

THÈSE

Pour l'obtention du grade de
DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE POITIERS
UFR des sciences fondamentales et appliquées
Institut de paléoprimatologie, paléontologie humaine : évolution et paléoenvironnements -
IPHEP (Poitiers)
(Diplôme National - Arrêté du 7 août 2006)

École doctorale : Sciences pour l'environnement - Gay Lussac (La Rochelle)
Secteur de recherche : Paléoprimatologie et paléontologie humaine

Présentée par :
Dimitri Neaux

Covariations des structures crâniofaciales chez les hominidés

Directeur(s) de Thèse :
Stéphane Ducrocq, Franck Guy

Soutenue le 26 novembre 2013 devant le jury

Jury :

Président	Christoph Zollikofer	Professor, Anthropologisches Institut und Museum, Universität Zürich, Suisse
Rapporteur	Christoph Zollikofer	Professor, Anthropologisches Institut und Museum, Universität Zürich, Suisse
Rapporteur	Markus Bastir	Doctor, Museo Nacional de Ciencias Naturales, Espagne
Membre	Stéphane Ducrocq	Directeur de recherche, CNRS, Université de Poitiers
Membre	Franck Guy	Chargé de recherche, CNRS, Université de Poitiers
Membre	Michel Brunet	Professeur honoraire, Université de Poitiers
Membre	Marcia Ponce de León	Doctor, Anthropologisches Institut und Museum, Universität Zürich, Suisse

Pour citer cette thèse :

Dimitri Neaux. *Covariations des structures crâniofaciales chez les hominidés* [En ligne]. Thèse Paléoprimatologie et paléontologie humaine. Poitiers : Université de Poitiers, 2013. Disponible sur l'Intranet de l'Université de Poitiers <<http://theses.univ-poitiers.fr>>

THESE

pour l'obtention du Grade de
DOCTEUR DE L'UNIVERSITE DE POITIERS
(Faculté des Sciences Fondamentales et Appliquées)
(Diplôme National - Arrêté du 7 août 2006)

Ecole doctorale : Sciences pour l'Environnement Gay-Lussac

Secteur de Recherche : Paléoprimateologie et Paléontologie Humaine

Présentée par :

Dimitri NEAUX

COVARIATIONS DES STRUCTURES CRÂNIOFACIALES CHEZ LES HOMINIDÉS

Directeurs de thèse : Stéphane Ducrocq et Franck Guy

Soutenue le 26 novembre 2013
devant la Commission d'Examen

JURY

Dr. Markus BASTIR	MNCN, Madrid	Rapporteur
Pr. Christoph ZOLLIKOFER	AIM, Zurich	Rapporteur
Dr. Marcia PONCE DE LEÓN	AIM, Zurich	Examineur
Dr. Franck GUY	iPHEP, Poitiers	Examineur
Dr. Stéphane DUCROCQ	iPHEP, Poitiers	Examineur
Pr. Michel BRUNET	iPHEP, Poitiers	Examineur

REMERCIEMENTS

Je remercie en premier lieu mes directeurs de thèse Franck Guy et Stéphane Ducrocq de m'avoir permis de réaliser cette thèse portant sur un sujet absolument passionnant. Je remercie Franck pour son soutien constant, sa rigueur, ses nombreuses idées et suggestions et ses encouragements à toujours aller plus loin dans mon travail et ce depuis mon stage de Master 2 en 2010. Je le remercie également pour sa très grande contribution à la réalisation de ce manuscrit de thèse. Je remercie Stéphane pour sa grande disponibilité, son point de vue toujours pertinent et ses recommandations sur mon travail qui ont contribué à me faire avancer dans la rédaction de ce manuscrit.

Je souhaite par ailleurs remercier Markus Bastir et Christoph Zollikofer d'avoir accepté d'être les rapporteurs de ce travail de thèse. Leur présence à ma soutenance est pour moi un honneur et un privilège. Je remercie également Marcia Ponce de León et Michel Brunet d'avoir accepté de participer à l'évaluation de ce travail.

Je suis très reconnaissant envers Patrick Vignaud, directeur de l'iPHEP, pour son soutien et pour m'avoir permis de réaliser cette thèse dans les meilleures conditions. Je remercie l'ensemble des personnels de l'iPHEP et notamment Ghislaine Florent, Carine Noël et Karine Lombard qui, par leur travail quotidien, permettent aux chercheurs et aux étudiants du laboratoire de travailler dans les meilleures conditions.

Je remercie également Jean-Renaud Boisserie, Stéphane Peigné et Renaud Lebrun d'avoir accepté de participer à mon comité de thèse en mai 2012. Leurs remarques et leurs conseils ont contribué significativement à l'amélioration de la qualité de mon travail.

Je souhaite également remercier les personnes et les institutions ayant autorisé l'accès à leurs spécimens et ayant ainsi permis la réalisation de cette thèse : Emmanuel Gilissen et Wim Wendelen du Musée Royal de l'Afrique Centrale de Tervuren, l'Anthropologisches Institut und Museum de Zürich, le Natural History Museum de Londres, le Staatssammlung für Anthropologie und Paläoanatomie München de Munich et le Kyoto University Primate Research Institut de Kyoto. Je remercie également les personnes et les établissements ayant permis l'acquisition des données numériques : Walter Coudyzer et le Département de

Radiologie de l'Hôpital Universitaire de Louvain, le Kantonsspital de Winterthur, le Hammersmith Hospital de Londres et le cabinet du Dr. Wuttge et de ses collègues à Munich.

J'adresse mes remerciements à Vincent Lazzari, mon « tuteur pédagogique », ainsi qu'à l'ensemble des doctorants et ATER participant à l'enseignement : Alice, Anne, Tiphaine et Florian, pour avoir réparti les cours de façon à ce que je puisse terminer cette thèse dans les meilleures conditions. Je remercie par ailleurs Alice Novello et Antoine Souron pour leur relecture attentive de mon manuscrit de thèse.

Je souhaite remercier l'ensemble des étudiants que j'ai pu croiser au cours de mes années de Licence et de Master, notamment Angela, Sophie, Sylvain, Pauline M. et Blandine, et au cours de ma thèse, particulièrement Alexis, Aurélie, Camille, Pauline C., Soizic et Thibau(1)t.

Enfin, je remercie ceux qui m'ont aidé et soutenu (supporté ?) en dehors des heures de travail : Alice, ma famille, mes collègues et amis physiciens et mes amis de toujours : Alice G., Antoine, Aurélie, Djyp, Edouard, François, Natacha, Pauline L., Pierre et Tristan.

RÉSUMÉ

Ce travail de thèse porte sur l'intégration des structures crâniofaciales au sein de la famille des hominidés. Au cours de l'évolution, une réduction du prognathisme et une diminution de la longueur de la face sont observées chez les taxons appartenant au rameau humain. Cette réduction des structures faciales est associée à une base du crâne plus fléchie et à une mandibule plus « gracile ». L'objectif de ce travail est de définir le rôle joué par les changements basicrâniens et mandibulaires dans la mise en place de la face courte et droite des humains modernes. Dans ce contexte, les schémas d'intégration liant la face et les autres structures crâniennes (basicrâne et mandibule) ont été décrits et quantifiés dans ce mémoire. Ce travail a été effectué sur la base d'un échantillon de crânes incluant l'ensemble des genres d'hominidés actuels : les humains modernes, les chimpanzés, les gorilles et les orangs-outans. L'intégration des structures crâniofaciales a alors été étudiée à l'aide d'outils statistiques et de méthodes d'analyses en morphométrie géométrique. Ce travail a permis de mettre en avant plusieurs modalités d'intégration propres à *Homo sapiens*. Les humains modernes diffèrent ainsi des autres grands singes à la fois dans les schémas et dans l'intensité de l'intégration crâniofaciale. De plus, la flexion du basicrâne joue un rôle prépondérant dans l'intégration uniquement chez les humains modernes. Ces modalités d'intégration spécifiques permettent d'expliquer en grande partie la mise en place de la face courte d'*Homo sapiens*. Ces résultats permettent d'éclairer l'évolution et la mise en place des structures faciales chez les hominidés et au sein du rameau humain.

Mots-clés : Hominidae, face, crâne, flexion basicrânienne, prognathisme, covariation, intégration, modularité, morphométrie géométrique, paléanthropologie.

ABSTRACT

This thesis dissertation is dedicated to the study of craniofacial structures integration within the hominid family. Throughout evolution, a reduction of facial prognathism and a diminution of facial length are observed in the taxa which belong to the human lineage. This reduction of facial structures is associated to a more flexed cranial base and to a shorter mandible. The aim of this work is to define the role played by the basicranial and mandibular changes in the set up of the short and straight face of modern humans. In this context, the patterns of integration linking the face and the other cranial structures (basicranium and mandible) are described and quantified in this thesis dissertation. This work has been done with a sample including all the extant hominid genera: modern humans, chimpanzees, gorillas and orangutans. The integration of craniofacial structures was then studied using statistical tools and geometric morphometric analysis methods. This work underlined several integration mechanisms unique to *Homo sapiens*. Thus, modern humans and other great apes differ in both patterns and intensity of craniofacial integration. Moreover, basicranial flexion plays a leading role in integration only in modern humans. These specific integration mechanisms can explain much of the set up of the short face of *Homo sapiens*. These results enlighten the evolution mechanisms and the set up of facial structures in hominids and in the human lineage.

Key-Words: Hominidae, face, cranium, basicranial flexion, prognathism, covariation, integration, modularity, geometric morphometrics, paleoanthropology.

TABLE DES MATIERES

A	Introduction	1
B	Cadre d'étude	5
B.1	Historique du concept d'intégration	5
B.2	Intégration et modularité	7
B.3	Types d'intégration	9
B.4	Intégration et modalités évolutives	10
B.5	Objectifs	16
C	Matériel et méthodes	19
C.1	Matériel	19
C.2	Acquisition des données	21
C.2.1	Numérisation	21
C.2.2	Capture des points repères	22
C.3	Analyse des données	24
C.3.1	Mesures linéaires	24
C.3.2	Morphométrie géométrique	24
C.3.2.1	Procrustes	25
C.3.2.2	Statistiques multivariées	25
C.4	Abréviations et définitions	27
D	Variations de l'orientation et de la morphologie de la face	31
D.1	Orientation de la face	31
D.2	Morphologie de la face et de la mandibule	43
D.2.1	Morphologie de la face	44
D.2.1.1	Morphologie de la face des primates	46
D.2.1.2	Morphologie de la face des hominidés	53
D.2.2	Morphologie de la mandibule	59
D.2.2.1	Morphologie de la mandibule des primates	60
D.2.2.2	Morphologie de la mandibule des hominidés	66
D.2.3	Synthèse	69

E	Etude de l'intégration entre la face, le basicrâne et la mandibule.....	73
E.1	Méthodes exploratoires et méthodes de confirmation.....	73
E.1.1	Méthodes exploratoires	73
E.1.2	Méthodes de confirmation.....	73
E.2	Application des méthodes exploratoires	74
E.3	Application des méthodes de confirmation	95
E.3.1	Relation entre la face et le basicrâne	95
E.3.1.1	Relation entre flexion du basicrâne et orientation de la face	96
a.	Relation entre les angles PM et NHA	96
b.	Hypothèse du « bloc facial »	104
E.3.1.2	Relation entre flexion du basicrâne, orientation et morphologie de la face.....	115
E.3.1.3	Relation entre morphologie du basicrâne et morphologie de la face	127
E.3.1.4	Synthèse sur l'intégration entre face et basicrâne	140
E.3.2	Relation entre la face et la mandibule	141
E.3.2.1	Relation entre corpus et ramus de la mandibule	142
E.3.2.2	Relation entre corpus, ramus et face	149
F	Synthèse.....	161
G	Conclusions	175
	BIBLIOGRAPHIE	179
	ANNEXES.....	195

LISTES DES FIGURES

Figure 1. Relation de parentés et systématiques des hominidés actuels	2
Figure 2. Représentation schématique de deux modules	8
Figure 3. Subdivision des traits correspondant à une limite entre deux modules.	8
Figure 4. Interactions entre les différents types d'intégration.	11
Figure 5. Structure intégrée et Structure modulaire.	12
Figure 6. Intégration, homologie et homoplasie	15
Figure 7. Exemple de rotation relative du staphylion et du basion	29
Figure 8. Plans et angles de la face.	33
Figure 9. Section sagittale de la région subnasale chez <i>Gorilla</i> et <i>Pan</i>	40
Figure 10. Points repères représentant la morphologie de la face	45
Figure 11. ACP des points repères représentant la face chez les primates.	48
Figure 12. Différences entre les orbites des strepsirrhiniens et des anthropoïdes.	49
Figure 13. Régression de la forme de la face sur la taille centroïde chez les primates.	50
Figure 14. ACP des points repères représentant la face chez les hominidés.	54
Figure 15. Régression de la forme de la face sur la taille centroïde chez les hominidés	55
Figure 16. Points repères représentant la morphologie de la mandibule	60
Figure 17. ACP des points repères représentant la mandibule chez les primates.	62
Figure 18. Régression de la forme de la mandibule sur la taille centroïde chez les primates..	64
Figure 19. ACP des points repères représentant la mandibule chez les hominidés.	67
Figure 20. Régression de la forme de la mandibule sur la taille centroïde chez les hominidés	68
Figure 21. Points repères utilisés dans l'analyse des regroupements hiérarchiques.	75
Figure 22. Dendrogramme des points repères chez <i>Homo</i>	78
Figure 23. Positions des regroupements de points sur un crâne d'humain moderne.	79
Figure 24. Dendrogramme des points repères chez <i>Pan</i>	80
Figure 25. Positions des regroupements de points sur un crâne de chimpanzé.	81
Figure 26. Dendrogramme des points repères chez <i>Gorilla</i>	82
Figure 27. Positions des regroupements de points sur un crâne de gorille.	83
Figure 28. Dendrogramme des points repères chez <i>Pongo</i>	84
Figure 29. Positions des regroupements de points repères sur un crâne d'orang-outan.	85
Figure 30. Regroupements	89
Figure 31. Coupe d'un crâne d'humain moderne décrivant les angles CBA et PM-NHA.	97
Figure 32. Valeurs de l'angle entre le plan maxillaire postérieur et l'axe horizontal neutre. .	100

Figure 33. Coupe d'un crâne d'humain moderne.....	105
Figure 34. Points repères représentant l'orientation de la face et la flexion du basicrâne. ...	106
Figure 35. ACP représentant l'orientation de la face et la flexion du basicrâne chez <i>Homo</i>	109
Figure 36. ACP représentant l'orientation de la face et la flexion du basicrâne chez <i>Pan</i>	110
Figure 37. ACP représentant l'orientation de la face et la flexion du basicrâne chez <i>Gorilla</i>	111
Figure 38. ACP représentant l'orientation de la face et la flexion du basicrâne chez <i>Pongo</i>	112
Figure 39. Effet de la flexion du basicrâne sur la face	115
Figure 40. Points repères sur un crâne de gorille femelle.	117
Figure 41. PLS représentant la flexion du basicrâne et la morphologie faciale chez <i>Homo</i> ..	120
Figure 42. PLS représentant la flexion du basicrâne et la morphologie faciale chez <i>Pan</i>	121
Figure 43. PLS représentant la flexion du basicrâne et la morphologie faciale chez <i>Gorilla</i>	122
Figure 44. PLS représentant la flexion du basicrâne et la morphologie faciale chez <i>Pongo</i> .	123
Figure 45. Flexion du basicrâne et la hauteur de la fosse crânienne postérieure	125
Figure 46. Points repères sur un crâne de chimpanzé mâle.....	130
Figure 47. PLS de la face et du basicrâne latéral chez <i>Homo</i>	133
Figure 48 . PLS de la face et du basicrâne latéral chez <i>Pan</i>	134
Figure 49. PLS de la face et du basicrâne médial chez <i>Gorilla</i>	135
Figure 50. PLS de la face et du basicrâne latéral chez <i>Gorilla</i>	136
Figure 51. PLS de la face et du basicrâne latéral chez <i>Pongo</i>	137
Figure 52. Points repères représentant la morphologie de la mandibule	144
Figure 53. PLS du corpus et du ramus chez <i>Pongo</i>	148
Figure 54. PLS de la face et du corpus chez <i>Homo</i>	153
Figure 55. PLS de la face et du corpus chez <i>Gorilla</i>	154
Figure 56. PLS de la face et du ramus chez <i>Pongo</i>	155
Figure 57. Carte de distribution des champs de dépôt et de résorption osseux.....	156
Figure 58. Figure synthétique.....	177

LISTE DES TABLES

Table 1. Spécimens utilisés appartenant à la famille des hominidés.....	20
Table 2. Spécimens utilisés appartenant à l'ordre des primates.....	20
Table 3. Définitions des points repères caractérisant la face	22
Table 4. Mesures des longueurs de la face.....	35
Table 5. Mesures des longueurs relatives de la face	35
Table 6. Mesures des angles entre le plan PM et la face.....	36
Table 7. Mesure de la longueur du palais et des angles de la face.....	37
Table 8. Synthèse des mesures effectuées sur la face et le palais	38
Table 9. Synthèse des mesures effectuées sur les faces supérieure, moyenne et inférieure	38
Table 10. Spécimens utilisés dans l'analyse de la variation de la face	47
Table 11. Hauteur et largeur de l'orbite	58
Table 12. Spécimens utilisés dans l'analyse de la variation de la mandibule.....	61
Table 13. Synthèse des résultats de l'ACP de la face des hominidés	71
Table 14. Synthèse des résultats de l'ACP de la mandibule des hominidés	71
Table 15. Coefficients de corrélation cophénétique avec les méthodes de Ward et UPGMA.	86
Table 16. Mesures de l'angle de la base du crâne.....	100
Table 17. Mesures de l'angle PM-NHA.....	103
Table 18. Régressions de la conformation sur la taille pour tous les points repères.....	118
Table 19. Régressions de la conformation sur la taille pour le basicrâne médial, le basicrâne latéral et la face	132
Table 20. Résultats des PLS entre le basicrâne médial, le basicrâne latéral et la face.....	132
Table 21. Régressions de la conformation sur la taille pour le corpus et le ramus.....	145
Table 22. Résultats des PLS entre le corpus et le ramus.....	146
Table 23. Résultats des analyses PLS entre le corpus, le ramus mandibulaire et la face.....	152

LISTE DES ANNEXES

Annexe I : Dimitri Neaux, Franck Guy, Emmanuel Gilissen, Walter Coudyzer, Patrick Vignaud, Stéphane Ducrocq. (2013) Facial orientation and facial shape in extant great apes: a geometric morphometric analysis of covariation. *Plos one*. 8(2): e57026

Annexe II : Dimitri Neaux, Franck Guy, Emmanuel Gilissen, Walter Coudyzer, Stéphane Ducrocq. (2013) Covariation between midline cranial base, lateral basicranium and face in modern humans and chimpanzees: a 3D geometric morphometric analysis. *The Anatomical Record*. 296 (4): 568–579

A Introduction

La famille des hominidés¹ (Groves, 1986; Wood et Richmond, 2000) se compose de quatre genres actuels : *Homo* (les humains modernes), *Pan* (les chimpanzés communs et les bonobos), *Gorilla* (les gorilles) et *Pongo* (les orangs-outans). Ces taxons sont différenciés morphologiquement par de nombreux caractères crâniens et postcrâniens. Ces caractères ont été acquis par chaque taxon au cours de son histoire évolutive propre. Une part importante de ces spécificités morphologiques se situe au niveau du crâne, notamment dans la région de la face (Figure 1) (Delattre et Fenart, 1956; Guy et al., 2003; Lieberman, 2011; Ross et Henneberg, 1995; Ross et Ravosa, 1993; Shea, 1985). Parmi elles, on peut citer des différences dans la hauteur et la largeur de la face, dans la projection faciale, c'est-à-dire le degré de projection antérieure de la face par rapport à la base du crâne, et dans le prognathisme facial, c'est-à-dire le degré de protrusion de la partie inférieure de la face par rapport à la partie supérieure. Ces caractéristiques faciales sont liées à d'importantes fonctions localisées au niveau de la face et du crâne, comme la manducation, la vision, l'audition et la respiration (Lieberman, 2011).

Si les caractères morphologiques faciaux qui différencient les hominidés actuels ont été décrits (Delattre et Fenart, 1955a; Guy et al., 2003; O'Higgins et Dryden, 1993; Shea, 1985), les mécanismes évolutifs qui permettent la mise en place de ces structures restent largement méconnus. Au sein de la famille des hominidés, une des questions essentielles concerne les modalités évolutives ayant permis la mise en place d'une face droite, courte et orthognathe chez les humains modernes (Figure 1). Ainsi, il est important de définir le rôle que peuvent avoir les caractéristiques crâniennes majeures apparaissant au cours de l'évolution des hominines¹, comme la flexion du basicrâne ou la « gracilisation » de la mandibule, dans la mise en place des caractéristiques morphologiques propres à *Homo sapiens*.

La question de l'évolution des structures crâniofaciales des hominidés peut être adressée de deux façons différentes : une approche directe et une approche indirecte. L'approche directe consiste en l'étude des structures crâniennes des hominidés fossiles. L'étude des objets paléontologiques est indispensable à la compréhension et à la documentation des changements morphologiques au cours de l'évolution. Depuis les années

¹ Le terme 'hominidé' (Hominidae) correspond ici à l'ancêtre commun aux humains, aux chimpanzés, aux gorilles, aux orangs-outans et à tous ses descendants. Le terme 'hominine' (Hominini) se réfère aux membres actuels et fossiles du rameau humain (Groves, 1986 ; Wood et Richmond, 2000).

1990, plusieurs crânes d'hominidés anciens ont été découverts en Afrique, notamment *Sahelanthropus tchadensis* au Tchad (Brunet et al., 2002; Guy et al., 2005; Zollikofer et al., 2005) daté à 7 Ma (Lebatard et al., 2008) et *Ardipithecus ramidus* en Ethiopie, daté à 4,4 Ma (Suwa et al., 2009; White et al., 2009; White et al., 1994; White et al., 1995). Ces taxons ont fourni des informations cruciales sur la morphologie crânienne des premiers hominines. Ils ont aussi permis d'établir de nouvelles hypothèses concernant l'évolution crâniofaciale des hominidés.

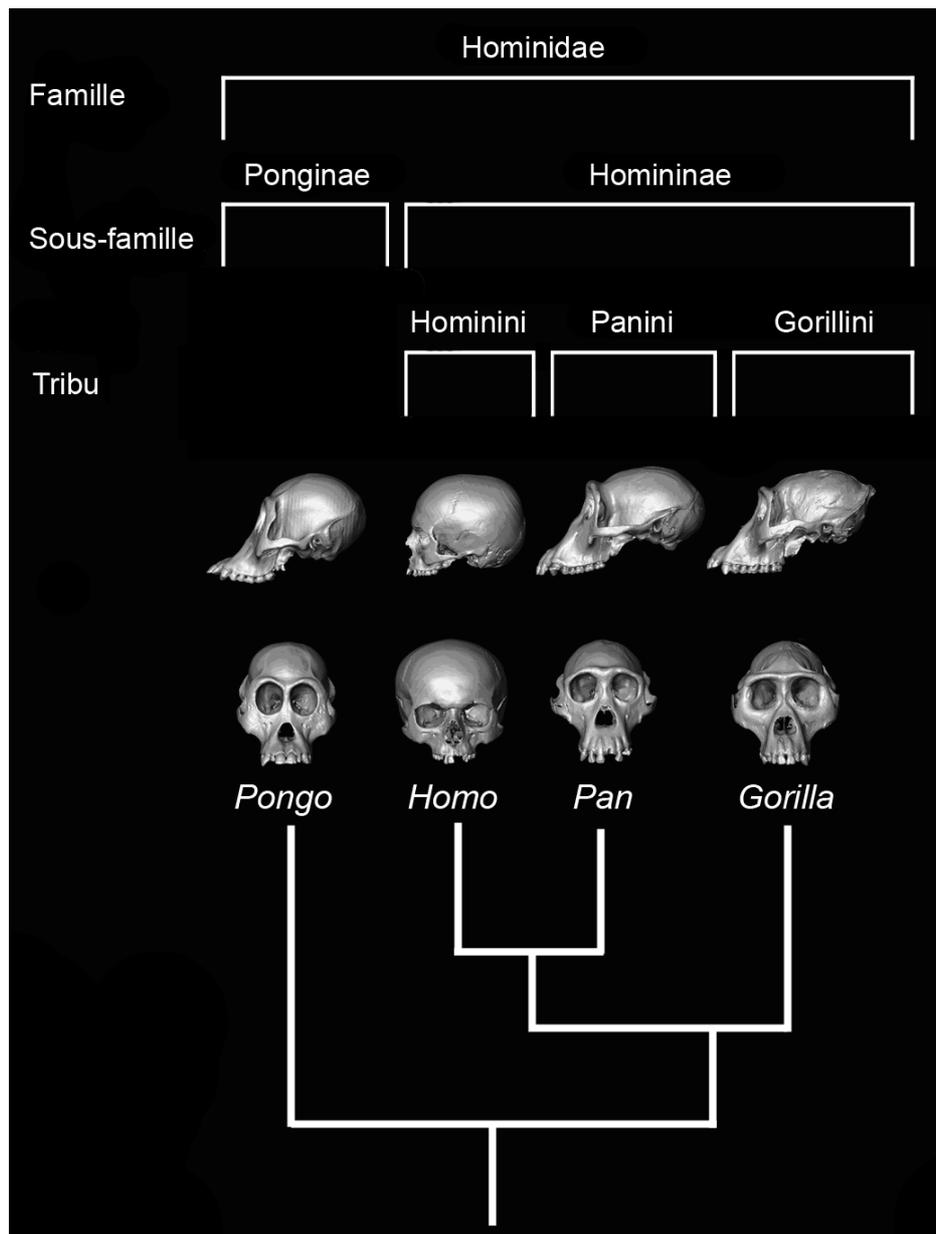


Figure 1. Relation de parentés et systématiques des hominidés actuels *Homo* : les humains modernes, *Pan* : les chimpanzés communs et les bonobos, *Gorilla*: les gorilles et *Pongo* : les orangs-outans (Wood et Harrison, 2011). Chaque genre possède des caractéristiques morphologiques faciales qui lui sont propres

En ce qui concerne les autres grands singes, les relations entre les taxons datés du Miocène sont encore mal comprises. De plus, les ancêtres des grands singes actuels sont peu représentés dans le registre fossile. C'est le cas notamment pour les chimpanzés (McBrearty et Jablonski, 2005) et les gorilles (Suwa et al., 2007). Pour les orangs-outans, le registre fossile est un peu plus conséquent, notamment avec la découverte des genres *Sivapithecus* (Pilbeam, 1982), *Lufengpithecus* (Kelley, 2002; Kelley et Gao, 2012) et *Khoratpithecus* (Chaimanee et al., 2004; Chaimanee et al., 2006). Mais, encore une fois, l'histoire évolutive de ce groupe reste complexe, certaines espèces fossiles partageant principalement des caractères dentaires dérivés avec l'orang-outan actuel (*Lufengpithecus* ; Kelley, 2002; Kelley et Gao, 2012), et d'autres partageant avec lui uniquement des caractères de la face et du palais (*Sivapithecus* ; Pilbeam, 1982). Les fossiles sont des objets importants et nécessaires à l'obtention d'informations concernant l'évolution crâniofaciale des hominines et des hominidés. Cependant, du fait de la rareté des spécimens d'hominidés dans le registre fossile, des méthodes complémentaires sont nécessaires afin de définir les modalités évolutives ayant permis la mise en place des caractères propres aux hominidés actuels.

L'étude comparative des caractéristiques des grands singes actuels (méthode indirecte) est un autre moyen d'obtenir des informations sur les modalités d'acquisition des structures crâniofaciales propres à chaque taxon. Pour appréhender cette question, il est possible d'utiliser l'analyse des schémas d'intégration morphologique (Cheverud, 1982; Klingenberg, 2013; Mitteroecker et Bookstein, 2007; Olson et Miller, 1958; Wagner, 1996; Zelditch et al., 2008). Cette méthode s'appuie sur l'étude des covariations existant entre les structures morphologiques d'un organisme. L'étude et la comparaison interspécifique des schémas d'intégration permettent de caractériser la façon dont la sélection naturelle agit sur les structures crâniofaciales. Elles permettent ainsi de définir l'influence que peuvent avoir les autres structures crâniennes, comme le basicrâne ou la mandibule, sur l'évolution de la morphologie de la face. Elles permettent également de définir quelles sont les différences entre les schémas d'intégration des taxons actuels et comment ces distinctions peuvent expliquer la diversité des morphologies faciales observées. L'étude des schémas d'intégration crâniofaciaux des hominidés actuels est donc cruciale afin d'accéder à de nouvelles informations concernant les modalités d'évolution qui sont impliqués dans la mise en place des structures faciales des grands singes actuels, et notamment des humains modernes.

B Cadre d'étude

B.1 Historique du concept d'intégration

Le concept d'intégration morphologique correspond à l'étude des relations existant entre les structures anatomiques d'un organisme. Si la majorité des travaux s'accordent sur le fait qu'Olson et Miller (1958) sont les premiers à avoir défini le concept d'intégration morphologique (Gunz et Harvati, 2007; Lieberman, 2011; Magwene, 2001), plusieurs auteurs (Mitteroecker et Bookstein, 2007; Pavlicev et al., 2009; Singh et al., 2012) ont récemment mis en avant le fait qu'un concept similaire avait déjà été développé par un scientifique russe (Terentjev, 1931), vingt-sept ans plus tôt, dans une revue scientifique en langue allemande.

Olson et Miller (1958) sont toutefois les premiers à avoir réellement développé l'idée d'intégration morphologique. Ils ont ainsi écrit dans le premier chapitre de leur livre « Morphological Integration » : « Il semble évident aux auteurs [...] que les modifications des caractères, qui se produisent au cours de l'évolution des espèces, ne peuvent pas être considérées comme étant indépendantes les unes des autres et que les études qui ne prennent pas en compte cette dépendance ignorent un aspect significatif du changement. » (Olson et Miller, 1958, p. 1). Olson et Miller (1958) ont initialement proposé ce concept afin de comprendre pourquoi, au cours de l'histoire ontogénétique et évolutive d'un taxon, certains groupes de traits phénotypiques covarient fortement entre eux alors que d'autres restent quasiment indépendants. Ils ont alors développé le concept d'intégration morphologique en émettant l'hypothèse que les traits qui interagissent durant le développement ou durant certaines fonctions tendent à être hérités sous forme de complexes. Ces complexes évolueraient alors ensemble, de façon intégrée. Olson et Miller (1958) ont mis en avant le fait que la description des schémas d'intégration et l'exploration des causes et des conséquences de cette intégration peuvent mener à des découvertes importantes pour l'étude de la mise en place des caractères phénotypiques au cours des processus évolutifs.

A l'exception de quelques publications (Berg, 1960; Sokal, 1962; VanValen, 1965), le concept d'intégration morphologique défini par Olson et Miller (1958) n'a reçu qu'une attention limitée dans la littérature scientifique de l'époque. Toutefois, deux concepts importants liés à l'intégration morphologique ont vu le jour au cours des années 1960 : l'hypothèse des matrices fonctionnelles (« functional matrix hypothesis ») de Moss (Moss, 1968; Moss et Rankow, 1968) et le principe des parties et contreparties (« part-counterpart ») d'Enlow (Enlow et al., 1969).

Pour Moss (1968), la tête est composée de matrices fonctionnelles incluant les organes et les cavités permettant des fonctions comme la respiration, la vision, la déglutition, etc. Dans ce cadre, le tissu osseux qui englobe chaque matrice fonctionnelle a une forme qui dérive principalement de la fonction et de la forme des tissus mous qu'il contient. En d'autres termes, la forme des os est déterminée par les organes mous qu'ils englobent comme le cerveau, les globes oculaires ou par des cavités comme le pharynx. Il existe donc une intégration morphologique entre tissus mous et tissus osseux (Moss, 1968; Moss et Rankow, 1968).

Le principe de « parties et contreparties » d'Enlow et al. (1969) présume que les matrices fonctionnelles définies par Moss (1968) sont intégrées et arrangées spatialement afin de construire un seul ensemble morphologique et biologique : le crâne. Cette hypothèse suppose que le crâne est constitué de plusieurs structures ou « parties » dont la croissance et le développement doivent se conformer spatialement avec leurs « contreparties » structurelles. Ainsi la mandibule et le maxillaire sont des contreparties : la croissance de la mandibule doit se conformer à celle du maxillaire et *vice versa*. De même, le maxillaire et la cavité nasale sont des contreparties. Cette théorie implique également que le basicrâne, qui achève sa croissance avant la face (Bastir et al., 2006), limite le développement spatial, et donc le développement morphologique, de la face (Bastir, 2008; Moss, 1968).

Cheverud (1982; 1988; 1995; 1996) a été un des premiers à réutiliser le concept d'intégration morphologique à partir des années 1980. Il a étendu et approfondi cette notion en travaillant plus spécifiquement sur l'intégration au sein du crâne des primates (Cheverud, 1982; Cheverud, 1995; Cheverud, 1996). Ces travaux ont notamment porté sur l'élaboration de tests statistiques fiables et reproductibles permettant de tester les hypothèses d'intégration. Ces analyses ont largement ouvert le champ des possibilités quant aux études portant sur l'intégration morphologique. Les travaux de Cheverud (1982; 1995; 1996) ont été parmi les premiers à mettre en avant l'indépendance partielle des schémas d'intégration du neurocrâne, du basicrâne et de la face. Ces résultats ont permis de suggérer que ces trois grandes structures agissent comme des unités relativement indépendantes.

Depuis le début des années 2000, le nombre d'études portant sur l'intégration crâniofaciale chez les primates a augmenté de façon importante. Si certaines se focalisent sur les relations d'intégration crâniennes des humains modernes (Bastir et Rosas, 2006; Martínez-Abadías et al., 2012), d'autres comparent les relations d'intégration à l'échelle des grands singes (Ackermann, 2005; Polanski et Franciscus, 2006) ou des primates (Bastir et al., 2010; Goswami et Polly, 2010). Le développement des méthodes de morphométrie géométrique a

également significativement contribué à l'étude de l'intégration morphologique au sein du crâne et notamment au sein de la face, en permettant une définition plus globale de ces structures possédant une morphologie relativement complexe (Baab et al., 2012; Mitteroecker et al., 2012; Singh et al., 2012).

B.2 Intégration et modularité

Le crâne des primates est une structure biologique complexe composée de nombreux éléments osseux. Ces derniers assurent le maintien de fonctions très diverses, liées par exemple à la manducation, à la cognition, à la vision ou à la respiration. Il est donc possible de définir plusieurs unités dans le crâne, chacune étant liée globalement à une ou plusieurs des fonctions citées ci-dessus. Même si elles jouent un rôle dans des fonctions différentes, ces unités ne sont cependant pas totalement indépendantes les unes des autres et ce pour plusieurs raisons. Elles peuvent être mises en place grâce aux mêmes gènes. Elles peuvent se développer et croître ensemble. Elles doivent, de plus, s'accommoder spatialement les unes aux autres afin de continuer à garantir l'intégrité anatomique et fonctionnelle du crâne. Ces unités osseuses partagent également parfois les mêmes limites osseuses et sont donc, dans ce cas, en contact anatomique direct. Enfin, elles peuvent subir les mêmes stimuli issus de l'environnement extérieur. Ces unités ne sont donc pas indépendantes. Au contraire, elles sont au moins en partie intégrées les unes avec les autres.

Les structures osseuses qui sont intégrées par de fortes interactions, quelle que soit la nature de ces dernières, peuvent être rassemblées au sein de modules (Figure 2) (Bookstein et al., 2003; Chernoff et Magwene, 1999; Klingenberg, 2013; Klingenberg et Marugán-Lobón, 2013; Mitteroecker et Bookstein, 2007; Mitteroecker et Bookstein, 2008; Olson et Miller, 1958; Wagner, 1996; Wagner et al., 2007; Zelditch et al., 2004; Zelditch et al., 2008). Un module consiste en une association de structures anatomiques intégrées entre elles par de nombreuses (et/ou de fortes) interactions (Klingenberg, 2008; Mitteroecker et al., 2012). Par définition, un module est relativement indépendant des autres modules : il y a peu (ou de faibles) interactions entre deux modules (Figure 3).

L'étude des relations de covariations entre les modules permet de traduire le type et l'intensité de l'intégration morphologique. Une subdivision des traits correspondant à une limite entre deux modules donnera une corrélation de valeur faible car seules quelques interactions lient les deux groupes de traits (Figure 3). A l'inverse, une subdivision qui ne correspond pas à la limite réelle entre deux modules se traduira par une corrélation forte. En

effet, dans ce cas les deux groupes de traits sont liés par de nombreuses ou de fortes interactions.

L'intégration morphologique peut être observée à différents niveaux, qui dépendent de l'origine de la covariation étudiée et du type d'observation considéré (Klingenberg, 2013). Il est ainsi possible d'étudier l'intégration entre le basicrâne et la face ou l'intégration au sein du basicrâne.

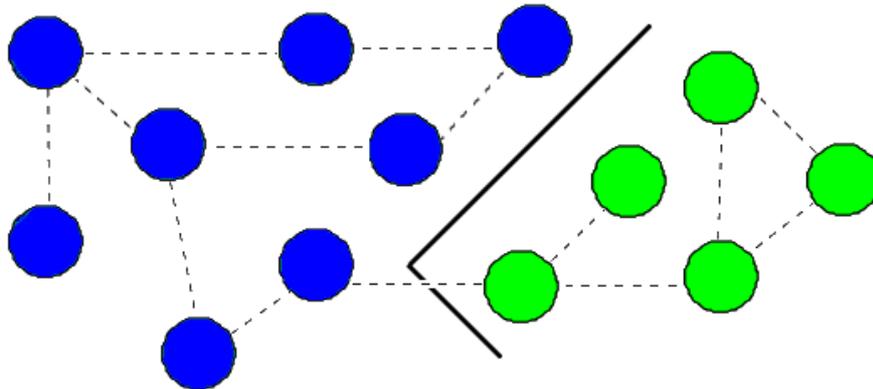


Figure 2. Représentation schématique de deux modules. Rond bleu : trait morphologique appartenant au module 1, rond vert : trait morphologique appartenant au module 2. Ligne pleine : limite théorique entre les deux modules, ligne pointillée : interaction entre les traits. Un module consiste en une association de structures anatomiques intégrées entre elles par de nombreuses interactions. Il y a peu d'interactions entre deux modules.

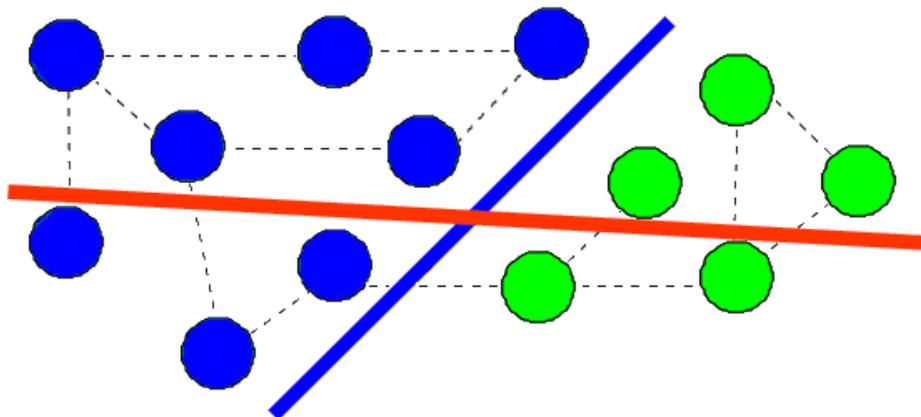


Figure 3. Une subdivision des traits correspondant à une limite entre deux modules (ligne bleue) donnera une corrélation de valeur faible car seules quelques interactions lient les deux groupes de traits. Une subdivision qui ne correspond pas à la limite entre deux modules (ligne rouge) donnera une corrélation de valeur forte, car de nombreuses interactions lient les deux groupes de traits. Rond bleu : trait morphologique appartenant au module 1, rond vert : trait morphologique appartenant au module 2, ligne pointillée : interaction entre les traits.

Unité osseuse et unité modulaire

Le crâne est composé de structures osseuses qui covarient les unes avec les autres. Cependant un os n'est pas nécessairement équivalent à un module. Il a ainsi été montré que les parties latérales et sagittales du basicrâne, toutes deux composées des mêmes os (frontal, sphénoïde, occipital, temporaux et pariétaux) sont en réalité deux modules distincts qui covarient de façon différente avec la face (Bastir et Rosas, 2006; Gkantidis et Halazonetis, 2011; Neaux et al., 2013a). D'autres études ont montré l'existence d'une intégration importante entre le ramus mandibulaire et la fosse crânienne moyenne, notamment la partie pétreuse de l'os temporal. Ces auteurs ont ainsi défini l'existence d'une « unité pétro-mandibulaire » (Bastir et Rosas, 2005; Bastir et al., 2004). Enfin, plusieurs travaux ont mis en avant l'existence d'un « bloc facial » composé de la partie endocrânienne de l'os frontal (fosse crânienne antérieure) et du complexe ethmo-maxillaire (ethmoïde, maxillaire et palais osseux) (Lieberman et al., 2000b; McCarthy et Lieberman, 2001). Les modules peuvent ainsi être constitués d'un ou de plusieurs os, en partie ou en totalité. Ceci peut être expliqué par le fait que ces modules sont le résultat d'interactions fonctionnelles, génétiques, développementales ou de pressions sélectives qui n'agissent pas nécessairement sur un seul os et pas nécessairement dans sa totalité (Klingenberg, 2010).

B.3 Types d'intégration

Les interactions permettant l'intégration peuvent être de différentes natures : génétique, développementale, fonctionnelle ou évolutive. Dans le cas de l'*intégration génétique*, un même groupe de gènes peut être responsable de la mise en place et du développement de plusieurs traits phénotypiques. Ce phénomène est appelé pléiotropie. Dans ce cas, les gènes favorisent alors la corrélation entre les traits (Parsons et al., 2011; Stearns, 2010). L'*intégration développementale* décrit la relation existant entre les structures au cours du développement et de la croissance (Cheverud, 1996). Elle permet aux processus développementaux d'être interdépendants. Ces processus sont alors influencés les uns par les autres, ce qui permet un développement coordonné des tissus, des organes et de tout l'organisme. L'*intégration fonctionnelle* a lieu entre des structures qui réalisent ensemble une ou plusieurs fonctions. Pour cette raison, l'intégration fonctionnelle affecte directement les performances des organismes. Ces structures fonctionnelles peuvent alors être sélectionnées :

il s'agit dans ce cas d'*intégration évolutive*, c'est-à-dire de l'évolution coordonnée de certains traits évolutifs (Cheverud, 1996).

Ces différents types d'intégration ne sont pas indépendants, il existe en effet de nombreuses interactions entre eux (Figure 4). L'expression des gènes se fait en grande partie au cours du développement. Les interactions développementales servent ainsi d'intermédiaires à l'expression génétique en transmettant leurs effets aux traits morphologiques. A l'inverse, les changements génétiques peuvent influencer le développement en altérant ou en modifiant les interactions au sein des voies développementales (Klingenberg, 2005). L'intégration développementale et l'intégration génétique sont donc liées. C'est également le cas de l'intégration développementale et de l'intégration fonctionnelle. En effet, les processus développementaux forment et mettent en place les structures qui génèrent les fonctions. L'intégration développementale influence donc la morphologie fonctionnelle. A l'inverse, l'intégration fonctionnelle joue sur le développement à travers certains processus de remodelage, où les forces mécaniques influencent le taux et la direction de la croissance des tissus, notamment des tissus osseux (Enlow et Hans, 1996; McCollum, 2008). L'intégration fonctionnelle et l'intégration génétique sont corrélées au travers des mécanismes qui sélectionnent à la fois des fonctions et, de façon indirecte, les gènes liés à ces fonctions (Wagner, 1996; Wagner et Altenberg, 1996). Enfin, l'intégration génétique et l'intégration fonctionnelle influencent directement l'intégration évolutive (Klingenberg, 2008). En effet, l'intégration génétique joue un rôle important dans les variations phénotypiques et dans l'apparition de nouveaux phénotypes. Les structures fonctionnelles sont, quant à elle, directement visées par les processus de sélection naturelle.

B.4 Intégration et modalités évolutives

L'étude de l'intégration morphologique a un intérêt majeur pour la compréhension des modalités évolutives permettant la mise en place des structures anatomiques observées chez les taxons actuels. Quand des régions spécifiques du crâne et de la mandibule possèdent une structure intégrée (les traits sont intégrés au sein d'un faible nombre de modules), les changements adaptatifs dans la morphologie d'un trait affectent un nombre important de traits du crâne et de la face (effet de cascade) (Figure 5a). Si le crâne a une structure modulaire (les traits sont intégrés en un grand nombre de module), des changements adaptatifs dans la morphologie d'un trait impliquent un faible nombre de traits crâniofaciaux (Figure 5b). Dans

ce cas, les changements sont principalement dus à des pressions sélectives agissant indépendamment sur chaque structure morphologique.

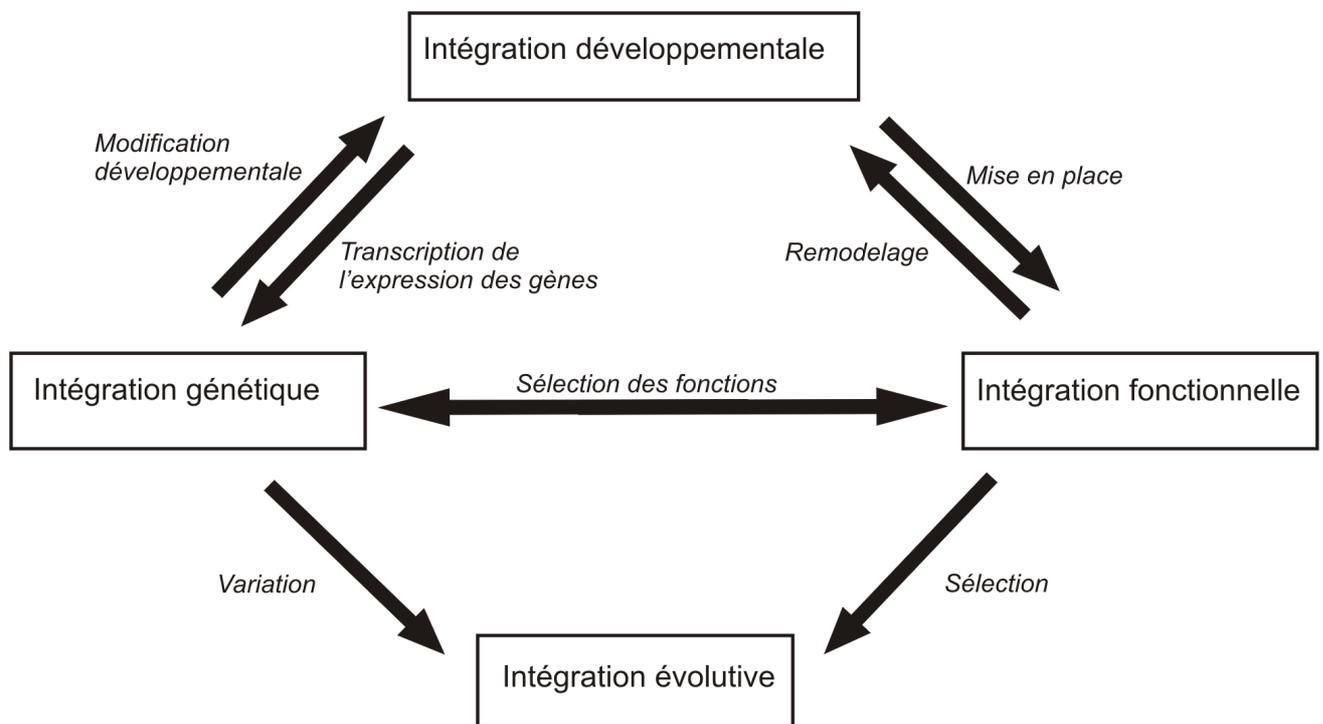


Figure 4. Interactions entre les différents types d'intégration. Les interactions développementales servent d'intermédiaires à l'expression des gènes dans les traits morphologiques. A l'inverse, les changements génétiques influencent le développement en modifiant les interactions développementales. Les processus développementaux mettent en place les structures fonctionnelles. A l'inverse, l'intégration fonctionnelle joue sur les processus développementaux à travers certains processus de remodelage. L'intégration fonctionnelle et l'intégration génétique sont corrélées au travers des mécanismes de sélection des mécanismes fonctionnels. L'intégration génétique, qui crée la variation, et l'intégration fonctionnelle, qui est sélectionnée, jouent directement un rôle sur l'intégration évolutive. D'après Klingenberg (2008).

Ainsi, l'étude des schémas d'intégration permet de caractériser la façon dont la sélection naturelle agit sur les structures crâniotaciales. Deux types de scénarios peuvent être considérés : (1) la sélection agit sur quelques caractéristiques localisées, par exemple la morphologie du basicrâne, ces traits sélectionnés amenant des changements importants dans tous les traits crâniotaciaux avec lesquels ils sont intégrés (structure intégrée) (Figure 5a) ou (2) la sélection se fait sur chaque trait indépendamment (structure modulaire) (Figure 5b). Dans le crâne des hominidés, la question est de savoir si les changements dans les traits crâniotaciaux sont dus à l'intégration morphologique ou à des évolutions indépendantes en réponse à des pressions de sélection distinctes pour chaque trait. Cette question n'est toujours pas résolue. En effet, si certaines études trouvent une intégration généralisée dans tout le

crâne (Lieberman et al., 2000a; Martínez-Abadías et al., 2012), d'autres résultats indiquent que certaines parties du crâne, comme par exemple les parties médiales et latérales du basicrâne, sont relativement indépendantes les unes des autres (Bastir et Rosas, 2006; Neaux et al., 2013a). La question non-réolue de la nature intégrée ou modulaire du crâne et de la face est essentielle pour la compréhension de la mise en place des fonctions propres aux taxons actuels, notamment aux humains modernes. Si le crâne est une structure en partie intégrée, il est nécessaire de comprendre quelles sont les structures qui subissent réellement des pressions sélectives et quelles sont celles qui covarient avec les premières de manière plus passive. L'étude des schémas de covariation crâniofaciaux chez les hominidés actuels permettra d'obtenir des informations cruciales concernant les mécanismes d'évolution impliqués dans la mise en place des caractéristiques faciales et crâniennes de ces groupes, notamment des humains modernes.

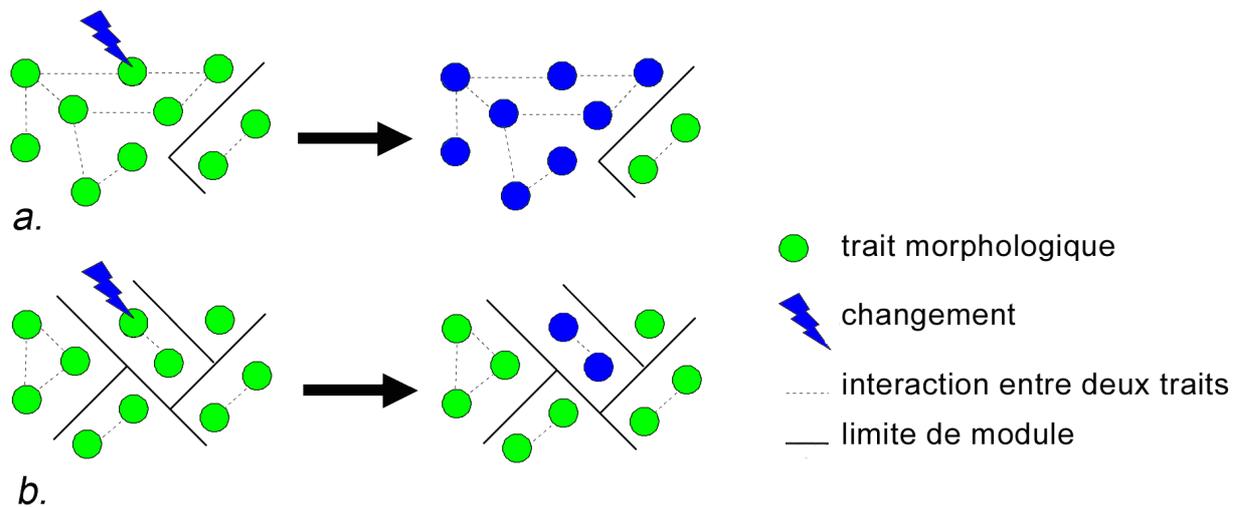


Figure 5. Chaque trait morphologique est représenté par un cercle. a. Structure intégrée : les traits sont intégrés au sein d'un faible nombre de module, ici deux. Un changement dans un trait affecte un grand nombre de traits. b. Structure modulaire : les traits sont intégrés au sein d'un grand nombre de module, ici cinq. Un changement dans un trait affecte un faible nombre de traits.

Intégration et évolutabilité

La nature intégrée ou modulaire du crâne et de la face a une influence directe sur l'évolutabilité (« evolvability » en anglais), c'est-à-dire la capacité d'un système à évoluer en générant une diversité génétique adaptative pouvant être sélectionnée par la sélection naturelle (Bolker, 2000; Wagner et Altenberg, 1996). Ainsi, aller vers plus de modularité permet la réduction des contraintes sur les variations morphologiques des organismes. En effet, si des

traits subissant des pressions de sélection différentes sont organisés en modules différents, ils seront chacun capable d'évoluer vers leur optimum respectif avec un minimum d'interférence entre eux (Goswami, 2010; Rolian et Willmore, 2009). L'augmentation du nombre de modules permet alors l'adaptation à des fonctions différentes pour des traits qui étaient auparavant associés au sein d'un même module (Klingenberg, 2010). A l'inverse, dans une structure intégrée, chaque amélioration adaptative est au prix de la détérioration d'autres aspects des performances de ce module et les structures tendent vers un optimum général différent de leurs optimums respectifs (Klingenberg, 2005; Schlosser et Wagner, 2004). L'intégration n'est donc pas nécessairement une contrainte car elle permet une meilleure coordination des relations développementales et fonctionnelles entre les traits. Ce n'est pas le cas dans une structure modulaire où chaque trait est modifié en réponse à une sélection optimale, seulement pour lui et pas pour tout le complexe fonctionnel (Goswami, 2010).

Intégration et homologie

L'intégration morphologique influence les processus évolutifs. Elle peut également être considérée comme un trait macroévolutif propre, avec une signification évolutive propre. En effet, comme pour les structures morphologiques, les schémas d'intégration entre les modules peuvent être modifiés et sélectionnés au cours de l'évolution. Ainsi, quand les modules évoluent, les schémas d'intégration entre les traits morphologiques doivent également changer afin que les variations ne soient pas contraintes par des relations obsolètes (Goswami, 2010). Ainsi, les schémas d'intégration sont différents d'un taxon à l'autre et évoluent au cours du temps (Cheverud, 1996). L'intégration morphologique peut donc être considérée comme un élément de l'histoire évolutive à part entière (Bolker, 2000; Eble, 2004).

Dans une structure modulaire, les traits adaptatifs, qui sont indépendants les uns des autres peuvent être sujets à l'homoplasie, c'est-à-dire à l'occurrence de caractères communs ne provenant pas d'un ancêtre commun. A l'inverse, les traits adaptatifs intégrés au sein de structures complexes, sont le plus souvent homologues (Lockwood, 2007). Il est en effet très peu probable que les mêmes corrélations entre les mêmes associations de traits et impliquant des fonctions multiples apparaissent plusieurs fois au cours de l'évolution (Cheverud, 1982; Cramon-Taubadel, 2011b). Plusieurs auteurs ont ainsi défini l'intégration morphologique comme un trait évolutif homologue, quand il est identique chez plusieurs taxons. Luckett (1982) a ainsi défini plusieurs caractéristiques de la membrane fœtale des haplorrhiniens très

corrélées entre elles, au contraire de ce qui existe chez les autres mammifères euthériens. Pour l'auteur, ce schéma d'intégration spécifique est homologue. La forte intégration des traits de la membrane fœtale est donc définie comme un caractère dérivé partagé par les haplorrhiniens. Plus récemment, Gunz et Harvati (2007) ont testé l'homologie entre la projection postérieure du crâne d'*Homo neanderthalensis*, qui possède un chignon occipital, et celle d'*Homo sapiens*. Les schémas d'intégration entre les régions temporale, pariétale et occipitale du crâne ont été comparés pour les deux taxons. Les schémas étant semblables, les auteurs ont considéré que la projection postérieure du crâne était homologue pour les deux espèces. Si à l'inverse, les schémas d'intégration avait été différents entre les taxons, ce caractère aurait été considéré comme homoplasique (Gunz et Harvati, 2007). Ces deux exemples montrent que l'intégration morphologique peut être considérée comme un trait évolutif en elle-même et que lorsque les schémas d'intégration sont semblables chez deux groupes ayant des morphologies semblables, cette dernière peut être considérée comme homologue.

Si des schémas d'intégration homologues peuvent engendrer des phénotypes homologues, il a également été montré que des schémas d'intégration différents peuvent produire des phénotypes similaires mais nécessairement homoplasiques. Young et Hallgrímsson (2005) ont ainsi montré que chez le gibbon (*Hylobates lar*) et la chauve-souris (*Carollia brevicauda*), qui possèdent une même tendance à l'allongement des membres antérieurs, la forme des os des membres covarient très différemment selon le taxon. Le gibbon et la chauve-souris possèdent donc une morphologie similaire mais des schémas d'intégration différents. Ici, les structures morphologiques étudiées sont donc homoplasiques.

Si l'on considère l'intégration morphologique comme un trait évolutif propre, en synthétisant les informations apportées par les travaux précédents, on peut donc émettre l'hypothèse suivante : si deux taxons possèdent des morphologies et des schémas d'intégration similaires, les deux morphologies peuvent être considérées comme homologues. A l'inverse, si deux taxons possèdent des morphologies similaires mais des schémas d'intégration différents, on peut considérer les deux morphologies comme homoplasiques. Ce résultat peut s'avérer être un outil important afin de définir si des structures sont homologues ou homoplasiques et permettre ainsi des reconstructions phylogénétiques (voir Figure 6).

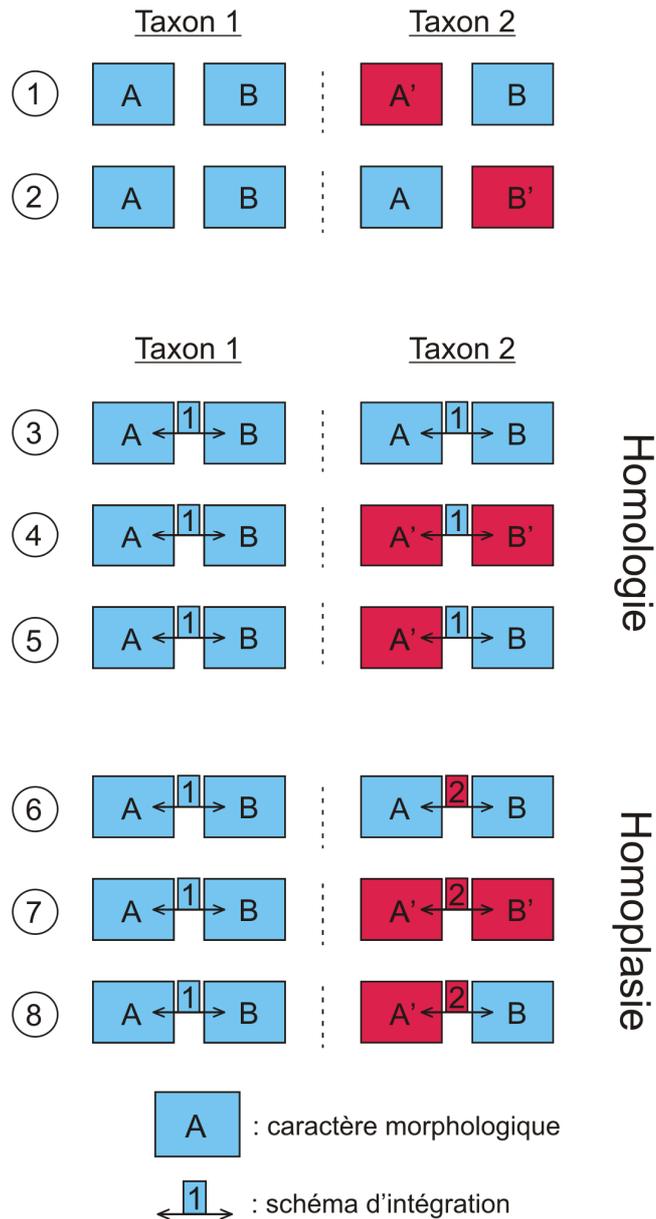


Figure 6. Intégration, homologie et homoplasie

1. et 2. Si on ne considère pas ou s'il n'y a pas d'intégration significative entre les deux blocs A et B, leur état peut varier indépendamment.

