

Paléontologie systématique (Paléontologie des Vertébrés)
Évolution du chondrocrâne et de la face
des grands anthropoïdes miocènes jusqu'à *Homo sapiens*,
continuités et discontinuités

Anne Dambricourt Malassé

Département de préhistoire du Muséum national d'histoire naturelle, UMR 5198 du CNRS,
Institut de paléontologie humaine, 1, rue René-Panhard 75013 Paris, France

Reçu le 3 janvier 2005 ; accepté après révision le 27 septembre 2005

Disponible sur internet le 01 décembre 2005

Rédigé à l'invitation du Comité éditorial

Résumé

Le chondrocrâne forme la base du crâne embryonnaire mammalien, avec trois noyaux cartilagineux, le basi-ethmoïde, le basi-sphénoïde et le basi-occipital alignés. Il se retrouve organisé différemment à la naissance, selon une verticalisation, du pôle facial vers le pôle occipital. L'origine est une rotation du basi-sphénoïde, corrélative d'un enroulement du tube neural sus-jacent. Les hominidés et leurs descendants présentent une rotation plus importante que chez les grands singes actuels ou fossiles, permanente jusqu'au stade adulte, dont le nouvel équilibre bipède est une conséquence. Leur apparition s'inscrit dans un processus continu qui se perçoit sur les grandes échelles de temps, mais aux effets discontinus. *Pour citer cet article : A. Dambricourt-Malassé, C. R. Palevol 5 (2006).*

© 2005 Académie des sciences. Publié par Elsevier SAS. Tous droits réservés.

Abstract

Evolution of chondrocranium and face in hominids up to Homo sapiens: continuities and discontinuities. The chondrocranium forms the base of the embryonic mammal cranium, with three cartilaginous nucleuses, the basi-ethmoid, the basi-sphenoid and the basi-occipital, all in a same alignment. They are differently aligned at birth, with a verticalization of the facial pole towards the occipital pole. The origin of this verticalization is the rotation of the basi-sphenoid, consequence of the rolling up of the underlying neural tube. The hominids and their descendants present a more important rotation than the living and fossil apes and, for the first time, is permanent from child to adult. Their apparition is inscribed in a process perceivable when one considers time at a large scale: continuous but presenting discontinuous effects. *To cite this article: A. Dambricourt-Malassé, C. R. Palevol 5 (2006).*

© 2005 Académie des sciences. Publié par Elsevier SAS. Tous droits réservés.

Mots clés : Chondrocrâne ; Face ; Sphénoïde ; Hominidés ; Équilibres ponctués ; Bipédie ; Paradigme

Keywords: Chondrocranium; Face; Sphenoid; Punctuated equilibria; Bipedalism; Paradigm

Adresse e-mail : iphadm@mnhn.fr (A. Dambricourt Malassé).

Abridged english version

In mammals, the chondocranium is the very first supporting tissue to differentiate. It forms the cranium basis. Constituted of three cartilaginous nucleuses, it is plan and remains plan except for primates: a fold appears at the end of the embryonic period, more important for the more recent embryogenesis. It has been shown since 1987 that it is the rotation of the central cartilaginous nucleus, the basi-sphenoid, in tight correlation with the elongation of the neural plate, followed by the front to back roll-up of the pre-chordal extremity of the neural tube that is at the origin of the more vertical position. The entire external and internal craniums are subject to the architectonics, determined by its amplitude. With the apparition of hominids (4.4 Ma *Ardipithecus ramidus*), this rotation produces the verticalization of the base, and the apparition of the sphenoidal clivus. Furthermore, this embryonic dynamic stays permanent from child to adult, in opposition with all other embryogenesis represented by the different living species. All the skeleton is reorganised from the *septum nasi* (face) to the sacrum, and at the same time, engaged, after birth, in a bipedal permanent equilibrium (the flexion is permanent). The type of this evolution is punctuated, and can be observed for *Paranthropus*, *Homo*, and once again for *Homo sapiens*. This discovery meets the conclusions of the number of authors who dissociate the emergence of hominids from the desertification, which is, by the way, much less drastic than the micro-ecological hypothesis thought it to be. They also have discovered that the first hominids were tree dwellers and climbers, living in forested semi-tropical environment (South Africa) and diversified (open forest, trees and savannah). Hence, it is important to distinguish the different embryonic structural organisations, the different species that they produce, occupying different ecological environments, to avoid confusing the different levels of organisation: gradualism and stage equilibriums correspond to different scales of time.

1. Introduction

Les anatomistes distinguent, dans le crâne, le neurocrâne, ou crâne cérébral, et le viscérocrâne, ou crâne facial, avec la mandibule (et l'os hyoïde). Ces deux régions anatomiques sont rarement considérées sous l'angle de leur morphogenèse commune, c'est-à-dire leur origine cartilagineuse. Cet éclatement de l'anatomie explique les difficultés d'interprétation rencontrées

