



HAL
open science

Nouvelles approches de l'évolution crânienne des *Homo erectus* de Java

Anne Dambricourt Malassé

► **To cite this version:**

Anne Dambricourt Malassé. Nouvelles approches de l'évolution crânienne des *Homo erectus* de Java. CNRS, Ministère des Affaires Etrangères ; Ministère de l'Éducation Nationale ; Ministère de la Culture et de la Communication. *Origine des peuplements et chronologie des cultures paléolithiques dans le sud-est asiatique, Artcom'*, pp.377-396, 2001. halshs-00439869

HAL Id: halshs-00439869

<https://shs.hal.science/halshs-00439869>

Submitted on 11 Dec 2009

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

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

Nouvelles approches de l'évolution crânienne des *Homo erectus* de Java

Anne DAMBRICOURT-MALASSÉ*

* Laboratoire de Préhistoire du Muséum national d'Histoire naturelle, UMR 6569 du C.N.R.S., Paris, France

Abstract :

New approach of Javanese Homo erectus cranial evolution.

The fossil cranium represents a highly organized state of a dynamic system which achieved its structure beginning with the organization of the embryo. Angular values acquired during early embryogenic stages are still measurable on the adult skull. The cranio-facial architecture was studied on a population including Pan, modern humans and fossil hominids. The Sangiran 17 skull, as well as Hanoman 13 mandible reveal a strong 'extension' stage. They are chronologically followed by more progressive hominids such as the Ngandong and Ngawi fossils whose architectural parameters enter the values found for the African *Homo erectus*. Contrary to the European Neanderthals, who followed a marked 'extension' evolutionary trend before their extinction, the late Javanese *Homo erectus* present a cranio-facial equilibrium. Therefore, they could be as well at the origin of the development of a new, sapiens-like embryogenesis, and the polycentric evolutionary hypothesis cannot be discarded.

1. INTRODUCTION : UNE NOUVELLE PROBLÉMATIQUE

L'un des constats les plus marquants des changements angulaires observés entre les crânes adultes le long du phylum humain est l'abaissement de l'écaille occipitale vers le bas et l'avant, la rotation de l'écaille temporale ainsi que la fermeture de l'angle sphénoïdal. L'ensemble traduit un raccourcissement de la base du crâne, concomitant dans le plan transversal de la frontalisation des rochers et des alvéoles incisivo-canins. Ce processus en partie dégagé par Delattre et Fenart (1960) n'est pas encore totalement formalisé. Il s'accompagne d'une réduction du prognathisme de l'étage supérieur de la face et se concentre sur l'os sphénoïdal. Il s'est avéré que les transformations cranió-faciales sont effectivement en corrélation au cours de l'ontogenèse parce qu'elles sont coordonnées par le sphénoïde depuis le développement embryonnaire (Dambricourt-Malassé, 1993 ; Dambricourt-Malassé *et al.*, 2000a & b). Il est donc nécessaire d'introduire l'embryogenèse et plus particulièrement celle du sphénoïde pour étudier les crânes fossiles. La question posée ici est de savoir s'il est possible de

reconstituer une continuité de nature biologique et donc évolutive entre les plus vieux crânes d'*Homo erectus* d'Asie du sud-est et ceux d'*Homo sapiens*, au sens anatomiquement moderne. La paléontologie se réduisant aux os, l'embryogenèse retracée est naturellement celle des tissus de soutien et l'on parlera de trajectoire de croissance. Dans cette optique, le crâne osseux fossile est un état hautement organisé d'un système dynamique qui s'est structuré progressivement depuis une organisation embryonnaire propre au chondrocrâne, avec la plicature au niveau du sphénoïde, suivie d'une ossification des membranes induite par le télencéphale qui se développe au cours de la période foetale. Le but de cette approche n'est donc pas de reconnaître l'appartenance d'un fossile à un genre, espèce ou sous-espèce donné, mais de comprendre les processus morpho-génétiques. L'étude concerne donc le chondrocrâne et le splanchnocrâne, c'est-à-dire le sphénoïde et l'éthmoïde, le basi-occipital et les rochers, l'arc cartilagineux du premier arc branchial (mandibule) et l'étage supérieur de la face. Des valeurs angulaires sont acquises lors de l'embryogenèse et sont mesurables sur le crâne adulte.

2. LES ORIGINES EMBRYONNAIRES DE L'ARCHITECTURE BASI-CRANIO-FACIALE ADULTE CHEZ *HOMO SAPIENS*

2.1. La flexion sphénoïdale

De nombreux auteurs ont décrit les chondrocrânes d'embryons d'homme et de singe depuis le début du siècle, permettant ainsi une anatomie comparée des stades embryonnaires. Aux premiers stades, la base du crâne est formée de blastèmes pré-cartilagineux, le plateau basal (*planum basale*). On distingue une partie sphénoïdale et une partie occipitale alignées dans le même plan. Des synchondroses existent entre ces blastèmes, la plus importante étant la synchondrose sphéno-occipitale entre le corps du sphénoïde et le basi-occipital. Au cours de la septième semaine se produit la plicature du *planum basale* (Figure 1), le sphénoïde et le basi-occipital pivotent et forment la pente basilaire ou clivus, entraînant les capsules otiques et donc le premier arc branchial vers le bas et l'avant. Au début de la huitième semaine, le clivus, ou la pente basilaire sphéno-occipitale, est redressé. L'angle sphénoïdal est donc d'origine embryonnaire. Dès ce stade, les implications topographiques existent pour les tissus sous-jacents adjacents au *planum*. Les structures associées correspondent aux pyramides pétreuses, aux capsules otiques (oreille interne avec les canaux semi-circulaires) et aux extrémités postérieures du cartilage mandibulaire (premier arc branchial).

2.2. Origine de la flexion sphénoïdale

La comparaison des trajectoires de croissance du tissu neural céphalique avec celle du chondrocrâne permet d'établir des corrélations grâce à un repère orthonormé. Ce

