s'affine ce qui libère l'os alvéolaire. Finalement, le ralentissement du développement dentaire et la perte de la mégadontie postérieure, ainsi qu'une diminution du prognathisme des mâchoires accompagne l'hominisation.

La dernière étape qui mène à l'Homme moderne est marquée par l'arrêt de la croissance antérieure des arcades alvéolaires. L'arcade dentaire inférieure est en arrière par rapport à l'arcade basilaire osseuse, laissant apparaître une occlusion croisée dans le secteur incisivo-canin et un guide incisif pour la première fois chez les Homininés. On parle de psalidodontie. Chez les autres espèces de la lignée, l'occlusion est en bout à bout, on parle de labiodontie.

En conclusion, les découvertes paléontologiques ont permis de mettre en lumière l'évolution progressive de la denture de l'Homme. Au cours de l'évolution, on assiste au passage progressif de l'homodontie à l'hétérodontie, de la polyodontie à l'oligodontie, de l'haplodontie à la plexodontie.

4.11 La place des agénésies dentaires dans l'évolution de l'Homme

L'agénésie dentaire aujourd'hui la plus représentée correspond à celle des dents de sagesse, il manquerait au moins une dent de sagesse chez 30% de la population.³² La réduction de la formule dentaire chez les Primates a affecté en général les incisives, les prémolaires, parfois la canine mais pas les molaires. Pourtant les agénésies, notamment des dents de sagesse, sont parfois considérées comme un signe d'évolution, qui aboutirait vers une formule dentaire réduite et stable.

Ainsi, au cours de l'évolution, elles tendraient à disparaître chez l'Homme pour déboucher vers une formule dentaire à 28 dents. A l'inverse, la présence de dents surnuméraires ou hypergénésie est expliquée, parfois, comme un retour en arrière vers des formes plus primitives. Néanmoins, si on trouve des arguments en faveur cette théorie, il en existe aussi d'autres qui la démentent.

Chez nos ancêtres vieux de presque 110 millions d'années, on leur reconnaît, comme aujourd'hui, deux dentitions, une temporaire et une permanente, et une formule dentaire de 52 dents avec 4 incisives, 1 canine, 5 prémolaires et 3 molaires par hémi-arcade. La présence de la troisième molaire remonterait donc au-delà de 110 millions d'années. La dentition des Primates, qui sera à l'origine des Hominidés, va évoluer pour tendre vers la disparition d'une prémolaire par hémi-arcade. Finalement, on retrouve déjà notre formule dentaire à 32 dents vers 35 millions d'années.

En outre, des hypothèses ont été proposées sur la place des agénésies dans l'Evolution. Trois grandes théories des années 1960-1970, se sont imposées mais restent toujours en discussion.

4.11.1 La théorie de la réduction du système dentaire³³

Elle se base sur une diminution de nos jours de l'utilisation de nos dents du fait d'une alimentation plus molle par rapport à nos ancêtres et de la disparition de l'emploi des dents en tant qu'outils. Ainsi, les cas d'agénésies seraient en augmentation en raison d'une réduction de l'impact qu'aurait une pression de sélection nécessaire pour sauvegarder la stabilité d'un système dentaire. La taille et le nombre des dents pourraient aussi être diminués.³⁴ Les prémolaires et molaires sont en effet environ 50 % plus volumineuses chez l'Australopithèque par rapport aux nôtres.

Néanmoins, on ne peut démontrer clairement que notre système dentaire est en cours de réduction. Les dimensions de nos dents modernes ne peuvent être comparées avec celles de l'Australopithèque de façon pertinente car nous n'en constituons pas leur descendance. Ils ont pu avoir

³² Héloret, « Agénésies dentaires : de la phylogénèse à l'épigénétique ».

³³ Thierry, Granat, et Vermelin, « Les agénésies dentaires : origine, évolution et orientations thérapeutiques ».

³⁴ « The probable mutation effect : neutral alleles and structural reduction on JSTOR ».

une alimentation qui diffère de la nôtre et donc subir une évolution nécessitant chez eux la conservation de leurs prémolaires et molaires. Aussi, les fossiles identifiés appartenant à nos ancêtres sont peu nombreux même s'ils vont dans le sens de cette théorie. Ces dents de taille plus importantes pourraient juste résulter de la variabilité humaine. De plus, la réduction des dents s'est déroulée durant tout le temps de l'évolution des Hominidés, l'hypothèse selon laquelle la dimension des dents se seraient réduite dernièrement en raison des changements de notre mode de vie moderne ne peut donc être confirmée.

Par ailleurs, si les agénésies dentaires sont une manifestation de la réduction de notre formule dentaire au cours de l'évolution, on peut supposer alors que les hyperdonties correspondraient, à l'inverse, à un retour en arrière. Mais du fait du nombre limité d'individus porteurs d'agénésies et de hypergénésies, il est compliqué de vérifier cette hypothèse.

4.11.2 La théorie de la diminution de la taille des bases osseuses

Alors que nos ancêtres avaient une occlusion antérieure sans surplomb et sans recouvrement, nous avons aujourd'hui ce recouvrement et ce surplomb grâce au recul du bloc alvéolo-dentaire mandibulaire. La diminution de la taille des maxillaires observée s'accompagnerait d'une réduction de la morphologie et de la formule dentaire. Ce recul a pour conséquence une diminution de l'espace disponible en distal qui aurait été dédié à la 3^e molaire. Ainsi, les bases osseuses seraient en train de devenir trop petites par rapport aux dents. Par conséquent, la réduction de l'espace osseux pourrait provoquer l'échec de la morphogenèse de dents, d'où l'augmentation des agénésies.