en paléontologie humaine, quand il s'agit d'aborder l'évolution du crâne dans son ensemble, car c'est l'ensemble des tissus de soutien qui évolue de façon géométriquement coordonnée : il faut pouvoir en comprendre les régulations. Les difficultés s'estompent si l'on considère la chronologie du développement, dès la période embryonnaire. Cette approche, engagée depuis 1984 [5], est encore isolée, tandis que de récents travaux s'engagent pour la période fœtale [14]. Au début de la morphogenèse embryonnaire, il n'existe que le chondrocrâne, qui est le premier élément squelettique de l'embryon à se former chez les mammifères. Il correspond à la base du neurocrâne, auquel s'ajoutent, en connexion avec sa face inférieure, le cartilage du premier arc branchial (la mandibule) et le cartilage de Reichert, qui appartiennent au splanchnocrâne. La base se forme à partir de trois amas de cellules cartilagineuses alignés dans le même plan, le basi-ethmoïde, le basi-sphénoïde et le basi-occipital. Cette organisation est peu connue en paléoprimatologie et paléontologie humaine. Or, elle aide à comprendre les origines de la lignée humaine, c'est-à-dire l'apparition d'un squelette basi-crânien et axial (de l'ethmoïde au sacrum) verticalisé et en bipédie permanente. La conformation plane est commune à tous les embryons de primates actuels, des prosimiens à l'homme. Les espèces fossiles des primates avaient donc un chondrocrâne plan lors de l'embryogenèse, qu'il s'agisse d'Adapidae (prosimiens), de Propithecidae (petits singes), de Dryopithecidae (grands singes) ou d'Hominidae (Australopithecinés). Mais les fossiles, majoritairement adultes, montrent des bases fléchies. Que s'est-il passé entre l'embryogenèse et l'adulte ?

2. Le nouvel intérêt pour la flexion de la base

Depuis le développement de l'imagerie médicale, on observe un regain d'intérêt pour les origines de cette flexure [16,21]. Néanmoins, la plupart des recherches demeurent sur l'ancienne thèse de la fœtalisation de Louis Bolk, énoncée en 1921, selon laquelle la conformation fléchie serait un caractère embryonnaire mammalien d'origine, conservé chez l'homme. Les auteurs cherchent à résoudre la conservation de l'angle, chez l'humain, dans l'idée d'une influence mécanique due à l'enroulement des hémisphères cérébraux, lors de leur développement fœtal. D'importants moyens d'investigation en IRM ont été récemment appliqués à l'étude d'une série de fœtus humains, les résultats montrant qu'il n'existe pas de corrélations [13].

En effet, les nombreuses recherches développées en orthopédie dento-maxillo-faciale ont déjà constaté que, lors de la phase fœtale, la base est animée d'une rythmicité entre contraction et extension, donc déjà bien avancée dans son développement, alors que le cervelet et le néo-cortex se développent selon leurs trajectoires propres. La première question à résoudre était l'origine de la flexion au cours de l'embryogenèse. Pour comprendre l'origine de cette conformation fléchie, nous avons établi une synthèse des travaux en embryologie entre 1984 et 1987, découvrant les travaux de Lévi parus en 1900 [15]. Ils révèlent une connaissance anatomique du chondrocrâne édifiée à partir de procédés d'agrandissements photographiques, d'une précision remarquable (Fig. 1). Ces travaux décrivent la déformation du chondrocrâne chez l'homme, étape par étape. La morphogenèse débute avec la rotation du basi-sphénoïde au cours de la septième semaine embryonnaire, suivie du basi-occipital (le blastème le plus postérieur), au cours de la huitième et dernière semaine. Le sphénoïde et le basioccipital forment alors le clivus, dont la face externe, ou face pharyngienne, correspond au fond de la gorge.

Ces travaux cherchent également les relations entre la base et la face [22]. Toutefois, ceux-ci n'intègrent pas encore les constats développés par les différentes écoles françaises, qui tiennent compte des vecteurs de croissance comparables à des tores, notamment les vecteurs du sphénoïde. Ce sont les déséquilibres de plus en plus fréquents entre le maxillaire et la mandibule, qui ont

incité les orthodontistes à s'intéresser au sphénoïde [2, 11,12]. Ces questions de santé publique convergent avec les questions liées à la dégradation des écosystèmes (pollution, disparition de nombreuses espèces), plutôt qu'avec celles liées au réchauffement. Les relations de cause à effet entre les écosystèmes et les paramètres qui contrôlent la dynamique du sphénoïde ne sont pas connues, elles ne sont pas encore étudiées ; néanmoins, un colloque a déjà tenté d'engager la sensibilisation dans ce sens [1].

3. Le prognathisme et la position du trou occipital chez l'embryon humain

Il importe donc de commencer par étudier les trois noyaux cartilagineux de la base, puisque leur expansion dans l'espace et leur changement de position interviennent dans la construction progressive du crâne, depuis la position du trou occipital jusqu'au prognathisme facial, à la fois comme charpente et comme contraintes dynamiques. Chacun de ces trois noyaux cartilagineux correspond à l'un des trois futurs étages de la base du crâne (ou fosses cérébrales), repérables dès la période fœtale, après la plicature (Fig. 2). La position du foramen magnum dépend donc de la rotation embryonnaire du basi-sphénoïde et du basi-occipital.

Concernant la face, au terme de la période embryonnaire, celle-ci est formée de deux étages séparés par la cavité buccale avec (1) la partie supérieure, comprenant une partie des orbites, le maxillaire et le pré-maxillaire, et (2) la partie inférieure avec mandibule (dont le cartilage de Meckel). Les deux étages ne sont pas en articulation, la denture n'existe pas (Fig. 3). En revanche, ils sont en connexion avec le chondrocrâne, bien avant que la flexion ne s'actualise. La face supérieure s'étouffe autour d'une maquette cartilagineuse, le *septum nasi*, qui forme la cloison nasale. C'est une lame perpendiculaire au basi-éthmoïde, lequel est en connexion avec le sphénoïde, ce qui lui confère un double déterminisme topologique, basi-crânien et facial. Il est donc sous l'influence de la rotation du sphénoïde. La mandibule est en connexion avec le chondrocrâne par l'extrémité postérieure de son cartilage, intégrée dans la capsule otique, une volumineuse structure connexe avec sphénoïde et le basi-occipital. Son extrémité postérieure est donc, elle aussi, sous l'influence de la rotation du sphénoïde.