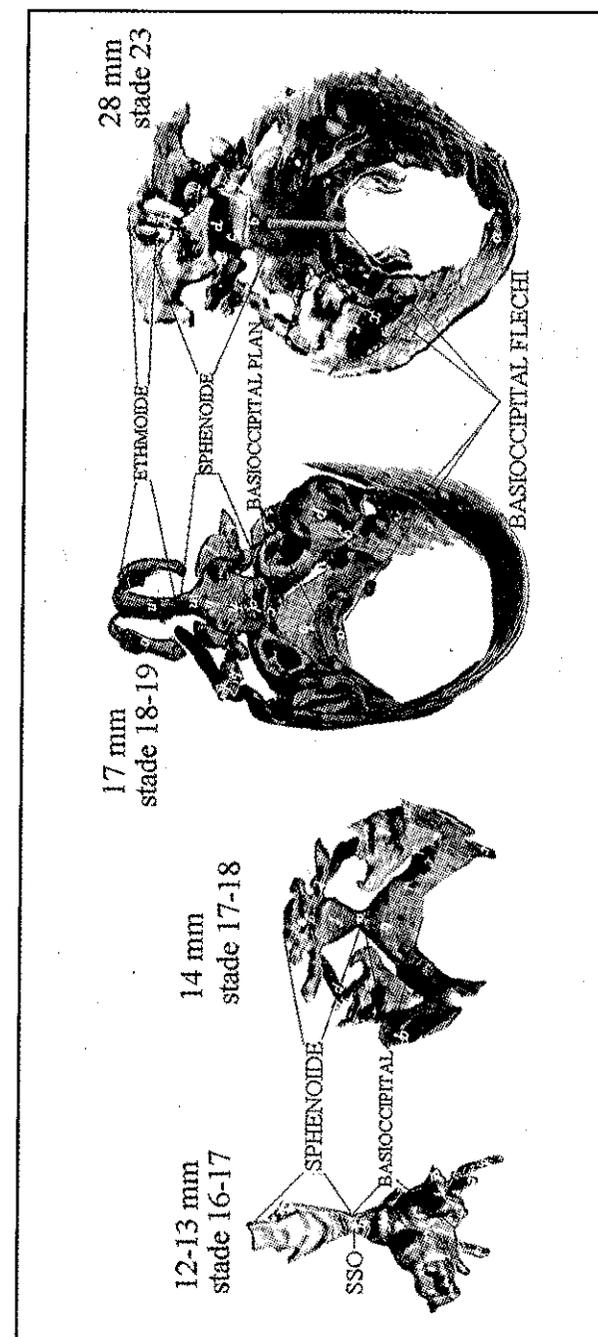


Figure 1. Morphogenèse du chondrocrâne humain au cours du développement embryonnaire. (d'après Lévi 1900, in Dambricourt-Malassé et al., 2000).

repère est défini en vue latérale à partir de la corde dorsale, qui définit l'axe horizontal X, son apex étant l'origine 0, que recoupe l'axe vertical Y. On reconnaît ainsi dans le pôle céphalique, de part et d'autre de l'axe Y, une zone chordale et une zone préchordale ; de part et d'autre de l'axe X, une zone supra-chordale et une zone sub-chordale (Figure 2).

Un espace pré-chordal apparaît par suite d'un dégagement entre l'apex de la chorde et le mésencéphale, du fait d'une elongation du tissu neural en avant de la chorde. Une rotation antéro-postérieure s'amorce en même temps, intéressant l'extrémité neurale pré-chordale autour d'un axe perpendiculaire aux deux autres. Cet espace donne place au chondrocrâne ethmoïdal et au *septum nasi* : l'étage supérieur de la face commence alors à se différencier. Le repère orthonormé objective ainsi l'apparition d'un espace qui permet de distinguer en avant du point d'origine 0, le territoire naso-ethmoïdal (*septum nasi*). Le tissu neural poursuit son enroulement et la rotation passe dans le cadran supra-chordal. Le *planum basale* amorce alors la rotation sphéno-occipitale, qui propulse les territoires occipitaux vers le bas et l'avant, tandis que le cartilage mandibulaire se positionne sous le *septum nasi*. A ce stade, la part chordale du *planum basale* forme un angle avec la partie sphéno-éthmoïdale pré-chordale. Celle-ci constitue le plancher de la future fosse cérébrale supérieure, (*septum nasi*) qui permet de repérer l'axe X. Le corps du sphénoïde enfin est divisé en deux parties par une synchondrose intra-sphénoïdale. L'étude des dysharmonies infantiles (Deshayes, 1996, 1997, 1998) montre que cette dernière peut être à l'origine d'une autonomie sphéno-éthmoïdo-frontale du crâne vis à vis des dynamiques sphéno-occipito-temporales. Les dynamiques neurale et chondrocrânienne chordales illustrent donc une trajectoire globale qui intéresse l'ensemble des tissus céphaliques. Le chondrocrâne fléchit quelle qu'en soit l'amplitude, lorsque l'enroulement neural devient supra-chordal. L'expansion des deux vésicules du télencéphale suit ce mouvement mais à ce stade ne dépasse pas l'axe vertical. On constate donc l'indépendance entre la rotation sphéno-occipitale et l'enroulement antéro-postérieur du télencéphale.

Il existe donc une relation entre, d'une part, la rotation du sphénoïde, le redressement du basi-occipital et, d'autre part, les tissus correspondant au temporal, au rocher et à l'arc mandibulaire. En ce qui concerne la face, sa position rapprochée des fosses cérébrales moyennes et inférieures est en place au terme de la période embryonnaire. La position des blastèmes faciaux (Couly, 1991) sous le plancher des lobes frontaux et plus proche de la face pharyngienne du clivus, dépendrait de deux facteurs préalables : les tissus parasagittaux de la face supérieure sont liés sur toute leur hauteur aux grandes ailes du sphénoïde, la morphogenèse dynamique du sphénoïde conditionne donc aussi celles du malaire et du maxillaire. On retrouve donc la même démarche inductrice que pour l'unité sphéno-occipito-temporale, avec deux phases intra-utérines distinctes, à savoir l'amplitude de la rotation sphénoïdale suivie de l'expansion du néocortex préfrontal reposant sur le plancher sphéno-éthmoïdal. Il s'avère en fin de compte que la flexion sphénoïdale influence aussi la morphogenèse