Néanmoins, si on observait des agénésies à chaque fois que les bases osseuses étaient réduites de taille, les encombrements dentaires devraient être moins répandus. Or, de nos jours, par rapport aux agénésies, les dysharmonies dento-maxillaires sont retrouvées plus communément, ce qui va à l'encontre de l'hypothèse précédente.

D'autre part, il n'existe pas de lien directement prouvé entre la prévalence des agénésies et la taille des bases osseuses. Les études ne montrent pas une variation significative de la taille de la mandibule tout au long de l'Évolution. Les maxillaires de nos ancêtres tels qu'*Homo habilis* présenteraient des marges de variabilité semblables à celles que nous observons aujourd'hui.

4.11.3 La théorie de l'avantage adaptatif

Il s'agit de la dernière hypothèse selon laquelle, les agénésies, notamment des dents de sagesse, correspondraient un avantage adaptatif. Avec les conditions de vies parfois difficiles de nos ancêtres,

un accident d'éruption de dent de sagesse pouvait conduire à une infection qui, en s'aggravant, menait au décès. La sélection naturelle aurait alors davantage retenu les individus présentant des agénésies. Cependant, malgré les comparaisons avec nos ancêtres et les découvertes concernant les procédés de l'Évolution, il est difficile finalement de conclure que les agénésies sont le fruit de l'adaptation humaine. Ces agénésies pourraient résulter d'incidents pathologiques, embryologiques ou congénitaux et correspondre à des anomalies de la denture en rapport avec la diversité biologique de l'Homme. Les agénésies peuvent également avoir des causes environnementales, sans aucun caractère génétique apparent. Elles sont aussi la manifestation de syndromes pathologiques tels la trisomie 21. Par ailleurs, on peut observer que les pertes de dents observées sont généralement symétriques, alors que les agénésies dentaires actuellement retrouvées sont, pour la plupart, asymétriques.

Parmi les Primates existant actuellement, seuls les ouistitis ont perdu une molaire et on ne sait pas s'il s'agit de la troisième. Mais depuis 10 millions d'années, la formule à trois molaires reste stable, en particulier chez les Primates. Si les agénésies étaient liées à l'évolution, elles achemineraient l'Homme vers une nouvelle espèce. Or, de nombreux anthropologues rejettent la possibilité d'évolution d'une partie de l'humanité actuelle vers une autre espèce.

Cette théorie présente également des discordances avec la réalité actuelle. Aujourd'hui, environ 70% des individus ne seraient pas touchés par une agénésie de la 3^e molaire, ces individus qui possèdent 28 dents seraient, selon cette théorie, mieux adaptés à l'environnement grâce à cet avantage adaptatif par rapport à ceux qui possèdent la 3^e molaire. Ils pourraient donc être en train de supplanter les individus à 32 dents, or ce n'est pas le cas.

Pour conclure, il est vrai que les agénésies dentaires semblent plus fréquentes de nos jours mais cette observation pourrait également s'expliquer par un meilleur diagnostic, un recensement plus méticuleux grâce aux radiographies, le suivi médical et l'émergence de l'orthodontie. En effet, il n'a pas encore été prouvé que la fréquence de ces agénésies ait augmenté. Aussi, le nombre de fossiles de nos ancêtres est trop faible pour nous permettre de conclure. L'Histoire naturelle des dents humaines a finalement montré :

- L'existence d'une formule stable à 3 molaires comprenant les dents de sagesse et pourrait être même considéré comme un caractère de mammifère placentaire.
- L'existence d'une formule à 32 dents des Primates depuis 35 millions d'années. On peut donc supposer que la formule pourra persister chez l'Homme encore longtemps.

5 : Les répercussions des comportements masticatoires sur la mandibule et les dents

Le passage de la vie aquatique à la vie terrestre suggère des bouleversements dans les mécanismes alimentaires. Par la suite, la mastication naît avec l'apparition des Mammifères, entraînant une complexification des relations occlusales, il semble d'ailleurs que les Mammifères ayant perdu la fonction masticatrice retrouvent même des dents unicuspidées. La mandibule et les dents auraient évolué pour s'adapter au mode vie et au régime alimentaire afin de favoriser la mastication. Nous focaliserons nos recherches sur l'ordre des Primates et nous regrouperons, à travers les termes de « comportements masticatoire », le régime alimentaire et les autres activités sans but nutritionnel.

Le régime alimentaire est très varié chez les Primates. Ils peuvent aussi bien manger des insectes, des fruits, des feuilles, des graines et de la viande. Globalement, les mâchoires des espèces phyllophages sont les plus faibles, tandis que les omnivores ont les mandibules les plus fortes au sein de l'ordre des Primates. Il existe en effet une association entre les performances biomécaniques mandibulaires, la forme mandibulaire, la dureté de l'alimentation et le régime alimentaire. Ce dernier a été divisé en trois grandes catégories : les régimes frugivores, folivores et omnivores. Ainsi, certains Primates sont adaptés à la consommation d'aliments durs (consommateurs durophages) tandis que d'autres sont classés comme consommateurs d'aliments mous.

