



UNIVERSITE DU BURUNDI
FACULTE DES LETTRES ET SCIENCES HUMAINES
DEPARTEMENT DE SOCIO-ANTHROPOLOGIE
Filière : Anthropologie

ANTHROPOLOGIE PHYSIQUE

SYLLABUS DE COURS
BAC II (CM: 45h, TP: 15h)

Par

Pr Elie SADIKI
Archéologue préhistorien

Année académique 2024-2025

Bujumbura, juin 2025

Objectif du cours

Le présent cours d'anthropologie physique enseigné à des étudiants de BAC II, dans la filière d'Anthropologie, a pour objectif d'aider les étudiants à posséder, dans le domaine des sciences biologiques et plus particulièrement en génétique et en anthropologie, des connaissances de base.

Objectifs spécifiques

Le cours d'Anthropologie physique vise à rendre les étudiants capables de mener une réflexion critique sur l'impact de la sélection naturelle dans la société. Il cherche à inculquer aux apprenants les connaissances relatives aux origines des primates et des hominidés sur base de la théorie évolutionniste. De plus il les aide également à aborder la diversité biologique de l'*Homme* dans le temps et dans l'espace et à apporter les notions scientifiques indispensables pour la maîtrise critique de nombreux domaines où aspects biologiques et sociaux qui sont complémentaires. Le présent cours est axé sur les travaux pratiques et ceux dirigés cotés visant à aider les apprenants à intérioriser les connaissances apprises en classe. Au terme du cours, un examen est organisé pour vérifier les connaissances retenues.

Approche pédagogique

Le présent cours est organisé en deux parties principales :

- la partie magistrale concernant les concepts généraux relatifs à l'anthropologie physique et les différentes connaissances relatives aux résultats des travaux de recherche disponibles. L'interaction entre l'enseignant et l'apprenant est matérialisé par des échanges sur l'évolution de l'homme dans différentes conditions géo-climatiques et socio-culturelles.
- la partie pratique axée sur les travaux de recherche documentaire et les exposés effectués en classe.

Méthode d'évaluation

L'évaluation sera faite en cours de formation où l'étudiant fera une recherche documentaire sous forme de Travail coté (/4pts). De plus, des travaux dirigés seront également faits et cotés. (/4pts). En plus des travaux effectués, un examen sera organisé (/12pts). En général les travaux pratiques seront cotés sur 40% alors que l'examen sera coté sur 60%. La deuxième session sera cotée sur 100%.

Table des matières

Objectif du cours	0
Objectifs spécifiques	1
Approche pédagogique.....	1
Méthode d'évaluation.....	1
INTRODUCTION GENERALE.....	4
CHAPITRE 1 : LA PALEOANTHROPOLOGIE ET LA PREHISTOIRE AU PRESENT	4
1.1. L'homme et la mémoire de l'évolution	5
1.2. La volonté de progrès d'enracinement et de durée	6
1.3. L'évolution vient du présent.....	6
1.4. L'homme au sommet de l'évolution ?	7
1.5. Comment évoluer	8
CHAPITRE 2. L'EVOLUTION DES HOMINIDES	9
2.1. Deux exemples d'hominides	9
2.1.1. Le seul <i>hominidé</i> actuel.....	9
2.1.2. <i>Lucy</i>	11
2.2. Les changements de forme du crâne.....	12
2.3. Ontogenèse et hétérochronies	13
CHAPITRE 3. LES PREMIERS REPRESENTANTS DES HOMINIDES	15
3.1. Toumaï, Orrorin et Ardipithèque	15
3.2. <i>Australopithèques</i> et groupes apparentés	15
3.2.1. Les Kenyanthropes.....	16
3.2.2. Les Australopithèques, graciles et robustes	16
CHAPITRE 4. LE GENRE <i>HOMO</i> : UN GROUPE D'HOMININES PLANETAIRE	19
4.1. Les grandes étapes de l'évolution du genre <i>Homo</i>	19
4.1.1. <i>Homo habilis</i> : premier représentant du genre <i>Homo</i>	19
4.1.2. <i>Homo erectus</i> , <i>Homo antecessor</i> , ... et autres Pithécanthropes.....	19
4.2. L'Homme moderne et les néandertaliens	21
4.3. La notion de race en anthropologie physique : évolution et conservatisme	22
4.4. De la race à l'aube du 20 ^e siècle.....	22
4.5. Adaptation biologique et variation dans l'espèce humaine : le cas des pygmées d'Afrique	24
4.6. Historique	25
CHAPITRE 5. LA COMMUNICATION DES HOMINIDES	27
5.1. Caractéristiques historiques des langages humains naturels	27

5.2. Le palais des hominidés. Comparaison avec les grands singes et l'homme moderne...	29
5.3. Etude faite sur le palais osseux.....	33
CHAPITRE 6. EVOLUTION DE LA DENTURE PERMANENTE DES HOMINIDES	37
6.1. La famille des hominidés dans le règne animal.....	37
6.1.1. Embranchement des Vertébrés.....	37
6.1.2. Infraclasse des Euthériens	38
6.1.3. Ordre des Primates	39
6.1.4. Primates simiens	39
6.1.5. Primates hominiens	39
6.2. Transformations évolutives des dents.....	40
6.2.1. Dents des Reptiles.....	40
6.2.2. Dents des Reptiles mammaliens	40
6.2.3. Dents des premiers Mammifères	41
6.2.4. Dents des Primates	43
6.3. Généralités sur les hominidés	52
CONCLUSION	55
BIBLIOGRAPHIE	56

INTRODUCTION

Nous vieillissons, nous mangeons mal, nous nous déchirons entre clans et communautés. Et de ces problèmes et d'une foule d'autres qui sont notre lot contemporain, nous débattons comme si l'homme avait toujours été le même, comme s'il échappait à la nature, comme s'il n'était pas né d'une longue, très longue et très chaotique évolution.

Cette évolution humaine a été mise au jour par la théorie évolutionniste. L'évolutionnisme est une théorie qui admet une évolution des espèces vivantes au cours des générations. Cette théorie est reprise et popularisée par Charles Darwin dans son livre *De l'origine des espèces* (1859). Elle considère que, étant donné que tous les individus d'une espèce diffèrent au moins légèrement, et que seule une partie de ces individus réussit à se reproduire, seuls les descendants des individus les mieux adaptés à leur environnement participeront à la génération suivante (sélection naturelle). Selon cette théorie, l'Homme moderne serait un lointain descendant des chimpanzés et des gorilles. Certains chercheurs ont tenté d'appliquer la théorie évolutionniste à l'anthropologie et à la sociologie.

CHAPITRE 1 : LA PALEOANTHROPOLOGIE ET LA PREHISTOIRE AU PRESENT

Une société humaine peut-elle vivre sans mémoire et sans récit sur les origines ? Le rôle des mythes fondateurs, établis *a posteriori*, consiste à installer une sorte de légitimité, un ancrage dans un monde qui change. De cette nécessité ontologique découle la belle diversité des cosmogonies des peuples actuels et passés de la terre. Mais, depuis un siècle et demi, les sciences construisent patiemment un récit plus grand que tous les autres, celui des origines et notre évolution, qui embrasse tous les hommes et les espèces. Il ne peut pas ne pas avoir d'incidence sur notre avenir commun. Toutefois, les éléments clés de notre passé ne sortent pas seulement des fossiles, des sites archéologiques ou des sédiments. Plus grave encore est la façon dont nos agissements et nos errements conduisent à la disparition de la diversité des cultures, des espèces et des vestiges du passé. Que seront les générations futures si on efface à jamais la possibilité qu'elles construisent leur propre mémoire ?

1.1. L'homme et la mémoire de l'évolution

Dans un récit chorégraphié intitulé *Danser avec l'évolution*, la dernière scène évoque la fin de la préhistoire et la disparition des autres hommes, ceux de Néandertal, de Solo et de Flores :

« Ils disparaissent dans les coulisses d'une humanité des possibles désormais réduite à notre seule espèce. Pourquoi avons-nous perdu la mémoire d'une humanité partagée avec d'autres hommes ? Un étrange oubli de la part d'homo sapiens sapiens, l'homme censé savoir. »

Quel étrange paradoxe, en effet, puisque, quelques dizaines de millénaires plus tard, nos ancêtres inventent les agricultures, la sédentarisation, les cités, les écritures et les grandes religions ; autrement dit naissance de l'histoire et des grands récits écrits, notamment sur les commencements, des récits qui, hier de façon inconsciente et aujourd'hui de manière militante, ignorent nos origines naturelles, jusqu'à les contester par tous les moyens.

Tel est donc le paradoxe : le mémoire des écritures, celle de la culture des grandes civilisations, se fonde sur l'ignorance, puis sur le refus des autres mémoires, celles qui ne sont pas écrites. « Tout est dans le texte » et ses exégèses. A cause de cet « alphabocentrisme », on prétendra que les peuples sans écriture n'ont pas de mémoire – tristes tropismes. Les autres témoignages du passé, ceux laborieusement extraits de la terre grâce à l'archéologie, sont confrontés à l'arrogance de l'écriture, l'interprétation des textes refusant la mise à l'épreuve épistémique avec les faits. Aujourd'hui, « les mots et les choses » s'associent dans une archéologie de la

mémoire, les choses ouvrant l'immense perspective d'un enracinement universel de l'histoire bien avant les écritures et les hommes.

L'histoire moderne et la préhistoire, en tant que discipline, émergent au XVIII^e siècle et se constituent au siècle suivant, ainsi que les théories de l'évolution.

1.2. La volonté de progrès d'enracinement et de durée

Cette vision va infléchir le sens de l'histoire, la conditionner à ses fins. L'histoire de la vie, avec la paléontologie et ses fossiles, subit le même traitement, l'évolution se concevant comme une longue procession guidée par sa fin ultime, l'avènement de l'homme. Formidable réductionnisme imposé par sa finalité, ce qu'on appelle l'hominisation. Les fossiles et les outils s'inscrivent dans une histoire déjà écrite, comme le rappelle André Leroi-Gourhan dans *Le Geste de la Parole*.

Une véritable science de la mémoire de l'évolution et de l'homme ne voit le jour qu'au cours des dernières décennies, grâce à un changement de paradigme considérable, qui s'abstrait de l'idée de finalité pour partir des conséquences de l'évolution, des relations de parenté entre les espèces ou classifications, pour mieux en constituer son récit historique. On part donc de la structure du présent pour ouvrir le champ de la mémoire.

1.3. L'évolution vient du présent

On se souvient des critiques adressées au structuralisme de Claude Lévi-Strauss de nier l'histoire. Pourtant, l'idée d'évolution ne vient pas de la découverte des fossiles, qui sont les témoins de l'évolution, mais de la structure du vivant, des classifications issues du travail des systématiciens. Il a fallu du temps pour comprendre que les relations de ressemblance entre les espèces actuelles sont les conséquences d'une histoire, ce que Darwin avait clairement énoncé, et ce qui reste encore mal compris. Les avancées des connaissances sur nos origines en ont été retardées.

En effet, si on arrange les espèces tout en ayant une idée présumée de leur évolution- la systématique évolutionniste-, on fait émerger la lignée humaine d'un groupe indifférencié de grands singes. C'est le grade des « pongidés », représentés actuellement par les chimpanzés, les gorilles et les orangs-outans. Comme ces « pongidés » actuels vivent en Afrique et en Asie, on a recherché les origines de notre lignée sur l'un ou l'autre continent, le but étant de compléter une histoire déjà écrite. A partir des années 1960, on a classé les espèces en ne se préoccupant pas de leur évolution, dans une approche purement structurale fondée sur des caractères

anatomiques, génétiques et comportementaux. Pour classer les espèces en fonction de leurs relations de parenté, on ne s'occupait plus des espèces, mais de caractères partagés, ancestraux, dérivés, etc. On a établi un arbre phylogénétique reposant sur la distribution de ces caractères, qui sont la mémoire de l'évolution. Ce n'est que dans un second temps qu'on a tenté de reconstituer l'histoire évolutive des lignées, en interpellant les données de la paléontologie et de l'archéologie.

Pour revenir aux origines de la lignée humaine, dès 1871, Darwin a formé l'hypothèse que les grands singes africains-les chimpanzés et les gorilles- étaient, non pas nos ancêtres, mais plus proches dans la nature actuelle et que, en raison de ces relations de parenté, nous avons un dernier ancêtre commun ou DAC, ayant vécu quelque part en Afrique. Il faut attendre l'année 1959- soit un siècle après la publication de *L'origine des espèces*- pour que commence enfin la grande aventure de la paléoanthropologie africaine, magnifiquement confirmée par les découvertes récentes d'*Orrorin* au Kenya et de Toumaï au Tchad, très proche de notre DAC avec les chimpanzés actuels et datés de 7 à 6 millions d'années. La reconstitution de notre passé commence avant tout dans le présent.

Les fossiles apparaissent le plus souvent comme la mémoire de l'évolution. En fait, la paléontologie entretient encore des relations difficiles avec les théories de l'évolution, notamment en paléoanthropologie. Il y a une controverse entre, d'un côté, les découvertes de Toumaï et d'*Orrorin* et, d'un autre côté, les systématiciens et les généticiens. Ces derniers prétendent que la séparation entre notre lignée et celle des chimpanzés se fait entre 5 et 7 millions d'années ; les autres repoussent cette date vers 8 et 10 millions d'années puisqu'ils considèrent que leurs fossiles sont déjà engagés sur notre lignée, donc après DAC. Pour eux, seuls les fossiles donnent le temps, ce qui est vrai, mais ils ne disent rien sur le cadre phylogénétique. Plus largement, les fossiles étaient connus avant qu'émergent les théories de l'évolution. Léonard de Vinci avait compris qu'il s'agissait de vestiges d'animaux anciens ; Voltaire pensait que ce n'était que stupidité, lui. Ce sont des classifications, issues d'une analyse structurale du vivant, qui ont ouvert le temps de l'évolution et qui, dans un second temps, ont fait des fossiles des porteurs de mémoire.

1.4. L'homme au sommet de l'évolution ?

Il n'y a pas de sommet de l'évolution, mais des temps de l'évolution. La vie a évolué pendant des milliards d'années avant que les hommes ne marchent sur la Terre ; elle continuera d'évoluer pendant des milliards d'années après que les hommes auront disparu, en évoluant

peut-être vers d'autres espèces- incertitude du posthumain, ou, plus certainement, de l'après-humain – et avant que le soleil n'explode et ne détruise la Terre – Certitude stellaire. Aujourd'hui, il ne reste qu'une seule espèce d'hommes mais partout sur la Terre, ce qu'aucune autre espèce n'a jamais pu réaliser. Sommes-nous alors les derniers survivants ou les vainqueurs ? De telles questions sortent du domaine des sciences et interpellent la philosophie et la théologie.

1.5. Comment évoluer

En termes d'adaptation, il existe deux stratégies extrêmes : les stratégies quantitatives dites r et les stratégies qualitatives dites K.

Les stratégies r sont celles d'un environnement sans contraintes, avec pour seule attitude de se reproduire au plus vite, pour un investissement parental limité : c'est le cas des rongeurs et de leurs prédateurs. Mais il arrive toujours un moment où les ressources atteignent leurs limites. Il s'ensuit une période sévère de sélection. Ce fut la stratégie nécessaire pour répondre à la crise du logement dans les années 1960 ; c'est ce qu'ont fait récemment les espagnols avec le bétonnage hallucinant de leurs côtes grâce au crédit facile.

L'autre stratégie, dite K, se manifeste dans des conditions de forte compétitivité. Elle mobilise l'investissement sur l'éducation, la protection et la culture. C'est le cas des grands singes et des hommes : un seul petit après une longue gestation, un long rapport à la mère et au groupe, l'apprentissage de savoir-faire, etc. On fait donc un pari sur la qualité et la capacité à s'adapter. Cette stratégie nous a permis, à nous les grands singes actuels et passés, de survivre face à l'expansion des autres singes. C'est la course de la reine rouge.

Face à une crise, une attitude consiste à se recroqueviller, à protéger les acquis en demandant des décisions protectionnistes. Cela peut aider un temps, mais jamais longtemps, car l'isolement dans l'évolution, c'est l'avant-dernière étape avant l'extinction. L'attitude protectionniste est par nature antiadaptative et, à moins qu'il en soit ainsi dans les autres communautés écologiques ou sociétés, cela ne perdure jamais.

CHAPITRE 2. L'EVOLUTION DES HOMINIDES

Les Homininés, qui appartiennent à l'Ordre des Primates sont apparus récemment du point de vue géologique, il y a 8Ma environ lors de la séparation avec le groupe qui donna les Chimpanzés. Ces Homininés, qui furent très diversifiés, sont aujourd'hui représentés par une espèce unique, qui est cosmopolite : l'Homme.

Dans ce qui va suivre nous allons d'abord voir deux exemples d'Homininés afin de mettre en évidence quelques caractéristiques de notre famille. Nous poursuivrons par une étude des premiers représentants de ce taxon et nous terminerons par l'étude du genre *Homo* aussi bien du point de vue biologique que culturel car, comme nous le verrons, c'est avec le genre *Homo* que le développement culturel prend son essor.

2.1. Deux exemples d'hominides

2.1.1. Le seul *hominidé* actuel

Dans l'étude de l'homme moderne, nous nous concentrerons sur les aspects ostéologiques car ce sont pratiquement les seuls caractères accessibles sur les espèces fossiles. Il faut cependant garder présent à l'esprit que l'homme présente de nombreux caractères très particuliers tels qu'une pilosité réduite, un langage articulé, etc.