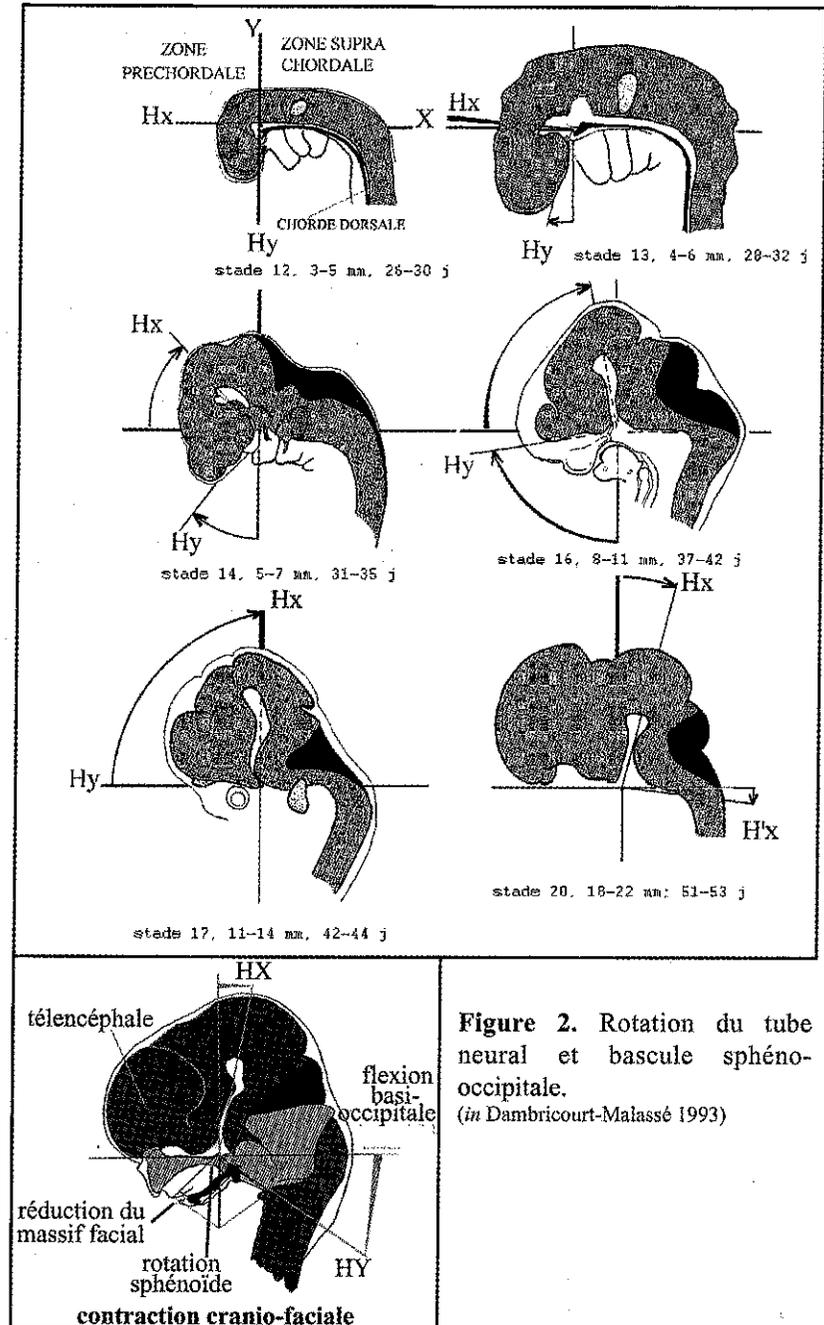


Figure 2. Rotation du tube neural et bascule sphéno-occipitale. (in Dambricourt-Malassé 1993)

de l'étage supérieur de la face, et que nous sommes en présence d'un seul processus embryonnaire de la bascule occipito-temporo-mandibulaire à la frontalisation des grands axes de croissance de la face supérieure. Cette contraction faciale, centrée sur la rotation propre du sphénoïde, est au moins liée dans son amplitude à l'enroulement du tube neural.

3. ÉTUDE DES CRÂNES D'HOMMES ACTUELS ET FOSSILES

3.1. Principes de l'étude

Cette étude nécessite chez les hommes actuels une analyse des surfaces endocrâniennes. La base du crâne est étudiée dans les deux plans, sagittal et transversal, puis en vue externe et interne.

En vue interne, la plicature est mesurée par l'angle sphénoïdal, soit sur radiographie, soit sur une image obtenue au scanner. Les téléradiographies ont été réalisées pour les populations actuelles selon les normes standards de l'orthopédie dento-maxillo-faciale, à l'échelle naturelle. Puisque la morphogenèse faciale dépend de la sphère sphéno-occipitale, nous ajoutons à l'angle de flexion, l'angle de contraction cranio-faciale (Figure 3), un angle construit entre le basion et l'épine nasale antérieure, ou entre le basion et le prosthion. On peut estimer la contraction en se limitant aux bases osseuses, ou en intégrant la *pars alveolaris* (tiroir dentaire).

Pour les fossiles, il est à noter que l'étude exhaustive nécessiterait une importante reconstitution de crânes souvent déformés, et l'approche endocrânienne n'est pas abordée. On développe donc un protocole afin de savoir dans quelle mesure l'étude exocrânienne est représentative de l'amplitude de flexion, protocole appliqué aux hommes et chimpanzés. Il repère des points homologues sur les faces endo- et exocrâniennes à partir desquels des angles et des coefficients de corrélation sont calculés. En fonction des coefficients établis sur l'actuel, on estime s'il est possible d'inférer le degré de flexion intra-crânien chez les fossiles. Les scanners permettront d'affiner les observations et de tester les premières déductions.

En vue externe, le repère orthonormé est le plan de Francfort. L'axe vertical passe par le porion. Certains crânes fossiles ne peuvent être orientés faute de point infra-orbitaire. Nous avons utilisé comme plan de référence la face pharyngienne du clivus, dont la projection dans le plan de Francfort est en moyenne de 20 mm pour *Pan* et *Homo* (actuel et fossile). Les structures osseuses retenues sont le basi-occipital, les pyramides pétreuses et l'arcade alvéolaire du maxillaire. Les points homologues à partir desquels sont mesurés distances et angles sont définis sur les Figures 3 et 4.

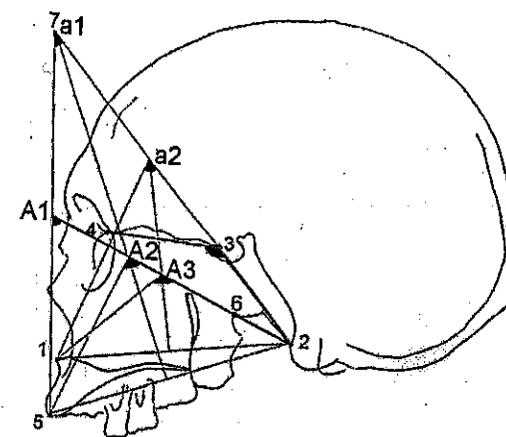


Figure 3 : Analyse architecturale intra-crânienne sur cliché. Points homologues 1: épine nasale antérieure, 2 : basion, 3 : fond de la selle turcique, 4 : point antérieur de la lame criblée, 5 : prosthion, 6 : point le plus déclive de la face pharyngienne, 7 : sommet a1. Angles A_i et a_i : les angles sont mesurés à partir d'une construction. Angles intracrâniens a_i : on trace la médiatrice des deux droites ba-p (2-5) et ba-en (2-1), et on joint la droite basion-fond de la selle turcique (2-3) jusqu'à l'intersection avec les deux médiatrices. L'angle (a_1 , a_2) est mesuré au sommet de cette intersection et le résultat multiplié d'un facteur 2. Angles exocrâniens A_i : on prend les mêmes médiatrices avec la droite 2-6 (basion-point le plus déclive de la face pharyngienne). L'angle A_1 est mesuré à l'intersection entre 5-7 et le prolongement de 2-6.

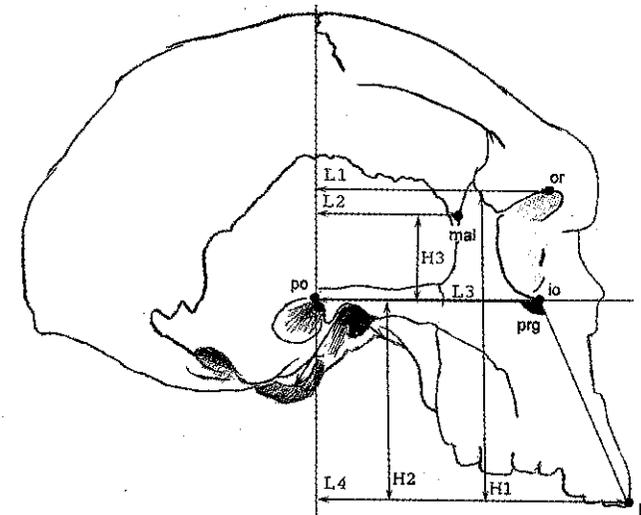


Figure 4. Analyse en *norma lateralis externa* (Broken Hill).