La mandibule d'un mammifère a pour fonction de transférer les forces générées par les muscles masticateurs aux dents. La morphologie de la mandibule éviterait la dissipation des forces lors de leurs transmissions et une éventuelle défaillance structurelle de la mandibule. Cette morphologie serait donc liée à l'alimentation par la fréquence et l'ampleur des forces exercées par les muscles. Plus les forces nécessaires pour fracturer les aliments sont importantes et produites de façon répétée, plus la mandibule doit être forte pour maintenir son intégrité structurelle.

Des études sur des Primates et des Marsupiaux ont démontré que la durophagie provoque une augmentation de la corticale par rapport à des sujets témoins nourris avec des aliments plus mous. Par conséquent, les espèces qui consomment régulièrement des objets durs devraient présenter des mâchoires plus aptes à résister à ces sollicitations mécaniques.

La morphologie des zones fortement sollicitées pourrait donc être le résultat du régime alimentaire en fonction de l'importance des contraintes osseuses lors de la mastication d'aliments plus durs. Des études sur le développement montrent que des jeunes macaques, nourris avec des biscuits durs, développent des corps mandibulaires plus profonds sous la deuxième molaire, un os cortical plus épais

et des signes de remodelage plus importants par rapport aux animaux mangeant des aliments mous.³⁵ On note que chez tous les Primates, l'évolution de la taille de la mandibule est plus rapide que sa forme. Ensemble, ces études suggèrent que les différentes catégories de régime alimentaire auraient un impact sur la morphologie de la mandibule du fait d'une certaine plasticité développementale.

Chez les Hominidés, on retrouve un corps mandibulaire assez court, des incisives et canines courtes et des cuspidés sur les molaires de taille réduite. Cet ensemble de caractéristiques permet la mastication d'aliments durs comme des racines ou des graines et est lié à la diminution du rôle des dents antérieures dans la transformation du bol alimentaire par rapport aux autres singes. Finalement, les espèces du genre Homo ont des dents jugales plus petites avec un émail plus fin, des arcades mandibulaires et zygomatiques moins robustes, des muscles masticateurs réduits, et une protrusion de l'arcade dentaire diminuée. La plupart des différences entre l'Homo et les Australopithèques seraient aussi liées à la formation d'un cerveau plus volumineux chez l'Homo, capable d'avancées technologiques toujours plus importantes dont le contrôle du feu, révolutionnant son mode de vie.

En plus des études comparatives sur la morphologie mandibulaire, l'observation de l'usure des dents a permis d'enrichir ces recherches.³⁶ L'usure dentaire est considérée comme un processus physiologique naturel qui entraîne une perte progressive de la couche d'émail et une réduction de la hauteur de la couronne. Elle résulte de la combinaison de multiples mécanismes (attrition, abrasion et érosion). Ces mécanismes agissent ensemble, chacun avec une intensité différente pour produire une multitude de modèles d'usure différents.

Chez les populations primitives, mastiquant vigoureusement leur nourriture, on observe la prédominance de l'abrasion avec des facettes d'attrition bien définies. Il existe de nombreux exemples qui associent l'usure dentaire à une adaptation physiologique de l'appareil manducateur. Par exemple, lorsque la hauteur des cuspidés diminue, on remarque un aplatissement de la fosse mandibulaire.

Il existe également une relation entre la charge occlusale, l'usure interproximale et la migration mésiale des dents. Une charge occlusale importante, due à une mastication d'aliments durs, ne provoque pas seulement une abrasion, mais également une usure interproximale, provoquant un léger déplacement dentaire et parfois une usure plus rapide en mésial des dents qu'en distal de la dent adjacente, produisant une concavité mésiale.³⁷

³⁵ Bouvier et Hylander, « The effect of dietary consistency on morphology of the mandibular condylar cartilage in young macaques (*Macaca mulatta*) ».

³⁶ Marcé-Nogué, Püschel, et Kaiser, « A biomechanical approach to understand the ecomorphological relationship between primate mandibles and diet ».

³⁷ Kaidonis, Townsend, et Richards, « Brief communication : interproximal tooth wear : a new observation ».

Figure 44 : Photo des dents secteur 3 d'un aborigène montrant une concavité interproximale, développée suite à l'usure en mésial de la première molaire permanente inférieure gauche



Source : Kaidonis, « Tooth wear : the view of the anthropologist », 2008.

L'usure dentaire peut donc être intéressante pour reconstituer le régime alimentaire et la façon de mastiquer des populations humaines du passé.³⁸ Ainsi, un travail a été mené pour étudier les dents et la mandibule du Néanderthal Regourdou 1, notamment l'étude de ses facettes occlusales d'usure.³⁹ Ces surfaces lisses sont créées par le contact des dents opposées liés à l'alimentation et aux processus masticatoires se produisant pendant le cycle de mastication⁴⁰.

Figure 45 : Modèle virtuel 3D de la mandibule de Regourdou 1 en vue occlusale



Source : Fiorenza, et al., «Dental macrowear and cortical bone distribution of the Neanderthal mandible from Regourdou», 2019.

Regourdou 1 est un squelette partiel d'un jeune adulte de sexe indéterminé⁴¹, dépourvu de son crâne mais avec une mandibule presque intacte et un ensemble complet de dents permanentes. Il présente

³⁸ Ungar, *Evolution's bite : a story of teeth, diet, and human origins*.

³⁹ Fiorenza et al., « Dental macrowear and cortical bone distribution of the Neanderthal mandible from Regourdou (Dordogne, Southwestern France) ».

⁴⁰ Kay et Hiiemae, « Jaw movement and tooth use in recent and fossil primates ».