La partie faciale de la mandibule doit s'accorder avec le maxillaire et le pré-maxillaire, mais la régulation des contraintes d'équilibration n'est pas encore comprise. Pour comprendre les régulations, il convient

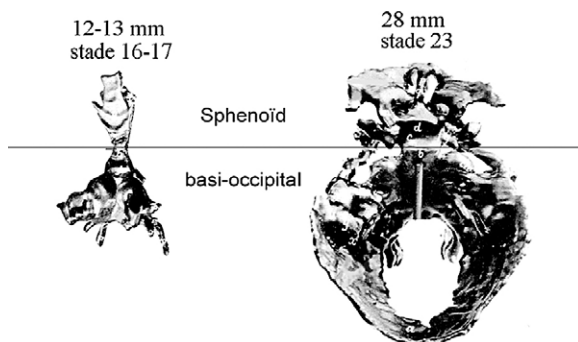


Fig. 1. Deux stades de l'embryogenèse du chondrocrâne humain en vue supérieure (endocrânienne), le pôle vertébral vers le bas. Aux stades 16–17, le corps du sphénoïde et le basi-occipital sont alignés et forment le *planum basale*. Au stade 23, stade final de l'embryogenèse, le post-sphénoïde et le basi-occipital sont redressés et alignés, formant le clivus (d'après [15]).

Fig. 1. Two stages of the human chondrocranium embryonic development. At stages 16–17, the *planum basale* with sphenoid and basi-occipital are in the same alignment. At stage 23, end of the embryonic period with the post-sphenoid and the basi-occipital in the same alignment (clivus) forming an angulation with the presphenoid.

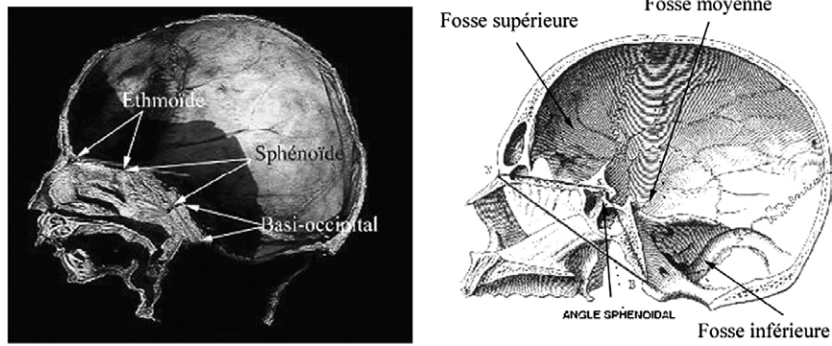


Fig. 2. Coupe sagittale médiane d'un crâne *Homo sapiens* au stade foetal et adulte (échelle variable).
Fig. 2. Sagittal slide of *Homo sapiens* skull at foetal and adult stages (variable scale).

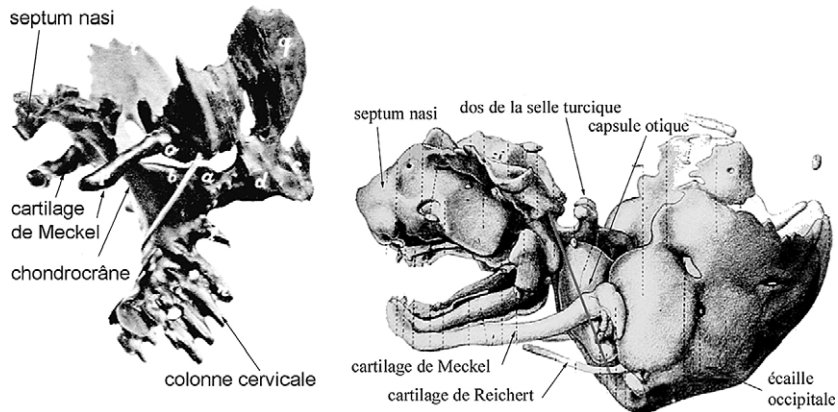


Fig. 3. Le chondrocrâne humain en vue exocrânienne inférieure avant la rotation (chondrocrâne plan) et au terme de celle-ci (chondrocrâne fléchi) : l'extrémité postérieure du cartilage de Meckel est basculée vers le bas et l'avant, alors que son extrémité antérieure est redressée vers le haut et l'arrière. Le dos de la selle turcique marque la brisure de la base et son gain de verticalité.

Fig. 3. Human chondrocranium in exocranial and inferior view before the rotation (flat) and at the end of this flexion (flexed chondrocranium): the posterior end of the Meckel's cartilaginous is pushed downward and forward, whereas its anterior end is backward straightened. The sellae turcica materializes the flexure and the raise in verticality.

de commencer par connaître l'origine de la rotation du sphénoïde.

4. L'origine de la rotation sphénoïdale

Nous avons montré [6] qu'il s'agit d'un phénomène épigénétique qui se déroule au terme de la période embryonnaire, lié à l'élongation de la plaque neurale qui suit la formation de la corde dorsale (celle-ci induit la segmentation du squelette axial, Fig. 4). Le blastème cartilagineux central, ou basi-sphénoïde, est alors bipartite. Sa portion la plus caudale, le post-sphénoïde, enchâsse l'extrémité de la corde dorsale. L'autre partie, ou pré-sphénoïde, n'appartient plus au squelette axial métamérisé. Entre les deux, se forme la synchondrose intra-sphénoïdale (considérée comme une articulation cartilagineuse). La partie céphalique de la plaque neu-

rale continue de s'allonger, mais elle dépasse l'extrémité de la corde qu'elle suivait jusque-là, en amorçant une rotation ventro-dorsale (redressement de la tête), dont l'axe est l'apex de la corde. Les mouvements se déroulent dans un premier temps au-dessus du chondrocrâne, qui reste plan.