3.2. Matériel

Nos premiers résultats concernent une population de 10 *Pan troglodytes* adultes et 15 *Homo sapiens* provenant d'une banque de données de radiographies, chaque homme moderne étant issu d'une ethnie différente. La population fossile compte 17 crânes du genre *Homo* (Tables 1 à 4 ; un échantillon de 32 *Homo sapiens*, 11 *Pan* et 12 *Gorilla* figure dans Dambricourt-Malassé, soumis).

De récentes études analogues (May & Sheffer, 1999) ont étudié la 'flexion cranio-faciale' en vue latérale, en unissant la base du crâne à un point facial, le staphylion. Ces auteurs ont mesuré des angles de flexion endo- et exocrâniens chez le gorille, le chimpanzé et l'homme et procédé à une étude ontogénique 'transversale' (différents crânes pour un même stade de croissance) afin de dégager les grandes lignes de l'évolution angulaire au cours de l'ontogenèse. L'angle sphénoïdal reste celui défini dans cette étude. Les auteurs ont ensuite comparé différents hominidés fossiles. L'angle externe est pris à l'hormion, sommet d'un triangle formé avec le basion et le staphylion. La population comportait 77 *Pan*, 71 *Gorilla* et 65 *Homo sapiens*. Les résultats confirment chez *Homo sapiens* une légère fermeture de l'angle sphénoïdal avec l'âge, une stabilité chez le chimpanzé, une ouverture significative chez le gorille. En ce qui concerne la 'flexion cranio-faciale', l'angle se ferme chez *Homo sapiens* mais s'ouvre chez les grands singes. Il y a donc corrélation entre la flexion ontogénique de la base du crâne et la croissance longitudinale de la face. La sphère cranio-faciale est en contraction chez *Homo sapiens* et en extension chez les grands singes.

Ce processus est également mis en évidence par l'analyse architecturale développée ici, qui ajoute l'étude transversale à l'étude sagittale (Dambricourt-Malassé, 1993 ; Chaline *et al.*, 1998). L'observation de l'ouverture post-natale de l'angle sphénoïdal est réelle chez *Pan*, elle dépend de l'échantillon des stades dentaires de la période déciduale. Deux phases sont définies par une rupture des trajectoires d'origine intra-utérine. Le gorille accélère ce processus qui s'observe donc plus facilement (Millet, en préparation).

3.3. Protocole d'étude

Sur la face endocrânienne (téléradiographies), les angles sont mesurés classiquement par un relevé des points sur calque (Figure 3).

Dans le plan sagittal, les valeurs illustrent le degré de redressement du clivus et de la face, ou prognathisme sous-orbitaire. Les angles correspondent à l'angle sphénoïdal, puis à la contraction cranio-faciale, interne (ai) et externe (Ai). L'angle de contraction associe le degré de redressement du clivus à la position du maxillaire et du plancher des fosses nasales. Les valeurs linéaires quantifient le rapprochement des champs faciaux et cranio-cervicaux corrélatifs à l'amplitude de contraction cranio-faciale.

Asie	Europe et Proche Orient	Afrique
Pith canthrope IV (Sangiran 4)	Petrалona	ER 3733
Pith canthrope VIII (Sangiran 17)	Saccopastore	ER 3883
Ngandong 6	La Chapelle-aux-Saints	Broken Hill
Ngawi	Cro-Magnon	OH 9
Dali	Skhul V	Nariokotome
Wadjak	La Ferrassie	
Cohuna		

Table 1. Population fossile tude.

	Pan	Homo sapiens	Hominid s foss.
100 x h1/h2	113,4 (0,8)	115,3 (1,7)	114,9 (2,8)
L4 / H1	105,6 (0,36)	110,3 (6,3)	105,6 (0,6)

Table 4. Indices. (± 1.), voir la d finition des indices et l échantillon dans le texte.

	Pan	Homo sapiens
Angle sph no dal	159,5 (10,1)	131 (5,3)
Contraction endocr nienne		
a1	87,9 (7,9)	49 (7,6)
a2	105,5 (7,8)	70,5 (8,1)
Contraction exocr nienne		
A1	79,9 (1,92)	48,5 (4,57)
A2	144,5 (4,6)	83,3 (8,75)
A3	161,6 (3,84)	115,5 (8,76)
Frontalisation alv olaire	44,7 (2,02)	25,7 (5,7)
Frontalisation pyramidale	53,1 (1,92)	43,3 (3,7)
Prognathisme sous orbitaire	130,5 (3,6)	121,7 (12,7)

Table 2. Moyennes angulaires. Mesures en degr s (- 1.), voir la d finition des mesures et l échantillon dans le texte (les valeurs des fossiles se rapportent la Section 5).

Hominid s
55 (5)
92,1 (8,1)
117 (7,1)

	Pan	Homo sapiens
h1	33,7 (2,7)	23,2 (2,3)
h2	27,6 (2,4)	21,7 (1,8)
L1	81,9 (5,1)	87 (3,2)
L2	62,6 (3,7)	80,7 (4,3)
L3	80,7 (4,3)	64,7 (2,6)
L4	124,1 (7,9)	101,2 (5,5)

Table 3. Moyennes lin aires. Mesures en mm (± 1.), voir la d finition des mesures et l échantillon dans le texte.

Dans le plan transversal, il s'agit de quantifier le degré de frontalisation des rangées alvéolo-dentaires incisivo-canines ainsi que le degré de frontalisation des pyramides pétreuses, avec un protocole proche de celui de Dean & Wood (1981, 1982 ; Dean, 1986).

Sur la face exocrânienne, dans le plan sagittal, on utilise pour les fossiles le dioptrigraphe (Figure 4). Les mesures sont prises en avant de l'axe vertical. Des distances horizontales (Li) sont mesurées entre des points anatomiques de la face et la verticale passant par le méat acoustique, qui permettent de comparer l'étendue du champ facial entre fossiles et populations actuelles. Des hauteurs entre les horizontales (Hi) estiment les proportions verticales des champs faciaux orbitaires et sous-orbitaires. L'angle de deux droites se joignant au point infra-orbitaire, l'une partant du prosthion, l'autre horizontale jetée du point infra-orbitaire à l'axe vertical, quantifie le prognathisme sous-orbitaire. Enfin des angles Ai rendent compte du degré de contraction cranio-faciale.

Dans le plan transversal, h1, projetée de la synchondrose sphéno-occipitale (s) au bord postérieur de l'arcade alvéolaire maxillaire (m) et h2, du basion à la synchondrose sphéno-occipitale, reflètent les proportions dans le plan horizontal des parties sphéno-occipitale et sphénoïdale (corps du sphénoïde).