⁴¹ Plavcan et al., « The Regourdou 1 Neanderthal body size ».

une usure typique de l'Homme de Néandertal, les incisives et les canines étant plus usées que les molaires. L'usure importante des dents antérieures a permis d'attribuer un comportement caractéristique presque omniprésent chez les Néandertaliens adultes qui est l'utilisation habituelle des dents comme outils pour couper, tenir et façonner une variété d'objets. Volpato et al. ont analysé l'orientation de ces stries de micro-usure sur les faces vestibulaires des incisives et des canines. La prédominance des rayures obliques droites, typiques des manipulations de la main droite, était probablement due à l'utilisation des dents antérieures comme troisième main.⁴²

Figure 46 : Stries d'usure sur les faces vestibulaires des incisives antérieures de Regourdou 1



Source : Volpato et al., « Hand to mouth in a neandertal : right-handedness in Regourdou 1 », 2012.

De même, l'étude de Orthlieb et Ré montrent également des arcades dentaires étaient usées précocement avec des rapports occlusaux antérieurs en bout à bout. Les aliments, à l'époque, peu énergétiques, devaient être consommés en quantité importante, sollicitant particulièrement la fonction masticatoire.

L'étude a montré aussi que l'utilisation des dents comme outils ne concernait pas seulement la dentition antérieure. En effet, des activités masticatoires et non masticatoires seraient pareillement à l'origine de l'usure de l'émail des molaires chez certains Néandertaliens. Ces zones d'usure, se formant le long de la face buccale des molaires maxillaires, résulteraient probablement de contacts attritionnels et abrasifs générés par les activités quotidiennes de transformation des aliments ou de fabrication d'objet.

On remarque également une usure asymétrique des dents postérieures chez Regourdou 1 avec un côté droit plus usé que le côté gauche, les dents droites présentant une surface occlusale plus plate et des zones dentinaires nettement plus grandes. En revanche, la prémolaire gauche présente une usure plus avancée que la prémolaire droite. Les facettes d'usure de l'émail sont de formes inhabituelles, semi-circulaires, peut-être dues à son utilisation comme outil. Les épaisseurs de la corticale mandibulaire gauche et de la couche de dentine radulaire de la prémolaire à gauche confortent l'idée

⁴² Volpato et al., « Hand to mouth in a neandertal : right-handedness in Regourdou 1 ».

de leur sollicitation car plus épaisse qu'à droite. L'asymétrie de l'os cortical et du tissu dentinaire pourrait donc être associée à l'usure dentaire observée.

Chez tous les Anthropomorphes, l'épaisseur de l'os cortical varie dans la mandibule avec une face linguale plus fine que la face buccale sous les molaires⁴³. Ce schéma résulterait d'une adaptation visant à réduire les contraintes de torsion et des charges occlusales sur les faces linguales⁴⁴. L'os est donc un tissu dynamique qui réagit aux modifications de son environnement mécanique. L'étude tend vers une association entre l'usure des dents et la distribution de l'os cortical, ce qui suggère que l'asymétrie de l'os cortical est probablement liée à des charges différentielles masticatoires.

Cependant, il manque encore actuellement des preuves provenant d'autres mandibules humaines adultes existantes ou fossiles pour conclure un lien direct entre l'usure occlusale et l'asymétrie osseuse de la mâchoire.

Finalement, l'usure des molaires suggère également que Regourdou 1 avait un régime alimentaire mixte, typique des populations vivant dans les forêts tempérées d'arbres à feuilles caduques, comprenant des aliments d'origine animale et végétale. La dernière molaire présente une concavité qui rencontre la cuspide de son antagoniste, et semble fonctionner comme un système de mortier et de pilon, particulièrement adapté au broyage et à l'écrasement des aliments.

Bien que cette étude soit limitée à un seul individu de Néandertal, de futures analyses basées sur un échantillon plus large pourraient nous aider à mieux comprendre la relation existante entre l'usure occlusale et l'appareil masticateur chez l'Homme. Nous constatons ainsi un impact faible mais significatif de l'alimentation sur la variation de la forme de la mandibule chez les Primates dans leur ensemble mais finalement peu à partir des Catarhiniens.

Néanmoins, les données morphologiques comparatives ne constituent pas une preuve de l'existence de relations solides entre le régime alimentaire et la morphologie mandibulaire chez les Primates. Chez les Singes de l'Ancien Monde, les régimes folivores sont associés à des condyles mandibulaires relativement larges et à des corps et symphyses mandibulaires profonds.

On retrouve cette configuration chez les Strepsirrhiniens actuels pour lesquels la folivorie est également associée à des corps et symphyses mandibulaires profonds et larges. Cependant, chez les Platyrrhiniens, leur corps mandibulaire profond a été associé plutôt à leur alimentation par des graines⁴⁵. Cette morphologie mandibulaire commune entre les folivores et les mangeurs d'aliments durs remet en question la relation entre la morphologie mandibulaire et le régime alimentaire qui resterait assez imprécise.

⁴³ Daegling et Grine, « Compact bone distribution and biomechanics of early hominid mandibles ».

⁴⁴ Daegling et Hotzman, « Functional significance of cortical bone distribution in anthropoid mandibles : an in vitro assessment of bone strain under combined loads ».

⁴⁵ Kay et al., « The paleobiology of Amphipithecidae, south asian late eocene primates ».

Puis, des recherches archéologiques ont montré que la production de nourriture a permis une consommation d'aliments de consistance plus molle et un mode de vie plus sédentaire.⁴⁶ On peut donc supposer que les changements de mode de vie et alimentaires pourraient avoir un impact sur les différences morphologiques des crânes entre les populations sédentaires et nomades.