Si l'on considère l'intégration morphologique comme un trait évolutif propre :

3. Si deux taxons possèdent des morphologies similaires et des schémas d'intégration similaires : les deux morphologies peuvent être considérées comme homologues.

4. Si deux taxons possèdent des morphologies différentes mais des schémas d'intégration similaires : les deux morphologies peuvent être considérées comme homologues. Pour le taxon 2, A' peut par exemple être issu de A et B' être issu de B.

5. Si deux taxons possèdent un caractère morphologique semblable ainsi que des schémas d'intégration similaires : les deux morphologies peuvent être considérées comme homologues. Pour le taxon 2, A' peut par exemple être issu de A et B être issu d'un caractère B⁰.

6. Si deux taxons possèdent des morphologies similaires mais des schémas d'intégration différents : les deux morphologies peuvent être considérées comme homoplasiques.

7. et 8. Si deux taxons possèdent des morphologies différentes et des schémas d'intégration différents : les deux morphologies peuvent être considérées comme homoplasiques.

B.5 Objectifs

L'objectif de cette thèse est d'étudier les schémas de covariation crâniofaciale des hominidés actuels afin de définir les modalités évolutives ayant permis la mise en place de la morphologie faciale de ces taxons, et particulièrement des humains modernes.

Cette étude a notamment pour but de définir si les pressions sélectives agissent sur des structures modulaires ou intégrées. Dans le cas de structures modulaires, la sélection se fait sur chaque trait indépendamment. Dans le cas de structures intégrées, la sélection agit sur quelques caractéristiques localisées qui amènent des modifications morphologiques dans de nombreux traits crâniofaciaux. Dans ce cas, il est nécessaire de définir l'influence que possèdent des structures crâniennes comme le basicrâne et la mandibule sur la morphologie de la face, et notamment dans le cas des humains modernes, une face droite, courte et orthognathe. Le basicrâne achève sa croissance avant la face. De plus, il fléchit et change de morphologie, au cours de l'évolution des hominines. Il est donc nécessaire de définir le rôle de cette structure dans l'évolution et la mise en place de la morphologie de la face des humains modernes. La mandibule et la face partagent de nombreuses fonctions comme la mastication ou la phonation. Ces deux structures sont liées par de nombreux éléments osseux, cartilagineux et musculaires. Il est donc important de définir l'influence réciproque de la mandibule et la face sur leurs morphologies respectives. La caractérisation des schémas d'intégration entre la face et la mandibule est essentielle pour comprendre les réarrangements morphologiques liés à la mastication, à la réduction du prognathisme et à la réduction de la projection de la face chez les humains modernes. Le rôle du basicrâne et de la mandibule dans la mise en place des caractéristiques faciales des hominidés actuels, notamment des humains modernes sera donc examiné dans cette thèse en relation avec les modifications évolutives ayant lieu au cours de l'histoire des hominines (acquisition de la bipédie, encéphalisation, « gracilisation » de la mandibule).

Le second objectif de ce travail est de définir quelles sont les différences dans les schémas d'intégration des hominidés actuels. Ce travail permettra de définir s'il existe des schémas d'intégration spécifiques à certains genres et si ces éventuelles différences peuvent expliquer certaines des spécificités morphologiques observées. La comparaison des schémas d'intégration des hominidés actuels permettra d'identifier si les relations entre la face et le basicrâne d'une part et la face et la mandibule d'autre part, sont homologues chez l'ensemble de ces taxons.

Déroulement de l'étude

Avant d'étudier les schémas d'intégration, il est nécessaire de caractériser le plus finement possible les variations morphologiques de la face et de la mandibule pour les taxons étudiés. Ce travail a notamment pour but de caractériser les spécificités morphologiques de chaque taxon. Les variations d'orientation et de morphologie de la face et de la mandibule sont donc étudiées. La morphologie de ces structures est analysée d'abord au sein d'un échantillon de spécimens appartenant à l'ordre des primates, puis à l'aide de spécimens appartenant aux quatre genres d'hominidés actuels. Les variations morphologiques des hominidés sont ainsi enracinées dans un cadre phylogénétique plus large.

Les schémas d'intégration morphologique des hominidés actuels sont par la suite étudiés. L'intégration est tout d'abord analysée au sein du crâne, à l'aide de méthodes d'analyse exploratoires. Elle est ensuite étudiée à l'aide de méthodes de confirmations, afin de définir les schémas et la valeur des covariations existant entre différentes structures : la face et le basicrâne d'une part et la face et la mandibule d'autre part.

C Matériel et méthodes

C.1 Matériel

Un échantillon de 155 crânes d'hominidés actuels est utilisé dans le cadre des analyses effectuées dans cette thèse (Table 1). Pour 130 de ces crânes, la mandibule est également présente et incluse dans l'étude. L'échantillon est composé de spécimens appartenant aux quatre genres d'hominidés actuels *Homo sapiens* (67 crânes et 59 mandibules), *Pan troglodytes* (32 crânes et 29 mandibules), *Pan paniscus* (13 crânes), *Gorilla gorilla* (28 crânes et 27 mandibules) et *Pongo pygmaeus* (15 crânes et 15 mandibules). La totalité des crânes utilisés présente des troisièmes molaires (M3) inférieures et supérieures en occlusion. Ils sont donc considérés comme appartenant à des individus adultes. Pour chaque taxon, dans la mesure du possible, un nombre équivalent de spécimens mâles et de spécimens femelles a été échantillonné (Table 1). L'échantillon d'hommes modernes est principalement constitué d'individus sur lesquels une autopsie médicale a été effectuée. Les spécimens appartenant aux espèces *Pan troglodytes*, *Pan paniscus*, *Gorilla gorilla* et *Pongo pygmaeus*, ainsi que quatre spécimens d'*Homo sapiens* sont constitués uniquement de structures osseuses (crânes et mandibules).

Afin d'étudier les variations de la morphologie de la face et de la mandibule au sein de l'ordre des primates, d'autres taxons, n'appartenant pas à la famille des hominidés, ont également été inclus dans plusieurs études. Cet échantillon inclut des strepsirrhiniens, des platyrrhiniens, des cercopithécoïdes et des hylobatidés (Table 2).

Les spécimens inclus dans cette thèse proviennent des institutions suivantes : le Musée Royal de l'Afrique Centrale (MRAC) de Tervuren (Belgique), l'Anthropologisches Institut und Museum (AIM) de Zürich (Suisse), le Natural History Museum (NHM) de Londres (Royaume-Uni), le Staatssammlung für Anthropologie und Paläoanatomie München (SAPM) de Munich (Allemagne), le Kyoto University Primate Research Institut (KUPRI) de Kyoto (Japon) et l'Institut de Paléoprimatologie, Paléontologie Humaine : Evolution et Paléoenvironnements (iPHEP) de Poitiers (France).

Table 1. Spécimens utilisés appartenant à la famille des hominidés.

Genre	Espèce	Crâne		Mandibule	
		mâle	femelle	mâle	femelle
<i>Homo</i>	<i>sapiens</i>	34	33	29	30
<i>Pan</i>	<i>troglodytes</i>	17	15	14	15
<i>Pan</i>	<i>paniscus</i>	9	4	N/A	N/A
<i>Gorilla</i>	<i>gorilla</i>	14	14	14	13
<i>Pongo</i>	<i>pygmaeus</i>	6	9	6	9

Table 2. Spécimens utilisés appartenant à l'ordre des primates (sauf hominidés).

Classification			Genre	Espèce	Crâne	Mandibule
Strepsirrhini			<i>Eulemur</i>	sp.	1	1
			<i>Indri</i>	<i>indri</i>	1	1
			<i>Propithecus</i>	sp.	1	1
			<i>Otolemur</i>	<i>crassicaudatus</i>	1	1
Haplorrhini	Platyrrhini		<i>Alouatta</i>	sp.	1	
Haplorrhini	Catarrhini	Cercopithecoidea	<i>Cercopithecus</i>	<i>neglectus</i>	1	
			<i>Cercopithecus</i>	<i>nictitans</i>	1	
			<i>Erythrocebus</i>	<i>patas</i>	1	
			<i>Cercocebus</i>	sp.	1	
			<i>Cercocebus</i>	<i>galeritus</i>	1	
			<i>Cercocebus</i>	<i>torquatus</i>	3	
			<i>Lophocebus</i>	<i>albigena</i>	1	
			<i>Macaca</i>	sp.	1	
			<i>Macaca</i>	<i>sinica</i>		1
			<i>Macaca</i>	<i>arctoides</i>		1
			<i>Macaca</i>	<i>cyclopis</i>	1	
			<i>Macaca</i>	<i>fascicularis</i>	1	
			<i>Macaca</i>	<i>nemestrina</i>	1	
			<i>Macaca</i>	<i>assamensis</i>	1	2
			<i>Mandrillus</i>	<i>leucophaeus</i>	3	
			<i>Mandrillus</i>	<i>sphinx</i>	1	1
			<i>Papio</i>	<i>anubis</i>	2	1
			<i>Papio</i>	<i>ursinus</i>	1	
			<i>Theropithecus</i>	<i>gelada</i>	1	2
			<i>Chlorocebus</i>	<i>aethiops</i>		1
			<i>Colobus</i>	<i>guereza</i>	2	
			<i>Colobus</i>	<i>badius</i>	1	

	<i>Procolobus</i>	<i>verus</i>	1	
Haplorrhini	<i>Hylobates</i>	sp.	1	
Catarrhini	<i>Hylobates</i>	<i>lar</i>	2	2
Hominoidea	<i>Hylobates</i>	<i>agilis</i>	1	1
	<i>Hylobates</i>	<i>klossii</i>	1	

C.2 Acquisition des données

C.2.1 Numérisation

La majorité des spécimens a été scannée à l'aide de scanners médicaux, à l'exception des spécimens provenant de l'iPHEP (Poitiers) qui ont été scannés à l'aide d'un microtomographe VISCOM X805 au Centre de Microtomographie de l'Université de Poitiers. Selon leur provenance, les autres spécimens ont été scannés au Département de Radiologie de l'Hôpital Universitaire de Louvain (Belgique), au Kantonsspital de Winterthur (Suisse), au Hammersmith Hospital de Londres (Royaume-Uni) ou au cabinet du Dr. Wuttge et de ses collègues à Munich (Allemagne). Les scans du Kyoto University Primate Research Institut (KUPRI) de Kyoto (Japon) sont disponibles sur le site du KUPRI : <http://www.pri.kyoto-u.ac.jp>. Chaque crâne a été numérisé avec une taille de voxel comprise entre 0,3 mm et 0,7 mm et une épaisseur de coupe comprise entre 0,3 mm et 1 mm. Les scans de grands singes ont été réalisés par Dr. Franck Guy, Walter Coudyzer, Dr. Marcia Ponce de León et Pr. Christoph Zollikofer. Les scans de primates provenant de l'iPHEP (Poitiers) ont été réalisés par Dimitri Neaux et Dr. Franck Guy.

Les représentations numérisées des crânes ont été réalisées à partir des données radiographiques à l'aide du logiciel Avizo v6.0 (Visualization Science Group). Les tissus osseux ont été extraits du volume virtuel à l'aide d'un seuillage automatique. Pour les spécimens constitués uniquement de structures osseuses (*Pan troglodytes*, *Pan paniscus*, *Gorilla gorilla*, *Pongo pygmaeus* et quatre spécimens d'*Homo sapiens*), cette étape est relativement aisée car ces objets, une fois numérisés, sont constitués principalement d'espace vide et de matériel informatif correspondant à l'os. Pour l'échantillon d'*Homo sapiens*, constitué d'individus sur lesquels une autopsie médicale a été effectuée, un protocole permettant de discriminer les tissus durs et les tissus mous a été appliqué pendant les sessions de scanner. Grâce à ce protocole, seules des corrections manuelles mineures sont nécessaires après la segmentation automatique pour une extraction complète des informations liées aux

tissus osseux. Chaque volume corrigé a ensuite été transformé en un maillage polygonal à l'aide du logiciel Avizo v6.0 afin, entre autres, de pouvoir placer des points repères sur ces derniers et de procéder à leur étude.

C.2.2 Capture des points repères

A ce titre, dans cette thèse, les mesures linéaires, les mesures d'indices et les analyses de morphométrie géométrique ont été réalisées à partir de points repères. Ces derniers ont été placés sur les surfaces 3D des crânes et des mandibules avec le logiciel Landmark v3.0 (Wiley et al., 2005). Ces points repères homologues ont été placés afin de représenter au mieux la morphologie de la face, du basicrâne et de la mandibule (Table 3).

Table 3. Définitions des points repères caractérisant la face (1-18), le basicrâne (19-40) et la mandibule (41-54). Les définitions des points repères 3D sont issues de la littérature (Baab et al., 2010; Bastir et Rosas, 2006; Bruner et Ripani, 2008; Cabec et al., 2012; Cobb et O'Higgins, 2004; Cramon-Taubadel, 2011a; Guy et al., 2003; Lieberman et al., 2007; Rosas et Bastir, 2004).

Point repère	Définition
1 Glabelle	Point sagittal le plus antérieur sur l'os frontal au niveau du torus supra-orbitaire
2 Nasion	Intersection entre les os nasaux et le frontal, dans le plan sagittal
3 Rhinion	Point sagittal à la limite inférieure de la suture inter-nasale
4 Nasospinale	Point le plus antérieur de l'épine nasale
5 Prosthion	Point sagittal le plus antérieur du processus alvéolaire maxillaire
6 Marge supérieure de l'orbite	Point le plus supérieur sur la bordure de l'orbite
7 Frontomolare orbitale	Point où la suture fronto-zygomatique croise le rebord de l'orbite
8 Dacryon	Point le plus supérieur où la suture lacrimo-maxillaire croise l'os frontal
9 Zygoorbitale	Point où la suture zygomatoco-maxillaire croise le bord de l'orbite
10 Jugale	Point dans le maximum de concavité des processus temporaux et frontaux de l'os zygomatique
11 Zygomaxillare	Point le plus inférieur de la suture zygomatoco-maxillaire
12 Foramen infra-orbitaire	Mesuré au centre, dans le plan de la surface de l'os maxillaire
13 Alare	Point le plus latéral de la bordure de l'ouverture piriforme
14 Alveolar I2	Point le plus antérieur, inférieur au centre du jugum alvéolaire de la I2
15 Alveolar P3	Point le plus antérieur, inférieur au centre du jugum alvéolaire de la P3
16 Canal incisif	Point au centre du foramen incisif
17 Staphylion	Point le plus postérieur de la suture palatine sagittale
18 Alveolar postérieur	Point le plus postérieur du processus alvéolaire sur la surface

	inférieure du maxillaire (= tubérosité maxillaire)
19 Foramen caecum	Point au centre du foramen caecum
20 Cribriforme postérieur	Point à la limite postérieure de la lame cribriforme de l'ethmoïde
21 Sphenoidale	Point le plus supérieur et postérieur sur le tubercule de la selle dans le plan sagittal
22 Canal optique	Point le plus supérieur, antérieur et médial du canal optique
23 Processus clinoïde antérieur	Point le plus supérieur, postérieur et médial du processus clinoïde antérieur
24 Fissure orbitaire supérieure	Point le plus supérieur, antérieur et latéral de la fissure orbitaire supérieure, sur la bordure de la grande aile du sphénoïde
25 Sella	Pont au centre de la selle turcique dans le plan sagittal
26 Dorsum sellae	Point le plus supérieur et postérieur du dos de la selle turcique dans le plan sagittal
27 Méat acoustique interne	Point le plus inférieur, antérieur et médial de la bordure du canal acoustique interne
28 Hormion	Point le plus postérieur sur le vomer dans le plan sagittal
29 Foramen lacerum	Point le plus inférieur, postérieur et latéral de la bordure du foramen lacerum
30 Foramen ovale	Point le plus inférieur, postérieur et latéral de la bordure du foramen ovale
31 Canal carotidien	Point le plus inférieur, postérieur et latéral de la bordure du canal carotidien
32 Fosse jugulaire	Point le plus inférieur, postérieur et latéral de la bordure de la fosse jugulaire
33 Fissure pétro-tympanique	Point le plus inférieur, postérieur et latéral de la fissure pétro-tympanique
34 Méat acoustique externe	Point le plus inférieur, postérieur et latéral de la bordure du méat acoustique externe
35 Basion	Point le plus antérieur et inférieur de la bordure du foramen magnum dans le plan sagittal
36 Condyle occipital	Point le plus inférieur et latéral de la bordure du condyle occipital
37 Opisthion	Point le plus postérieur et inférieur de la bordure du foramen magnum dans le plan sagittal
38 Frontal antérieur	Point le plus antérieur de la surface interne de l'os frontal
39 Frontal postérieur	Point où la bordure postérieure de la fosse crânienne antérieure fusionne avec le mur latéral de l'endocrâne
40 Base de la pyramide	Point où la base postérieure de la pyramide rejoint la suture temporo-occipitale
41 Condyle latéral	Point le plus latéral du condyle mandibulaire
42 Condyle médial	Point le plus médial du condyle mandibulaire
43 Condyle postérieur	Point le plus postérieur du condyle mandibulaire
44 Foramen mandibulaire	Point au centre du foramen mandibulaire
45 Genion	Centre du trigone mentonnier chez l'homme moderne
46 Incisure sigmoïde	Point le plus inférieur de l'incisure sigmoïde
47 Coronion	Point le plus antérieur du processus coronoïde
48 Alvéole M3	Point le plus inférieur au centre de la bordure latérale du jugum de la M3

49	Alvéole M1	Point le plus inférieur au centre de la bordure latérale du jugum de la M1
50	Alvéole canine	Point le plus inférieur au centre de la bordure latérale du jugum de la canine
51	Infradentale	Point le plus haut de la partie alvéolaire de la mandibule, entre les incisives centrales
52	Foramen mentonnier	Point au centre du foramen mentonnier
53	Gnathion	Point le plus antérieur et inférieur de la symphyse
54	Gonion	Point le plus inférieur, postérieur et latéral de l'angle de la mandibule.

Pour tester la reproductibilité du placement des points repères, ces derniers ont été placés deux fois sur la surface des crânes de cinq spécimens de chaque taxon de grands singes, à plusieurs jours d'intervalle. La mesure de l'erreur a été calculée à l'aide d'une analyse de variance multivariée (MANOVA). Cette dernière ne montre pas de différences significatives entre les échantillons ($p > 0,01$).

Afin d'éviter les complications possibles liées à l'asymétrie bilatérale, une configuration symétrique des points repères a été réalisée à partir de la configuration originale pour la totalité des analyses (Klingenberg et al., 2002), à l'aide du logiciel MorphoJ (Klingenberg, 2011). L'utilisation d'une conformation symétrique est utile pour réduire la dimensionnalité du jeu de données, où le nombre de variables excède souvent le nombre d'échantillons inclus dans l'étude (Singh et al., 2012).

C.3 Analyse des données

C.3.1 Mesures linéaires

Les mesures linéaires ont été réalisées à l'aide des points repères placés sur les maillages polygonaux représentant les crânes et de mandibules numérisés. Ces mesures de distances et d'angles ont été effectuées à partir des coordonnées des points repères, en utilisant un code programmé et exécuté à l'aide du logiciel R (R Development Core Team, 2013).

C.3.2 Morphométrie géométrique

La morphométrie géométrique 3D permet de quantifier et de décrire de manière précise les variations morphologiques au sein d'un groupe d'individus (Bookstein, 1991;

Rohlf et Slice, 1990). Cette méthode a été largement utilisée dans la littérature (Adams et al., 2013; Bastir et al., 2004; Guy et al., 2003; Mitteroecker et al., 2004; Penin et Berge, 2001; Singh et al., 2012). Elle permet une appréciation globale des variations morphologiques.

C.3.2.1 Procrustes

La superposition Procrustes permet de traiter indépendamment la forme (ou conformation) et la taille des objets étudiés (Bookstein, 1991; Rohlf et Slice, 1990). Pour cela, elle minimise les distances entre les configurations de points repères, (1) en superposant les configurations par translation, (2) en mettant l'ensemble des configurations à l'échelle et (3) en faisant effectuer à chaque configuration individuelle une rotation. Ces trois étapes ont pour but de minimiser la somme des distances au carré des points repères de chaque configuration de points par rapport à ceux de la configuration moyenne. Les nouvelles coordonnées obtenues sont nommées coordonnées Procrustes. Elles représentent l'information géométrique résiduelle restante lorsque l'effet de taille est minimisé (Bookstein, 1991; Rohlf et Slice, 1990). Les superpositions Procrustes ont été réalisées à l'aide du logiciel MorphoJ (Klingenberg, 2011).

C.3.2.2 Statistiques multivariées

Dans le cadre de ce travail de thèse, deux types d'analyses multivariées ont été utilisés en particulier : l'analyse en composantes principales (ACP), qui permet de décrire la variation existant au sein d'un groupe (Zelditch et al., 2004), et la méthode des moindres carrés partiels (« Partial Least Squares » ou PLS), qui permet l'étude et la quantification de la covariation entre deux groupes (Rohlf et Corti, 2000).

ACP

Le but de l'analyse en composantes principales (ACP) est de décomposer la variation globale d'une configuration de points repères en plusieurs composantes principales qui sont des combinaisons linéaires des variables d'origines, indépendantes les unes des autres (Zelditch et al., 2004). Les composantes principales sont classées en fonction du pourcentage de variation de l'échantillon qu'elles représentent. Ainsi, seules les premières composantes principales représentent un pourcentage significatif de la variation totale de l'échantillon. Les

changements le long de chaque composante principale peuvent être visualisés et interprétés anatomiquement.

PLS

La PLS (« Partial Least Squares » ou méthode des moindres carrés partiels) est la méthode la plus utilisée pour étudier les schémas de covariation entre deux groupes de points repères (Bastir et al., 2010; Klingenberg, 2013; Klingenberg et Marugán-Lobón, 2013; Rohlf et Corti, 2000; Singh et al., 2012). Cette méthode possède de nombreux points communs avec l'ACP. Cependant, le but de la PLS est de maximiser la covariance entre deux groupes de variables, alors que le but de l'ACP est de caractériser la variance au sein d'un groupe. La PLS décompose donc la matrice de covariance de deux configurations de points repères en paires d'axes, chaque axe représentant une configuration (Rohlf et Corti, 2000). Ces axes singuliers sont similaires aux composantes principales de l'ACP. La PLS fournit donc des informations sur les variations de conformation associées à chaque axe. Comme dans le cas de l'ACP, les changements de conformation sur chaque axe peuvent être visualisés et interprétés anatomiquement. La différence réside dans le fait que la PLS décrit le maximum de covariation entre les deux groupes de variables et non le maximum de variation pour l'une ou l'autre des variables.

Coefficient RV. Afin de quantifier la corrélation résultant de la PLS, il est possible d'utiliser le coefficient RV (Escoufier, 1973; Klingenberg, 2009). Le calcul de ce coefficient est équivalent au calcul du coefficient de corrélation d'une régression (R^2) entre deux variables. Le coefficient RV est une généralisation du coefficient de corrélation R^2 à des données multivariées. Au lieu d'indiquer le degré d'association entre deux variables, le coefficient RV quantifie la force de l'association entre deux groupes de variables. C'est une mesure globale de l'intégration. Il s'étend en effet sur des valeurs allant de 0 à 1 : une valeur de 0 signifie que les deux groupes sont indépendants, tandis qu'une valeur de 1 indique qu'ils ne divergent l'un de l'autre que par une combinaison de rotations, de mises à l'échelle et/ou de translations (Klingenberg, 2009; Laffont et al., 2009). Le coefficient RV a été utilisé et recommandé dans plusieurs publications et ouvrages récents (Claude, 2008; Goswami, 2010; Klingenberg, 2013; Martínez-Abadías et al., 2012; Parsons et al., 2011). La significativité de ce coefficient est supportée par un test de permutations pour l'hypothèse nulle d'une complète indépendance entre les groupes étudiés (Klingenberg, 2011). Cela fait du coefficient RV un outil statistique

intéressant pour tester l'association entre deux blocs, dans le cadre d'une analyse PLS (Klingenberg, 2013).

C.4 Abréviations et définitions

Afin de faciliter la lecture de cette thèse, plusieurs des descripteurs géométriques utilisés (plans, angles et points repères) ont été nommés en utilisant des abréviations. Les significations des abréviations et la définition des objets géométriques correspondant sont données ci-après et précisés à chaque nouvelle apparition dans la thèse.

Plans

AFP (« Anterior Facial Plane ») : plan de la face antérieure. Il est défini par la projection dans le plan sagittal du segment allant du nasion au prosthion (Enlow et Azuma, 1975).

UFP (« Upper Facial Plane ») : plan de la face supérieure. Il est défini par la projection dans le plan sagittal du segment allant de la glabella au rhinion.

MFP (« Middle Facial Plane ») : plan de la face moyenne. Il est défini par la projection dans le plan sagittal du segment allant du rhinion à l'épine nasale antérieure. Il traduit notamment la projection et l'orientation de l'orifice piriforme de la cavité nasale.

LFP (« Lower Facial Plane ») : plan de la face inférieure. Il est défini par la projection dans le plan sagittal du segment allant de l'épine nasale antérieure au prosthion. Il permet de décrire l'orientation et la position relative de la partie la plus antéro-inférieure de l'os maxillaire (région subnasale).

PM : plan postéro-maxillaire. Ce plan représente la limite postérieure de la face, en avant de la fosse crânienne moyenne. Il est défini entre la projection sagittale du point le plus latéral de la fosse orbitaire supérieure, proche du point le plus antérieur de la fosse crânienne moyenne, et la projection sagittale du point le plus postéro-inférieur de la tubérosité maxillaire (Enlow et Azuma, 1975).

NHA (« Neutral Horizontal Axis ») : axe horizontal neutre des orbites. Il correspond à l'axe d'orientation des orbites. Il passe (1) par la projection sagittale du point passant par le milieu du segment constitué par les bords inférieurs et supérieurs de l'orbite et (2) par la projection sagittale du point qui est le centre du segment entre la fissure orbitaire supérieure et le bord inférieur des canaux optiques (Enlow et Azuma, 1975).

Angles

AFA (« Anterior Facial Angle ») : angle de la face antérieure. L'AFA est défini entre le prosthion, le nasion et le point moyen entre le sphénoïdale et le dorsum sellae dans le plan sagittal.

PFA (« Posterior Facial Angle ») : angle de la face postérieure. Le PFA est défini entre la projection sagittale de la tubérosité maxillaire après symétrisation, la projection sagittale du point le plus latéral de la fosse orbitaire supérieure et le point moyen entre le sphénoïdale et le dorsum sellae.

CBA (« Cranial Base Angle ») : angle de la base du crâne. Il décrit le fléchissement du basicrâne. Le CBA est défini comme étant l'angle situé entre le foramen caecum, le point moyen entre le sphénoïdale et le dorsum sellae et le basion, dans le plan sagittal (Cousin et al., 1981; McCarthy, 2001; Spoor, 1997).

Points repères

Plusieurs abréviations ont été utilisées afin de définir les points repères situés dans les figures de cette thèse. La signification de ces abréviations est donnée ci-dessous.

Af : Frontal antérieur (n°38)

Gn : Genion (n°45)

B : Basion (n°35)

Go : Gonion (n°54)

Co : Coronion (n°47)

Id : Infradentale (n°51)

Cp : Condyle postérieur (n°43)

M3 : Alvéole M3 (n°48)

Ds : Dorsum sellae (n°26)

Pr : Base de la pyramide (n°40)

Fc : Foramen Caecum (n°19)

S : Staphylion (n°17)

Fm : Foramen mandibulaire (n°44)

Rotation de la face

Dans la suite de cette thèse, la rotation de la face par rapport au basicrâne est étudiée. La nomenclature liée à cette rotation est décrite dans la figure ci dessous (Figure 7).

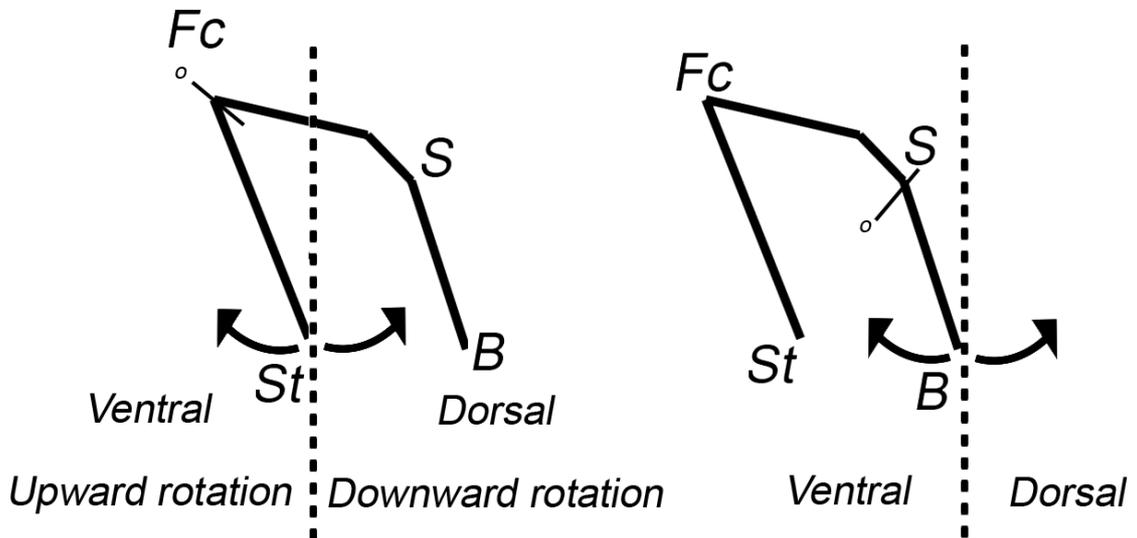


Figure 7. Exemple de rotation relative du staphylion (à gauche) et du basion (à droite). Le o représente le centre de rotation. Dans ce travail de thèse, la rotation est considérée comme ventrale si la limite distale d'un segment est déplacée vers l'avant par rapport à l'autre extrémité du segment. Elle est considérée comme dorsale si elle déplacée vers l'arrière. St : staphylion, Fc : Foramen caecum, S : Selle turcique, B : Basion

D Variations de l'orientation et de la morphologie de la face

D.1 Orientation de la face

Il existe une très grande diversité morphologique dans les structures osseuses du crâne et de la face des hominidés actuels. Ces spécificités anatomiques se situent notamment dans la partie antérieure de la face et dans la région du palais osseux (Biegert, 1963; Penin et Baylac, 1999; Shea, 1985). Les hominidés actuels se distinguent ainsi les uns des autres par des variations dans plusieurs caractéristiques de la face, notamment la longueur et l'orientation de la face antérieure, l'amplitude de la projection de la face (le degré de projection de la face en avant du basicrâne) (Lieberman et al., 2000b) et le degré de prognathisme (le niveau de protrusion de la partie inférieure de la face par rapport à la partie supérieure) (Lieberman, 2011). Il existe également des différences interspécifiques dans l'orientation, la longueur et la position relative des différentes structures qui composent la face : entre la face supérieure (entre la glabelle et le rhinion), la face moyenne (entre le rhinion et l'épine nasale antérieure) et la face inférieure (entre l'épine nasale antérieure et le prosthion). Dans le cas du palais osseux, les différences sont principalement liées à la longueur et à l'orientation des structures palatines par rapport au reste du crâne. Le palais peut ainsi être incliné vers le bas par rapport au basicrâne (il est dit klinorhynche) ou orienté vers le haut (airorhynche) (Shea, 1985).

Afin de caractériser les différentes morphologies faciales observées chez les hominidés, des mesures linéaires et angulaires permettant de définir les caractéristiques des structures faciales et palatines ont été réalisées dans ce chapitre, en prenant en compte l'ensemble des genres d'hominidés actuels. Ce travail a pour but de quantifier l'orientation et la longueur de la face et du palais osseux, ainsi que le taux de prognathisme facial pour chaque taxon. Les résultats obtenus permettront une évaluation précise des différences et des similarités des schémas morphologiques crâniofaciaux observés au sein de chaque taxon.

Matériel et méthodes

Définitions

Le plan permettant de définir la face antérieure (« Anterior Facial Plane », AFP) a été défini par Enlow et ses collègues comme étant le plan passant par le point sagittal le plus antérieur du lobe frontal et par le prosthion (Enlow et Azuma, 1975; Enlow et Hans, 1996). Le

problème lié à cette définition est qu'elle utilise un point situé dans la fosse crânienne antérieure, c'est-à-dire dans la partie la plus antérieure du basicrâne, pour définir une caractéristique de la face. Il a cependant été défini que la face et le basicrâne sont des structures morphologiques qui peuvent constituer deux modules distincts (Cheverud, 1982; Cheverud, 1996). Ainsi, il est préférable de n'utiliser que des points faciaux pour définir les caractéristiques de la face. Dans cette étude, l'AFP est donc défini par le segment allant du nasion au prosthion (Figure 8a). L'AFP utilisé dans mon étude reste toutefois spatialement très proche de l'AFP défini par Enlow et Azuma (1975). La glabelle étant un point repère très proche du torus sus-orbitaire, j'ai choisi de ne pas l'inclure dans l'AFP. En effet, cette structure étant presque absente chez les humains modernes et les orangs-outans, j'ai choisi de ne pas la prendre en compte dans l'AFP, qui traduit l'orientation de la face de manière globale (Enlow et Azuma, 1975; Enlow et Hans, 1996). Toutefois, afin de ne pas perdre l'information liée à la position antérieure du frontal, la glabelle est prise en compte de manière plus spécifique, en étant incluse dans le plan de la face supérieure (« Upper Facial Plane », UFP), qui est défini entre la glabelle et le rhinion (Figure 8a). Le plan sagittal de la face moyenne (« Middle Facial Plane », MFP) est situé entre le rhinion et l'épine nasale antérieure (Figure 8a) et traduit ainsi en partie la projection et l'orientation de l'orifice piriforme de la cavité nasale. Enfin, le plan sagittal de la face inférieure (« Lower Facial Plane », LFP) est défini entre l'épine nasale antérieure et le prosthion (Figure 8a) et permet donc de décrire l'orientation et la position relative de la partie la plus antéro-inférieure de l'os maxillaire (région subnasale). La limite postérieure de la face est définie par le plan postéro-maxillaire (PM), défini entre la projection sagittale du point le plus latéral de la fosse orbitaire supérieure, proche du point le plus antérieur de la fosse crânienne moyenne, et la projection sagittale du point le plus postéro-inférieur de la tubérosité maxillaire (Figure 8a) (Enlow et Azuma, 1975; Enlow et Hans, 1996).

Le taux de prognathisme de la face est défini par le rapport entre le segment vomer-prosthion et le segment vomer-nasion (Figure 8b). Cette mesure permet de quantifier le niveau de protrusion de la face inférieure (prosthion) par rapport à la face supérieure (nasion) (Kimbel et al., 2004).

L'angle de la face antérieure (« Anterior Facial Angle », AFA) est défini entre le prosthion, le nasion et le point moyen entre le sphénoïdale et le dorsum sellae (Figure 8c). L'angle de la face postérieure (« Posterior Facial Angle », PFA) est défini entre la projection sagittale de la tubérosité maxillaire, la projection sagittale du point le plus latéral de la fosse orbitaire supérieure et le point moyen entre le sphénoïdale et le dorsum sellae (Figure 8c). La

longueur du palais est mesurée entre le prosthion et la projection sagittale du point le plus postéro-inférieur de la tubérosité maxillaire (Figure 8c).

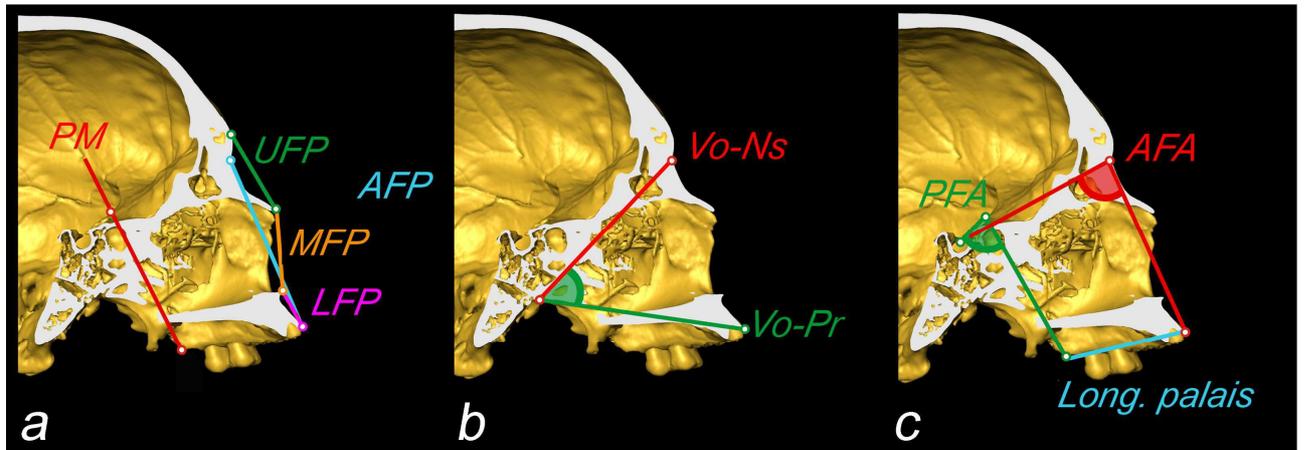


Figure 8. a. PM : plan postéro-maxillaire, AFP : plan de la face antérieure, UFP : plan de la face supérieure, MFP ; plan de la face moyenne, LFP : plan de la face inférieure. b. Vo-Ns : segment vomer-nasion, Vo-Pr : segment vomer-prosthion. c. PFA : angle de la face postérieure, AFA : angle de la face antérieure, Long. palais : longueur du palais.

Matériel

L'étude a été effectuée sur les crânes numérisés de 154 hominidés actuels : 67 humains modernes (*Homo sapiens*) (34 femelles et 33 mâles), 32 *Pan troglodytes* (17 femelles et 15 mâles), 13 *Pan paniscus* (9 femelles et 4 mâles), 27 *Gorilla gorilla* (13 femelles et 14 mâles) et 15 *Pongo pygmaeus* (6 femelles et 9 mâles). Tous les spécimens de l'étude présentent des troisièmes molaires en occlusion et sont donc considérés comme adultes.

Acquisition et analyse des données

Les mesures de distance et d'angle sont effectuées à partir des coordonnées des points repères symétrisés, en utilisant un code programmé et exécuté à l'aide du logiciel R (R Development Core Team, 2013).

Analyse

Les longueurs AFP, UFP, MFP et LFP sont mesurées (Figure 8a). Les longueurs relatives des segments UFP, MFP et LFP sont également calculées en divisant la longueur de chaque segment par la somme des trois segments qui représentent la longueur totale de la face. L'orientation de la partie antérieure de la face est définie par rapport à sa partie postérieure, elle-même définie par le plan PM. L'angle entre le plan PM et l'AFP est donc mesuré, ainsi que les angles PM-UFP, PM-MFP et PM-LFP. A ma connaissance, les angles PM-UFP, PM-MFP et PM-LFP sont inédits. L'angle PM-AFP a été défini par Enlow et Azuma (1975), l'AFP caractérisant la face antérieure et le plan PM définissant la face postérieure. Cet angle PM-AFP n'a en revanche pas été mesuré par ces auteurs. Il est quantifié ici, tout comme le taux de prognathisme (Figure 8b). La longueur du palais est également mesurée (Figure 8c).

Enfin, l'orientation du palais est quantifiée par la différence entre l'AFA et le PFA (Figure 8c). Si le PFA est le plus important (différence négative), la face est klinorhynche, c'est-à-dire orientée vers le bas ; si l'AFA est le plus important (différence positive) la face est airorhynche, c'est-à-dire orientée vers le haut (Shea, 1985).

Résultats

Face

Longueur. La face antérieure (AFP) est la plus longue chez *Gorilla gorilla* (moyenne de 108mm) puis chez *Pongo pygmaeus* (91mm), *Pan troglodytes* (84mm), *Pan paniscus* (69mm) et *Homo sapiens* (67mm) (Table 4). La longueur relative de la face supérieure est la plus importante chez *Gorilla gorilla* (47% de la longueur totale de la face) (Table 5). Elle est plus réduite chez *Pongo pygmaeus* et *Pan troglodytes* (41%) et chez *Homo sapiens* (34%). Les humains modernes possèdent la face moyenne qui est la plus longue relativement (45%). La face moyenne présente une longueur intermédiaire chez *Pan troglodytes* et *Pongo pygmaeus* (respectivement 33% et 35%) et elle est la plus faible chez *Gorilla gorilla* (27%). La longueur relative de la face inférieure est la plus réduite chez *Homo sapiens* (21%). La face inférieure est intermédiaire chez *Pongo pygmaeus* (24%) et elle est la plus importante chez *Pan troglodytes* et *Gorilla gorilla* (26 à 27%).

Table 4. Mesures des longueurs (mm) de la face antérieure (AFP), la face supérieure (UFP), la face moyenne (MFP) et la face inférieure (LFP). Les données sont sous la forme : moyenne \pm écart type.

		Nbr.	AFP	UFP	MFP	LFP
<i>Homo sapiens</i>		67	67 \pm 6	26 \pm 4	36 \pm 3	16 \pm 5
	M	33	69 \pm 5	26 \pm 4	38 \pm 3	17 \pm 5
	F	34	65 \pm 5	27 \pm 4	34 \pm 2	16 \pm 5
<i>Pan paniscus</i>		13	69 \pm 3	33 \pm 3	27 \pm 2	21 \pm 3
	M	4	69 \pm 3	33 \pm 3	28 \pm 1	19 \pm 3
	F	9	70 \pm 3	33 \pm 3	26 \pm 2	22 \pm 2
<i>Pan troglodytes</i>		32	84 \pm 6	40 \pm 3	32 \pm 3	26 \pm 5
	M	15	87 \pm 6	40 \pm 3	33 \pm 3	26 \pm 5
	F	17	82 \pm 5	40 \pm 3	30 \pm 3	26 \pm 5
<i>Gorilla gorilla</i>		27	108 \pm 14	60 \pm 7	34 \pm 7	33 \pm 7
	M	14	119 \pm 11	64 \pm 6	39 \pm 4	35 \pm 7
	F	13	96 \pm 6	55 \pm 3	29 \pm 4	30 \pm 6
<i>Pongo pygmaeus</i>		15	91 \pm 13	42 \pm 6	36 \pm 8	25 \pm 5
	M	9	99 \pm 10	45 \pm 5	41 \pm 8	26 \pm 5
	F	6	79 \pm 5	37 \pm 4	30 \pm 4	24 \pm 5

Table 5. Mesures des longueurs relatives à la longueur totale de la face (%) de la face supérieure (UFP), la face moyenne (MFP) et la face inférieure (LFP).

		Nbr.	UFP	MFP	LFP
<i>Homo sapiens</i>		67	0,34	0,45	0,21
	M	33	0,32	0,47	0,21
	F	34	0,35	0,44	0,21
<i>Pan paniscus</i>		13	0,41	0,33	0,26
	M	4	0,41	0,34	0,24
	F	9	0,41	0,32	0,27
<i>Pan troglodytes</i>		32	0,41	0,33	0,27
	M	15	0,4	0,33	0,26
	F	17	0,41	0,32	0,27
<i>Gorilla gorilla</i>		27	0,47	0,27	0,26
	M	14	0,47	0,28	0,25
	F	13	0,48	0,25	0,27
<i>Pongo pygmaeus</i>		15	0,41	0,35	0,24
	M	9	0,4	0,36	0,23
	F	6	0,41	0,33	0,26

Orientation. La valeur de l'angle PM-AFP est la plus faible chez *Homo sapiens* (moyenne de 3°), elle est plus importante chez *Pan troglodytes* (13°), *Pan paniscus* (15°), *Gorilla gorilla* (18°) et *Pongo pygmaeus* (22°) (Table 6). L'angle PM-UFP est le plus important pour *Homo sapiens* (17°). Il est plus faible et relativement constant chez les autres taxons en prenant des valeurs comprises entre 4 et 6°. L'angle PM-MFP est le plus faible chez *Gorilla gorilla* (10°).

Les valeurs sont plus importantes chez les deux espèces de chimpanzés et chez *Homo sapiens* (entre 15 et 18°). *Pongo pygmaeus* présente les valeurs les plus importantes (23°). *Homo sapiens* possède les plus faibles valeurs pour l'angle PM-LFP (10°). Les valeurs sont intermédiaires pour les deux espèces du genre *Pan* (26°). Les plus fortes valeurs sont trouvées chez *Gorilla gorilla* (33°) et chez *Pongo pygmaeus* (37°).

Prognathisme. Chez *Pan*, *Gorilla* et *Pongo*, la distance vomer-nasion représente uniquement 41% à 49% de la distance vomer-prosthion (Table 6). Chez ces mêmes taxons, le degré de protrusion de la face inférieure est plus important relativement à la face supérieure. La face est donc relativement plus prognathe. A l'inverse, chez les humains modernes, la distance vomer-nasion représente 76% de la distance vomer-prosthion. Le degré de protrusion de la face inférieure est réduit par rapport à la face supérieure. La face est donc relativement plus orthognathe.

Table 6. Mesures des angles (en °) entre le plan PM et la face antérieure (PM-AFP), la face supérieure (PM-UFP), la face moyenne (PM-MFP) et la face inférieure (PM-LFP). Mesure du taux de prognathisme (distance vomer-nasion sur distance vomer-prosthion en %). Les données sont sous la forme : moyenne ± écart type.

Taxon	Nbr.	PM-AFP	PM-UFP	PM-MFP	PM-LFP	Prognathisme
<i>Homo sapiens</i>	67	3 ± 2,3	17 ± 7,4	17 ± 5,2	10 ± 5,9	76 ± 4
M	33	3 ± 2,5	17 ± 8,6	17 ± 6,0	9 ± 5,8	77 ± 4
F	34	3 ± 2,1	17 ± 6,2	17 ± 4,6	11 ± 6,0	74 ± 4
<i>Pan paniscus</i>	13	15 ± 4,8	6 ± 5,6	18 ± 7,3	26 ± 7,7	49 ± 3
M	4	18 ± 5,6	5 ± 2,7	23 ± 7,7	28 ± 9,1	47 ± 2
F	9	13 ± 3,7	7 ± 6,5	16 ± 6,4	25 ± 7,4	49 ± 3
<i>Pan troglodytes</i>	32	13 ± 3,7	6 ± 4,4	15 ± 5,9	26 ± 4,9	48 ± 3
M	15	14 ± 3,2	5 ± 3,4	16 ± 5,1	27 ± 5,0	48 ± 2
F	17	12 ± 3,9	7 ± 4,9	13 ± 6,4	24 ± 4,6	49 ± 3
<i>Gorilla gorilla</i>	27	18 ± 4,8	4 ± 3,2	10 ± 6,8	33 ± 6,4	47 ± 3
M	14	16 ± 5	5 ± 3,7	9 ± 6,2	31 ± 7,4	47 ± 3
F	13	19 ± 4,3	4 ± 2,6	10 ± 7,6	35 ± 4,7	47 ± 3
<i>Pongo pygmaeus</i>	15	22 ± 4,8	6 ± 2,8	23 ± 5	37 ± 8,8	41 ± 3
M	9	20 ± 4,2	6 ± 2,3	23 ± 5,6	32 ± 6,5	39 ± 3
F	6	25 ± 4,5	5 ± 3,6	24 ± 4,2	45 ± 6	43 ± 3

Palais

Longueur. La longueur du palais est la plus importante chez *Gorilla gorilla* (moyenne de 101mm) puis chez *Pongo pygmaeus* (81mm), *Pan troglodytes* (72mm), *Pan paniscus* (61mm) et *Homo sapiens* (52mm) (Table 7).

Orientation. L'AFA est plus grand que le PFA chez *Pongo pygmaeus* (différence de +8° entre les deux angles) (Table 7). Ce taxon est donc considéré comme airorhynche. La différence entre AFA et PFA est proche de zéro chez *Pan paniscus* (+3°) et *Pan troglodytes* (-1°). Ainsi, ces deux espèces possèdent une orientation du palais intermédiaire. Enfin, l'AFA est plus faible que le PFA chez *Homo sapiens* (différence de -8° entre les deux angles) et *Gorilla gorilla* (-9°). Ces deux taxons sont clairement klinorhynches.

Table 7. Mesure de la longueur du palais (en mm), de l'angle facial antérieur (AFA), de l'angle facial postérieur (PFA) et différence entre les deux afin de caractériser l'orientation du palais. Les données sont sous la forme : moyenne ± écart type.

Taxon	Nbr.	Long. palais	AFA	PFA	AFA-PFA
<i>Homo sapiens</i>	67	52 ± 5	94 ± 3	102 ± 9	-8
	M 33	53 ± 4	94 ± 3	103 ± 10	-9
	F 34	51 ± 5	94 ± 3	102 ± 8	-8
<i>Pan paniscus</i>	13	61 ± 4	101 ± 6	99 ± 6	3
	M 4	65 ± 5	104 ± 8	101 ± 8	3
	F 9	59 ± 3	100 ± 4	98 ± 6	3
<i>Pan troglodytes</i>	32	72 ± 6	103 ± 4	104 ± 9	-1
	M 15	74 ± 6	103 ± 4	105 ± 10	-2
	F 17	70 ± 5	103 ± 5	103 ± 8	0
<i>Gorilla gorilla</i>	27	101 ± 10	113 ± 5	122 ± 12	-9
	M 14	108 ± 9	114 ± 4	120 ± 15	-6
	F 13	94 ± 5	113 ± 6	124 ± 8	-12
<i>Pongo pygmaeus</i>	15	81 ± 8	117 ± 6	108 ± 12	8
	M 9	85 ± 7	117 ± 4	110 ± 12	7
	F 6	75 ± 6	116 ± 7	105 ± 12	11

Synthèse des résultats et discussion

Afin de faciliter l'interprétation des mesures effectuées, deux tables de signes ont été créées. La première résume les mesures de longueur et d'orientation de la face et du palais (Table 8). La seconde synthétise les mesures effectuées sur les faces supérieure, moyenne et inférieure (Table 9).

Table 8. Synthèse des mesures effectuées sur la face et le palais. + : valeur forte par rapport aux autres taxons (valeur importante de l'angle entre PM-AFP pour l'orientation de la face), = : valeur intermédiaire, - : valeur faible.

	Face			Palais	
	Longueur	Orientation	Prognathisme	Longueur	Airorhynchie
<i>Homo</i>	-	-	-	-	-
<i>Pan</i>	=	=	=	=	=
<i>Gorilla</i>	+	+	+	+	-
<i>Pongo</i>	+	+	+	+	+

Table 9. Synthèse des mesures effectuées sur les faces supérieure, moyenne et inférieure. + : valeur forte par rapport aux autres taxons (valeur importante de l'angle pour l'orientation), = : valeur intermédiaire, - : valeur faible.

	Longueur face			Orientation face		
	Sup.	Moy.	Inf.	Sup.	Moy.	Inf.
<i>Homo</i>	-	+	-	+	=	-
<i>Pan</i>	=	-	+	-	=	=
<i>Gorilla</i>	+	-	+	-	-	+
<i>Pongo</i>	=	-	=	-	+	+

Homo

En comparaison des autres grands singes, les humains modernes possèdent une face courte et orthognathe (Bilsborough et Wood, 1988; Delattre et Fenart, 1955b; Kimbel et al., 2004). En effet, chez *Homo sapiens*, dans le plan sagittal, la face antérieure est presque parallèle au plan PM qui délimite la face postérieure (Enlow et Azuma, 1975). La face inférieure est quant à elle droite et réduite. Cette spécificité dans la morphologie subnasale des humains modernes peut constituer une apomorphie pour ce taxon. En effet, chez les autres grands singes, la partie la plus inférieure de la face est plus longue et forme un angle d'une valeur plus importante avec le plan PM. Chez *Homo*, la réduction de la face inférieure est associée à un autre caractère propre à ce taxon : une face moyenne occupant une grande partie de la face antérieure (environ 45% de la longueur totale de la face). Cependant, la longueur absolue de la face moyenne est proche de celles de *Pan troglodytes*, *Gorilla gorilla* et *Pongo pygmaeus* (Kimbel et al., 2004). Ainsi, la longueur relative plus importante de la face moyenne chez *Homo sapiens* est probablement due au raccourcissement de la face inférieure plutôt qu'à un allongement réel de la face moyenne. Chez les humains, l'angle entre la face supérieure et la face postérieure est beaucoup plus important que chez les autres grands singes. Cette différence peut être due à deux caractères présents chez *Homo sapiens* : la morphologie particulière du nasal, qui est concave et très projeté antérieurement (Harrison,

1883) et, dans une moindre mesure, l'absence de torus sus-orbitaire. Ces deux éléments peuvent augmenter de façon substantielle l'angle entre la face supérieure et la face postérieure. Enfin, chez les humains modernes, le palais osseux est relativement court (Bilsborough et Wood, 1988; Kimbel et al., 2004) et klinorhynche (orienté vers le bas) (Delattre et Fenart, 1956; McCollum et Ward, 1997; Ross et Henneberg, 1995). Cette réduction du palais est en partie causée par les modifications de la morphologie de l'arcade alvéolaire de l'os maxillaire, liées aux fonctions de mastication. Elle est également liée à la réduction plus globale du prognathisme et de la projection de la face, au cours de l'évolution des hominines.

Pan

Les deux espèces du genre *Pan* possèdent des valeurs intermédiaires entre celles d'*Homo sapiens* et de *Gorilla gorilla* pour la plupart des caractères étudiés : prognathisme, longueur et orientation de la face et du palais (Cramer, 1977; Kimbel et al., 2004; Zihlman et al., 2008). Les chimpanzés, tout comme les gorilles, sont caractérisés par une face inférieure relativement longue.

Les principales différences entre *Pan troglodytes* et *Pan paniscus* se trouvent au niveau de la longueur de la face et du palais. Ces différences sont classiques, le bonobo étant de taille réduite (Cramer, 1977; Zihlman et al., 2008) et étant considéré comme pédomorphiques par rapport au chimpanzé : il conserve à l'âge adulte des caractères qui sont juvéniles chez les chimpanzés communs (Lieberman et al., 2007; Shea, 1983b). Cette différence est également observée dans la valeur de l'angle entre la face antérieure et la face postérieure qui est également plus faible pour *Pan paniscus*. Pour tous les autres angles (PM-UFP, PM-MFP, PM-LFP, AFA, PFA), les valeurs sont très proches entre les deux taxons. Les longueurs relatives des différentes parties de la face (supérieure, moyenne, inférieure) sont également les mêmes.

Gorilla

Les gorilles possèdent une face longue et prognathe, associée à un palais long et klinorhynche (Bruner et Manzi, 2001; Penin et Baylac, 1999; Shea, 1985). L'angle entre la face moyenne et la face postérieure (PM-MFP) est faible, ce qui confirme la présence chez ce taxon d'une face moyenne projetée et relativement droite. De plus, par rapport aux autres

genres, la longueur relative de la face moyenne est réduite et sa longueur absolue varie relativement peu au niveau spécifique (1) contrairement à la face supérieure et à la face inférieure et (2) contrairement à ce qui est observé chez *Pongo*. La longueur de la face moyenne est donc relativement contrainte que ce soit par la sélection naturelle ou pour des raisons fonctionnelles, afin de préserver l'intégrité du crâne et des fonctions qui lui sont associées, notamment la respiration et la phonation. Ces spécificités morphologiques de la face moyenne de *Gorilla* ont également été observées dans de précédentes études (Biegert, 1963; Bruner et Manzi, 2001; O'Higgins et Dryden, 1993; Shea, 1985). Elles peuvent être en partie expliquées par la morphologie subnasale particulière de ce taxon. En effet, chez le gorille, on observe un décrochage vertical important au niveau de la transition entre le processus palatin du maxillaire et le prémaxillaire (Figure 9) (McCollum et Ward, 1997). Ce caractère particulier est associé à un accroissement de la valeur de l'angle entre la face moyenne et la face inférieure et à une projection antérieure de la face moyenne. A l'inverse, chez *Pan*, la transition entre le palais osseux et le prémaxillaire se fait sans décrochage vertical (Figure 9), l'angle entre la face moyenne et la face inférieure est réduit et la face moyenne est moins projetée antérieurement.

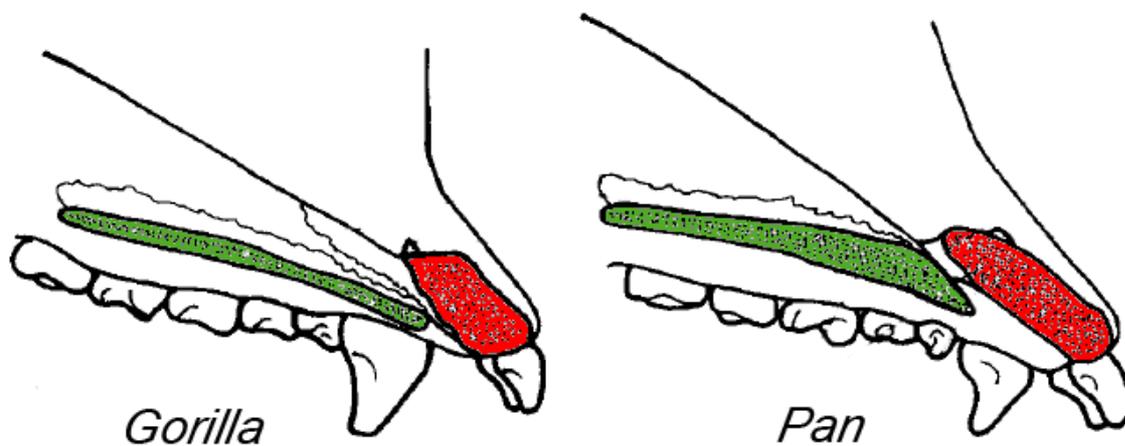


Figure 9. Section sagittale de la région subnasale chez *Gorilla gorilla* et *Pan troglodytes*. Vert : maxillaire, rouge : prémaxillaire. Modifié d'après McCollum and Ward (1997).