4. CORRÉLATIONS ENTRE FACES EXO- ET ENDO-CRANIENNE D'HOMO SAPIENS ET DE PAN TROGLODYTES.

Les corrélations testées sont les suivantes :

- Dans le plan transversal : la frontalisation incisivo-canine (alpha 1) ; la frontalisation pyramidale (bêta 1).
- Dans le plan sagittal : l'angle sphénoïdal ; les angles de contraction interne ; le prognathisme sous-orbitaire ; les proportions entre le champ facial (Li) ; la hauteur de la face (Hi).
- Entre les plans sagittal et transversal, le test de corrélation entre les deux plans est appliqué pour : l'angle de flexion (sphénoïdal) ; les angles de contraction cranio-faciale ; les différentes mesures relevées dans les deux plans sagittal et transversal.

4.1. Résultats

Pour les 25 crânes adultes confondus (*Homo sapiens* et *Pan troglodytes*), les deux populations se séparent sur les valeurs de l'angle sphénoïdal, ce qui est connu, mais aussi et surtout sur l'ensemble des valeurs répondant à la contraction cranio-faciale, avec des corrélations angulaires observables dans les deux plans transversal et

	coefficient de corrélation r ²
1. Angle Sphénoïdal AS et:	
angle de contraction cranio-faciale	
interne a1	0,8
interne a2	0,8
externe A1	0,6
externe A2	0,7
externe A3	0,7
frontalisation incisivo-canine	0,52
frontalisation des pyramides p. pétreuses	0,48
prognathisme sous-orbitaire	0,18
2. Angles de contraction externes Ai et:	
angle de contraction interne a1	
A1	0,78
A2	0,89
A3	0,88
angle de contraction interne a2	
A1	0,74
A2	0,85
A3	0,86
frontalisation incisivo canine _1	
A1	0,7
A2	0,76
A3	0,73
frontalisation pyramidale _1	
A1	0,72
A2	0,6
A3	0,6
3. Angles de contraction internes et:	
frontalisation incisivo-canine a1	0,45
a2	0,4

Table 5. Coefficients de corrélation (voir l'annexe dans le texte)

sagittal. Dans le détail, les coefficients varient de façon importante selon que l'on considère la contraction interne ou externe.

4.2. Analyse des résultats (Table 5)

En ce qui concerne les angles de contraction cranio-faciale, les coefficients (r^2) les plus forts apparaissent entre l'angle de contraction interne (a1) et les angles externes A2 (0,89) et A3 (0,88). Le coefficient reste élevé entre l'angle sphénoïdal et deux angles a1 et a2 (0,8) de la contraction interne. Il baisse (0,7) avec la contraction de la face exocrânienne (A2 et A3). On peut donc retenir la contraction exocrânienne comme une bonne illustration de l'angle de contraction interne, elle-même étant tributaire de l'angle sphénoïdal. Des coefficients significatifs s'observent entre les valeurs de la face exocrânienne. La corrélation avec la contraction externe reste acceptable pour la frontalisation pyramidale, 0,7 pour A1 et 0,6 pour les angles A2 et A3. Les angles A1 et A3 évitent les variations du prognathisme alvéolo-dentaire et ne concernent donc que les bases osseuses. La corrélation reste la même pour la frontalisation incisivo-canine et les trois angles Ai, le coefficient le plus élevé étant de 0,76 pour A2. Ceci montre bien que la rotation transversale de la partie alvéolaire incisivo-canine (frontalisation) est liée à la contraction cranio-faciale externe. Plus exactement, il existe des interférences entre le développement transversal des alvéoles incisivo-canins et les phénomènes d'apposition-résorption sur la face exocrânienne du clivus. La corrélation baisse brutalement (0,45) entre la contraction interne et la frontalisation pyramidale. Elle reste de cet ordre avec l'angle sphénoïdal (0,48), ainsi qu'entre l'angle sphénoïdal et la frontalisation incisivo-canine (0,5), et est très faible (0,18) avec le prognathisme sous-orbitaire. Le décalage entre les coefficients intra- et exocrâniens indique une dépendance de la table externe au développement alvéolo-dentaire plus marquée que pour la table endocrânienne. Elle n'est pas insignifiante (0,5), mais reste d'origine neurale et influencée par les tensions exercées par les fascias qui se prolongent jusqu'au sacrum. Il existe donc probablement, à hauteur du corps du sphénoïde, une régulation complexe entre les contraintes internes, liées aux tensions des fascias, et les contraintes externes, liées aux fonctions de mastication.

Les coefficients montrent que pour une même amplitude embryonnaire de flexion, la corrélation est faible entre l'angle sphénoïdal et le prognathisme sous-orbitaire. En revanche, d'un palier de flexion à l'autre, elle devient forte entre le changement de l'amplitude de flexion et les autres angles cranio-faciaux. Cela signifie que l'ensemble des tissus de soutien évolue simultanément dans les trois dimensions de l'espace, lorsque l'amplitude de flexion embryonnaire augmente.

Les indices des champs cranio-faciaux ($h1/h2$) sont en moyenne identiques pour les trois groupes. Le champ sphéno-ethmoïdal est toujours supérieur au champ sphéno-occipital L4/H1 : le groupe *Homo* rejoint *Pan* tandis que *sapiens* se sépare, indiquant un allongement relatif de la longueur du champ basi-cranio-facial vis à vis de

	Angles de contraction externes			Frontalisation pyramidale
	A1	A2	A3	
ER 3733	38	77	101	52
ER 3883				55
Broken Hill	67	91	122	45
OH 9				45
Nariokotome				45
Petralona	54	78	110	49
Dali				40
Sangiran 17	60	100	122	43
Ngandong 6				46
Ngawi				55
Sangiran 4				50
Saccopastore	57	90	114	35
La Chap.aux Sts	54	108	132	35
La Ferrassie	51	103	124	
Skhul V	56	88	115	
Cro-Magnon	57	94	113	

Table 6. Angles de contraction externes et frontalisation pyramidale des hominidés fossiles.

(voir l'encadré dans le texte)

la hauteur faciale. La corrélation avec les angles de contraction est insignifiante (avec a_1 , le coefficient est 0,08).

5. ÉTUDE DES CRÂNES FOSSILES

Les corrélations sont calculées uniquement avec les amplitudes de contraction externes, l'angle sphénoïdal n'étant pas mesuré (Table 6 ; voir aussi Table 2). Les valeurs respectives du coefficient entre les angles de contraction externes (A_i) et (1) la frontalisation incisivo-canine, (2) la frontalisation pyramidale et (3) le prognathisme sous-orbitaire sont :

- frontalisation incisivo-canine (α_1) :
A1 $r_2 = 0,54$; A2 $r_2 = 0,6$; A3 $r_2 = 0,58$
- frontalisation pyramidale (β_1) :
A1 $r_2 = 0,22$; A2 $r_2 = 0,4$; A3 $r_2 = 0,4$
- prognathisme sous-orbitaire :
A1 $r_2 = 0,11$; A2 $r_2 = 0,28$; A3 $r_2 = 0,24$

Avec l'introduction des crânes fossiles, certaines corrélations chutent, notamment pour la frontalisation pyramidale. L'absence de corrélation demeure avec le prognathisme sous-orbitaire. La prise en compte des seuls fossiles permet de mieux comprendre cette baisse importante de corrélation pour la frontalisation pyramidale : en ce qui concerne l'amplitude de contraction cranio-faciale externe, les fossiles marquent une distinction avec les deux populations actuelles. C'est au sein de la population que les corrélations baissent ou ne s'observent plus entre les angles de contraction et les autres valeurs, notamment avec les néandertaliens.