En effet, la dimension crânio-faciale observée est plus réduite chez les populations pratiquant l'agriculture, mangeant plus mou, par rapport aux populations nomades. Le travail de mastication de la viande, du pain, des légumes et fruits a progressivement régressé, les stimulations de croissance de l'appareil manducateur n'auraient alors plus été les mêmes pour les enfants. L'écart entre les deux dimensions crânio-faciales aurait pu être dû à la diminution des apports alimentaires protéinés, la réduction de la circulation de l'hormone de croissance du fait de la sédentarité ou encore la diminution du stress masticatoire avec une réduction de la sollicitation musculaire.

Ainsi, en comparaison à une alimentation molle, une alimentation dure serait bénéfique pour la croissance harmonieuse des arcades maxillaire et mandibulaire. Des études histologiques ont mis en lumière une diminution du remaniement de la corticale osseuse chez les Singes nourris avec une alimentation molle et une réduction de l'apposition de l'os cortical chez des mandibules de rats (ces données ne sont pas aussi claires chez l'Homme).

Par contre, la mastication d'un aliment dur et résistant peut entraîner un déplacement du condyle travaillant au-delà des limites postérieure et supérieure des trajectoires condyliennes lors des mouvements extrêmes, possiblement lié à la forte activité des muscles élévateurs et à la compression du disque articulaire et de la zone rétrodiscale. Cette sollicitation peut avoir à long terme des répercussions articulaires.⁴⁷

Alors que l'attrition, et surtout l'abrasion, sont évidentes depuis le début du genre Homo, la prévalence de l'abrasion a considérablement diminué dans nos sociétés industrialisées modernes en raison de la consommation d'aliments transformés plus mous. En effet, aujourd'hui, la préparation des aliments, par leur cuisson par exemple, permet d'obtenir un bol alimentaire plus mou, ce qui pourrait être à l'origine d'une diminution de la taille de la mandibule, des couronnes dentaires et même peut-être l'apparition des malocclusions.

C'est au XXème siècle que la révolution industrielle renverse les conduites alimentaires avec l'apparition d'outils permettant de couper la nourriture ce qui permet de diminuer considérablement l'usage des dents. Ainsi, notre alimentation actuelle se constitue progressivement de plats préparés et d'aliments raffinés. Aussi, la consommation de sucre augmente considérablement, amenant au

⁴⁶ Sardi, Novellino, et Pucciarelli, « Craniofacial morphology in the Argentine center-west : consequences of the transition to food production ».

⁴⁷ Komiyama et al., « Mandibular condyle movement during mastication of foods ».

développement des caries. En France, il y a environ deux siècles, la consommation moyenne de sucre par an était de 1 kg, tandis qu'aujourd'hui, elle est estimée à plus de 80 kg/an.⁴⁸ La diminution de la dureté des aliments s'est donc fait conjointement avec l'augmentation de leur pouvoir énergétique. En outre, nous pouvons consommer moins pour satisfaire nos besoins en calories puisque les aliments sont plus énergétiques. Ainsi, en plus de demander peu de travail de mastication, ces aliments nous demandent également peu de temps de mastication avant leur ingestion.

Notre société moderne est également touchée par une autre problématique nouvelle : l'apparition de l'érosion. Bien que nos ancêtres, nourris grâce à la chasse et la cueillette, étaient également exposés à des acides par leur alimentation (par exemple des fruits acides), ces expositions restaient saisonnières et transitoires sans effet apparent. Les acides auraient pu affecter occasionnellement les surfaces occlusales des dents de ces populations, mais, face à l'abrasion, la prévalence de l'érosion est trop faible pour être significative.

De plus, une importante érosion aurait aussi touché les surfaces non occlusales, ce qui n'est pas le cas. En outre, les lésions cervicales non carieuses n'ont pas été observées jusqu'à présent dans les sociétés primitives.

En effet, l'érosion retrouvée chez l'Homme actuel pourrait s'agir d'une pathologie "moderne". Ainsi, après l'avènement de l'agriculture et tout au long du Moyen-Âge, la prévalence de l'érosion demeurerait relativement faible, jusqu'à nos sociétés modernes où l'érosion atteint des proportions très élevées avec les consommations excessives d'aliments et de boissons acides (par exemple les sodas et les jus de fruits), les reflux d'acides gastriques pathologiques (par exemple la boulimie), la prise de compléments alimentaires et vitamine C etc...

Ainsi les fonctions d'inciser, de lacérer et mâcher des dents ont perdu leur importance d'autrefois et aujourd'hui les dents portent une fonction qui n'existait à priori pas ou peu auparavant : la fonction esthétique.

⁴⁸ Royannez, « Mastication et odf ».

Conclusion

Nous nous sommes focalisés dans cette thèse sur l'évolution squelettique et dentaire de l'appareil manducateur. Il ne faut pas oublier qu'elle est concomitante à une évolution des muscles et de la vascularisation au niveau de l'extrémité céphalique. Ces composants n'étant pas fossilisables, on ne les devine qu'à travers les traces de leur passage tels des sillons artériels. Par ailleurs, les fossiles découverts peuvent être datés et rattachés à un environnement et à un mode de vie alimentaire à une époque donnée, apportant ainsi des détails intéressants de notre histoire.