L'homme est un primate bipède exclusif. En d'autres termes les membres supérieurs ont perdu leur fonction locomotrice (sauf exception) au profit d'une fonction uniquement manipulatrice. L'homme est aussi caractérisé par un développement important du volume cérébral par rapport à la masse corporelle. Cette bipédie permanente entraîne des modifications caractéristiques, dont les plus importantes et les plus évidentes d'un point de vue ostéologique, sont les suivantes:

- Le foramen magnum, ou trou occipital, est placé sous le crâne, permettant au crâne de reposer en équilibre sur la colonne vertébrale,
- Un développement important du neurocrâne et une réduction des superstructures crâniennes et de la face,
- Le bassin est court et évasé chez l'homme alors qu'il est long et vertical chez les grands singes. En effet, chez nous, le bassin porte les viscères et supporte le poids du corps, alors que chez un animal quadrupède, les viscères sont portés par la ceinture abdominale,
- Des fémurs orientés vers l'intérieur.

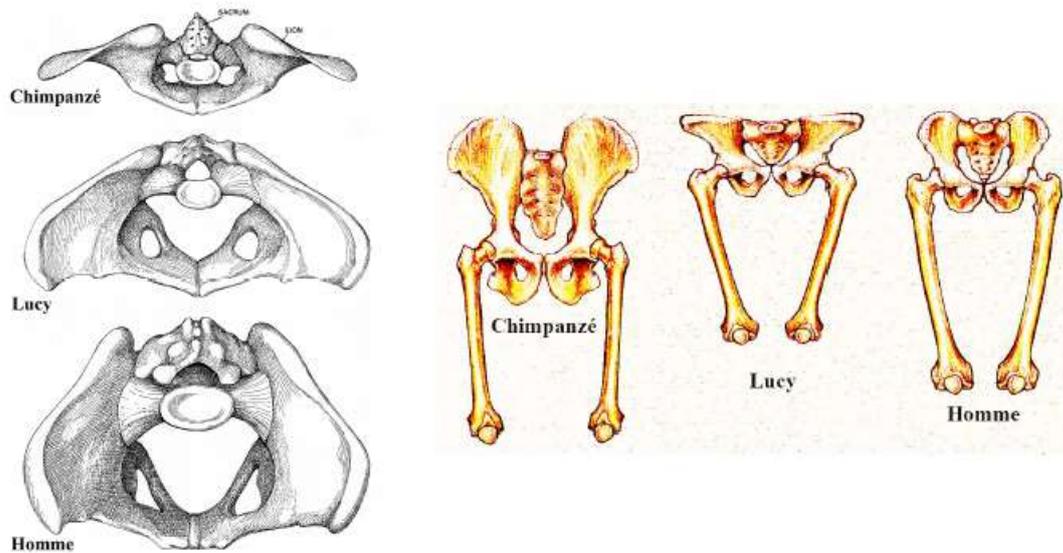


Figure 2 : Bassin de Chimpanzé et d'Homme vu du dessus et vu de face (d'après Lovejoy (1990) à droite et Bacon (1999) à gauche)

Selon Tardieu (1993) qui a Afin analysé l'ontogénèse de l'angle bicondylaire du fémur humain, qui permet la position adductée des genoux chez l'homme, cet angle est nul chez le nouveau-né et qu'il apparait en lien avec l'apprentissage de la marche. La formation de cet angle correspond à un phénomène morphogénétique exclusivement diaphysaire, indépendant de la croissance de l'épiphyse distale. Nous montrons que l'angle d'obliquité fémorale, qui apparait occasionnellement chez certains primates non humains, n'est pas homologue de celui que l'on observe chez l'homme.

En outre, l'homme est le seul animal à avoir développé une technologie qui lui permette de beaucoup s'affranchir du milieu extérieur et même d'emporter certains de ses congénères sur des corps célestes autres que la Terre. L'outil, n'est cependant pas suffisant pour définir l'homme comme on le pensait auparavant. En effet, certaines espèces utilisent aussi des outils aussi bien chez les Grands Singes que chez certains Corvidés (Oiseaux), et l'utilisation de ces outils n'est pas innée, mais est le résultat d'un apprentissage. Aucune autre espèce n'a, cependant, développé l'outillage aussi loin que ne le fait l'homme. Ainsi, l'étude de l'évolution humaine nécessite de prendre en compte les aspects technologiques et culturels.

Nous allons donc essayer de déterminer où et quand les caractéristiques des hominidés (bipédie, développement important de l'encéphale, industries, ...) sont apparus.

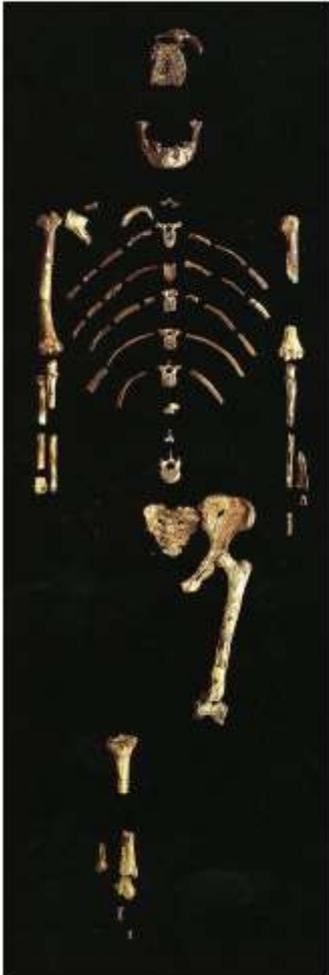
2.1.2. Lucy

Lucy a été découverte en 1974 par l'équipe franco-américaine dirigée par Johnson et Coppens en Ethiopie dans la région de l'Afar, au lieu-dit Hadar et provient de dépôts datés entre 3,4 M.a et 2,8 M.a et a été attribuée à l'espèce *Australopithecus afarensis*. Ces restes sont exceptionnels car près de 40% du squelette est conservé.

La morphologie du bassin et des fémurs traduit un comportement bipède. En effet, le bassin est court et évasé ce qui le rapproche plus de celui des hommes modernes que de celui des Grands Singes. De même, le fémur présente une orientation oblique qui le rapproche plus de celui de l'homme moderne que des Grands Singes. En outre, les crânes d'australopithèques plus complets que celui de Lucy montrent tous une position du foramen magnum sous le crâne comme chez l'homme moderne. Lucy est donc bien un homininé. Cependant, le bassin et le fémur de Lucy ne sont pas identiques à celui de l'homme moderne, ce qui traduit une bipédie différente de la nôtre. En outre les membres supérieurs ainsi que le genou traduisent des capacités arboricoles qui n'existent pas chez notre espèce. La bipédie permanente est attestée aussi par la piste de Laetoli (Tanzanie) datée de 3,6 Ma.

Cependant le crâne de Lucy présentait un faible volume crânien (450 cm³ environ), plus proche de celui d'un chimpanzé (380 cm³) que de celui d'un homme moderne (1400 cm³ environ). Ainsi, la bipédie est apparue avant le développement cérébral.

Les premiers représentants de la lignée humaine devront donc présenter des adaptations à une bipédie plus ou moins usuelle et un développement crânien proche de celui d'un chimpanzé. Ce n'est que plus tard dans l'évolution que les hominidés présenteront un développement important de l'encéphale. L'image des restes de Lucy se trouve à la page suivante.



2.2. Les changements de forme du crâne

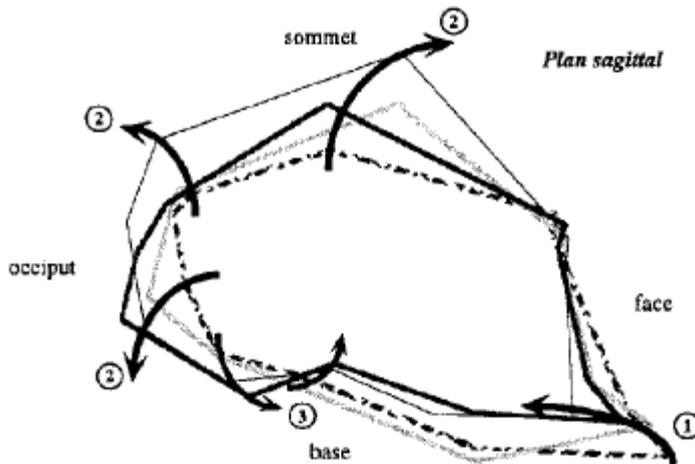
Les champs vectoriels obtenus par la comparaison des spécimens pris deux à deux permettent de visualiser les différences morphologiques qui existent entre les trois plans d'organisation reconnus, indépendamment des différences de taille qui affectent les crânes.

L'évolution du plan « Singe supérieur » au plan « Australopithèque » se caractérise par un recul de la face, une rotation de l'arrière du crâne vers le bas et un gonflement de la voûte. L'évolution du plan « Australopithèque » au plan « Homo » est marquée par un recul de la face, une élongation du crâne vers l'arrière (dolichocéphalie) et surtout par la forte bascule du trou occipital vers l'avant (avec un renversement de direction par rapport à la ligne horizontale). On note également la séparation définitive du bregma et du stephanion, un eapomorphie du genre *Homo*. Cette séparation est concomitante du notable accroissement de la capacité crânienne observé par ailleurs.

Dans le groupe des hommes archaïques, *Homo neandertalensis* de la Chapelle-aux-Saints se singularise par un allongement du crâne, qui semble entraîner un basculement du trou occipital vers l'arrière. Des hommes archaïques à l'homme moderne, on constate une accentuation du

recul de la face, qui devient verticale, et un fort gonflement du crâne dans toutes les directions, d'où une forme plus sphérique. Il faut y ajouter la disparition du caractère simien que du bourrelet sus-orbitaire.

Les recherches déjà faites confirment l'existence d'une contraction crânio-faciale qui s'effectue para-coups, comme cela a déjà été démontré au niveau de la mandibule (Dambricourt Malassé, 1987).



Par quel processus cette évolution s'est-elle réalisée ?

2.3. Ontogenèse et hétérochronies

Une comparaison de la morphologie crânienne d'un jeune *Pan troglodytes* et d'un adulte d'*Homo sapiens* dans le plan sagittal (Millet, 1997) montre que les deux crânes (taille exclue) sont presque semblables. On note, en particulier, la grande ressemblance dans le contour de la voûte supérieure, la verticalité de la face, la position du trou occipital à la base du crâne. La similitude observée indique qu'au niveau du crâne la morphologie juvénile du singe supérieur est globalement conservée chez l'adulte d'*Homo sapiens*. C'est cette analogie de forme, modélisée ici, qui avait conduit Bolk (1915, 1926) à parler de foetalisation du crâne humain et Gould (1977, p. 365) à parler de néoténie. Toutefois, il est difficile de rapporter l'ensemble du développement à un seul type d'hétérochronie car, comme Reilly et al. (1997) l'ont montré, les hétérochronies doivent être analysées caractère par caractère. Quelques-unes de ces différences s'expliquent par la prolongation de certaines phases ontogénétiques. Par exemple, la formation des neurones, qui se poursuit plus longtemps chez l'homme que chez le singe (huit semaines contre deux), résulte probablement d'un processus d'hypermorphose. Cette prolongation entraîne alors un décalage des phases suivantes de développement. Au niveau du

développement du crâne, la forme arrondie du crâne juvénile et la position inférieure du trou occipital, se maintenant jusqu'au stade adulte chez l'homme, sont vraisemblablement à rapporter à un processus d'hypomorphose (*sensu* Reilly et al., 1997). La similitude de position du trou occipital chez les jeunes gorilles et chimpanzés et les hommes modernes explique que les grands singes soient « bipèdes » dans les mois qui suivent leur naissance. Mais ces derniers perdent cette « bipédie », à un an pour les gorilles et à environ seize mois pour les chimpanzés, par suite d'une bascule du trou occipital vers l'arrière, ce qui induit une tendance à la quadrupédie (Millet, 1997).

Chez *Homo sapiens*, la bascule vers l'arrière du trou occipital n'a jamais lieu. Si l'on considère le moment d'apparition du caractère somatique adulte comme l'aboutissement des trajectoires ontogénétiques, l'arrêt du déplacement du trou occipital chez l'homme est en fait à rapporter à une hypomorphose. C'est le même phénomène qui, chez l'axolotl *Ambystoma mexicanum*, bloque la morphologie à un stade « prémétamorphique », et non une décélération comme on le croyait jusqu'ici (Reilly et al., 1997). Le même processus explique sans doute l'absence chez l'homme du bourrelet sus-orbitaire, des canines en forme de croc et des puissants muscles masticateurs. D'autres différences s'expliquent par un report de la mise en place d'un organe qui apparaît plus tardivement. Par exemple, l'apparition de la M1 (3-1 ans chez les singes contre 6-7 ans chez l'homme) correspond à un tel report, qui provoque l'allongement de la phase lactéale (elle est presque doublée). Le processus hétérochronique associé est un post-déplacement. La même interprétation peut être avancée pour expliquer le recul de l'apparition de la maturité sexuelle, qui passe de 6-7 ans chez le chimpanzé à 12-14 ans chez l'homme, doublant ainsi la durée de la phase de substitution.

L'analyse caractère par caractère de la formation de la morphologie humaine montre qu'elle résulte de plusieurs processus hétérochroniques. Le bilan au niveau de la morphologie correspond, d'une part, à une hypermorphose du développement neuronal qui allonge la phase embryonnaire et, d'autre part, à une hypomorphose de la morphologie générale du crâne, qui détermine l'allure paedomorphique juvénile reconnue par de nombreux auteurs, et enfin à plusieurs post-déplacements de caractères, qui expliquent l'aspect retardé du développement des hommes par rapport à celui des singes supérieurs.

CHAPITRE 3. LES PREMIERS REPRESENTANTS DES HOMINIDES

Les critères décrits précédemment vont nous permettre de déterminer quels sont les premiers hominidés et quand sont-ils apparus.

3.1. Toumaï, Orrorin et Ardipithèque

Les premiers primates présentant des caractéristiques de la lignée humaine, et en particulier la bipédie, sont localisés à la fin du tertiaire, et plus particulièrement à la fin du Miocène (23-5,8 Ma) dans le Méssinien (7 à 5,3 Ma). Actuellement trois espèces, appartenant à trois genres différents, sont connues:

- Ardipithèque (*Ardipithecus ramidus*), en Ethiopie
- *Orrorin tugenensis*, au Kenya
- Toumaï (*Sahelanthropus tchadensis*), au Tchad

Ces trois primates sont compris dans l'intervalle 8 à 6 Ma (Sauf *Ardipithecus* qui est connu entre 6 et 4,4 Ma). Ces fossiles, très fragmentaires, présentent des caractères permettant de les rapprocher de la lignée humaine. En effet, chez *Orrorin* la morphologie du fémur et, en particulier, le long col fémoral, traduit une bipédie plus ou moins usuelle. Chez les Ardipithèques, la morphologie du pied montre un pouce nettement moins opposable à ce qui existe chez les autres primates. Toumaï n'est représenté que par un crâne déformé sans sa base. Il est donc impossible de savoir si cette espèce était bipède, mais différents caractères crâniens le rapproche de la lignée humaine comme la face faiblement prognathe. Ces premiers représentants de notre lignée sont mal connus et de nombreuses autres espèces devraient être découvertes dans les années à venir. *Orrorin* et *Ardipithecus* proviennent d'Afrique de l'Est et Toumaï du Tchad, donc à l'ouest du rift Est-Africain.

3.2. Australopithèques et groupes apparentés

Le groupe, encore mal défini, des premiers primates à l'origine de la lignée humaine a donné naissance à au moins trois groupes d'hominidés :

- les kenyanthropes
- les Australopithèques (ou Australopithèques graciles)
- les Paranthropes (ou Australopithèques¹ robustes)

¹ Les Paranthropes et les Australopithèques graciles sont parfois regroupés dans le genre *Australopithecus*.

3.2.1. Les Kenyanthropes

Les *Kenyanthropus*, genre défini en 2001 avec *Kenyanthropus platyops*, correspondent à une branche qui a divergé assez rapidement du groupe des australopithèques et qui n'a pas donné de descendance. Le seul intérêt de ce groupe dans le cadre de ce sujet est d'illustrer l'aspect buissonnant de l'évolution des hominidés.



3.2.2. Les Australopithèques, graciles et robustes

L'ensemble formés par les Australopithèques et les Paranthropes est très diversifié (on connaît aujourd'hui six espèces attribuées à *Australopithecus* et trois à *Paranthropus*) daté entre 4,2 Ma (*A. anamensis*) et environ 1 Ma pour *Paranthropus boisei*. Ils proviennent tous d'Afrique de l'Est et du Sud, le long de la Rift Valley), sauf *A. bahrelghazali* qui a été trouvé au Tchad, donc beaucoup plus à l'ouest. Les six espèces d'*Australopithecus* sont les suivantes:

- *Australopithecus anamensis* (entre 4,2 et 3,9 Ma)
- *Australopithecus afarensis* (cette espèce comprend Lucy) (3,7-2,9 Ma)
- *Australopithecus bahrelghazali* (cette espèce comprend Abel) (3-3,5 Ma)
- *Australopithecus africanus* (entre 3 et 2,3 Ma)
- *Australopithecus garhi* (2,5 Ma)
- *Australopithecus sediba* (1,95 et 1,78 Ma ; ce fossile a été décrit en 2010)

Il y a trois espèces de Paranthropes :

- *Paranthropus robustus* (entre 1,8 et 1,4 Ma)
- *Paranthropus aethiopicus* (entre 2,2 et 1,9 Ma)
- *Paranthropus boisei* (entre 2,9 et 1 Ma)

Les caractéristiques du squelette post-crânien et en particulier ceux du bassin et du fémur ainsi que la position du trou occipital montrent que ces espèces étaient toutes bipèdes. Cependant, différents caractères, et en particulier la morphologie du bassin, la forme du pied et l'articulation du genou, montrent que la bipédie pratiquée par les australopithèques était différente de la nôtre. La bipédie pratiquée par les australopithèques, en particulier Lucy, n'était pas adaptée à des déplacements sur de longues distances ou à grande vitesse, mais adaptée à un mode de locomotion alliant déplacement au sol et arboricolisme. En effet, leurs membres inférieurs et supérieurs présentent des adaptations à l'arboricolisme, notamment l'articulation du coude et de l'épaule.