Les mesures isolent un groupe de crânes réunis autour d'une amplitude de flexion-contraction nettement plus importante que celle d'un chimpanzé, mais encore inférieure à *sapiens*. Ce groupe est formé par les plus vieux crânes d'*Homo*, africains et asiatiques. Si l'on compare les plus vieux fossiles, on constate que les corrélations angulaires sont conservées. La frontalisation pyramidale est moins prononcée que chez *sapiens* (49, sans prendre en compte le crâne déformé de Dali), en rapport avec un angle de contraction externe A3 (113) moins fermé. Ces corrélations disparaissent avec les néandertaliens plus récents. Ces derniers (Saccopastore, La Chapelle aux Saints, La Ferrassie) sont en extension cranio-faciale, mais la frontalisation pyramidale est plus marquée et comparable à celle de *sapiens* (35°). Enfin, les crânes plus récents de Skhul et Cro-Magnon rentrent dans la population *sapiens*.

La dynamique cranio-faciale des néandertaliens ne remonte pas à une embryogenèse *sapiens*. De tous les crânes fossiles, le champ sphéno-ethmoïdal est parmi les plus longs (38 et 35 mm), et s'allonge relativement plus que le champ sphéno-occipital (indices h_1/h_2). D'après Spoor *et al.* (1999), les dimensions du champ sphénoïdal

entrent dans la variation d'*Homo sapiens*. En fait, les différences linéaires ne sont pas représentatives de la dynamique de flexion, car les vecteurs de croissance suivent des rotations (Delattre & Fenart, 1960 ; Deshayes, 1996). Une longueur isolée ne reflète donc pas une amplitude de flexion. En replaçant les dimensions linéaires néandertaliennes dans leur contexte dynamique de flexion-contraction, on constate que l'angle externe de contraction cranio-faciale, liée à celle du sphénoïde, est dans une tendance dynamique inverse de celle de *sapiens* et des premiers crânes rapportés au genre *Homo*. Les valeurs linéaires sphénoïdales élevées communes aux deux groupes ne représentent donc pas pour autant une même dynamique. Un crâne *sapiens* avec une longueur sphénoïdale de 32 mm, montre un angle de contraction externe de 118°. La frontalisation des rochers, dans la dynamique néandertalienne, rend compte d'un rééquilibrage des tensions à hauteur du corps du sphénoïde relativement aux premiers fossiles du genre *Homo* et non à *sapiens*. La dynamique sphénoïdale embryonnaire a évolué depuis les populations africaines selon des modalités distinctes de celles qui correspondent à *sapiens*. Une analyse architecturale orthodontique appliquée à La Chapelle aux Saints et à Cro-Magnon a montré les divergences importantes entre les dynamiques de la sphère sphéno-ethmoïdale (Dambricourt-Malassé & Deshayes, 1995). Elle conforte le retrait du nom d'espèce *sapiens* du groupe néandertalien (étant entendu que la classification linnéenne concerne les données quantifiables et non la cognition).

En Asie, on retrouve une extension cranio-faciale avec Sangiran 17 (122°), en présence d'un champ sphénoïdal particulièrement élevé (41 mm) et plus important que le champ sphéno-occipital (Figures 5 & 6). Pour les autres crânes asiatiques, les valeurs rejoignent celles des populations africaines qui intègrent également Pétralona. Les valeurs angulaires de la base du crâne de Dali le rapprochent de l'homme moderne, la frontalisation du rocher est de 40°. L'observation détaillée de la base de ce crâne, en vue transversale, réalisée sur l'original à l'IVPP de Beijing, indique une déformation de la surface temporale gauche, une légère compression en direction de la face. De même, le tissu osseux de la grande aile du sphénoïde et du malaire présente une surface plissée et des cisaillements sur toute la hauteur jusqu'à l'arcade alvéolaire maxillaire. L'ensemble présente une compression. Une reconstitution de la face et une étude des rochers au scanner est nécessaire pour savoir si ce fossile présente une embryogenèse chordale d'homme moderne, ou s'il entre dans la palier de contraction du groupe *Homo* 'archaïque'. Comme Pope (1992) l'a rappelé, Dali est peut-être le plus vieux crâne proche de l'apparition d'*Homo sapiens*. Puisque la sphère sphéno-ethmoïdo-frontale n'est pas moderne dans sa conformation anatomique, si la base du crâne se révélait moderne, on assisterait alors à une évolution de la zone chordale vers une nouvelle flexion, tandis que les territoires préchordaux se développent selon des modalités non *sapiens*.

Les indices des champs cranio-faciaux L4/H1 ne diffèrent pas entre *Homo erectus* et Néandertal, ni entre Sangiran 17 et le *sapiens* Skuhl V. Ces rapports sont stables

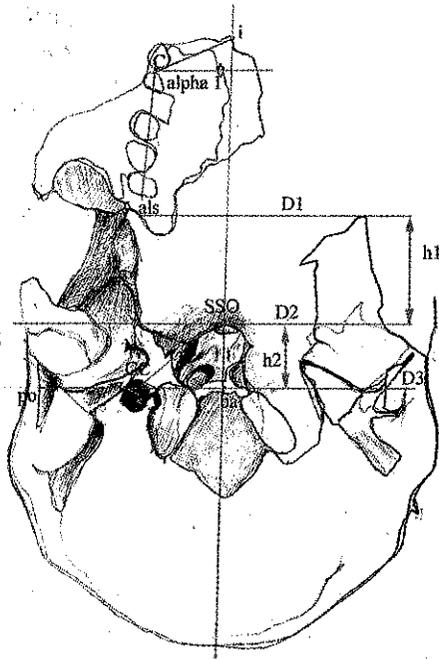


Figure 5. Analyse en *norma inferior externa* (Sangiran 17). (voir légende Figure 6).

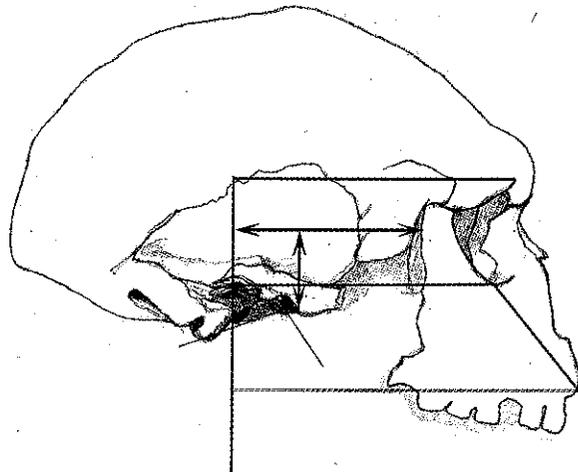


Figure 6. Profil de Sangiran 17 (comparer avec la Figure 4).