Pongo

Chez l'orang-outan, la face moyenne et la face inférieure possèdent une angulation importante relativement à la face postérieure (PM-MFP et PM-LFP). A l'inverse, comme chez *Pan* et *Gorilla*, l'angle entre la face supérieure et la face postérieure (PM-UFP) est réduit. Ces mesures permettent une bonne description de la face très concave, caractéristique de *Pongo* (Brown et Ward, 1988; Shea, 1985). Dans mon étude, l'orang-outan est le seul taxon pour

lequel la valeur de l'angle facial antérieur (AFA) est largement supérieure à la valeur de l'angle facial postérieur (PFA) (+8°). Le palais est donc très fortement orienté vers le haut : il est airorhynche. La longueur du palais osseux est relativement importante chez ce taxon (Taylor et VanSchaik, 2007). Les mesures effectuées dans cette étude permettent donc de mettre en avant plusieurs caractéristiques importantes de la face de *Pongo pygmaeus* : elle est très prognathe et très concave et elle est associée à un palais airorhynche (Koenigswald, 1982; Penin et Baylac, 1999; Shea, 1985; Singh et al., 2012).

Comparaisons interspécifiques

Lorsque la face antérieure est prise en compte de manière globale, la plupart des caractéristiques morphologiques étudiées dans ce chapitre (longueur et orientation de la face antérieure, prognathisme et longueur du palais), sont associées (Table 8). Ainsi, chez *Homo*, la face antérieure, qui est courte, est également orthognathe et parallèle à la face postérieure. Elle est de plus associée à un palais court. A l'inverse, une face antérieure longue, comme c'est le cas chez *Gorilla* et *Pongo*, est également prognathe, et associée à un palais long. Enfin, quand les valeurs sont intermédiaires comme c'est le cas chez *Pan*, elles le sont pour l'ensemble des traits. Ces résultats tendent à confirmer l'hypothèse d'une face relativement intégrée, où la longueur et l'orientation de la face antérieure, et la longueur du palais, sont des traits morphologiques fortement corrélés les uns aux autres (Lieberman et al., 2000a; Martínez-Abadías et al., 2012).

Quand la face antérieure est prise en considération dans sa globalité, l'orientation du palais est le seul trait qui n'est pas associé avec les traits précédemment cités (Table 8) Ainsi, parmi les différents caractères étudiés, *Gorilla* et *Pongo*, qui possèdent tous deux des faces longues et prognathes, sont différenciés principalement par l'orientation relative de leur palais : klinorhynche (vers le bas) pour *Gorilla* et airorhynche (vers le haut) pour *Pongo* (Table 8). Ce résultat pose la question (1) de l'influence de l'orientation du palais sur le reste de la morphologie faciale chez les hominidés et (2) de la mise en place et de l'évolution du palais airorhynche chez l'orang-outan. Un grand singe avec une face longue et prognathe peut être klinorhynche (*Gorilla*) ou airorhynche (*Pongo*): il est donc difficile à ce stade de définir et de quantifier l'influence réelle de l'orientation du palais sur la face. On peut toutefois émettre l'hypothèse qu'une partie des caractéristiques faciales propres à *Pongo pygmaeus*, notamment la présence d'une face antérieure très concave (Table 8), puisse en partie être la conséquence de la mise en place d'un palais très airorhynche (McCollum et Ward, 1997).

Même si la compréhension des facteurs évolutifs responsables de l'airorhynchie chez l'orang-outan reste limitée, plusieurs hypothèses peuvent être émises pour expliquer sa mise en place. L'airorhynchie du palais observée chez l'orang-outan peut notamment être une adaptation liée à la mastication. En effet, un palais orienté vers le haut permet une élévation de l'articulation de la mâchoire par rapport au plan occlusal, et peut conduire à une amélioration de l'efficacité mécanique des muscles masticateurs (Shea, 1985; Thenius, 1970). L'airorhynchie du palais peut également avoir un lien direct avec la présence des sacs laryngés chez l'orang-outan (Biegert, 1963). En effet, la rotation du palais vers le haut libère l'espace nécessaire au développement de ces organes de taille importante. Cette hypothèse est appuyée par l'analogie avec les singes hurleurs (*Alouatta*), qui possèdent un appareil vocal volumineux avec un os hyoïde pneumatisé, associé à un palais airorhynche (Biegert, 1963; Shea, 1985).

Pour *Gorilla*, la mise en place d'un palais klinorhynche associé à une face moyenne droite et projetée antérieurement peut être nécessaire au développement d'un ramus mandibulaire haut et droit. Ces spécificités crâniennes peuvent ainsi jouer ainsi un rôle fonctionnel important chez ce taxon qui se nourrit d'aliments particulièrement résistants, notamment de feuilles (McCollum et Ward, 1997; Taylor, 2006a). Ces particularités morphologiques de la face moyenne des gorilles peuvent également être une réponse architecturale à la taille importante des individus, plus particulièrement des mâles, appartenant à ce taxon.

La polarité des différents caractères faciaux observés chez les hominidés actuels dans ce chapitre reste complexe à définir à ce stade, mais certaines informations peuvent être tirées en s'appuyant sur le registre fossile et sur les travaux précédents. Ainsi, l'étude du registre fossile des hominines indique clairement que la plupart des caractères morphologiques de la face observés chez les humains modernes sont dérivés et ont été acquis relativement récemment dans l'histoire de ce groupe (Lieberman, 2011). Dans le cas des autres hominidés actuels, le registre fossile est beaucoup plus réduit (McBrearty et Jablonski, 2005; Suwa et al., 2007). Toutefois, la plupart des travaux précédents, en se basant sur la morphologie crâniofaciale de groupes proches comme les hylobatidés et les cercopithécoïdes, supposent que les traits spécifiques à *Gorilla* (face moyenne réduite et projetée antérieurement, associée à un décrochage entre le processus palatin et le prémaxillaire) (Figure 9) et à *Pongo* (palais très airorhynche), sont des caractéristiques très probablement dérivées, résultats d'adaptations liées à la manducation ou à la phonation pour ces deux taxons (McCollum et Ward, 1997; Ross et Ravosa, 1993; Shea, 1985).

D.2 Morphologie de la face et de la mandibule

La précédente section (section D.1) a permis de caractériser les variations liées à l'orientation et la longueur des structures faciales et palatines chez les hominidés actuels. Elle a également permis d'émettre plusieurs hypothèses et de soulever différentes problématiques liées notamment (1) à l'intégration entre les structures crâniotaciales et (2) à la polarité des caractères portés par ces dernières. Afin de poursuivre ce travail, il est nécessaire de prendre en compte, en plus de l'orientation de la face dans le plan sagittal, la morphologie globale de la face en trois dimensions et ses composantes crâniennes et mandibulaires.

La mandibule est une structure très fortement intégrée avec le reste du crâne (Bastir et Rosas, 2005; Bastir et Rosas, 2006; Enlow, 1990). Ainsi, l'évolution et le développement de la mandibule ont un impact significatif sur la mise en place des structures de la face. De même, la morphologie de la face influence fortement la forme et l'orientation de la mandibule. Dans le cadre de cette thèse, la mise en relation des différences morphologiques des deux composantes, crâniennes et mandibulaires, est donc essentielle.

Les hominidés actuels se différencient anatomiquement par de nombreux caractères, qui concernent la forme globale de la face et de la mandibule (Humphrey et al., 1999; Mitteroecker et al., 2004; Shea, 1985; Singh et al., 2012), ainsi que la morphologie d'éléments en particulier comme les orbites (Ross, 1995; Schmittbuhl et al., 1999a), l'orifice piriforme (Schmittbuhl et al., 1998) et le palais (McCollum et Ward, 1997). Dans un premier temps, il est donc important d'enraciner les variations des hominidés dans un cadre phylogénétique plus large, comme l'ordre des primates, afin de les comprendre et de les définir. Dans cette étude, les variations morphologiques de la face et de la mandibule sont donc étudiées d'abord au sein d'un échantillon de taxons appartenant à l'ordre des primates, puis, dans un cadre plus restreint d'intérêt, à l'aide de spécimens appartenant aux quatre genres d'hominidés actuels.

Méthodes

Les analyses statistiques multivariées ont été réalisées à l'aide des logiciels MorphoJ (Klingenberg, 2011) et Statistica (StatSoft). Pour chacune des analyses, une superposition Procrustes est réalisée sur l'ensemble des données afin de minimiser l'effet de taille (Bookstein, 1991; Rohlf et Slice, 1990). Cette superposition est particulièrement nécessaire pour des comparaisons morphologiques au sein de l'ordre des primates, où la masse corporelle des individus étudiés peut varier de quelques grammes à plus de 150 kilos (Rowe,

1996). Les variations morphologiques de la face et du palais sont étudiées en utilisant l'analyse en composantes principales (ACP) (O'Higgins et al., 2006; Zelditch et al., 2004). Cette méthode d'analyse des données permet d'avoir accès aux variations globales de conformation au sein de l'échantillon (Rohlf, 1996).

L'allométrie est un facteur pouvant influencer la description des variations entre individus (Gould, 1966; Lande, 1979). Pour cette raison, l'influence de la taille sur les groupes de points repères est testée dans chaque analyse en composantes principales. Une régression multiple des coordonnées Procrustes (variables dépendantes) sur le logarithme décimal de la taille centroïde (variable indépendante) est effectuée pour tester l'influence potentielle de l'allométrie (Monteiro, 1999). Pour un ensemble de points repères, la taille centroïde est définie comme la racine carrée de la somme des carrés des distances de chaque point repère au centroïde (Bookstein, 1991).

D.2.1 Morphologie de la face

Une étude globale de la variation de la morphologie du crâne chez l'ensemble des primates a été réalisée par Fleagle et al. (2010). Dans cette étude, qui prend en compte la totalité du crâne, les variations observées sont majoritairement influencées par les changements liés à deux mécanismes majeurs au cours de l'évolution des primates et des hominidés : l'augmentation du volume cérébral et le fléchissement du basicrâne (Ross et Henneberg, 1995; Ross et Ravosa, 1993). En se focalisant sur l'ensemble des structures crâniennes, l'étude de Fleagle et al. (2010) caractérise donc assez mal les variations liées à la face. D'autres travaux ont pris en compte spécifiquement les variations de la morphologie faciale, mais uniquement chez certains taxons comme les cercopithécoïdes (O'Higgins et Jones, 1998), les grands singes africains (Cobb et O'Higgins, 2004) et le genre *Homo* (Freidline et al., 2012; Harvati et al., 2010). Ainsi, il n'existe pas dans la littérature d'étude spécifique des variations de la morphologie de la face (1) pour l'ensemble des primates et (2) pour l'ensemble des hominidés. Il est donc nécessaire d'initier ce travail dans le cadre de cette thèse.

Points repères

Les points repères ont été choisis afin de représenter au mieux la conformation de la face (Figure 10). Ils sont définis pour décrire les proportions relatives de la face et des

structures qui la composent (orbites, orifice piriforme, etc.). Ils sont basés sur ceux utilisés dans des travaux précédents afin de décrire au mieux les caractéristiques morphologiques de la face (Baab et al., 2010; Cobb et O'Higgins, 2004; Lieberman et al., 2007).

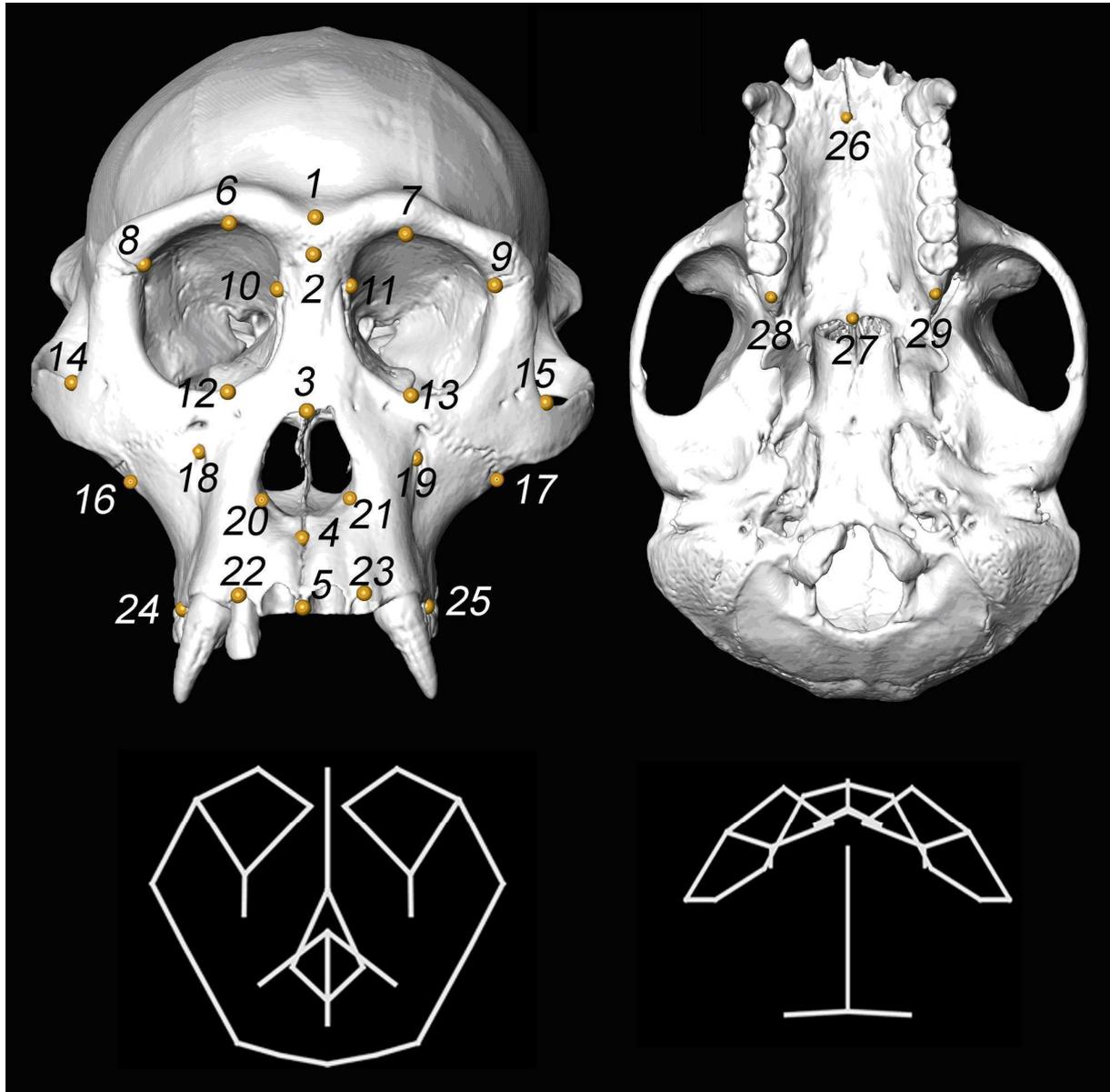


Figure 10. Localisation des points repères (1-29) représentant la morphologie de la face sur un crâne de chimpanzé. 1 : Glabellle ; 2 : Nasion ; 3 : Rhinion ; 4 : Nasospinale ; 5 : Prosthion ; 6, 7 : Marge supérieure de l'orbite ; 8, 9 : Frontomalare orbitale ; 10, 11 : Dacryon ; 12, 13 : Zygoorbitale ; 14, 15 : Jugale ; 16, 17 : Zygomaxillare ; 18, 19 : Foramen infra-orbitaire ; 20, 21 : Alare ; 22, 23 : Aveolar I2 ; 24, 25 : Alveolar P3 ; 26 : Canal incisif ; 27 : Staphylion ; 28, 29 : Alveolar postérieur.

D.2.1.1 Morphologie de la face des primates

Matériel

L'étude des variations morphologiques de la face, au sein des primates, a été réalisée en utilisant un échantillonnage de taxons composé de 55 spécimens de primates actuels appartenant à 20 genres différents (Table 10). Il inclut 4 genres de strepsirrhiniens et 16 genres d'haplorrhiniens, parmi lesquels on retrouve 1 genre de platyrrhiniens et 15 genres de catarrhiniens (10 genres de cercopithécoïdes et 5 genres d'hominoïdes). Le nombre d'individus utilisés pour chaque taxon peut influencer de manière importante les résultats de l'analyse. Il est donc préférable de prendre un nombre à peu près constant de spécimens pour chaque genre étudié (Fleagle et al., 2010; Mitteroecker et Bookstein, 2007). Dans le cas de ce travail, beaucoup de genres ne sont représentés que par un individu. Afin de prendre en compte cette contrainte, j'ai choisi de limiter à 5 le nombre de spécimens par genre étudié.

Objectif

L'objectif de cette étude est de décrire les variations de conformation des structures faciales au sein d'un échantillon d'individus représentant l'ordre des primates.

Résultats

Sur l'ACP des coordonnées Procrustes des points repères représentant la morphologie de la face chez les primates (Figure 10), les composantes principales 1 et 2 représentent respectivement 46,2% et 21,5% de la variance totale (Figure 11). Sur la première composante principale, les valeurs les plus faibles sont occupées par les genres *Homo*, *Hylobates*, *Procolobus* et *Propithecus*. Les genres *Mandrillus*, *Papio* et *Theropithecus* possèdent les valeurs les plus importantes sur cet axe. La seconde composante principale distingue trois groupes : (1) les strepsirrhiniens (valeurs les plus fortes), (2) les cercopithécoïdes et les gibbons (valeurs intermédiaires) et (3) les hominidés (*Homo*, *Pan*, *Gorilla* et *Pongo* ; valeurs les plus faibles). *Alouatta*, qui est le seul représentant des platyrrhiniens au sein l'échantillon, est situé, sur l'axe 2, entre les strepsirrhiniens et les cercopithécoïdes.

Table 10. Spécimens utilisés dans l'analyse de la variation de la morphologie de la face dans l'ordre des primates.

Classification			Genre	Espèce	Nombre
Strepsirrhini			<i>Eulemur</i>	sp.	1
			<i>Indri</i>	<i>indri</i>	1
			<i>Propithecus</i>	sp.	1
			<i>Otolemur</i>	<i>crassicaudatus</i>	1
Haplorrhini	Platyrrhini		<i>Alouatta</i>	sp.	1
Haplorrhini	Catarrhini	Cercopithecoidea	<i>Cercopithecus</i>	<i>neglectus</i>	1
			<i>Cercopithecus</i>	<i>nictitans</i>	1
			<i>Erythrocebus</i>	<i>patas</i>	1
			<i>Cercocebus</i>	sp.	1
			<i>Cercocebus</i>	<i>galeritus</i>	1
			<i>Cercocebus</i>	<i>torquatus</i>	3
			<i>Lophocebus</i>	<i>albigena</i>	1
			<i>Macaca</i>	sp.	1
			<i>Macaca</i>	<i>cyclopis</i>	1
			<i>Macaca</i>	<i>fascicularis</i>	1
			<i>Macaca</i>	<i>nemestrina</i>	1
			<i>Macaca</i>	<i>assamensis</i>	1
			<i>Mandrillus</i>	<i>leucophaeus</i>	3
			<i>Mandrillus</i>	<i>sphinx</i>	1
			<i>Papio</i>	<i>anubis</i>	2
			<i>Papio</i>	<i>ursinus</i>	1
			<i>Theropithecus</i>	<i>gelada</i>	1
			<i>Colobus</i>	<i>guereza</i>	2
			<i>Colobus</i>	<i>badius</i>	1
			<i>Procolobus</i>	<i>verus</i>	1
Haplorrhini	Catarrhini	Hominoidea	<i>Hylobates</i>	sp.	1
			<i>Hylobates</i>	<i>lar</i>	2
			<i>Hylobates</i>	<i>agilis</i>	1
			<i>Hylobates</i>	<i>klossii</i>	1
			<i>Pongo</i>	<i>pygmaeus</i>	5
			<i>Gorilla</i>	<i>gorilla</i>	5
			<i>Pan</i>	<i>trogodytes</i>	4
			<i>Homo</i>	<i>sapiens</i>	5

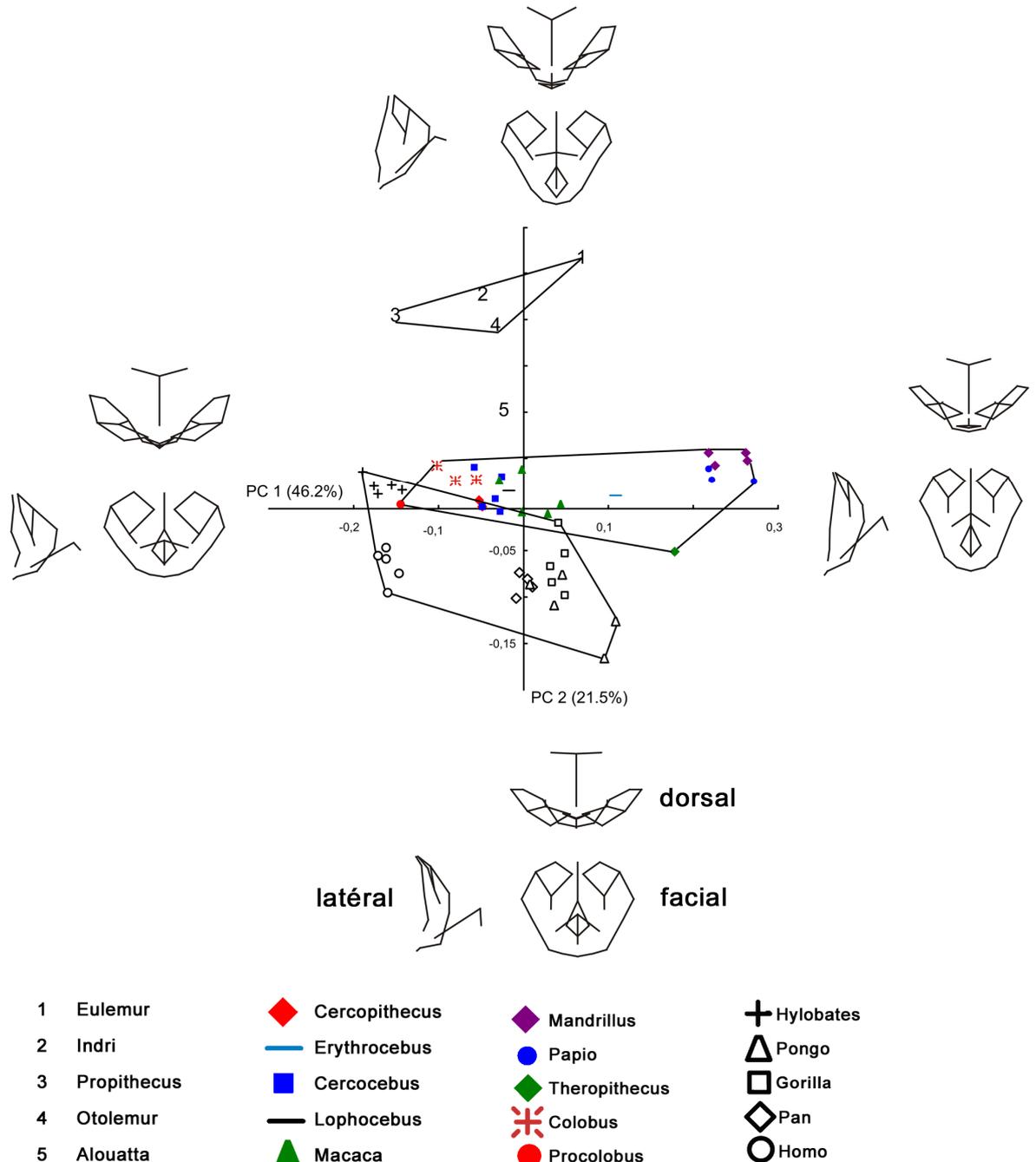


Figure 11. ACP des points repères représentant la face chez les primates. Les configurations représentent les changements morphologiques associés à chaque axe. Sur la figure, les polygones délimitent les groupes suivants : les strepsirrhiniens, les cercopithecoïdes et les hominoïdes.

Sur la première composante principale, quand les valeurs augmentent, la face devient plus étroite (axe médio-latéral) et plus longue (axe supéro-inférieur). La taille des orbites devient relativement moins importante par rapport à la taille de la face. L'ouverture piriforme est plus haute et plus étroite. Enfin, le palais osseux devient plus long relativement à la longueur de la face. Sur la deuxième composante principale, quand les valeurs s'accroissent, la partie inférieure de la face devient plus étroite et projetée vers l'avant. L'orifice piriforme est également plus inférieur et plus antérieur. Les orbites sont de tailles plus importantes relativement à la taille de la face, elles sont également moins verticales par rapport au plan sagittal (l'axe horizontale des orbites est plus orienté vers le haut) (Figure 12a). Les orbites sont également plus latéralisées (Figure 12b).

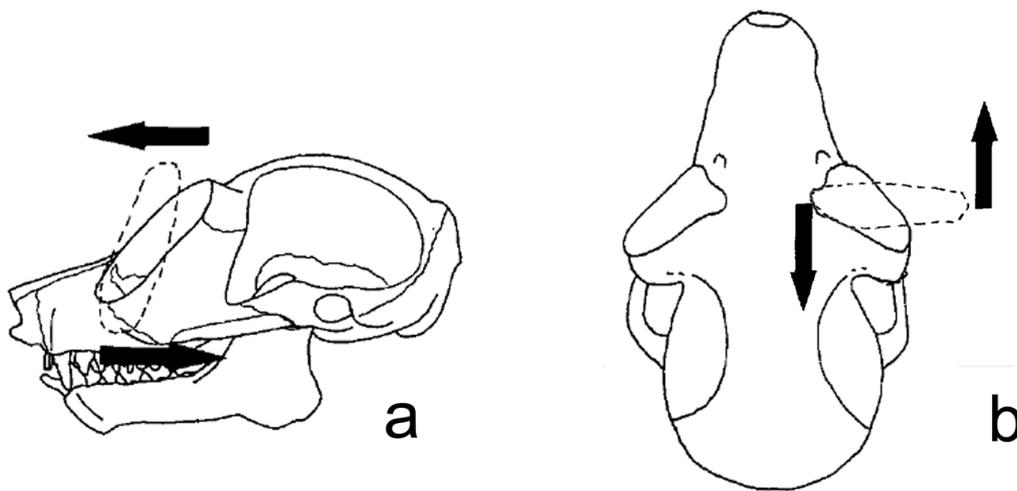


Figure 12. Représentation sur un crâne de strepsirrhinien des différences existant dans la position des orbites entre les strepsirrhiniens et les anthropoïdes. a. Chez les strepsirrhiniens, les orbites sont orientées vers le haut. Chez les anthropoïdes on observe une tendance à la frontalisation : l'axe horizontal des orbites est moins orienté vers haut (flèches et trait pointillé). b. Chez les strepsirrhiniens, les orbites ne sont pas dirigées dans la même direction. Chez les anthropoïdes on observe une tendance à la convergence : les axes des orbites gauche et droite sont dirigés dans la même direction, vers l'avant (flèches et trait pointillé). Modifié d'après Ross (1995).

La troisième composante principale (non figurée ici) représente 7,2% de la variance totale. Elle sépare uniquement les *Homo sapiens* de tous les autres taxons avec des caractéristiques propres aux humains modernes comme la présence d'une face large, courte et orthognathe. Les composantes principales suivantes représentent moins de 5% de la variance totale et ne permettent pas de distinguer clairement les différents taxons.

Dans ce groupe de points repères, la régression multiple des coordonnées Procrustes sur la taille centroïde montre une influence significative de l'allométrie ($p < 0,01$). Cette dernière explique 9,5% de la variance totale. La régression de la forme en fonction du

logarithme décimal de la taille centroïde (Figure 13) montre l'existence de deux régressions différentes. La première droite de régression inclut les cercopithécoïdes et le genre *Hylobates* et la seconde inclut les hominidés (*Homo*, *Pan*, *Gorilla* et *Pongo*). Les strepsirrhiniens sont situés en dehors de ces deux régressions.

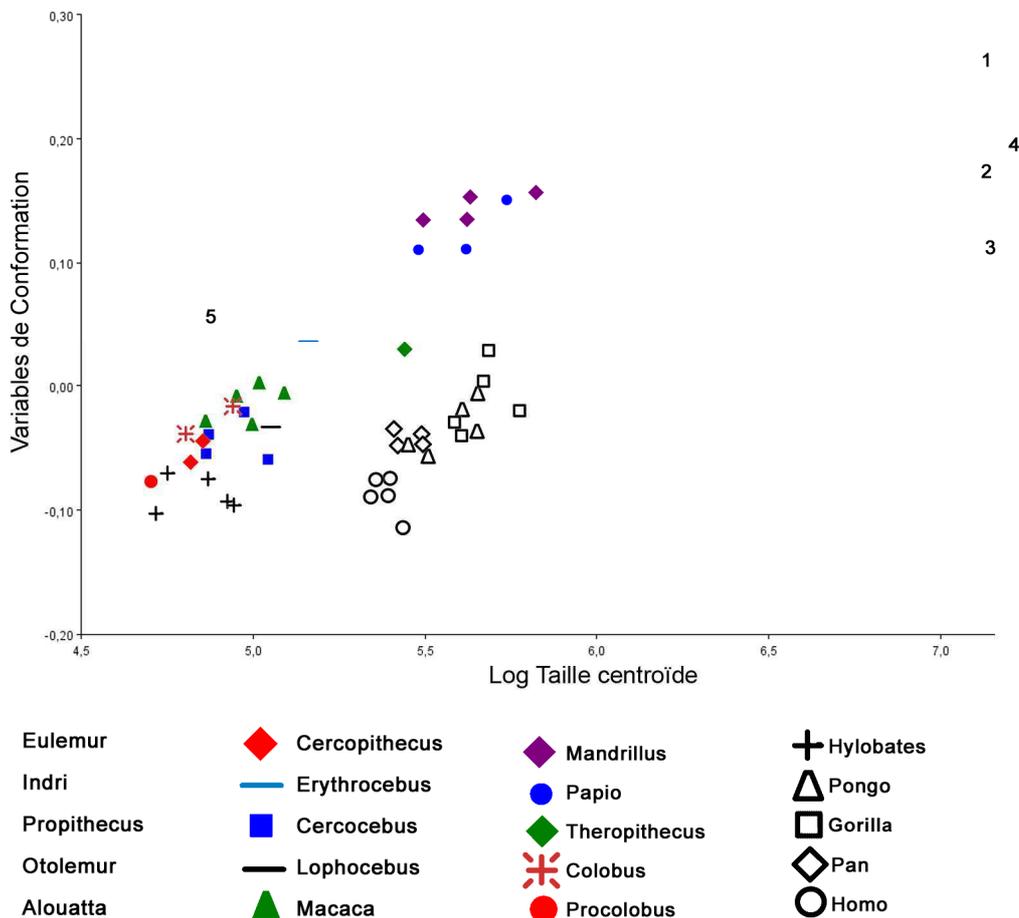


Figure 13. Régression multiple des coordonnées Procrustes des points repères représentant la face chez les primates sur le logarithme décimal de la taille centroïde.

Discussion

Le premier axe de l'analyse en composantes principales montre principalement la diversité existant pour les variations liées au prognathisme. Des taxons ayant des morphologies crâniennes et faciales très différentes, comme *Mandrillus*, *Papio* et *Theropithecus* (cercopithécoïdes) d'une part et les individus du genre *Pongo* d'autre part, possèdent tous une face inférieure très projetée vers l'avant, avec des modalités anatomiques qui sont cependant différentes (Frost et al., 2003; Shea, 1985). A l'inverse, la face est droite et courte chez *Hylobates* et *Homo* (homoïdes), *Colobus* et *Procolobus* (cercopithécoïdes) et

dans une moindre mesure chez *Propithecus* (strepsirrhinien). La présence d'une face courte, tout comme la présence d'une face prognathe, peut ainsi être associée à des morphologies crâniennes très différentes en termes de volume cérébral d'une part, et en termes de forme, d'orientation et de fléchissement du basicrâne d'autre part (Fleagle et al., 2010). Le caractère « face courte » existe donc chez des taxons qui sont morphologiquement très différents et phylogénétiquement éloignés les uns des autres (Perelman et al., 2011). Chez les hominidés, l'histoire évolutive liée au raccourcissement de la face est toujours débattue et les relations qui unissent la face et les autres structures morphologiques crâniotaciales sont encore mal comprises (Lieberman, 2011; Suwa et al., 2009; White et al., 2009). Dans ce cadre, cette étude suggère que la présence d'une face réduite n'est pas une caractéristique propre aux représentants du rameau humain, notamment au genre *Homo*. Elle existe également chez des taxons possédant des conformations crâniotaciales très différentes de celles des humains, comme les gibbons (*Hylobates*), souvent considérés comme porteur de nombreux caractères plésiomorphes pour les hominoïdes (McCollum et Ward, 1997; Ross et Henneberg, 1995). Le caractère face courte n'est donc pas nécessairement un caractère dérivé au sein du groupe des hominoïdes.

Sur le second axe de l'ACP, les changements morphologiques observés permettent la distinction de plusieurs morphotypes (Perelman et al., 2011). Si le premier axe de l'ACP montre que la réduction de la face n'est pas une caractéristique propre à un taxon en particulier, le second axe met en avant des traits morphologiques qui permettent de distinguer nettement les strepsirrhiniens, les cercopithécoïdes (associés aux gibbons) et les hominidés. Le premier de ces caractères concerne la morphologie et la position des orbites. On observe chez les anthropoïdes, et *a fortiori* chez les hominidés, une tendance (1) à la frontalisation : l'axe horizontal des orbites est moins orienté vers haut (Figure 12a), et (2) à la convergence : les axes des orbites gauche et droite sont dirigés dans la même direction, vers l'avant (Figure 12b) (Cartmill, 1972; Ross, 1995; Ross et Ravosa, 1993). Le second caractère important sur l'axe 2 concerne, non pas le niveau de prognathisme, mais la morphologie de la face inférieure et de la face moyenne. A une extrémité de l'espace défini par l'ACP se situent les strepsirrhiniens qui présentent une face osseuse étroite et très projetée antérieurement (Fleagle, 1998). A l'autre extrémité, se trouvent les hominidés qui possèdent une face relativement plate, voir concave pour *Pongo* (Shea, 1985). On observe que les gibbons se situent au même niveau que les cercopithécoïdes sur cet axe. Cette position peut être due au fait que le genre *Hylobates* possède un nombre important de caractères crâniotaciaux qui sont plésiomorphes pour les hominoïdes et qui peuvent donc en partie être partagés avec les

cercopithécoïdes. Ainsi, les gibbons conservent, une anatomie subnasale proche de celle des cercopithécoïdes avec la présence, dans le plan sagittal, d'un espace important séparant le palais osseux et le maxillaire (McCollum et Ward, 1997). Ces résultats sont confirmés par l'analyse de l'allométrie qui montre que les gibbons et les cercopithécoïdes possèdent une relation similaire entre morphologie de la face et taille centroïde. Cette relation est en revanche différentes de celles observées chez les hominidés (*Homo*, *Pan*, *Gorilla*, *Pongo*). Ainsi, si les différences morphologiques faciales, au sein des hominidés, peuvent s'expliquer en partie par des différences liées à la taille, la distinction entre hominidés et hylobatidés n'est pas allométrique et se traduit par des différences de conformation importante, les gibbons possédant une morphologie faciale plus plésiomorphe.

Conclusions

Cette étude montre la grande disparité existant chez les primates en termes de morphologie de la face. Elle met en avant le fait qu'il existe des taxons possédant des faces relativement courtes dans plusieurs grands groupes comme les strepsirrhiniens (*Propithecus*), les cercopithécoïdes (*Colobus* et *Procolobus*) et les hominoïdes (*Hylobates* et *Homo*), et que ce caractère n'est pas propre à certains hominidés. Le caractère « face courte » est donc associés à des morphologies crâniofaciales très différentes, notamment en termes de flexion du basicrâne, de volume endocrânien ou de morphologie de la mandibule.

Certains caractères anatomiques comme la morphologie de la face inférieure ou la position et l'orientation des orbites permettent de distinguer ces trois grands groupes (strepsirrhiniens, cercopithécoïdes et hominoïdes). L'analyse de la morphologie de la face, même si elle porte sur un nombre relativement faible de spécimens, permet donc de différencier ces groupes sans prendre en compte la plupart des caractères dérivés classiquement utilisés, comme la présence d'une cloison post-orbitaire chez les haplorrhiniens, même si ce caractère pourrait être convergent chez le tarsier (Smith et al., 2013), ou l'existence de molaires bilophodontes chez certains cercopithécoïdes (Fleagle, 1998). Enfin, cette étude, qui porte uniquement sur la face, donne accès à des variations pouvant être masquées, dans le cas de l'analyse du crâne entier, par des changements plus importants qui lui sont associés et qui peuvent être intégrés avec elle, comme l'augmentation du volume du cerveau ou le fléchissement du basicrâne (Ross et Henneberg, 1995; Ross et Ravosa, 1993).

D.2.1.2 Morphologie de la face des hominidés

Matériel

L'échantillon est composé de 129 spécimens d'hominidés actuels. Il inclut 58 spécimens d'*Homo sapiens*, 29 spécimens de *Pan troglodytes*, 27 spécimens de *Gorilla gorilla* et 15 spécimens de *Pongo pygmaeus*.

Objectif

L'objectif de cette étude est de décrire les variations de conformation des structures faciales, au sein d'un échantillon d'individus appartenant aux quatre genres d'hominidés actuels (*Homo*, *Pan*, *Gorilla* et *Pongo*).

Résultats

Sur l'ACP des coordonnées Procrustes des points repères représentant la morphologie de la face chez les hominidés (Figure 10), les composantes principales 1 et 2 représentent respectivement 64,3% et 6,0% de la variance totale (Figure 14). Sur la première composante principale, les humains modernes (valeurs les plus faibles) se distinguent des autres grands singes : *Pan troglodytes*, *Gorilla gorilla* et *Pongo pygmaeus* (valeurs les plus fortes). Cette distinction explique en grande partie le pourcentage de variance important porté par le premier axe. La seconde composante principale sépare principalement un groupe formé par *Pan* et *Pongo* d'un groupe formé uniquement par les individus appartenant au genre *Gorilla*. Les humains modernes occupent une place intermédiaire sur cet axe. La répartition d'*Homo* sur l'axe 2 de l'ACP se superpose largement à celles des deux autres groupes (*Pan-Pongo* pour les valeurs faibles et *Gorilla* pour les valeurs les plus élevées).

Sur la première composante principale, quand les valeurs augmentent, la face dans son ensemble devient plus étroite (axe médio-latéral) et plus longue (axe supéro-inférieur). La partie inférieure de la face s'allonge et est projetée antérieurement, elle est donc plus prognathe. Sur l'axe 1, la taille relative des orbites et la hauteur de l'ouverture piriforme se réduisent. Enfin, le palais osseux devient plus long. Sur la deuxième composante principale, quand les valeurs sont plus importantes, la partie supérieure de la face devient moins verticale et la partie moyenne de la face est déplacée vers l'avant. Par conséquent, la face devient

moins concave. L'échancrure du jugal est plus latérale et la hauteur des orbites est réduite. Sur l'axe médio-latéral, la distance inter-orbitaire et la largeur de l'orifice piriforme sont plus importantes. Enfin, le palais devient plus long et est orienté vers le bas (klinorhynche). Les grands changements observés sur les axes 1 et 2 de l'ACP peuvent être résumés comme suit : sur l'axe 1, la face devient plus longue et plus prognathe, et sur l'axe 2, la face devient plus droite (moins concave) et le palais s'oriente vers le bas.

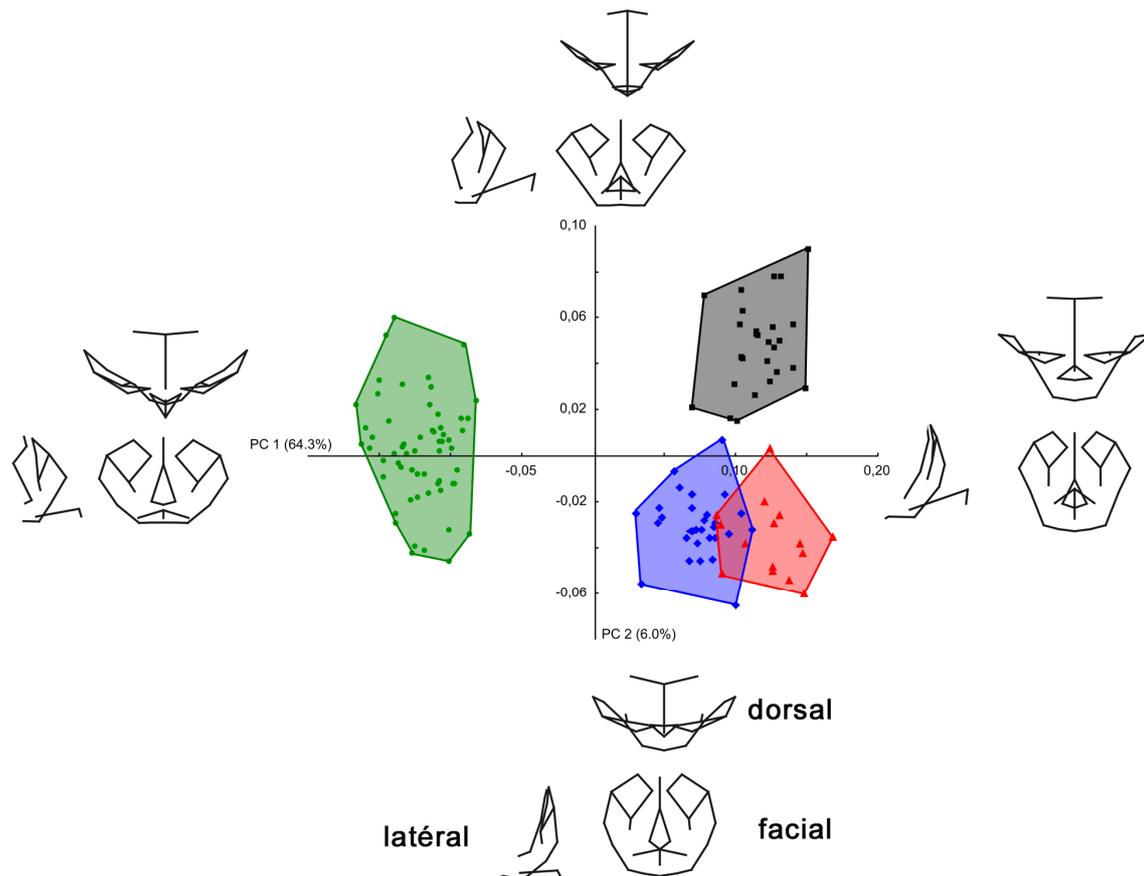


Figure 14. ACP des points repères représentant la face incluant *Homo sapiens*, *Pan troglodytes*, *Gorilla gorilla* et *Pongo pygmaeus*. Les polygones délimitent l'espace occupé par chaque espèce. Rond vert : *Homo sapiens*, losange bleu : *Pan troglodytes*, carré noir : *Gorilla gorilla*, triangle rouge : *Pongo pygmaeus*. Les configurations représentent les changements morphologiques associés à chaque axe.

Dans ce groupe de points repères, la régression multiple des coordonnées Procrustes sur la taille centroïde montre une influence significative de l'allométrie ($p < 0,01$). Cette dernière explique 35,0% de la variance totale. Sur le graphique, on observe qu'*Homo sapiens* est distinct morphologiquement des autres grands singes et que chez ce taxon la taille centroïde de la face recoupe celles des plus petits individus appartenant au genre *Pan* et *Pongo* (Figure 15). Dans une moindre mesure, *Pongo* diffère également du groupe composé

de *Pan et de Gorilla*. Enfin, les chimpanzés et les gorilles possèdent une relation similaire entre morphologie et taille centroïde de la face.

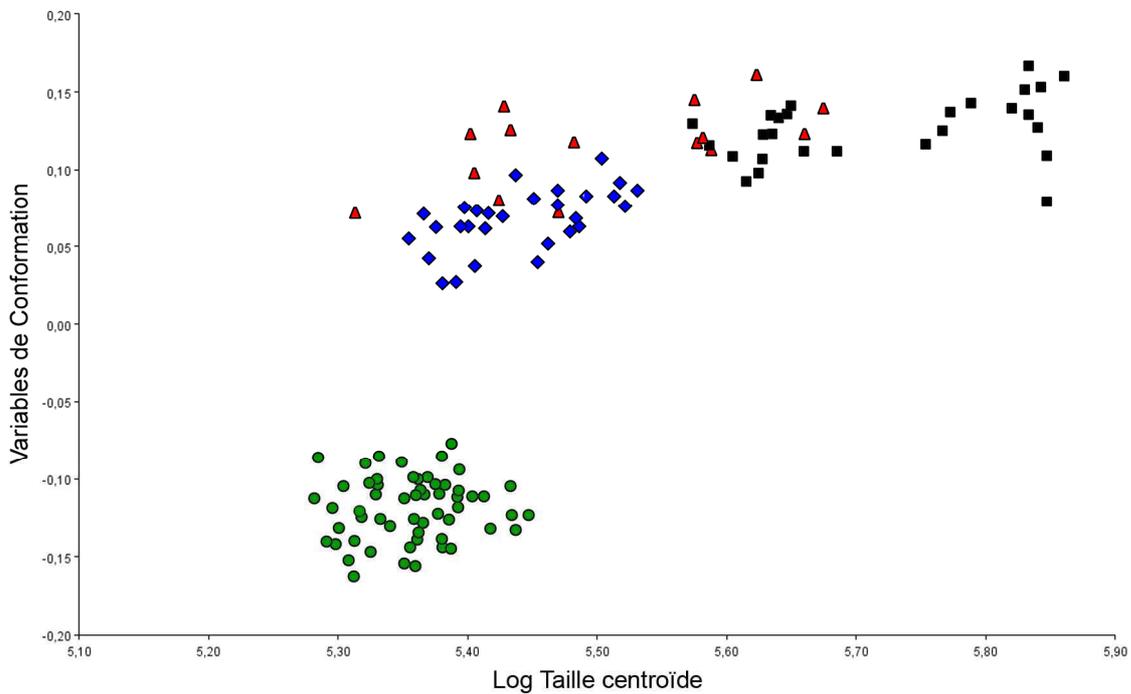


Figure 15. Régression multiple des coordonnées Procrustes des points repères représentant la face chez les hominidés sur le logarithme décimal de la taille centroïde. Rond vert : *Homo sapiens*, losange bleu : *Pan troglodytes*, carré noir : *Gorilla gorilla*, triangle rouge : *Pongo pygmaeus*.

Discussion

Homo

On retrouve chez les humains modernes la face très courte et orthognathe décrite précédemment dans la littérature (Bilsborough et Wood, 1988; Delattre et Fenart, 1955b; Kimbel et al., 2004) et dans cette thèse (voir chapitre D.1). Chez ce taxon, la taille des orbites est relativement importante par rapport à la taille de la face. D'autre part, l'orifice piriforme et l'espace inter-orbitaire sont plus larges (axe médio-latéral) chez *Homo sapiens* que chez les autres grands singes. Chez les humains modernes, on note que l'épine nasale antérieure est projetée vers l'avant. Cette caractéristique est visible sur le premier axe de l'analyse en composantes principales. Elle s'explique notamment par la présence d'une épine nasale antérieure, définie comme une protubérance osseuse dirigée vers l'avant et située au niveau de la limite inférieure de l'ouverture piriforme. Cette structure n'est pas présente chez les autres

grands singes actuels (Ashley-Montagu, 1935; Mooney et Siegel, 1986). Chez *Homo*, la présence d'une épine nasale antérieure peut être expliquée par la résorption osseuse importante de la région subnasale de l'os maxillaire au cours du développement (Enlow et Bang, 1965; Enlow et Hans, 1996). En effet, cette résorption du maxillaire peut permettre à la fois la mise en place d'une face inférieure courte et droite et le développement d'une épine nasale osseuse au niveau de la limite inférieure de l'ouverture piriforme.

Pan

Chez *Pan troglodytes*, comme dans le chapitre précédent (chapitre D.1), on retrouve, pour la plupart des caractères observés, des valeurs intermédiaires entre celles des autres grands singes, notamment *Homo sapiens* et *Gorilla gorilla*. Ainsi, les chimpanzés possèdent une face de longueur intermédiaire entre celles des humains modernes d'une part, et celles des gorilles et des orangs-outans d'autre part (Kimbel et al., 2004). Ils possèdent également une position intermédiaire pour plusieurs autres caractéristiques morphologiques comme la projection antérieure de la face inférieure, la taille relative des orbites et de l'ouverture piriforme (Cramer, 1977; Kimbel et al., 2004; Zihlman et al., 2008). La face de *Pan troglodytes* est plus concave que celle de *Gorilla gorilla* et est associée à un palais plus court et qui est plus orienté vers le haut.

La régression multiple de la forme de la face sur la taille centroïde montre clairement la relation d'allométrie qui lie la face de *Pan* et celle de *Gorilla*, ces deux taxons possédant un rapport similaire entre taille et forme (Berge et Penin, 2004; Bruner et Manzi, 2001; Shea, 1983a). Ainsi, la face du gorille est en grande partie équivalente à une version agrandie de la face du chimpanzé, où les relations entre taille et conformation sont conservées.

Gorilla

Les gorilles possèdent une face longue, droite et prognathe associée à un palais long et klinorhynche (Bruner et Manzi, 2001; Penin et Baylac, 1999; Shea, 1985). Comme décrit précédemment (chapitre D.1), *Gorilla gorilla* est le seul taxon qui possède une face moyenne très projetée vers l'avant (Biegert, 1963; Neaux et al., 2013b; O'Higgins et Dryden, 1993; Shea, 1985). Chez ce taxon, la largeur de l'orifice piriforme est importante et la taille des orbites est réduite relativement à la taille de la face. Cette dernière est très large sur l'axe médio-latéral, notamment dans la région zygomatique.

Pongo

Les orangs-outans possèdent une face longue et prognathe. Elle est également très concave et associée à un palais airorhynche (chapitre D.1) (Brown et Ward, 1988; Shea, 1985; Taylor et VanSchaik, 2007). Chez ce taxon, les orbites sont plus hautes que larges et la distance entre ces dernières est réduite (Biegert, 1963; Shea, 1985). Chez l'orang-outan, cet espace inter-orbitaire réduit est associé à une réduction de la largeur de l'orifice piriforme.

Différences interspécifiques

Cette analyse en composantes principales permet, en premier lieu, de faire la distinction entre deux grands types morphologiques. Les humains modernes d'une part, qui possèdent une face courte et orthognathe, associée à un palais court, et les autres grands singes d'autre part, avec une face longue et prognathe, associée à un palais plus long. Chez *Homo sapiens*, la taille des orbites est plus importante relativement à la taille de la face. Cette relation entre réduction de la longueur la face et augmentation relative de la taille des orbites a déjà été décrite auparavant (Cobb et O'Higgins, 2004; Mitteroecker et al., 2004). Elle pourrait être due à la forte réduction de la longueur de la face plutôt qu'à une réelle augmentation de la taille des orbites. En effet, les mesures de la hauteur et de la largeur des orbites des humains modernes restent très proches de celles des autres grands singes et ne constituent pas des valeurs extrêmes pour les hominidés actuels (voir Table 11) (Kimbel et al., 2004). C'est donc très probablement la réduction de la face des humains modernes qui rend la taille relative des orbites plus importante. Afin de préciser cette hypothèse, il est également important de noter que ce qui est vrai pour les orbites ne l'est pas nécessairement pour les globes oculaires. Plusieurs études tendent en effet à montrer que chez les primates et notamment chez les grands singes, la taille de l'œil peut varier significativement par rapport à la taille de l'orbite (Kay et Kirk, 2000; Kirk, 2006; Schultz, 1940).

Chez les humains modernes, le raccourcissement de la longueur de la face est également associé à une augmentation de la largeur de l'espace inter-orbitaire et de l'orifice piriforme. Lorsque l'orifice piriforme devient plus étroit, comme c'est le cas chez les autres grands singes, et notamment chez *Pongo pygmaeus*, l'espace inter-orbitaire se réduit également. Cette association est également observée sur le deuxième axe de l'ACP entre *Gorilla gorilla* (orifice piriforme et espace inter-orbitaire larges) et *Pongo pygmaeus* (orifice piriforme et espace inter-orbitaire étroits). Il a été montré que la taille de l'ouverture piriforme

est toujours plus importante que celle de l'espace inter-orbitaire (Kimbel et al., 2004; Schmittbuhl et al., 1999b). Quand la distance inter-orbitaire augmente, la largeur de l'orifice piriforme augmente également. Cette relation peut en partie être expliquée par le fait que la distance inter-orbitaire reflète également les dimensions internes de la partie supérieure de la cavité nasale (Holton et Franciscus, 2008), notamment la partie supérieure de la zone pré-turbinaire, les méats nasaux supérieurs et les cornets nasaux supérieurs (Rouvière et Delmas, 2002). La corrélation entre distance inter-orbitaire et largeur de l'orifice piriforme peut ainsi être expliquée par la nécessité d'un maintien de dimensions proportionnées pour l'ensemble des structures crâniennes liées à la respiration.

Table 11. Hauteur et largeur de l'orbite. Les mesures (en mm) ont été effectuées à partir des coordonnées des points repères. Les données sont sous la forme : moyenne \pm écart type.

Taxon	Hauteur orbite		Largeur orbite	
	Cette étude	Kimbel et al. 2004	Cette étude	Kimbel et al. 2004
<i>Homo sapiens</i>	38 \pm 3	34	39 \pm 3	39
<i>Pan troglodytes</i>	37 \pm 2	33	36 \pm 2	36
<i>Gorilla gorilla</i>	44 \pm 4	38	42 \pm 3	40
<i>Pongo pygmaeus</i>	42 \pm 4	40	37 \pm 4	35

Les gorilles et les orangs-outans possèdent tous les deux des faces longues et prognathes associées à des morphologies pourtant très différentes. Chez *Gorilla*, la face est droite et associée à un palais klinorhynche. Chez *Pongo*, elle est concave et associée à un palais airorhynche. Dans mon analyse, les chimpanzés sont relativement proches des orangs-outans sur le deuxième axe de l'analyse en composantes principales, qui différencie *Gorilla* et *Pongo*. Les résultats précédents (chapitre D.1) ont montré que les chimpanzés possèdent une face plus concave et un palais plus orientés vers le haut que les gorilles. Cependant, chez *Pan*, ces valeurs ne sont pas extrêmes, comme c'est le cas chez *Pongo*.

Conclusions

Cette analyse permet de mettre en avant la diversité des variations de conformation de la face, au sein de la famille des hominidés. Elle confirme notamment les différences majeures existant dans l'anatomie de la face, entre les humains modernes d'une part et les autres grands singes d'autre part.

D.2.2 Morphologie de la mandibule

La mandibule est une structure osseuse qui est en contact direct avec le reste du crâne. Le ramus (branche montante) s'articule avec l'os temporal au niveau de l'articulation temporo-mandibulaire. La mandibule est unie à l'os temporal par une capsule articulaire renforcée par deux ligaments (médial et latéral). Le ramus est également associé au crâne par d'autres ligaments : le ligament sphéno-mandibulaire qui est un moyen de contention important de la mandibule, le ligament stylo-mandibulaire qui joue le rôle de bande d'arrêt lors de l'abaissement de la mandibule et le ligament ptérygo-mandibulaire qui sert de renforcement. Les dents portées par le corps mandibulaire et par l'os maxillaire entrent en occlusion. La mandibule et le reste du crâne, notamment le maxillaire, partagent également de nombreuses fonctions liées principalement (1) à la manducation, c'est-à-dire la préhension, la découpe, la mastication et la déglutition de la nourriture (Lieberman et al., 2004; Lucas et al., 2008; Paschetta et al., 2010; Taylor, 2006a), (2) à la phonation, voir par exemple les travaux de Philip Lieberman (Lieberman, 1984; Lieberman, 2006; Lieberman et al., 1972) et (3) à la respiration, principalement chez les humains (Bramble et Lieberman, 2004). Enfin, d'un point de vue développemental, les primordiums à partir desquels se mettent en place les processus maxillaires et mandibulaires sont issus du même centre d'organisation crânien : la région du rhombencéphale (Schneider et al., 2001; Sperber, 2001). Le processus maxillaire, qui est dérivé des cellules situées au-dessus du premier arc branchial forme la partie latérale de la mâchoire supérieure. Les processus mandibulaires, qui sont issus du premier arc branchial, donnent naissance à la mâchoire inférieure (Lee et al., 2004; Sperber, 2001).

Ainsi, de par les relations anatomiques, fonctionnelles, et développementales qui lient la mandibule et le reste du crâne, l'étude de la morphologie de la mandibule et des schémas d'intégration existant entre cet os et le reste du crâne, notamment le massif facial, est essentielle à la compréhension de la mise en place et de l'évolution des structures crâniofaciales des hominidés.

Points repères

Les points repères utilisés sont issus de différents travaux de la littérature, afin de caractériser au mieux la conformation de la mandibule (Figure 16) (Cabec et al., 2012; Cramon-Taubadel, 2011a; Rosas et Bastir, 2004).

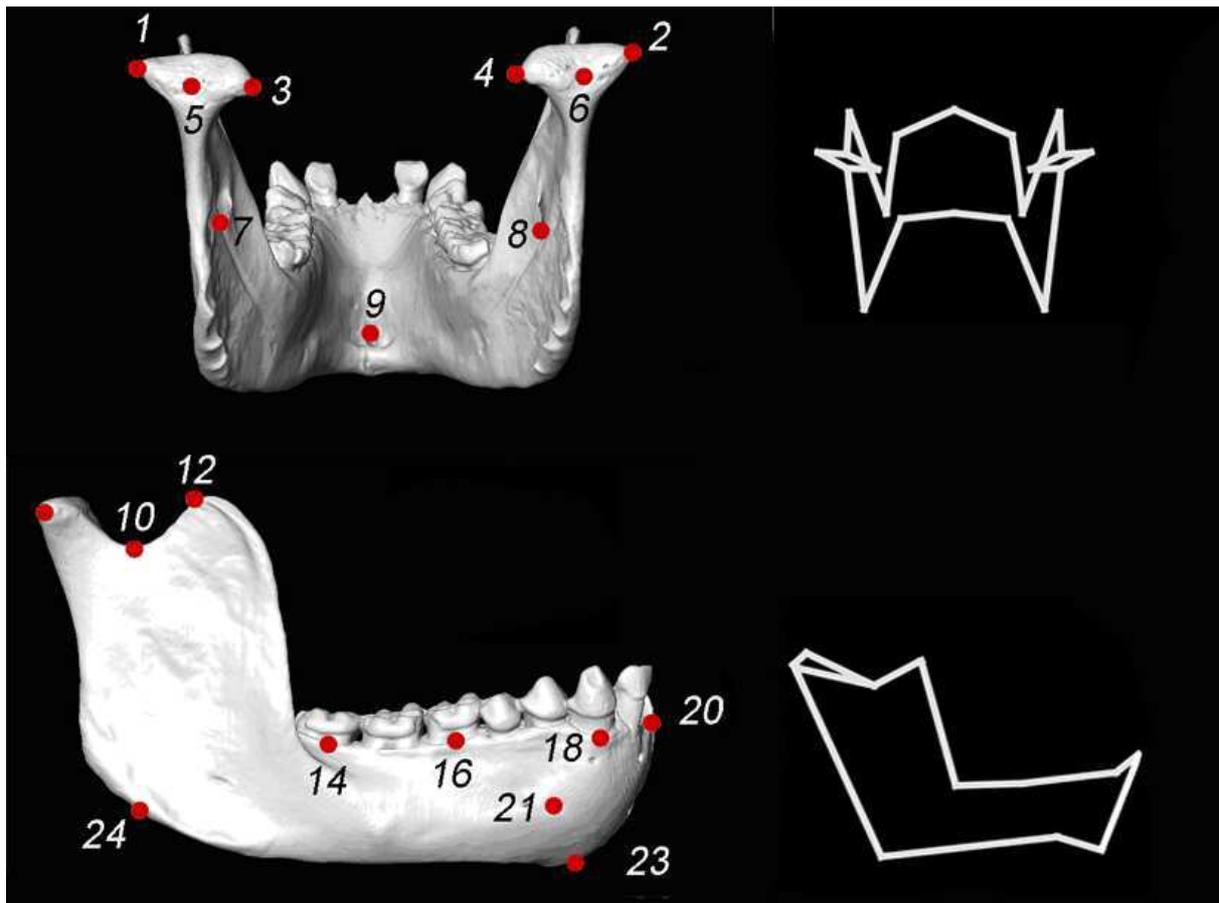


Figure 16. Points repères représentant la morphologie de la mandibule, sur une mandibule de gorille. 1, 2 : Condyle latéral ; 3, 4 : Condyle médial ; 5, 6 : Condyle postérieur ; 7, 8 : Foramen mandibulaire ; 9 : Genion ; 10, 11 : Incisure sigmoïde ; 12, 13 : Coronion, 14, 15 : Alvéole M3 ; 16, 17 : Alvéole M1 ; 18, 19 : Alvéole canine ; 20 : Infradentale ; 21, 22 : Foramen mentonnier ; 23 : Gnathion ; 24, 25 : Gonion.