Il ne faut pas considérer que la bipédie des Australopithèques n'est pas efficace et qu'elle constitue un intermédiaire entre celle des Grands singes et l'Homme moderne. Elle était parfaitement adaptée à leur environnement de savane arborée².

Tout comme Lucy, les Australopithèques et les Paranthropes ont un volume endocrânien faiblement développé. Il est à peine supérieur à celui des Chimpanzés. Il ne semble pas que les australopithèques aient développé un outillage, sauf peut-être *A. garhi* (mais cela est très contesté).

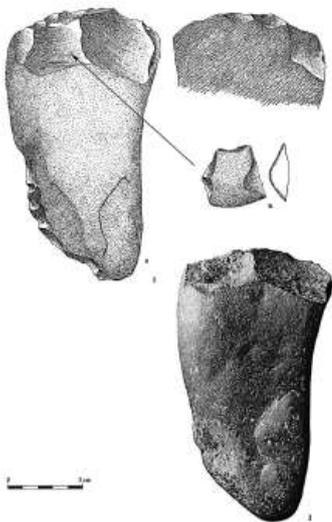


Figure 5 : Industrie oldowayenne
(d'après de Lumley *et al.* 2005)

Les australopithèques eux même sont caractérisés par un aspect buissonnant de leur évolution, surtout si on y inclut les Paranthropes. Cet aspect buissonnant est renforcé avec la découverte,

² Au cours de l'évolution des hominidés, différentes formes de bipédie ont été utilisées et celle de l'homme moderne correspond à un type de bipédie parmi d'autres (voir Berillon & Marchal, 2005).

en 2001, des Kenyanthropes. Même si peu de primates tels que Toumaï sont actuellement connus, il semble aussi que ces premiers primates ont connu une grande diversité.

Ainsi, la première partie de l'évolution des hominidés est caractérisée par une évolution buissonnante, comme pour la grande majorité des taxons animaux ou végétaux. Par ailleurs, les premiers hominidés sont caractérisés anatomiquement par un développement de la bipédie qui devient prépondérante dès les premiers australopithèques, alors que l'encéphale n'a pas encore commencé son impressionnant développement.

Nous allons voir maintenant quand le développement cérébral a pris de l'importance et quand sont apparus, de façon indéniable, les premiers outils. En outre, toutes les formes précédentes étaient africaines et essentiellement Est et Sud-africaines. Quand les hominidés ont-ils quitté le berceau africain ?

CHAPITRE 4. LE GENRE *HOMO* : UN GROUPE D'HOMININES PLANETAIRE

4.1. Les grandes étapes de l'évolution du genre *Homo*

4.1.1. *Homo habilis* : premier représentant du genre *Homo*

Avec l'apparition du genre *Homo* et la première espèce *Homo habilis* (l'homme habile), un saut important a été fait dans le développement cérébral. En effet, on passe d'environ 450 cm³ pour les Australopithèques (Paranthropes inclus) à 550 – 650 cm³ pour les *Homo habilis*. Ces premiers représentants du genre *Homo* présentent une adaptation à la bipédie très proche de celle de l'homme actuel, comme le montre la morphologie du pied et bien sûr la position du trou occipital.

Avec les *Homo habilis*, apparaissent les premiers outils véritables. Ces outils, très simples, correspondent à l'enlèvement de quelques éclats à l'une des extrémités d'un galet. Ces outils, choppers et chopping-tools, forment l'industrie Oldowayenne. Après l'apparition de la bipédie, il y a donc eu développement de l'encéphale ; développement qui caractérise le genre *Homo* par rapport aux hominidés précédents.

4.1.2. *Homo erectus*, *Homo antecessor*, ... et autres Pithécanthropes

Attention à l'utilisation des termes « *Homo erectus* ». En effet, ces termes doivent être réservés aux individus asiatiques. Cependant, par habitude, ces termes sont restés pour présenter les Homininés compris entre 1,7 Ma et 500007 ans (pour certains). Ici nous emploieront *Homo erectus* dans son acceptation la plus large.

Avec ces hominidés, la bipédie est identique à la nôtre comme le montre les restes squelettiques. Bien que la forme du crâne soit différente de la nôtre (crâne allongé alors que le nôtre est plus sphérique), le volume crânien a bien augmenté. Il est compris entre 800 et 1200 cm³ (les plus petites valeurs correspondent aux individus les plus anciens). De même la stature de ces hominidés a, elle aussi, bien augmenté puisque les premiers (*Homo ergasters*) ont une taille proche de 1,80 m.

Les premiers *Homo erectus*, encore appelé *Homo ergaster*, sont apparus en Afrique de l'Est il y a 1,9 Ma.

Avec les *Homo erectus*, l'industrie va se complexifier et rapidement l'industrie Oldowayenne va être remplacée par des industries plus complexes, notamment l'Acheuléen caractérisé par la présence de bifaces. Par ailleurs, ils domestiquent aussi le feu. En effet, les traces de feu les

plus anciennes et incontestables sont datées de 450 000 ans (les sites plus anciens sont très contestés) et l'usage ne s'est généralisé qu'à partir de 200 000 ans. La domestication du feu change radicalement les relations de l'homme avec son environnement car il permet :

- l'allongement de la durée du jour, donc de l'augmentation du temps de travail,
- la production de chaleur, donc la conquête de terres septentrionales ; il permet d'augmenter l'aire de répartition des hommes préhistoriques,
- la protection contre les prédateurs,
- une alimentation cuite et/ou chaude (lutte contre le froid, meilleure conservation des aliments, diminution de la charge parasitaire, etc.),
- un resserrement des liens sociaux (on se regroupe autour de la source de lumière et de chaleur),
- de durcir les pointes des épieux de bois, puis plus tard permettra un travail plus complexe de l'industrie lithique (les outils sur cailloux).

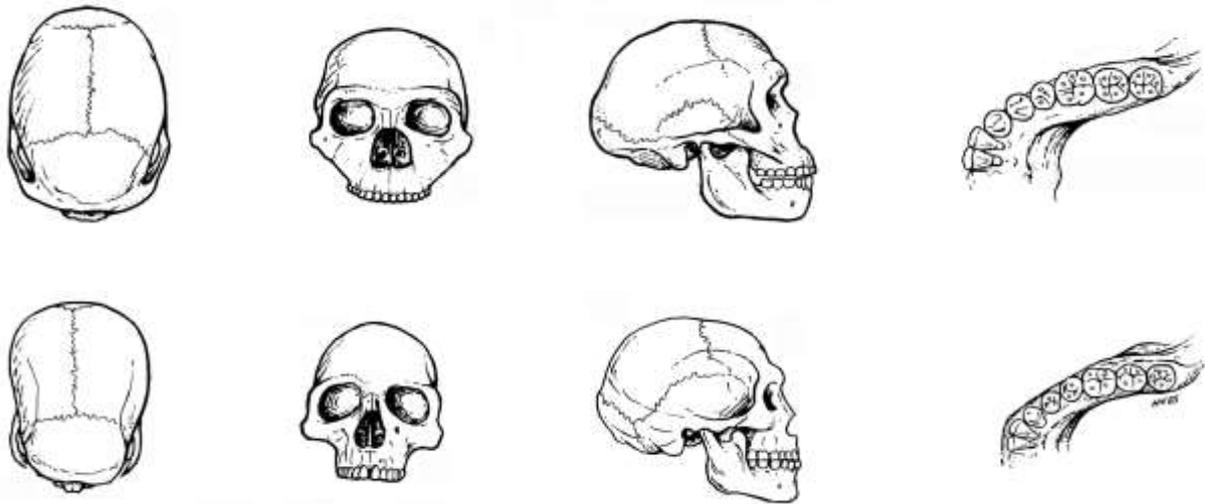
Les *Homo erectus* sont aussi caractérisés par une expansion géographique importante et très rapide. En effet, dès 1,8 Ma on retrouve des individus en Georgie, à la porte de l'Europe et en Indonésie. Par ailleurs, ils conquièrent presque tous les continents excepté l'Amérique (Pour l'Australie des débats vifs sont toujours d'actualité pour savoir si les premiers arrivants étaient des *Homo erectus* ou des Hommes modernes). Cette expansion entraîne des isolements de populations dans différentes régions du monde ce qui aboutit à la différenciation d'espèces distinctes (*Homo antecessor* puis *Homo heidelbergensis* en Europe, *Homo erectus* s.s.³ en Asie, ...). Il faut garder présent à l'esprit que ces espèces sont critiquées et qu'une espèce paléontologique ne correspond pas toujours à une espèce biologique.

Ce qui est important à retenir, c'est que les premiers *Homo erectus* ont quitté l'Afrique et se sont établis dans des régions très différentes et éloignées, puis des différences régionales se sont mises en place.

Là encore, l'évolution est buissonnante. En effet, les *Homo ergaster* ont donné naissance à différentes lignées, plus ou moins bien différenciées, mais qui prennent toutes des directions différentes comme nous allons le voir.

³Attention au terme de Pithécantrophe qui fait référence au premier *Homo erectus* découvert, nom attribué par son découvreur Eugène Dubois en 1898. Aujourd'hui le terme est parfois employé pour désigner les *Homo erectus* indonésiens. Quoiqu'il en soit ne l'utiliser jamais pour parler d'hominidés en dehors de l'Indonésie !

4.2. L'Homme moderne et les néandertaliens



Crânes et mandibules d'hommes modernes et de néandertaliens (d'après Fleagle, 1998).

L'homme moderne et l'Homme de Néanderthal (avec ou sans H) sont des bipèdes exclusifs. De ce point de vue, le squelette néandertalien ne diffère en rien de celui de l'homme moderne (pour les différences ostéologiques entre ces deux groupes. L'un comme l'autre sont caractérisés par un développement important de l'encéphale qui atteint environ 1400 cm^3 . Cependant, le crâne des néandertaliens est allongé, alors que celui de l'homme moderne est en « boule ». Cette différence morphologique crânienne traduit peut-être des capacités cognitives différentes. Quoiqu'il en soit ces deux groupes humains ont développé des industries lithiques complexes, comme le débitage Levallois (Retenez que c'est une technique de taille d'un nucléus (un bloc de pierre) qui permet de prévoir à l'avance la forme de l'éclat qui va être retiré et permet la production d'un grand nombre d'éclats avec un même nucléus. Ce qui traduit sans doute encore plus des capacités intellectuelles complexes, c'est le développement de l'art chez ces deux groupes humains (à noter que seul l'homme moderne développa un art pariétal, c'est-à-dire sur paroi ; les néandertaliens développèrent uniquement l'art mobilier (qui se porte sur soi : pendeloques, ...)) ainsi que les pratiques funéraires avec ensevelissement des morts associés à des offrandes.

Les néandertaliens disparaissent vers 33 000 ans, soit environ 7000 ans après l'arrivée de l'homme moderne en Europe. Les causes de cette disparition sont toujours très discutées et renvoient essentiellement aux deux grandes écoles sur l'apparition de l'homme moderne. En effet, selon les tenants de « l'Eve africaine », l'homme moderne est apparu en Afrique de l'Est et ensuite a conquis le Monde en remplaçant les populations autochtones qu'il pouvait

rencontrer. Au contraire, les « multirégionalistes » considèrent que l'homme moderne est bien apparu en Afrique de l'Est, mais que lors de la conquête du monde par notre espèce, celle-ci n'élimina pas (ou alors occasionnellement) les populations locales, mais s'hybrida plus ou moins avec ces dernières. Ce débat est très vif et entraîne de nombreuses conséquences sur différents aspects de l'évolution humaine. Cependant, il suffit de connaître l'existence de ces deux théories.

L'homme moderne continua donc son évolution seul, ou presque, et un tournant important dans son évolution culturelle fut le passage du Paléolithique au Néolithique. En effet, ce passage s'est traduit par la sédentarisation et la domestication de nombreuses espèces animales et végétales. Cette révolution culturelle est considérée par de très nombreux auteurs comme étant aussi importante, si ce n'est plus, que la révolution industrielle du XIXe siècle.

4.3. La notion de race en anthropologie physique : évolution et conservatisme

Pour l'observateur profane, il doit en être des différences parmi les hommes comme de celles qu'il constate entre animaux — par exemple, domestiques — de la même espèce. D'évidence, existent des caractéristiques physiques stables, qui passent de génération en génération, et qui présentent des variations suffisantes entre groupes pour qu'on puisse aussi distinguer des « races » au sein de l'espèce humaine. Mais c'est de l'homme de science qu'on attend définition, teneur, description, voire explication, précises et techniques de la race.

C'est l'évolution du discours des anthropologistes à propos de la notion de race chez l'homme, principalement dans les dernières décennies, qui sera rappelée ici, sans pouvoir être exhaustif dans les exemples, mais en choisissant quelques-uns d'entre eux significatifs des moments qui ont marqué ces années, notamment en France.

On ne rappellera ni les nombreux travaux d'historiens, sociologues ou biologistes consacrés aux rapports liant racisme et classifications raciales, sujet qui a suscité plusieurs réunions internationales (voir, par exemple, Unesco, 1951-1961 ; 1982) ni les réfutations en matière de prétendues « différences raciales » de quotient intellectuel.

4.4. De la race à l'aube du 20^e siècle

Les avatars du mot race, depuis son introduction en français au début du 16^e siècle, sont bien connus. C'est avec la constitution puis l'institutionnalisation, au cours de la deuxième moitié du 19^e siècle, d'une nouvelle discipline, l'*anthropologie physique*, que s'affirme une de ses acceptions comme division de l'espèce considérée d'un point de vue zoologique et sans

référence à des critères linguistiques ou socio-culturels (Kremer-Marietti, 1984). Se développent alors des études cherchant à préciser le plus scientifiquement possible le contenu des races avec l'ambition d'en retracer l'origine et l'histoire.

Ce fut le moment d'un large débat sur la réalité même des races, leur fixité ou labilité, les facteurs qui les engendrent, l'adaptation au milieu et l'action des causes extérieures sur leur aspect, les liens entre caractères physiques et moraux, l'existence des races fossiles, les effets des « mélanges », etc., débat auquel s'ajouta la controverse entre monogénistes et polygénistes sur l'origine unique ou multiple du genre humain (Blanckaert, 1988 ; Cohen, 1991).

Au regard des degrés divers de progrès techniques et de « civilisation » atteints par les peuples de la terre, certains — au sein du monde savant comme dans d'autres milieux de la société — ont cru à une hiérarchie transitoire ou immuable des races. Cependant, on se tromperait à croire à la généralité d'opinions racistes, selon les termes d'aujourd'hui, et destinés à justifier scientifiquement, là, l'esclavage, ou ailleurs les conquêtes coloniales.

Plusieurs anthropologistes soutenaient que toutes les races étaient « perfectibles », encore que ce terme pût impliquer que certaines fussent moins parfaites, d'autres que le métissage servirait le progrès de l'humanité. Ainsi, *Types of mankind...* (1854), l'ouvrage de J. C. Nott et J. R. Gliddon, auteurs qui soutinrent la proximité de l'homme noir et du singe et la politique esclavagiste aux Etats-Unis, fut quasi unanimement récusé par la communauté scientifique française pour ses présupposés idéologiques et politiques, et ses arguments scientifiques invalidés (Blanckaert, sous presse).

L'avènement de l'évolutionnisme, après la parution de *L'origine des espèces...* de Darwin (1859), n'amena pas de clarté particulière sur le sujet, mais favorisa peut-être la naissance du concept de « races primitives », images ou reliques d'ancêtres disparus. Quant à Darwin, dont on pourrait ou magnifier l'attitude sincèrement anti-esclavagiste ou relever des notations ambiguës sur une hiérarchie des races, il s'est surtout attaché à démontrer dans *The descent of man...* (1871), l'origine unique de l'homme à partir d'une forme simienne ancestrale et, partant, l'unité de l'espèce humaine.

Une constante apparaît dans les discours sur la race, y compris dans ceux des classificateurs eux-mêmes, c'est que l'humanité présente une gamme continue de variations pour la plupart des caractères physiques, à commencer par le plus spectaculaire, la couleur de la peau, et les limites entre catégories restent en partie conventionnelles ou, du moins, difficiles à établir.

Blumenbach déjà, qui vécut la transition du 18^e au 19^e siècle et qu'on considère comme un des fondateurs de l'anthropologie physique avec son *De generis humani varietate nativa* (1775),

dans lequel il propose une classification raciale en cinq catégories, avait souligné ce fait : « Innumerable varieties of mankind run into one another by insensible degrees... ».

Auparavant, Buffon, qui définit l'unicité de l'espèce humaine dans son *Histoire naturelle de l'homme*, avait déjà considéré que les « variétés » de l'humanité, n'étant dues qu'au « concours de causes extérieures et accidentelles » pouvaient changer ou disparaître avec les variations mêmes de ces causes.

4.5. Adaptation biologique et variation dans l'espèce humaine : le cas des pygmées d'Afrique

Le but du présent sous-chapitre est de contribuer à la description du polymorphisme de l'espèce humaine, en prenant pour exemple un cas extrême de variation morphologique, celui des Pygmées africains. Il s'agit donc à la fois d'une question de taxinomie, consistant à définir les caractères d'un (ou plusieurs) groupe(s) et ses rapports avec les autres groupes humains, et du problème de l'origine de ces variations, examinées en fonction de leur éventuelle valeur adaptative.

Situés aux extrêmes de l'espèce humaine, dans des zones réputées peu accessibles, comme les Inuit, les Lapons, les Aïnous ou les « Bushmen » (San), ces Pygmées ont vivement excité l'imaginaire occidental, et ce depuis l'Égypte et l'Antiquité classique

Le monstrueux le dispute alors au divin, et déjà se pose le problème du polygénisme : « On se demande encore s'il est croyable qu'il soit sorti d'Adam, certain genre d'hommes monstrueux dont l'histoire fait mention : certains n'ont qu'une coudée de haut, ils sont dits pygmées chez les Grecs »

Les traditions africaines font aussi souvent état, par exemple chez les Dogon, de peuples de petite taille parmi leurs prédécesseurs.