Lorsque la rotation du tissu neural dépasse 90° et qu'elle s'inverse, devenant dorso-ventrale, elle s'accompagne d'un basculement des tissus sous-jacents. Ils correspondent à la partie du tube neural restée au-dessus de la corde et au post-sphénoïde. Celui-ci bascule comme Lévi l'a décrit, autour de son axe transversal, vers le bas et l'avant (Fig. 5). C'est l'origine de la flexion de la base.

La synchondrose intra-sphénoïdale qui sépare les deux blastèmes maintient un équilibre entre les nouvelles tensions, le pré-sphénoïde bascule dans le sens in-

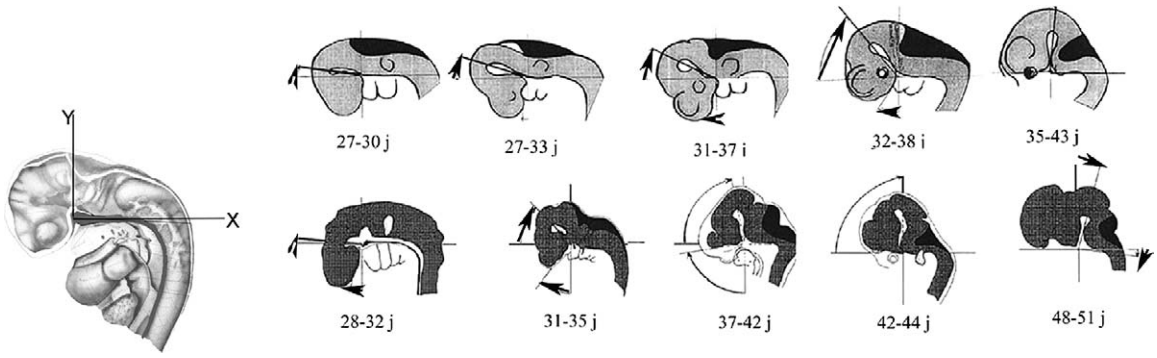


Fig. 4. La corde et l'extrémité céphalique du tube neural. La corde dorsale sert de référence (axes x et y) pour suivre le mouvement des tissus chez un Cercopithecidae (Macaca, haut) et *Homo sapiens* (bas).

Fig. 4. The chord and the cephalic neural tube. The chord is the geometrical reference to describe and to compare the movements of the tissues in Cercopithecidae (above) and *Homo sapiens* (below).

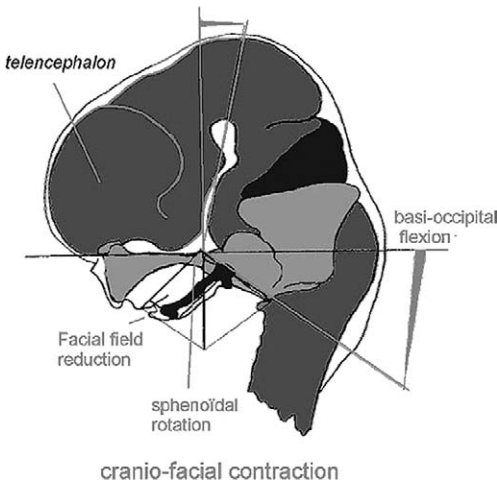


Fig. 5. Stade final de l'embryogenèse, le segment de l'axe X en avant de la corde a effectué une rotation supérieure à 90° ; le post-sphénoïde et le basi-occipital ont basculé vers l'avant et le bas.

Fig. 5. Final stage of embryogenesis, the rotation of the neural segment that is in front of the chord is superior to 90°; the post-sphenoid and basi-occipital are moved forward and downward.

verse du post-sphénoïde, c'est-à-dire vers le bas et l'arrière. Il se produit alors un phénomène de contraction de la base, qui repositionne les tissus connexes du chondrocrâne en les rapprochant de l'axe vertical. Les tissus connexes qui forment le splanchnocrâne suivent aussi ce processus ; l'articulation de la mandibule bascule vers l'avant et le bas et se rapproche de la symphyse, laquelle se redresse dans le sens inverse, du bas vers le haut et vers l'arrière. L'ensemble de ces rééquilibres morphogénétiques est donc la conséquence de la dynamique de la plaque neurale, centrée sur l'apex de la corde. La dimension verticale de la base du crâne et la verticalisation de l'axe cranio-sacré apparaissent donc très tôt au cours de l'ontogenèse, ce sont des

contraintes architectoniques embryonnaires qui en sont à l'origine. Chez *Homo sapiens*, où elles sont les plus récentes, elles résultent d'une certaine évolution.

5. L'amplitude de rotation sphénoïdale et la chronologie phylogénétique

La rotation est très faible chez les prosimiens où elle peut s'étudier chez les espèces actuelles, quel que soit le stade du développement. La base est longue et étroite, le trou occipital est en position caudale, la face allongée est en avant du neurocrâne, la mandibule illustre cette conformation. Les plus anciennes espèces fossiles de prosimiens sont apparues vers 55 Ma (Adapidae), les adultes ont la même conformation chondrocrânienne que les espèces actuelles, celle-ci n'a donc pas changé. En d'autres termes, les espèces actuelles illustrent bien ce qu'il se passait chez l'embryon il y a 55 Ma. Mais puisque l'évolution existe et irréversiblement, puisque ce phénomène embryonnaire épigénétique part toujours d'une base plane qui tourne sur son axe transversal, la contraction du sphénoïde ne pouvait que s'accroître. Ce phénomène embryonnaire a donc évolué en donnant nécessairement des chondrocrânes plus contractés. On le constate, mais après 20 Ma, avec les Parapithecidae et Propliopithecidae vieux de 35 Ma, les mandibules et les bases de crânes l'attestent (*Aegyptopithecus*). Et, à nouveau, elle n'a plus augmenté jusqu'aux espèces actuelles de petits singes, comme les Cercopithecidae (Fig. 6).