D.2.2.1 Morphologie de la mandibule des primates

Matériel

L'étude des variations morphologiques de la mandibule, au sein des primates, a été réalisée en utilisant un échantillon composé de 35 spécimens de primates actuels appartenant à 14 genres différents (Table 12). Il inclut 4 genres de strepsirrhiniens et 10 genres de catarrhiniens (5 genres de cercopithécoïdes et 5 genres d'hominoïdes).

Table 12. Spécimens utilisés dans l'analyse de la variation de la morphologie de la mandibule dans l'ordre des primates.

Classification			Genre	Espèce	Nombre
Strepsirrhini			<i>Eulemur</i>	sp.	1
			<i>Indri</i>	<i>indri</i>	1
			<i>Propithecus</i>	sp.	1
			<i>Otolemur</i>	<i>crassicaudatus</i>	1
Haplorrhini	Catarrhini	Cercopithecoidea	<i>Macaca</i>	<i>sinica</i>	1
			<i>Macaca</i>	<i>assamensis</i>	2
			<i>Macaca</i>	<i>arctoides</i>	1
			<i>Mandrillus</i>	<i>sphinx</i>	1
			<i>Papio</i>	<i>anubis</i>	1
			<i>Theropithecus</i>	<i>gelada</i>	2
			<i>Chlorocebus</i>	<i>aethiops</i>	1
Haplorrhini	Catarrhini	Hominoidea	<i>Hylobates</i>	<i>lar</i>	2
			<i>Hylobates</i>	<i>agilis</i>	1
			<i>Pongo</i>	<i>pygmaeus</i>	5
			<i>Gorilla</i>	<i>gorilla</i>	5
			<i>Pan</i>	<i>troglodytes</i>	4
			<i>Homo</i>	<i>sapiens</i>	5

Objectif

L'objectif de cette étude est de décrire les variations morphologiques des structures mandibulaires au sein d'un échantillon d'individus représentant l'ordre des primates.

Résultats

Dans l'ACP des coordonnées Procrustes des points repères représentant la morphologie de la mandibule chez l'ensemble des primates (Figure 16), les composantes principales 1 et 2 expliquent respectivement 34,4% et 17,4% de la variance totale (Figure 17). Le premier axe de l'ACP distingue principalement *Homo sapiens* (valeurs les plus fortes) des autres primates (valeurs les plus faibles). Sur le deuxième axe, les valeurs plus faibles sont occupées par les strepsirrhiniens et dans une moindre mesure par les gibbons. Un groupe formé de *Pan troglodytes*, *Gorilla gorilla* et *Pongo pygmaeus* se situe au niveau des valeurs les plus fortes. Sur cet axe, *Homo sapiens* et les cercopithécoïdes occupent une position intermédiaire. Sur la première composante principale, vers les valeurs les plus élevées, la mandibule devient plus courte antéro-postérieurement et plus large médio-latéralement,

notamment dans la partie postérieure, au niveau des ramus (branches verticales) : la mandibule possède alors une forme parabolique.

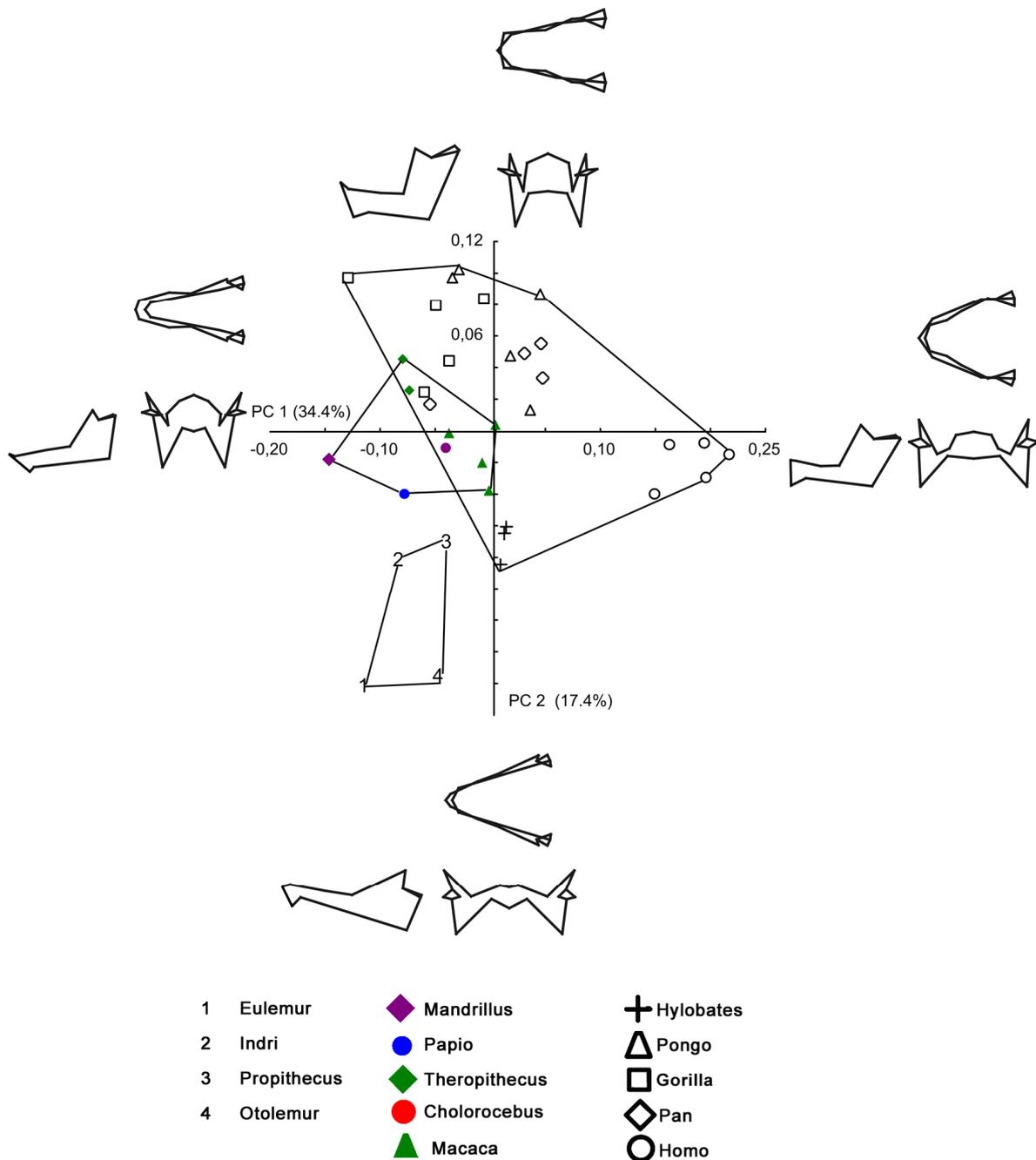


Figure 17. ACP des points repères représentant la mandibule chez les primates. Les configurations représentent les changements morphologiques associés à chaque axe. Sur la figure, les polygones délimitent les clades suivants : les strepsirrhiniens, les cercopithécoïdes et les hominoïdes.

Vers les valeurs les plus élevées, la largeur de la base du ramus est réduite par rapport à la distance entre le processus coronoïde et le condyle mandibulaire. Enfin, le gnathion est déplacé antérieurement. L'axe 2 de l'ACP distingue *Pan*, *Gorilla* et *Pongo* (valeurs les plus fortes) et les strepsirrhiniens (valeurs les plus faibles). Chez les strepsirrhiniens, les indriidés (*Indri* et *Propithecus*) se différencient des autres par leur position plus haute sur cette composante principale, proche de la position d'*Hylobates*. Les cercopithécoïdes et les individus du genre *Homo* possèdent une position intermédiaire sur l'axe 2. Vers les valeurs les plus fortes, les grands singes possèdent une mandibule où les corps des deux hémimandibules sont parallèles. À l'inverse, vers les valeurs les plus faibles, les strepsirrhiniens possèdent une mandibule très étroite antérieurement et plus large postérieurement, lui donnant une forme en « V », où les deux hémimandibules ne sont pas parallèles. Les strepsirrhiniens possèdent également un corpus de la mandibule relativement bas et un processus coronoïde développé par rapport au condyle mandibulaire. Ce condyle est orienté plus postérieurement, notamment chez *Eulemur* et *Otolemur*, les deux taxons ayant les valeurs les plus basses sur l'axe 2.

Dans ce groupe de points repères, la régression multiple des coordonnées Procrustes sur la taille centroïde montre une influence significative de l'allométrie ($p=0,01$). Cette dernière explique 9,1% de la variance totale. La régression de la forme de la mandibule en fonction du logarithme décimal de la taille centroïde (Figure 18) montre, comme pour la face (Figure 13), l'existence de deux régressions différentes : la première droite de régression incluant les cercopithécoïdes et le genre *Hylobates* et la seconde incluant les hominidés (*Homo*, *Pan*, *Gorilla* et *Pongo*). Les strepsirrhiniens sont situés en dehors de ces deux régressions.

Discussion

Cette analyse en composantes principales permet en premier lieu de souligner les caractéristiques particulières de la mandibule des humains modernes qui se distinguent très nettement des morphologies observées chez les autres primates (Schmittbuhl et al., 2007). Chez les humains, la mandibule est relativement courte antéro-postérieurement et possède une forme parabolique en vue supérieure. Chez les autres grands singes, la mandibule est relativement longue et les deux hémimandibules sont presque parallèles, donnant une forme upsiloïde à la mandibule (Cobb, 2008; Humphrey et al., 1999; Robinson, 1956). Enfin chez les strepsirrhiniens, la mandibule possède une forme en « V » et est associée à un peigne

dentaire relativement étroit (Ankel-Simons, 2010; Fleagle, 1998). Il peut exister un continuum morphologique entre les catégories mandibule en « U » et mandibule en « V ». Ainsi, les indriidés (*Indri* et *Propithecus*) sont très proches d'*Hylobates* sur l'axe 2 de l'ACP. En effet, chez les indriidés, la forme en « V » de la mandibule est moins prononcée (les dents composant le peigne dentaire sont plus larges et sont au nombre de quatre contre six chez les autres lémuriformes) et le corps de la mandibule est plus haut. De plus, sur le ramus, le processus coronoïde est moins développé et le condyle mandibulaire est moins postérieur que chez les deux autres strepsirrhiniens utilisés dans cette étude (*Eulemur* et *Otolemur*).

Dans cette analyse, comme dans l'analyse des variations de la face chez les primates, les gibbons sont situés sur la droite de régression des cercopithécoïdes en ce qui concerne la relation entre forme et taille de la mandibule. A l'inverse, tous les hominidés sont situés sur la même droite de régression. Une partie des changements morphologiques de la mandibule au sein de des hominidés est donc expliquée par l'effet de taille.

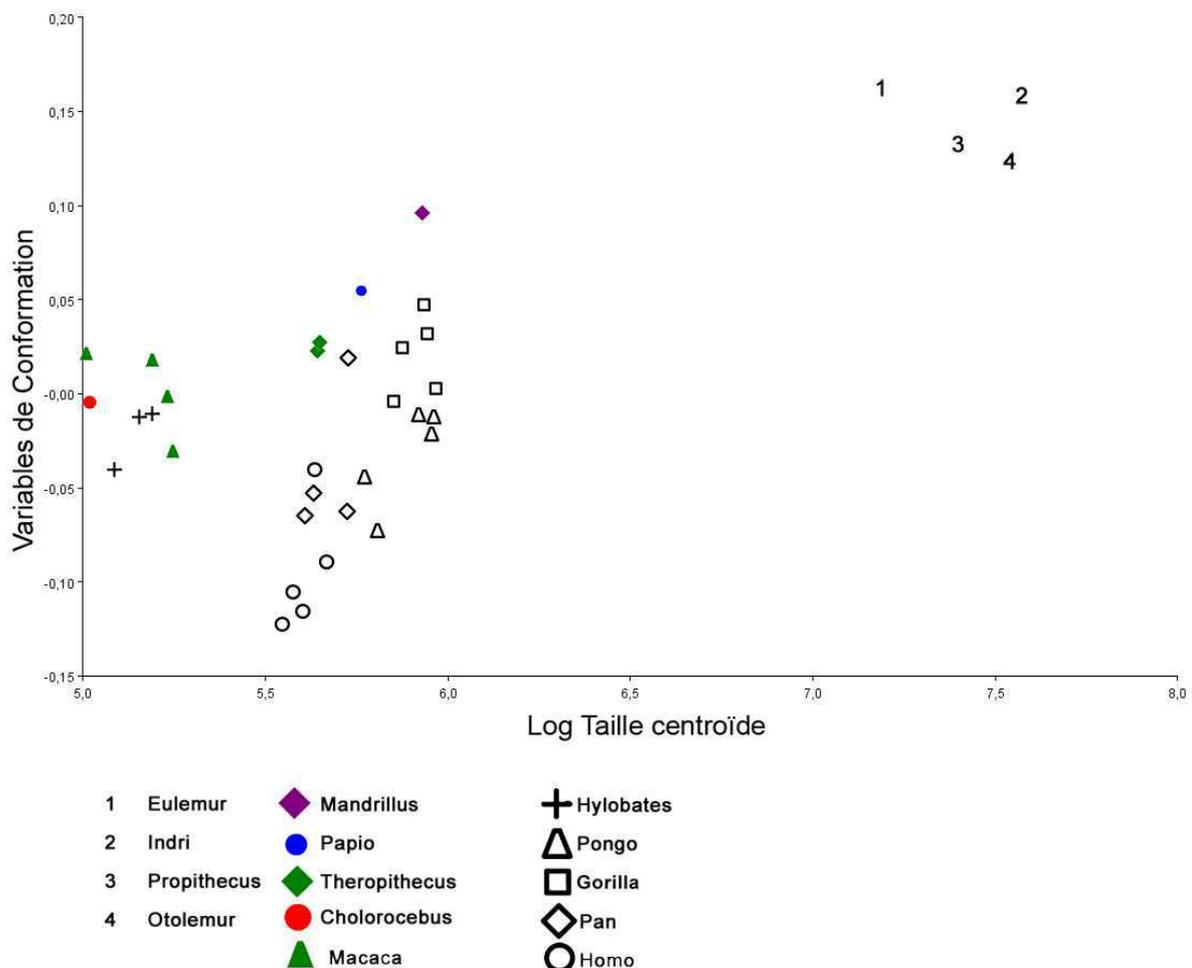


Figure 18. Régression multiple des coordonnées Procrustes des points repères représentant la mandibule chez les primates sur le logarithme décimal de la taille centroïde.

Chez les humains modernes, la mandibule est large médio-latéralement, notamment dans la région la plus postérieure, au niveau des condyles mandibulaires (Delattre et Fenart, 1955a; Humphrey et al., 1999). Le ramus de la mandibule est également plus « gracile ». Enfin, on retrouve uniquement chez les humains modernes un gnathion (point le plus antéro-inférieur de la symphyse), situé plus en avant par rapport à l'infraorbitale (point le plus antéro-supérieur de la symphyse). Cette caractéristique distinctive peut être due à une autapomorphie d'*Homo sapiens* : la présence d'un menton, c'est-à-dire l'existence d'une protubérance osseuse au niveau de la limite antéro-inférieure de la symphyse mandibulaire (Bromage, 1990; Rosas et Bastir, 2004; Schwartz et Tattersall, 2000). Le menton apparaît au cours du développement prénatal. Il est dû à une résorption importante du tissu osseux au niveau de la surface antérieure du processus alvéolaire, sous les incisives (Dutterloo et Enlow, 1970; Enlow et Hans, 1996). Cette zone de résorption osseuse est propre à *Homo sapiens* et à quelques hominines récents (Schwartz et Tattersall, 2000). Les raisons de la mise en place du menton et de son éventuel intérêt adaptatif restent à l'heure actuelle débattues et plusieurs hypothèses ont été émises concernant l'évolution de cette structure (Lieberman, 2011). Il a été proposé que le menton puisse en partie réduire les pressions importantes dues à la mastication. Cependant, des études de modèles à partir de l'analyse des éléments finis (FEA) ont montré que la présence d'un menton ne modifie pas de manière significative la puissance des pressions et des torsions subies par la mandibule lors de la mastication (Ichim et al., 2006a; Ichim et al., 2006b). Enlow (Enlow, 1990; Enlow et Hans, 1996) a émis l'hypothèse que, chez *Homo sapiens*, la résorption importante du tissu osseux au niveau de la surface antérieure du processus alvéolaire pouvait permettre aux dents, et notamment aux incisives, de conserver une position verticale dans une face particulièrement orthognathe, et donc plus rétractée que celles des autres primates, et notamment des autres hominidés.

Enfin, le menton peut être une structure n'ayant pas d'utilité fonctionnelle particulière. Dans ce cas, il peut être mis en place au travers des modalités d'intégration liant les structures de la mandibule et de la face. Cette intégration peut être génétique au travers des phénomènes de pléiotropie (Cheverud, 1996; Stearns, 2010), développementale notamment au travers des mécanismes de résorption et de déposition osseuses expliqués ci-dessus (Enlow, 1990; Enlow et Hans, 1996) ou purement anatomique, en étant liée à la nécessité de conserver l'intégrité morphologique et fonctionnelle du crâne quand la face se réduit et devient plus orthognathe (Lieberman, 2011).

D.2.2.2 Morphologie de la mandibule des hominidés

Matériel

L'échantillon est composé de 129 mandibules d'hominidés actuels. Il inclut 58 spécimens d'*Homo sapiens*, 29 spécimens de *Pan troglodytes*, 27 spécimens de *Gorilla gorilla* et 15 spécimens de *Pongo pygmaeus*.

Objectif

L'objectif de cette étude est de décrire les variations de conformation des structures mandibulaires au sein d'un échantillon d'individus appartenant aux quatre genres d'hominidés actuels (*Homo*, *Pan*, *Gorilla* et *Pongo*).

Résultats

L'ACP des coordonnées Procrustes des points repères représentant la morphologie de la mandibule chez les hominidés (Figure 16) montre sur l'axe 1, qui explique 71,9% de la variance totale, une différenciation claire entre les humains modernes d'une part (valeurs les plus fortes) et les autres grands singes (*Pan*, *Gorilla* et *Pongo*) d'autre part (valeurs les plus faibles) (Figure 19). Cet axe permet la caractérisation des principales différences existant dans la morphologie de la mandibule entre les humains modernes et les autres grands singes. Vers les valeurs les plus importantes de la PC1, la mandibule est plus courte antéro-postérieurement et plus large médio-latéralement, notamment dans la partie postérieure, au niveau des ramus. Le gnathion (le point le plus antéro-inférieur de la symphyse) est plus projeté vers l'avant et la largeur du ramus est moins importante comparée à la distance entre le processus coronoïde et le condyle mandibulaire. L'axe 2 qui explique 7,1% de la variance totale distingue principalement *Pan*, *Gorilla* et *Pongo*, même si les distributions de ces trois taxons sont en partie superposées. Sur cet axe, en allant vers les valeurs les plus importantes, la mandibule est plus courte antéro-postérieurement, le ramus est plus haut et l'incisure sigmoïde est plus profonde. Le processus coronoïde est déplacé supérieurement par rapport au condyle mandibulaire. Le gnathion s'abaisse et l'infradentale s'élève, augmentant la hauteur relative de la symphyse.

Dans ce groupe de points repères, la régression multiple des coordonnées Procrustes sur la taille centroïde montre une influence significative de l'allométrie ($p < 0,01$). Cette dernière explique une partie importante de la variance totale (44,2%). Sur le graphique, on observe deux groupes : les humains modernes d'une part et d'autre part les autres grands singes (chimpanzé, gorille, orang-outan) qui possèdent une relation similaire entre morphologie et taille centroïde de la face (Figure 19).

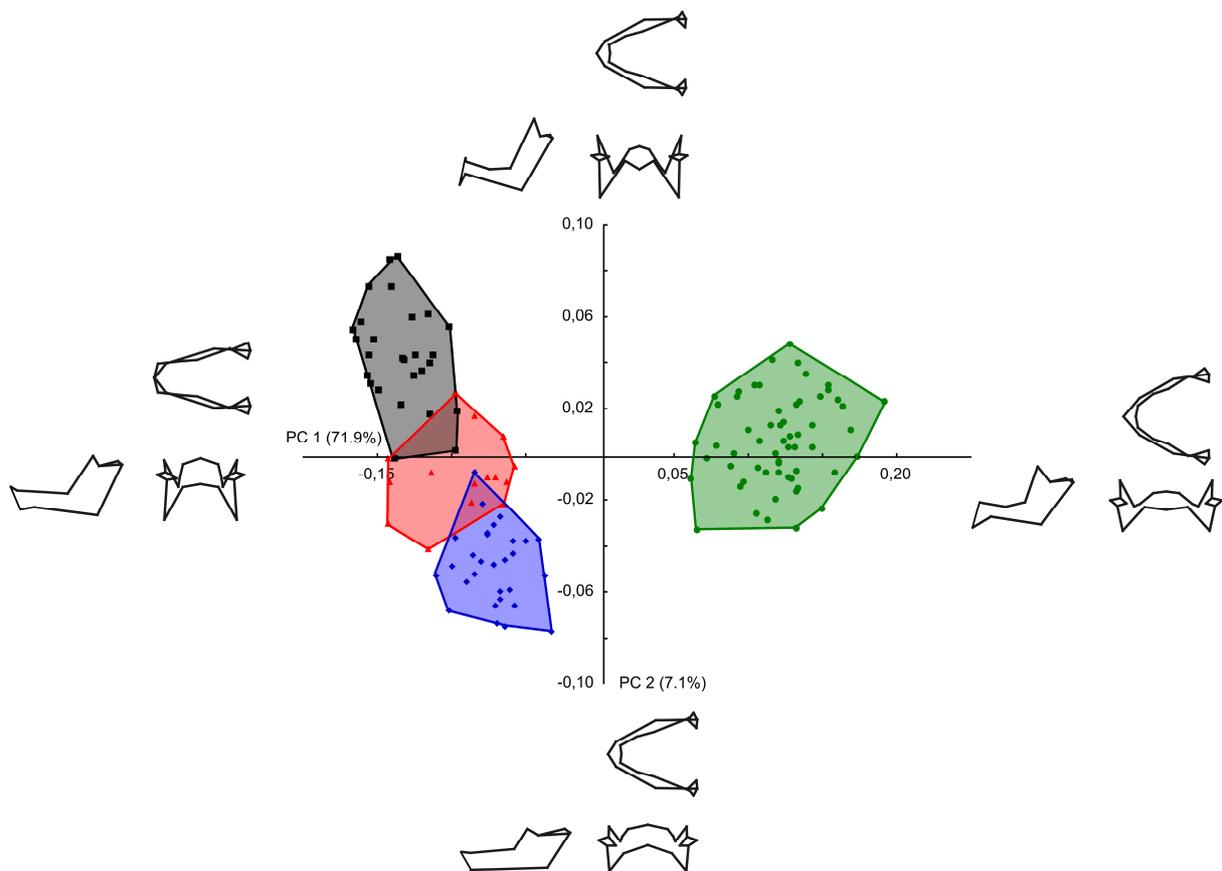


Figure 19. ACP des points repères représentant la mandibule incluant *Homo sapiens*, *Pan troglodytes*, *Gorilla gorilla* et *Pongo pygmaeus*. Les polygones délimitent l'espace occupé par chaque espèce. Rond vert : *Homo sapiens*, losange bleu : *Pan troglodytes*, carré noir : *Gorilla gorilla*, triangle rouge : *Pongo pygmaeus*. Les configurations représentent les changements morphologiques associés à chaque axe.

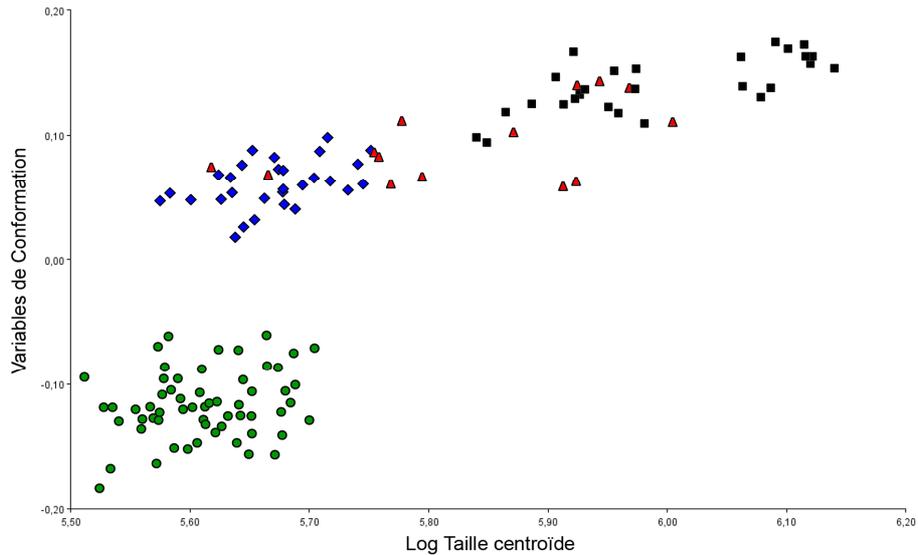


Figure 20. Régression multiple des coordonnées Procrustes des points repères représentant la mandibule chez les hominidés sur le logarithme décimal de la taille centroïde. Rond vert : *Homo sapiens*, losange bleu : *Pan troglodytes*, carré noir : *Gorilla gorilla*, triangle rouge : *Pongo pygmaeus*.

Discussion

Outre les différences morphologiques importantes entre les humains et les autres primates décrites dans l'analyse en composantes principales précédente (Figure 17), cette étude montre des variations entre les humains et les autres grands singes dont une part importante est expliquée par la taille des individus. Ce résultat est principalement dû aux différences importantes dans la valeur de la taille centroïde entre *Gorilla* et *Homo*, chacun de ces taxons occupant une position extrême sur la première composante principale de l'ACP. La régression de la forme sur la taille centroïde montre que, contrairement à ce qui est observé pour la face, pour la mandibule *Pongo* partage un même rapport entre conformation et taille que *Pan* et *Gorilla*. Les différences dans la morphologie de la mandibule entre ces trois taxons sont donc en partie dues à l'effet de taille. Les humains modernes possèdent quant à eux une morphologie très différente et se situent loin de cette droite de régression.

La hauteur du ramus de la mandibule est un des caractères majeurs qui différencient *Pan*, *Pongo* et *Gorilla*. En effet, pour des mandibules de même largeur, le ramus est moins haut et orienté plus obliquement chez le chimpanzé que chez l'orang-outan et le gorille (Humphrey et al., 1999; Taylor, 2006a). La réduction de la longueur relative du ramus, qui fonctionne comme un bras de levier lors des phases d'ouverture et de fermeture de la mandibule, permet d'augmenter la valeur de l'angle d'ouverture maximal de la mâchoire mais réduit la puissance de mastication (Kieser, 1999; Lieberman, 2011). Il a été proposé que cette

spécificité des chimpanzés puisse faciliter la préparation de certains types de nourriture, notamment le pelage ou l'épluchage des fruits (Humphrey et al., 1999). Elle pourrait également être liée à l'importante capacité des chimpanzés à communiquer à l'aide d'expressions faciales. Ces derniers possèdent en effet un répertoire d'expressions du visage riche et complexe qui présente de nombreuses similitudes physiques et fonctionnelles avec celles des humains (Parr et Waller, 2006; Parr et al., 2007). Par ailleurs, cette analyse permet de confirmer d'autres spécificités des chimpanzés. Ainsi *Pan* possède une incisive sigmoïde moins profonde, un foramen mentonnier situé plus bas et une symphyse mandibulaire moins haute que chez *Pongo* et *Gorilla* (Guy et al., 2008; Humphrey et al., 1999). D'autre part, on observe également vers les valeurs les plus élevées de l'axe 2 plusieurs caractéristiques propres à *Gorilla*, notamment la présence d'un ramus mandibulaire très haut sur l'axe antéro-supérieur, un processus coronoïde plus haut que le condyle mandibulaire et une incisive sigmoïde située plus près du condyle que du processus coronoïde (Rak et al., 2007; Taylor, 2006a).

Les différences importantes dans la morphologie de la mandibule des hominidés actuels sont en partie dues à des différences dans l'évolution développementale et fonctionnelle de cette structure. Les hominidés actuels possèdent des régimes alimentaires relativement différents, incluant de manière prédominante des feuilles chez *Gorilla gorilla*, des fruits chez *Pan troglodytes* et *Pongo pygmaeus* et de la nourriture souvent préparée et cuite chez *Homo sapiens* (Lieberman, 2011; Taylor, 2006a; Taylor, 2006b). Ainsi, chacun de ces régimes alimentaires impliquent des modifications anatomiques spécifiques de la mandibule afin de pouvoir fractionner et assimiler au mieux le type de nourriture correspondant. Chaque espèce d'hominidé possède également des fonctions particulières impliquant la mandibule. On peut citer par exemple le langage parlé chez les humains modernes (Lieberman, 1984; Lieberman, 2006) ou l'expansion des sacs vocaux chez les orangs-outans, dont il a été supposé qu'elle facilite la vocalisation (Hewitt et al., 2002; Nishimura et al., 2007).

D.2.3 Synthèse

Le but de cette partie (section D.2) est de décrire les variations liées à la morphologie de la face et de la mandibule à l'aide d'analyses en composantes principales afin de définir et d'interpréter les variations morphologiques observées au sein des primates et dans le groupe des hominidés.

Au sein de l'ordre des primates, les caractéristiques décrites, comme la morphologie de la face inférieure, l'orientation des orbites ou la morphologie de la mandibule en vue supérieure, permettent de distinguer clairement les groupes des strepsirrhiniens, des cercopithécoïdes et des hominoïdes. A l'inverse, d'autres traits sont partagés par des taxons appartenant à des groupes différents, et ayant des morphologies crâniofaciales distinctes. Ainsi, la réduction de la face antérieure est une caractéristique partagée par certains strepsirrhiniens (*Propithecus*), cercopithécoïdes (*Procolobus* et *Colobus*) et hominoïdes (*Hylobates* et *Homo*).

Dans l'espace morphologique défini par les analyses en composantes principales caractérisant la morphologie de la face (Figure 11) et la morphologie de la mandibule (Figure 17), *Hylobates* est plus proche des cercopithécoïdes que des autres hominoïdes, et notamment des genres *Pan*, *Gorilla* et *Pongo*. *Homo* possède également une morphologie particulière pour les hominoïdes et pour les hominidés. En effet, en plus d'une face courte et orthognathe, *Homo* est caractérisé par une face large, des orbites de taille importante relativement à la taille de la face, et une arcade dentaire inférieure parabolique associée à un corpus et un ramus court. *Gorilla* se distingue par une morphologie particulière de la face moyenne qui est projetée antérieurement. Aussi, même si *Gorilla* partage de nombreux traits avec *Pan*, ce dernier possède une face et une ouverture piriforme relativement moins larges, et un ramus de la mandibule plus court et plus oblique. Enfin, *Pongo* est caractérisé par des orbites plus hautes que larges, un orifice piriforme étroit et une distance interorbitaire réduite. L'ensemble des caractéristiques faciales et mandibulaires des hominidés est résumé dans les tables ci-dessous (Table 13 et Table 14).

Concernant les relations entre les morphologies de la face et de la mandibule, on peut noter l'existence de distributions comparables dans l'espace morphologique des deux premières composantes principales pour l'analyse des variations de la face (Figure 11 et Figure 14) et pour l'analyse des variations de la mandibule (Figure 17 et Figure 19). Ce résultat confirme la présence d'une relation entre la morphologie de la face et la morphologie de la mandibule permettant notamment de préserver l'intégrité fonctionnelle de la mâchoire. Il souligne la nécessité d'étudier les relations morphologiques existant entre les structures crâniofaciales afin de comprendre les modalités de mise en place des caractéristiques de la face. C'est ce à quoi la suite de cet exposé sera consacrée.

Table 13. Synthèse des résultats de l'analyse en composantes principales des points repères de la face des hominidés. + : valeur forte par rapport aux autres taxons, = : valeur intermédiaire, - : valeur faible.

	Taille relative des orbites	Hauteur des orbites	Largeur orifice piriforme	Distance interorbitaire	Largeur de la face
<i>Homo sapiens</i>	+	-	=	+	+
<i>Pan troglodytes</i>	-	-	=	=	-
<i>Gorilla gorilla</i>	-	-	+	=	=
<i>Pongo pygmaeus</i>	-	+	-	-	=

Table 14. Synthèse des résultats de l'analyse en composantes principales des points repères de la mandibule des hominidés. + : valeur forte par rapport aux autres taxons, = : valeur intermédiaire, - : valeur faible.

	Longueur corpus	Forme upsiloïde	Hauteur ramus
<i>Homo sapiens</i>	-	-	-
<i>Pan troglodytes</i>	+	+	-
<i>Gorilla gorilla</i>	+	+	+
<i>Pongo pygmaeus</i>	+	+	+

E Etude de l'intégration entre la face, le basicrâne et la mandibule

E.1 Méthodes exploratoires et méthodes de confirmation

E.1.1 Méthodes exploratoires

Dans une région comme le crâne où les relations d'intégration entre les différentes structures anatomiques sont complexes, il est crucial de pouvoir identifier les modules existant avant de pouvoir tester les schémas d'intégration qui les lient. Ceci est rendu possible par l'utilisation de méthodes exploratoires. Ce type d'analyses permet d'identifier des modules sans utiliser d'hypothèses préalables et sans intervention *a priori* de l'opérateur (Goswami, 2010). Parmi les méthodes exploratoires existantes, j'ai choisi d'utiliser l'analyse de regroupement hiérarchique (ou analyse « cluster ») (Legendre et Legendre, 1998). Elle a été utilisée notamment pour tenter de définir des modules dans le cadre d'études portant sur l'intégration morphologique, notamment pour des mandibules de rongeurs (Monteiro et al., 2005; Zelditch et al., 2008; Zelditch et al., 2009), ou pour des crânes de macaques (Cheverud, 1982; Goswami, 2010). Aucune étude de ce type n'a pour l'instant porté sur le crâne des hominidés actuels ou fossiles. Pourtant, au sein de ces taxons, la définition des différents modules composant le crâne est essentielle à la compréhension de la mise en place des structures faciales, que ce soit au cours de l'évolution ou au cours du développement. Les données sur l'intégration génétique, développementale et fonctionnelle sont nombreuses pour ces groupes (c'est également le cas pour les rongeurs) (Klingenberg, 2013; Marcucio et al., 2011; Parsons et al., 2011; Pavlicev et Wagner, 2012). Cette littérature importante permet d'enraciner les résultats obtenus à l'aide des méthodes exploratoires dans un cadre plus vaste permettant d'éclairer les modalités d'intégration mis en jeu.

E.1.2 Méthodes de confirmation

Les méthodes de confirmation sont des outils statistiques permettant de tester l'intégration entre des modules prédéfinis (Zelditch et al., 2008; Zelditch et al., 2009). Elles permettent (1) de tester si un jeu de données confirme ou infirme une hypothèse d'intégration entre plusieurs structures et (2) de comparer ces schémas pour différents taxons. Elles impliquent donc nécessairement d'avoir une idée *a priori* sur la localisation des modules présents dans la structure osseuse étudiée et sur la façon dont ils s'intègrent entre eux

(Goswami, 2010). L'analyse des moindres carrés partiels (« Partial Least Squares analysis » ; PLS) (Rohlf et Corti, 2000) est très utilisée dans la littérature (Bastir et al., 2010; Bruner et al., 2010; Mitteroecker et Bookstein, 2008; Singh et al., 2012; Zelditch et al., 2004). Cette méthode de confirmation est particulièrement pertinente pour comparer des modules qui sont situés sur des structures non-fusionnées ou facilement distinguables, comme la mandibule et le crâne (Bastir et al., 2004), les dents entre elles (Gómez-Robles et al., 2011) ou les os longs des membres inférieurs et supérieurs (Young et al., 2010b). Cependant, pour l'étude de structures composées d'éléments osseux fusionnés les uns aux autres, comme c'est le cas du crâne, l'utilisation des méthodes de confirmation peut être plus problématique. En effet, dans ce cas, la désignation *a priori* des modules peut être complexe, car il n'y a pas toujours de limite anatomique pouvant être définie facilement entre les différentes unités. De plus, les limites des modules ne correspondent pas nécessairement aux limites des os. Pour ces raisons, les modules utilisés dans le cadre des méthodes de confirmation sont définis à partir d'informations issues de la littérature portant sur l'évolution et le développement des structures étudiées, ainsi que sur les relations génétiques, développementales et/ou fonctionnelles pouvant exister entre les différentes structures osseuses impliquées (Goswami, 2010; Monteiro et al., 2005; Singh et al., 2012; Zelditch et al., 2008).

E.2 Application des méthodes exploratoires

Le but de ce travail est d'utiliser l'analyse de regroupement hiérarchique en tant que méthode exploratoire afin d'identifier et de comparer les modules du crâne chez quatre genres d'hominidés actuels (*Homo*, *Pan*, *Gorilla* et *Pongo*). Il s'agit de vérifier, *a posteriori*, si les modules identifiés confirment les hypothèses des travaux précédents, basées notamment sur l'évolution et le développement des structures crâniennes.

Matériel et méthodes

Matériel

L'étude a été effectuée sur 67 crânes numérisés d'humains modernes (*Homo sapiens*), 33 crânes de chimpanzés communs (*Pan troglodytes*), 28 crânes de gorilles (*Gorilla gorilla*) et 15 crânes d'orangs-outans (*Pongo pygmaeus*). L'échantillon est composé de spécimens des deux sexes, tous considérés comme adultes (troisièmes molaires en occlusion).

Acquisition des données

Dans le cadre de cet étude, 38 points repères 3D ont été placés sur la surface des crânes numérisés. Il s'agit de points sagittaux et latéraux (côté gauche) situés sur la face et le basicrâne. Une partie des points est située sur la surface extérieure du basicrâne tandis que les autres sont situés dans la boîte crânienne (Figure 21). Ces points repères sont classiquement utilisés dans la littérature pour décrire la morphologie du crâne (Baab et al., 2010; Guy et al., 2005; Lieberman et al., 2007; Singh et al., 2012).

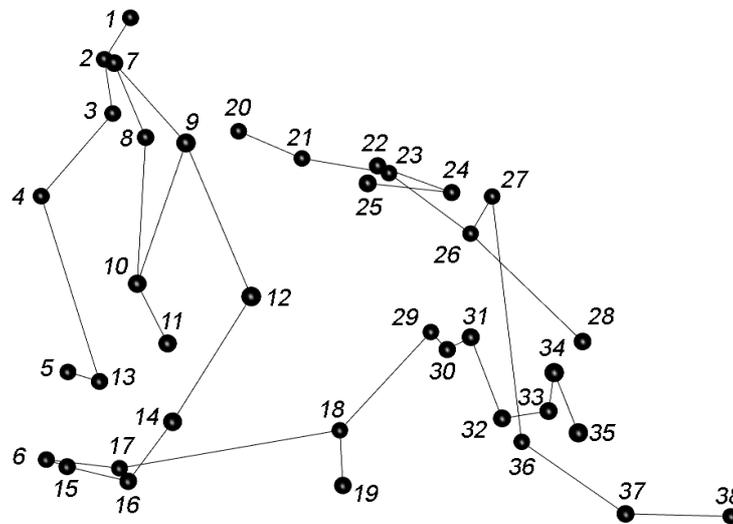


Figure 21. Points repères utilisés dans l'étude de l'intégration crâniofaciale à l'aide de la méthode d'analyse des regroupements hiérarchiques.

- | | |
|---------------------------------|-----------------------------------|
| 1: Torus supraorbitaire | 20: Foramen caecum |
| 2: Glabellle | 21: Cribriforme postérieur |
| 3: Nasion | 22: Sphenoidale |
| 4: Rhinion | 23: Canal optique |
| 5: Nasospinale | 24: Processus clinioïde antérieur |
| 6: Prosthion | 25: Fissure orbitaire supérieure |
| 7: Marge supérieure de l'orbite | 26: Sella |
| 8: Dacryon | 27: Dorsum sellae |
| 9: Frontomolare orbitale | 28: Méat acoustique interne |
| 10: Zygoorbitale | 29: Hormion |
| 11: Foramen infraorbitaire | 30: Foramen lacerum |
| 12: Jugale | 31: Foramen ovale |
| 13: Alare | 32: Canal carotidien |
| 14: Zygomaxillare | 33: Fosse jugulaire |
| 15: Alveolar I2 | 34: Fissure pétrotympanique |
| 16: Alveolar P3 | 35: Méat acoustique externe |
| 17: Canal incisif | 36: Basion |
| 18: Staphylyon | 37: Condyle occipital |
| 19: Alveolar postérieur | 38: Opisthion |

L'analyse de regroupement hiérarchique est une méthode exploratoire polyvalente qui permet d'assigner des traits, ici des points repères, à des groupes, ici des modules. Les analyses de regroupement produiront toujours des regroupements, même si les relations entre les traits montrent des relations ténues ou inexistantes. Il est donc important d'évaluer si les données s'ajustent bien au dendrogramme représentant les regroupements inférés par l'analyse. Cet ajustement est habituellement évalué à l'aide d'un coefficient de corrélation cophénétique (Sokal et Rohlf, 1998), qui permet de définir si les mesures de distance entre les objets produits par la méthode d'agrégation correspondent aux distances dans la matrice de corrélation originale (Legendre et Legendre, 1998).

Au sein d'un regroupement, la distance entre deux traits est toujours plus courte que n'importe quelle distance à un trait en dehors du regroupement. J'ai choisi la distance euclidienne, souvent utilisée dans les analyses morphométriques car elle décrit la distance linéaire la plus courte entre deux objets ayant été définis avec des variables continues dans un espace orthonormé. Les distances euclidiennes sont calculées entre les traits, en utilisant le poids, c'est-à-dire la valeur du vecteur propre, de chacun des traits sur chaque composante principale de la matrice de corrélation (Cheverud, 1982; Goswami, 2010).

Dans une analyse de regroupement hiérarchique, les traits sont classés de façon hiérarchique avec des regroupements incluant des effectifs réduits, rassemblés au sein de regroupements de plus en plus importants (Legendre et Legendre, 1998). La méthode de rassemblement hiérarchique de Ward (1963) est une méthode d'agrégation très largement utilisée car elle produit des regroupements compacts en minimisant la variance des distances au sein d'un regroupement (Cheverud, 1982; Goswami, 2006; Zelditch et al., 2008). Le principal défaut de cette méthode est qu'elle ne maximise pas la corrélation cophénétique et peut donc donner des valeurs de coefficient relativement faibles (Farris, 1969; Zelditch et al., 2008). Afin de palier à ce problème et comme dans l'étude de Zelditch et al. (2008), les analyses de regroupement sont effectuées en parallèle avec une autre méthode : la méthode UPGMA (« Unweighted Pair Group Method with Arithmetic mean ») (Sokal et Michener, 1958).

Pour chaque taxon, une analyse Procrustes est réalisée sur l'ensemble des points repères (Bookstein, 1991; Rohlf et Slice, 1990). Les valeurs des vecteurs propres de chaque trait sur chaque composante principale sont ensuite obtenues à l'aide d'une analyse en composantes principales (ACP) effectuée sur les coordonnées Procrustes. Les ACP sont

réalisées séparément pour chaque taxon, à l'aide du logiciel MorphoJ v1.02 (Klingenberg, 2011). Dans mon étude, les variables sont les coordonnées x, y et z de chaque point repère. Elles peuvent être traitées séparément ou ensemble. Si chaque coordonnée est traitée de façon indépendante, les coordonnées x, y ou z d'un même point repère peuvent appartenir à des modules différents. Cette situation est anatomiquement difficile à concevoir et elle ne reflète généralement pas une réalité biologique. Il est donc préférable de traiter chaque point repère comme une seule variable (Goswami, 2010). Pour cela, l'influence i d'un point repère sur une composante principale donnée est calculée comme étant la racine carrée de la somme des coordonnées au carré, c'est-à-dire $i = \sqrt{x^2 + y^2 + z^2}$. Cette valeur correspond de manière exacte à la quantité de changements dictée par les vecteurs propres pour un point repère donné (Baab et McNulty, 2009). Ainsi, les points repères qui sont regroupés ensemble dans le dendrogramme sont des points qui se déplacent avec la même « quantité de changements » sur les mêmes axes de l'ACP. Il est alors possible d'émettre l'hypothèse qu'ils appartiennent donc très probablement aux mêmes modules. Les axes ayant des valeurs propres importantes sont nécessairement ceux qui portent le plus d'information sur les relations entre les points repères. Afin de prendre en compte ce phénomène, les analyses sont réalisées uniquement sur les vecteurs propres qui correspondent à des axes dont la valeur propre représente plus de 5% de la variance totale. L'analyse de regroupement hiérarchique et le calcul du coefficient de corrélation cophénétique ont été réalisés avec le logiciel Past V2.17 (Hammer et al., 2001).

Résultats

Les analyses de regroupements hiérarchiques sont réalisées indépendamment chez *Homo sapiens*, *Pan troglodytes*, *Gorilla gorilla* et *Pongo pygmaeus* (*Homo*, Figure 22 et Figure 23 ; *Pan*, Figure 24 et Figure 25 ; *Gorilla*, Figure 26 et Figure 27 ; *Pongo*, Figure 28 et Figure 29). Chez *Homo*, cela inclut les 5 premières composantes principales et chez *Pan*, *Gorilla* et *Pongo*, les 6 premières composantes principales. Les points repères sont agrégés en six regroupements principaux, au sein desquels les distances euclidiennes sont les plus courtes (Goswami, 2010).

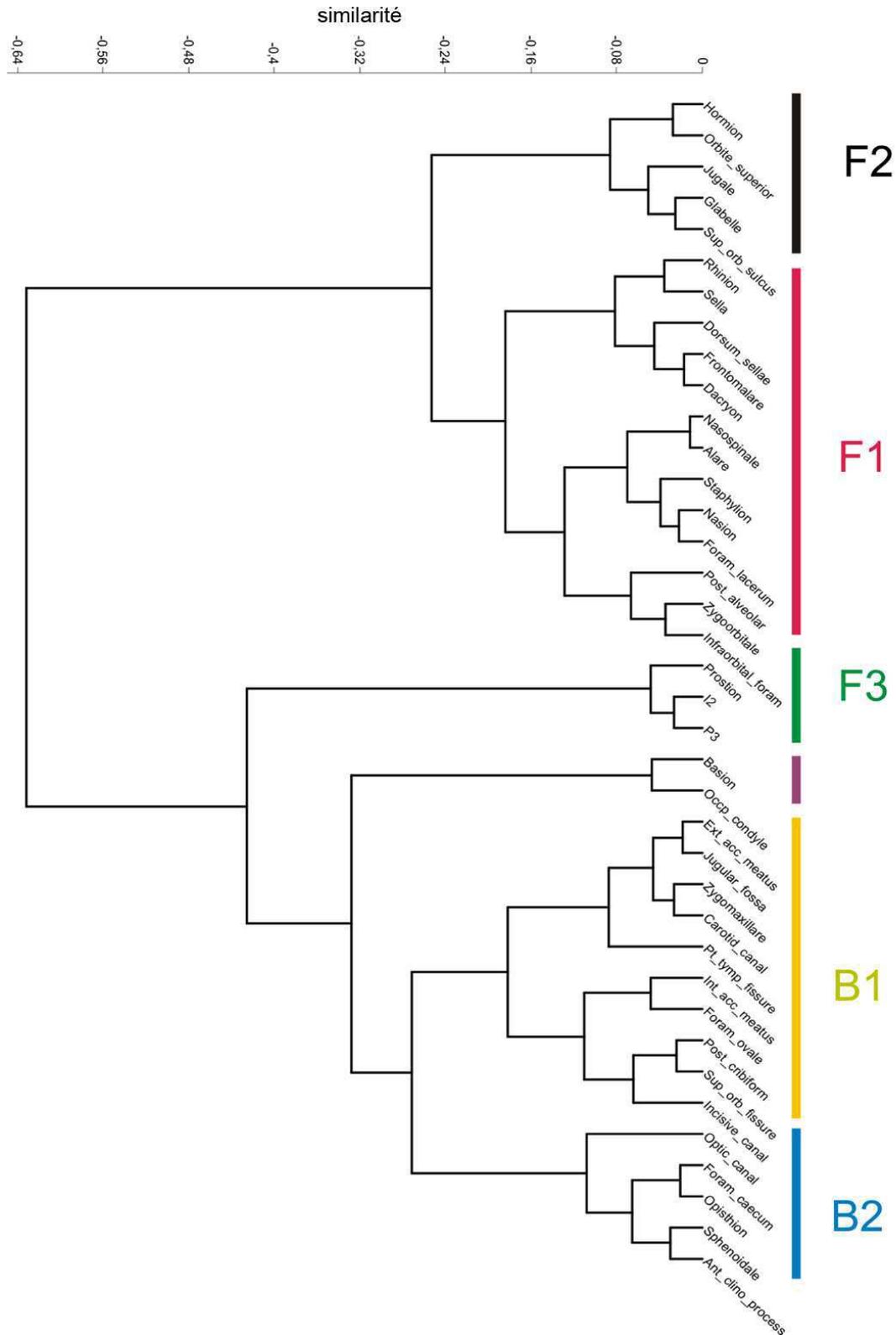


Figure 22. Dendrogramme des points repères chez *Homo*, calculé à partir des vecteurs propres des composantes principales ayant des valeurs propres représentant plus de 5% de la variance totale.

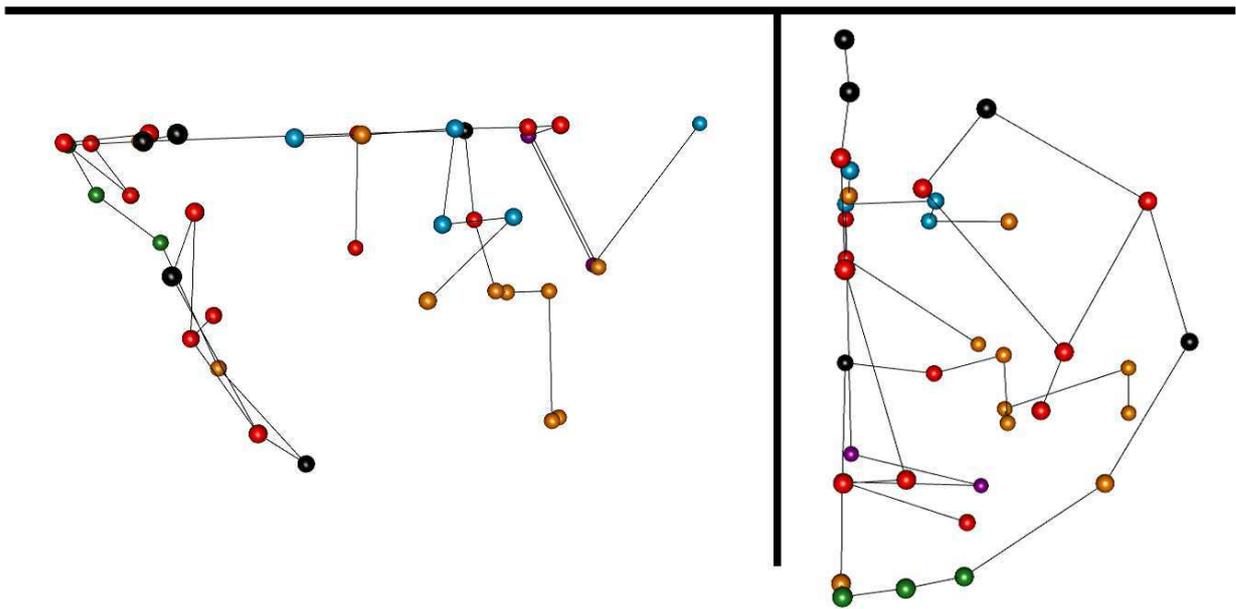
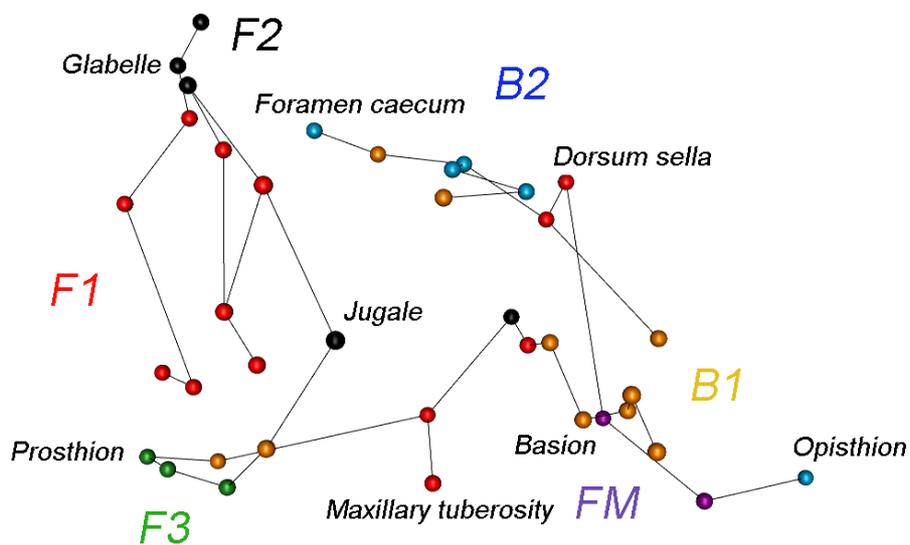


Figure 23. Positions des regroupements de points repères issus du dendrogramme ci-dessus, sur un crâne d'humain moderne en vues sagittale (a), supérieure (b) et frontale (c).

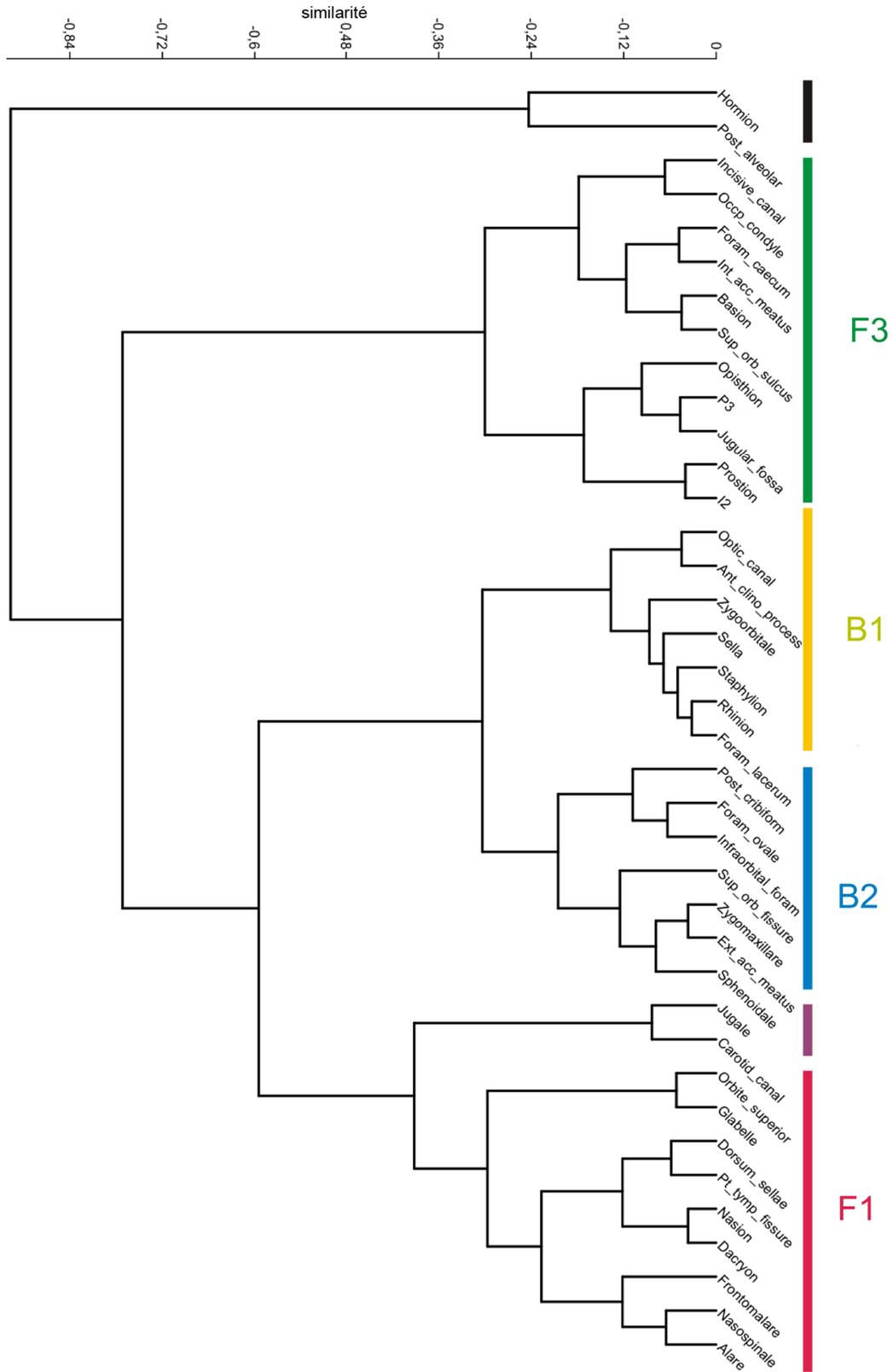


Figure 24. Dendrogramme des points repères chez *Pan*, calculé à partir des vecteurs propres des composantes principales ayant des valeurs propres représentant plus de 5% de la variance totale.