La définition du Pygmée est à la fois biologique (aspect extérieur) et culturelle (mode de vie, excellemment décrit par Bahuchet et Thomas (1981), mais puisque leur nom se réfère avant tout à un caractère morphologique, la petite taille (nvycoy, la petite coudée, 33 cm), il est justifié d'interroger l'anthropologie physique sur une définition organique du terme. On se limitera aux Pygmées africains, souvent désignés dans la littérature ancienne sous le nom de Négrilles, Twides pour les auteurs allemands (Gusinde, 1956).

Il existe d'autres populations tropicales de petite taille, les Negritos de Papouasie et les Veddas de Ceylan, et jusqu'aux années 50 (voir par exemple W. Schmidt, 1910, Leroi-Gourhan et Poirier, 1953), on pensait que les Pygmées d'Asie et d'Afrique avaient une souche commune ;

avec l'essor des recherches génétiques (Boyd, 1963), on a convenu qu'il s'agit en fait de deux blocs séparés depuis longtemps mais ayant une adaptation convergente au milieu équatorial.

Toute la terminologie descriptive pourrait prêter à sourire si les Pygmées — qui constituent moins d'un millième de la population africaine, mais en même temps le plus gros effectif de chasseurs-cueilleurs au monde — n'étaient parmi les plus discriminés des hommes. Dans les villages bantous de la forêt, il est courant de les considérer comme des demi-singes, à la fois craints et méprisés (Kazadi, 1981 ; Vansina, 1990 p. 57).

Il n'est donc pas surprenant qu'ils commencent à prendre la parole publiquement pour dénoncer cette étiquette de Pygmée jugée discriminatoire. On peut citer a contrario l'opinion des premiers anthropologues qui les rencontrèrent : « malgré leur petite taille, leurs bras relativement longs et leurs jambes courtes, les Akkas sont bien de véritables hommes ; et ceux qui avaient cru trouver en eux des demi-singes doivent être aujourd'hui pleinement désabusés » (De Quatrefages, 1887).

4.6. Historique

Il est inutile de récapituler les récits plus ou moins merveilleux de la littérature antique (voir Bahuchet, 1993 a). La première monographie est celle de l'abbé Banier qui, en 1729, consacre une dissertation aux hominidés et, recensant les témoignages des auteurs anciens, récuse la légende tirée d'Homère (Iliade, chant VI) décrivant des hommes minuscules combattant les grues, en s'appuyant sur des récits de voyageurs : Dapper, dans sa description de la Basse-Ethiopie, signale notamment des Bakkes-Bakkes dans les documents portugais du XVI^e siècle (De Quatrefages, 1887).

Le sens rétrospectif de telles histoires est d'avoir préparé l'opinion à la rencontre, fort tardive, d'une humanité si particulière. La monographie d'Edward Tyson en 1699, « *Orang-outang sive Homo Sylvestris or the anatomy of a Pygmie compared with that of a Monkey, an Ape and a Man* » fondait l'anatomie comparée (Tinland, 1968), avec l'autopsie détaillée d'un chimpanzé, qualifié d'anneau intermédiaire entre le singe et l'homme.

Mais la confusion régnait encore entre satyres, hommes des bois (*homo sylvestris*), Pygmées et grands primates. Pour Tyson le Pygmée décrit par Homère n'est pas, lui, humain, mais repose, avec l'excuse de la poésie, sur un fait zoologique. A cette époque, le « Hottentot » est connu à travers la colonisation hollandaise de l'Afrique australe, et tenu, avec le Lapon, pour le degré dernier de l'humain, mais humain quand même. Buffon s'étend sur sa description mais ignorera le Pygmée d'Afrique.

C'est la pénétration des explorateurs plus avant dans le « cœur de l'Afrique » qui relancera le débat. Après la rencontre de Schweinfurth (1875), faite en 1871 à la cour du roi Munza, les anthropologues consacrent aux Pygmées de nombreux travaux (Broca, 1874 ; De Quatrefages, 1874 ; Hamy, 1879). Deux adolescents 7 sont conduits en Italie par le comte Miniscalchi-Erizzo (1875) qui prend en charge leur éducation. Le problème posé est de rattacher ce nouveau groupe aux formes ancestrales de l'humanité (Flower, 1888 ; Virchow, 1894).

Dans le classique *Crania Ethnica*, De Quatrefages et Hamy (1882) ne peuvent décrire que quelques crânes hétéroclites, appartenant à des Boulous ou des populations gabonaises (Camma, Njavi, Apindji, Adouma) dont la composante pygmoïde n'est pas établie ; la fameuse série de 93 têtes déposée par Du Chaillu au British Museum et provenant du Fernan-Vaz entre dans la même catégorie.

Ils les rapprochent des Negritos d'Asie, notamment sur la base d'une supposée brachycéphalie, que Verneau (1896), qui distingue les Twa d'un côté, les BaBinga (selon Clozel) ou Aka (selon Herr) de l'autre, ne tardera pas à démentir avec l'examen de squelettes supplémentaires.

CHAPITRE 5. LA COMMUNICATION DES HOMINIDES

L'éthologie de la communication rappelle que la communication n'est pas un luxe, mais que dans de nombreux exemples elle est une condition de survie. On constate ainsi que la plupart des espèces ont été contraintes de développer et d'améliorer des moyens leur permettant de mieux réagir aux signes de leurs congénères ou aux signaux de leur environnement. La sélection renforçant l'importance des individus les mieux adaptés sur le plan communicationnel, certaines espèces ont établi au cours de l'évolution des systèmes de communication reposant sur divers ensembles de signes. Parmi ces derniers, en raison de leur rôle, mais également de leur complexité, une place à part doit être faite aux gestes et aux signes sonores. Par rapport à d'autres systèmes de communication intraspécifiques mis en évidence par l'éthologie animale, les systèmes basés sur l'audition et sur la vision permettent l'émission et la réception de messages dans les conditions requises par des communautés aux relations complexes. La paléontologie et la neurologie soulignent d'ailleurs comment, au cours de l'évolution, les échanges d'informations se mettent progressivement en place entre les régions du cerveau spécialisées dans l'audition et la vision et comment chez l'être humain s'établissent des rapports avec les aires consacrées au langage.

5.1. Caractéristiques historiques des langages humains naturels

Sur le plan des fonctionnalités, la classification habituelle a été proposée dès 1934 par Bühler et elle fut complétée ensuite par différents auteurs. Dans cette classification, on distingue quatre stades par lesquels le langage s'élève depuis une *fonction expressive* (éloquente ou non), puis une *fonction de signal* (efficace ou non), jusqu'à une *fonction de description* (vrai ou faux), et enfin à une *fonction de discussion argumentée* (pertinente ou non). Précisons quelque peu ces quatre fonctions : dans la fonction expressive ou symptomatique, l'animal exprime un état émotionnel ou un sentiment (cris, rires, appels, etc.) ; dans la fonction de signal, l'émetteur vise à provoquer une réaction chez le récepteur (le répertoire de ces signaux est immense comme le montre l'éthologie, surtout chez les animaux sociaux) ; la fonction de description suppose la capacité d'analyse et donc d'interprétation et de structuration de la réalité ; quant à la fonction d'argumentation elle repose sur l'intériorisation d'un ensemble structuré de règles langagières et sociales de façon à pouvoir raisonner et convaincre.

Les auteurs s'accordent en général pour considérer que seules les deux dernières fonctions seraient spécifiques à l'homme. Il est sans doute très difficile de déterminer les premières phases du processus essentiel de symbolisation qu'on ne peut dissocier du développement

vraisemblablement parallèle, mais aussi délicat à mettre rétrospectivement et extérieurement en évidence, de la conscience et, au-delà, de l'apparition de la conscience. À en juger par la manière dont ces processus se mettent en place chez l'Homme moderne et surtout dont la symbolisation fonctionne dans les sociétés contemporaines, il est très vraisemblable que cette dernière ne se soit développée qu'à partir du troisième stade pour s'épanouir avec le quatrième. On notera en outre que le développement syntactique peut faire défaut dans les deux premiers niveaux, mais qu'on ne saurait s'en passer dans les deux derniers. En effet, dans les fonctions de description et d'argumentation, des liens structurels sont établis entre des objets et ils sont exprimés par des liens syntactiques, même rudimentaires, entre des lexèmes. Le passage aux troisième et quatrième fonctions requiert ainsi un apport syntactique. Or, ce dernier a un double rôle : d'un côté, il régit les relations entre les termes (fonction syntagmatique), mais par ailleurs, et pour que le premier rôle soit rendu possible, il impose une catégorisation lexicologique (fonction paradigmaticque). La syntactisation d'un langage suppose que soit précisée, grâce à la catégorisation lexicale, la nature des éléments lexicaux.

Dès lors, les deux traitements, syntactisation et catégorisation, qui transforment obligatoirement le langage exigent le passage à la double articulation. À son tour, ce dernier changement facilite la structuration plus poussée du langage, phénomène qui permet alors l'accroissement presque indéfini du lexique et la complexification progressive des énoncés. C'est effectivement dans la transition entre la deuxième et la troisième fonctions du langage qu'a dû apparaître la double articulation permettant l'évolution d'un langage jusqu'alors limité à des listes de termes, à des premières formes de langage permettant l'élaboration de discours. Par des voies différentes, Andrew Carstairs-McCarthy aboutit à des conclusions identiques en posant comme caractéristiques du langage humain naturel l'accroissement du lexique, la double articulation et la syntactisation. Sur le plan langagier, rien ne permet actuellement de distinguer les 3^e et 4^e phases dans la préhistoire humaine, sauf quelques éléments neurologiques et anatomiques, pour autant qu'on veuille bien leur donner une signification allant dans cette direction. Par contre, le niveau d'organisation que suppose sur le plan langagier, le passage du niveau deux aux niveaux suivants, suggère des modifications corrélatives sur les plans de l'organisation politique et sociale des communautés préhistoriques. Entre-temps l'introduction d'une structuration dans les éléments langagiers qui en étaient dépourvus a permis l'accroissement du nombre de signaux et leur répartition dans des lexiques dont les composantes étaient hiérarchisées, premiers éléments d'une structuration du langage et début de la syntaxe.

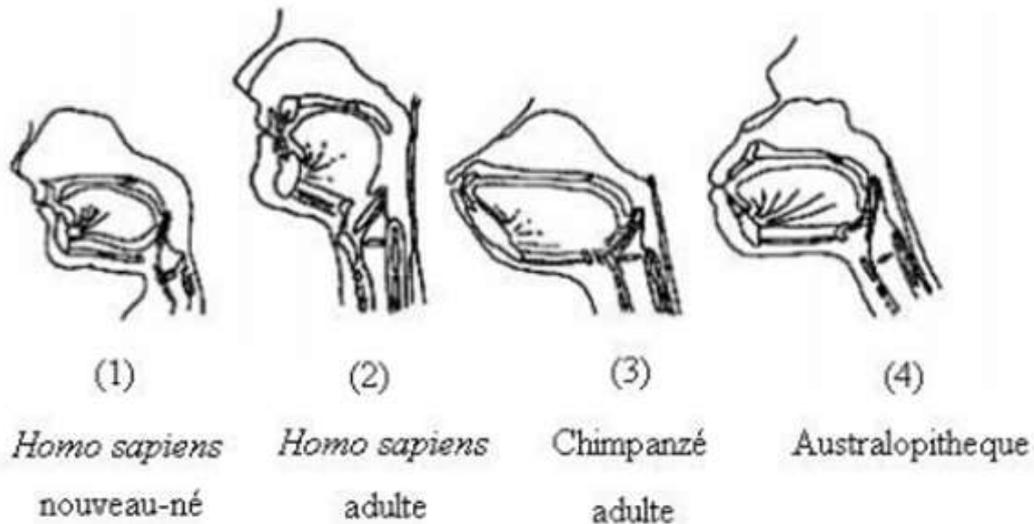
On conçoit que les quatre fonctions ne se situent pas au même niveau de développement. Particulièrement, la fonction de discussion argumentée, ajoutée par Popper, semble ne venir qu'en dernier lieu. Ce fait se confirme sur le plan de l'ontogenèse, comme sur celui de la phylogenèse, cela résulte bien entendu de ce que cette fonction est spécialement complexe et fortement liée à la rationalité (pensée structurée et prévisionnelle). Dans l'acquisition du langage chez l'être humain, on constate que l'enfant se développe selon le même processus allant de la première fonction à la quatrième, chaque fonction supposant l'acquisition de la précédente. Chez l'enfant, le développement langagier va également de pair avec le développement affectif et social. À partir des stades de la description et de l'argumentation, existe la possibilité de choisir entre le « vrai » et le « faux », ce qui entraîne la possibilité de dire la vérité, mais aussi le mensonge, de convaincre et de séduire, de prévoir, d'agir et de gérer par la parole. Dans la préhistoire, l'émergence d'un langage structuré coïncide apparemment avec l'apparition d'autres formes de vie sociale et politique. En d'autres termes, la conception et l'expression d'une régulation des échanges au sein d'une communauté humaine ont dû se produire simultanément pour les trois types d'échange que l'anthropologie lévi-straussienne propose comme invariants. Cela rend compte de l'existence de trois codes correspondant régulant les trois types d'échange, le code grammatical, le code juridique et le code moral.

5.2. Le palais des hominidés. Comparaison avec les grands singes et l'homme moderne

Le langage articulé est une des spécificités de l'Homme au sein du règne animal. Il résulte de capacités cognitives et d'une conformation anatomique particulière dont les mécanismes sont considérés comme connus. Depuis longtemps, les paléoanthropologues s'intéressent à la question du moment de l'apparition du langage articulé au cours de l'évolution humaine, en étudiant d'une part l'aspect cognitif, et d'autre part la morphologie et la biomécanique du tractus respiratoire supérieur (ou tractus vocal). Ainsi, à partir de la position relative du tractus par rapport aux structures osseuses qui le soutiennent chez les hommes modernes et les grands singes, plusieurs reconstitutions du tractus vocal des hominidés fossiles ont été proposées, notamment pour les australopithèques (Laitman, 1986 et 1985; Laitman et Heimbuch, 1982; Lieberman 1975), pour les néandertaliens (Arensburg et Tillier, 1991; Laitman et al., 1991; Arensburg et al., 1990 et 1989; Lieberman, 1975), et plus récemment sur la base d'une nouvelle analyse anatomique (Heim et al., 2000 et 2002; Boë et al., 2002). Malheureusement, la majeure partie du tractus vocal, essentiellement constituée de tissus non osseux, n'est pas fossilisée. Seul le palais osseux est conservé mais rarement complet en raison de la fragilité des os qui le constituent. Classiquement, l'aspect cognitif de la parole est considéré comme reposant sur la

notion d'asymétrie du cortex cérébral (Deacon, 1992; Bradshaw et Rogers, 1993). Chez l'homme, il existe deux zones principales correspondant aux aires associatives du langage situées dans l'hémisphère gauche: l'aire de Broca, impliquée dans la composante motrice du langage (production et articulation), et l'aire de Wernicke, intervenant dans la perception des mots et leur compréhension. Des travaux récents de neuroanatomie et neurophysiologie ont montré que les relations neuroniques lors de la production du langage sont extrêmement complexes et ne sont pas limitées à ces deux zones corticales (Habib et al., 2000; Pulvermuller, 2002, Lieberman, 2002). Ainsi, l'ensemble de la zone entourant la scissure de Sylvius serait spécialisé dans différents aspects du langage, et la notion d'asymétrie serait à relativiser puisque les seules aires associatives ne sont pas les seules à être latéralisées dans le cerveau humain (Habib et al., 2000). Les recherches sur les primates non-humains se heurtent à la difficulté de réalisation d'études neurophysiologiques aussi complexes que pour l'homme. Des travaux récents auraient localisé une aire similaire à l'aire de Broca chez les genres Pan et Gorilla (Sherwood et al., 2003; Cantalupo et Hopkins, 2001) et une aire similaire à l'aire de Wernicke chez les grands singes (Gannon et al., 1998; Hopkins et al., 1998). Les connaissances des possibilités cognitives de ces primates restent cependant très limitées. (Jeusel et Mafart, 2006. *Antropo*, 11, 235-247. www.didac.ehu.es/antropo 237).

L'architecture de base du tractus respiratoire supérieur, commune à tous les mammifères, comprend le larynx, la cavité buccale constituée par le palais et la mandibule, et l'orifice buccal. De nombreux travaux ont été consacrés à l'étude de la position du larynx (Nishimura et al., 2003; Boë et al., 2002; Fitch et Reby, 2001; Heim et al., 2000; Falk, 1975). Le larynx du nouveau-né a une position haute qui évolue vers l'âge de deux ans, vers une position basse (en regard de la quatrième vertèbre cervicale chez l'homme (Heim et al., 2002)). Les primates non-humains conservent au cours de leur vie adulte un larynx haut (Lieberman, 1992).



Schématization des tractus vocaux d'un nouveau-né humain, d'un homme adulte, d'un chimpanzé adulte, et d'un australopithèque (1) : modifié d'après Laitman, Crelin, et Conlogue, 1977 ; in Lieberman, 1984 ; (2) : modifié d'après Lieberman, 1984 ; (3) et (4) : modifiés d'après Laitman et Heimbuch, 1982 ; in Lieberman, 1984.