Cette évolution s'est réactualisée, *mais pas avant quinze millions d'années*, et ce sont les premiers grands singes (Proconsulidae) qui apparaissent. On retrouve ensuite la stabilité génétique de la nouvelle mémoire morphogénétique avec des espèces fossiles, mais aussi

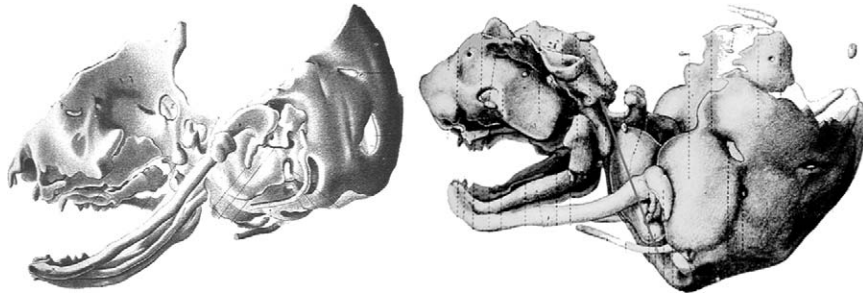


Fig. 6. À gauche, crâne d'un embryon d'un Cercopithecidae au terme de l'embryogenèse, comparé à celui d'*Homo sapiens*. L'embryogenèse des Cercopithecidae est apparue avec les premiers simiens, elle existe depuis 35 Ma ; celle d'*Homo sapiens* actuel n'a pas 200 000 ans et est plus contractée avec une bascule nette de la région occipitale.

Fig. 6. Left: final stage of the embryonic skull of Cercopithecidae in comparison with *Homo sapiens*. The Cercopithecids embryogenesis exists since the first simians species, i.e. 35 Myr ago, whereas modern *Homo sapiens* embryogenesis is younger than 200 000 years, more contracted with a clear occipital bascule.

actuelles, qui développent les mêmes mandibules, maxillaires et occlusions, comme les Ponginés (Pongo) et les Paninés (Gorilla et Pan), soit une mémoire stable depuis vingt millions d'années. Quinze millions d'années après les premiers Proconsulidae, cette évolution s'est réactualisée et ce sont les premiers hominidés. À ce seuil, le rythme s'inverse et s'accélère ; en 5 Ma, la dernière évolution constatée est l'émergence d'une base devenue courte et large, avec un trou occipital en position inférieure, *Homo sapiens*. Qu'en est-il des fossiles qui succèdent aux grands singes ?

6. L'origine de la bipédie permanente

On comprend donc qu'une coordination existe entre les vecteurs de croissance du maxillaire et de la mandibule et qu'elle soit restée difficile à appréhender, tant que l'os central de la base du crâne, le sphénoïde, n'était pas considéré. Les deux arcades dentaires se trouvent en concordance à travers un système en boucle, qui part du *septum nasi* pour se retrouver sous ce *septum*. Toute une chaîne de régulations s'organise autour d'axes de rotation propres au chondrocrâne. Par ce même réseau morphogénétique, elles se trouvent en connexion avec le basi-occipital, c'est-à-dire avec l'orientation de la colonne cervicale. L'ensemble du crâne gagne en verticalité ce qu'il perd dans sa dimension longitudinale ; la colonne cervicale se rapproche, elle aussi, du pôle facial. La verticalisation du squelette axial est synchronisée de celle de la base et de la face, c'est une même conséquence de la rotation sphénoïdale. Une augmentation de la rotation du sphénoïde entraîne donc une verticalisation du squelette axial ainsi qu'une réorganisation tridimensionnelle de la base, avec un changement de position du trou occipital et de la face, dans le sens d'un raccourcissement général. Celui-ci est

compensé par un élargissement dans le plan transversal (la frontalisation des rochers ou des alvéoles incisivo-canines). Ce phénomène de contraction cranio-faciale et ses étapes dans la lignée humaine a été confirmé [17, 18]. Ainsi, dès lors que l'on considère la maquette cartilagineuse du squelette embryonnaire, des questions classiques posées en paléontologie humaine sont résolues, comme le moindre prognathisme ou la position du trou occipital ; il s'agit d'une verticalisation simultanée du chondrocrâne et des structures connexes. Ce phénomène est également à l'origine de l'équilibre locomoteur bipède permanent. Chez les grands singes, le rapprochement embryonnaire des tissus pré-chordaux et chordaux est déjà important. La nouvelle contraction s'accompagne alors d'effets émergents, comme la conservation de la dynamique de rotation permanente du sphénoïde jusqu'au stade adulte [7]. Le squelette axial reste sur son gain de verticalité, alors que, jusqu'au grand singe après la naissance, la base reprenait un équilibre en extension (retour à l'équilibre au sol en appui sur les quatre membres).

La rotation du sphénoïde des plus vieux hominidés se voit peu sur sa face pharyngienne (externe), si on l'étudie dans le plan sagittal. Mais en vue endocrânienne, elle est nette et bien plus prononcée que sur une espèce de grand singe (Fig. 7).