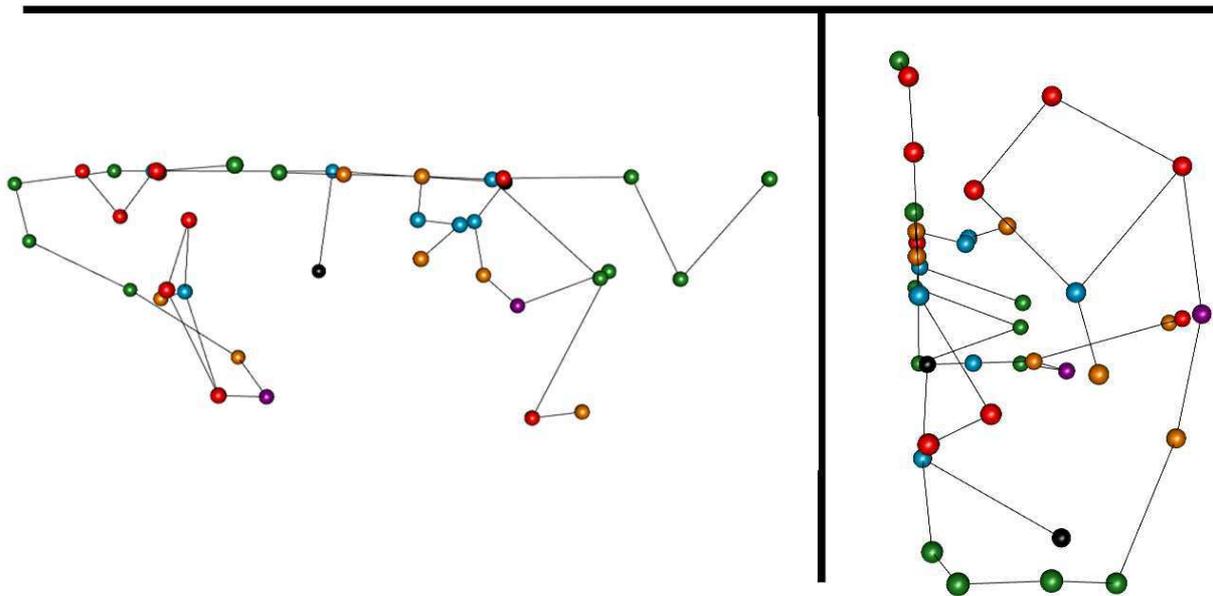
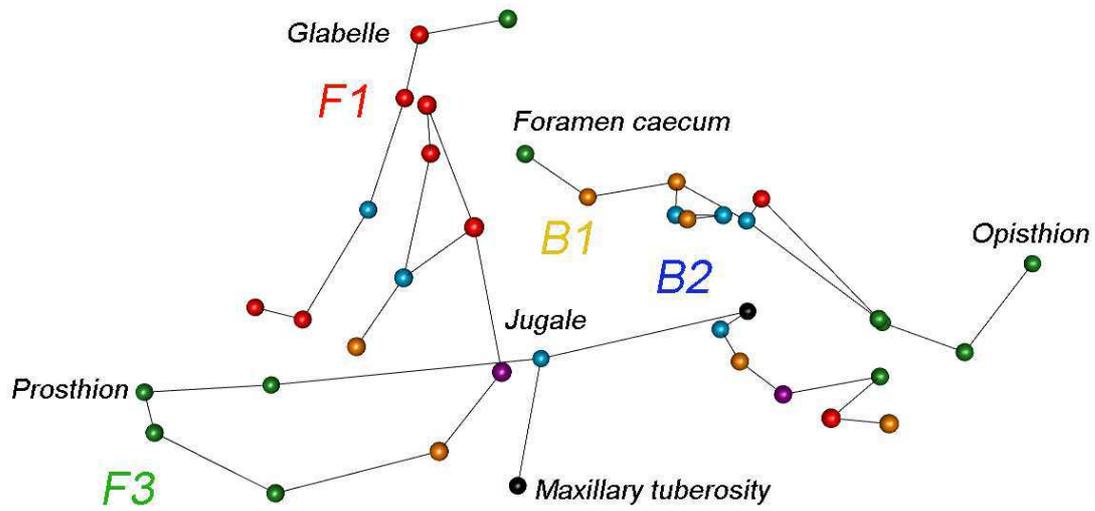


Figure 25. Positions des regroupements de points repères issus du dendrogramme ci-dessus, sur un crâne de chimpanzé en vues sagittale (a), supérieure (b) et frontale (c).

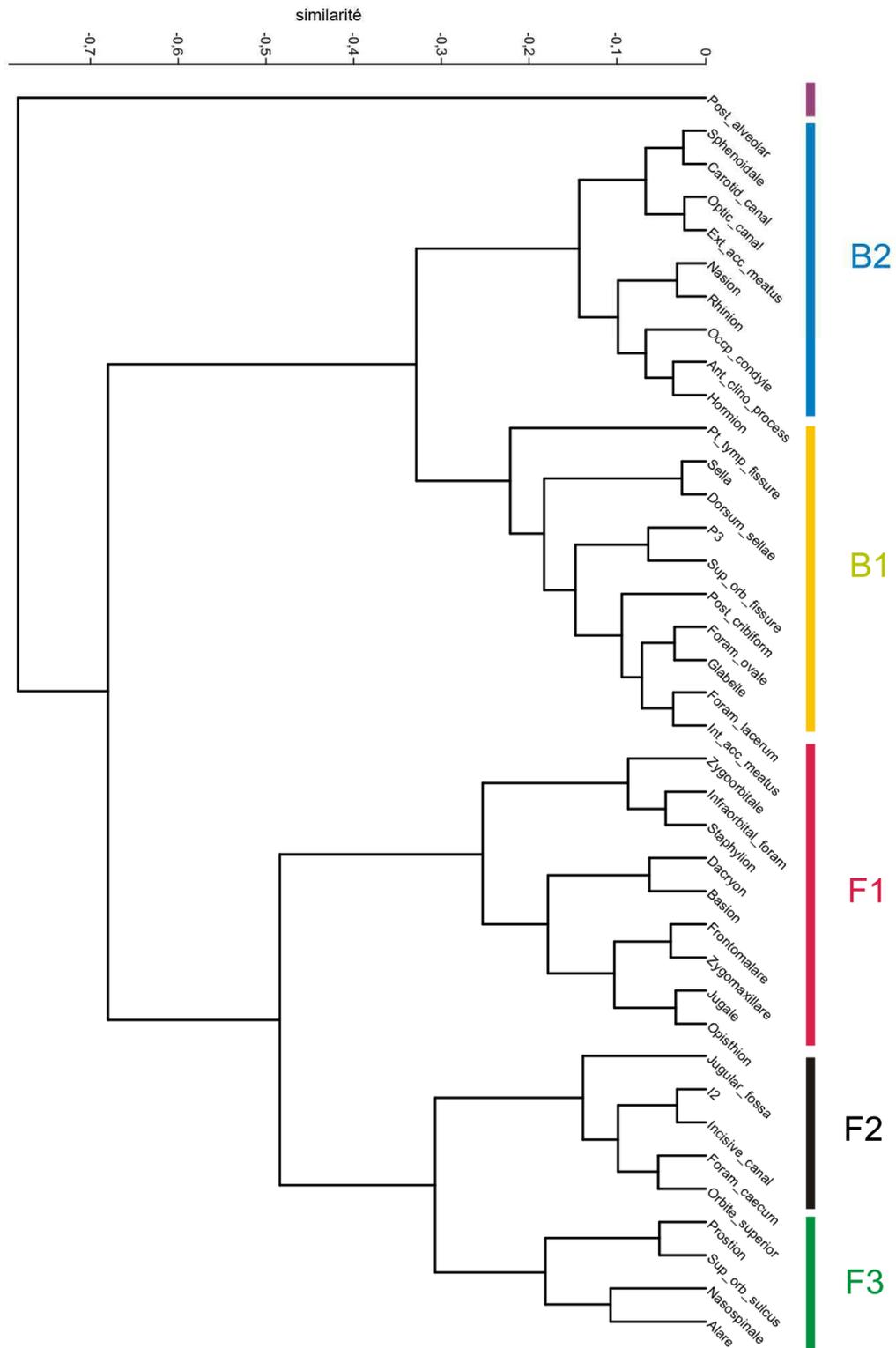


Figure 26. Dendrogramme des points repères chez *Gorilla*, calculé à partir des vecteurs propres des composantes principales ayant des valeurs propres représentant plus de 5% de la variance totale.

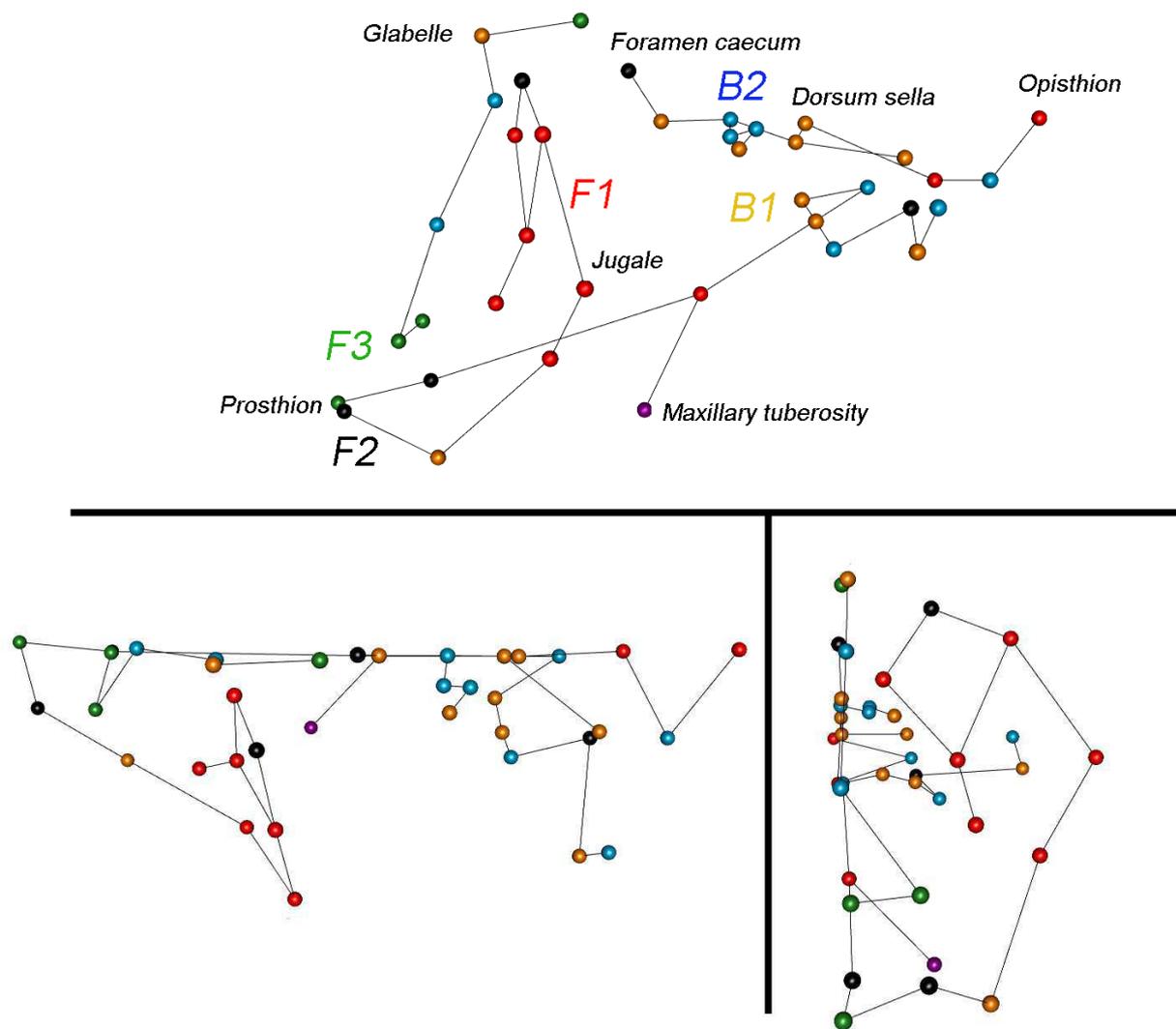


Figure 27. Positions des regroupements de points repères issus du dendrogramme ci-dessus, sur un crâne de gorille en vues sagittale (a), supérieure (b) et frontale (c).

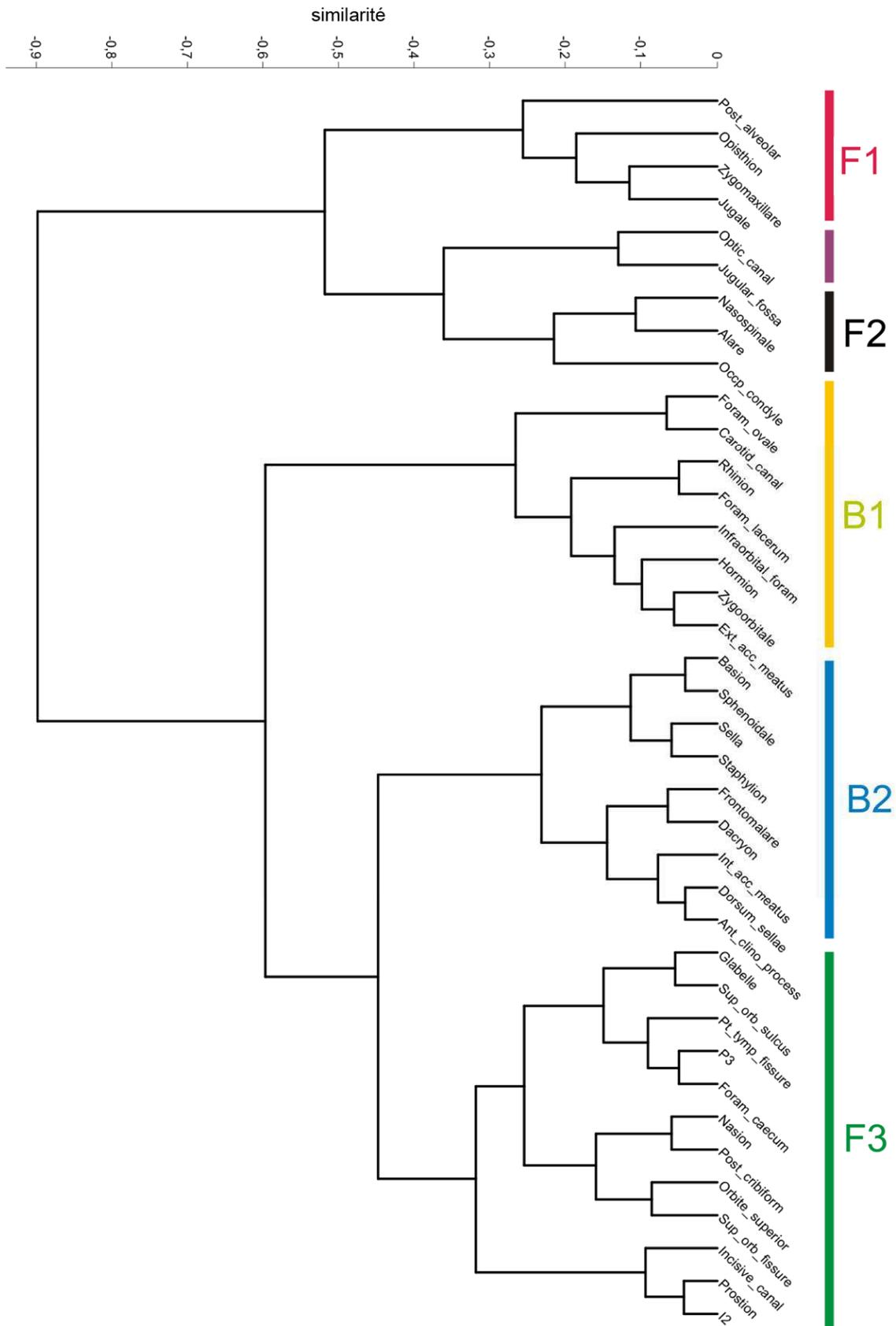


Figure 28. Dendrogramme des points repères chez *Pongo*, calculé à partir des vecteurs propres des composantes principales ayant des valeurs propres représentant plus de 5% de la variance totale.

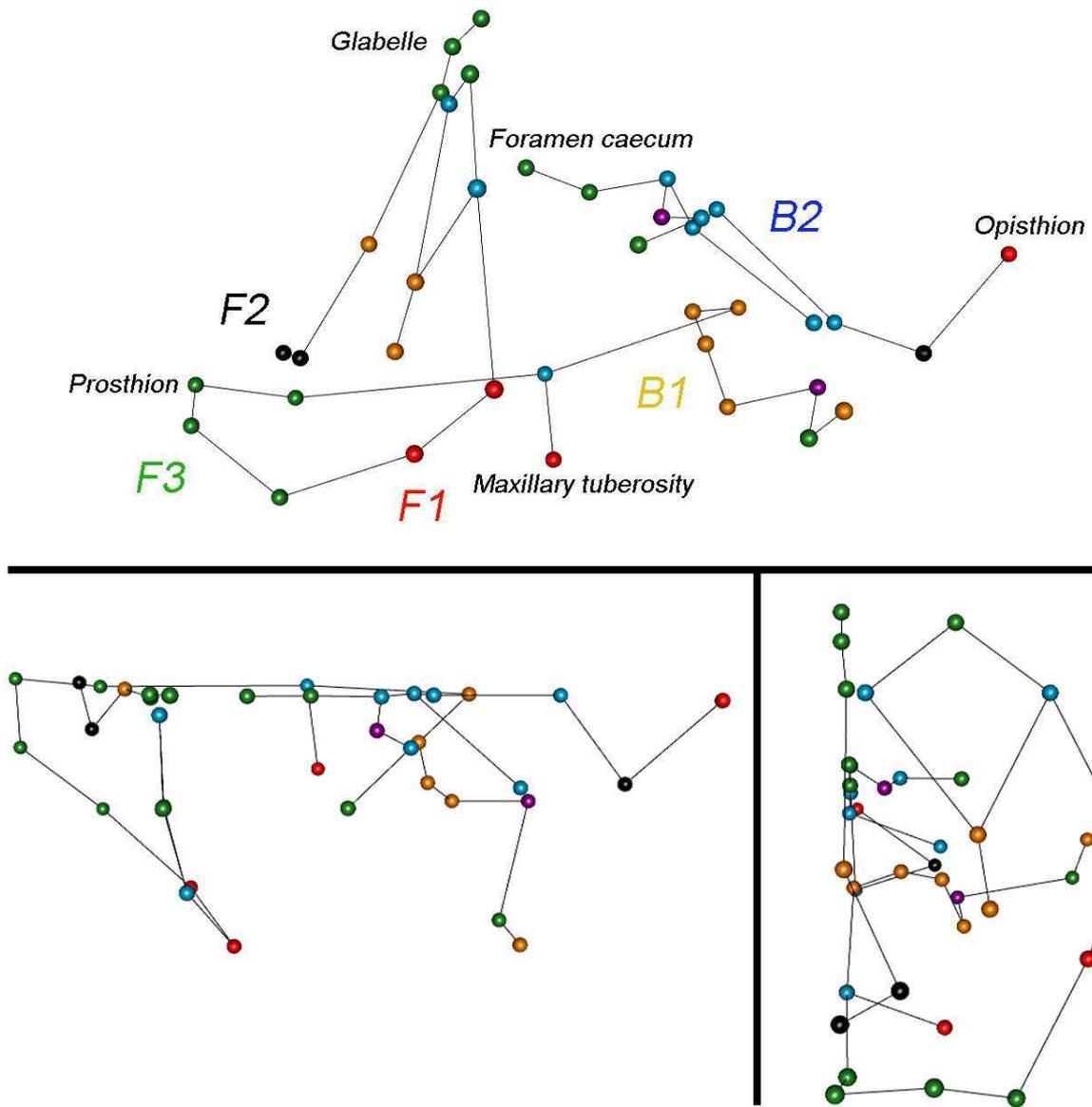


Figure 29. Positions des regroupements de points repères issus du dendrogramme ci-dessus, sur un crâne d'orang-outan en vues sagittale (a), supérieure (b) et frontale (c).

Coefficient cophénétique

Avec la méthode de Ward, les coefficients de corrélation cophénétique sont assez faibles pour l'ensemble des analyses de regroupement hiérarchique (Table 15). Avec la méthode UPGMA, les coefficients de corrélation cophénétique sont au-dessus de 0,85 pour *Pan* et pour *Gorilla*. Ils en sont proches pour *Homo* et *Pongo*. Cette valeur de 0,85 est la limite généralement acceptée au dessus de laquelle les regroupements hiérarchiques définis par l'analyse peuvent être considérés comme non-aléatoires (Zelditch et al., 2008). Avec la méthode UPGMA, les regroupements (non-figurés ici) sont très proches de ceux obtenus avec la méthode de Ward.

Table 15. Valeurs des coefficients de corrélation cophénétique avec les méthodes de Ward et UPGMA pour les analyses de regroupement hiérarchique effectuées sur les vecteurs propres correspondant aux axes dont la valeur propre représente plus de 5% de la variance totale.

	Coefficient cophénétique	
	Ward	UPGMA
<i>Homo</i>	0,56	0,82
<i>Pan</i>	0,65	0,86
<i>Gorilla</i>	0,56	0,88
<i>Pongo</i>	0,71	0,80

Définitions des regroupements

Homo. Chez *Homo sapiens*, deux regroupements (F1 et F2) incluent essentiellement des points repères situés sur la face moyenne (rhinion, nasospinale et jugale), la face supérieure (nasion, glabelle, point le plus supérieur de l'orbite) et la face postérieure (staphylion et tubérosité maxillaire) (Figure 23). Un troisième regroupement (F3), bien distinct des deux autres (Figure 22) comprend des points situés sur la partie inférieure du maxillaire (prosthion, I2, P3). On compte également chez l'homme moderne deux regroupements situés principalement sur le basicrâne (B1 et B2), à la fois dans la boîte crânienne et à l'extérieur de celle-ci (Figure 23). Ces deux regroupements (B1 et B2) sont plus proches entre eux que de n'importe quel autre regroupement (Figure 22). Les points appartenant au regroupement B1 sont principalement latéraux. A l'inverse, les points du regroupement B2 sont essentiellement médiaux. Les deux points composant le dernier regroupement (FM) délimitent antérieurement et latéralement le foramen magnum (basion et condyle occipital). Les humains modernes sont

le seul groupe pour lequel les regroupements du basicrâne (B1 et B2) ne s'étendent pas à la face

Pan. Chez *Pan*, le regroupement F1 inclut principalement des points de la face moyenne et supérieure (alare, nasion et glabelle) (Figure 25). Le regroupement F3 inclut, comme chez *Homo*, les points de la face inférieure (prosthion, I2, I3 et foramen incisif) mais également des points situés dans la partie médiale du basicrâne (foramen caecum et points délimitant le foramen magnum). Les regroupements B1 et B2 sont majoritairement basicrâniens mais incluent également des points de la face (rhinion, zygoorbitale et foramen infraorbitaire). Au niveau du basicrâne, les regroupements B2 et F3 sont majoritairement médiaux et le regroupement B1 est en grande partie composé de points latéraux. Comme chez *Homo*, le regroupement F3 est bien distinct du regroupement F1 et les regroupements B1 et B2 sont plus proches entre eux que de n'importe quel autre regroupement (Figure 24).

Gorilla. Chez *Gorilla*, le regroupement F1 est, comme chez *Homo* et *Pan*, principalement composé de points de la face moyenne et supérieure (Figure 27). Les regroupements F2 et F3, qui sont plus proches entre eux que de n'importe quel autre regroupement (Figure 26), incluent notamment des points de la face inférieure (prosthion, I2 et foramen incisif) et de l'ouverture pyriforme (alare et nasospinale). Comme chez *Homo* et *Pan*, les regroupements B1 et B2 sont situés majoritairement sur le basicrâne (Figure 27) et sont plus proches entre eux que de n'importe quel autre regroupement (Figure 26). Enfin, comme chez le chimpanzé, les regroupements basicrâniens (B1 et B2) incluent également des points de la face (rhinion, nasion et glabelle). Cependant, contrairement aux autres taxons, les regroupements B1 et B2 ne sont pas bien distingués en regroupement latéral pour B1 et regroupement médial pour B2.

Pongo. Chez *Pongo*, le regroupement F3 inclut les points de la face inférieure (prosthion, I2, I3) mais également, comme chez *Pan*, des points du basicrâne médial (foramen caecum, point postérieur de la lame cribreuse et fissure orbitaire supérieure) (Figure 29). Les regroupements F1 et F2 sont essentiellement faciaux. Comme chez *Pan*, au niveau du basicrâne, les regroupements B2 et F3 sont majoritairement médiaux et le regroupement B1 est en grande partie composé de points latéraux. De plus, comme c'est le cas pour *Pan* et *Gorilla*, ces regroupements basicrâniens incluent également des points de la face, notamment le sulcus supraorbitaire, la glabelle et le nasion pour le regroupement F3, le dacryon et le

frontomale pour le regroupement B2, et le rhinion, le zygoorbitale et le foramen infraorbitaire pour le regroupement B1.

Synthèse. Chez les quatre genres étudiés, on retrouve donc deux regroupements faciaux (F1 et F2), deux regroupements basicraniens (B1 et B2) et un regroupement F3 qui inclut des points de la face inférieure et qui peut également inclure des points du basicrâne (*Pan* et *Pongo*) (Figure 30). Dans la majorité des analyses (*Homo*, *Pan* et *Pongo*), le regroupement B2 et le regroupement F3, si ce dernier inclut des points du basicrâne, sont principalement composés de points repères situés dans la partie médiale du basicrâne. Le regroupement B1 est quant à lui majoritairement composé de points situés dans la partie latérale du basicrâne. Cette caractéristique n'est pas observée chez le gorille. Chez *Pan*, *Gorilla* et *Pongo*, les regroupements du basicrâne (B1 et B2) peuvent s'étendre à la face (Figure 30).

Discussion

Plusieurs regroupements sont communs à la plupart des taxons étudiés : « face moyenne et supérieure », « face inférieure », « basicrâne ». La distribution des principaux modules est donc bien conservée au sein des différents genres d'hominidés actuels. Cette conclusion est en accord avec les résultats d'études précédentes qui ont déjà montré l'existence de modules similaires chez les hominidés (Ackermann, 2005; Singh et al., 2012), dans différents groupes de primates (Marroig et Cheverud, 2001; Marroig et al., 2004) et même au sein des mammifères thériens (placentaires et marsupiaux) (Goswami, 2006). Cette similarité dans les schémas modulaires du crâne, et ce à un haut niveau taxonomique, est en partie due à plusieurs mécanismes génétiques communs à de nombreux vertébrés (Marcucio et al., 2011; Szabo-Rogers et al., 2010). Il a ainsi été montré que des interactions moléculaires spécifiques entre le cerveau et la face, impliquant les gènes Sonic hedgehog (*Shh*) et Fibroblast growth factor 8 (*Fgf8*), étaient retrouvées à la fois chez les mammifères et les oiseaux (Hu et Marcucio, 2009; Hu et al., 2003). L'intensité du signal produit par ces gènes, au niveau du cerveau, a une influence majeure sur la largeur et plus globalement la conformation de la face (Young et al., 2010a). Ainsi, l'expression des gènes *Shh* et *Fgf8*, au niveau du cerveau et en direction de la face, est conservée à un très haut rang taxonomique (Wu et al., 2006). Cette homologie dans les mécanismes génétiques liés aux développements du cerveau et de la face peut donc être un des facteurs explicatifs de la conservation

d'assemblages modulaires similaires à des rangs taxonomiques élevés et *a fortiori* au sein des hominidés.

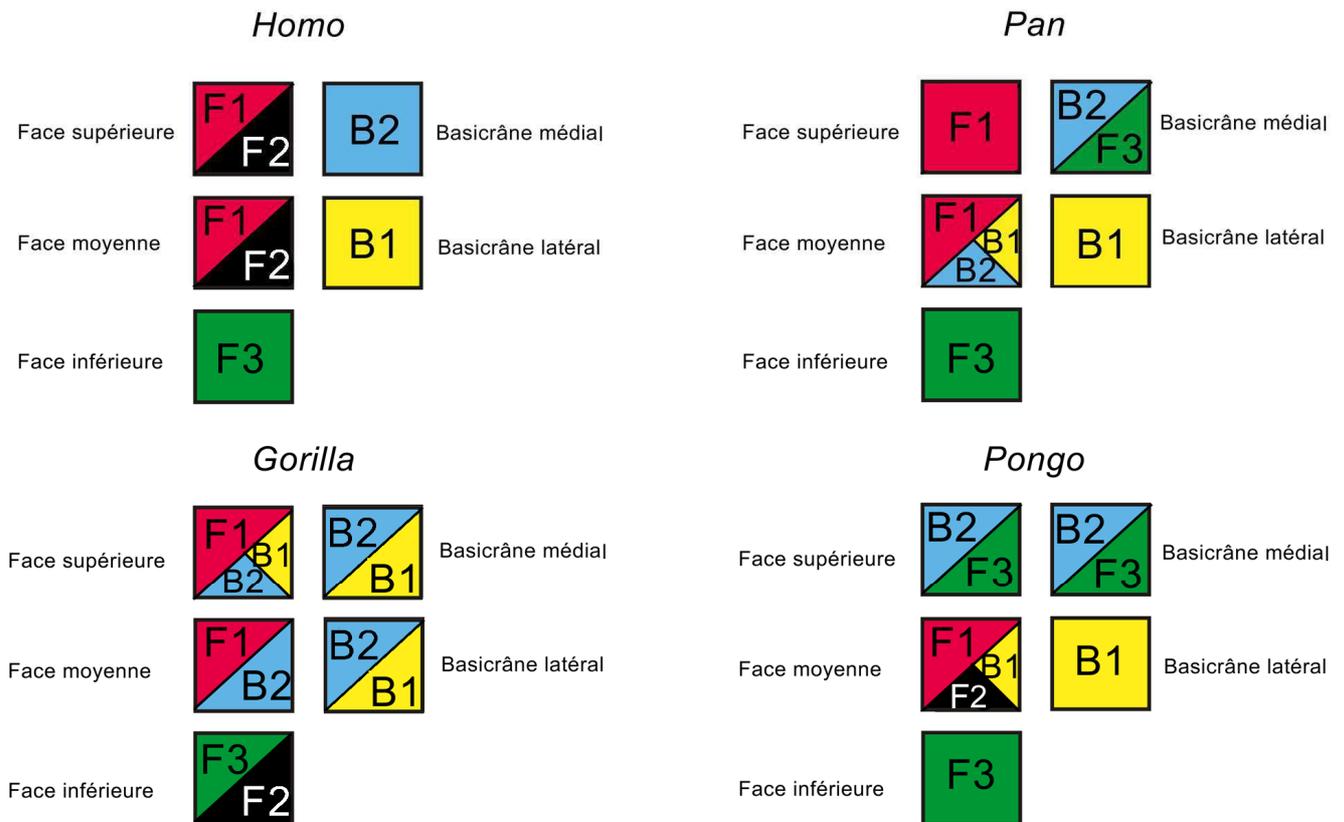


Figure 30. Chez *Homo sapiens*, *Pan troglodytes*, *Gorilla gorilla* et *Pongo pygmaeus*, on retrouve deux regroupements faciaux : F1 (rouge) et F2 (noir), deux regroupements basicrâniens (B1 et B2) et un regroupement F3 (vert) qui inclut des points de la face inférieure et qui peut également inclure des points du basicrâne (*Pan* et *Pongo*). Pour *Homo*, *Pan* et *Pongo*, le regroupement B2 et le regroupement F3, s'il inclut des points du basicrâne, correspondent à la partie médiale du basicrâne. Le regroupement B1 correspond à la partie latérale du basicrâne. Cette caractéristique n'est pas observée chez le gorille où les regroupements B1 et B2 se situent à la fois sur le basicrâne médial et sur le basicrâne latéral. Chez *Pan*, *Gorilla* et *Pongo*, les regroupements du basicrâne (B1 et B2) peuvent s'étendre à la face.

Certains des regroupements identifiés dans mon étude peuvent se rapprocher des modules définis par Goswami (2006) pour l'ensemble des thériens. Le regroupement F1 est proche du module « orbite » et les regroupements F3, ou F2 et F3 pour *Gorilla* et *Pongo*, incluent les points repères du module « nasal-oral antérieur ». Enfin, l'association des regroupements B1 et B2 est proche du module « basicrâne ». Ce résultat implique que les changements majeurs ayant eu lieu au cours de l'évolution des hominines, comme l'augmentation important du volume cérébral (Falk, 2007; Falk et al., 2009) ou les modifications du taux de prognathisme et de projection de la face (voir section D.1 et section

D.2), n'ont pas eu d'influence significative sur les schémas modulaires crâniens les plus globaux (basicrâne, face, etc.). Les travaux suivants effectués dans cette thèse permettront de tester et de comparer les schémas d'intégration ainsi que de mesurer la valeur de l'intégration entre ces modules. Ils permettront de définir si ces schémas sont équivalents pour l'ensemble des hominidés, ou s'il existe des changements pour ces caractéristiques, au sein de chaque taxon.

Une problématique importante révélée par cette étude concerne la notion de module dans l'espace. En effet, dans ce travail, plusieurs des regroupements définis sont construits à partir de points, ou de groupes de points, qui peuvent être relativement éloignés les uns des autres. Dès lors, on peut affirmer que la proximité entre les structures osseuses n'est pas nécessaire pour que ces dernières puissent être considérées comme appartenant à un même module. Dans le cadre de cette étude, cette contrainte spatiale ne semble pas nécessaire à la définition d'un module. En effet, plusieurs mécanismes génétiques, développementaux et fonctionnels peuvent permettre l'intégration entre des structures éloignées. Ainsi, la pléiotropie, c'est-à-dire le fait qu'un gène puisse déterminer plusieurs traits phénotypiques (Parsons et al., 2011; Stearns, 2010), permet la corrélation de structures qui ne sont pas en contact anatomique. D'un point de vue développemental, une structure qui achève sa croissance relativement tôt, peut avoir un impact important sur le développement des structures qui terminent leur croissance plus tardivement, en favorisant leur croissance dans certaines directions de l'espace. Ainsi, le basicrâne médial achève sa croissance avant la face et, de part sa position anatomique (en arrière et haut dessus de la face), il favorise le développement des structures faciales vers l'avant et vers le bas et limite leur croissance vers l'arrière et vers le haut (Bastir et al., 2006; Jeffery et Spoor, 2002; Jeffery et Spoor, 2004). Comme exemple d'interaction fonctionnelle, les conformations de la partie latérale du basicrâne et du maxillaire peuvent être corrélées car ces structures partagent des fonctions communes avec un troisième élément osseux : la mandibule. Ainsi, l'intégration n'est donc pas une conséquence de la proximité. Elle peut avoir lieu dans un système plus large entre des structures partageant des voies génétiques, des mécanismes développementaux, des fonctions ou des contraintes anatomiques.

Face inférieure

La distinction entre la face inférieure (module F3) d'une part, et le reste de la face (module F1 et F2) d'autre part, peut résulter de plusieurs facteurs. Le premier concerne les fortes relations anatomiques et développementales qui existent entre la partie supérieure de la face et l'avant du basicrâne, le toit des orbites étant aussi la base de la fosse crânienne antérieure (Lieberman et al., 2000b). Le fait que la face inférieure soit représentée par un regroupement bien distinct du reste de la face peut également être dû aux fonctions spécifiques de la partie antérieure lors des activités liées à la manducation (Lieberman et al., 2004; Ross, 2001; Strait et al., 2007). En effet, lors de la prise de nourriture, la partie antérieure de la mâchoire est liée à des fonctions particulières (préhension, découpe et cisaillement des aliments) et différentes de la partie postérieure au niveau des prémolaires et des molaires (mastication). Les pressions de sélection peuvent donc être différentes entre la partie antérieure et la partie postérieure de la mâchoire et ainsi favoriser, le découpage de cette région anatomique en deux modules distincts. Ce résultat est cependant à pondérer car une contrainte existe également ici, qui impose de conserver l'intégrité fonctionnelle et anatomique de l'appareil masticateur. On peut cependant émettre l'hypothèse que, jusqu'à une certaine limite, la morphologie de la face inférieure et le prognathisme sous-alvéolaire soient relativement indépendant de la morphologie du reste de la face. Dans ce cas, ces caractères pourraient être sélectionnés de manière partiellement autonome au cours de l'évolution et pourraient posséder une gamme de variabilité différente du reste de la face.

Basicrâne médial et basicrâne latéral

Chez *Homo*, *Pan* et *Pongo*, on observe deux types de regroupement au niveau du basicrâne, un premier situé dans la partie médiale du basicrâne (B2 chez *Homo* et B2 et F3 chez *Pan* et *Pongo*) et un second situé dans la partie latérale (B1). Ceci est en accord avec les études précédentes montrant que chez *Homo* et *Pan* les parties médiale et latérale du basicrâne appartiennent à des modules différents qui ne covarient pas de la même façon avec la face (Bastir et Rosas, 2006; Neaux et al., 2013a). Le basicrâne médial est la partie la plus soumise aux modifications relatives à la flexion de la base du crâne. Le basicrâne latéral, quant à lui, covarie de façon plus importante avec la face, particulièrement avec les faces moyenne et inférieure (Bastir et Rosas, 2005; Bastir et al., 2004). Cette covariation s'effectue notamment à travers la mandibule, cette dernière étant liée au basicrâne latéral *via* les fosses

mandibulaires et liée à la face *via* le maxillaire. Ces trois structures osseuses (face, mandibule et basicrâne latéral) sont également associées *via* l'architecture musculaire (masséter, temporal, ptérygoïdien) et ligamenteuse (médial et latéral, sphéno-mandibulaire, stylo-mandibulaire et ptérygo-mandibulaire) du crâne.

Influence des modules basicrâniens sur la face

Si cette analyse exploratoire met en évidence des grands schémas communs aux taxons étudiés, elle montre également des spécificités propres à chaque taxon, notamment *Homo*. Dans ce genre, les regroupements basicrâniens (B1 et B2) s'étendent moins à la face que chez les autres taxons.

Des changements dans l'intégration (schéma ou intensité) des structures faciales et basicrâniennes au cours de l'évolution des hominines pourraient expliquer cette différence. La question de l'évolution des schémas d'intégration chez les hominines reste encore largement débattue. Plusieurs analyses montrent une intégration très importante du basicrâne et de la face chez tous les hominidés y compris *Homo sapiens* (Ackermann, 2005; Mitteroecker et Bookstein, 2008), d'autres concluent plutôt à une grande modularité des structures faciales par rapport aux structures neurocrânienne et basicrânienne chez *Homo sapiens* (Bastir et Rosas, 2004; Bastir et al., 2005; Polanski et Franciscus, 2006). Il reste donc difficile dans l'état actuel des connaissances de confirmer ou d'infirmer cette hypothèse, chacun de ces modèles ayant des avantages et des inconvénients d'un point de vue évolutif. La présence de plus de modularité peut, en effet, être une façon de réduire les contraintes sur les variations morphologiques des organismes (Bolker, 2000; Wagner et Altenberg, 1996). Si des traits subissant des pressions de sélections différentes sont organisés en modules différents, ils seront chacun capable d'évoluer vers leur optimum respectif avec un minimum d'interférences entre eux (Goswami, 2010; Rolian et Willmore, 2009). Dans une structure intégrée, chaque amélioration adaptative peut être au prix de la détérioration d'autres aspects des performances au sein de ce module. L'intégration n'est cependant pas nécessairement une contrainte pour l'évolution. Elle peut permettre une meilleure coordination des relations fonctionnelles et développementales entre les traits et ainsi canaliser les changements évolutifs selon des lignes de moindre résistance (Gould, 2002; Klingenberg, 2010). Elle peut ainsi permettre l'établissement d'un optimum collectif pour l'ensemble des structures composant le module. Ce n'est pas le cas dans une structure modulaire où chaque trait est

modifié en réponse à une sélection optimale qui lui est propre et non pas pour tout le complexe fonctionnel (Goswami, 2010).

La distinction entre les modules de la face et les modules du basicrâne peut également être obscurcie par ce qu'Hallgrímsson et al. (2009; 2007) ont appelé le modèle du palimpseste, qui est à l'origine un manuscrit dont le texte a été en partie effacé pour pouvoir en écrire un autre par dessus. Au cours du développement, plusieurs processus (migration de la crête neurale, croissance des cartilages et des os du crâne, fusion des structures composant la face, interactions entre les os et les muscles, etc.) dont l'influence s'étend sur plusieurs régions anatomiques agissent simultanément. Tous ces processus laissent sur le phénotype des « empreintes de covariation » qui, ajoutées les unes aux autres, donnent au phénotype final une structure intégrée très complexe. La covariation globale observée dans le crâne d'un individu adulte représente donc en réalité la somme des processus d'intégration ayant lieu au cours du développement. Chacun de ces processus laisse un signal de covariation distinct agissant sur plusieurs structures osseuses. Chacun d'entre eux peut altérer ou au contraire produire des nouvelles intégrations et complexifier ainsi les schémas d'intégration globaux au niveau du crâne. Ce processus peut ainsi compliquer l'identification des différents modules (modules de la face et modules du basicrâne) dans une analyse exploratoire comme celle présentée ici.

Limites de la méthode exploratoire

L'utilisation d'une méthode exploratoire comme l'analyse de regroupement hiérarchique montre plusieurs limites. Une des difficultés liées à cette analyse est qu'elle peut rassembler, au sein d'un même regroupement, des points repères issus de différentes régions du crâne, rendant l'identification des modules parfois problématique mais théoriquement possible (Goswami, 2010). Elle peut également inclure au sein d'un même module plusieurs sous-modules qui sont en réalité probablement assez distincts. C'est le cas dans mon analyse pour le module F3 de *Pan* et *Pongo* qui inclut à la fois des points situés sur la face inférieure et des points situés sur le basicrâne médial qui appartiennent probablement en réalité à deux modules distincts : un module face inférieure et un module basicrâne médial. Si les analyses utilisant des méthodes exploratoires permettent globalement de définir les modules les plus importants, ce type d'étude ne permet pas d'obtenir des informations sur l'intensité de l'intégration. Pourtant plusieurs travaux ont montré que les schémas d'intégration d'une part,

et l'intensité de l'intégration d'autre part sont issus de processus qui peuvent être différents et indépendants (Ackermann, 2005; Neaux et al., 2013a).

Goswami (2010) considère que les approches exploratoires, comme les analyses de regroupements hiérarchiques, fournissent moins d'informations que les études de confirmation d'hypothèse comme celles utilisant l'analyse PLS. En réalité, ces deux types d'analyses n'ont pas la même finalité. L'étude de l'intégration morphologique à l'aide de méthodes exploratoires permet l'examen des tendances générales des associations de traits et ceux sans hypothèse *a priori*. Elles permettent de plus de soulever des questions et d'apporter des réponses concernant la façon dont certaines structures s'intègrent. Les méthodes de confirmation, quant à elles, permettent la quantification des changements morphologiques à un niveau de détail important à partir d'hypothèses *a priori*. Etant effectuées dans un cadre et un but précis, elles permettent également de supprimer un certain nombre de problèmes liés au modèle du palimpseste, c'est-à-dire à la superposition des schémas de covariation (Hallgrímsson et al., 2009). Ainsi, l'approche exploratoire et les méthodes de confirmation ne sont pas à opposer, mais sont au contraire complémentaires.

Conclusions

Si cette analyse exploratoire met en évidence des grands schémas communs aux taxons étudiés (« face », « face inférieure » et « basicrâne »), elle montre également des spécificités propres à chaque genre, notamment à *Homo*. Dans ce taxon, les regroupements basicrâniens s'étendent moins à la face que chez les autres taxons. Cela suggère de potentiels changements dans l'intensité ou les schémas d'intégration des structures faciales et basicrâniennes au cours de l'évolution de ce groupe. Dans le cas où la face et le basicrâne sont fortement intégrés, comme cela semble être le cas chez *Pan*, *Gorilla* et *Pongo*, la variation de la face dépend fortement de la variation du basicrâne et la sélection naturelle agit sur la totalité de ces structures. En revanche, si la face est moins intégrée au basicrâne, comme chez *Homo*, ces deux structures peuvent être considérées comme appartenant à deux modules différents. Dans ce cas, chacune de ces structures varie de manière plus isolée, et la sélection naturelle agit séparément sur chacune d'elles. Ces différences dans les modalités de sélection des structures faciales, entre *Homo* et les autres grands singes, à une importance majeure pour expliquer la mise en place des caractéristiques spécifiques de la face des humains modernes au cours de l'évolution. En effet, dans le cas d'*Homo*, l'indépendance relative de la face

permet potentiellement une plus grande gamme de variations morphologiques, soumise à la sélection naturelle.

E.3 Application des méthodes de confirmation

Les méthodes de confirmation sont des outils permettant de tester des hypothèses d'intégration précises entre différents modules (section E.1.2). Elles donnent ainsi la possibilité de définir si un jeu de données confirme ou infirme un modèle d'intégration préexistant.

E.3.1 Relation entre la face et le basicrâne

Intérêt de l'étude de l'intégration entre la face et le basicrâne

Afin de comprendre l'évolution de la face des hominidés modernes, et notamment la mise en place de la face courte, droite et orthognathe des humains modernes (cf. section D.1 et section D.2), il est essentiel de définir l'influence que peuvent avoir les autres structures crâniennes sur la face. Les interactions entre les structures du basicrâne et de la face sont nombreuses et diverses. Elles peuvent être génétiques. Dans ce cas, les modifications phénotypiques de la face peuvent être dues à des interactions moléculaires directes à partir du cerveau. Ces interactions, codées par certains gènes comme *Sonic hedgehog (Shh)* et *Fibroblast growth factor 8 (Fgf8)*, permettent de réguler la croissance des structures faciales (Marcucio et al., 2011). D'autres mécanismes génétiques peuvent également jouer un rôle dans la covariations entre le cerveau et la face, notamment (1) les phénomènes de liaison génétique : sur un même chromosome, deux gènes spatialement très proche ont tendance à être transmis ensemble au cours de la méiose, ou (2) les phénomènes de pléiotropie : un gène peut déterminer plusieurs traits phénotypiques (Parsons et al., 2011; Stearns, 2010). Les relations entre face et basicrâne peuvent être anatomiques lorsque les structures osseuses sont en contact direct au sein du crâne. Ainsi les os formant le toit des orbites (portion orbitaire de l'os frontal et petites ailes du sphénoïde) font également partie de la fosse crânienne antérieure (Enlow et Azuma, 1975; McCarthy et Lieberman, 2001). Enfin, les relations entre le basicrâne et la face peuvent être fonctionnelles, lorsqu'elles partagent un même rôle au niveau de l'organisme. C'est par exemple le cas de la partie latérale du basicrâne qui est liée à la face par le ramus et le corpus mandibulaire. Ces structures partagent un rôle dans les fonctions de mastication et de phonation (Bastir et Rosas, 2006).

E.3.1.1 Relation entre flexion du basicrâne et orientation de la face

a. Relation entre les angles PM et NHA

De par les nombreuses interactions existant entre la face et le basicrâne, l'hypothèse d'un rôle significatif de la morphologie du basicrâne dans l'orientation des structures composant la face a été émise à plusieurs reprises (Biegert, 1963; Ross et Henneberg, 1995; Weidenreich, 1941). Chez les humains modernes, il a notamment été proposé que la flexion importante du basicrâne jouait un rôle significatif dans la mise en place d'une face courte et orthognathe (Lieberman et al., 2000b). Cette hypothèse, d'une importance majeure pour définir les modalités d'évolution de la face chez les hominidés, notamment chez les humains, est étudiée dans ce chapitre. Afin de pouvoir établir un cadre de comparaison dans lequel les humains modernes pourront être inclus, ce travail est réalisé pour l'ensemble des hominidés actuels (*Homo*, *Pan*, *Gorilla* et *Pongo*).

Deux angles sont utilisés pour caractériser la relation entre la flexion du basicrâne et l'orientation de la face: l'angle de la base du crâne (« Cranial Base Angle », CBA) qui décrit le fléchissement basicrânien (Cousin et al., 1981; Lieberman et McCarthy, 1999; McCarthy, 2001; Spoor, 1997) et l'angle PM-NHA définissant l'orientation de la face entre la limite postérieure de la face (plan PM) et l'axe d'orientation des orbites ou axe horizontal neutre (« Neutral Horizontal Axis », NHA) (Figure 31) (Bromage, 1992; Enlow et Azuma, 1975; McCarthy et Lieberman, 2001). Les précédents travaux ont principalement porté sur les humains modernes. Dans la majorité des études, les angles CBA et PM-NHA ont été mesurés sur un faible nombre de grands singes (Bromage, 1992; McCarthy, 2001; McCarthy et Lieberman, 2001; Spoor, 1997) et/ou uniquement chez un nombre limité de taxons (Bromage, 1992; Cousin et al., 1981). Dans mon étude, l'ensemble des hominidés actuels est pris en compte (*Homo*, *Pan*, *Gorilla* et *Pongo*) et le nombre de spécimens considéré est plus important que dans les études précédentes, afin d'obtenir des résultats plus représentatifs de la variation réelle existant au sein de chaque taxon. Contrairement à la plupart des travaux précédents, les angles ont été considérés chez les mâles et les femelles, d'abord séparément afin d'évaluer l'importance du dimorphisme sexuel, puis ensemble.

Dans cette étude, afin de mieux définir le rôle de la flexion du basicrâne sur l'orientation de la face, les angles CBA et PM-NHA sont mesurés. L'étude de la relation entre ces angles chez l'ensemble des taxons étudiés a pour objectif de comprendre le rôle du

fléchissement du basicrâne dans la mise en place de l'orthognathie et du raccourcissement facial.

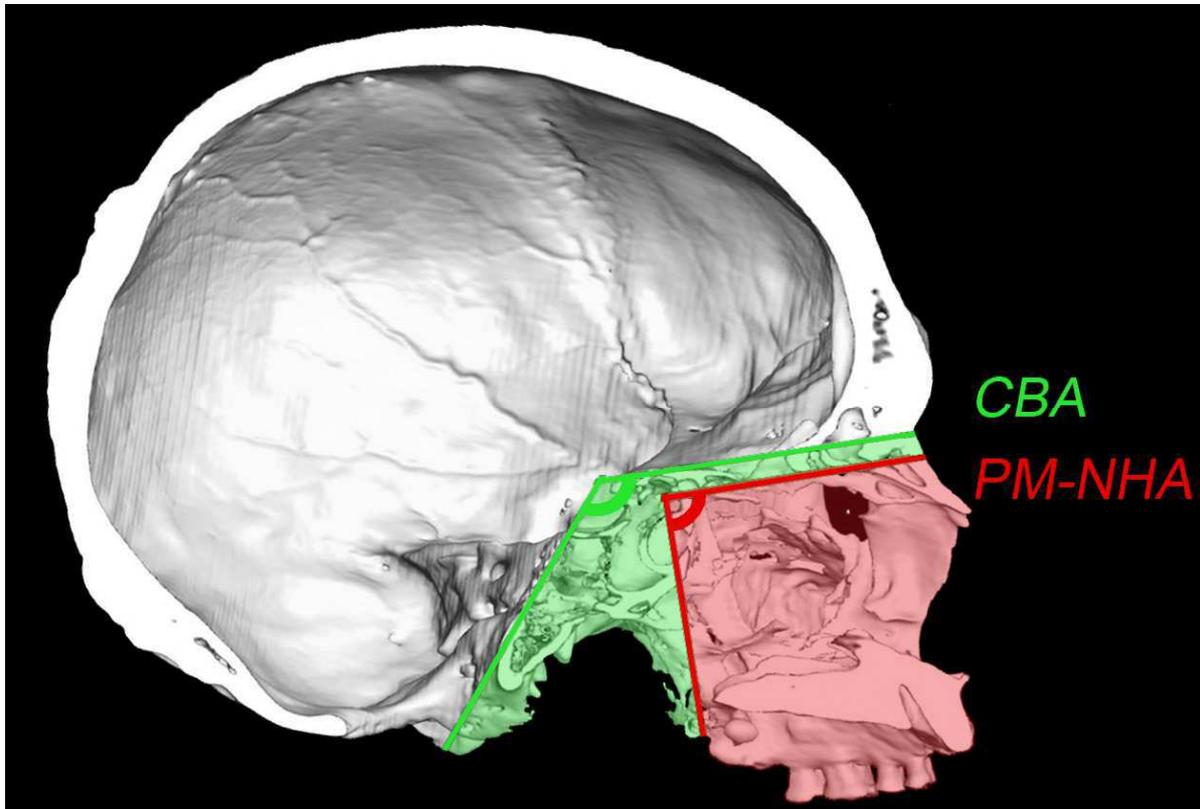


Figure 31. Coupe sagittale d'un crâne d'humain moderne décrivant les angles CBA et PM-NHA. Angle de la base du crâne (CBA), situé entre le basion, le point moyen entre le sphénoïdale et le dorsum sellae et le foramen caecum : vert. Angle PM-NHA entre le plan maxillaire postérieur (PM) et l'axe horizontal neutre des orbites (NHA) : rouge. Le plan maxillaire postérieur (PM) est défini entre la projection sagittale du point le plus latéral de la fosse orbitaire supérieure, proche du point le plus antérieur de la fosse crânienne moyenne, et la projection sagittale du point le plus postéro-inférieur de la tubérosité maxillaire. L'axe horizontal neutre des orbites (NHA) passe par la projection sagittale du point passant par le milieu du segment constitué par les bords inférieurs et supérieurs de l'orbite et par la projection sagittale du point qui est le centre du segment entre la fissure orbitaire supérieure et le bord inférieur des canaux optiques.

Matériel et méthodes

Matériel

L'étude a été effectuée sur les crânes numérisés de 154 hominidés actuels : 67 humains modernes (*Homo sapiens*) (34 femelles et 33 mâles), 32 *Pan troglodytes* (17 femelles et 15 mâles), 13 *Pan paniscus* (9 femelles et 4 mâles), 27 *Gorilla gorilla* (13

femelles et 14 mâles) et 15 *Pongo pygmaeus* (6 femelles et 9 mâles). Tous les spécimens de l'étude présentent des troisièmes molaires en occlusion et sont donc considérés comme adultes.

Définitions

Angle de la base du crâne. L'angle de la base du crâne (CBA) est le plus communément utilisé pour étudier la flexion basicrânienne (Lieberman, 2011), c'est-à-dire la flexion relative, dans le plan sagittal de l'ethmoïde, du sphénoïde et de la partie basilaire de l'os occipital. Il caractérise le positionnement relatif des fosses crâniennes antérieure, moyenne et postérieure (Lieberman et McCarthy, 1999). Il est le plus souvent défini comme étant l'angle situé entre le foramen caecum, la selle turcique et le basion (Cousin et al., 1981; Lieberman et McCarthy, 1999; McCarthy, 2001; Spoor, 1997). Sous cette forme, il est parfois nommé « CBA 1 » (Bastir et al., 2010; McCarthy, 2001). Cette définition du CBA est particulièrement préconisée pour l'étude des relations entre le basicrâne et la face (Lieberman et McCarthy, 1999). En effet, le foramen caecum fait parti de la fosse crânienne antérieure («Anterior Cranial Fossa», ACF) qui est en contact anatomique direct avec la face au niveau de la partie orbitaire du frontal et des petites ailes du sphénoïde (Lieberman et al., 2000b). Dans mon étude, le point situé au centre de la selle turcique est remplacé par le point moyen entre le sphenoidale et le dorsum sellae (Figure 31). Ceci permet de minimiser l'effet de la profondeur de la fosse hypophysaire qui peut varier sensiblement entre les taxons.

Angle PM-NHA. L'orientation de la face postérieure est définie en utilisant le plan maxillaire postérieur (« Posterior Maxillary plane», PM). Ce plan représente la limite postérieure de la face, en avant de la fosse crânienne moyenne. Il est défini entre la projection sagittale du point le plus latéral de la fosse orbitaire supérieure, proche du point le plus antérieur de la fosse crânienne moyenne, et la projection sagittale du point le plus postéro-inférieur de la tubérosité maxillaire (Enlow et Azuma, 1975; Enlow et Hans, 1996). L'axe d'orientation des orbites ou axe horizontal neutre (NHA) passe (1) par la projection sagittale du point passant par le milieu du segment constitué par les bords inférieurs et supérieurs de l'orbite et (2) par la projection sagittale du point qui est le centre du segment entre la fissure orbitaire supérieure et le bord inférieur des canaux optiques (Bromage, 1992; Enlow et Azuma, 1975; Enlow et Hans, 1996; McCarthy et Lieberman, 2001). Cet angle permet de caractériser l'orientation de la face postérieure (Figure 31).

Dans les précédentes études, les points repères utilisés sont identifiés sur des radiographies de crânes en position sagittale (Bromage, 1992; Cousin et al., 1981; Lieberman et McCarthy, 1999; McCarthy, 2001; Spoor, 1997). Sur celles-ci, la superposition des structures osseuses rend parfois difficile l'identification des points repères, ainsi que la différenciation entre les points latéraux et ceux situés dans le plan sagittal (Ross et Ravosa, 1993). Dans mon étude, j'utilise des représentations digitales de crânes obtenues à l'aide de tomographes. La tomographie permet de s'affranchir totalement des problèmes liés à la superposition des structures. L'utilisation de représentations 3D permet également un positionnement plus précis et reproductible des points repères.

Les mesures des angles CBA et PM-NHA (Figure 31) sont effectuées à partir des coordonnées des points repères à l'aide du logiciel R (R Development Core Team, 2013). Pour chaque angle, une ANOVA est effectuée avec le logiciel Statistica v7.1 (Statsoft) afin de tester la significativité des différences interspécifiques.

Résultats

CBA

Les valeurs moyennes de CBA obtenues sont significativement différentes entre les cinq taxons étudiés ($F_{[4,149]} = 131,17$; $P < 0,001$). Elles sont les plus faibles chez *Homo sapiens* (moyenne de 136°) (Table 16). Elles sont intermédiaires chez *Pan paniscus* (151°) et *Pan troglodytes* (160°). Les valeurs les plus importantes sont relevées chez *Pongo pygmaeus* (163°) et chez *Gorilla gorilla* (167°). Les valeurs de CBA sont significativement différentes entre mâle et femelle pour *Homo sapiens* ($F_{[1,65]} = 14,1$; $P < 0,001$) et *Pan troglodytes* ($F_{[1,29]} = 4,6$; $P = 0,04$). Elles ne le sont pas pour *Pan paniscus* ($F_{[1,11]} = 0,2$; $P = 0,64$), *Gorilla gorilla* ($F_{[1,23]} = 2,2$; $P = 0,15$) et *Pongo pygmaeus* ($F_{[1,12]} = 3,1$; $P = 0,10$). Chez *Homo sapiens*, les valeurs hautes de la gamme de variation recoupent légèrement celles de *Pan paniscus*, *Pan troglodytes*, *Gorilla gorilla* et *Pongo pygmaeus* (Table 16). Les humains modernes se distinguent significativement des autres grands singes par la valeur moyenne du CBA (Figure 32).

Table 16. Mesures de l'angle de la base du crâne (CBA, en °). Les données sont sous la forme : moyenne ± écart type (nombre d'individus).