Différents auteurs réfutent l'idée de langage articulé lié à la descente du larynx des adultes humains en faisant appel à l'anatomie d'autres espèces animales (Fitch et Reby, 2001). La descente du larynx, s'effectuant à la puberté chez l'homme adulte, n'augmenterait pas les capacités phonétiques mais augmenterait la longueur du tractus vocal, baissant ainsi les fréquences formantes. La descente du larynx ne serait pas directement liée à la parole et ne constituerait qu'une préadaptation. D'un autre côté, Nishimura et al. (2003) proposent une évolution du larynx dans la lignée des hominoïdes et non pas seulement dans la lignée des hominidés sur la base de l'observation de jeunes chimpanzés. Au cours de leur développement, ils ont observé une descente du larynx similaire aux jeunes enfants, qu'ils interprètent comme une préadaptation aux modifications fonctionnelles conduisant à l'évolution du langage articulé des hommes modernes. L'intérêt de l'étude de la morphologie du larynx dans l'analyse de la parole est ainsi remis en question. L'aptitude à produire un langage articulé dépend également de la forme du tractus vocal (Tattersall, 1998). Les grands singes possèdent un tractus vocal apte à la production de certains sons différenciés (Zimmermann, 1992), permettant un certain niveau de communication entre eux mais inadapté au langage articulé. De nombreuses études sur l'apprentissage du langage chez les chimpanzés ont montré qu'ils sont capables de comprendre des phrases assez simples mais qu'en aucun cas ils ne possèdent un langage articulé (Savage-Rumbaugh, 1992). La possibilité d'un langage articulé dépend aussi de la capacité de la langue d'atteindre certaines zones du tractus vocal supérieur et notamment du palais. Certains auteurs (Kay et al., 1998) avaient émis l'hypothèse d'une corrélation entre la taille du nerf

hypoglosse, innervant entre autre la langue, et la complexité de la musculature de celle-ci, et prêtaient ainsi aux australopithèques des capacités langagières nettement supérieures aux grands singes non justifiées par la découverte d'artéfacts culturels associés. Cette hypothèse a été récemment rejetée par De Gusta et al. (1999) et Jungers et al. (2003) qui ont démontré que la taille du nerf hypoglosse ne permet pas de distinguer les chimpanzés des humains modernes

Les données anatomiques et cognitives sur les hominidés actuels nous renseignent sur les prérequis à un langage articulé. Les données fossiles, naturellement restreintes, ne nous donnent que de faibles indices concernant leurs capacités. L'étude du palais osseux, dans la perspective de la production d'un langage articulé, est donc essentielle compte tenu de la disparition des parties molles. Contrairement à l'os hyoïde, le palais osseux est fixe et fait partie intégrante du crâne. Malheureusement, les palais d'hominidés fossiles et même de séries de comparaisons historiques sont souvent incomplets et/ou déformés. Les principaux problèmes rencontrés sont une mauvaise conservation post-mortem (absence de certaines dents, fractures, déformations), et un état « biologique » limitant l'analyse (pathologie, morphologie liée à l'âge), ainsi que la relative asymétrie naturelle du palais. Le palais est une structure anatomique formant une cloison entre les cavités nasales et buccale. Il est composé d'une partie osseuse et d'une partie constituée de tissus mous. La partie osseuse ou palais dur est composée par les deux processus palatins du maxillaire et les deux apophyses horizontales des os palatins (Paturet, 1951), ainsi que par le prémaxillaire chez les jeunes enfants et les grands singes même adultes (Swindler et Wood, 1973). La jonction de ces os forme la suture médio-palatine et la suture palatine transverse (Le Diascorn, 1972). La partie molle, ou voile du palais, est implantée à l'arrière du palais dur et se termine par la luette. Ces deux parties sont recouvertes d'une fine muqueuse. La voûte ainsi constituée est plus ou moins concave vers le bas dans le plan sagittal et dans le sens transversal selon les espèces de primates considérées. Le palais de l'homme moderne est court, large, et profond dans la grande majorité des cas et présente de petits reliefs et dépressions. A l'intérieur de la cavité buccale, la langue, extrêmement mobile chez l'homme, utilise au mieux l'espace disponible. Le palais des grands singes est long, étroit, et peu profond avec une surface lisse, et la langue comble la totalité de l'espace buccal, tout comme chez le nouveau-né humain (Lieberman, 1975). La production du langage articulé ne dépend pas uniquement, loin s'en faut, de la seule morphologie du palais osseux (Tattersall, 1998; Habib et al., 2000; Heim et al., 2000; Boë et al., 2002; Heim et al., 2002; Lieberman, 2002; Pulvermuller, 2002; Zhang et al., 2002; Clark et al., 2003; Marcus et al., 2003; Takahashi et al., 2003). Cependant, la production de sons dépend de facteurs indirectement liés à la profondeur

du palais. Ainsi, l'existence d'une langue capable de mouvements complexes (Kay et al., 1998; DeGusta, 1999; Jungers et al., 2003), organe essentiel pour la production de sons complexes, est liée à la morphologie palatine.

5.3. Etude faite sur le palais osseux

Matériel : 50 crânes secs d'*Homo sapiens* modernes, 6 de chimpanzés (*Pan sp.*) et 9 de gorilles (*Gorilla sp.*) ont été examinés. Les moulages en résine des palais osseux de 7 hominidés fossiles suffisamment bien conservés ont été étudiés. Les palais devaient pouvoir être décrits d'un point de vue anatomique et comporter les points de repère choisis pour l'étude tridimensionnelle. Des empreintes de la cavité palatine ont été faites avec du polysiloxane (silicone par addition). Ces empreintes ont été digitalisées avec le MicroScribe® 3DX. Les coordonnées 3D ont été traitées avec le Logiciel Morphologika© (Freeware)

N° inventaire	Attribution systématique	Localité	Age absolu (BP)	Moulage	Références
AL 200-1	<i>Australopithecus afarensis</i>	Hadar, Ethiopie	3,0 Ma +/- 0,2	M. Taieb	Johanson et Taieb, 1976, Taieb <i>et al.</i> , 1976, Johanson et White, 1979
OH 5	<i>Paranthropus boisei</i>	Olduvai, Tanzanie	1,75 Ma	F. Wenner-Gren	Leakey, 1959, Tobias, 1967
KNM-WT 15 000 A	<i>Homo ergaster</i>	Nariokotome, Kenya	1,6 Ma	R. Leakey	Brown <i>et al.</i> , 1985, Walker et Leakey, 1993
Broken Hill 1 (Kabwe)	<i>Homo sp.</i> Attribution incertaine	Kabwe, Zambie	-300 000 / -200 000 ans	F. Wenner-Gren	Vrba, 1982, Partridge, 1982
Qafzeh 6	<i>Homo sapiens</i>	Qafzeh, Israël	- 100 000 / - 90 000 ans	Y. Rak	Vandermeersch, 1981, Valladas <i>et al.</i> , 1991, Yokoyama <i>et al.</i> , 1997
Qafzeh 9	<i>Homo sapiens</i>	Qafzeh, Israël	- 100 000 / - 90 000 ans	Y. Rak	Vandermeersch, 1981, Valladas <i>et al.</i> , 1991, Yokoyama <i>et al.</i> , 1997
La Ferrassie 1	<i>Homo neanderthalensis</i>	Abri de La Ferrassie, France	0,072 Ma	Musée de l'Homme, Paris	Heim, 1976, Mellars, 1986

Hominidés fossiles étudiés

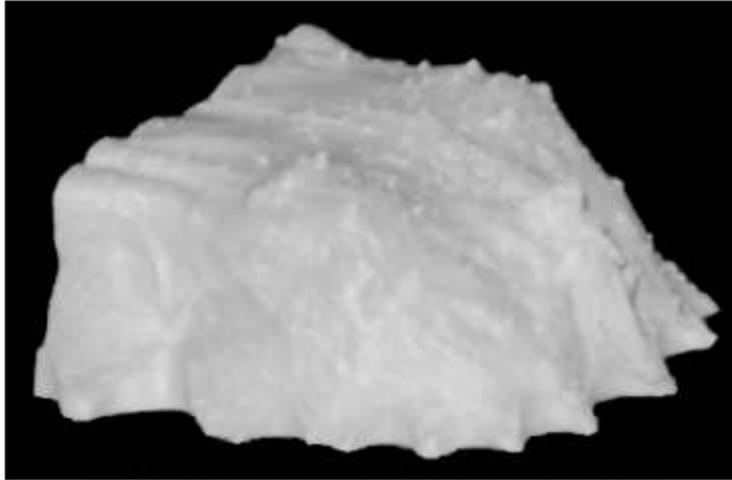


Figure 2. Empreinte en silicone d'un palais d'homme moderne.
Figure 2. Silicon cast of a modern human palate.

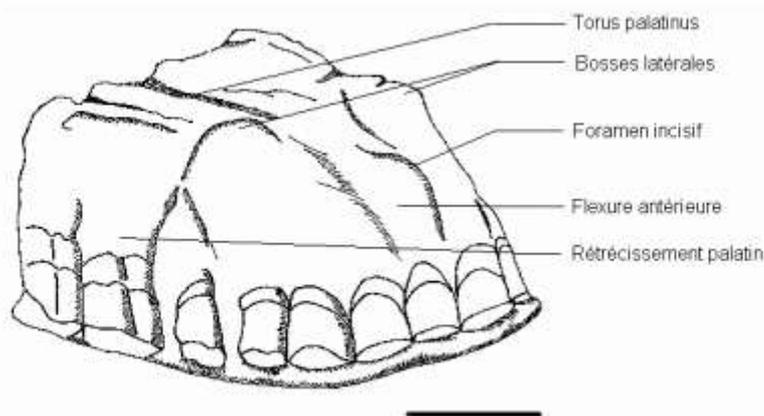


Figure 3. Schématisation d'une empreinte en silicone et quelques structures anatomiques modernes.

La méthode utilisant des moulages en silicone permet de visualiser le palais en tant que cavité fonctionnelle. Ces moulages permettent également d'avoir accès à un grand nombre de dimensions. Cependant, l'emploi de la silicone ne peut se faire directement sur un fossile original du fait de sa fragilité. Cette étude doit donc être complétée par des observations anatomiques sur les fossiles originaux, permettant de vérifier la validité de la reconstruction utilisée. L'étude morphométrique des empreintes en silicone du palais osseux a permis néanmoins d'évaluer les variations inter-spécifiques et intra-spécifiques des hommes modernes, des chimpanzés, des gorilles, et de quelques hominidés fossiles (Jeusel et Mafart, 2003). La conformation de type moderne est observée, avec des variations minimales, chez tous les représentants récents du genre *Homo* étudiés. Il est apparu que globalement, les hominidés fossiles anciens (australopithèques et paranthropes) ont une morphométrie très proche de celle des grands singes avec une cavité palatine longue et étroite. Le palais de AL 200-1 (*Australopithecus afarensis*) a une configuration globalement simienne. Cependant, le palais osseux du fossile est très peu profond dans sa partie antérieure et se distingue à la fois des

grands singes et du genre *Homo*. Bien que la production du langage articulé implique d'autres structures anatomiques, rarement fossilisées, la morphologie palatine est en défaveur de l'existence d'un langage articulé pour cet hominidé. Il est donc vraisemblable que l'absence de profondeur du palais de l'australopithèque est un élément anatomique défavorable à la production d'un langage articulé (Arnold et al., 2004).

Laitman et Heimbuch (1982) et Laitman (1985), par leurs études menées sur le tractus respiratoire supérieur des australopithèques, a considéré l'association d'une flexion basicrânienne très faible ainsi qu'une cavité buccale longue, remplie par une langue volumineuse et peu mobile, comme une morphologie proche des grands singes. Le larynx se trouverait ainsi en position haute. Pour cet auteur, les australopithèques ne possédaient pas de langage articulé. Ils n'auraient pas été capables de produire la gamme de sons caractéristique du langage humain (Leakey, 1994). Lieberman (1975) attribuait au fossile Sterkfontein 5 (*Australopithecus africanus*), les mêmes limitations phonétiques que le chimpanzé au vu de la reconstruction de son tractus vocal. Sur le plan cognitif, les aires du langage ne seraient pas bien individualisées (De Lumley, 1998). L'*Homo habilis/rudolfensis* est représenté par très peu de crânes complets. Les deux spécimens les plus complets sont KNM-ER 1813 et KNM-ER 1470. Tous deux sont déformés. Le palais du premier ressemble aux australopithèques, le palais du second est extrêmement altéré. L'étude du cortex cérébral de ces hominidés ferait apparaître des prédispositions au langage (Deacon, 1992), corroborées par l'apparition d'outils manufacturés qui semble indiquer la nécessité d'une forme de communication élaborée, peut-être pas articulé comme l'homme moderne (Reeves et al., 1996). L'*Homo ergaster/erectus* a été peu étudié puisque la majorité des restes fossiles retrouvés ne comporte pas de palais. La nécessité d'une forme de communication élaborée semble indiscutable compte tenu de son évolution technologique, de son habitat et de ses habitudes de chasse (De Lumley, 1998) mais encore difficile à prouver. Laitman (1984; 1985), sur la base de ses travaux sur la flexion du basicrâne de fossiles africains, situe la restructuration du tractus respiratoire supérieur chez ces hominidés. Une flexion minimale semble indiquer le début de la descente du larynx, changeant ainsi le modèle respiratoire basique des mammifères en modèle humain. Les études menées sur les moulages endocrâniens de quelques spécimens d'*Homo erectus/ergaster* ont démontré la présence d'une certaine asymétrie du cortex cérébral (Broadfield et al., 2001; Holloway, 1982). Cependant, le fossile KNM-WT 15 000 A ne semble pas avoir un palais permettant l'articulation complète. Bénéficiant d'une structure sociale développée, de techniques de fabrication d'outillage élaborées, d'une capacité crânienne importante, il est difficilement

concevable. *Homo neanderthalensis* ne dispose pas d'un langage complexe. Pourtant, sur la base de la première reconstitution du crâne de La Chapelle-aux-Saints faite par Boule et Papoint (1911-1913), Lieberman (1975) ne lui attribuait pas la capacité de parler, positionnant le larynx haut dans le cou. Laitman et al. (1991; 1996), quant à eux, expliquent la différence de morphologie de la zone laryngée par l'adaptation spécifique à un environnement différent, précisant que le tractus respiratoire supérieur joue aussi un rôle dans les fonctions respiratoires et digestives. La flexion basicrânienne, moindre que les *Homo ergaster/erectus*, n'aurait pas forcément beaucoup affecté la capacité langagière de cette espèce (Leakey, 1994). Récemment, l'approche phonétique aurait permis de conclure que même avec un larynx en position haute, la conformation de leur tractus vocal leur aurait permis de produire des voyelles aussi différenciées que celles de l'homme moderne (Boë et al., 2002; Heim et al., 2002). Les hommes de Neandertal avaient probablement un tractus supérieur apte à la prononciation du langage articulé. La morphologie palatine moderne semble être acquise chez les *Homo sapiens* archaïques qui possèdent une anatomie moderne du tractus vocal (Lieberman, 1975) et du cortex cérébral. Rien ne les distingue véritablement des hommes actuels. Leur évolution culturelle et technologique semble être la preuve de l'existence d'un langage articulé vrai. Laitman (1984 et 1985) situe la flexion complète du basicrâne chez ces hominidés. Le palais de Broken Hill 1 est d'apparence très moderne. Son seul palais pourrait le faire entrer dans l'espèce moderne. Ses caractères crâniens archaïques semblent indiquer une évolution différenciée du palais. Un palais moderne est donc en place chez les hominidés récents tels que Broken Hill 1, Qafzeh 6 et 9, et La Ferrassie 1, qui réunissent toutes les structures anatomiques permettant la production d'un langage articulé de type moderne. L'étude du palais osseux des hominidés fossiles apporte des arguments pour déterminer l'apparition de la première morphologie palatine ayant pu permettre la production d'un langage articulé. Cependant un palais anatomiquement moderne n'implique pas la production d'un langage articulé mais seulement l'aptitude morphologique à produire ce langage. Cette étude se poursuit actuellement en incluant d'autres hominidés fossiles.

CHAPITRE 6. EVOLUTION DE LA DENTURE PERMANENTE DES HOMINIDES

6.1. La famille des hominidés dans le règne animal

C'est au cours de l'antiquité que fut reconnue la place de l'Homme parmi les animaux dont il se distingue par la taille de son cerveau, par sa bipédie, son langage et son intelligence. « L'Homme unique animal capable de réfléchir et de parler » écrivait Aristote. Mais, depuis le XVIII^e siècle avec Linné et Buffon, puis grâce à l'acceptation des idées évolutionnistes de Lamarck, de Darwin, de Gaudry ou de Haeckel, et à la suite des recherches des paléontologistes, biologistes et généticiens, sa position taxinomique et phylogénique au sein du règne animal a été précisé.

Dès lors, on sait que l'Homme n'a pas toujours eu l'aspect que nous lui connaissons. Les hommes actuels et les types humains disparus constituent la famille des Hominidés. Elle s'est individualisée au cours de plusieurs millions d'années, au sein de l'ordre des primates. Ces primates appartiennent à l'embranchement des Vertébrés, à la classe des Mammifères, à la sous-classe des Thériens, à l'infraclasse des Euthériens ou Placentaires.

6.1.1. Embranchement des Vertébrés

Alors que les grands groupes zoologiques porteurs d'un squelette externe sont reconnus depuis 650 millions d'années (abrévés en « m.a »), les vertébrés, animaux qui possèdent un squelette interne, apparaissent vers 550 m.a au début du Cambrien, avec les Agnathes (animaux aquatiques sans mâchoires) puis, vers 500 m.a. avec les Gnathostomes dont les premiers représentants constituent la classe des poissons. Certains d'entre eux, les Crossoptérygiens rhipidistides donnèrent naissance vers 350 m.a aux premiers Tétrapodes (amphibiens) qui demeurent encore inféodés au milieu aquatique. Quelques dizaines de millions d'années plus tard, soit vers le milieu du Carbonifère, un groupe d'Amphibiens aux dents toutes semblables (isodontie) et de forme plus ou moins conoïde donne naissance aux Reptiles (Captorhinomorphes). La classe des Reptiles est identifiée entre 340 et 300 m.a. Avec eux, s'achève la sortie définitive des eaux, notamment en ce qui concerne la reproduction qui s'effectue par la ponte d'œufs amniotiques recouverts d'une coque rigide. Cette innovation leur garantit un avantage sélectif considérable, ce qui explique leur épanouissement et leur diversification à travers de nombreuses niches écologiques durant près de 200 m.a. On estime aujourd'hui que, dès cette époque, les Reptiles regroupaient trois sous classes (les Anapsidés, les Diapsidés et les Synapsidés) selon le nombre de la disposition des fosses temporales. L'une

d'elles, des Reptiles Synapsidés Thérapsidés Thériodontes (ou Reptiles mammaliens), est l'origine des mammifères.