Ainsi, la verticalité est d'origine interne et ponctuelle (non graduelle). Elle apparaît d'abord sur la face interne de la base du crâne (Australopithécinés), avant de se généraliser à la face exocrânienne chez Homo, où la verticalisation de la base est encore accentuée, et chez *Paranthropus* où, en vue exocrânienne, elle est marquée pour le sphénoïde, mais encore absente pour le basi-occipital [9]. Dans les deux cas, la nouvelle contraction du sphénoïde a des répercussions sur l'équilibre postural et la face (frontalisation incisivo-canine

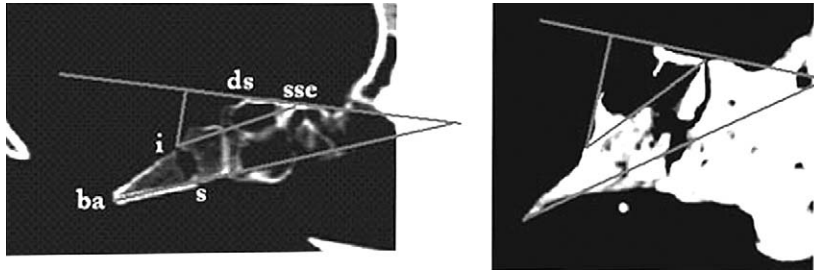


Fig. 7. Coupe sagittale médiane de l'unité occipito-sphénoïdo-ethmoïdale au stade adulte, Chimpanzé (gauche) et *Australopithecus africanus* (St s 5). L'*Australopithecus* montre un gain de verticalité à hauteur du clivus sphénoïdal qui n'existe pas chez le paniné (i-ds-sse) : ba, basion ; ds, dorsum sellae ; i, face interne de la synchondrose sphéno-occipitale ; s, face externe de la synchondrose sphéno-occipitale ; sse, synchondrose sphéno-ethmoïdale.

Fig. 7. Medial sagittal slide of the adult occipito-spheno-ethmoidal unit, chimpanzee (left) and *Australopithecus africanus* (St s5). The raise of the australopithecine sphenoid is materialized with new angular measurements (i-ds-sse): ba, basion; ds, dorsum sellae; i, inner side of the sphenoccipital synchondrosis; s, exocranial side of the sphenoccipital synchondrosis; sse, sphenoccipital synchondrosis.

chez le Paranthrope, moindre projection de l'étage moyen et inférieur de la face chez Homo). Concernant le crâne de *Sahelanthropus tchadensis*, les éléments en présence sont typiques d'un chondrocrâne de grand singe, qu'il s'agisse du crâne déformé (moulage observé lors de sa présentation officielle à l'Académie des sciences en 2004) ou de la reconstitution virtuelle exocrânienne [25] qui, en vue de profil, ne donne pas accès aux points homologues de la base. C'est le profil sagittal médian de la base qui permettra de vérifier la position reculée du foramen magnum, et de confirmer l'appartenance du fossile à la lignée des grands singes africains, l'organisation transversale de la base en vue inférieure étant typiquement celle d'une flexion de grand singe.

7. Gradualisme ou équilibres ponctués

Le chondrocrâne a une valeur phylogénétique, du fait qu'il se forme précocement. Non seulement il est déterminant par ses changements morphologiques et topologiques mais, en raison de sa rotation sur son axe transversal, il est également un marqueur phylogénétique. Concernant les hominidés, la question de leur origine est radicalement différente des scénarios classiques paléocologiques : leur crâne (et le squelette axial) a une signification phylogénétique, ou macroévolutive : c'est une évolution caractéristique du type de processus comme Gould et Eldredge les ont définis, à savoir une alternance de très longues stases et de mutations ponctuées. Ces phénomènes ne sont discernables que dans les très longues périodes géologiques, il s'agit donc d'un équilibre ponctué. Au seuil hominien d'une nouvelle contraction du basiphénoïde, la verticalisation de l'axe céphalo-caudal devient importante et reste permanente, ce qui se traduit pas un équilibre locomoteur au

sol, en appui sur les deux seuls membres postérieurs, et par une télencéphalisation qui en assure le contrôle psychomoteur. Cet équilibre est celui de l'axe embryonnaire verticalisé après plusieurs mutations ponctuées allant toujours dans le même sens. Il est question (1) de dynamique interne et (2) du nombre de stases antérieures. Ceci est tout à fait distinct d'une nécessité qui ne trouve sa causalité que dans l'immédiateté d'une fluctuation climatique, sans référence à une mémoire phylogénétique, par ailleurs sensible à d'autres contraintes qu'environnementales (par exemple, le second principe de la thermodynamique, valable pour les macromolécules d'ADN). L'équilibre ponctué a également été admis par Ernst Mayr après qu'il eut considéré l'os iliaque humain et celui de l'hominien (communication personnelle en 1997 à l'Institut de paléontologie humaine). La discontinuité n'est pas due à l'état lacunaire des données, c'est un constat paléontologique qui renvoie à une réalité, c'est-à-dire les régulations morphogénétiques : la flexion de la base est continue jusqu'au stade adulte ou elle s'arrête. Des confusions sont alors apparues entre les caractères et les processus évolutifs : c'est parce qu'il apparaît des discontinuités entre les trajectoires de croissance qu'il s'est produit une évolution, mais elle est saltationniste, irréversible et très espacée dans le temps.

8. Définition de l'hominidé : une dynamique de rotation sphénoïdale permanente (de l'embryon au stade adulte)

La définition de l'hominidé est donnée par la logique de cette évolution : le chondrocrâne étant le premier tissu de soutien qui se forme, il impose le critère de la dichotomie entre la lignée des grands singes et des hominidés. Le type d'occlusion est également significatif