Taxon	Cette étude	McCarthy (2001)	Cousin et al. (1981)	Spoor (1997)	Lieberman et al. (2000)
<i>Homo sapiens</i>	136 ± 6,7 (67)	136 ± 5,2 (60)	133 ± 4,5 (52)	137 ± 4,9 (48)	138
M	133 ± 6,2 (33)		132 ± 5,0 (33)		
F	139 ± 6,0 (34)		134 ± 3,5(19)		
<i>Pan paniscus</i>	151 ± 6,6 (13)	148 (1)	146 ± 6,6 (59)	148 ± 9 (6)	
M	150 ± 5,4 (4)		148 ± 6,1 (28)		
F	152 ± 7,3 (9)		144 ± 6,4 (31)		
<i>Pan troglodytes</i>	160 ± 6,7 (32)	156 ± 6,3 (6)	152 ± 5,4 (42)	154 ± 3,6 (7)	159
M	163 ± 5,5 (15)		153 ± 4,3 (23)		
F	158 ± 7,0 (17)		152 ± 6,7 (19)		
<i>Gorilla gorilla</i>	167 ± 7,4 (27)	154 ± 4,3 (6)		154 ± 3,6 (5)	157
M	170 ± 6,3 (14)				
F	164 ± 7,7 (13)				
<i>Pongo pygmaeus</i>	163 ± 9 (15)	150 ± 4,4 (6)		159 ± 6,4 (6)	161
M	166 ± 8,8 (9)				
F	159 ± 8,4 (6)				

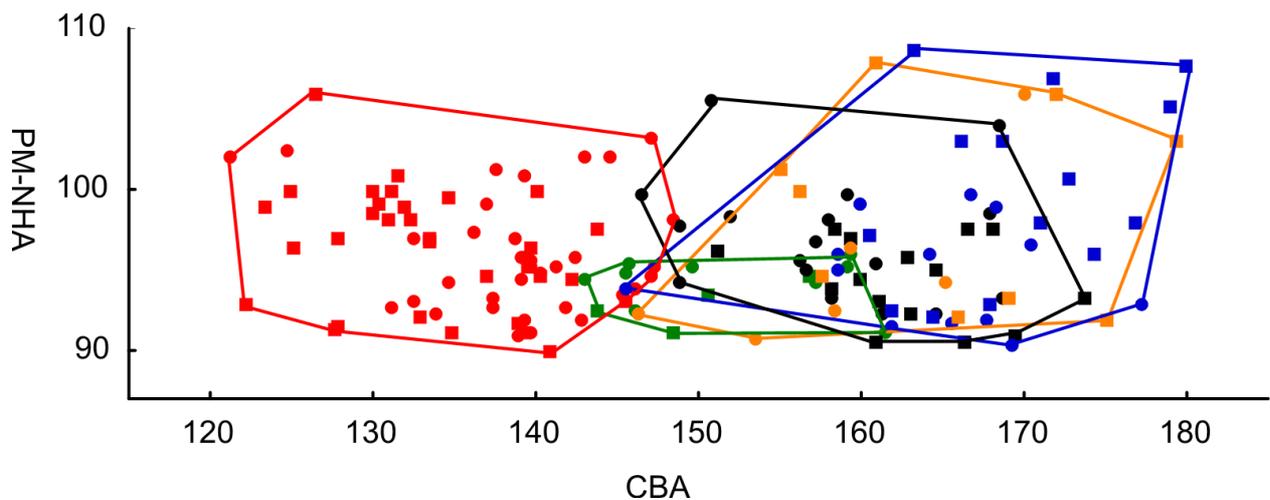


Figure 32. Valeurs de l'angle (en °) entre le plan maxillaire postérieur et l'axe horizontal neutre (PM-NHA) en fonction des valeurs de l'angle de la base du crâne (CBA). Rond : femelle, carré : mâle, rouge : *Homo sapiens*, vert : *Pan paniscus*, noir : *Pan troglodytes*, bleu : *Gorilla gorilla*, orange : *Pongo pygmaeus*.

PM-NHA

Les valeurs de l'angle PM-NHA ne sont pas statistiquement différentes entre les cinq taxons étudiés ($F_{[4,149]} = 2,25$, $P = 0,066$). *Pan paniscus* possède la plus faible valeur moyenne (94°) et *Gorilla gorilla* la plus forte (98°) (Table 17). Contrairement aux valeurs de CBA, les valeurs de PM-NHA sont relativement constantes pour l'ensemble des taxons (Figure 32). Les

valeurs de PM-NHA sont significativement différentes entre mâle et femelle pour *Gorilla gorilla* ($F_{[1,23]} = 7,7$; $P < 0,001$) et *Pan troglodytes* ($F_{[1,29]} = 4,6$; $P = 0,04$). Elles ne le sont pas pour *Homo sapiens* ($F_{[1,65]} = 0,2$; $P = 0,67$), *Pan paniscus* ($F_{[1,11]} = 2,3$; $P = 0,16$) et *Pongo pygmaeus* ($F_{[1,12]} = 1,3$; $P = 0,28$).

Discussion

Flexion basicrânienne

Les valeurs moyennes du CBA sont significativement différentes entre les cinq taxons étudiés. Pour *Homo sapiens*, *Pan paniscus*, *Pan troglodytes* et *Pongo pygmaeus*, ces valeurs sont très proches de celles reportées dans les études précédentes (Table 16) (Cousin et al., 1981; Lieberman et al., 2000b; McCarthy, 2001; Spoor, 1997). Pour *Gorilla gorilla*, il y a une différence maximum de 13° entre la valeur moyenne de mon étude et celles relevées dans la littérature (Table 16) (McCarthy, 2001; Spoor, 1997). Cette différence peut être due au remplacement du point au centre de la selle turcique par le point moyen entre le sphénoïdale et la dorsum sellae, la fosse hypophysaire étant relativement profonde chez *Gorilla*. En tout état de cause, même si la valeur moyenne du CBA est plus grande chez *Gorilla*, la gamme de variation des valeurs dans ce taxon (145° - 180°) est très proche de celle de *Pongo* (146° - 179°) (Figure 32).

Les valeurs importantes du CBA chez les humains modernes peuvent être dues principalement à l'augmentation du volume cérébral chez ce taxon (Lieberman et al., 2000b; McCarthy, 2001; Ross et Ravosa, 1993). L'hypothèse la plus communément émise est que, pour une même longueur du basicrâne, une flexion de la base du crâne dans le plan sagittal permet la mise en place d'un cerveau plus volumineux (Biegert, 1963; Gould, 1977). Cette hypothèse est vérifiée dans mon étude : les humains, qui possèdent le plus fort volume endocrânien (Falk, 2007), présentent le basicrâne le plus fléchi (Figure 32 et Table 16).

Le volume du cerveau n'est cependant pas le seul facteur influençant la valeur du CBA. Ainsi, dans mon étude, chez *Homo sapiens* et dans une moindre mesure chez *Pan paniscus*, les mâles possèdent un basicrâne plus fléchi que les femelles. Cette tendance s'inverse chez *Pan troglodytes*, *Gorilla gorilla* et *Pongo pygmaeus*. Cependant, le volume endocrânien absolu des mâles est plus important que celui des femelles chez ces trois taxons (Bienvenu et al., 2011; Isler et al., 2008). Ainsi, chez le chimpanzé commun, le gorille et l'orang-outan, les mâles ont un plus fort volume endocrânien que les femelles, mais un

basicrâne moins fléchi. Au sein de ces espèces, un cerveau plus volumineux n'est donc pas toujours lié à un basicrâne plus fléchi. Mon étude confirme donc, qu'au niveau spécifique au moins, le volume cérébral n'est pas le seul facteur entrant en jeu dans la flexion basicrânienne chez les grands singes. On peut émettre l'hypothèse qu'en plus de son volume, la morphologie du cerveau (Holloway, 2004) et la conformation des structures osseuses, comme le basicrâne latéral (Bastir et Rosas, 2006; Bastir et Rosas, 2009), peuvent également être des facteurs pouvant influencer la manière dont le basicrâne fléchit.

La face peut également être impliquée dans le fléchissement du basicrâne. En effet, de part leur proximité anatomique, la fosse crânienne antérieure et la face s'influencent réciproquement pendant leurs croissances (Enlow et Hans, 1996). La hauteur et l'orientation de la face et du basicrâne doivent notamment s'ajuster afin de préserver l'intégrité anatomique et fonctionnelle du crâne, comme c'est le cas chez la plupart des mammifères (Enlow et Hunter, 1968). Chez les hominines, la longueur du basicrâne postérieur est réduite, à cause des contraintes liées à la posture bipède, notamment le déplacement antérieur du foramen magnum (Dean, 1988; Guy et al., 2005; Lieberman, 2011; Suwa et al., 2009). Plusieurs travaux ont pris en compte le fait que pour une longueur de basicrâne donnée, plus le basicrâne postérieur est fléchi, plus il est haut dans le plan vertical. Il a alors été proposé que chez les humains modernes, la flexion importante du basicrâne puisse être un mécanisme rendu nécessaire au maintien d'une hauteur équivalente entre le basicrâne et le complexe nasomaxillaire, lorsque la longueur du basicrâne est réduite (Enlow et Hunter, 1968; Lieberman et al., 2000b; McCarthy, 2001).

Orientation de la face

Pour les valeurs de l'angle PM-NHA, les différences ne sont pas significatives entre les cinq taxons étudiés. Pour chacun d'entre eux, le plan PM forme un angle relativement constant (avec des moyennes spécifiques entre 94° et 98°) avec le plan d'orientation des orbites (NHA) (Figure 32) (Enlow et Azuma, 1975). Ceci est en accord avec les résultats des études précédentes, même si les valeurs moyennes de PM-NHA obtenues ici sont légèrement supérieures à celles mesurées auparavant (Table 17) (Bromage, 1992; McCarthy et Lieberman, 2001). Cette légère différence dans les valeurs par rapport aux études précédentes peut être due au fait que, contrairement à ces dernières, dans ce chapitre, les angles ne sont pas mesurés sur des radiographies (projection bidimensionnelle d'un volume) mais sur des

représentations en trois dimensions. Ces représentations 3D permettent un positionnement plus précis des points repères, notamment ceux qui définissent le plan PM.

Table 17. Mesures de l'angle PM-NHA (en °). Les données sont sous la forme : moyenne \pm écart type (nombre d'individus).

Taxon	Cette étude	McCarthy et Lieberman (2001)	Bromage (1992)
<i>Homo sapiens</i>	96 \pm 3,6 (67)	90 \pm 2,3 (60)	
M	96 \pm 3,7 (33)		
F	96 \pm 3,6 (34)		
<i>Pan paniscus</i>	94 \pm 1,6 (13)	90 (1)	
M	93 \pm 1,5 (4)		
F	94 \pm 1,5 (9)		
<i>Pan troglodytes</i>	96 \pm 3,5 (32)	90 \pm 0,4 (6)	88 \pm 4 (10)
M	94 \pm 2,5 (15)		90 \pm 1,5 (5)
F	97 \pm 3,8 (17)		87 \pm 4,6 (5)
<i>Gorilla gorilla</i>	98 \pm 5,3 (27)	90 \pm 0,4 (6)	
	100 \pm 5,8		
M	(14)		
F	95 \pm 3,1 (13)		
<i>Pongo pygmaeus</i>	97 \pm 6 (15)	90 \pm 0,8 (6)	
M	99 \pm 6,1 (9)		
F	95 \pm 5,5 (6)		

Ce résultat tend à confirmer l'hypothèse selon laquelle la face forme une unité structurale (« bloc facial »), composée des lobes frontaux, de la fosse crânienne antérieure et du complexe ethmo-maxillaire (os ethmoïde, os maxillaire et palais osseux), qui peut pivoter dans le plan sagittal (Lieberman et al., 2000b; McCarthy et Lieberman, 2001). En effet, l'orientation du NHA est toujours, à quelques degrés près, la même que celle de la fosse crânienne antérieure qui est également la limite supérieure de la face (Figure 33) (Lieberman, 2011; McCarthy et Lieberman, 2001). Ainsi, comme l'angle PM-NHA est relativement constant, une rotation dorsale (vers le bas) de la fosse crânienne antérieure amène une rotation vers le bas du plan PM, et donc de l'ensemble du bloc facial (Figure 33). L'axe de rotation de ce bloc facial est proche de l'intersection entre le NHA et le plan PM dans le plan sagittal (McCarthy et Lieberman, 2001). Ainsi, au cours de l'évolution des hominines, une augmentation importante du volume endocrânien a pu nécessiter un fort fléchissement du basicrâne, amenant « mécaniquement » à une rotation de la face vers le bas et vers l'arrière (Figure 33).

Concernant la morphologie du cerveau, l'abaissement de la face lié à l'augmentation de la flexion du basicrâne peut également avoir un rôle majeur pour permettre le développement des lobes frontaux. Il a en effet été décrit qu'au cours de l'évolution des hominidés, les lobes frontaux se développent antérieurement et latéralement (Falk et al., 2009; Holloway et al., 2004). La rotation inférieure de la face qui libère l'espace en avant de la fosse crânienne antérieure peut alors permettre un développement moins contraint des lobes frontaux, que ce soit vers l'avant ou sur les côtés. La modification de l'orientation de la face au cours de l'évolution des hominines peut donc également jouer un rôle majeur dans la réorganisation des structures cérébrales, et notamment des lobes frontaux.

L'existence éventuelle d'un bloc facial a donc des conséquences majeures pour la compréhension du rôle de la flexion du basicrâne dans l'orientation de la face des hominidés actuels (Lieberman et al., 2000b). Ainsi, il est nécessaire de considérer cette hypothèse en étudiant la façon dont la flexion du basicrâne et l'orientation de la face covarient. Ce travail permettra de définir les relations (morphologie, position et orientation) qui lient ces deux structures. De plus, il permettra de savoir si les relations entre la flexion du basicrâne et l'orientation du bloc facial sont les mêmes chez les humains modernes et chez les autres grands singes.

b. Hypothèse du « bloc facial »

Dans la section précédente a été définie l'hypothèse du bloc facial (section E.3.1.1), qui considère la face comme une unité structurale qui peut pivoter dans le plan sagittal (Lieberman et al., 2000b; McCarthy et Lieberman, 2001) (Figure 33). Afin d'explorer cette hypothèse, il est nécessaire de vérifier si la réduction du CBA est réellement associée à un déplacement inférieur de la face chez les humains modernes. Dans le contexte évolutif des hominidés, il est également important de savoir si le même type de relation lie la flexion de la base du crâne et l'orientation de la face chez les autres grands singes actuels. Dans le cadre de ce travail de thèse, la relation entre la flexion du basicrâne et l'orientation de la face est donc explorée au niveau spécifique, au sein de chaque genre d'hominidé actuel.

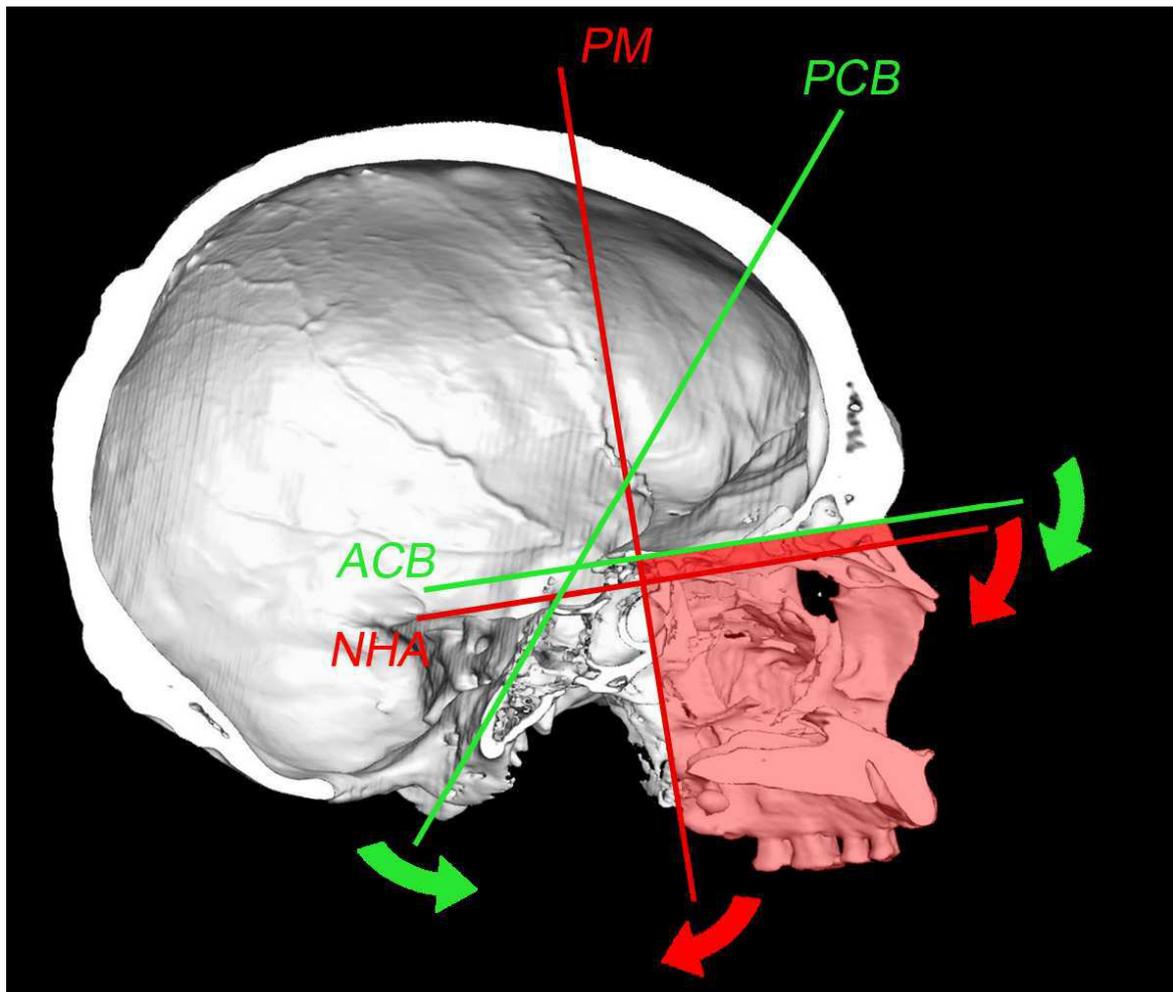


Figure 33. Coupe sagittale d'un crâne d'humain moderne. Flexion basicrânienne (ACB : Base du crâne antérieure, PCB : base du crâne postérieure : vert. Orientation du « bloc facial » (PM : plan maxillaire postérieur, NHA : axe horizontal neutre des orbites) : rouge. La face peut être définie comme un « bloc facial » qui peut pivoter dans le plan sagittal. Comme l'orientation du NHA est toujours, à quelques degrés près, celle de l'ACB et que l'angle PM-NHA est constant, une rotation vers le bas de l'ACB amène une rotation vers le bas du plan PM et donc de l'ensemble du bloc facial. D'après McCarthy et Lieberman, 2001.

Matériel et méthodes

Définitions

Lieberman et al. (2000b) et McCarthy et Lieberman (2001) utilisent le plan PM (postéro-maxillaire) pour définir l'orientation de la face. Il est basé sur la projection sur le plan sagittal de deux points latéraux (Enlow et Azuma, 1975; McCarthy et Lieberman, 2001). Cependant, les schémas d'intégration des parties médiale et latérale de la face peuvent être différents, comme c'est le cas pour le basicrâne (Bastir et Rosas, 2006; Bastir et Rosas, 2009; Neaux et al., 2013a). Pour cette raison, j'ai choisi de définir l'orientation du bloc facial en

utilisant des points situés sur le plan sagittal : le staphylion, le foramen caecum et le sphénoïdale (Figure 34). Le staphylion est le point qui marque les limites inférieure et postérieure du bloc facial dans le plan sagittal. D'autre part, le foramen caecum est le point le plus antérieur de la fosse crânienne antérieure qui est en contact direct avec la partie supérieure de la face (Lieberman et al., 2000b). Ces deux points permettent la mesure de l'orientation du bloc facial sans prendre en compte les modifications morphologiques de la partie antérieure de la face qui est sujette à des variations liées au prognathisme ou au développement du torus supra-orbitaire (voir section D.1). Cette étude porte donc sur l'analyse de l'orientation du bloc facial dans le plan sagittal à l'aide de points repères situés dans ce même plan.

La flexion du basicrâne, souvent quantifiée par le CBA (voir section E.3.1.1), caractérise l'orientation relative de l'ethmoïde, du sphénoïde et de la partie basilaire de l'os occipital dans le plan sagittal. Elle définit ainsi la position relative des fosses crâniennes antérieure, moyenne et postérieure (Lieberman et McCarthy, 1999; McCarthy, 2001; Spoor, 1997). Dans cette étude, la morphologie du basicrâne est définie par le foramen caecum, le sphénoïdale, la selle et le basion (Figure 34). Dans le plan sagittal, la fosse crânienne antérieure est définie du foramen caecum au sphénoïdale, la fosse crânienne moyenne du sphénoïdale à la selle turcique et la fosse crânienne postérieure de la selle turcique au basion. Cette définition suit celle de Lieberman (2000b) sauf pour le dorsum sellae, ce point étant remplacé par la selle turcique (Figure 34).

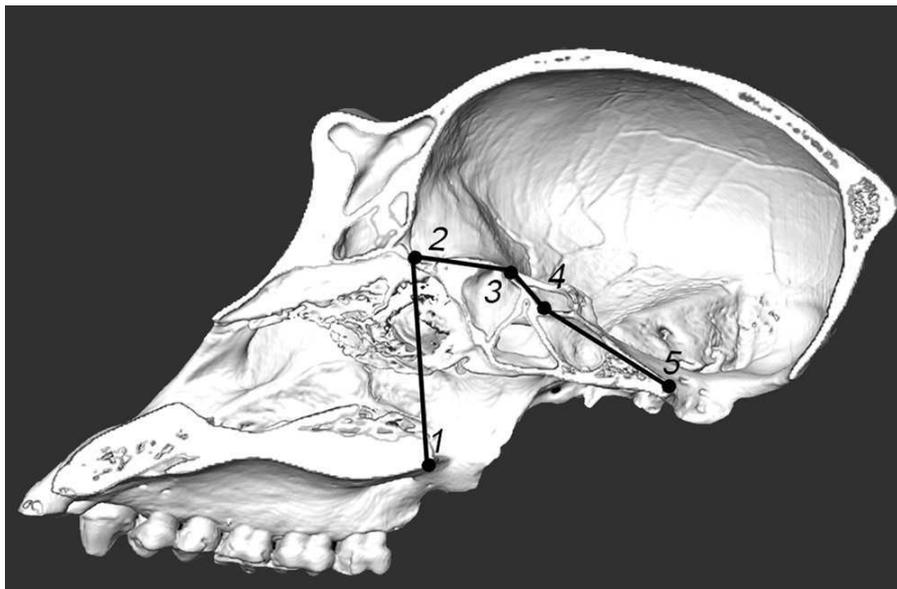


Figure 34. Localisation des points repères sur un crâne de gorille femelle. 1 : Staphylion, 2 : Foramen caecum, 3 : Sphénoïdale, 4 : Sella, 5 : Basion. Les points 1 et 2 représentent l'orientation du bloc facial. Les points de 2 à 5 représentent la flexion du basicrâne.

Matériel

L'étude a été effectuée sur les crânes numérisés de 144 hominidés actuels : 67 humains modernes (*Homo sapiens*), 32 *Pan troglodytes*, 28 *Gorilla gorilla* et 15 *Pongo pygmaeus*. Tous les spécimens de l'étude présentent des troisièmes molaires en occlusion et sont donc considérés comme adultes.

Acquisition des données

L'orientation du bloc facial et la flexion du basicrâne sont caractérisés à l'aide de cinq points repères dans le plan sagittal (Figure 34). Ces derniers sont utilisés classiquement dans la littérature (Bastir et al., 2010; McCarthy, 2001; Spoor, 1997). Les points repères sont placés sur la surface des crânes numérisés à l'aide du logiciel Landmark v3.0 (Wiley et al., 2005).

Analyse des données

Une analyse Procrustes est effectuée indépendamment pour chaque taxon afin de minimiser l'effet de taille (Bookstein, 1991; Rohlf et Slice, 1990). Les conformations de chaque genre sont ainsi calculées de manière individuelle et n'ont aucune influence les unes sur les autres. Pour chaque genre (*Homo*, *Pan*, *Gorilla* et *Pongo*), une analyse en composantes principales (ACP) est effectuée sur les points repères représentant l'orientation du bloc facial et la flexion du basicrâne afin de définir les variations intraspécifiques liées à l'orientation du bloc facial et à la flexion du basicrâne (O'Higgins et al., 2006; Zelditch et al., 2004).

Résultats

Dans l'ACP des points représentant l'orientation du bloc facial et la flexion du basicrâne chez les humains modernes, la première (PC1) et la deuxième composante principale (PC2) expliquent respectivement 28,1% et 20,3% de la variance totale (Figure 35). Sur la PC1, vers les valeurs les plus fortes, les changements correspondent à une rotation dorsale (vers le bas) du bloc facial (Figure 7) et à une rotation ventrale des bases crâniennes antérieure et postérieure. Ces changements décrivent une réduction de la valeur du CBA associée à une rotation dorsale du bloc facial. Vers les valeurs positives sur l'axe 2, les changements les plus importants sont une rotation ventrale et une réduction de la hauteur du

bloc facial engendrées par un déplacement antérieur du staphylion et par un déplacement inférieur du foramen caecum. Sur cet axe, une rotation ventrale de la fosse crânienne antérieure et un déplacement vers l'arrière du basion entraînent une augmentation de la valeur du CBA.

Dans l'ACP des spécimens du genre *Pan*, la PC1 et la PC2 expliquent respectivement 28,7% et 25,8% de la variance totale (Figure 36). Sur la PC1, les changements vers les valeurs positives sont caractérisés par une rotation ventrale du bloc facial. La hauteur de ce dernier est également réduite par un déplacement antérieur du staphylion et un déplacement postérieur du foramen caecum. Le basion est déplacé vers l'arrière, ce qui entraîne une augmentation de la valeur du CBA. Les valeurs les plus hautes sur la PC2 décrivent une rotation dorsale du bloc facial, une rotation ventrale de la fosse crânienne antérieure et un déplacement vers le bas du basion qui entraînent une réduction de la valeur du CBA.

Dans l'ACP des individus du genre *Gorilla*, la PC1 et la PC2 expliquent respectivement 37,9% et 28,1% de la variance totale (Figure 37). Sur la PC1, vers les plus hautes valeurs, il y a une rotation dorsale du bloc facial, un déplacement vers l'avant de la selle et un déplacement vers le bas du basion. Sur la PC2, les valeurs les plus importantes sont associées à une rotation ventrale et à une réduction de la hauteur du bloc facial, qui sont liées à un déplacement important de la selle vers l'avant et à un déplacement antérieure moins marqué du basion.

Dans l'ACP des spécimens du genre *Pongo*, la PC1 et la PC2 expliquent respectivement 43,9% et 29,4% de la variance totale (Figure 38). Sur la PC1, vers les plus hautes valeurs, il y a une rotation ventrale du bloc facial ainsi qu'un déplacement vers l'arrière de la selle et du basion. Sur la PC2, vers les valeurs les plus importantes, on observe une rotation ventrale du bloc facial, liée à un déplacement de la selle et du basion vers l'avant.

Discussion

Les résultats obtenus sont en cohérence avec l'hypothèse d'une relation entre la réduction de la valeur du CBA, c'est-à-dire une augmentation de la flexion du basicrâne, et la rotation inférieure du bloc facial chez les humains modernes. Cette relation existe également chez les chimpanzés, mais elle est beaucoup moins marquée. Enfin, chez *Gorilla* et *Pongo*, il n'y a pas de changement significatif dans la flexion du basicrâne. Ce résultat tend à montrer que la flexion du basicrâne et la rotation du bloc facial qui lui est associée, sont des mécanismes retrouvés principalement chez les humains modernes. Dans ce taxon, l'augmentation de la

flexion du basicrâne (Lieberman et al., 2000a; Ross et Henneberg, 1995) est le produit de deux déplacements relatifs : une rotation ventrale de la fosse crânienne antérieure et une rotation ventrale de la fosse crânienne postérieure. Plusieurs hypothèses ont été émises pour expliquer cette flexion basicrânienne.

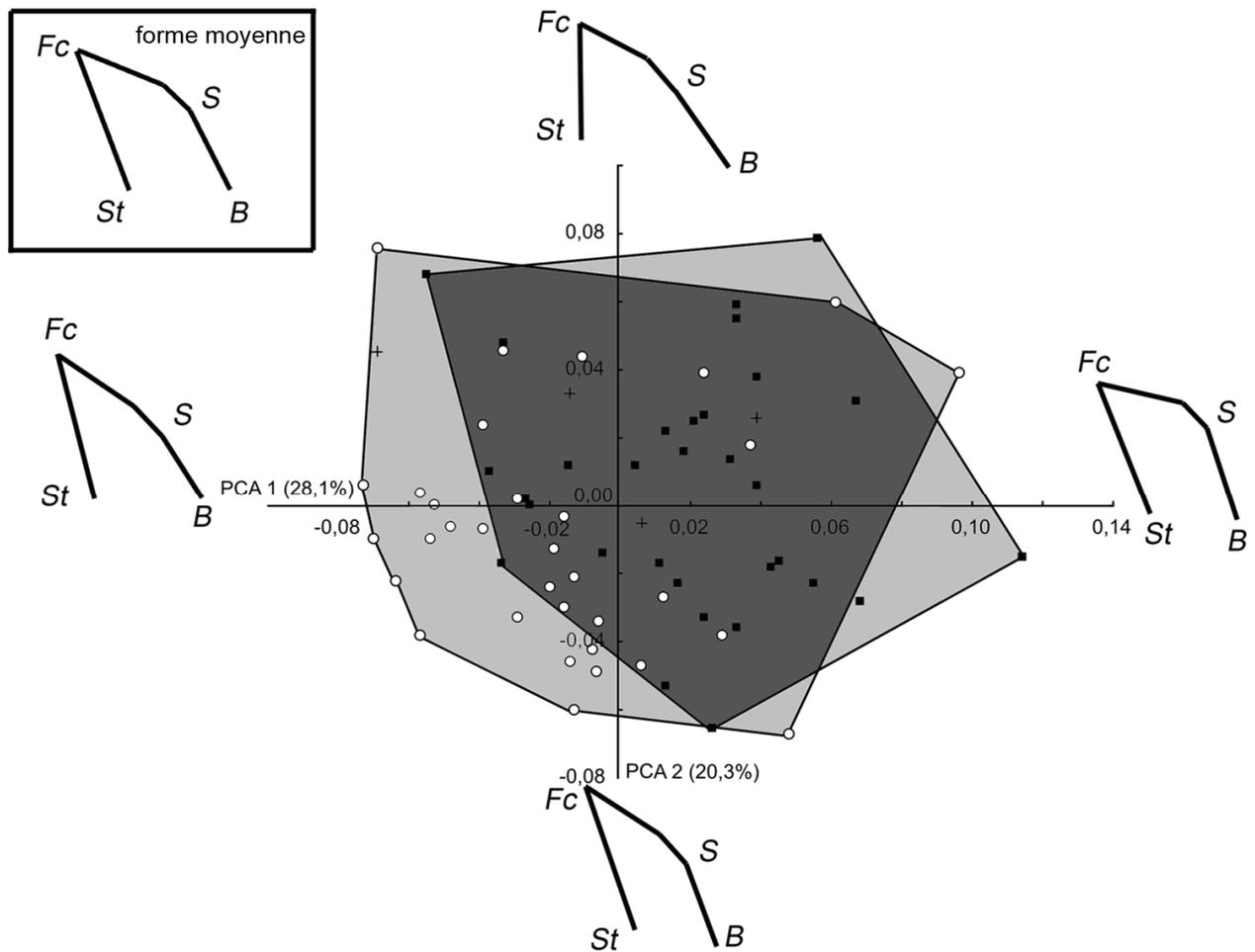


Figure 35. ACP des points repères représentant l'orientation de la face et la flexion de la base du crâne chez *Homo*. Carrés noirs : mâles, cercles blancs : femelles. Les polygones délimitent les spécimens de chaque sexe. St : staphylon, Fc : Foramen caecum, S : Selle turcique, B : Basion.

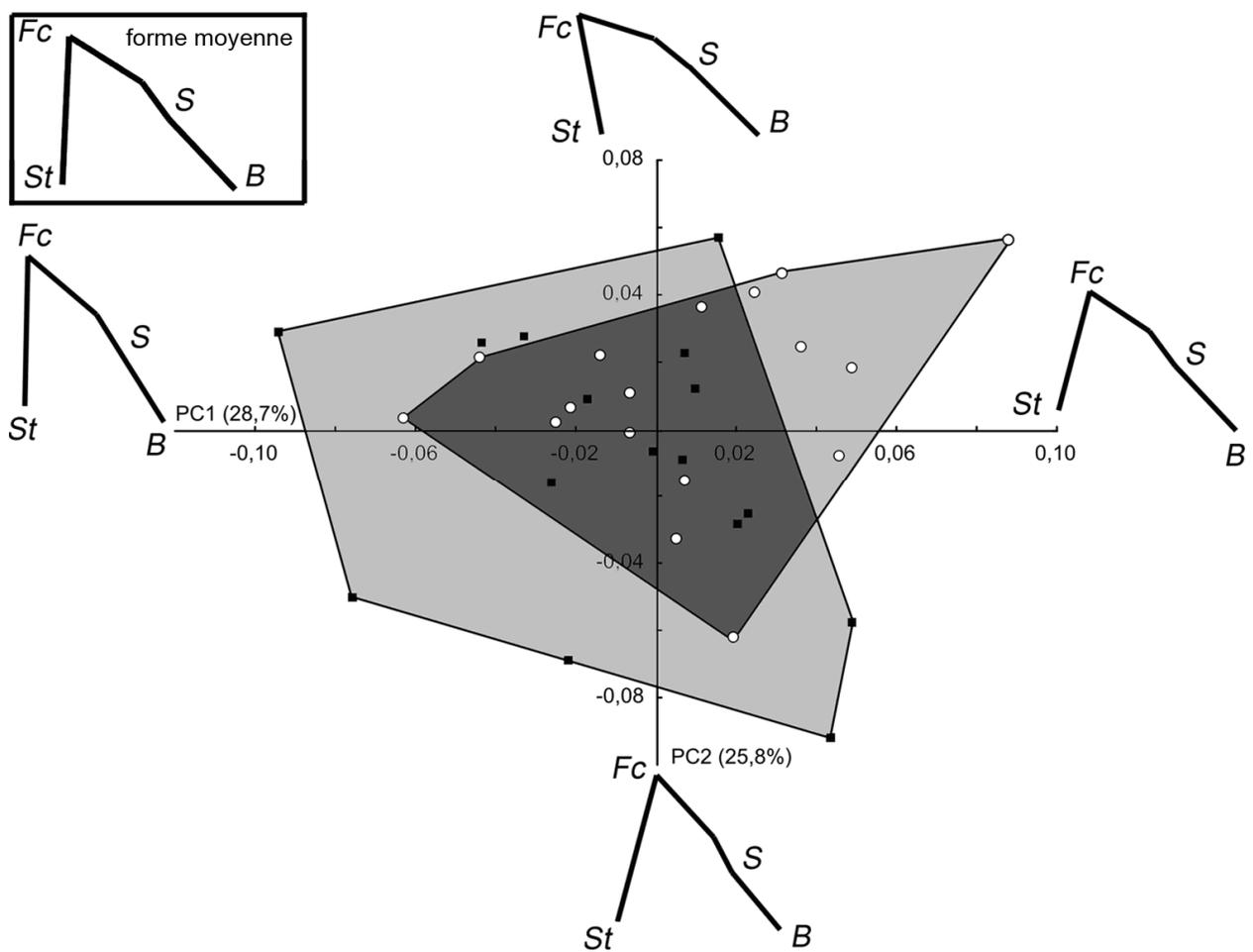


Figure 36. ACP des points repères représentant l'orientation de la face et la flexion de la base du crâne chez *Pan*. Carrés noirs : mâles, cercles blancs : femelles. Les polygones délimitent les spécimens de chaque sexe. St : staphylion, Fc : Foramen caecum, S : Selle turcique, B : Basion.

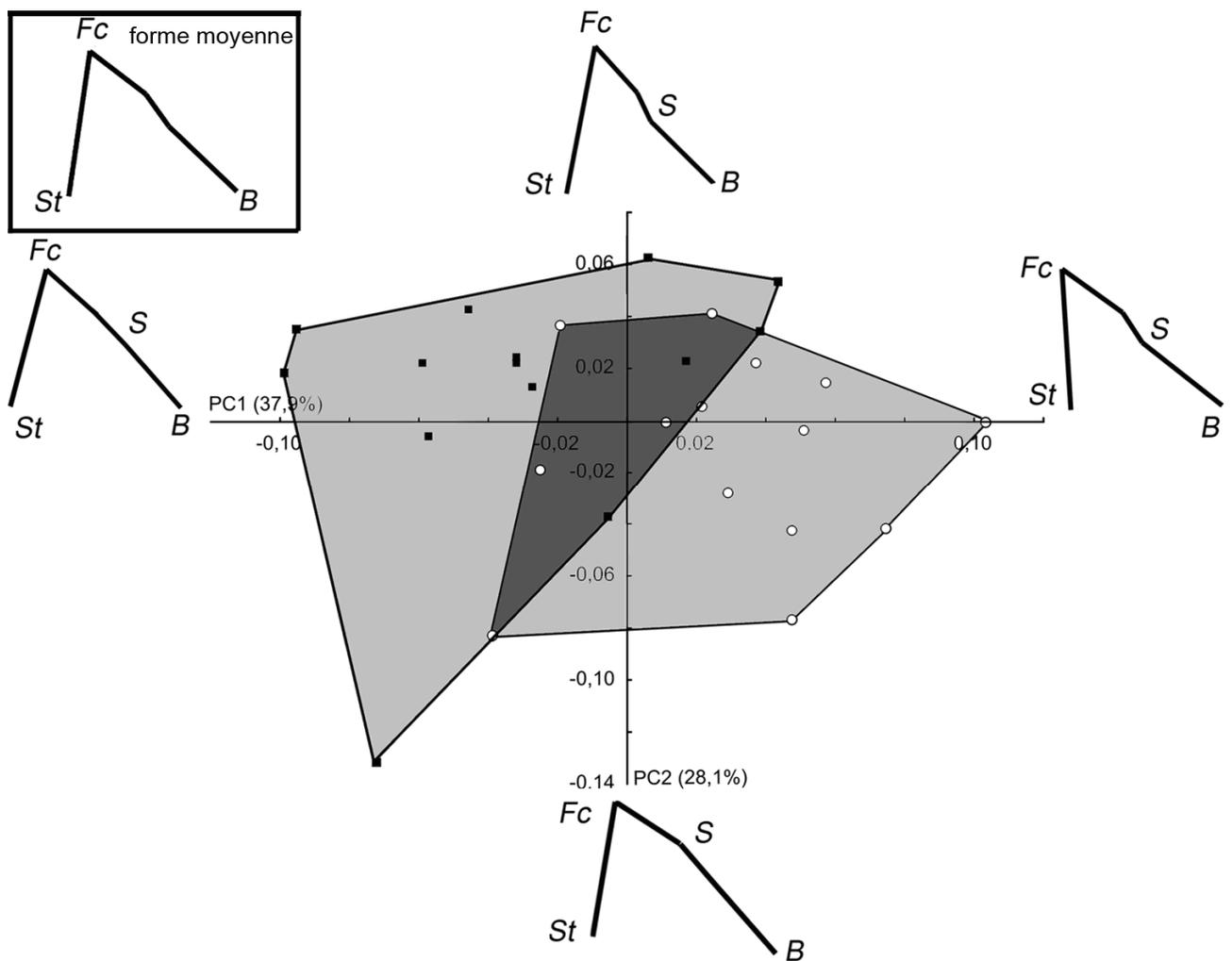


Figure 37. ACP des points repères représentant l'orientation de la face et la flexion de la base du crâne chez *Gorilla*. Carrés noirs : mâles, cercles blancs : femelles. Les polygones délimitent les spécimens de chaque sexe. St : staphylion, Fc : Foramen caecum, S : Selle turcique, B : Basion.

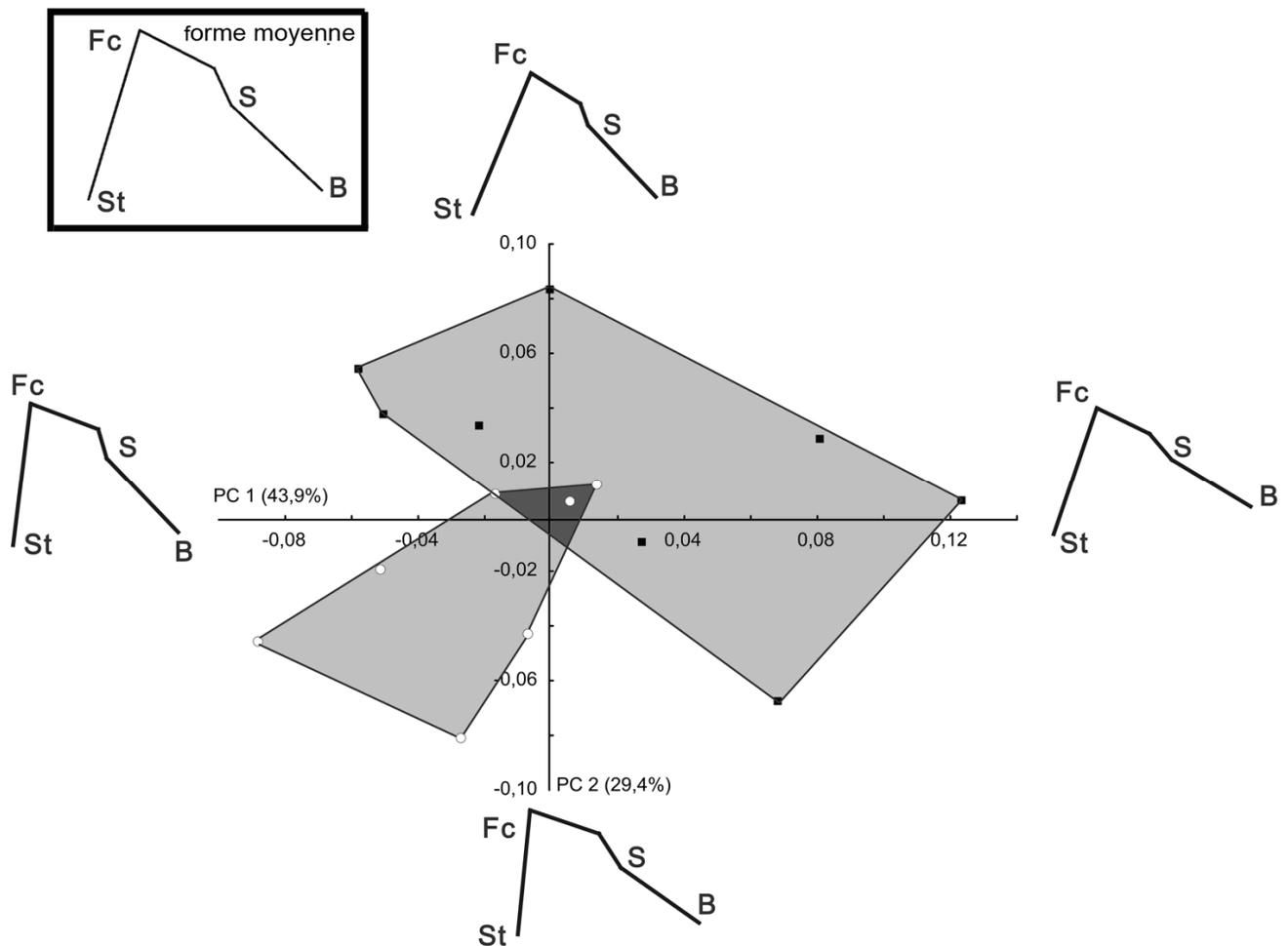


Figure 38. ACP des points repères représentant l'orientation de la face et la flexion de la base du crâne chez *Pongo*. Carrés noirs : mâles, cercles blancs : femelles. Les polygones délimitent les spécimens de chaque sexe. St : staphylon, Fc : Foramen caecum, S : Selle turcique, B : Basion.

Plusieurs auteurs supposent que la flexion basicrânienne est en grande partie une conséquence structurale de l'augmentation du volume endocrânien, observée au cours de l'évolution des hominines (Lieberman et al., 2008; Ross et al., 2004; Ross et Ravosa, 1993). Si cette hypothèse est en partie satisfaisante, elle n'explique cependant pas la flexion marquée chez plusieurs taxons fossiles, qui possèdent un volume endocrânien réduit. Chez *Australopithecus africanus*, un CBA d'une valeur de 147° a ainsi été mesuré sur le crâne du spécimen Sts 5 (Kimbel et al., 2004) alors que les chimpanzés possèdent une valeur moyenne de CBA de 160° dans mon étude (Table 16). Chez *Sahelanthropus tchadensis*, les mesures effectuées sur la reconstitution de l'endocrâne montre également des valeurs plus réduites que chez *Pan troglodytes* (Bienvenu, 2010). Enfin, Suwa et al. (2009) supposent que le basicrâne d'*Ardipithecus ramidus*, est fléchi, notamment parce que le clivus basioccipital est fortement incliné. D'autres hypothèses ont ainsi été émises afin d'expliquer le fléchissement du

basicrâne. L'importante flexion basicrânienne peut être due à une adaptation à la posture orthograde liée à la locomotion bipède (Dean et Wood, 1982; McCarthy, 2001; Spoor, 1997). Il a également été supposé que la réduction de l'angle basicrânien soit liée à une réorganisation neurale, notamment du cortex pariétal postérieur, chez les hominines (Suwa et al., 2009). Dans tous les cas, ces trois hypothèses lient la flexion du basicrâne et la rotation du bloc facial qui lui est associée, à des caractéristiques propres aux hominines (augmentation du volume endocrânien, bipédie orthograde ou réorganisation neurale). Elles confirment ainsi mon étude où la flexion de basicrâne n'est observée de manière significative que dans le genre *Homo*.

Si elles sont nécessaires au développement de plusieurs caractéristiques propres aux hominines, notamment l'augmentation du volume endocrânien, il est également important de prendre en compte le fait que la flexion du basicrâne et la rotation inférieure du bloc facial sont aussi limitées par des contraintes anatomiques. En effet, ces déplacements entraînent un raccourcissement du segment staphylion-basion où se situent les structures pharyngiennes. Ainsi, la flexion basicrânienne est nécessairement contrainte par la nécessité de laisser suffisamment de place dans le plan sagittal pour les cavités nasales et pharyngiennes (nasopharynx, oropharynx et laryngopharynx) liées aux fonctions de déglutition et de respiration (Lieberman, 2011; Rouvière et Delmas, 2002). Au cours de l'évolution, la flexion du basicrâne pourrait donc tendre à augmenter pour permettre la mise en place d'un cerveau plus volumineux et plus globulaire. Cette augmentation resterait limitée par la nécessité de conserver suffisamment de place pour les structures pharyngiennes et les fonctions qui leur sont liées. Cette relation a un impact direct sur l'orientation de la face (bloc facial) qui est fortement liée, chez les hominines, à la flexion du basicrâne. Ainsi, chez les hominines, la face peut devenir plus orthognathe mais ce changement dans l'orientation de la face est limité afin de conserver l'intégrité des fonctions pharyngiennes.

Les relations observées entre face et basicrâne concernent non seulement la flexion du basicrâne mais également son orientation (Kuroe et al., 2004; Rosas et al., 2008). Dans les études mesurant le CBA à l'aide d'angles et de mesures linéaires, il est difficile de différencier les caractéristiques liées à la flexion d'une part, et à l'orientation du basicrâne d'autre part (voir section E.3.1.1) (Bastir, 2008; Bastir et al., 2008).

D'autre part, *Homo sapiens* est également le seul genre possédant un staphylion, point repère proche de la limite postérieure du palais osseux, toujours situé sous le foramen caecum. Dans ce genre, la face est donc en grande partie située sous la fosse crânienne antérieure (Lieberman et al., 2000a; Weidenreich, 1941).

Conclusions

Les résultats de cette analyse corroborent l'hypothèse d'une relation entre la flexion du basicrâne et la rotation dorsale du bloc facial chez les humains modernes (Lieberman et al., 2000b). Cette relation est beaucoup plus faible chez *Pan troglodytes* et est absente chez *Gorilla gorilla* et *Pongo pygmaeus* où l'on n'observe pas de fléchissement du basicrâne. L'existence de cette relation chez les humains modernes a des conséquences importantes pour la compréhension du rôle de la flexion du basicrâne dans la mise en place de l'orientation de la face chez les hominidés actuels (Lieberman et al., 2000b). En effet, un fléchissement de la fosse crânienne antérieure par rapport à la fosse crânienne postérieure, c'est-à-dire une réduction du CBA, entraîne une rotation dorsale (vers le bas) de la face sous la fosse crânienne antérieure (Figure 39a). Cette rotation réduit également le prognathisme, c'est-à-dire le degré de protrusion de la partie inférieure de la face par rapport à la partie supérieure (Figure 39b) et diminue la longueur du pharynx, situé dans le plan sagittal entre le plan PM et le plan de la fosse crânienne postérieure (Figure 39c). Enfin, ce fléchissement permet la mise en place d'un palais beaucoup plus klinorhynche (orienté vers le bas) (Figure 39d) (Lieberman et al., 2000b; McCarthy, 2001; McCarthy et Lieberman, 2001). Ainsi, en prenant en compte l'hypothèse du « bloc facial », une simple réduction du CBA joue probablement le rôle principal dans la mise en place des nombreuses caractéristiques de la face des humains modernes décrites précédemment : une face orthognathe et klinorhynche, située sous la fosse crânienne antérieure (voir section D.1). Au cours de l'évolution des hominines, un fort fléchissement du basicrâne a donc pu entraîner une rotation vers le bas et vers l'arrière de la face. Cette rotation a permis la mise en place de plusieurs caractères faciaux spécifiques aux humains modernes (Figure 39).

En plus de l'orientation du bloc facial, la morphologie de la partie antérieure de la face est également une caractéristique importante dans l'évolution crânofaciale des hominidés, chaque taxon possédant des caractéristiques qui lui sont propres (voir section D.2.1.2). Chez les hominidés actuels, il est donc d'un intérêt majeur de définir le rôle joué par la rotation du bloc facial, induite par la flexion du basicrâne, dans les modifications de la morphologie de la face antérieure.

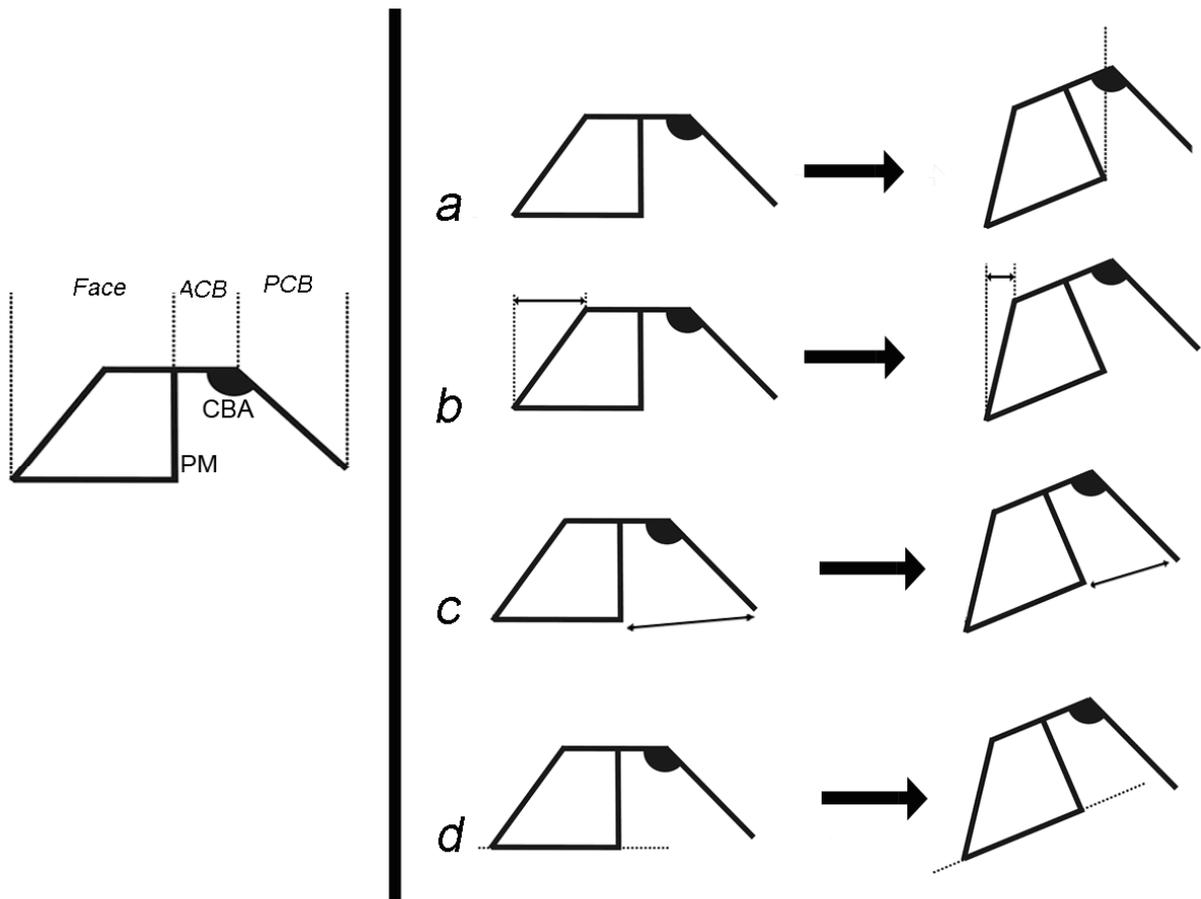


Figure 39. Effet de la flexion du basicrâne sur la face. PM : plan postéro-maxillaire. Le fléchissement de la base crânienne antérieure (ACB) par rapport à la base crânienne postérieure (PCB), c'est-à-dire la réduction du CBA (« Cranial Base Angle »), entraîne une rotation dorsale (vers le bas) de la face, sous l'ACB (a) chez les humains modernes. Il réduit également le prognathisme, c'est-à-dire le degré de protrusion de la partie inférieure de la face par rapport à la partie supérieure (b), et diminue la longueur du nasopharynx (c). Enfin, ce fléchissement permet la mise en place d'un palais klinorhynche (orienté vers le bas) relativement au basicrâne (d).

E.3.1.2 Relation entre flexion du basicrâne, orientation et morphologie de la face

La section précédente a montré que l'orientation du bloc facial était fortement influencée par la flexion du basicrâne (section E.3.1.1). Néanmoins, le rôle joué par cette relation dans la morphologie de la face antérieure des hominidés n'est pas connu. Il existe peu de données concernant l'influence potentielle du basicrâne sur les aspects de la morphologie de la face, comme sa hauteur, sa largeur ou la forme et l'organisation des structures qui la composent (orbites, ouverture piriforme, morphologie subnasale, etc.). Enlow et Hans (1996) ont proposé une hypothèse concernant les relations entre ces structures. Pour ces auteurs, un basicrâne long, étroit (dolichocéphale) et peu fléchi est associé à une face longue

verticalement (axe supéro-inférieur) et développée sur l'axe antéro-postérieur. Dans cette étude, je teste s'il existe une relation significative entre la conformation de la face, son orientation et la flexion du basicrâne. Si c'est le cas, je testerai si cette relation suit l'hypothèse d'Enlow et Hans (1996) d'une face allongée verticalement associée à un basicrâne long et peu fléchi.

Matériel et méthodes

Matériel

L'étude a été effectuée sur les crânes numérisés de 144 hominidés actuels : 67 humains modernes (*Homo sapiens*), 32 *Pan troglodytes*, 28 *Gorilla gorilla* et 15 *Pongo pygmaeus*. Tous les spécimens de l'étude présentent des troisièmes molaires en occlusion et sont donc considérés comme adultes.

Acquisition des données

La flexion du basicrâne et l'orientation du bloc facial (groupe 1) sont caractérisées à l'aide des mêmes points repères médians que dans la section précédente (section E.3.1.1 ; Figure 40a). Le groupe 2, qui caractérise la conformation de la face antérieure, inclut un ensemble de points repères déjà utilisés pour caractériser les variations de la morphologie de la face chez les primates et les hominidés (section D.2.1 ; Figure 40b). Les points repères sont placés sur la surface des crânes numérisés à l'aide du logiciel Landmark v3.0 (Wiley et al., 2005).

Analyse des données

Procrustes. Une superposition Procrustes est effectuée pour chaque groupe de points repères au sein de chaque taxon afin de minimiser l'effet de taille (Bookstein, 1991; Rohlf et Slice, 1990). Les conformations de chaque genre sont ainsi calculées de manière individuelle et n'ont aucune influence les unes sur les autres. Les coordonnées Procrustes des groupes 1 et 2 sont calculées indépendamment afin de ne prendre en considération aucune variation liée à la taille, à la position ou à l'orientation (Klingenberg, 2009).

Allométrie et intégration. L'allométrie est un facteur qui peut influencer les schémas d'intégration morphologique (Klingenberg, 2009). Les études précédentes ont par exemple mis en avant la présence d'une corrélation entre la taille de la face et la forme des autres structures du crâne, particulièrement le basicrâne (Bastir et al., 2010; Biegert, 1963). Il peut également exister une allométrie statique² entre les individus mâles et femelles (O'Higgins et Dryden, 1993; Rosas et Bastir, 2002). Dans mon étude, je teste donc l'influence de la taille sur chaque groupe de points repères, pour chaque taxon. Une régression multiple des coordonnées Procrustes (variables dépendantes) sur le logarithme décimal de la taille centroïde (variable indépendante) est effectuée à l'aide logiciel MorphoJ v1.02 (Klingenberg, 2011) pour tester l'influence potentielle de l'allométrie (Monteiro, 1999). Pour un ensemble de points repères, la taille centroïde est définie comme étant la racine carrée de la somme des carrés des distances de chaque point repère au centroïde (Bookstein, 1991). Les régressions multiples ont été effectuées indépendamment pour le premier groupe de points repères (orientation de la face et flexion du basicrâne), pour le deuxième (conformation de la face) et pour un troisième groupe incluant l'ensemble des points repères.

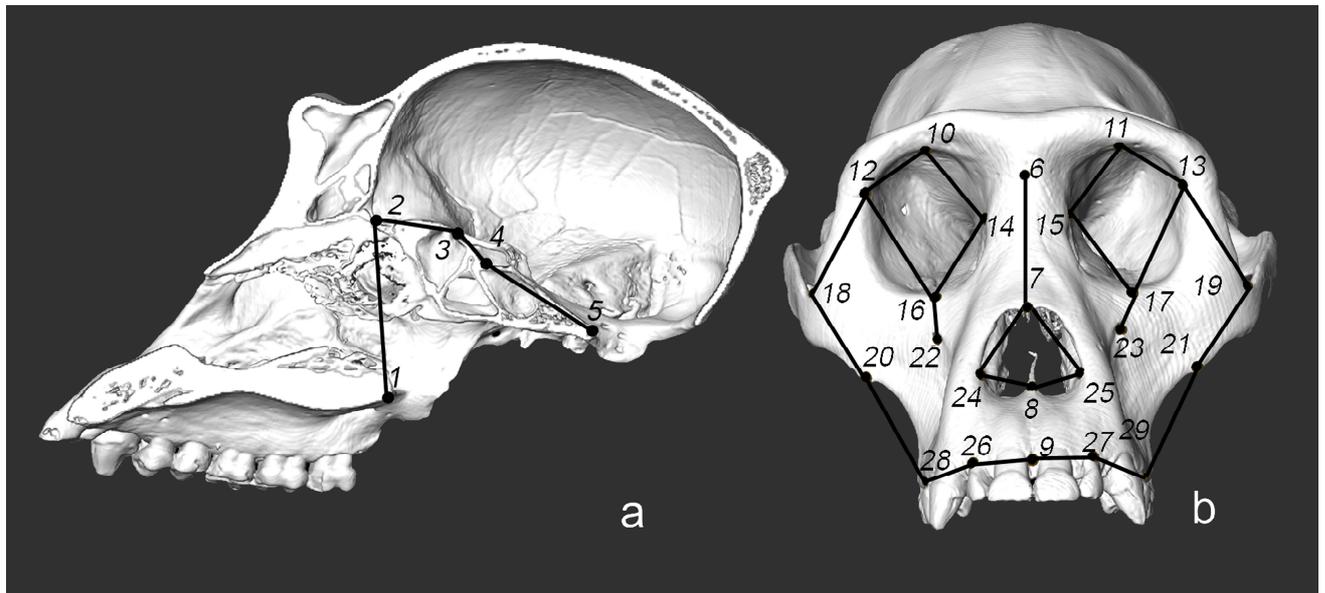


Figure 40. Localisation des points repères sur un crâne de gorille femelle. a : groupe 1. 1 : Staphylion, 2 : Foramen caecum, 3 : Sphenoidale, 4 : Sella, 5 : Basion. b : groupe 2. 10-11 : Marge supérieure de l'orbite, 12-13 : Frontomolare orbitale, 14-15 : Dacryon, 16-17 : Zygoorbitale, 18-19 : Jugale, 20-21 : Zygomaxillare, 22-23 : Foramen infraorbitaire, 24-25 : Alare, 26-27 : Alveolar I2, 28-29 : Alveolar P3.