En effet, dès le début de l'ère secondaire, des caractères mammaliens existent chez les Reptiles Thérapsidés. Puis, durant toute cette période, appelée Mésozoïque, de nombreux groupes de mammifères primitifs font leur apparition. Nombre d'entre eux disparaissent tandis que certains autres sont à l'origine de chacune des trois infraclasses des mammifères actuels : les Protothériens ou Monotrèmes (Ornithorynques, Echidnés), les Métathériens ou Marsupiaux (Kangourou), les Euthériens ou Placentaires, ces derniers comportant le plus grand nombre de genres et d'espèces. Les mammifères, par conséquent, sont présents en même temps que les grands Reptiles Diapsidés (Dinosauriens).

Pendant toute l'ère secondaire, ces premiers Mammifères sont restés discrets, de petite taille et peu nombreux. Leur squelette céphalique présente un certain nombre de traits qui les différencient des Reptiles : formation d'une oreille moyenne, réduction du nombre des os craniens et mandibulaires (la mandibule est formée par un seul os, le dentaire, et l'articulation temporomandibulaire a été remaniée), développement de certains autres os (pariétal, maxillaire supérieur...), différenciation dentaire en incisives, canines et postcanines, modifications du rôle des dents : de lacératrices, elles deviennent peu à peu masticatrices.

Ces premiers Mammifères vont désormais se diversifier mais n'atteindront une taille plus importante qu'au début de l'ère tertiaire.

6.1.2. Infraclasse des Euthériens

La séparation entre Métathériens et Euthériens semble remonter au début du Crétacé, soit vers 130 m.a. Le plus ancien Mammifère placentaire reconnu à ce jour est Prokennalestes, daté de 110 m.a. (Crétacé inférieur). A la fin de l'ère secondaire, vers 70 m.a., les Placentaires sont encore peu diversifiés. On peut cependant distinguer cinq formes primitives voisines des Insectivores, des Ongulés primitifs, des Carnivores primitifs et même un possible Primate, Purgatorius. En effet, ce fossile a été mis au jour à Purgatory Hill (Montana EtatsUnis). Il est connu surtout par une mandibule avec ses dents en place, datée du début du Tertiaire, et par une autre dent isolée découverte dans un niveau crétacé supérieur (70 m.a.), ce qui en fait le plus ancien Primate connu à ce jour. Même si aujourd'hui l'appartenance de cette dent à l'ordre des Primates est contestée [37], il n'en demeure pas moins que ces derniers sont connus avec certitude et déjà diversifiés dès le début du Tertiaire.

6.1.3. Ordre des Primates

Alors que les Dinosauriens s'éteignent, les Primates se développent en occupant un domaine encore peu fréquenté par les Vertébrés, à savoir le milieu forestier. Très vite, ils se diversifient en deux grands groupes : - les Pénéprimates (presque Primates) qui se spécialisent et disparaissent rapidement (Eocène) et auxquels appartient Purgatorius ; - les Euprimates (Primates vrais) qui, après l'extinction des Pénéprimates, seront les seuls représentants de l'ordre et se développeront rapidement au cours de l'ère tertiaire. Ces Primates ont été subdivisés en un certain nombre de taxons et actuellement on distingue deux sous-ordres :

- les Strepsirhini qui correspondent aux Prosimiens (représentés de nos jours par les lémurs de Madagascar et les loris d'Asie et d'Afrique);
- les Haplorhini auxquels on rattache les tarsiers du Sud-Est asiatique ainsi que tous les Simiens et les Hominiens.

6.1.4. Primates simiens

Ils comprennent les formes d'Amérique centrale et du Sud (Platyrhiniens) et de l'Ancien Monde (Catarhiniens). Ces derniers sont représentés par les familles des Cercopithécidés ou singes Cynomorphes, quadrupèdes, et des Pongidés ou singes Anthropomorphes dépourvus d'appendice caudal et qui se déplacent au sol en position semi-érigée en s'appuyant sur la face dorsale des doigts repliés de la main (pronograde). Ils comportent deux sous-familles: les Hylobatinés (gibbons et siamangs), de petite taille, et les Ponginés, de taille plus élevée, avec trois genres: Pan (chimpanzé), Gorilla (gorille), Pongo (orang-outan).

6.1.5. Primates hominiens

Ils forment la famille des Hominidés caractérisée par l'adoption de la station érigée permanente, la marche bipède par enjambées, le grand volume de la boîte crânienne et du cerveau et un allongement de la durée de l'enfance. Ces acquisitions ont entraîné tout un ensemble de transformations non seulement de nature anatomique et physiologique mais qui concernent également le comportement, l'apprentissage, l'organisation sociale et l'affectivité. Les répercussions, au niveau de la mandibule, de la posture érigée sont capitales. Les anthropologues s'accordent aujourd'hui à reconnaître deux genres d'Hominidés : Australopithecus et Homo. Le genre Australopithecus comporte trois espèces: afarensis, africanus et robustus (boisei). La classification du genre Homo est plus délicate car les critères utilisés pour les Australopithèques ne sont pas du même ordre que ceux requis au sein du genre

humain. La taxinomie largement utilisée aujourd'hui identifie trois espèces : *habilis*, *erectus*, et *sapiens*, cette dernière étant subdivisée en *sapiens neanderthalensis* et *sapiens sapiens*, ces derniers regroupant toute l'humanité actuelle. Pour certains auteurs qui s'appuient sur des recherches récentes, une telle subdivision (*sapiens neanderthalensis* et *sapiens sapiens*) est arbitraire et sans fondement biologique ; en effet, nombre de fossiles trouvent difficilement leur place dans ce schéma, en raison de la mosaïque de caractères qu'ils présentent. On tendrait plutôt à reconnaître dans cette diversité deux stades évolutifs différents ayant répondu à des conditions écologiques particulières (morphotypes géographiques).

6.2. Transformations évolutives des dents

La denture des Hominidés, comme celle des autres Mammifères, dérive de la denture primitive des Reptiles mammaliens ; aussi est-il nécessaire d'en rappeler les principales caractéristiques.

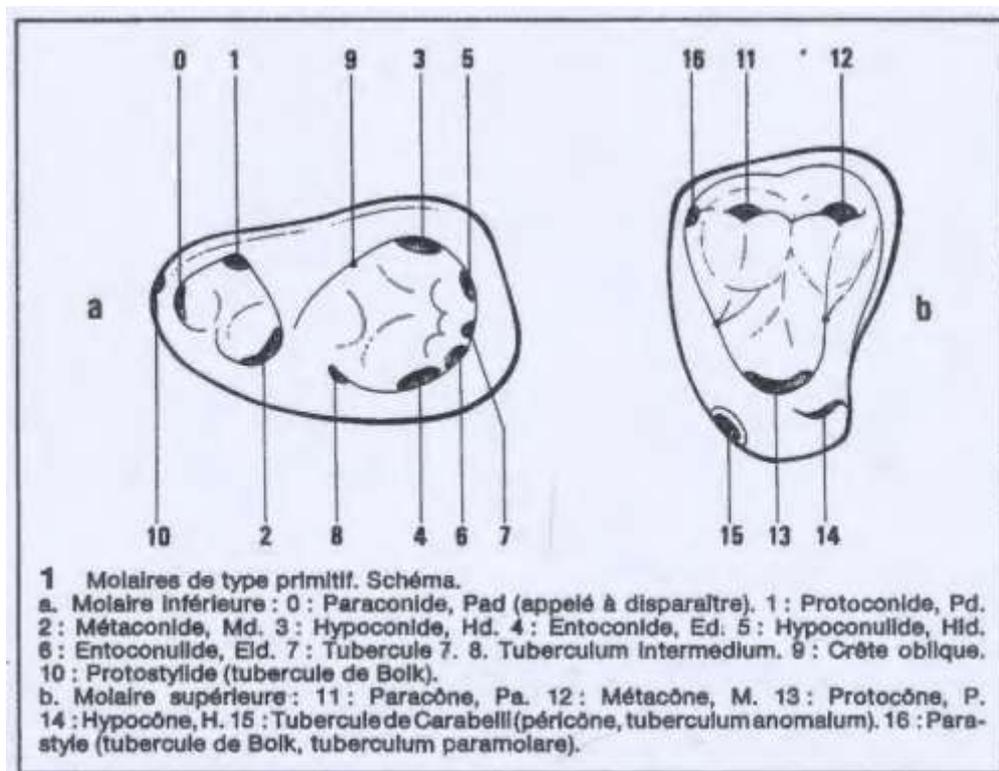
6.2.1. Dents des Reptiles

Chez les Reptiles non mammaliens, les dents sont en nombre élevé (polyodontie), toutes à peu près semblables (homodontie), de forme conique (haplodontie), à rôle essentiellement préhensile et rétensile. Elles sont remplacées de façon illimitée (polyphyodontie) et sont fixées à leur support osseux par soudure à leur base (acrodontie) ou par ankylose sur leur face vestibulaire (pleurodontie). Leur occlusion est de type alterne. La mandibule agit en se déplaçant verticalement (mouvement orthal).

6.2.2. Dents des Reptiles mammaliens

Vers 250 m.a. (fin de l'ère primaire), certaines formes reptiliennes présentent une augmentation de taille de la dent dite canine, définie comme la première dent portée par le maxillaire supérieur. La canine inférieure est la dent qui, en occlusion, se place mésialement à la canine supérieure. D'où la distinction en dents précanines, de 3 à 9 par hémimaxillaire, assimilées aux incisives et portées par les prémaxillaires, et en dents postcanines, dont le nombre varie de 12 à 45, considérées comme les futures prémolaires et molaires. Il y a donc début d'hétéroodontie. Ces dents simples et coniques sont, comme celles des dents humaines actuelles, composées d'une couronne visible et d'une racine enchâssée dans les alvéoles des maxillaires (thécodontie). Elles sont formées de tissus durs (émail, dentine ou ivoire) et de tissus mous (pulpe coronaire et radulaire). La surface occlusale des postcanines se complique et porte alors trois tubercules. Chez les formes reptiliennes les plus évoluées de la fin de l'ère primaire, tels les Cynodontes que l'on peut considérer comme les ancêtres immédiats des Mammifères, le nombre de

dentitions de remplacement se réduit. Lorsqu'il n'en reste que deux (diphyodontie), à savoir la lactéale et la permanente, le stade évolutif devient semblable à celui des Mammifères.



6.2.3. Dents des premiers Mammifères

Chez les Mammifères, les trois tubercules des postcanines augmentent de volume et peuvent être disposés sur une même ligne mésiodistale, le tubercule central étant le plus élevé: c'est le type triconodonte avec une occlusion de type tricuspide alterne; ces formes vont s'éteindre rapidement. Ces tubercules peuvent également être disposés aux sommets d'un triangle : c'est le type trigonodonte, disposition ancestrale probable de tous les Mammifères actuels.

Au cours de l'évolution, les caractères dérivés (c'est-à-dire acquis secondairement à partir de la dent simple) se multiplient. Aux trois tubercules (ou cônes ou cuspides) s'en ajoutent d'autres. Styles et conules apparaissent ; les prémolaires et les molaires sont différenciées.

En général, les tubercules principaux naissent de la masse coronaire et surtout de la partie cervicale épaissie en bourrelet (cingulum). Les tubercules secondaires peuvent aussi provenir de la région cingulaire mais souvent ils apparaissent par dédoublement des tubercules existant

déjà. Plusieurs théories ont été proposées pour expliquer la molarisation (plexodontie) à partir d'une dent simple.

Les dents s'adaptent aux régimes alimentaires les plus variés tant par leur mode d'occlusion que par leur nombre (formule dentaire), traits qui deviennent spécifiques de chaque groupe, voire de chaque espèce. C'est pourquoi elles offrent une valeur taxinomique et phylogénétique remarquable, d'autant plus qu'elles représentent bien souvent les parties les mieux conservées du squelette fossilisé.

Au maxillaire, sur la dent primitive, la base du triangle est en position vestibulaire et le sommet en position linguale. Les trois cuspides du triangle sont le paracône (Pa), dominant lingual, le stylocône mésiovestibulaire et le métacône (M) distovestibulaire. Par la suite, la couronne s'élargit avec apparition à partir du bourrelet cingulaire lingual d'un nouveau tubercule qui deviendra le principal : le protocône (P). C'est alors que le paracône se place en position mésiovestibulaire.

A la mandibule, la disposition est inverse: le tubercule principal est en position vestibulaire ; c'est le protoconide (Pd), le paraconide (Pad) et le métaconide (Md) sont respectivement mésiolingual et distolingual. Aux triangles initiaux s'ajoutent rapidement des tubercules supplémentaires en position distale formant le talon et le talonide. Les tubercules de ces deux derniers sont émoussés et broyeurs alors que ceux du triangle sont aiguisés et coupants. Ce type de molaire, qui se reconnaît depuis 120 m.a. et dont dérive le type actuel de la molaire humaine, se nomme tribosphénique.

Les mouvements de la mandibule se font verticalement (orthal) mais aussi horizontalement: d'avant en arrière et vice versa (palinal et propalinal) ou latéralement (entail et ectental). L'occlusion est de type encastrant et engrenant. Cette complexité, à la fois morphologique pour les dents et physiologique pour les mouvements d'occlusion, permet aux Mammifères de mieux dilacérer et triturer la nourriture que ne le faisaient leurs ancêtres Cynodontes et, ainsi, d'en tirer un meilleur parti énergétique.

Quelques Euthériens primitifs d'âge crétacé (Prokennalestes) possèdent 52 dents selon la formule. Rapidement, la formule passe à 44 dents, puis à 32 chez les Primates supérieurs. Chez l'Euthérien primitif, les incisives sont petites et aplaties dans les sens vestibulolingual. Il en est de même pour la canine dont le sommet ne dépasse pas ou peu les dents adjacentes. Les

prémolaires sont monocuspides sauf la dernière qui tend à se molariser. Les molaires sont tribosphéniques et généralement la troisième est la plus petite.

6.2.4. Dents des Primates

6.2.4.1. Modifications de nombre

Certains Primates du début du Tertiaire ont 44 dents, mais rapidement une incisive disparaît, parfois deux ou trois, ce qui témoigne d'une spécialisation marquée. En règle générale, deux incisives demeurent par hémimaxillaire.

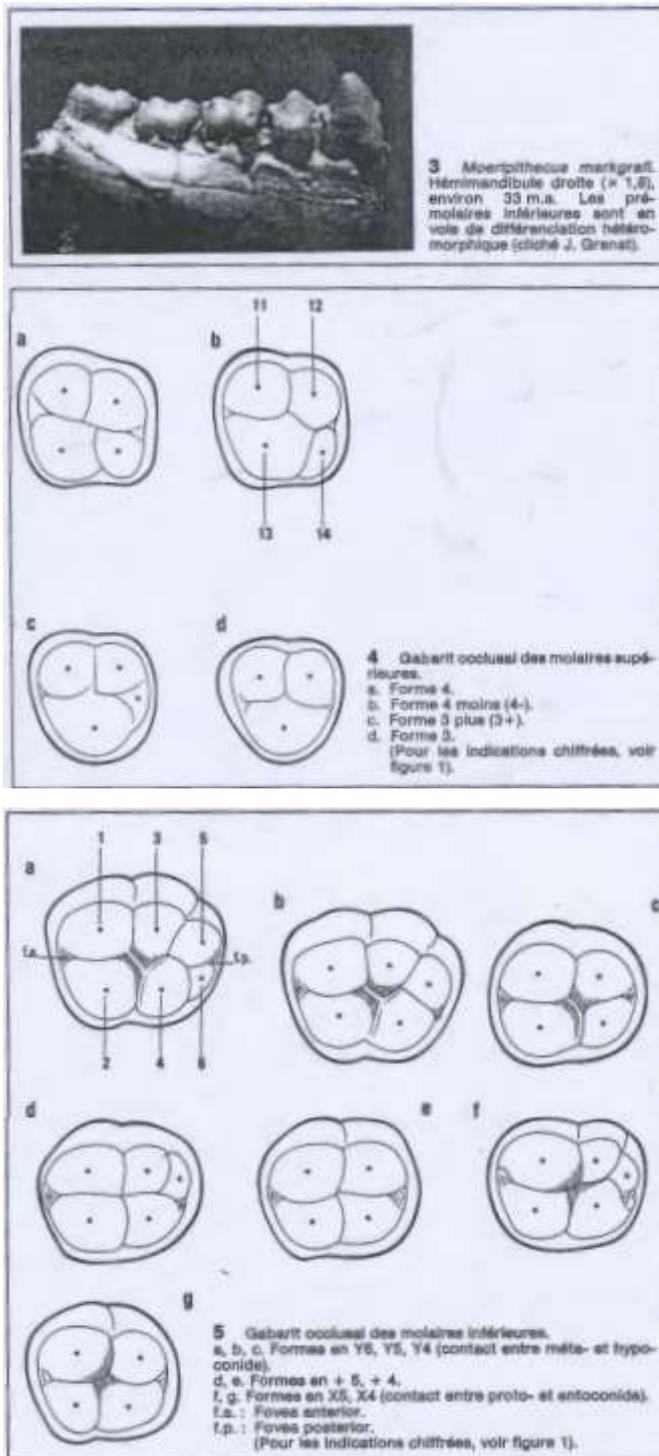
Chez quelques rares Prosimiens, la canine n'existe plus. Dès le début du Tertiaire, on constate aussi une tendance à la diminution du nombre des prémolaires: l'antérieure d'abord, parfois la seconde et même les deux dernières.