L'odontologie évolutive étudie la transformation des dents au cours du temps et les origines de l'Homme à travers ses caractères dentaires. Grâce à l'enchaînement des Vertébrés, nous avons pu reconstruire l'origine de la dent et sa diversification. La mastication est apparue avec l'émergence des Mammifères et, depuis, les relations occlusales se sont davantage complexifiées, modifiées jusqu'à nos dents permanentes actuelles. L'examen morphologique permet d'éclaircir les mystères de cette évolution pour mieux se rendre compte de la diversification des dents en identifiant les diverses innovations morphologiques. Ces variations de formes chez une espèce lui aurait permis finalement de se restaurer de manière plus efficace.

Il faut également souligner qu'il reste de nombreuses interrogations sur le passé de l'appareil manducateur et que les techniques modernes ne cessent d'évoluer et d'apporter des nouvelles données qui complètent ou parfois contredisent les théories actuelles.

Bibliographie

- Barriel, V. « Hominoïdes, Hominidés, Homininés et les autres ». *Planet-Vie*, 2007. <https://planet-vie.ens.fr/thematiques/evolution/hominoïdes-hominides-hominines-et-les-autres>.
- Beaumont, A., P. Cassier, et D. Richard. *Biologie animale, les cordés : anatomie comparée des Vertébrés*. 9e édition. Paris : Dunod, 2009.
- Bouvier, M., et W. L. Hylander. « The effect of dietary consistency on morphology of the mandibular condylar cartilage in young macaques (*Macaca mulatta*) ». *Progress in clinical and biological research* 101 (1982) : 569-79.
- Braly, J-P., G. Fléchet, et M. Grousson. « Les origines de la vie ». *CNRS le journal*. 2018, CNRS éditions édition. <https://lejournal.cnrs.fr/infographies/les-origines-de-la-vie>.
- Coppens, Y. *Le singe, l'Afrique et l'homme*. Paris : Hachette, 1983.
- Daegling, D. J., et F. E. Grine. « Compact bone distribution and biomechanics of early hominid mandibles ». *American journal of physical anthropology* 86, n° 3 (1991) : 321-39. <https://doi.org/10.1002/ajpa.1330860302>.
- Daegling, D. J., et J. L. Hotzman. « Functional significance of cortical bone distribution in anthropoid mandibles : an in vitro assessment of bone strain under combined loads ». *American journal of physical anthropology* 122, n° 1 (2003) : 38-50. <https://doi.org/10.1002/ajpa.10225>.
- « Définitions : plésiomorphe ». In *Larousse*. Paris, 2020. <https://www.larousse.fr/dictionnaires/francais/pl%C3%A9siomorphe/61624>.
- Fiasson, J. « Précis de zoologie : vertébrés. Tome I, anatomie comparée, par ch. devillers et p. clairambault ». *Publications de la Société Linnéenne de Lyon* 45, n° 7 (1976): 264-264. https://www.persee.fr/doc/linly_0366-1326_1976_num_45_7_14236_t1_0264_0000_2.
- Fiorenza, L., S. Benazzi, O. Kullmer, G. Zampirolo, A. Mazurier, C. Zanolli, et R. Macchiarelli. « Dental macrowear and cortical bone distribution of the Neanderthal mandible from Regourdou (Dordogne, Southwestern France) ». *Journal of human evolution* 132 (2019) : 174-88. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2019.05.005>.
- François, Y., D. Lavergne, et P.-A. Saint-André. « Crâne ». In *Encyclopædia Universalis*. Consulté le 5 novembre 2020. <https://www.universalis.fr/encyclopedie/crane/>.
- Gaspard, M. « Acquisition et exercice de la fonction masticatrice chez l'enfant et l'adolescent (1ère partie) ». *Revue d'orthopédie dento-faciale* 35, n° 3 (2001) : 349-403. <https://doi.org/10.1051/odf/2001022>.
- Gaudy, J.-F., et T. Gorce. « Os maxillaire : morphologie et sinus maxillaire ». In *Atlas d'anatomie implantaire*, 2e édition. Issy-les-Moulineaux: Elsevier-Masson, 2011.
- Granat, J. « Histoire naturelle des dents humaines ». *Société française d'histoire de l'art dentaire*, n° 6 (2001). <https://www.biusante.parisdescartes.fr/sfhad/actes/histoire-naturelle-des-dents-humaines/>. <https://www.biusante.parisdescartes.fr/sfhad/vol6/article03.htm>.
- Héloret, C. « Agénésies dentaires : de la phylogénèse à l'épigénétique ». Thèse d'exercice, Université Toulouse III - Paul Sabatier, 2015. <http://thesesante.ups-tlse.fr/1052/>.
- Kaidonis, J. A., G. C. Townsend, et L. C. Richards. « Brief communication : interproximal tooth wear : a new observation ». *American journal of physical anthropology* 88, n° 1 (1992) : 105-7. <https://doi.org/10.1002/ajpa.1330880109>.
- Kay, R. F., et K. M. Hiiemae. « Jaw movement and tooth use in recent and fossil primates ». *American journal of physical anthropology* 40, n° 2 (1974) : 227-56. <https://doi.org/10.1002/ajpa.1330400210>.
- Kay, R. F., D. Schmitt, C. J. Vinyard, J. M. G. Perry, N. Shigehara, M. Takai, et N. Egi. « The paleobiology of Amphipithecidae, south asian late eocene primates ». *Journal of human evolution* 46, n° 1 (2004) : 3-25. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2003.09.009>.