² L'allométrie statique est définie comme étant l'allométrie pouvant exister au sein d'un groupe de spécimens appartenant à la même espèce et étant au même stade développemental (Gould, 1966).

Intégration crâniofaciale. Les covariations spécifiques entre les points repères du groupe 1 (orientation de la face et flexion du basicrâne) et du groupe 2 (conformation de la face) sont évaluées à l'aide de l'analyse des moindres carrés partiels (« Partial least squares » ; PLS) pour chaque taxon. Cette méthode est adaptée à l'étude des covariations entre deux groupes de variables (ou blocs) (Bastir et al., 2010; Bookstein et al., 2003; Bruner et al., 2010; Klingenberg, 2013; Klingenberg et Marugán-Lobón, 2013; Rohlf et Corti, 2000; Singh et al., 2012). Dans mon étude, deux blocs ont été définis, ils correspondent aux deux groupes de points repères : le bloc 1 (groupe 1) représente la flexion du basicrâne et l'orientation du bloc facial (Figure 40a) et le bloc 2 (groupe 2) représente la conformation de la face (Figure 40b).

Les PLS ont été effectuées entre les deux blocs à l'aide du logiciel MorphoJ v1.02 (Klingenberg, 2011) pour chaque taxon. Comme l'allométrie peut jouer un rôle sur les mesures d'intégration, les analyses PLS ont été recalculées en utilisant les résidus des régressions multivariées de la forme sur le logarithme décimal de la taille centroïde comme variables. Cela permet de minimiser l'effet de taille de l'analyse (Klingenberg, 2009; Monteiro, 1999). J'utilise le coefficient RV pour mesurer la corrélation résultante de la PLS (voir section C.3.2.2) (Escoufier, 1973).

Résultats

Allométrie et intégration

Les régressions multivariées des coordonnées Procrustes (variables dépendantes) sur la taille (Log CS – variables indépendantes) montrent une influence significative de l'allométrie pour chaque taxon et pour chaque groupe de points repères (Table 18).

Table 18. Régressions multivariées de la conformation sur la taille (log CS) pour tous les points repères, le groupe 1 (orientation de la face et flexion du basicrâne) et le groupe 2 (conformation de la face).

	<i>Homo</i>		<i>Pan</i>		<i>Gorilla</i>		<i>Pongo</i>	
	Variance expliquée (%)	p-value						
Tous	5,6	0,00	11,1	0,00	9,3	0,00	21,1	0,00
Groupe 1	6,8	0,00	11,9	0,00	10,4	0,00	28,4	0,00
Groupe 2	3,7	0,02	10,7	0,00	18,9	0,00	18,9	0,00

Pour le groupe comprenant tous les points repères et pour le premier groupe de points repères (flexion du basicrâne et orientation de la face), l'allométrie explique le moins de variance pour *Homo sapiens* (respectivement 5,6%, $p < 0,01$; 6,8%, $p < 0,01$) et le plus de variance pour *Pongo pygmaeus* (21,1%, $p < 0,01$; 28,4%, $p < 0,01$). *Gorilla gorilla* (9,3%, $p < 0,01$; 10,4%, $p < 0,01$) et *Pan troglodytes* (11,1%, $p < 0,01$; 11,9%, $p < 0,01$) possèdent des valeurs intermédiaires. Pour le second groupe de points repères (conformation de la face), *Gorilla gorilla* (18,9%, $p < 0,01$) et *Pongo pygmaeus* (18,9%, $p < 0,01$) possèdent le plus de variance expliquée par l'allométrie. Ils sont suivis par *Pan troglodytes* (10,7%, $p < 0,01$) et par *Homo sapiens* (3,7%, $p = 0,02$).

Analyse des moindres carrés partiels (PLS)

Homo. Dans l'analyse PLS des humains modernes, la première paire d'axes singuliers prend en compte 36,3% de la covariance totale (Figure 41). Le coefficient RV montre une relation significative entre les deux blocs (RV= 0,15; $p < 0,01$). Vers les valeurs les plus positives, pour le bloc 1, il y a une rotation ventrale (supérieure) et une augmentation de la hauteur du bloc facial ainsi qu'une rotation ventrale de la fosse crânienne postérieure. Ces traits sont associés, pour le bloc 2, à un déplacement vers le bas de la face inférieure, un déplacement supérieur de la partie médiale de la face supérieure (nasion, rhinion et dacryon) et de l'épine nasale. La largeur de la face inférieure augmente et celle de la face supérieure diminue. Quand l'effet de taille est minimisé, les schémas et la force de l'intégration restent les mêmes (RV= 0,15; $p < 0,05$) et la première paire d'axes singuliers prend en compte 37,2% de la covariance. Dans ce cas, comme pour *Pan* et *Gorilla*, la correction pour les effets d'allométrie n'affecte pas les schémas d'intégration.

Pan. Dans la PLS des spécimens du genre *Pan*, la première paire d'axes singuliers prend en compte 48,3% de la covariance totale (Figure 42). La relation entre les deux blocs est significative et plus forte que celle observée chez les humains modernes (RV= 0,31; $p < 0,01$). Pour les chimpanzés, quand les valeurs augmentent pour le bloc 1, on observe une rotation ventrale du bloc facial et un déplacement vers le haut et vers l'arrière du basion. Ces changements sont associés sur le bloc 2 à un déplacement de la face inférieure vers le bas, à un déplacement vers le haut de la face moyenne associé à une augmentation de la hauteur de l'ouverture piriforme et à une réduction de la taille relative des orbites. Quand l'effet de taille

est minimisé, la corrélation reste significative ($RV= 0,28; p<0,05$). Dans ce cas, la première paire d'axes singuliers prend en compte 45,5% de la covariance totale.

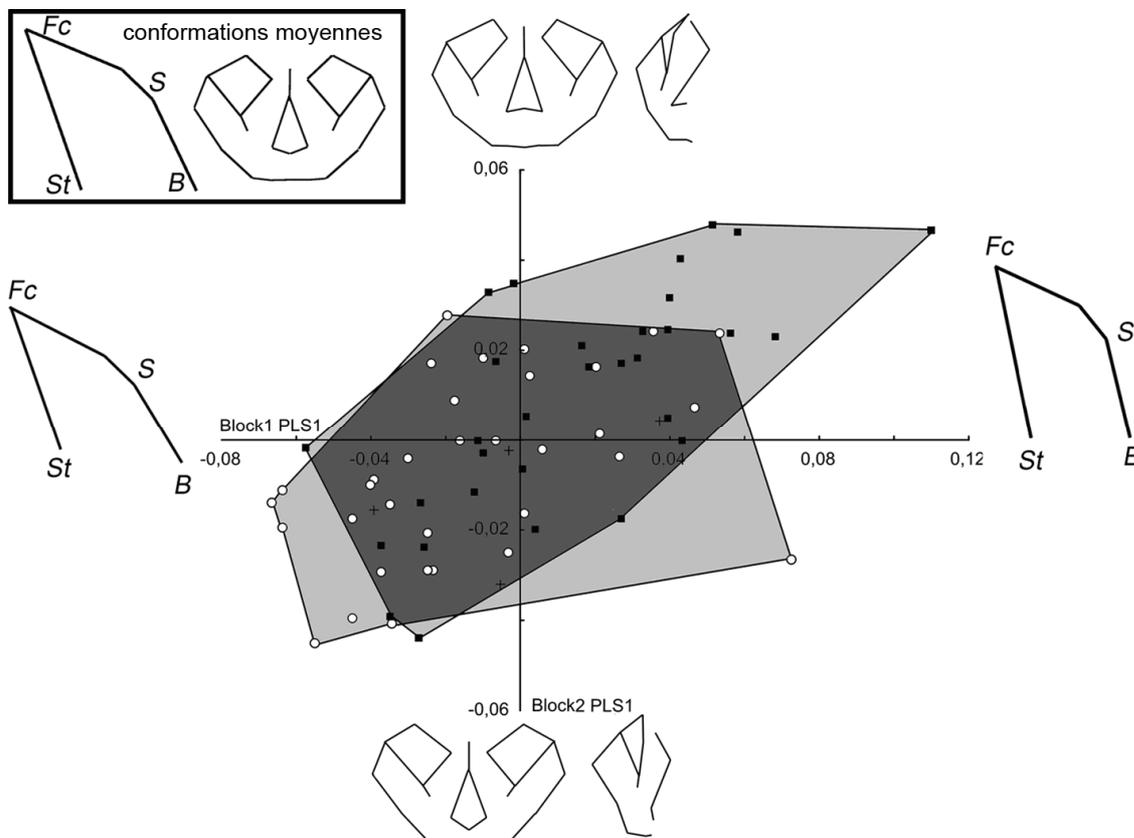


Figure 41. PLS du bloc 1 et du bloc 2 chez *Homo*. Carrés noirs : mâles, cercles blancs : femelles. Les polygones délimitent les spécimens de chaque sexe. St : staphylion, Fc : Foramen caecum, S : Selle turcique, B : Basion. La position d'un spécimen sur l'abscisse définit sa forme pour le bloc 1 (orientation de la face et flexion du basicrâne), et sa position sur l'ordonnée correspond à sa forme pour le bloc 2 (conformation de la face).

Gorilla. Dans la PLS incluant les spécimens du genre *Gorilla*, la première paire d'axes singuliers prend en compte 44,0% de la covariance totale (Figure 43). La covariation entre les deux blocs est significative et plus forte que pour les deux taxons précédents ($RV=0,37; p<0,01$). Concernant les relations morphologiques, pour le bloc 1, vers les valeurs les plus positives, on observe une rotation ventrale et une augmentation de la hauteur du bloc facial et un déplacement du basion vers le haut. Ces caractéristiques sont associées pour le bloc 2 à un déplacement vers le bas de la marge inférieure de l'orifice piriforme (nasospinale et alare) relativement à la face inférieure, à une réduction de la largeur de la face supérieure et à un déplacement vers le haut des orbites, des foramens infraorbitaires, du nasion et du rhinion. Quand l'effet de taille est corrigé, la corrélation reste significative ($RV= 0,35; p<0,01$) et la première paire d'axes singuliers prend en compte 43,8% de la covariance totale.

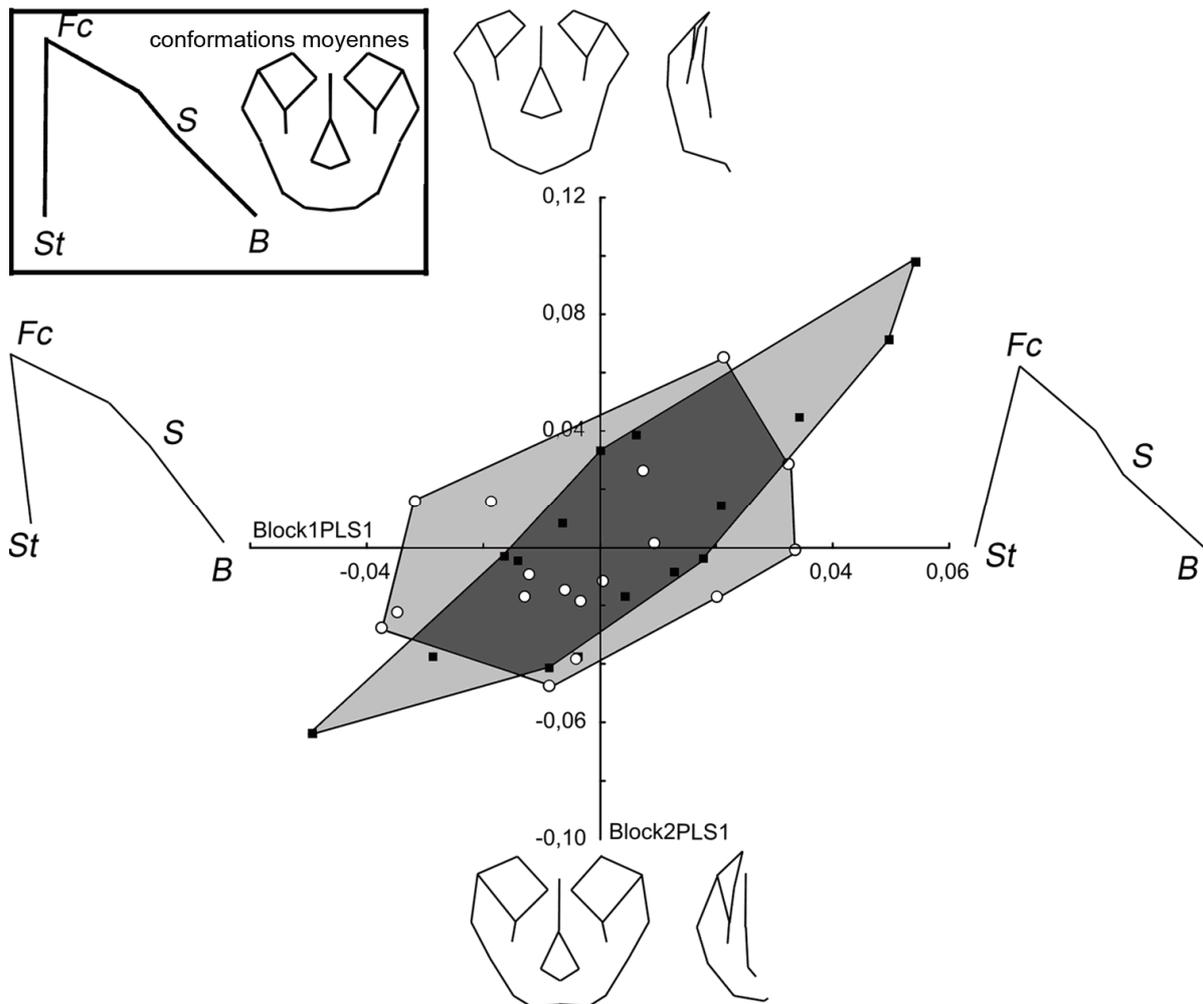


Figure 42. PLS du bloc 1 et du bloc 2 chez *Pan*. Carrés noirs : mâles, cercles blancs : femelles. Les polygones délimitent les spécimens de chaque sexe. St : staphylion, Fc : Foramen caecum, S : Selle turcique, B : Basion.

Pongo. Dans la PLS des spécimens du genre *Pongo*, la première paire d'axes singuliers prend en compte 67,6% de la covariance totale (Figure 44). La covariation entre les deux blocs est significative et plus forte que pour les autres taxons ($RV=0,41$; $p<0,05$). Pour le bloc 1, vers les valeurs les plus positives, on observe une rotation ventrale et une augmentation de la hauteur du bloc facial, ainsi qu'un déplacement du basion vers le haut. Pour le bloc 2, ces caractéristiques sont associées à un déplacement vers le bas des points les plus inférieurs de l'orifice piriforme (nasospinale et alare) relativement à la face inférieure, à une réduction de la largeur de la face et à un déplacement vers le haut des orbites, du nasion et du rhinion. Quand l'effet de taille est enlevé, la corrélation n'est pas significative ($RV= 0,36$; $p<0,16$). La première paire d'axes singuliers prend en compte 72,8% de la covariance totale.

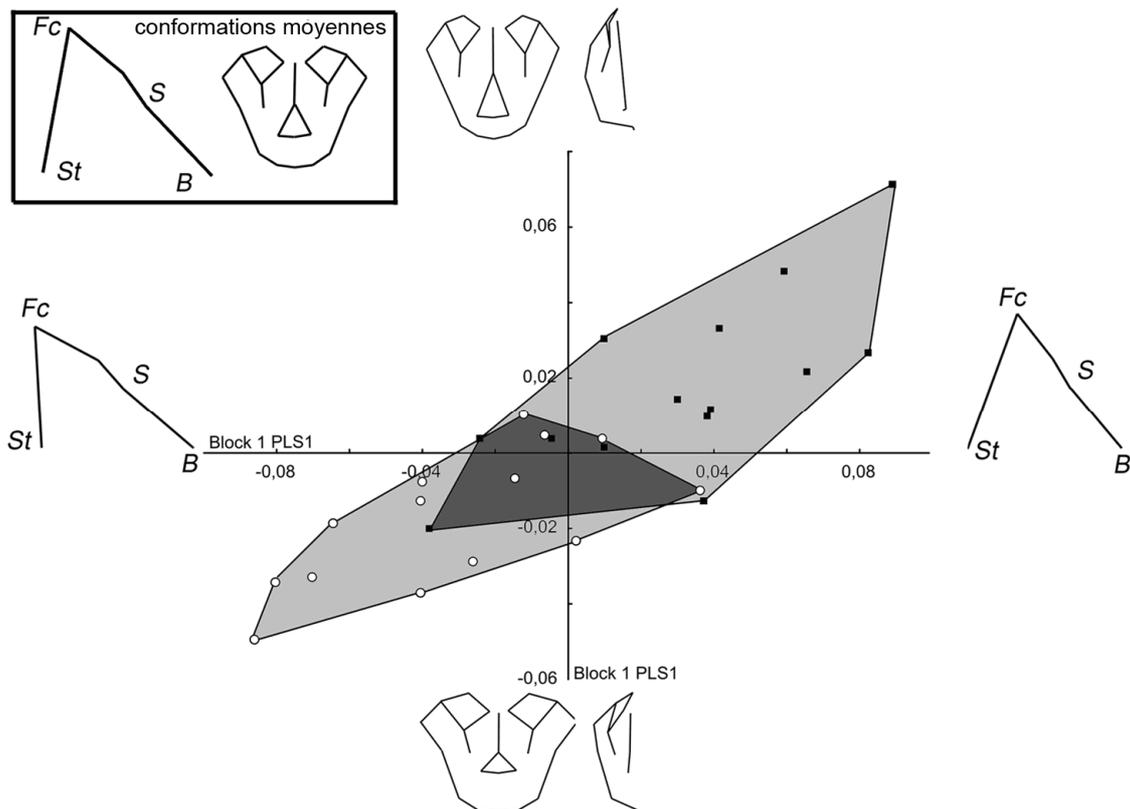


Figure 43. PLS du bloc 1 et du bloc 2 chez *Gorilla*. Carrés noirs : mâles, cercles blancs : femelles. Les polygones délimitent les spécimens de chaque sexe. St : staphylion, Fc : Foramen caecum, S : Selle turcique, B : Basion.

Discussion

Rôle de l'allométrie

Dans cette étude, pour chaque taxon, les variations de conformation de la face sont liées à la taille. Ce résultat est en accord avec ceux des analyses précédentes étudiant l'allométrie de la face et du crâne des hominidés (Guy et al., 2003; Lieberman et al., 2007; Mitteroecker et al., 2004; Shea, 1983a). Dans mon étude de covariation, les valeurs du coefficient RV et le pourcentage de covariance expliquée par la première paire d'axes singuliers restent proches, avec ou sans l'effet d'allométrie. Cependant, les changements morphologiques le long des axes, comme la hauteur de la face antérieure ou la flexion du basicrâne, sont réduits quand l'allométrie est corrigée. En tant que facteur permettant l'intégration (Klingenberg, 2009), l'allométrie joue donc un rôle dans la valeur des covariations, c'est-à-dire dans l'intensité de l'intégration. Ce résultat est en accord avec les études précédentes montrant que la taille joue un rôle dans l'intensité de l'intégration entre les structures qui composent la face.

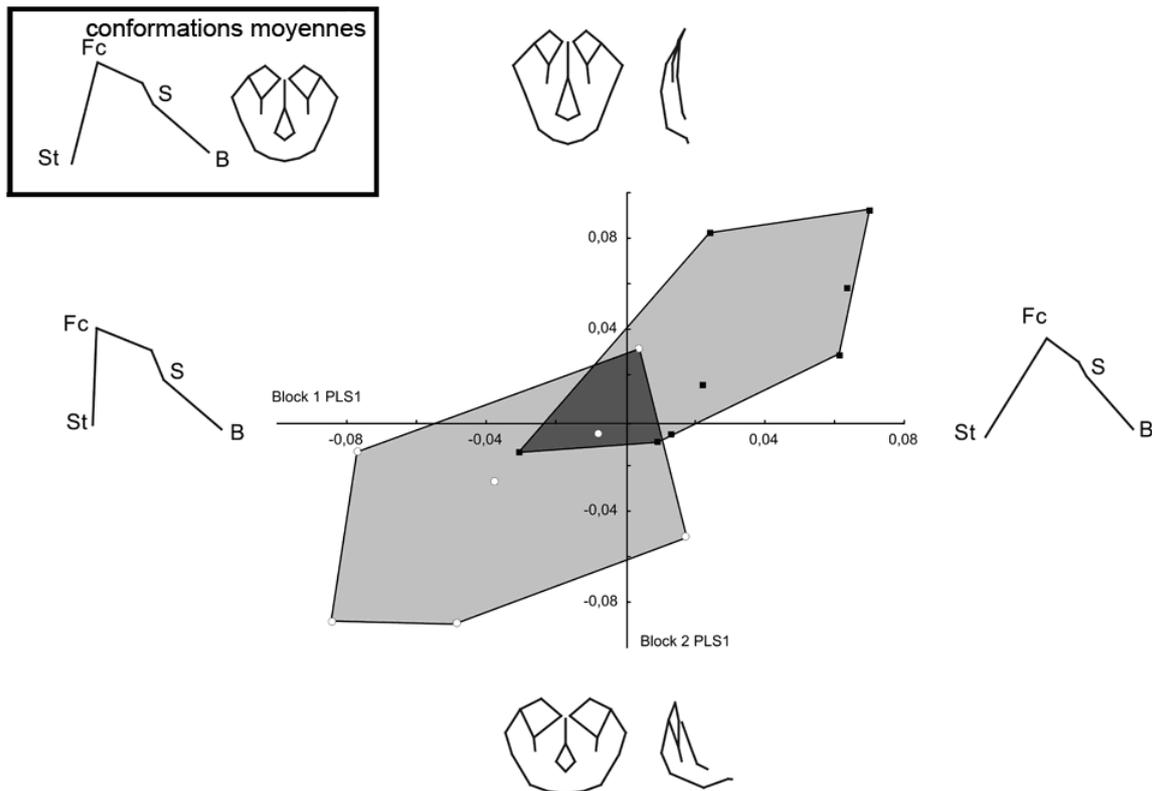


Figure 44. PLS du bloc 1 et du bloc 2 chez *Pongo*. Carrés noirs : mâles, cercles blancs : femelles. Les polygones délimitent les spécimens de chaque sexe. St : staphylion, Fc : Foramen caecum, S : Selle turcique, B : Basion.

Ainsi, chez les grands singes, la taille des orbites est liée à la taille de la face (Lieberman, 2000), qui elle-même est corrélée à la taille du corps (Aiello et Wood, 1994; Kappelman, 1996; Ross, 1995). Quand l'effet d'allométrie est minimisé, la relation entre les deux blocs n'est pas significative chez *Pongo*. La valeur du coefficient RV reste cependant plus élevée que chez les autres taxons. Cette différence peut être due au fait qu'une part importante des variations de la face des orangs-outans est liée à leur palais airorhynche (Penin et Baylac, 1999; Shea, 1985; Singh et al., 2012). Si ces variations de l'orientation du palais ont des conséquences importantes pour la mandibule, elle n'implique à l'inverse que très peu les structures du basicrâne. Elles peuvent ainsi faire diminuer la force de l'intégration entre les deux blocs étudiés ici. Ce résultat peut être également dû au nombre relativement faible de spécimens de l'espèce *Pongo pygmaeus* inclus dans l'étude (15 spécimens). A l'avenir, il sera donc nécessaire d'inclure un plus grand nombre d'individus afin de tester si la relation entre la conformation de la face, l'orientation de la face et la flexion du basicrâne est réellement non-significative chez *Pongo pygmaeus* quand l'effet de taille est corrigé.

Covariation entre la morphologie de la face, l'orientation du bloc facial et la flexion du basicrâne

Ces résultats confirment qu'il existe une relation significative entre la morphologie de la face, l'orientation du bloc facial et la flexion du basicrâne au sein de chaque genre d'hominidés, excepté pour *Pongo pygmaeus* quand l'effet de taille est corrigé. On note qu'avec ou sans la prise en compte de l'effet de taille, le coefficient RV est moins élevé chez les humains modernes. Ce résultat est en accord avec ceux obtenus à l'aide de la méthode exploratoire (section E.2). Ces derniers ont montré que les regroupements basicrâniens s'étendent moins à la face chez *Homo* par rapport à ce qui est observé chez *Pan*, *Gorilla* et *Pongo*. Ces résultats sont également en accord avec plusieurs analyses concluant à une grande modularité des structures faciales par rapport aux structures neurocrânienne et basicrânienne chez *Homo*, contrairement à ce qui est observé chez *Pan* (Bastir et Rosas, 2004; Bastir et al., 2005) et chez *Gorilla* (Polanski et Franciscus, 2006).

La principale différence entre les humains modernes et les autres grands singes (*Pan*, *Gorilla* et *Pongo*) concerne la relation entre la conformation de la face et le basicrâne. Chez les humains modernes, l'élongation de la face antérieure est corrélée avec une rotation ventrale de la fosse crânienne postérieure, c'est-à-dire à une flexion du basicrâne. Chez *Pan*, *Gorilla* et *Pongo*, l'élongation de la face est uniquement liée aux déplacements supérieur et postérieur du basicrâne postérieur, notamment du basion. Ainsi, *Homo* est le seul taxon chez qui on observe une réelle variation dans la flexion du basicrâne au niveau spécifique. Les différences observées entre les humains modernes et les autres grands singes sont en accord avec une hypothèse proposée par McCarthy (2001). Cette dernière stipule que pour une longueur de basicrâne donnée, plus le basicrâne postérieur est fléchi, plus il est haut verticalement, ce qui est confirmé dans mon étude (Figure 45). En prenant en compte cette observation, ainsi que le fait que (1) les hominines possèdent une base crânienne postérieure relativement courte, en raison des contraintes liées à la posture bipède (Dean, 1988; Guy et al., 2005; Lieberman, 2011; Suwa et al., 2009) et que (2) la partie inférieure de la fosse crânienne postérieure et le complexe naso-maxillaire doivent rester dans le même plan horizontal afin que la tête ne bascule pas, McCarthy (2001) propose que la fosse crânienne postérieure des humains modernes ait pu fléchir au cours de l'évolution afin de conserver une hauteur similaire à celle du complexe nasomaxillaire lorsque la longueur du basicrâne est réduite (Enlow et Hunter, 1968; Lieberman et al., 2000b; McCarthy, 2001) (Figure 45). La hauteur et l'orientation de la face et du basicrâne doivent en effet s'ajuster afin de préserver l'unité

anatomique et fonctionnelle du crâne, comme c'est le cas chez la plupart des mammifères (Enlow et Hunter, 1968). Mon étude supporte cette hypothèse car *Homo sapiens* est la seule espèce où la flexion de la base du crâne est associée à une élongation verticale de la face antérieure.

Si cette étude a permis de trouver une relation significative entre conformation de la face, orientation du bloc facial et flexion du basicrâne chez *Homo*, elle ne suit pas l'hypothèse proposée par Enlow et Hans (1996) d'une face antérieure verticale associée à un basicrâne long et peu fléchi. En effet, dans cette étude, l'élongation de la face antérieure des humains modernes est liée à un accroissement de la flexion du basicrâne et la longueur de ce dernier reste presque constante. D'autres études utilisant des points repères en 2D (Bastir et Rosas, 2004; Bookstein et al., 2003; Lieberman et al., 2000a) ont également obtenu des résultats en contradiction avec l'hypothèse d'Enlow et Hans (1996).

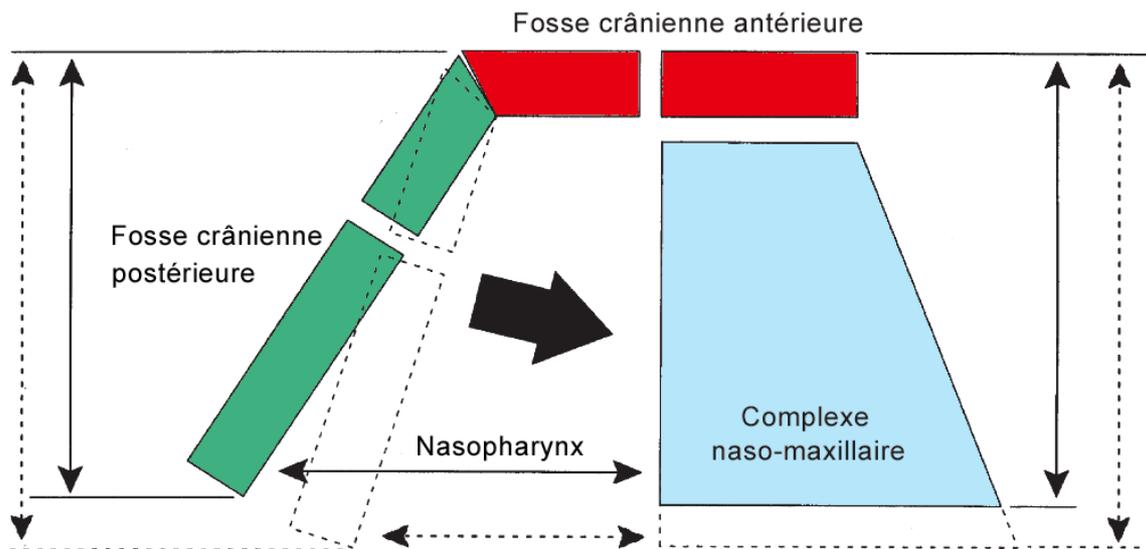


Figure 45. La flexion du basicrâne (flèche noire) permet l'augmentation de la hauteur de la fosse crânienne postérieure quand la hauteur du complexe nasomaxillaire augmente. Cette flexion réduit également l'espace du nasopharynx. D'après Enlow et Hunter (1968) et McCarthy (2001).

Il est nécessaire d'établir le rôle relatif des différentes structures (face et basicrâne) dans la relation entre ces caractéristiques. Plusieurs arguments sont en faveur de l'hypothèse d'une plus grande influence de la base du crâne sur la face, plutôt que l'inverse (Lieberman et al., 2000b). La première raison est que le basicrâne atteint habituellement sa taille adulte avant la face, et a donc plus tendance à influencer la morphologie de cette dernière. Ainsi, chez les humains modernes, le basicrâne achève sa croissance à environ 12 ans et la face à environ 16 ans (Bastir et al., 2006). La seconde raison expliquant l'influence majeure de la base du crâne

est qu'une grande partie de la face croît autour du basicrâne, les structures osseuses formant le toit des orbites (portion orbitaire de l'os frontal et petites ailes du sphénoïde) faisant également partie de la fosse crânienne antérieure (Enlow et Azuma, 1975; McCarthy et Lieberman, 2001). Enfin, il existe des interactions génétiques de la région du cerveau et du basicrâne, vers la face. Notamment, l'expression du gène Sonic hedgehog (Shh) dans le cerveau influence en partie la croissance de la face dans le plan médio-sagittal (Marcucio et al., 2011; Young et al., 2010a).

Pour les quatre taxons étudiés, la rotation ventrale (supérieure) et l'élongation verticale du bloc facial (bloc 1) sont liées à une élongation verticale de la face antérieure sur le bloc 2 (conformation de la face). Il existe donc un lien direct entre la longueur du bloc facial situé dans la partie postérieure de la face et la longueur de la face antérieure. Ce schéma d'intégration pourrait donc être considéré comme un caractère primitif, présent chez tous les hominidés. Cette caractéristique est la plus visible chez *Pan*, *Gorilla* et *Pongo*, où l'élongation verticale de la face est liée à la présence d'un staphylion déplacé fortement vers l'avant par rapport au foramen caecum. Ce résultat souligne le fait que la face est plus prognathe chez ces trois taxons. Pour les humains modernes, cette relation existe, mais elle est moins marquée. Le bloc facial reste presque vertical, c'est-à-dire orthognathe.

Des différences peuvent également être notées dans le type d'élongation de la face, notamment entre *Pan*, *Pongo* et *Gorilla*. Le gorille est le seul taxon pour lequel l'élongation de la face se caractérise par un raccourcissement important de l'espace subnasal (prémaxillaire). Cette différence peut être liée au schéma facial particulier de *Gorilla* : chez ce taxon la face moyenne est particulièrement développée sur les axes antéro-postérieur et supéro-inférieur (voir section D.1 et section D.2.1.2) (Biegert, 1963; Shea, 1985). Cette caractéristique joue également un rôle dans le dimorphisme sexuel de *Gorilla*. En effet, chez les gorilles mâles, la partie moyenne de la face antérieure est plus projetée antérieurement relativement à la face postérieure. Ce schéma diffère de ce qui est observé chez les femelles où la face antérieure est moins projetée antérieurement (O'Higgins et Dryden, 1993).

Conclusions

Mes résultats montrent une covariation significative entre la conformation de la face, l'orientation du bloc facial et la flexion du basicrâne, au niveau spécifique, chez les hominidés actuels. Cependant, ces résultats ne sont pas en accord avec l'hypothèse d'Enlow et Hans (1996) d'une face allongée verticalement liée à un basicrâne long et peu fléchi. Dans mon

analyse, l'allongement vertical de la face des humains modernes est lié à un accroissement de la flexion du basicrâne (McCarthy, 2001). Les humains modernes montrent un schéma spécifique d'intégration qui souligne le rôle significatif du mécanisme de rotation du bloc facial (flexion du basicrâne et rotation de la face postérieure) dans la morphologie globale de la face antérieure.

E.3.1.3 Relation entre morphologie du basicrâne et morphologie de la face

Les sections précédentes (section E.3.1.1 et section E.3.1.2) ont montré l'influence de la flexion du basicrâne dans l'orientation et la morphologie de la face des hominidés actuels. Ces travaux ont ainsi souligné le rôle fondamental de cette flexion dans l'évolution des hominines (Lieberman et al., 2000b; Ross et Henneberg, 1995; Ross et Ravosa, 1993). Cependant, la flexion du basicrâne, c'est-à-dire la valeur de l'angle de la base du crâne (CBA), n'est qu'un des facteurs des modifications basicrâniennes. Cette valeur seule ne permet pas de prendre en compte la morphologie tridimensionnelle de cette structure. Le développement des méthodes de morphométrie géométrique 3D permet la description de ce type de structures qui, tout comme la flexion basicrânienne, peut avoir un rôle important dans l'évolution de la morphologie faciale (Bastir et Rosas, 2009; Bruner et Ripani, 2008). Dans cette partie, la relation entre morphologie du basicrâne et morphologie de la face est donc testée chez les quatre genres d'hominidés actuels.

Une des problématiques principales de l'étude des relations entre ces deux structures concerne les différences d'intégration pouvant exister entre le basicrâne médial et le basicrâne latéral. Il a en effet été montré que, chez les humains modernes, le basicrâne est composé de deux modules qui sont intégrés de manières différentes avec la face (Bastir et Rosas, 2006; Bastir et Rosas, 2009). Ces travaux ont mis en évidence la présence d'une relation significative entre le basicrâne latéral et la face, et donc l'importance de la morphologie basicrânienne globale dans l'évolution des structures faciales. Dans une étude récente, Gkantidis et Halazonetis (2011) ont confirmé les résultats de Bastir et Rosas (2006; 2009). Leur étude montre que, chez les enfants (6 à 10 ans), une relation significative existe entre la face et le basicrâne médial, suggérant que deux structures se développant en même temps ont tendance à être plus intégrées. En effet, au cours de la croissance, le basicrâne médial atteint sa forme adulte en premier (7 à 8 ans), suivi par le basicrâne latéral (11 à 12 ans) et la face (15 à 16 ans) (Bastir et al., 2006). Gkantidis et Halazonetis (2011), invoque ce processus pour expliquer pourquoi la face est plus intégrée avec le basicrâne médial chez les enfants et avec

le basicrâne latéral chez les adultes. Dans tout les cas, comme les parties médiales et latérales du basicrâne atteignent leur morphologie définitive avant la face, la croissance des structures faciales est toujours spatialement contrainte par les structures du basicrâne (Lieberman, 2000; Lieberman et al., 2000a; McCarthy et Lieberman, 2001).

Au cours de l'évolution des hominidés, la face a subi des changements morphologiques majeurs (voir section D.2.1). Ces modifications de la conformation de la face sont en partie dues à des changements évolutifs dans la flexion (voir section E.3.1.2) et la morphologie du basicrâne. Dans le cadre de cette étude, l'intégration entre la face, le basicrâne médial et le basicrâne latéral est testée chez les quatre genres d'hominidés actuels (*Homo*, *Pan*, *Gorilla* et *Pongo*). La comparaison entre ces taxons est nécessaire pour enraciner les schémas d'intégration existant chez les humains modernes en s'appuyant sur des taxons qui sont phylogénétiquement proches (Chimpanzee Sequencing and Analysis Consortium, 2005; Locke et al., 2011; Scally et al., 2012), mais morphologiquement très distincts (voir section D.2.1.2). Les humains modernes sont caractérisés par un volume endocrânien important et par un basicrâne large et fléchi lié à une face orthognathe et peu projetée vers l'avant. Les autres grands singes possèdent des volumes endocrâniens plus faibles et des basicrânes plus étroits et moins fléchis, associés à des faces prognathes et projetées vers l'avant (voir section D.1 et section D.2.1.2). L'étude des schémas et de l'intensité de l'intégration entre le basicrâne médial, le basicrâne latéral et la face a permis de définir quelle partie du basicrâne possède un rôle prédominant dans les variations faciales des taxons étudiés. Elle a également permis de spécifier le rôle de ces structures dans la mise en place des morphologies propres à chaque taxon.

Dans cette étude, je teste la relation d'intégration entre le basicrâne médial et la face d'une part et entre le basicrâne latéral et la face d'autre part. Cette relation est testée chez l'ensemble des hominidés actuels (*Homo*, *Pan*, *Gorilla* et *Pongo*).

Matériel et méthodes

Définitions

Les travaux précédents ont déjà montré qu'il existe une relation significative entre la mandibule et le basicrâne latéral (Bastir et Rosas, 2005; Bastir et al., 2004). Afin de se concentrer sur la relation entre la face et le basicrâne, dans cette étude la mandibule n'est pas

incluse dans le jeu de données utilisé. Le rôle de la mandibule dans la morphologie de la face sera exploré dans le chapitre suivant (section E.3.2).

Matériel

L'étude inclut 133 crânes, dont 64 *Homo sapiens*, 28 *Pan troglodytes*, 26 *Gorilla gorilla* et 15 *Pongo pygmaeus*. Tous les spécimens de l'étude présentent des troisièmes molaires en occlusion et sont donc considérés comme adultes.

Points repères

Dans la majeure partie des études précédentes, la face est définie à l'aide de points repères en deux dimensions (Bastir et Rosas, 2006; Bulygina et al., 2006; Gkantidis et Halazonetis, 2011). Par conséquent, dans ces études, les points repères placés sur la face ne sont qu'une projection dans le plan sagittale des points réels. Ceci est particulièrement problématique dans cette étude, où il est nécessaire de prendre en compte la morphologie de la face dans sa globalité, c'est-à-dire les parties médiale et latérale de cette dernière. Ainsi, des points repères 3D seront utilisés dans cette étude afin de caractériser au mieux les conformations tridimensionnelles de la face et du basicrâne latéral.

Afin d'avoir des mesures d'intégration comparables, le basicrâne médial et le basicrâne latéral sont représentés par un nombre similaire de points repères (Mitteroecker et Bookstein, 2007). Trois jeux de données sont définis : le premier inclut 6 points repères du basicrâne médial (Figure 46a). Le second groupe inclut 7 points repères latéraux caractérisant le basicrâne latéral (Figure 46a). Le troisième groupe inclut 18 points médiaux et latéraux qui caractérisent la morphologie de la face (Figure 46b et Figure 46c). Ce groupe inclut un nombre important de points repères déjà utilisés pour caractériser les variations de la morphologie de la face chez les primates et les hominidés (section D.2.1). Les points repères sont placés sur la surface des crânes numérisés à l'aide du logiciel Landmark v3.0 (Wiley et al., 2005).

Analyse des données

Procrustes. Une superposition Procrustes est effectuée pour chaque groupe de points repères au sein de chaque taxon afin de corriger l'effet de taille (Bookstein, 1991; Rohlf et Slice,

1990). Les coordonnées Procrustes de chaque groupe sont calculées indépendamment pour chaque taxon afin de ne prendre en considération aucune variation liée à la taille, à la position ou à l'orientation (Klingenberg, 2009).

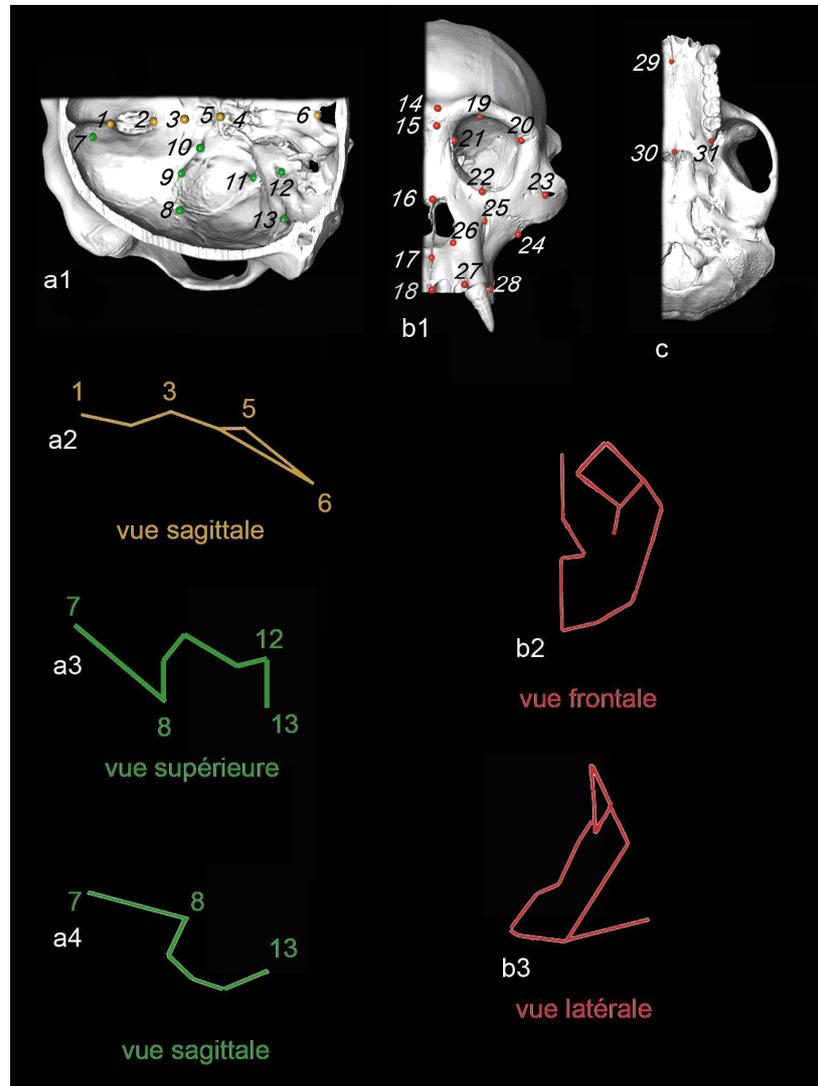


Figure 46. Localisation des points repères sur un crâne de chimpanzé mâle. a1. Vue dorsale d'une coupe transversale montrant les points repères médiaux (1-6) et latéraux (7-13). a2. Vue sagittale des points repères médiaux. a3. Vue supérieure des points repères latéraux. a4. Vue sagittale des points repères latéraux. Le point repère 4 (Sella) est caché par le dos de la selle turcique. b1. Vue frontale montrant les points repères de la face (14-29). b2. Vue frontale des points repères de la face. b3. Vue latérale des points repères de la face. c. Vue inférieure montrant les points repères de la face (29-31). 1 : Foramen caecum, 2 : Cribriforme postérieur, 3 : Sphenoidale, 4 : Sella, 5 : Dorsum Sellae, 6 : Basion, 7 : Frontal antérieur, 8 : Frontal postérieur I, 9 : Fissure orbitaire supérieure, 10 : Processus clinoides antérieurs, 11 : Foramen oval, 12 : Méat acoustique interne, 13 : Base de la pyramide, 14 : Glabella, 15 : Nasion, 16 : Rhinion, 17, Nasospinale, 18 : Prosthion, 19 : Marge supérieure de l'orbite, 20 : Frontomale orbitale, 21 : Dacryon, 22 : Zygoorbitale, 23 : Jugale, 24 : Zygomaxillaire, 25 : Infraorbitale foramen, 26 : Alare, 27, Alveolar I2, 28 : Alveolar P3, 29 : Canal incisif, 30 : Staphylion, 31 : Alveolar postérieur (tubérosité maxillaire).

Allométrie. L'allométrie est un facteur qui peut influencer les schémas d'intégration morphologique (Klingenberg, 2009). Pour cette raison, dans cette étude, l'influence de la taille sur chaque groupe a été testé à l'aide de points repères associés à chaque taxon. Une régression multiple des coordonnées Procrustes (variables dépendantes) sur le logarithme décimal de la taille centroïde (variable indépendante) est effectuée à l'aide logiciel MorphoJ v1.02 (Klingenberg, 2011) pour tester l'influence potentielle de l'allométrie (Monteiro, 1999). Les régressions multiples ont été effectuées indépendamment pour les trois groupes de points repères, respectivement pour le basicrâne médial, le basicrâne latéral et la face.

Intégration. Les covariances intraspécifiques entre le basicrâne médial et la face d'une part et le basicrâne latéral et la face d'autre part sont évaluées à l'aide d'analyses des moindres carrés partiels (PLS) pour chaque taxon. Cette méthode est adaptée à l'étude des covariations entre blocs de variables. Les PLS ont été effectuées entre les deux blocs à l'aide du logiciel MorphoJ v1.02 (Klingenberg, 2011). Comme l'allométrie peut jouer un rôle sur les mesures d'intégration, les analyses PLS ont été recalculées en utilisant les résidus des régressions multivariées de la forme sur le logarithme décimal de la taille centroïde comme variables. Cela permet de corriger l'effet de taille dans l'analyse (Klingenberg, 2009).

Résultats

Allométrie

La régression multiple des coordonnées Procrustes (variables dépendantes) sur la taille (Log CS – variables indépendantes) montre une influence significative de la taille sur tous les groupes de points repères chez les humains modernes (Table 19). Pour les chimpanzés, l'influence de la taille n'est pas significative pour le basicrâne médial. Enfin, les gorilles et les orangs-outans ne montrent pas d'influence significative de la taille pour le basicrâne latéral. L'influence de la taille est significative pour tous les autres groupes de points repères.

Analyse des moindres carrés partiels (PLS)

Un résumé des résultats des PLS pour chaque taxon, avec et sans les effets liés à la taille est présenté dans la Table 20. L'allométrie affecte très peu l'intensité des covariations

(voir Table 20) et les schémas d'intégration. Les figures représentant les blocs 1 et 2 de la PLS sont représentées lorsque la corrélation est significative.

Table 19. Régressions multivariées de la conformation sur la taille (log CS) pour le basicrâne médial (BCMed), le basicrâne latéral (BCLat) et la face (Face). Les valeurs en gras sont significatives.

	<i>Homo</i>		<i>Pan</i>		<i>Gorilla</i>		<i>Pongo</i>	
	Variance expliquée (%)	p-value						
BCMed	4,3	0,01	5,9	0,13	9,0	0,03	14,8	0,06
BCLat	7,3	0,00	7,1	0,04	5,0	0,24	4,2	0,74
Face	4,4	0,00	6,6	0,03	9,3	0,00	17,5	0,01

Table 20. Résultats des analyses PLS entre le basicrâne médial (BCMed), le basicrâne latéral (BCLat) et la face (Face) chez *Homo*, *Pan*, *Gorilla* et *Pongo*. Dans chaque cas, la première valeur est avec l'effet de taille et la seconde valeur sans l'effet de taille. Les valeurs en gras sont significatives à $p \leq 0,10$ (Gkantidis et Halazonetis, 2011).

Taxon	Blocs	Coefficient RV	P-value	Covariance expliquée (%)
<i>Homo</i>	BCMed - Face	0,14 / 0,15	0,45 / 0,27	41,2 / 39,3
	BCLat - Face	0,20 / 0,19	0,08 / 0,08	30,3 / 41,5
<i>Pan</i>	BCMed - Face	0,23 / 0,27	0,80 / 0,42	31,7 / 35,9
	BCLat - Face	0,38 / 0,39	0,05 / 0,02	42,0 / 45,5
<i>Gorilla</i>	BCMed - Face	0,36 / 0,35	0,03 / 0,04	48,5 / 44,6
	BCLat - Face	0,39 / 0,38	0,02 / 0,02	51,3 / 52,2
<i>Pongo</i>	BCMed - Face	0,27 / 0,29	0,80 / 0,77	51,8 / 47,6
	BCLat - Face	0,45 / 0,46	0,05 / 0,05	56,3 / 62,5

Homo. Dans la PLS entre le basicrâne médial et la face, le coefficient RV n'est pas significatif avec (RV=0,14; p=0,45) et sans l'effet de taille (RV=0,15; p=0,27). Pour la PLS entre le basicrâne latéral et la face, la covariation entre les deux blocs est significative à $p \leq 0,10$ (Gkantidis et Halazonetis, 2011), avec (RV=0,20; p=0,08) et sans les effets liés à la taille (RV=0,19; p=0,08). Vers les valeurs les plus importantes, on observe une augmentation de la longueur (axe antéro-postérieur) et une réduction de la largeur (axe médio-latéral) des fosses crâniennes antérieure, moyenne et postérieure. Ces changements permettent la mise en place d'un basicrâne plus long et plus étroit (Figure 47). Ce dernier est associé à une face plus étroite (axe médio-latéral) et plus longue (axe supéro-inférieur). Cette face est donc plus dolichocéphale. Le palais est également plus long et klinorhynche, c'est-à-dire orienté vers le bas.

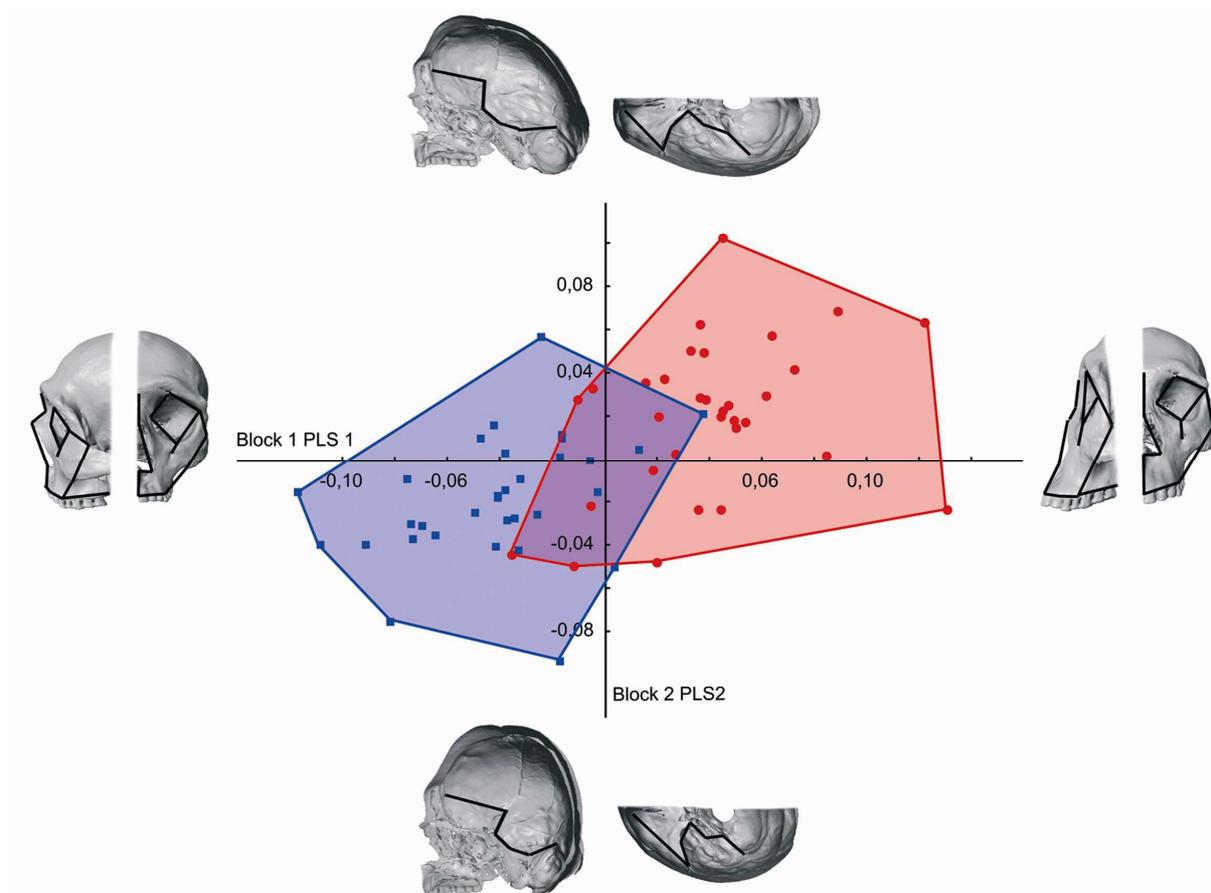


Figure 47. PLS de la face (vues latérale et frontale) et du basicrâne latéral (vues sagittale et supérieure) chez *Homo*. Rond rouge : femelle, carré bleu : mâle. Les polygones délimitent les spécimens de chaque sexe.

Pan. Comme chez les humains modernes, la relation entre le basicrâne médial et la face n'est pas significative avec ($RV= 0,23$; $p=0,80$) et sans l'effet de taille ($RV= 0,27$; $p=0,42$). Pour la PLS entre le basicrâne latéral et la face, la covariation entre les deux blocs est statistiquement significative à $p \leq 0,05$, (Gkantidis et Halazonetis, 2011), avec ($RV= 0,38$; $p=0,05$) et sans l'effet de taille ($RV= 0,39$; $p=0,02$). Vers les valeurs le plus positives, on observe une augmentation de la largeur et une réduction de la longueur (axe antéro-postérieur) des fosses antérieure, moyenne et postérieure, associées à une face plus longue (axe supéro-inférieur) (Figure 48). L'ouverture pyriforme est également plus courte et plus étroite.

Gorilla. Chez les gorilles, la relation entre le basicrâne médial et la face est significative avec ($RV= 0,36$; $p=0,03$) et sans l'effet de taille ($RV= 0,35$; $p=0,04$). Pour cette PLS, on observe vers les valeurs supérieures, une augmentation de la longueur de la face antérieure (axe supéro-inférieur) caractérisée chez le gorille par un allongement de la face moyenne (Figure

49). L'orifice piriforme devient également plus haut et plus étroit et la taille relative des orbites diminue. Enfin, le palais devient plus court et klinorhynche. Pour la PLS entre le basicrâne latéral et la face, la covariation entre les deux blocs est statistiquement significative, avec ($RV= 0,39$; $p=0,02$) et sans l'effet de taille ($RV= 0,38$; $p=0,02$). Vers les valeurs le plus positives, on observe une réduction de la largeur (axe médio-latéral) et une augmentation de la longueur (axe antéro-postérieur) du basicrâne. Ces caractéristiques sont associées à une face plus courte (axe supéro-inférieur) possédant notamment une face moyenne réduite (Figure 50).

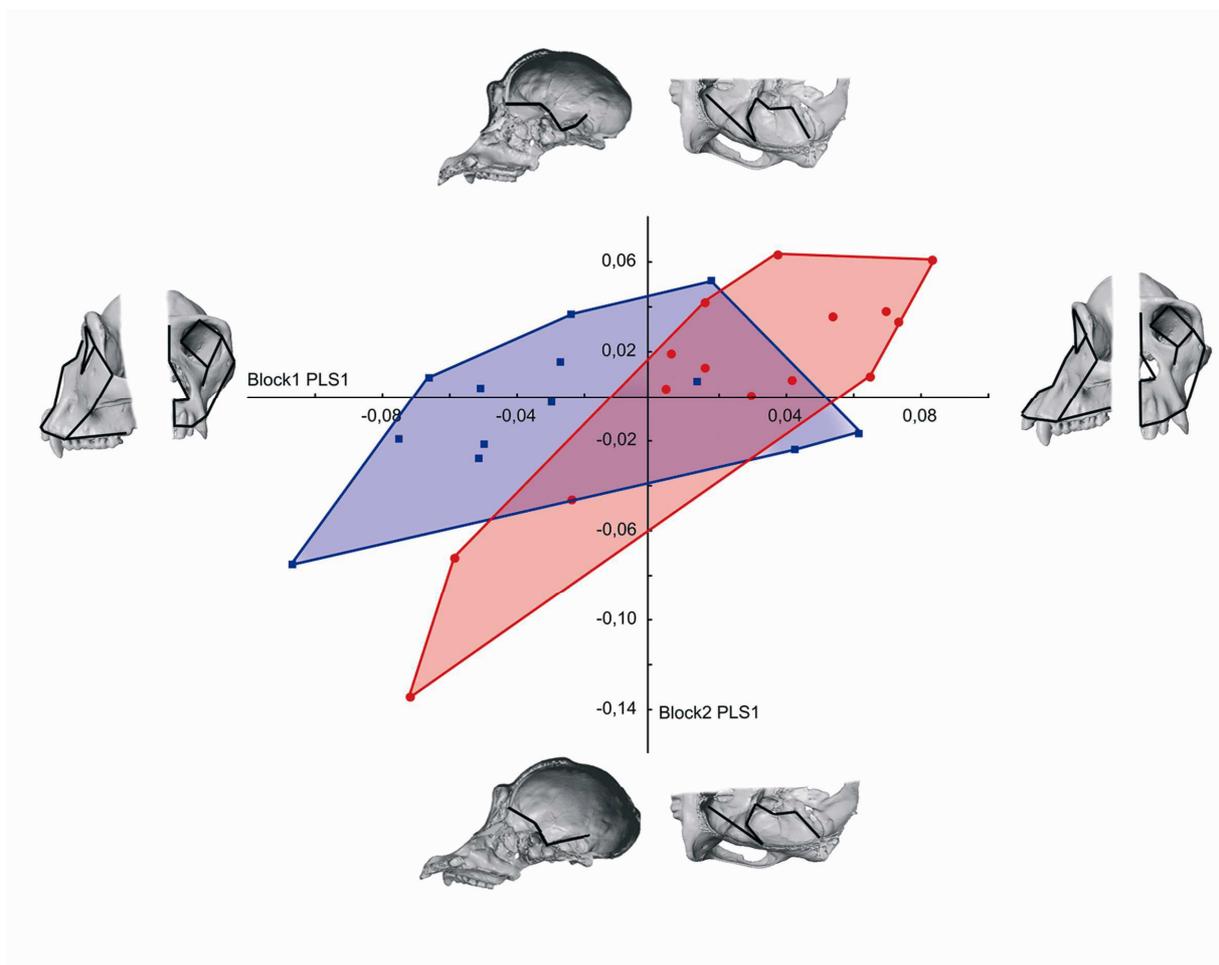


Figure 48 . PLS de la face (vues latérale et frontale) et du basicrâne latéral (vues sagittale et supérieure) chez *Pan*. Rond rouge : femelle, carré bleu : mâle. Les polygones délimitent les spécimens de chaque sexe.