d'une architecture ; des études poursuivies en orthodontie l'ont montré [10]. Avant les Australopithecins, la base du crâne n'est jamais en flexion continue après la naissance ; elle est en extension, comme le sont encore les espèces actuelles de primates (le trou occipital migre en position caudale). Dans ce cas, l'occlusion entre les deux arcades dentaires est stabilisée par une importante intercuspidation : on parle de « verrouillage occlusal ». Cette intercuspidation, marquée chez les grands singes au niveau des canines et des prémolaires, ne se retrouve chez aucun Australopitheciné. L'occlusion des hominidés correspond à un changement important de l'embryogenèse du tube neural ; les cellules des crêtes neurales qui colonisent les bourgeons faciaux et qui contribuent à la différenciation des germes dentaires ne sont plus dans le même contexte épigénétique. Consécutivement, l'association de dents de type paniné avec la plus vieille base connue typique d'une flexion hominienne, à l'origine d'un nouveau taxon, *Ardipithecus ramidus* [23] ne peut être retenue, les contraintes morphogénétiques montrant que cette association ne peut pas exister naturellement. Elle est d'autant moins plausible que les fossiles sont séparés par un kilomètre de distance. Le squelette locomoteur de type arboricole, associé à la base isolée, n'est pas incompatible en revanche, puisqu'il ne s'agit pas, précisément, des mêmes contraintes évolutives. Différentes espèces fossiles sont en présence, vivant dans un environnement à dominante forestière [24] : leur équilibre au sol dépend de leur embryogenèse et du degré de verticalisation de l'axe céphalo-caudal, le long de la chorde dorsal. Le contrôle psychomoteur est différent et innovant chez les hominidés. En restant proche des faits, on constate qu'il s'agit de la plus ancienne co-existence connue de grands singes et d'hominidés arboricoles.

9. Embryogenèse et phylogénèse, émergence des systèmes biologiques complexes

Si, pour un paléoprimatologue, la verticalisation de la base est plus interpellante que la verticalisation de la symphyse mandibulaire, par exemple, pour un théoricien de l'évolution morphogénétique, ou pour un clinicien de la posture et de l'occlusion, le problème posé reste le même. Dans le cadre de l'école anglo-saxonne, qui considère un caractère émergent comme une réponse à une nécessité adaptative écologique, le vide symphysaire est incompréhensible. Or, il renvoie à la même « nécessité » architectonique embryonnaire que le redressement du clivus. Quelles sont les nécessités de cette évolution, à quels mécanismes font-elles référen-

ces ? Alors que pendant trois millions d'années, l'équilibre apparu avec les Australopithecus a fait ses preuves, pour quelles raisons la raréfaction du couvert forestier induirait-elle deux nouvelles amplitudes de rotation embryonnaire ? Pourquoi *Paranthropus*, contemporain d'*Homo*, disparaît-il au lieu d'évoluer ? Et pourquoi ne plus évoquer la disparition lente des arbres pour l'émergence d'*Homo sapiens*, alors qu'il s'agit du même phénomène ? Les grands singes asiatiques vivaient dans des milieux ouverts et étaient plus généralisés que ne le sont les espèces actuelles ; or, ou ils se sont éteints, ou ils ont survécu dans les milieux plus humides et sont devenus arboricoles. Puisqu'il est attesté que les premiers hominidés étaient arboricoles, l'émergence de la verticalité au terme de l'embryogenèse s'est faite (1) dans le milieu placentaire et (2) dans un environnement occupé par des grands singes arboricoles. Il paraît naturel que les femelles gestantes aient plutôt recherché les milieux riches en eau, nécessaires à la synthèse du liquide amniotique comme à l'allaitement des nouveau-nés, d'autant plus que tout indique une gestation et un sevrage plus longs que chez les grands singes [3,8].

En novembre 1995, lors d'une allocution publique, P.V. Tobias déclare l'abandon de la thèse du réchauffement climatique. C'est donc dans une perspective phylogénétique que se trouvent des éléments de réponse à l'origine de cette évolution, avec la prise en compte de mécanismes qui ne se perçoivent que sur le long terme et qui s'inscrivent dans des logiques internes [4], traitées dans les sciences de la complexité et des systèmes auto-organisés [20]. La nécessité du gain de verticalité reste donc l'une des questions les plus complexes. Le rôle architecte du climat dans l'organogenèse des primates n'est pas démontré ; en revanche, les embryologistes considèrent qu'il s'agit du rôle de gènes architectes engrammés depuis des centaines de millions d'années dans la mémoire génétique. De même, les principes ontogénétiques de contraction cranio-faciale sont confirmés par l'efficacité des traitements orthodontiques ; ils sont fondés sur la prise en considération de contraintes d'équilibration internes auto-organisées. Cette efficacité représente une confirmation et une validation de la découverte des principes morphogénétiques, et non pas phylogénétiques, de contraction cranio-faciale. De troublantes confusions ont été publiées à ce sujet en direction d'un large lectorat, par exemple : « la loi biodynamique fondamentale d'Anne Dambricourt Malassé, loi évolutive obsolète, qui oublie de convoquer (sic) les facteurs environnementaux » [19]. Il n'existe aucune loi évolutive « biodynamique fonda-

mentale» dans la littérature. En revanche, il existe bien une découverte sur des règles morphogénétiques et les modalités de leur évolution, qui situe *Homo sapiens* correctement dans la phylogénèse des primates, c'est-à-dire au stade de la dernière embryogenèse. Il en émerge des troubles de la croissance qui n'apparaîtront, et ne se soigneront, ni chez les chimpanzés, ni chez les gorilles, ni chez les orangs-outans.

Les aptitudes humaines à analyser les longues durées et à prévoir les implications des actes choisis en connaissance de cause semblent aller de pair avec cette singularité phylogénétique où verticalisation, télécéphalisation et conscience réflexive sont liées par une nécessité que l'on qualifie de systémique. Les propriétés évolutives du génome sont aussi fragiles que les équilibres écologiques. Si le paradigme de la crise climatique planétaire mio-pliocène devait être juste, le réchauffement annoncé de la planète devrait être à l'origine d'une nouvelle embryogenèse depuis le génome d'*Homo sapiens*. On ne peut l'affirmer, mais poser la question sous cet angle permet d'en mesurer la portée, à un moment précis où les espèces animales et végétales sont confrontées à toutes formes de pollution humaine, notamment celle de l'eau douce, donc de tous les liquides amniotiques, une eau qui va aussi en se raréfiant.