Les Platyrhiniens ont conservé trois prémolaires. Chez les Catarhiniens, la formule à deux prémolaires, qui est celle de l'Homme, est identifiée depuis la limite Eocène/Oligocène chez *Moeripithecus markgrafi* daté de 33 m.a. environ.

Quant aux molaires, seuls les Platyrhiniens Callithricidés (ou Hapalidés) n'en ont que deux. Tendances évolutives des couronnes dentaires. A partir de la dent du Primate primitif, nous assistons à un certain nombre de transformations. Les incisives présentent un élargissement mésiodistal de la couronne, plus marqué chez les Anthropoïdes que chez les Hominidés. De plus, chez les premiers, l'axe de la couronne et celui de la racine ne sont pas en ligne droite : l'angle ainsi formé correspond à la cyrtodontie. Parfois, sur les incisives, la face linguale est plus déprimée que normalement et présente des épaisissements de ses marges et de sa base (cingulum), ainsi que des digitations d'émail partant de cette base vers le bord coupant. Cette morphologie de la face linguale est dite en « pelle (« shovel shaped »). Les canines, chez les Simiens, augmentent en hauteur et deviennent un croc pointu dépassant le niveau occlusal des autres dents. Des diastèmes sont alors nécessaires pour permettre l'occlusion: diastème mésial par rapport à la canine supérieure, diastème distal par rapport à l'inférieure. Chez les Hominidés, la canine demeure incisiforme comme elle l'est chez l'Euthérien et chez le Primate primitif; elle ne nécessite pas de diastème pour se loger. Les prémolaires sont par convention numérotées d'avant en arrière de 1 à 4 (P1, P2, P3, P4). De la 1N à la 4', on passe d'une dent petite, monocuspide, à une dent dont le diamètre vestibulolingual augmente. La molarisation des prémolaires jusqu'ici observée chez les seuls Placentaires a donc lieu d'arrière en avant et se traduit par l'acquisition de nouveaux tubercules. Chez les Primates supérieurs chez qui deux

prémolaires subsistent (P1 et P2 ayant disparu), il ne reste donc que P3 et P4 appelées aussi fréquemment P1 et P2 par les anthropologues, ce qui peut occasionner une certaine confusion. Les prémolaires supérieures des Simiens sont disposées en série croissante ($P3 < P4$) ; elles portent deux tubercules, le vestibulaire étant le plus grand; leur forme est relativement sécante. Chez les Hominiens, les prémolaires supérieures ont même structure, mais leurs tubercules sont davantage émoussés. Elles sont de taille à peu près égale (ou $P3 > P4$). Les prémolaires inférieures des Simiens méritent une mention spéciale. La première en place possède une couronne plus élevée que celle de la prémolaire qui la suit. Elle ne porte que le tubercule principal fortement développé, elle est qualifiée de « caniniforme ». Sur ce tubercule une crête mésiodistale, appelée « éocrête », délimite les parties linguale et vestibulaire. Son versant mésial en forme d'arête coupante sert d'aiguiseur au versant distal de la canine supérieure, lors des mouvements d'occlusion. Cette forme de P3 est dite « sectoriale ». Chez les Simiens, elle est plus grande que P4 ($P3 > P4$). La seconde (P4) en revanche comporte plusieurs tubercules bas qui la font ressembler à une molaire.





Cet ensemble de caractères très spécialisés dans leur fonction a été acquis secondairement par rapport au Primate primitif : on les qualifie de « dérivés » ou « apomorphes ». Chez les Hominiens, les deux dents possèdent normalement deux tubercules de valeur presque égale et de même hauteur que celle des dents adjacentes. Elles sont toutes deux molariformes : on dit qu'il y a homomorphie des prémolaires chez l'Homme, caractère différentiel important dans la diagnose des fossiles. Chez l'Homme moderne, le tubercule lingual de P3 peut être de taille plus

réduite que le tubercule vestibulaire, mais la dent demeure molariforme. Les molaires subissent un élargissement de la couronne et deviennent quadrangulaires. Chez les Primates, on reconnaît dès l'origine la dent tribosphénique des premiers Mammifères. Les molaires supérieures portent les trois tubercules fondamentaux qui forment la partie triangulaire de la couronne (ou trigone). Le talon distolingual de la couronne porte normalement un tubercule, l'hypocône (H). La variation de taille et la disposition des tubercules permettent de reconnaître différents gabarits dont quatre ont été retenus par Dahlberg pour les molaires supérieures et appelées : forme 4 ; forme 4 moins (4-); forme 3 plus (3+); forme 3 (fig. 4). Chez les Anthroïdes, les molaires sont généralement en série croissante, mais ce n'est pas une règle absolue. Chez les Hominidés, elles sont plutôt en série décroissante, mais là aussi il existe des variations. Aux molaires inférieures, le trigonide est aussi formé par les trois tubercules fondamentaux. Le talonide en position distale est plus développé que le talon et porte rapidement trois tubercules : l'hypoconide (Hd) distovestibulaire, l'entoconide (Ed) distolingual, l'hypoconulide (Hld) distal ou distovestibulaire.

Il existe parfois un entoconulide (Eld) distolingual. Dès le début du Tertiaire, chez la plupart des Primates, le paraconide est petit et a disparu dans les formes supérieures. A sa place, on rencontre souvent une dépression, la fovea anterior. Le trigonide de la molaire ne compte plus alors que deux tubercules : Pd et Md, numérotés 1 à 2, tandis que ceux du talonide portent les numéros 3 (Hd), 4 (Ed), 5 (Hld). Lorsque l'entoconulide est présent, c'est le tubercule 6 (tuberculum sextum). Il peut parfois y avoir aussi un septième tubercule qui se développe entre Hld et Eld ; il porte le nom de « tubercule 7 ». Parmi les autres tubercules supplémentaires possibles, celui qui se situe entre Md et Ed se nomme « tuberculum intermedium » ou métaconulide. Entre Hd, Ed, et Eld, existe une dépression, la fovea posterior, plus ou moins masquée par les tubercules supplémentaires et en particulier par le tubercule 7. Les tubercules et les foveas sont limités par des sillons visibles sur la face occlusale. Lorsque Md et Hd sont plus importants en surface que les autres tubercules (vestige du stade structural où ils étaient réunis par une crête, la crête oblique), ils entrent en contact au centre de la couronne, et l'Hd s'insère comme un coin entre Md et Ed. Le sillon commun qui marque leur contact prend alors la forme d'un Y et le gabarit est appelé dryopithécien, du nom de *Dryopithecus*, Pongidé fossile du Miocène chez qui cette disposition a été définie. Le sillon commun entre Hd et Md diminue à mesure que les tubercules tendent de plus en plus à devenir égaux. Les variations de ce schéma sont exprimées par les symboles: Y6, Y5 (dryopithécien), presque + 5, ou presque + 4, ou en croix + 5, + 4 (le contact est ici punctiforme entre Pd, Hd, Md, Ed). Ces schémas occlusaux

traduisent à la fois le nombre et l'importance des cuspides ainsi que le développement plus ou moins marqué du sillon commun entre Md et Hd. Lorsqu'il y a contact inverse c'est-à-dire entre protoconide et entoconide, il s'agit d'un stade évolué dénommé en « marche d'escalier » et représenté par X (X4, X5).

Les variations de taille des molaires inférieures sont semblables à celles des molaires supérieures. En occlusion, la première molaire inférieure entre en contact mésialement avec la partie distale de P2 puis avec M1 supérieures. Lorsque dans les molaires primitives le paraconide régresse et que, parallèlement, l'hypocône se développe, ce dernier se place dans l'espace mésial du trigonide ainsi libéré. Sur les molaires des Primates supérieurs, le protocône de M1 frappe dans le bassin central de la M1 mandibulaire et l'hypocône s'encastre entre l'entoconide de M1 et le métaconide de M2 inférieures. Influence du biotope sur la morphologie dentaire Chez les grands singes actuels, les tubercules dentaires sont formés d'un noyau de dentine (ivoire) recouvert d'une fine couche d'émail. Chez les Hominidés fossiles et actuels, l'émail est épais. On admet généralement que l'épaisseur de l'émail varie avec le régime alimentaire. Jolly a décrit les caractères dentaires existant dans le régime graminivore (graines, rhizomes, tiges, particules dures...) de certains singes tels que *Gelada theroipithecus*. Il appelle complexe T l'ensemble de ces caractères. Jolly a fait le rapprochement avec la denture des ancêtres présumés des Hominidés qui auraient été soumis à ce régime en quittant la forêt pour la savane-prairie, il y a environ 18 m. a. Les dents subiraient également une poussée distomésiale qui les resserrerait vers l'avant. Martin estime que l'épaisseur de la couche d'émail dépend plutôt des deux facteurs suivants :

- la vitesse à laquelle elle s'est déposée ;
- la durée de la période pendant laquelle se produit le dépôt.

Chez les Hominidés, l'émail se serait déposé rapidement pendant une période prolongée. Dents permanentes des différents groupes d'Hominidés. La denture des Hominidés présente d'un groupe à l'autre peu de différences fondamentales qui auraient justifié de grandes coupures taxinomiques. La formule dentaire est identique, à savoir 32 dents agencées en série continue sans diastème. La canine ne présente jamais la forme d'un croc haut et pointu; elle est toujours incisiforme et sa hauteur comparable à celle des dents adjacentes. Les deux prémolaires inférieures sont toujours homomorphes et molariformes, donc sans tendance à la sectorialisation sur la première. Les arcades alvéolodentaires dessinent une ellipse, tant au maxillaire qu'à la mandibule, ellipse à allure quelque peu différente selon les groupes

d'Hominidés considérés. Chez les Australopithèques, les arcades sont de forme carréeelliptique longue (carrée parce que légèrement aplatie dans le segment incisif). Chez *Homo habilis*, elles sont elliptiques. Chez *Homo erectus*, l'ellipse est allongée. Chez les Hommes de Néandertal, elle est aplatie dans son segment antérieur. Chez les Hommes du Paléolithique supérieur' et les Hommes modernes, les ellipses présentent une grande variabilité intrapopulationnelle qui masque la variabilité existant entre les populations elles-mêmes. Les différences portent principalement sur la taille des dents, le nombre des cuspides et les détails de la morphologie occlusale. Notons qu'il n'existe aucune corrélation entre la taille des dents et celle des individus, ce que confirment les recherches anthropologiques effectuées sur les populations de petite taille (Négritos). Il en fut de même chez les Hominidés fossiles: la taille des dents d'Hominidés de faible stature (1,10-1,50 m) s'inscrit dans les variations des Hominidés fossiles de grande taille et des Hommes modernes. Chez les Hominidés fossiles de faible stature, la face offrait une hauteur voisine sinon supérieure à celle des Hommes actuels. En revanche, les dimensions crâniennes de ces Hominidés (hauteur, largeur, longueur) sont faibles. Avec l'évolution du genre *Homo* et la poursuite du processus de céphalisation, les dimensions crâniennes augmentent dans les trois directions. Cet accroissement intéresse principalement la largeur et la longueur du crâne pour atteindre des dimensions maximales chez *Homo erectus* tardif et chez les Hommes de Néandertal, en raison notamment de la présence d'un bourrelet sus-orbitaire proéminent (torus sus-orbitaire) qui n'existe pas chez *Homo sapiens*.

6.2.4.2. Australopithèques

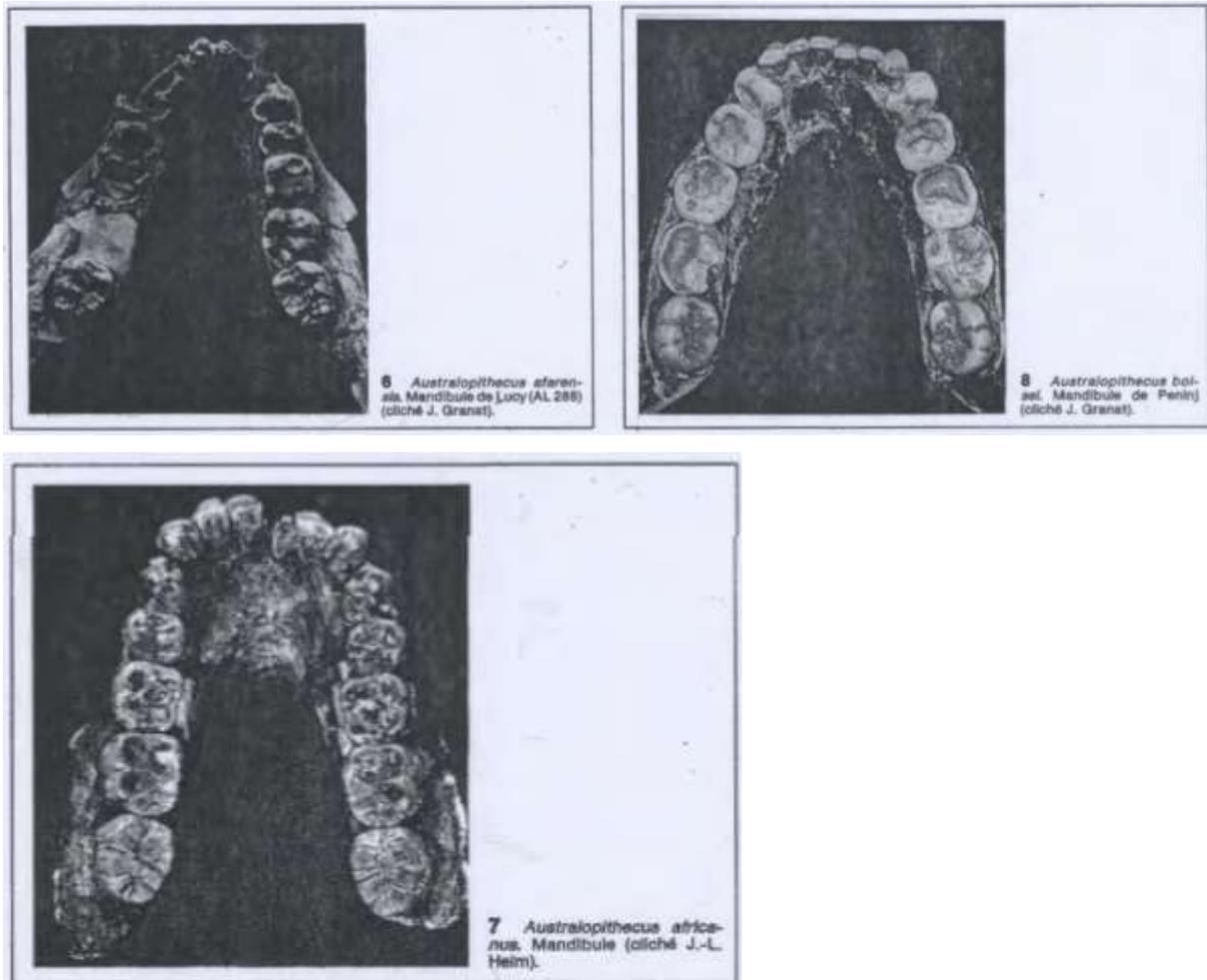
Les premières découvertes remontent à 1924 en Afrique du Sud où deux espèces ont été identifiées (*A. africanus*, forme gracile ou « Plé-sianthrope », et *A. robustus*, ou « Paranthrope »). Par la suite, les recherches menées en Afrique orientale ont fait connaître au moins deux autres espèces (*A. boisei* apparentée à *A. robustus*, et *A. afarensis* d'âge plus ancien). Les Australopithèques semblent avoir vécu entre 6,5 m.a. (molaire de Lukeino, Kenya) et 1. m.a.

« *Australopithecus afarensis* » : Sous ce nom, on regroupe une série assez hétérogène de restes osseux dont certains présentent des caractères primitifs au niveau du squelette et des dents, alors que d'autres semblent déjà engagés dans une spécialisation robuste ; d'autres enfin possèdent des caractères que nous estimons simiens, notamment sur les dents supérieures, mal connues d'ailleurs. En revanche, les dents inférieures, plus homogènes, permettent une analyse plus fiable. Le spécimen le plus complet provient de l'Afar, dans le Nord de l'Ethiopie (AL-288-AL:

Afar Locality) et connu communément sous le nom de « Lucy ». Il comporte une mandibule primitive en forme de V, rétrécie en avant, mais dont le corps mandibulaire déjà massif évoque celui des autres Australopithèques. Les dents conservées (rangée P3-M3 droites et M3 gauche) sont en bon état, les autres dents n'étant représentées que par leurs alvéoles ou leurs racines. La P3 présente une couronne très ovalaire, à peine plus élevée que celle de la P4 ; elle est implantée légèrement en oblique sur l'arcade alvéolaire. On note une cuspide vestibulaire bien développée, le protoconide, à sommet arrondi. Des formations complémentaires, crêtes et faibles éminences, suggèrent le développement initial du métaconide et de l'hypoconide. La fovea anterior et le bassin sont nets ; le cingulum vestibulaire est présent (l'alvéole gauche semble correspondre à la présence d'une seule racine disposée dans le sens vestibulolingual). La P4 droite, plus grande que la P3, est quadrangulaire et implantée transversalement sur l'arcade. La molarisation plus prononcée permet d'identifier le Pd, le Md et un faible Hd. La fovea anterior est resserrée et le bassin plus important ; l'usure y est plus marquée que sur P3 ; la racine de P4 gauche, en partie conservée, est beaucoup plus massive que celle de P3. Sur les molaires inférieures, on note que $M1 > \text{ou} = M2 < M3$. Les dimensions de M1 et M2 entrent dans la variabilité des molaires actuelles. L'usure affecte davantage les tubercules vestibulaires que les linguaux et sur M1 le centre de la couronne. M1 est de forme cubique et porte cinq tubercules : $\text{Pd} > \text{Hd} > \text{Md} > \text{Ed} = \text{Hld}$. Le gabarit est probablement du type Y5. La dent droite semble avoir été implantée par deux racines, mésiale et distale. M2 a aussi cinq tubercules mais le 5' est franchement distal. Le gabarit est du type presque + 5. Les M3 droite et gauche sont longues dans le sens mésiodistal en raison de la présence des tubercules 5 et 6. La surface occlusale, non usée, est très ridulée. Par sa denture comme par d'autres caractères osseux, ce fossile est déjà humain. La robustesse du corps mandibulaire et la tendance à la molarisation des prémolaires justifient sa place parmi les Australopithèques. Sur les mandibules des autres spécimens attribués à *A. afarensis*, on note une arcade dentaire de forme carrée-elliptique longue, des incisives et des canines de type moderne usées par leur bord libre, la molarisation de P3 avec deux tubercules et celle de P4 avec trois tubercules ($P3 < P4$). Les deux premières molaires inférieures sont en série croissante avec cinq tubercules et un contact métahypoconide (Y5) ; la troisième est allongée et possède un hypoconulide (Hld) et parfois un entoconulide (Eld). Les dents jugales dépassent par leurs dimensions celles des Hommes modernes sans atteindre toutefois les dimensions moyennes d'*A. africanus*.