Points anatomiques : als : contact entre le sphénoïde et l'arcade alvéolaire, ba : basion, c : centre de l'alvéole incisivo-canin, cc : centre du canal carotidien, p : prosthion, po : porion. Dimensions linéaires : D1 : tangente aux deux points alvéolaires postérieurs, D2 : tangente à la synchondrose sphéno-occipitale, D3 : droite joignant les deux porions. Angles : alpha 1 : frontolisation incisivo-canine, bêta 1 : frontolisation pyramidale. SSO : synchondrose sphéno-occipitale.

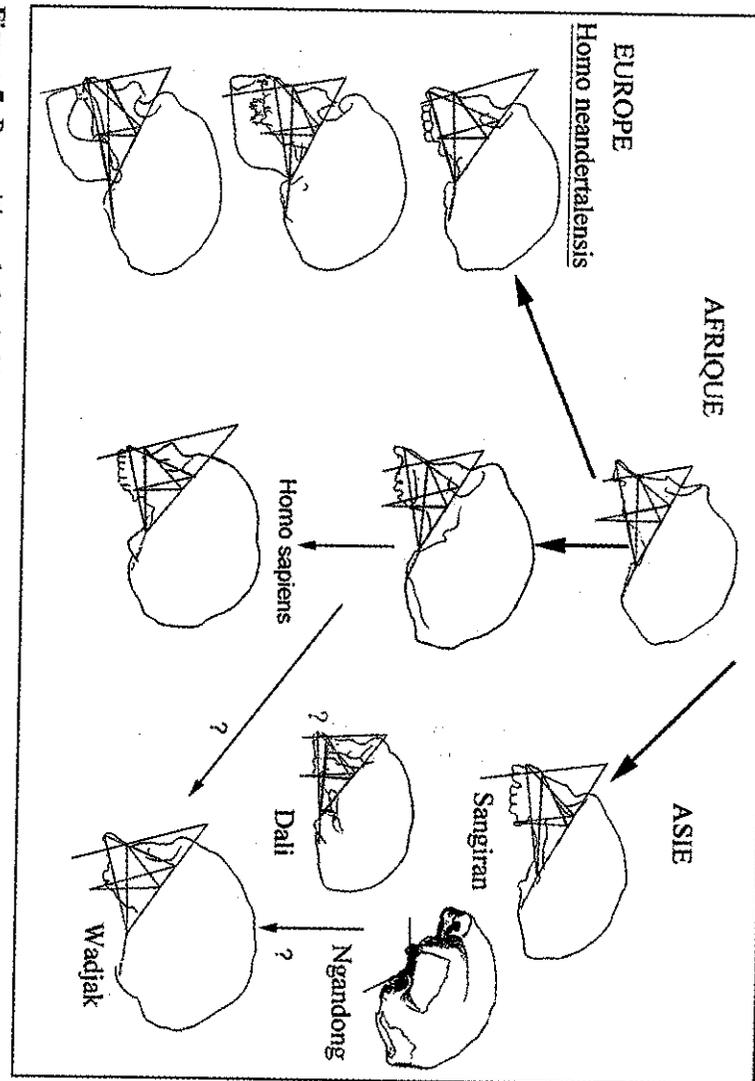
et ne constituent pas un critère discriminant relativement au palier de contraction. Ils rendent probablement compte d'un équilibre maintenu quel que soit le palier de contraction cranio-faciale.

6. DISCUSSION ET CONCLUSION

Les angles représentatifs de la contraction cranio-faciale s'ordonnent autour de trois amplitudes, *Pan*, *Homo* et *sapiens*, avec des singularités dans le groupe des hommes fossiles. Nous constatons en premier lieu l'existence d'une paléo-embryogenèse *Homo*. Elle regroupe les fossiles africains, européens et asiatiques attribués aux 'espèces' *habilis*, *ergaster*, *rudolfensis*, *erectus*, *neandertalensis*. Elle montre des évolutions tardives autour de la topographie embryonnaire des premiers crânes d'*Homo* africains, qui ne correspondent pas à *sapiens*. On observe en Asie du sud-est, un phénomène d'extension avec le crâne de Sangiran 17 (Pithécantrophe VIII) et l'espace rétro-molaire avec la mandibule d'Hanoman 13. En dehors de ce crâne, les autres bases restent dans les valeurs des populations africaines et ne montrent pas les valeurs *sapiens* de Skuhl et Cro-Magnon. Les extensions cranio-faciales en Asie et en Europe ne sont pas contemporaines, et ne correspondent pas à des adaptations post-natales liées à l'environnement (le climat présent et passé est resté très différent dans les deux aires géographiques). Le palier de contraction peut soit rester stable, usant de trajectoires locales différentes (dynamique du sphénoïde, de l'ethmoïde), soit aller dans le sens d'une extension. Les crânes fossiles montrent les deux cas de figure. Quant à l'équilibre adulte en extension, il peut se développer selon des trajectoires dynamiques différentes, la complexité suturale de la base du crâne et la plasticité des tissus de soutien autorisant un certain degré de liberté. Ainsi l'extension cranio-faciale en Europe accompagne une frontolisation des rochers et des rangées incisivo-canines, ce qui n'est pas le cas de Sangiran 17. Les dynamiques sphéno-ethmoïdales devaient être différentes, bien qu'issues du même palier embryonnaire de contraction d'origine africaine. Autrement dit, on constate des oscillations de la dynamique embryonnaire, quelle que soit l'aire géographique et le stade de complexité des hémisphères cérébraux, sans que le palier de contraction embryonnaire ne soit dépassé.

Le second système embryonnaire, ou *sapiens*, apparaît de façon discontinue et tardivement. Il s'interprète comme le résultat d'une évolution de la dynamique embryonnaire de contraction cranio-faciale propre à *Homo*. C'est une évolution de la morphogenèse des tissus cartilagineux, osseux et neurocéphaliques qui correspond au dépassement des limites spatiales. L'amplitude de rotation du tissu neural et celle de contraction des tissus de soutien deviennent simultanément plus importantes. Cette transition ne semble pas plausible, néanmoins, à partir de populations fossiles caractérisées par l'extension cranio-faciale, comme les Néandertaliens ou certains *Homo erectus* d'Asie du sud-est (Sangiran 17). Pour le peuplement de l'Asie du sud-est, la filiation embryonnaire vers *sapiens* étant saltationniste, la question n'est pas tranchée

Figure 7. Proposition phylogénétique établie sur le degré de contraction crano-faciale d'origine embryonnaire.



de savoir s'il existe un foyer évolutif (Figure 7). Compte tenu du nombre limité de bases de crâne permettant de suivre le processus, la question que l'on peut poser est de savoir si les extensions cranio-faciales furent régulières ou oscillantes. De plus, les fossiles javanais qui se suivent dans l'échelle géologique ne sont pas nécessairement des descendants, mais ont pu participer de vagues migratoires successives venant du continent asiatique. Certaines populations peuvent évoluer selon le processus d'extension et constituer des phyla sans descendants, comme les Néanderthaliens en Europe pour des époques plus tardives. D'autres fossiles comme Ngandong ou Ngawi, demeurant à l'état d'équilibre cranio-facial d'*Homo* peuvent cependant être des ancêtres d'une nouvelle embryogenèse. Dans l'état actuel des récentes connaissances, rien ne permet de rejeter cette proposition et d'évacuer la thèse d'une évolution embryonnaire polycentrique.