- Komiyama, O., T. Asano, H. Suzuki, M. Kawara, M. Wada, K. Kobayashi, et S. Ohtake. « Mandibular condyle movement during mastication of foods ». *Journal of oral rehabilitation* 30, n° 6 (2003) : 592-600. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2842.2003.01042.x>.
- Larousse. « Définitions : espèce ». Paris : Larousse, 2020 .
<https://www.larousse.fr/dictionnaires/francais/esp%C3%A8ce/31030>.
- Lavergne J., Vanneuville G., Santoni S., et Cluzel R. *Précis d'anatomie comparée crânio-faciale des vertébrés*. Thoiry : ÉdHeures de France, 1996.
- Le Guyader, H. « La myxine, un vertébré sans vertèbres ? », 2019.
<http://planete.gaia.free.fr/animal/agnathes/myxine.html#vt2>.
- Le Guyader, H., et G. Lecointre. *La classification phylogénétique du vivant. Tome 2*. Belin. 4^e édition, 2017..
- Marcé-Nogué, J., T. A. Püschel, et T. M. Kaiser. « A biomechanical approach to understand the ecomorphological relationship between primate mandibles and diet ». *Scientific reports* 7, n° 1 (2017) : 8364. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-08161-0>.
- Osborn, J. W. « The evolution of dentitions. The study of evolution suggests how the development of mammalian dentitions may be controlled ». *American scientist* 61, n° 5 (1973) : 548-59.
- Plavcan, J. M., V. Meyer, A. S. Hammond, C. Couture, S. Madelaine, T. W. Holliday, B. Maureille, C. V. Ward, et E. Trinkaus. « The Regourdou 1 Neandertal body size ». *Comptes rendus palevol* 13, n° 8 (2014) : 747-54. <https://doi.org/10.1016/j.crpv.2014.07.003>.
- Puech, P. F., P. Warembourg, et L. Mascarelli. « Évolution de la denture permanente des Homininés ». In *EMC. Stomatologie, odontologie*. 22-003-S-10. Issy-les-Moulineaux : Elsevier, 2001. <https://www.em-consulte.com/article/20208/evolution-de-la-denture-permanente-des-hominines>.
- Royannez, M. « Mastication et odf ». Thèse d'exercice, Faculté d'odontologie de Marseille, 2018. <https://dumas.ccsd.cnrs.fr/dumas-01870348>.
- Sardi, M. L., P. S. Novellino, et H. M. Pucciarelli. « Craniofacial morphology in the Argentine center-west : consequences of the transition to food production ». *American journal of physical anthropology* 130, n° 3 (2006) : 333-43. <https://doi.org/10.1002/ajpa.20379>.
- Silk, J. *L'univers et l'infini*. Paris : Odile Jacob, 2005.
- Taieb, M. *Sur la terre des premiers hommes*. Paris : Robert Laffont, 1985.
- Tassy, P. « Hennig Willi (1913-1976) ». In *Encyclopædia Universalis*, 2020. <http://www.universalis-edu.com.sirius.parisdescartes.fr/encyclopedie/willi-hennig/>.
- Thierry, M., J. Granat, et L. Vermelin. « Les agénésies dentaires : origine, évolution et orientations thérapeutiques ». *International orthodontics* 5, n° 2 (2007) : 163-82. [https://doi.org/10.1016/S1761-7227\(07\)90004-2](https://doi.org/10.1016/S1761-7227(07)90004-2).
- Tilotta, F., G Lévy, et A. Lautrou. *Anatomie dentaire*. Issy-les-Moulineaux : Elsevier Masson, 2018.
- Ungar, P. S. *Evolution's bite : a story of teeth, diet, and human origins*. New Jersey : Princeton university press, 2017.
- Verhaegen, M., et P-F. Puech. « Hominid lifestyle and diet reconsidered : paleo-environmental and comparative data ». *Human evolution* 15 (2000) : 175-86. <https://doi.org/10.1007/BF02437445>.
- Volpato, V., R. Macchiarelli, D Guatelli-Steinberg, I. Fiore, L. Bondioli, et D. W. Frayer. « Hand to mouth in a neandertal : right-handedness in Regourdou 1 ». *Plos one* 7, n° 8 (2012). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0043949>.
- Williams, R.C. « The probable mutation effect : neutral alleles and structural reduction ». *human biology* 50, n° 2 (1978) : 173-81. <https://www.jstor.org/stable/41463056>.