« *Australopithecus africanus* », "robustu, « boisei » : Les différences relatives aux dents des trois formes concernent davantage la taille que le schéma. Aussi, les décrivons-nous ensemble.

En occlusion, la vue de profil montre des rangées dentaires disposées comme chez Homo suivant la courbe de Spee. Au niveau incisivocanin, les dents se placent en bout à bout (labiodontie), disposition observée par leur bord occlusal et non par leurs faces proximales, comme chez les Pongidés.



L'usure des molaires est en gouttière chez *A. africanus* (régime omnivore) et en plateau chez *A. robustus* (végétarien). On n'observe pas de taurodontisme (caractère défini par l'amincissement des parois de la couronne, l'agrandissement de la cavité pulpaire et son prolongement dans les racines qui sont plus ou moins fusionnées). Sur les dents des formes robustes, des altérations de l'émail, les périkymaties (stries horizontales des faces vestibulaire et linguale de la couronne), correspondent aux stries de Retzius et à l'amélogénèse. Le dimorphisme sexuel semble peu marqué, tout au moins dans la mesure où le sexe peut être identifié d'après les autres restes du squelette. L'ordre d'éruption dentaire est celui observé chez l'Homme moderne. La M3 est généralement moins usée que les deux premières molaires ; son éruption tardive est

interprétée comme résultant de l'allongement de la durée de l'enfance et de l'adolescence ainsi que des périodes de formation éducative du jeune. Il s'agit là d'un point fondamental dans l'évolution des Primates, facteur essentiel de l'homínisation. Chez les Australopithèques, la taille des dents montre une forte disproportion entre dents antérieures et dents jugales. Si les premières entrent dans les variations dimensionnelles des dents humaines actuelles, les secondes en revanche sont particulièrement volumineuses, pouvant atteindre 1,5 à 2 fois et même 2,5 fois (*A. boisei*) la taille des dents actuelles. Ceci correspond aux dimensions de la mandibule toujours plus longue que large chez les Australopithèques. Les incisives sont humaines par leur taille, leur galbe, leur implantation et l'ordre relatif de leur grandeur. La face linguale est excavée en pelle, avec de fines digitations de l'émail qui n'atteignent pas le bord coupant, lequel présente parfois au moment de l'éruption de la dent un plus grand nombre de mamelons (de 5 à 7) que chez *Homo*. L'angle distal des incisives latérales est légèrement arrondi mais pas tronqué comme chez les Pongidés. Les racines sont robustes, comparativement aux couronnes. Il n'y a pas de cyrtodontie. Elles sont toutefois plus fortes (mais sans dépasser la hauteur des dents adjacentes) chez *A. africanus* réputé omnivore que chez *A. robustus* considéré comme végétarien. Les racines sont puissantes et montrent deux dépressions longitudinales, la mésiale étant plus prononcée que la distale. Les prémolaires des Australopithèques robustes ont les dimensions absolues les plus grandes connues chez les Hominidés ; si P4 est plus forte que P3 chez *A. robustus*, ce n'est pas la règle chez *A. africanus*. Comme chez *A. afarensis*, les couronnes présentent une forme ovalaire et étirée dans le sens vestibulolingual. Au maxillaire comme à la mandibule, elles portent deux tubercules fondamentaux séparés par des sillons de tracé humain mais d'aspect plus complexe en raison de la présence de petites éminences accessoires. Les parois des couronnes sont bombées (cingulum). Trois racines (2 vestibulaires et 1 linguale) se retrouvent fréquemment sur les prémolaires supérieures d'*A. robustus* ; il existe deux racines (mésiale et distale) sur les prémolaires inférieures. Certains auteurs considèrent que ces racines sont partiellement fusionnées (forme dite «de Tomes»), bien qu'elles nous paraissent plutôt en voie de dédoublement afin d'augmenter leur puissance d'ancrage. Les molaires, ainsi que nous l'avons signalé précédemment, offrent des dimensions absolues très élevées. Chez *A. robustus*, la disposition est: $M1 < M2 < M3$; chez *A. africanus*, il peut exister une M3 petite ($M1 < M3 < M2$). Les molaires supérieures et inférieures entrent parfaitement dans le gabarit classique humain. Mais ces schémas sont souvent estompés par la molarisation des couronnes qui complique la surface par la formation de sillons et de tubercules accessoires. Sur les molaires supérieures, les trois tubercules fondamentaux sont suivis de l'hypocône. Sur le flanc mésiolingual du protocône peut se développer une cuspide accessoire : le tubercule de

Carabelli (péricône ou tuberculum anomalum). Lorsque, à ce niveau, existent des irrégularités de l'émail, on parle de complexe de Carabelli. Sur la face vestibulaire du paracône, on note parfois 1.m tubercule paramolaire ou parastyle de Dahlberg ou tubercule de Bolk [27]. Sur les molaires inférieures, on peut compter cinq tubercules importants disposés généralement selon le mode Y5 sur M1 et presque + 5 sur M2 et M3. Il peut y en avoir davantage, jusqu'à 7, ce qui confirme la puissance de la batterie mandibulaire chez les Australopithèques, renforcée par les fortes racines présentant de profonds sillons longitudinaux. Le tubercule de Bolk ou protostylide de Dahlberg peut s'observer sur la face vestibulaire du protoconide des trois molaires. Genre « Homo ».

6.3. Généralités sur les hominidés

Le classement des Hominidés fossiles appartenant au genre Homo a fait l'objet de nombreuses tentatives de regroupement et d'appellations. Aujourd'hui encore, l'accord est loin d'être unanime. Si de nombreux paléontologues acceptent la division du genre en trois espèces, habilis, erectus, sapiens, et la subdivision de cette dernière en sapiens neanderthalensis et sapiens sapiens, il en est d'autres qui contestent cette taxinomie. Un fait demeure acquis, à savoir que tous les hommes modernes appartiennent à une seule espèce Homo sapiens sapiens issue de la forme ancestrale Homo habilis dont le nombre de caractères d'années, la position phylétique des fossiles pose problème.

Il semble bien en effet qu'il y ait eu deux grands morphotypes humains qu'il est difficile de regrouper en un seul. Le premier morphotype est présent à Java, en Chine, en Afrique. Deux types humains y sont reconnaissables :

- l'un regroupe les fossiles ayant vécu, de 1,6 à 0,2 m.a. et qui présentent un ensemble de caractères dérivés communs aux niveaux osseux et dentaire ; ils constituent l'espèce Homo erectus (Pithécanthropes, Sinanthropes, Atlanthropes ...) ;
- l'autre, entre 0,4 et 0,1 m.a., regroupe des formes dans lesquelles ces caractères dérivés spécifiques sont moins développés et chez qui, de plus, on note un processus de céphalisation plus important, le recul et la réduction relative du massif facial, traits qui se rencontrent par ailleurs chez Homo sapiens ; ce sont les hommes de Broken Hill, Salé, Saldanha, Dali, Ngandong, Solo, N'dutu. Le second morphotype est présent au Proche et au Moyen-Orient, et principalement en Europe où (bien que les témoignages culturels y attestent la présence humaine depuis quelque 2 m.a.) le plus ancien fossile connu, la mandibule de Mauer, est daté d'environ 0,7 m.a. Tous les fossiles de ce second morphotype se distinguent de ceux du premier

par la présence de caractères d'aspect plus moderne, en particulier par le degré d'encéphalisation très poussé. Deux types aussi sont reconnaissables: l'un annonce indiscutablement l'Homme moderne; l'autre, en revanche, présente des caractères secondaires, dérivés, qui s'accroissent plus tard avec les Hommes de Néandertal. Dans ce groupe se placent des fossiles tels que :

- la mandibule de Mauer (0,7 m.a.), le crâne de Steinheim (0,3 m.a.) qui, tous deux, proviennent d'Allemagne; leurs dents ont la taille et la morphologie de celles des Hommes modernes (chez Steinheim, de plus la M3s est de forme 3) ; par ailleurs, d'autres caractères osseux annoncent les spécialisations néandertaliennes ;

- les hommes de la Caune de l'Arago (Tautavel, Pyrénées-Orientales), datés de 0,45 m.a., chez lesquels le matériel dentaire se compose de dents isolées (une vingtaine) et de dents en place: mandibule Arago II où elles sont extrêmement usées, hémimandibule droite Arago XIII où elles sont volumineuses mais de morphologie très moderne avec M1 qui présente un gabarit évolué de type X5, M2 de type + 5 et M3 en + 4, maxillaire du crâne Arago XXI où M2 et M3 ont un schéma occlusal qui n'entre pas dans les schémas classiques, le métacône étant partagé en trois parties ciselant la région distale de la couronne. En raison de leur âge géologique, les Hominidés de ce second morphotype ont souvent été rattachés à l'espèce *H. erectus* bien qu'ils n'en présentent pas les caractères spécifiques. Pour éviter ce rapprochement, certains paléontologues les appellent Anténéandertaliens d'Europe et d'autres *Homo praesapiens*, terme plus adéquat. Quoi qu'il en fût, à un moment de leur histoire, chacun de ces deux types représentant l'ensemble humain de l'ouest de l'Eurasie, a évolué selon ses propres modalités et a donné naissance l'un à l'Homme de Néandertal, ou *Homo praesapiens neanderthalensis*, l'autre à *Homo sapiens sapiens*. Chez l'Homme de Néandertal, on remarque un torus sus-orbitaire, un étirement de tout l'arrière-crâne avec «chignon » occipital, des sinus frontaux, ethmoïdaux et maxillaires très pneumatés, l'absence de dépression sous-orbitaire et de fosse canine, une face volumineuse en « proue de navire » (oncognathisme). Par ses caractères spécifiques, il ne peut pas être à l'origine de l'Homme moderne et sa lignée disparaît vers 35 000 ans. Chez *Homo sapiens sapiens*, on observe l'augmentation de la hauteur crânienne et du volume encéphalique, l'achèvement de la bascule occipitale, la réduction du volume et de la saillie de la face qui est logée sous le crâne. Sur la mandibule, l'arcade alvéolodentaire est en retrait par rapport à l'arcade basilaire, d'où occlusion croisée au niveau incisivo-canin, ou psalidodontie (disposition normale actuelle), et mise en évidence de la saillie mentonnière. Si ce stade se rencontre avec *Homo sapiens fossilis* dès 100 000 ans (Qafzeh, Israël), il s'affirme nettement en Europe vers 35 000 ans avec les hommes du Paléolithique supérieur (Combe Capelle et Cro-Magnon). Avec la fin de la glaciation de Würm (vers 10 000 ans), les conditions de vie changent, la morphologie

humaine se modifie (en particulier la brachycrânie se développe à côté de la dolichocrânie), des types nouveaux apparaissent. Ce stade, Homo sapiens sapiens, est celui auquel nous appartenons. «Homo habilis ». Ce sont les plus anciens représentants du genre Homo actuellement identifiés (2,5-1,3 m.a.). Ils ont été découverts en Afrique orientale et australe et sont connus depuis 1959. Ces fossiles sont rares et plus rares encore sont ceux qui possèdent des dents sur lesquelles une étude puisse être entreprise.

CONCLUSION

D'un point de vue strictement systématique, la famille des Hominidés comprend les sous familles des paninés et des homininés. Cependant, en paléontologie humaine, les fossiles attribués aux paninés étant pratiquement inconnus, le terme hominidé peut être considéré comme un synonyme d'Homininé.

L'évolution des Homininés commence donc avec le dernier ancêtre commun à l'homme et aux chimpanzés, estimé vers 8 Ma. Des restes d'hominidés aussi anciens ont été mis au jour (Toumaï, Ardipithèques et Orrorin). Ces derniers présentent déjà des aptitudes à une bipédie fréquente. Cette capacité va prendre encore plus d'ampleur avec les australopithèques. Dans tous les cas, le développement cérébral reste faible et ne dépasse guère celui des chimpanzés.

A partir du genre *Homo*, la bipédie est bien acquise et le développement cérébral devient important et va augmenter jusqu'à atteindre le volume actuel. Ce développement cérébral se traduit par un développement de l'industrie lithique qui devient de plus en plus complexe au fur et à mesure que l'encéphale se développe.

Ainsi, les caractéristiques de l'homme moderne, à savoir bipédie et développement cérébral important, sont apparues séparément au cours du temps. La bipédie est apparue en premier, suivie du développement de l'encéphale.

Par ailleurs, l'évolution humaine est buissonnante dès son origine et ce jusqu'à l'apparition de l'homme moderne. Avec l'avènement de l'homme moderne, la richesse de notre lignée est réduite au minimum. Cet effet buissonnant est renforcé par la mise en évidence d'un Homininé particulier en Sibérie (décrit aussi en 2010). Ce dernier est représenté par une phalange distale unique qui ne se différencie morphologiquement d'aucune autre. Cependant, l'ADNmt (ADN mitochondrial) qui a pu en être extrait serait très différent de celui des hommes modernes ainsi que de celui des néandertaliens. La séparation avec notre lignée daterait de très longtemps.

Les résultats des recherches disponibles montrent que les caractères langagiers ont évolués au fur et à mesure que les primates humains se proliféraient. De plus, l'évolution des dents a suivi le rythme de la métamorphose du crâne et les caractéristiques ostéologiques. C'est dans cette perspective que, l'homme actuel doit prendre en compte de tous ces considérations de l'évolution physique et physiologique des primates humains dans tous ses agissements et ses errements.

BIBLIOGRAPHIE

Bahushet S., 1993, « L'invention des pygmées. », In *Cahiers d'études africaines*, vol.33, n°129.

Berillon G. et Marchal F., 2005, Les multiples bipédies, *Pour la Science*, 330, 76-83

Bonis (de) L., 1999, *La famille de l'Homme*. Edition Belin, Paris, 127p.

BONTE P. et IZARD M., 1991, *Dictionnaire de l'ethnologie et de l'anthropologie. Quadrige*. Paris, PUF.

Clark D.M., 2001, « A cognitive perspective on social phobia », In W.R. Crozier and L.E. Elden (Eds), In *international handbook of social anxiety*.

Coppens Y., 1983, *Le singe, l'Afrique et l'Homme*, Fayard, Paris.

Darwin C., 1871, *The descent of man*.

De Lumley H., 2000, *L'Homme premier. Préhistoire, évolution, culture*, éd. O. Jacob, Paris, 219p.

Frédérique B., 1992, « Aptitude au langage chez les néandertaliens : apport d'une approche pluridisciplinaire », In *Bulletins et Mémoires de la société d'Anthropologie de Paris*, 4-1-2/pp. 33-51.

Leaky M.G., Fiebel C., Midougale L. et Walker A., 1995, « New four-million-year-old hominid species from Kanapi and Allia Bay, Kenya. », in *Nature* 376 (6541), 565-571.

Lieberman M.D., Gaunt R., Gilbert D.T. et Trope Y., 2002, « Reflexion and reflection : a social cognitive neuroscience approach to attributional inference. », In M.P. Zanna (Ed.), *Advances in experimental social psychology*, vol 34, pp. 199-249). Academic press.

Picq P., 1987, « Les Relations biomécaniques entre la boîte crânienne et la face au cours de l'évolution humaine. » In *Ann. Fond. Fyssen* 3 : 37-49.

Picq P., 1990, « Le crâne noir d'Afrique. » In *Pour La Science* 147 : 8-9.

Picq P., 1991, « L'Evolution des caractères morphologiques de l'articulation temporo-mandibulaire (A. T. M.) des hominidés et implications phylogénétiques. » In: *Bulletins et Mémoires de la Société d'anthropologie de Paris*, Nouvelle Série. Tome 3, fascicule 1-2. pp.

11-44; doi : 10.3406/bmsap.1991.1767. http://www.persee.fr/doc/bmsap_0037-8984_1991_num_3_1_1767

Picq P., 2010, *Il était une fois la paléanthropologie. Quelques millions d'années et trente ans plus tard.* Odile Jacob, paris.

Rak Y., 1983, "The Australopithecine Face." New York, *Academic Press.*

Rose M.D., Leaky M.G., Leaky REF, Walker A.C., 1992, « Postcranial specimens of *simiolus enjiessi* and other primitive catarrhines from the early miocene of lake Turkana, Kenya », In *Journal of Human Evolution* 22(3), 171-237.

Spuhler J. N., 1988, "Evolution of mitochondrial DNA." In *monkeys, apes and humans. Yearb. Phys. Anthropol.* 31 : 15-48.

Wolpoff M. H., 1984, " Evolution of *Homo erectus*." In *Paleobiology* 10 : 389-406.

Wong K., 2003, *Les débuts de la lignée humaine. Pour la Science*, 307, 68-75.