Remerciements

Mes remerciements vont au Professeur Phillipp V. Tobias de l'université du Witwatersrand, Johannesburg, pour l'accessibilité aux fossiles, aux scanners ainsi que pour la richesse de ses discussions.

Références

- [1] P. Andrieux, D. Hadjouis, A. Dambricourt Malassé, L'identité humaine en question, Éditions Artcom, Paris, 2000.
- [2] A. Bjork, V. Skeiller, La croissance du maxillaire dans les trois dimensions, comme le révèle radiographiquement la méthode des implants, Rev. Orthop. Dent.-Fac. 111 (18) (1984) 281–298.
- [3] J. Chaline, A. Dambricourt Malassé, J. David, B. Magniez-Jannin, F. Marchand, D. Courant, J.-J. Millet, Quantification de l'évolution morphologique du crâne des hominidés et hétérochronies, C. R. Acad. Sci Paris, Ser. IIa 326 (1998) 291–298.
- [4] J. Chaline, A. Durand, A. Dambricourt Malassé, B. David, F. Magniez-Jannin, F. Marchand, Were climatic changes a driving force in hominid evolution?, in: M.B. Hart (Ed.), Climates: Past and Present, Geol. Soc., Lond., Spec. Publ. 181, (2000) 185–198.
- [5] A. Dambricourt Malassé, Ontogénèses, paléontogénèses et phylogénèse du corps mandibulaire catarhinien. Nouvelle interprétation de la mécanique humanisante, thèse, Muséum national d'histoire naturelle, laboratoire de préhistoire, Institut de paléontologie humaine, Paris, 1987.
- [6] A. Dambricourt Malassé, Hominisation et foetalisation C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. II 307 (1988) 199–204.
- [7] A. Dambricourt Malassé, Continuity and discontinuity during modalities of hominization, Quat. Int. 19 (1993) 85–100.
- [8] A. Dambricourt Malassé, Un nouvel angle de la base pour une meilleure compréhension de la morphogénèse basi-cranienne des hominidés et des modalités évolutives, Biométrie et anthropologie de la tête, de la face et du cou, Cahiers d'anthropologie et de biométrie humaine 23 (1–2) (2005).
- [9] A. Dambricourt Malassé, M.-J. Deshayes, F. Magniez-Jannin, J. Chaline, D. Marchand, A solution to human paradox: fundamental ontogenies and heterochronies, Hum. Evol. 14 (4) (1999) 277–300.
- [10] M.-J. Deshayes, Reconsidération de la croissance cranio-faciale au cours de l'ontogénèse et de l'évolution. Implications pour les traitements en orthopédie dento-faciale, Rev. Stomatol. Chir. Maxillofac. 25 (3) (1991) 353–365.
- [11] M.-J. Deshayes, A new ontogenetic approach to craniofacial growth, J. Masticat. Health Soc. 7 (1997) 1–104.
- [12] R.G. Gudin, B. Godard, Les troubles dyspnéiques des sphères oro-faciales et pharyngées. Leur influence sur la morphogénèse cranio-faciale et leur rapport avec la posture mandibulaire en période de croissance, Rev. Orthop. Dent.-Fac. 23 (4) (1973) 407–425.
- [13] N. Jeffery, F. Spoor, Brain size and the human cranial base: a prenatal perspective, Am. J. Phys. Anthropol. 118 (2002) 324–340.
- [14] N. Jeffery, F. Spoor, Ossification and midline shape changes of the human fetal cranial base, Am. J. Phys. Anthropol. 123 (2004) 78–90.
- [15] G. Levi, Beitrag zum Studium der Entwicklung des knorpeligen primordial Craniums des Menschen, Arch. Mikros. Anat. Entwickl. 55 (1900) 341–414.
- [16] D.E. Lieberman, F. Callum, C.F. Ross, J. Matthew, M. Ravosa, The primate cranial base: ontogeny, function and integration, Am. J. Phys. Anthropol. 43 (2000) 117–169.
- [17] A. Maître Robert, L'origine du langage articulé. Le tractus vocal et ses relations avec la base du crâne et la mandibule, thèse, Muséum national d'histoire naturelle, Paris, 2002.
- [18] J.-J. Millet, Morphométrie comparée de l'ontogénèse crânienne des hominoïdes actuels et fossiles, thèse, Muséum national d'histoire naturelle, Paris, 2003.
- [19] P. Picq, Au commencement était l'homme, Odile Jacob, Paris, 2003.
- [20] J. Ricard, Complexité biologique, in : Comptes rendus du colloque organisé par l'Institut Jacques-Monod et parrainé par l'Académie des sciences, C. R. Biologies 326 (2003) 131–132.
- [21] C.F. Ross, M.J. Ravosa, Basicranial flexion, relative brain size and facial kyphosis in nonhuman primate, Am. J. Phys. Anthropol. 91 (1993) 305–324.
- [22] F. Spoor, P. O'Higgins, C. Dean, D.E. Lieberman, Anterior sphenoid in modern humans, Nature 397 (1999) 572.
- [23] T.D. White, G. Suwa, B. Asfaw, *Australopithecus ramidus*, a new species of early hominid from Aramis, Ethiopia, Nature 371 (1994) 306–312.
- [24] G. Woldegabriel, T.D. White, G. Suwa, G. Renne, Ecological and temporal placement of Early Pliocene hominids at Aramis, Ethiopia, Nature 371 (1994) 330–333.
- [25] C.P.E. Zollikofer, M.S. Ponce de León, D.E. Lieberman, F. Guy, D. Pilbeam, H.T. Likus, P. Mackaye, M. Vignaud, Brunet, Virtual cranial reconstruction of *Sahelanthropus tchadensis*, Nature 434 (2005) 755–759.