REMERCIEMENTS

Les téléradiographies des crânes (collection I.P.H.) ont été réalisées au centre de soins dentaires du Centre Hospitalier Régional de Lille (Pr. J.C. Libersa). Les crânes de grands singes ont demandé une mise au point de la technique pour une optimisation des clichés. Je tiens à remercier vivement Madame A. Bonnel pour les soins et l'attention portés à l'obtention des clichés de qualité.

RÉFÉRENCES

- Chaline, J., B. David, F. Magniez-Jannin, A. Dambricourt-Malassé, D. Marchand, F. Courant & J.-J. Millet, 1998. Quantification de l'évolution morphologique du crâne des hominidés et hétérochronies. *C.R. Acad. Sci., Paris*, 326, p. 291-298.
- Couly, G., 1991. *Développement céphalique : embryologie, croissance, pathologie*. Ed. C.D.P. Paris.
- Dambricourt-Malassé, A., 1993. Continuity and discontinuity during modalities of hominization. *Quaternary International*, 19, p. 85-100.
- Dambricourt-Malassé, A. & M.J. Deshayes, 1995. Données ontogéniques et fonctionnelles des capacités langagières néandertaliennes. Implications pour les interprétations paléoéthologiques. *Nature et Culture*, E.R.A.U.L., 68, p. 951-1003.
- Dambricourt-Malassé, A., J.-P. Martin & E. de Kerviler, 2000a. Approche biodynamique des angulations de la base du crâne de l'embryogenèse à la morphogenèse postnatale. in Ph. Andrieux, D. Hadjouis, & A. Dambricourt-Malassé Eds. « L'identité humaine en question », Artcom, Paris, p. 24-43.
- Dambricourt-Malassé, A., J.-P. Martin & E. de Kerviler, 2000b. *Neural tube, spheno-occipital flexion and semi-circular canals in fossil and modern hominids*. *Comm. Colloque International Symposium Paleoanthropology*, Beijing 12-17 octobre 1999.
- Dambricourt-Malassé, A., *soumis*. Basicranial Evolution in Hominids and Embryogenesis. *American Journal of Physical Anthropology*.

Dean, M.C., 1986. *Homo* and *Paranthropus* similarities in the cranial base and developing dentition. in B. Wood, L. Martin & P. Andrews Eds. « Major topics in primate and human evolution », Cambridge University Press, p. 249-265.

Dean, M.C. & B.A. Wood, 1981. Metrical analysis of the basicranium of extant hominoids and *Australopithecus*. *American Journal of Physical Anthropology*, 59, p. 53-71.

Dean, M.C. & B.A. Wood, 1982. Basicranial anatomy of Plio-Pleistocene hominids from East and South Africa. *American Journal of Physical Anthropology*, 59, p. 157-174.

Delattre, A. & R. Fenart, 1960. *L'hominisation du crâne*. CNRS, Paris.

Deshayes, M.J., 1996. Etude dynamique et biométrique de l'architecture crânienne. Application à l'enfant porteur de malocclusions dentaires. *Cahiers d'Anthropologie et Biométrie Humaine*, Paris, XIV, 1-2, p. 171-189.

Deshayes, M.J., 1997. A new ontogenetic approach to craniofacial growth. *J. Masticatory Health Soc.*, 7, p. 1-104.

Deshayes, M.J., 1998. La morphogenèse cranio-faciale — Craniofacial morphogenesis. *Revue d'Orthopédie Dento-Faciale*, 32, 2, p. 299-310.

Levi, G., 1900. Beitrag zum Studium der Entwicklung des knorpeligen primordial craniums des Menschen. *Arch. Mikros. Anat. Entwickl.*, 55, p. 341-414.

May, R. & D. Sheffer, 1999. Growth Changes in Internal and Craniofacial Flexion Measurements. *American Journal of Physical Anthropology*, 110, 1, p. 47-56.

Millet, J.-J., en préparation. *Morphométrie comparée de l'ontogénèse crânienne des hominoïdes actuels et fossiles*. Thèse de doctorat du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.

Pope, G.G., 1992. Craniofacial evidence for the origin of modern humans in China. *Yearbook of Physical Anthropology*, 35, p. 243-298.

Spoor, F., P. O'Higgins, C. Dean & D.E. Lieberman, 1999. Anterior sphenoid in modern humans. *Nature*, 397, p. 572.

New quantitative approaches to the study of the cranial evolution of *Homo erectus* in Java

Miguel CAPARROS*

* Laboratoire de Préhistoire du Muséum national d'Histoire naturelle, UMR 6569 du C.N.R.S., Paris, France.

Résumé :

Nouvelles approches quantitatives de l'évolution crânienne d'*Homo erectus* à Java. On reconnaît souvent une affinité taxonomique entre les différents *Homo erectus* de Java et ceux de Zhoukoudian en Chine. Certains travaux posent également la question de savoir si les hommes de Ngandong représentent une forme de transition vers l'apparition d'*Homo sapiens*. Nous tentons ici de tester ces hypothèses par l'application de deux méthodes quantitatives : l'analyse cladistique (sur 59 fossiles) et l'analyse morphométrique du contour crânien sagittal (sur 17 unités taxonomiques opérationnelles regroupant 47 fossiles). Les affinités morphologiques et structurelles fortes qui apparaissent entre les fossiles javanais (anciens comme à Sangiran ou plus récents comme à Ngandong), et entre ceux-ci et les fossiles de Lower Cave à Zhoukoudian, confirment la cohésion taxonomique des *Homo erectus* (sensu stricto). Les analyses montrent également une différenciation assez nette entre ces *Homo erectus* asiatiques et les *Homo ergaster* d'Afrique, qui représentent une entité taxonomique différente originaire de la lignée d'*Homo habilis*, qui conduit directement à *Homo sapiens*. *Homo erectus* se situe en dehors de cette lignée. L'analyse morphométrique rapproche plus *Homo erectus* d'*Homo habilis*, ceci laissant supposer un lien de descendance directe entre eux, que d'*Homo ergaster*. Enfin, les fossiles de Ngandong, véritables *Homo erectus*, n'apparaissent en aucune façon comme une forme de transition conduisant à *Homo sapiens*. Ils se situent à bonne distance des *Homo sapiens* archaïques d'Afrique, qui eux-mêmes représentent les ancêtres directs des formes d'*Homo sapiens* modernes, y compris les *Homo sapiens* asiatiques fossiles étudiés ici.