Table des figures

Figure 1 : Schéma de la denture temporaire (à gauche) et adulte (à droite)	4
Figure 2 : Constitution de la dent.....	5
Figure 3 : L'os maxillaire avec 1 : le sommet, 2 : la face orbitaire, 3 : la face jugale, 4 : la face infratemporelle	6
Figure 4 : Schéma de la latérale de la mandibule	7
Figure 5 : Schéma de l'articulation temporo-mandibulaire	8
Figure 6 : Diagramme de Hennig.....	11
Figure 7 : Synapomorphie ou simplésiomorphie ?.....	11
Figure 8 : Classification des Primates selon Hervé le Guyader et Guillaume Lecointre.....	12
Figure 9 : Schéma de l'Amibe	14
Figure 8 : Amphioxus branchiostoma lanceolatum.....	15
Figure 9 : Lamproie marine et son orifice buccal de Bach (a) et Viallard (b)	16
Figure 10 : Schéma du neurocrâne et du splanchnocrâne chez le Chondrichthyens	17
Figure 11 : Comparaison des différents types de suspension de la mâchoire, en A : autodiastylique, B : amphistylie, C : hyostylie	18
Figure 12 : Schéma de la vue dorsale l'extrémité céphalique d'un Chondrychtien avec en (1) : le rostre, (2) : l'orbite, (5) : les arcs branchiaux.....	19
Figure 13 : Crâne d'une morue avec (1) : le prémaxillaire, (2) : le maxillaire, (3) : le dentaire, (4) : l'hyomandibulaire, (5) : le palais primaire, (6) : le carré, (7) : l'articulaire.....	20
Figure 14 : Schéma d'un crâne d'un Urodèle	21
Figure 15 : Schéma de la coupe d'une oreille d'un Reptile	23
Figure 16 : Comparaison d'un diapside et d'un synapside.....	24
Figure 17 : Crâne d'un dimétron (pélycosaure)	24
Figure 18 : Crâne d'un Pachygenelus (Thérapside cynodonte).....	25
Figure 19 : Schéma de la double articulation carré-articulaire/squamosal-dentaire	26
Figure 20 : Vue latérale et dorsale du crâne d'un Morganucodon	27
Figure 21 : Recul des choanes : comparaison chez les Reptiles primitifs et les Mammifères	27
Figure 22 : L'articulation chez les Mammifères	28
Figure 23 : Coupe d'une oreille d'un mammifère	28
Figure 24 : Crâne d'un mammifère	29

Figure 25 : Comparaison de la flexion de l'axe basi-crânien entre un Reptile (A), un Mammifère (B), un Chimpanzé (C) et le genre Homo (D).....	31
Figure 26 : Comparaison des torus supra-orbitaire chez le Pongidé, l'Australopithèque et le genre Homo (de gauche à droite).....	32
Figure 27 : Comparaison du crâne chez l'Homme de Néanderthal et l'Homo Sapiens : répercussion sur l'équilibre.....	35
Figure 28 : Schéma de l'entonnoir buccal d'un Agnathe	36
Figure 29 : Schéma d'une écaille placoïde avec en rouge l'émail, en noir la dentine, en gris la chambre pulpaire, en bleu et vert l'épiderme et en jaune le derme.....	37
Figure 30 : Coupe d'une dent labyrinthodonte.....	38
Figure 31 : Les différents modes d'attache à la dent, 1 : acrodontie, 2 : pleurodontie, 3 : thécodontie	40
Figure 32 : Haplodonte (haut) vs triconodonte (bas), schéma inspiré de Puech P.F., Warembourg P., et Mascarelli L., <i>Évolution de la denture permanente des Homininés</i>	40
Figure 33 : Trigonodonte (en haut) et apparition du talonide sur la molaire inférieure (en bas), en vue vestibulaire (à gauche) et vue occlusale (à droite).....	42
Figure 34 : Apparition progressivement de l'hypoconide, l'hypoconulide et l'entoconide formant la molaire tribosphénique inférieure.....	42
Figure 35 : Apparition de l'hypocône contribuant à l'émergence d'une occlusion engrenante, vue occlusale de l'engrènement en haut et vue occlusale de la molaire supérieure.....	43
Figure 36 : Comparaison des engrènements chez les Mammifères (a), les Singes du Nouveau Monde (b), les Singes de l'Ancien Monde (c) et de l'Homme (d)	44
Figure 37 : Schéma des molaires supérieure (S) et inférieure (I) bilophodonte (en haut) et en Y5 (en bas)	45
Figure 38 : L'apparition du métaconide sur la prémolaire inférieure : comparaison chez le Singe, l'Australopithèque et chez l'Homme.....	46
Figure 39 : Comparaison de la forme d'arcade entre le Chimpanzé (A), l'Australopithèque (B) et l'Homme (C).....	47
Figure 40 : Molaire taurodonte avec vue sur sa chambre pulpaire	49
Figure 41 : À droite, tubercule de Carabelli (flèche rouge) sur une première molaire maxillaire droite et à gauche, tubercule de Bök (flèche) sur une deuxième molaire maxillaire	50
Figure 43 : Gabarits occlusaux.....	51
Figure 44 : Photo des dents secteur 3 d'un aborigène montrant une concavité interproximale, développée suite à l'usure en mésial de la première molaire permanente inférieure gauche.....	57

Figure 45 : Modèle virtuel 3D de la mandibule de Regourdou 1 en vue occlusale.....	57
.....	57
Figure 46 : Stries d'usure sur les faces vestibulaires des incisives antérieures de Regourdou 1	58

Table des tableaux

Tableau 1 : Os du splanchnocrâne chez les Ostéichthyens	20
Tableau 2 : Les quatre groupes fonctionnels du crâne d'un Amphibien.....	22
Tableau 3 : Évolution des os de l'oreille moyenne.....	28

Vu, le Directeur de thèse

Vu, le Doyen de l'UFR d'Odontologie

Docteur Fadi BDEOUI

Professeur Louis MAMAN

Vu, le Président d'Université de Paris

Professeur Christine CLERICI

Pour le Président et par délégation,

Le Doyen Louis MAMAN

L'évolution squelettique et dentaire de l'appareil manducateur

Virginie Lor. L'évolution squelettique et dentaire de l'appareil manducateur. 2021. 68 p.: ill., graph., tabl. ;Réf. bibliographiques p. 63-64

Sous la direction de M. Fadi Bdeoui

Université de Paris
UFR d'Odontologie - Montrouge
1, rue Maurice Arnoux - 92120 Montrouge