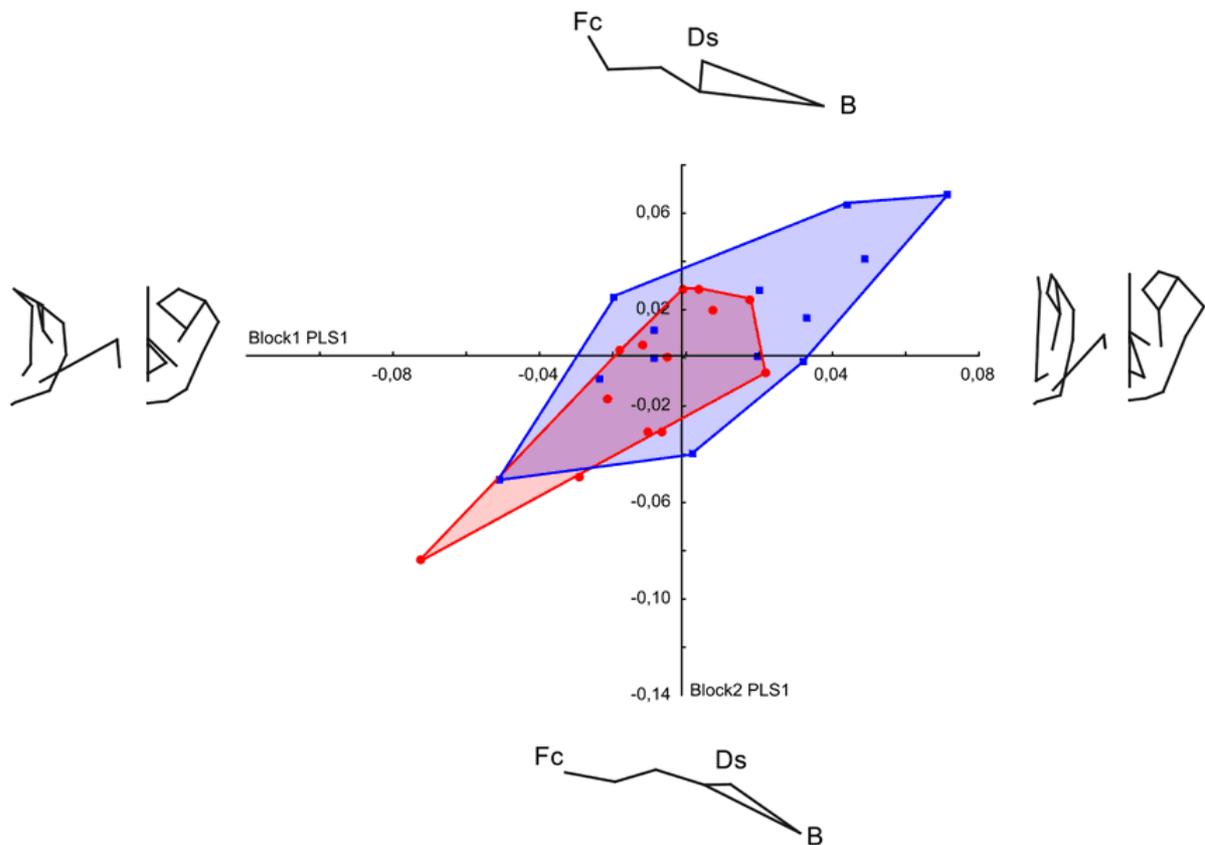


Figure 49. PLS de la face (vues latérale et frontale) et du basicrâne médial (vue sagittale) chez *Gorilla*. Rond rouge : femelle, carré bleu : mâle. Fc : Foramen caecum, Ds : Dorsum Sellae, B: Basion. Les polygones délimitent les spécimens de chaque sexe.

Pongo. Comme chez les humains modernes et les chimpanzés, la relation entre le basicrâne médial et la face n'est pas significative avec ($RV= 0,27$; $p=0,80$) et sans l'effet de taille ($RV= 0,29$; $p=0,77$). Pour la PLS entre le basicrâne latéral et la face, la covariation entre les deux blocs est statistiquement significative avec ($RV= 0,45$; $p=0,05$) et sans l'effet de taille ($RV= 0,46$; $p=0,05$). Vers les valeurs les plus hautes, on observe une réduction de la largeur (axe médio-latéral) et une augmentation de la longueur (axe antéro-postérieur) des fosses crâniennes antérieure, moyenne et postérieure et donc du basicrâne (Figure 51). En plus de ces caractéristiques, la face devient plus courte (axe supéro-inférieur), plus concave, avec des orbites de taille relativement plus importante.

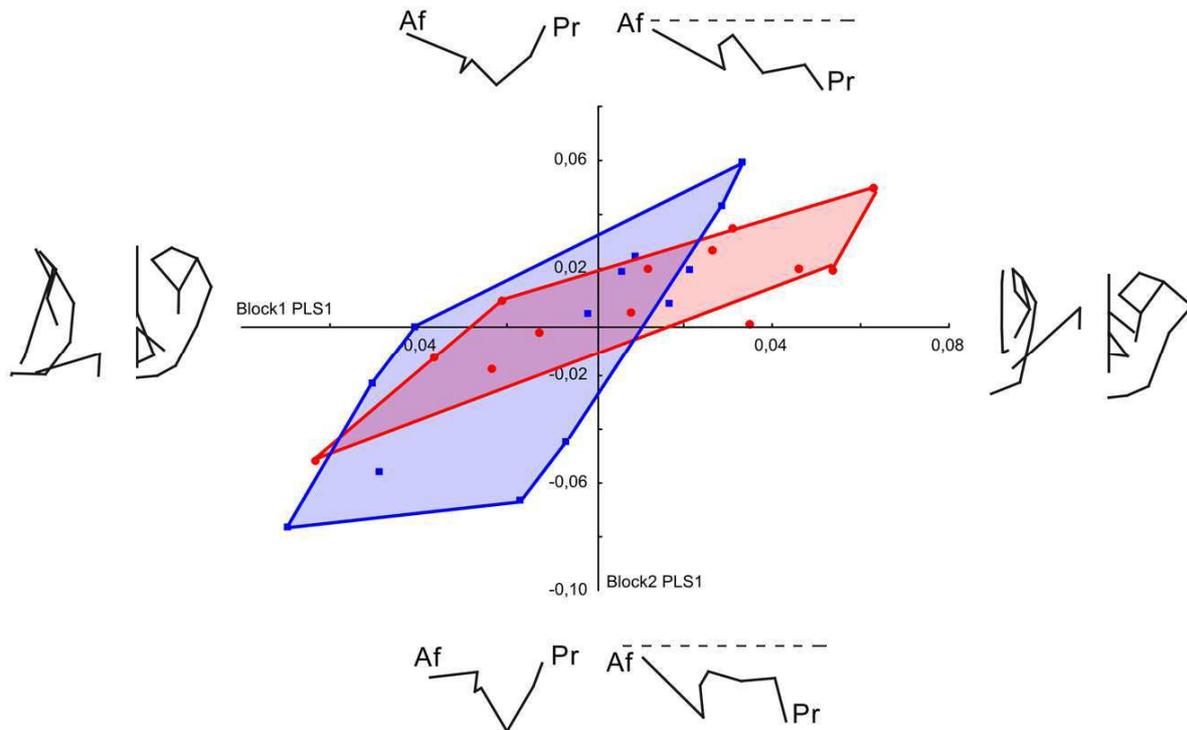


Figure 50. PLS de la face (vues latérale et frontale) et du basicrâne latéral (vues sagittale et supérieure) chez *Gorilla*. Rond rouge : femelle, carré bleu : mâle. Af : Frontal antérieur, Pr : Base de la pyramide. Les polygones délimitent les spécimens de chaque sexe.

Discussion

Basicrâne médial et face

Les humains modernes, les chimpanzés et les orangs-outans montrent tous une relation non-significative entre le basicrâne médial et la face. Cela a déjà été attesté chez les humains modernes adultes (Bastir et Rosas, 2006; Gkantidis et Halazonetis, 2011), à l'inverse de ce qui est observé chez les enfants (Gkantidis et Halazonetis, 2011). Ainsi, chez ces taxons, la morphologie du basicrâne médial, par elle seule, ne peut expliquer en totalité la morphologie de la face. *Gorilla gorilla* est le seul taxon pour lequel la relation entre la morphologie du basicrâne médial et la conformation de la face est significative. Les résultats précédents de cette thèse (section E.3.1.1 et section E.3.1.2) ont montré que la flexion du basicrâne avait un rôle important dans l'orientation du complexe ethmo-maxillaire (ou naso-maxillaire), dont une grande partie des structures se situe au niveau de la face moyenne. Chez le gorille, la face moyenne est particulièrement développée (Biegert, 1963; McCollum et Ward, 1997; Shea, 1985) et possède plusieurs caractéristiques qui lui sont propres (voir section D.1 et section D.2.1.2). Cette différence dans la morphologie de la face moyenne de *Gorilla gorilla* peut être

une des raisons expliquant la présence d'une relation significative entre la morphologie de la face et celle du basicrâne chez ce taxon. Ce résultat peut être également éclairé par ceux obtenus dans l'analyse de l'intégration à l'aide de la méthode exploratoire (section E.2). Ces derniers ont montré que *Gorilla gorilla* était le seul taxon pour lequel il n'y a pas de distinction claire entre un module « basicrâne médial » et un module « basicrâne latéral ». Cette relative intégration entre les deux modules, chez *Gorilla*, peut expliquer les intégrations significatives entre basicrâne médial et face et entre basicrâne latéral et face observées dans cette étude.

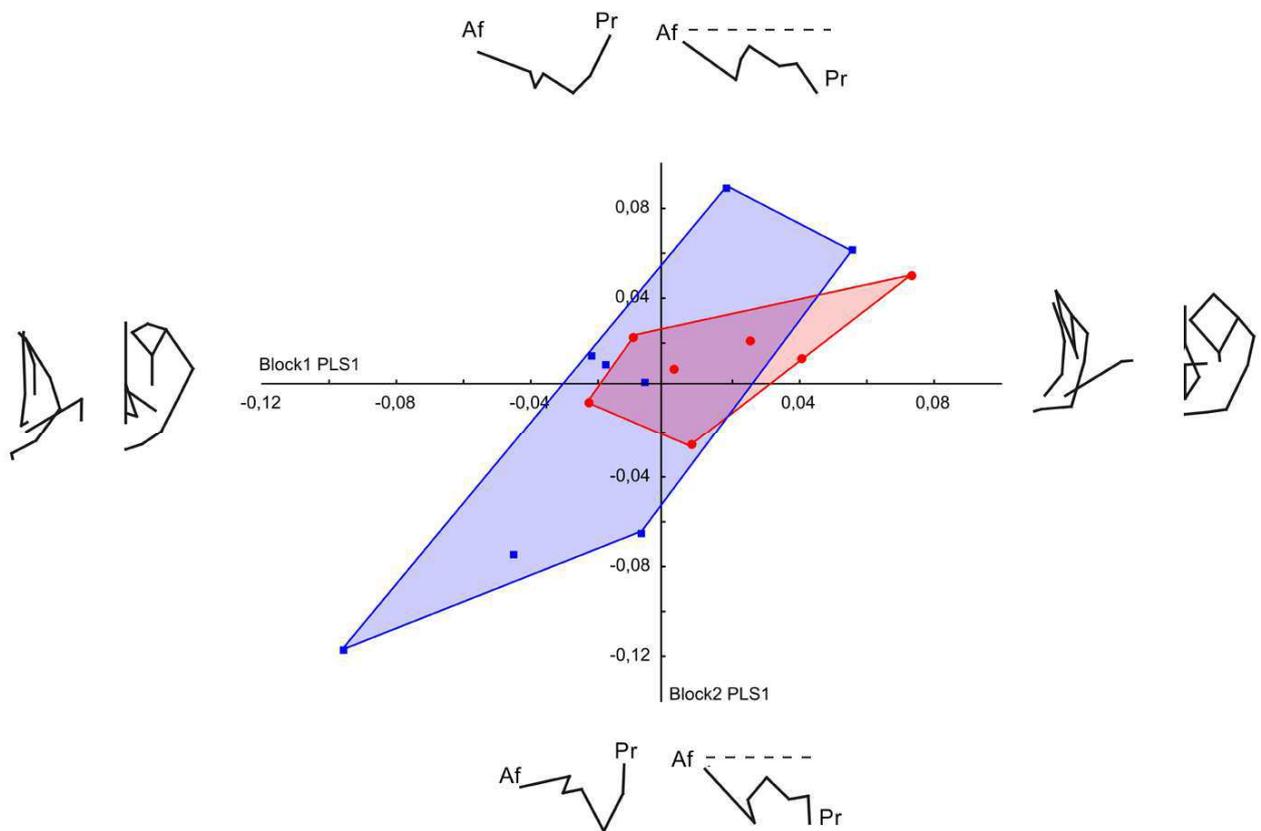


Figure 51. PLS de la face (vues latérale et frontale) et du basicrâne latéral (vues sagittale et supérieure) chez *Pongo*. Rond rouge : femelle, carré bleu : mâle. Af : Frontal antérieur, Pr : Base de la pyramide. Les polygones délimitent les spécimens de chaque sexe

Basicrâne latéral et face

Cette étude montre que, chez l'ensemble des hominidés actuels, la morphologie du basicrâne latéral joue un rôle significatif dans les schémas d'intégration existant entre la face et la base du crâne. Il est confirmé ici que, chez les humains modernes, une réduction de la longueur de la face (axe supéro-inférieur) est associée à une réduction antéro-postérieure du

basicrâne (Bastir et Rosas, 2006; Bastir et Rosas, 2009). Ce dernier devient également plus large (axe médio-latéral). La relation entre le basicrâne latéral et la face est également significative chez les autres grands singes. Cependant, le schéma d'intégration est différent de celui observé chez les humains modernes. Chez *Pan*, *Gorilla* et *Pongo*, la réduction de la longueur de la face est liée à un basicrâne plus long et plus étroit. Ces résultats ont des conséquences importantes pour la compréhension des caractéristiques faciales propres aux humains modernes. Chez les humains modernes uniquement, la réduction relative de la longueur du basicrâne, et donc l'augmentation de la globularité du complexe endocrânien et basicrânien (Bienvenu et al., 2011; Falk, 2007), sont liées à une réduction de la longueur de la face inférieure, et à une face plus orthognathe. Ce schéma n'est pas observé chez les autres grands singes. Ce résultat met en évidence un schéma d'intégration spécifique à *Homo sapiens*. Cette innovation peut jouer un rôle prépondérant dans la mise en place d'une face courte et orthognathe au cours de l'évolution des hominines.

Plusieurs facteurs développementaux ou fonctionnels peuvent expliquer les modifications dans les schémas d'intégration entre *Homo sapiens* et les autres grands singes. Des différences dans la vitesse de croissance du basicrâne entre les humains modernes et les autres grands singes génèrent des différences dans les schémas d'intégration (Lieberman et McCarthy, 1999). Ainsi, les différences dans la chronologie de développement du basicrâne et de la face d'*Homo sapiens* peuvent expliquer les différences d'intégration observées. D'un point de vue évolutif, l'augmentation importante du volume endocrânien au cours de l'évolution des hominines provoque nécessairement des changements importants dans les relations d'intégration entre le basicrâne et la face. En effet, les changements dans la taille et la conformation du neurocrâne et du basicrâne, liés à l'augmentation du volume du cerveau, modifient et altèrent profondément les schémas d'intégration entre ces structures et la face. Le fait que des changements dans les structures morphologiques entraînent des modifications dans les schémas d'intégration soulève également la question de l'influence de la conformation dans la mise en place et l'évolution de ces schémas d'intégration. En effet, il est relativement complexe de définir si la forme initiale d'une structure influence l'évolution des schémas d'intégration, ou si, au contraire, l'intégration a une influence forte sur les structures morphologiques et peut changer de manière importante les conformations.

Il a été estimé que, chez les humains modernes, les différences dans l'intégration du basicrâne médial et du basicrâne latéral étaient dues à des différences dans la durée de croissance et de développement de ces structures : le basicrâne médial finit sa croissance avant le basicrâne latéral et la face (Bastir et Rosas, 2006; Bastir et al., 2006; Gkantidis et

Halazonetis, 2011). Cependant, ces différences entre le basicrâne latéral et le basicrâne médial sont atténuées chez les grands singes. Ainsi, chez le chimpanzé, l'extension du basicrâne médial est prolongé après la naissance (Lieberman et McCarthy, 1999). Les différences dans durée de développement en commun ne sont donc peut être pas l'unique raison pouvant expliquer les différences d'intégration entre le basicrâne médial et le basicrâne latéral. D'autres facteurs comme l'importance des contacts anatomiques entre les structures doivent être pris en considération (Bastir et Rosas, 2006). En effet, la surface de contact entre le basicrâne latéral et la face est plus importante que celle entre le basicrâne médial et la face. Le basicrâne latéral et la face sont également anatomiquement et fonctionnellement liés par le système masticateur, notamment la mandibule.

D'autre part mon étude met en évidence une relation entre élargissement de la face et élargissement du basicrâne (axe médio-latéral). Ceci est en accord avec les hypothèses précédentes concernant les relations entre la largeur de la face et la largeur du basicrâne chez les humains modernes (Enlow et Hans, 1996; Lieberman et al., 2000b). Comme cela a été souligné par Lieberman et al. (2000b), l'hypothèse d'un élargissement de la face lié à un élargissement du basicrâne chez *Homo sapiens* est également soutenue par les travaux concernant les modifications artificielles de la voute crânienne pratiquées par plusieurs populations préhistoriques et protohistoriques d'Amérique et du Pacifique (Anton, 1989; Cheverud et al., 1992; Kohn et al., 1993). Chez les individus dont la croissance de la boîte crânienne a été limitée dans l'axe antéro-postérieur, le neurocrâne est significativement plus large. Il est également associé à une face plus large. Quand la croissance a été limitée dans l'axe médio-latéral, le basicrâne et la face sont plus étroits. Mon étude confirme cette relation entre largeur de la face et largeur du basicrâne chez *Homo*.

Conclusions

Cette étude montre que, chez les hominidés actuels, il existe une relation significative entre le basicrâne latéral et la face. Les schémas d'intégration entre ces structures sont cependant très différents entre *Homo sapiens*, et les autres grands singes. Chez *Homo sapiens* uniquement, un basicrâne court et une boîte crânienne plus globulaire sont associés à une face courte. Ce résultat souligne le rôle essentiel de la forme du basicrâne dans la mise en place de la face courte et orthognathe des humains modernes. Plus globalement, mes résultats soulignent le rôle fondamental des conformations tridimensionnelles du basicrâne et de la face dans les schémas d'intégration entre ces deux structures.

E.3.1.4 Synthèse sur l'intégration entre face et basicrâne

Des regroupements basicrâniens similaires

Dans la région du basicrâne, on retrouve des regroupements similaires pour *Homo*, *Pan* et *Pongo*. Pour ces taxons, l'analyse de l'intégration à l'aide de la méthode exploratoire montre la présence de deux regroupements différents : le premier inclut principalement des points du basicrâne médial et le second inclut des points du basicrâne latéral (section E.1). La présence de regroupements similaires ne signifie pas nécessairement que ces derniers possèdent les mêmes schémas et/ou la même intensité d'intégration. L'analyse de l'intégration entre le basicrâne médial et la face d'une part et entre le basicrâne latéral et la face d'autre part montre ainsi des schémas de covariation différents pour les deux modules basicrâniens (section E.3.1.3). Pour *Homo*, *Pan* et *Pongo*, l'intégration est non-significative pour la partie médiale et significative pour la partie latérale.

Gorilla est le seul taxon pour lequel les schémas de covariation sont significatifs à la fois pour le basicrâne médial et pour le basicrâne latéral. C'est également le seul taxon pour lequel on n'observe pas de distinction claire entre un module « basicrâne médial » et un module « basicrâne latéral » (section E.1). L'intégration relativement importante entre les deux modules basicrâniens et la morphologie unique de la face moyenne de *Gorilla* peuvent, en partie, expliquer les résultats obtenus pour ce taxon.

Des spécificités propres au genre *Homo*

Parmi les mécanismes expliquant la mise en place de la face courte et orthognathe des humains modernes, les travaux effectués dans le cadre de cette thèse ont vérifié et mis en évidence le rôle de la flexion du basicrâne dans l'orientation de la face (hypothèse du « bloc facial »). Au cours de l'évolution des hominines, le basicrâne fléchit et permet une rotation de la face vers le bas, sous la fosse crânienne antérieure. Ce mécanisme simple permet d'expliquer plusieurs spécificités anatomiques propres à *Homo*, notamment la réduction du prognathisme, la réduction de la longueur du nasopharynx et le palais klinorhynche.

Les variations dans les schémas d'intégration entre la face et le basicrâne peuvent également expliquer une partie des caractéristiques morphologiques propres aux humains modernes. Il a en effet été montré dans les sections précédentes qu'*Homo sapiens* possède des schémas d'intégration différents des autres taxons. Ainsi, *Homo sapiens* est le seul taxon pour

lequel des variations de la longueur de la face antérieure et de la face postérieure sont liées à des changements dans la flexion du basicrâne (section E.3.1.2). De même, on trouve uniquement chez les humains modernes un basicrâne plus large et plus court associé à une face plus courte et plus orthognathe (section E.3.1.3).

Au vu des résultats obtenus dans le cadre de ce travail de thèse, même si l'intégration entre les structures de la face et du basicrâne est significative chez *Homo*, elle reste plus faible que chez les autres taxons (*Pan*, *Gorilla*, *Pongo*). Pour les deux analyses montrant une intégration significative (relation entre flexion du basicrâne, orientation et morphologie de la face, section E.3.1.2 et relation entre morphologie du basicrâne latéral et morphologie de la face, section E.3.1.3), les coefficients RV sont plus faibles chez *Homo sapiens* que chez les autres taxons d'hominidés actuels. Ces résultats confortent d'autres études montrant une plus grande modularité entre les structures de la face et du basicrâne chez *Homo sapiens* que chez les autres hominidés actuels (Bastir et Rosas, 2004; Bastir et al., 2005; Polanski et Franciscus, 2006). A l'inverse, les travaux de cette thèse ne sont pas en accord avec les analyses précédentes qui décrivent une intégration importante et similaire entre le basicrâne et la face chez tous les hominidés actuels, y compris *Homo sapiens* (Ackermann, 2005; Mitteroecker et Bookstein, 2008; Singh et al., 2012).

En conclusion, on retrouve donc chez les humains modernes, trois caractéristiques majeures permettant d'expliquer en partie la mise en place des structures faciales propres à ce taxon : le mécanisme de rotation du bloc facial, des schémas d'intégration uniques entre la face et le basicrâne et une intégration moins marquée que chez les autres taxons. Plusieurs des analyses effectuées dans le cadre de cette thèse et dans la littérature (Bastir et al., 2004; Bastir et al., 2010; Singh et al., 2012) ont mis en évidence le fait que le basicrâne n'était cependant pas la seule structure crâniofaciale pouvant influencer la morphologie et l'orientation de la face. La conformation de la mandibule peut également jouer un rôle important dans la mise en place de ces structures. Son rôle est étudié dans la suite de cette thèse.

E.3.2 Relation entre la face et la mandibule

La mandibule est constituée de deux os pairs, les dentaires, formant la mâchoire inférieure. Elle interagit avec de nombreuses structures de natures différentes dans le cadre des fonctions qui lui sont associées, notamment des os (maxillaire, temporal), des muscles (masséter, temporal, ptérygoïdien) et des ligaments (médial et latéral, sphéno-mandibulaire, stylo-mandibulaire et ptérygo-mandibulaire). Comme décrit précédemment dans le cadre de

cette thèse (section D.2.2), la mandibule partage plusieurs types de relations avec la face (développementale, anatomique, fonctionnelle). Ainsi, les structures osseuses formant la face et la mandibule sont en contact anatomique direct, notamment au moment de l'occlusion entre le maxillaire et la mâchoire inférieure et *via* le joint temporo-mandibulaire. La face et la mandibule partagent également plusieurs fonctions liées à la manducation (Lucas et al., 2008; Taylor, 2006a), à la phonation (Lieberman, 2006; Lieberman et al., 1972) ou à la respiration (Bramble et Lieberman, 2004). Enfin, d'un point de vue du développement, les primordiums à partir desquels se mettent en place les processus maxillaires et mandibulaires sont issus du même centre d'organisation crânien : la région du rhombencéphale (Schneider et al., 2001; Sperber, 2001). Les nombreuses interactions partagées par ces deux structures osseuses permettent de supposer qu'il existe une intégration importante entre la mandibule et la face (Bhat et Enlow, 1985; Chernoff et Magwene, 1999; Olson et Miller, 1958). Si c'est le cas, la morphologie de la mandibule peut jouer un rôle important dans l'évolution morphologique de la face des hominidés (ou *vice versa*), et notamment dans la mise en place de la face courte et orthognathe des humains modernes. La réciproque, c'est-à-dire l'influence de la morphologie de la face sur celle de la mandibule, est également vraie.

D'autre part, les analyses précédentes, effectuées dans le cadre cette thèse, ont montré que les humains modernes possédaient des morphologies faciales et mandibulaires très particulières au sein des hominidés. Chez ce taxon, la face est courte, droite et orthognathe (section D.2.1.2) et la mandibule est courte sur l'axe antéro-postérieur, large sur l'axe médio-distal et parabolique en vue supérieure (section D.2.2.2). Dans ce cadre, il est également important de définir si les caractéristiques propres à la face d'*Homo sapiens* sont corrélées à celles observées sur la mandibule.

E.3.2.1 Relation entre corpus et ramus de la mandibule

La mandibule est une structure morphologique complexe. Dès les années 1960, Moss (1960; 1968) a observé qu'il existait de nombreuses interactions fonctionnelles entre la mâchoire inférieure et le reste du crâne, ces interactions ayant lieu entre les structures osseuses mais également entre les structures osseuses et les tissus mous. Moss (1960; 1968) a déduit de ces observations qu'en raison de ces nombreuses interactions, la mandibule devait être constituée de plusieurs modules relativement indépendants les uns des autres. Pour cette raison, avant d'étudier les relations d'intégration existant entre la face et la mandibule, il est nécessaire d'étudier l'intégration au sein de la mandibule.

Plusieurs études effectuées sur des mandibules de rongeurs ont montré que la mandibule des mammifères peut généralement être divisée en au moins deux modules distincts : le corpus et le ramus (Atchley, 1993; Atchley et Hall, 1991; Klingenberg et al., 2003). Le corpus correspond à la partie horizontale de la mandibule qui porte les dents de l'arcade dentaire inférieure. Le ramus correspond à la branche verticale qui s'articule avec l'os temporal via l'articulation temporo-mandibulaire. Dans les études précédentes, il n'a pas été trouvé d'intégration significative entre le corpus et le ramus de la mandibule chez les rongeurs (Cheverud et al., 1991; Klingenberg et al., 2003). Afin de définir si le ramus et le corpus de la mandibule sont également indépendants chez les hominidés actuels, l'hypothèse d'une intégration significative entre ces deux structures osseuses est testée chez les quatre genres de grands singes actuels (*Homo*, *Pan*, *Gorilla* et *Pongo*).

Matériel et méthodes

Matériel

L'étude inclut 130 mandibules, dont 59 *Homo sapiens*, 29 *Pan troglodytes*, 27 *Gorilla gorilla* et 15 *Pongo pygmaeus*. Tous les spécimens de l'étude présentent des troisièmes molaires en occlusion et sont donc considérés comme adultes.

Points repères

Les points repères utilisés sont semblables à ceux de plusieurs travaux issus de la littérature et permettent de caractériser au mieux la conformation de la mandibule (Cabec et al., 2012; Cramon-Taubadel, 2011a; Rosas et Bastir, 2004). Deux jeux de données sont définis : le premier inclut 11 points repères situés sur le corpus de la mandibule (points rouges sur la Figure 52) et le second est constitué de 14 points repères situés sur le ramus vertical de la mandibule (points verts sur la Figure 52).

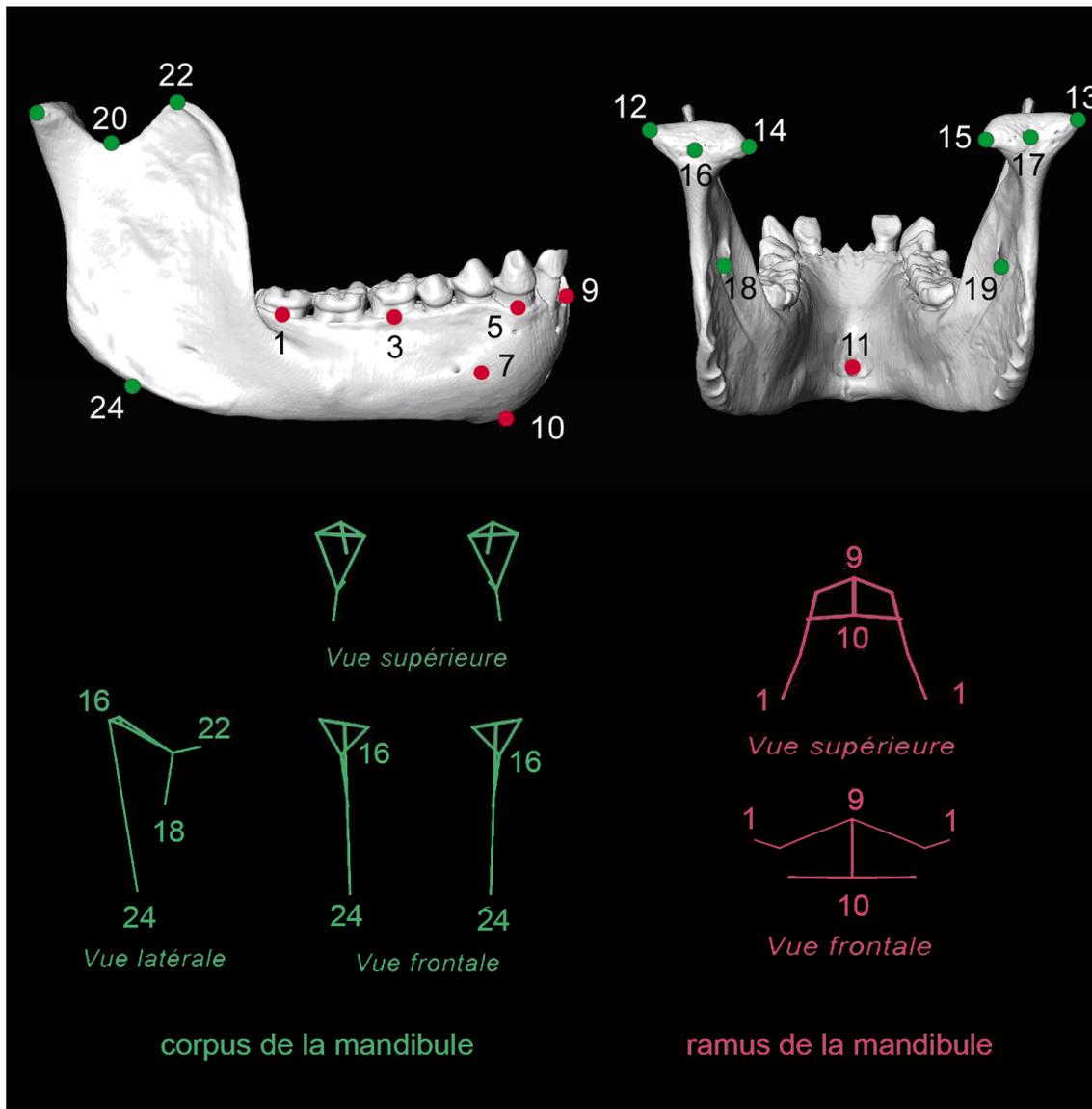


Figure 52. Points repères représentant la morphologie de la mandibule, sur une mandibule de gorille. Points rouges (1 à 11) : corpus de la mandibule, Points verts (12 à 25) : ramus de la mandibule. 1, 2 : Alvéole M3 gauche et droit ; 3, 4 : Alvéole M1 gauche et droit ; 5, 6 : Alvéole canine gauche et droit ; 7, 8 : Foramen mentonnier gauche et droit ; 9 : Infradentale ; 10 : Gnathion ; 11 : Genion ; 12, 13 : Condyle latéral, 14, 15 : Condyle médial, 16, 17 : Condyle postérieur, 18, 19 : Foramen mandibulaire ; 20, 21 : Incisure sigmoïde gauche et droit ; 22, 23 : Coronion gauche et droit ; 24, 25 : Gonion gauche et droit.

Analyse des données

Procrustes. Une superposition Procrustes est effectuée pour chaque groupe de points repères au sein de chaque taxon afin de corriger l'effet de taille (Bookstein, 1991; Rohlf et Slice, 1990). Les coordonnées Procrustes de chaque groupe sont calculées indépendamment pour chaque taxon afin de ne prendre en considération aucune variation liée à la taille, à la position ou à l'orientation (Klingenberg, 2009).

Allométrie. Une régression multiple des coordonnées Procrustes (variables dépendantes) sur le logarithme décimal de la taille centroïde (variable indépendante) est effectuée à l'aide du logiciel MorphoJ v1.02 (Klingenberg, 2011) pour tester l'influence potentielle de l'allométrie (Monteiro, 1999).

Intégration. Les covariances intraspécifiques entre le corpus et le ramus de la mandibule sont évaluées à l'aide d'analyses des moindres carrés partiels (PLS) pour chaque taxon (Klingenberg, 2011). Comme l'allométrie peut jouer un rôle sur les mesures d'intégration, les analyses PLS ont été recalculées en utilisant les résidus des régressions multivariées de la forme sur le logarithme décimal de la taille centroïde comme variables. Cela permet de corriger l'effet de taille de l'analyse (Klingenberg, 2009).

Résultats

Allométrie

La régression multiple des coordonnées Procrustes (variables dépendantes) sur la taille (Log CS – variables indépendantes) montre une influence significative de la taille sur la morphologie du corpus ($p=0,02$) et du ramus chez les humains modernes ($p=0,02$) et sur la morphologie du ramus chez *Gorilla* ($p=0,00$) (Table 21). L'influence de la taille n'est pas significative chez *Pongo* et *Pan*. Pour ce dernier taxon, les p-values sont particulièrement hautes et la variance expliquée très faible, traduisant une très faible influence de la taille sur la morphologie de la mandibule.

Table 21. Régressions multivariées de la conformation sur la taille (log CS) pour le corpus et le ramus de la mandibule. Les valeurs en gras sont significatives à $p \leq 0,05$.

	<i>Homo</i>		<i>Pan</i>		<i>Gorilla</i>		<i>Pongo</i>	
	Variance expliquée (%)	p-value						
Corpus	6,6	0,02	2,1	0,82	6,9	0,12	11,8	0,09
Ramus	4,0	0,02	2,1	0,80	10,9	0,00	12,4	0,09

Analyse des moindres carrés partiels (PLS)

Un résumé des résultats des PLS pour chaque taxon, avec et sans les effets liés à la taille est présenté dans la Table 22. Les figures représentant les blocs 1 et 2 de la PLS sont représentées lorsque la corrélation est significative.

La corrélation entre morphologie du corpus et du ramus vertical de la mandibule n'est pas significative pour *Homo*, *Pan* et *Gorilla*, avec et sans l'effet de taille (Table 22). A l'inverse, elle est significative pour *Pongo* avec (RV=0,51 ; p=0,01) et sans l'effet de taille (RV=0,49 ; p=0,02) (Table 22). Pour ce taxon, pour le bloc 1 (corpus mandibulaire), en allant vers les valeurs les plus hautes, on observe une réduction de la largeur (axe médio-latéral) de la partie postérieure du corpus mandibulaire, au niveau de l'alvéole de la M3 (Figure 53). A l'inverse, dans la partie antérieure, la largeur du corpus augmente. Pour le même bloc, les foramens mentonniers sont situés plus postérieurement. Enfin, la hauteur (axe supéro-inférieur) du corpus de la mandibule augmente. Pour le bloc 2, (ramus mandibulaire), vers les valeurs les plus hautes, on observe une augmentation de la hauteur relative (axe supéro-inférieur) du ramus et un condyle articulaire déplacé supérieurement par rapport au processus coronoïde. De plus, la distance entre les deux ramus verticaux (axe médio-latéral) devient moins importante.

Table 22. Résultats des analyses PLS entre le corpus et le ramus de la mandibule chez *Homo*, *Pan*, *Gorilla* et *Pongo*. Dans chaque cas, la première valeur est avec l'effet de taille et la seconde valeur sans l'effet de taille. Les valeurs en gras sont significatives à $p \leq 0,05$.

Taxon	Coefficient RV	P-value	Covariance expliquée (%)
<i>Homo</i>	0,13 / 0,14	0,11 / 0,06	51,2 / 50,6
<i>Pan</i>	0,23 / 0,23	0,42 / 0,34	71,3 / 71,0
<i>Gorilla</i>	0,17 / 0,15	0,28 / 0,35	56,5 / 60,6
<i>Pongo</i>	0,51 / 0,49	0,01 / 0,02	81,8 / 83,6

Discussion

Relation entre le corpus et le ramus de la mandibule chez *Pongo*

La relation entre la morphologie du corpus et celle du ramus de la mandibule est significative chez *Pongo pygmaeus* et pas chez les grands singes africains (*Homo sapiens*, *Pan troglodytes*, *Gorilla gorilla*). Pourtant, les analyses portant sur les variations de la

morphologie de la mandibule au sein des hominidés, qu'elles soient issues de la littérature (Humphrey et al., 1999; Schmittbuhl et al., 2007) ou qu'elles aient été réalisées dans cette thèse (section D.2.2), n'ont pas révélé une anatomie mandibulaire spécifique aux orang-outans. Ces derniers occupent, le plus souvent, un espace morphologique intermédiaire entre ceux des gorilles et des chimpanzés (voir Figure 17 et Figure 19). En revanche, l'orientation du palais est une caractéristique crânienne qui différencie *Pongo pygmaeus* et les autres hominidés actuels. Chez l'orang-outan, le palais est dirigé vers le haut (airorhynche) (voir section D.1 et section D.2.1.2) (Brown et Ward, 1988; Penin et Baylac, 1999; Shea, 1985). Cette caractéristique a pour effet d'élever l'articulation de la mâchoire inférieure par rapport au plan occlusal (Shea, 1985; Thenius, 1970). Cette rotation supérieure de la mandibule a une influence importante sur les fonctions et les structures qui lui sont liées. Elle entraîne une augmentation de la valeur de l'angle entre le corpus et le ramus de la mandibule (Bastir et Rosas, 2004; Bastir et al., 2005). Elle permet également la mise en place des sacs laryngés et est liée à la morphologie particulière des muscles digastriques chez *Pongo pygmaeus* (Brown et Ward, 1988; Cameron, 2004). Chez ce taxon, contrairement aux autres primates actuels, il n'y a pas de ventre antérieur du muscle digastrique et le ventre postérieur est inséré latéralement à la mandibule au niveau de l'angle gonial, entre le muscle ptérygoïdien médial et le muscle masséter (Brown et Ward, 1988). Dans le registre fossile, on retrouve des taxons airorhynches, possédant un digastrique antérieur, c'est le cas du genre *Sivapithecus* (Brown et Ward, 1988). A l'inverse, chez *Khoratpithecus* qui est un genre de ponginés plus récent, le digastrique antérieur est absent (Chaimanee et al., 2006). Les caractéristiques morphologiques observées dans le registre fossile permettent donc de supposer, qu'au cours de l'évolution des ponginés, la disparition du digastrique antérieur a eu lieu après la mise en place du palais airorhynche. Ce changement dans l'insertion des muscles sur la mandibule (Brown et Ward, 1988) et la modification de la valeur de l'angle entre le corpus et le ramus (Bastir et Rosas, 2004; Bastir et al., 2005) ont un impact sur la nature et l'étendue des mouvements pouvant être effectués par la mâchoire inférieure et sur la répartition des forces au sein de la mandibule dans le cadre de fonctions comme la mastication, la déglutition, le transport de nourriture ou la vocalisation (Wall et al., 1994; Wroe et al., 2010; Wroe et al., 2007). Ces modifications morphologiques peuvent donc jouer un rôle important dans la relation entre le ramus et le corpus, et favoriser une plus grande intégration entre ces deux structures, telle qu'elle est observée dans cette étude.

La relation significative entre la morphologie du corpus et celle du ramus chez *Pongo pygmaeus* peut également être expliquée par le fait que, chez ce taxon, l'étendue de la

répartition des individus le long des axes singuliers de la PLS est particulièrement importante, notamment chez les mâles (Figure 53). Cette caractéristique, propre à *Pongo*, a été observée auparavant, notamment pour l'analyse PLS caractérisant les covariations entre la morphologie de la face et celle du basicrâne latéral (Figure 51). De plus, les orangs-outans ont déjà été décrits comment ayant la plus grande variabilité intraspécifique en termes de taille et de forme au sein des grands singes actuels (Taylor, 2006b; Taylor et VanSchaik, 2007). Cette variabilité plus importante peut donc également expliquer en partie la covariation significative observée chez ce taxon.

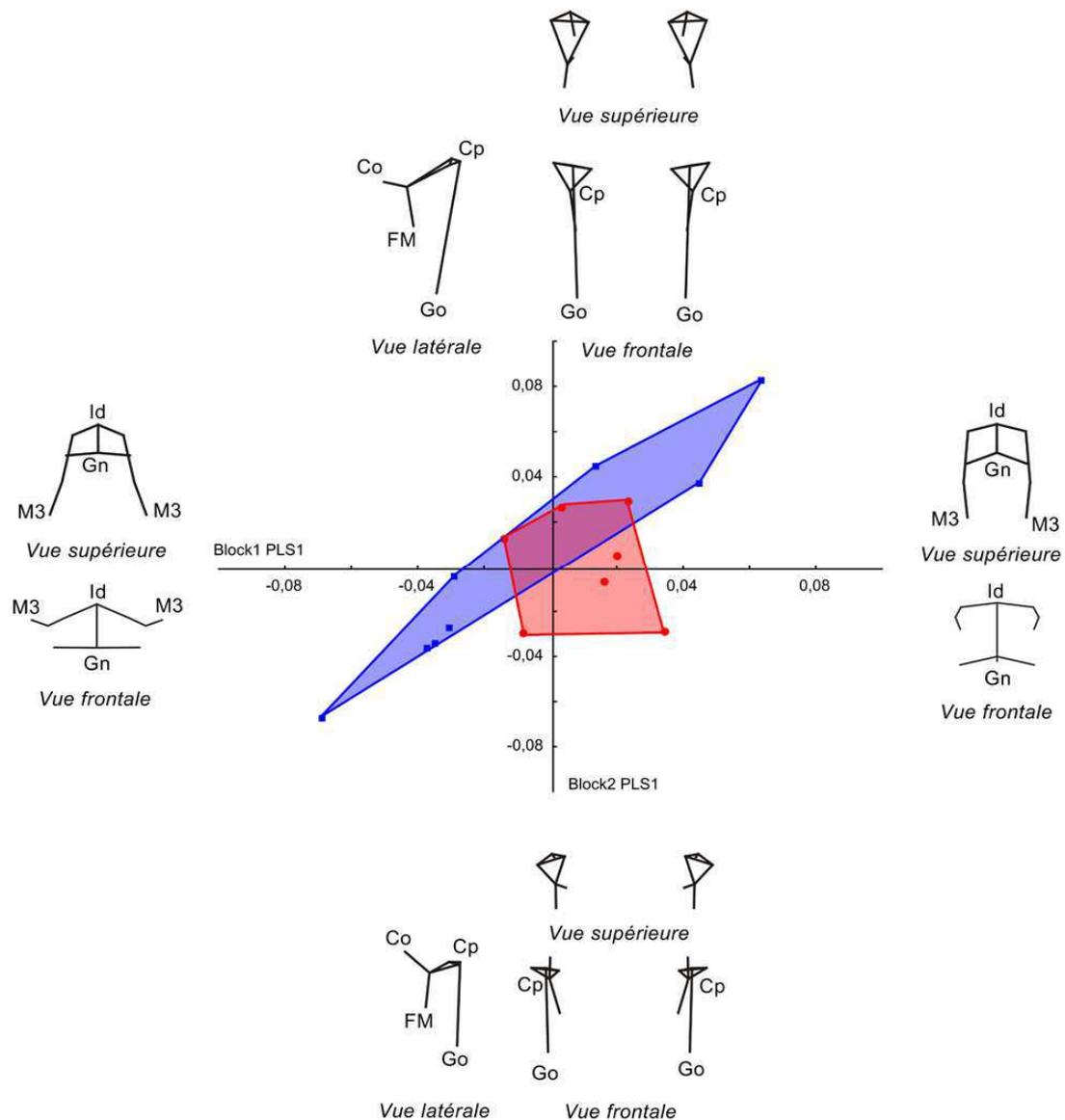


Figure 53. PLS du corps (vues frontale et supérieure) et du ramus vertical de la mandibule (vues latérale, frontale et supérieure) chez *Pongo*. Rond rouge : femelle, carré bleu : mâle. Id : Infradentale, Gn : Genion, M3 : Alvéole M3, Co : Coronion, Cp : Condyle postérieur, FM : Foramen mandibulaire, Go : Gonion. Les polygones délimitent les spécimens de chaque sexe.

Relation entre le corpus et le ramus de la mandibule chez *Homo*, *Pan* et *Gorilla*

Pour les autres taxons (*Homo*, *Pan* et *Gorilla*), la faible intégration existant entre le ramus et le corpus de la mandibule peut être expliquée par des différences dans le développement de ces deux structures. En effet, la mise en place et la croissance du corpus et du ramus de la mandibule se font à partir de primordiums situés dans le mésenchyme qui sont distincts et relativement indépendants. Le ramus et le corpus de la mandibule possèdent donc des origines embryologiques différentes et sont mis en place à partir de populations de cellules différentes (Atchley, 1993; Atchley et Hall, 1991). D'autre part, la chronologie de différenciation et de développement des primordiums composant ces structures est différente pour le corpus et le ramus de la mandibule (Atchley, 1993; Atchley et Hall, 1991; Miyake et al., 1997).

La distinction entre corpus et ramus peut également être expliquée par le fait que ces deux éléments interagissent, au cours de leur développement respectif, avec des structures différentes. Ainsi, la croissance du corpus est notamment influencée par la nécessité de maintenir l'occlusion avec la mâchoire supérieure et le maxillaire. Elle est également guidée par la chronologie d'éruption et de croissance des dents déciduales et définitives. En effet, l'os alvéolaire, qui compose en grande partie le corpus de la mandibule, se met en place en réponse au développement dentaire et est maintenu uniquement lorsque les dents sont présentes (Enlow et Hans, 1996; Iizuka et al., 1992; Vignery et Baron, 1980). Le développement du ramus est, pour sa part, lié en grande partie à l'activité des muscles masticateurs, le muscle temporal s'insérant sur le bord antérieur et sur l'apex du processus coronoïde, le masséter sur la partie inférieure du ramus, au niveau de l'angle gonial de la mandibule, le muscle ptérygoïdien médial sur la face médiale de l'angle de la mandibule et le muscle ptérygoïdien latéral sur la partie antérieure du condyle mandibulaire. On peut de plus ajouter à ces différences développementales et fonctionnelles le fait qu'il n'existe pas de lien connu entre le développement dentaire dans la région du corpus et le développement des muscles insérés sur le ramus mandibulaire (Cheverud, 1996).

E.3.2.2 Relation entre corpus, ramus et face

La compréhension des relations morphologiques liant la face et la mandibule est d'un intérêt particulier pour comprendre la mise en place des structures crâniofaciales des hominidés actuels, et particulièrement des humains modernes. En effet, comme décrit

précédemment dans le cadre de cette thèse (section D.2.2), ces deux structures partagent de nombreuses relations qui sont de différentes natures : anatomique, fonctionnelle ou développementale (voir section D.2.2 et section E.3.2). Les relations entre le ramus vertical de la mandibule et la partie latérale du basicrâne, proche de la partie postérieure de la face, ont été étudiées en détail chez les humains modernes (Bastir et Rosas, 2005; Bastir et al., 2004). Une intégration importante a été mise en évidence entre ces deux structures qui forment une unité modulaire (unité pétroso-mandibulaire) (Bastir et al., 2004). En revanche, la relation entre la mandibule (corpus et ramus) et la face antérieure a été peu étudiée (Bastir et al., 2005), la partie antérieure de la mandibule étant incluse dans le même groupe de points repères que la face, dans la plupart des études de covariation (Bastir et Rosas, 2006; Gkantidis et Halazonetis, 2011). Le but de cette section est donc d'analyser les schémas et l'intensité de l'intégration existant entre la mandibule et la face antérieure chez les hominidés actuels. La section précédente a montré que pour au moins trois genres (*Homo*, *Pan* et *Gorilla*), les morphologies du corpus et du ramus de la mandibule ne covarient pas significativement. Pour cette raison dans le cadre cette étude, la covariation entre le corpus de la mandibule et la face antérieure d'une part et celle entre le ramus et la face antérieure d'autre part sont étudiées de manière indépendante.

Matériel et méthodes

Matériel

L'étude inclut 130 crânes et mandibules, dont 59 *Homo sapiens*, 29 *Pan troglodytes*, 27 *Gorilla gorilla* et 15 *Pongo pygmaeus*. Tous les spécimens de l'étude présentent des troisièmes molaires en occlusion et sont donc considérés comme adultes.

Points repères

Les points repères utilisés sont les mêmes que ceux utilisés précédemment pour caractériser au mieux la conformation de la face (D.2.1) et de la mandibule (E.3.2.1). Trois jeux de données sont définis : le premier (bloc 1) inclut 28 points repères caractérisant la morphologie du palais et de la face antérieure, le second (bloc 2) inclut 11 points repères situés sur le corpus de la mandibule (points rouges sur la Figure 52) et le troisième (bloc 3) est

constitué de 14 points repères situés sur le ramus vertical de la mandibule (points verts sur la Figure 52).

Analyse des données

Procrustes. Une superposition Procrustes est effectuée pour chaque groupe de points repères au sein de chaque taxon afin de minimiser l'effet de taille (Bookstein, 1991; Rohlf et Slice, 1990). Les coordonnées Procrustes de chaque groupe sont calculées indépendamment pour chaque taxon.

Intégration. Les covariances intraspécifiques entre (1) le corpus et la face antérieure d'une part et (2) le ramus et la face antérieure d'autre part sont évaluées à l'aide d'analyses des moindres carrés partiels (PLS) pour chaque taxon (Klingenberg, 2011). Comme l'allométrie peut jouer un rôle sur les mesures d'intégration, les analyses PLS ont été recalculées en utilisant les résidus des régressions multivariées de la forme sur le logarithme décimal de la taille centroïde comme variables. Cela permet de supprimer l'effet de taille de l'analyse (Klingenberg, 2009).

Résultats

Un résumé des résultats des PLS pour chaque taxon, avec et sans les effets liés à la taille est présenté dans la Table 23. Les figures représentant les blocs 1 et 2 de la PLS sont représentées lorsque la corrélation est significative.

Corpus et face antérieure. La corrélation entre morphologie de la face et morphologie du corpus mandibulaire est significative pour *Homo sapiens* avec (RV=0,32 ; p=0,00) et sans l'effet de taille (RV=0,28 ; p=0,00) et pour *Gorilla gorilla* avec (RV=0,45 ; p=0,00) et sans l'effet de taille (RV=0,43 ; p=0,00) (Table 23). Elle n'est pas significative pour les deux autres taxons (*Pan troglodytes* et *Pongo pygmaeus*).

Chez *Homo*, pour le bloc 1 (face antérieure), en allant vers les valeurs les plus haute, on observe une réduction de la largeur (axe médio-latéral) de la face moyenne et de la face inférieure et une augmentation de la hauteur (axe supéro-inférieur) et de la projection (axe antéro-postérieur) de la partie inférieure de la face (région subnasale) (Figure 54). La taille des orbites est réduite par rapport à la taille de la face et l'orifice piriforme est moins haut et

moins projeté antérieurement. Enfin, le palais est plus long et klinorhynche. Pour le bloc 2, (corpus mandibulaire), vers les valeurs les plus hautes on observe une réduction de la largeur (axe médio-latéral) du corpus et une augmentation de sa hauteur (axe supéro-inférieur). En vue supérieure, on observe que les branches de la mandibule deviennent moins paraboliques et plus droites.

Chez *Gorilla*, pour le bloc 1 (face antérieure), vers les valeurs les plus importantes, la face devient plus longue (axe supéro-inférieur) (Figure 55). C'est notamment le cas de la face inférieure (région subnasale). La face devient plus étroite (axe médio-latéral), notamment dans sa partie moyenne. Le palais devient plus long et plus klinorhynche. Pour le bloc 2, (corpus mandibulaire), le corpus mandibulaire est moins haut (axe supéro-inférieur) et l'infradentale et les foramens mentonniers sont projetés antérieurement.

Table 23. Résultats des analyses PLS entre le corpus mandibulaire, le ramus mandibulaire et la face chez *Homo*, *Pan*, *Gorilla* et *Pongo*. Dans chaque cas, la première valeur est avec l'effet de taille, et la seconde valeur sans l'effet de taille. Les valeurs en gras sont significatives à $p \leq 0.05$.

Taxon	Bloc	RV Coefficient	P-value	Covariance expliquée (%)
<i>Homo</i>	Corpus - Face	0,32 / 0,28	0,00 / 0,00	74,2 / 71,3
	Ramus - Face	0,16 / 0,15	0,51 / 0,72	53,1 / 53,3
<i>Pan</i>	Corpus - Face	0,32 / 0,31	0,23 / 0,24	74,7 / 75,9
	Ramus - Face	0,27 / 0,25	0,65 / 0,76	69,0 / 65,2
<i>Gorilla</i>	Corpus - Face	0,45 / 0,43	0,00 / 0,00	84,5 / 79,4
	Ramus - Face	0,37 / 0,39	0,01 / 0,00	79,3 / 52,7
<i>Pongo</i>	Corpus - Face	0,33 / 0,34	0,75 / 0,81	75,2 / 84,1
	Ramus - Face	0,45 / 0,41	0,07 / 0,29	76,3 / 78,4

Ramus et face antérieure. La corrélation entre morphologie de la face et morphologie du ramus mandibulaire est significative pour *Gorilla* avec (RV=0,37 ; $p=0,01$) et sans l'effet de taille (RV=0,39 ; $p=0,00$) (Table 23). Elle n'est pas significative pour les autres taxons (*Homo*, *Pan* et *Pongo*). Chez *Gorilla*, pour le bloc 1 (face antérieure), les changements observés sont similaires à ceux de la Figure 55 (Figure 56). En effet, la face devient plus longue (axe supéro-inférieur), plus étroite (axe médio-latéral) et le palais devient plus long et plus klinorhynche. Pour le bloc 2 (ramus mandibulaire), vers les valeurs les plus hautes on observe une augmentation de la hauteur relative (axe supéro-inférieur) du ramus. La largeur du ramus est également réduite (axe antéro-supérieur) et le condyle articulaire et le processus coronoïde sont donc plus proches l'un de l'autre sur cet axe. Enfin, la distance entre les deux

ramus verticaux (axe médio-latéral) se réduit dans la partie supérieure (condyle mandibulaire) et est plus importante dans la partie inférieure (gonion).

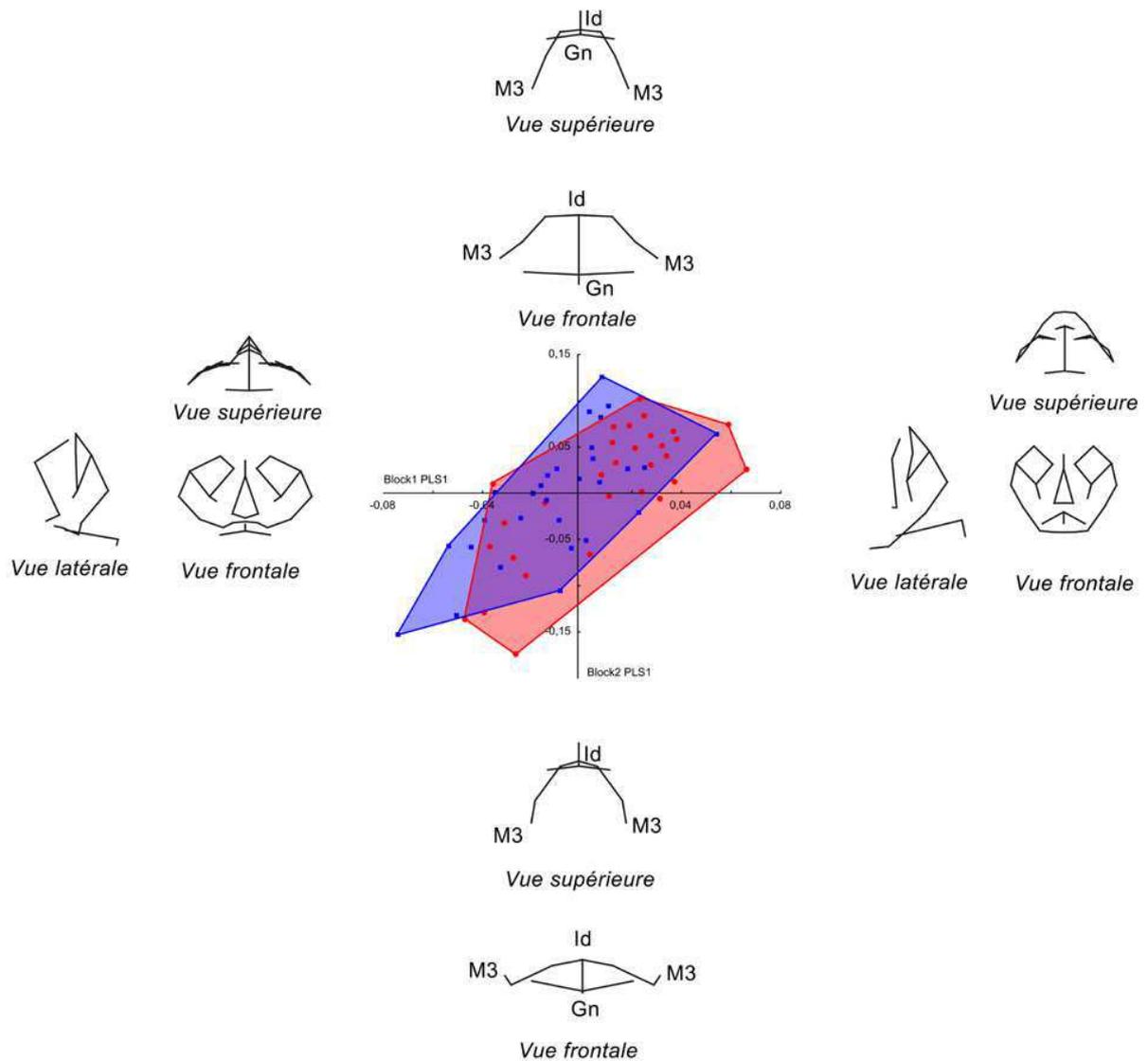


Figure 54. PLS de la face (vues latérale, frontale et supérieure) et du corpus de la mandibule (vues frontale et supérieure) chez *Homo*. Rond rouge : femelle, carré bleu : mâle. Id : Infradentale, Gn : Genion, M3 : Alvéole M3. Les polygones délimitent les spécimens de chaque sexe.

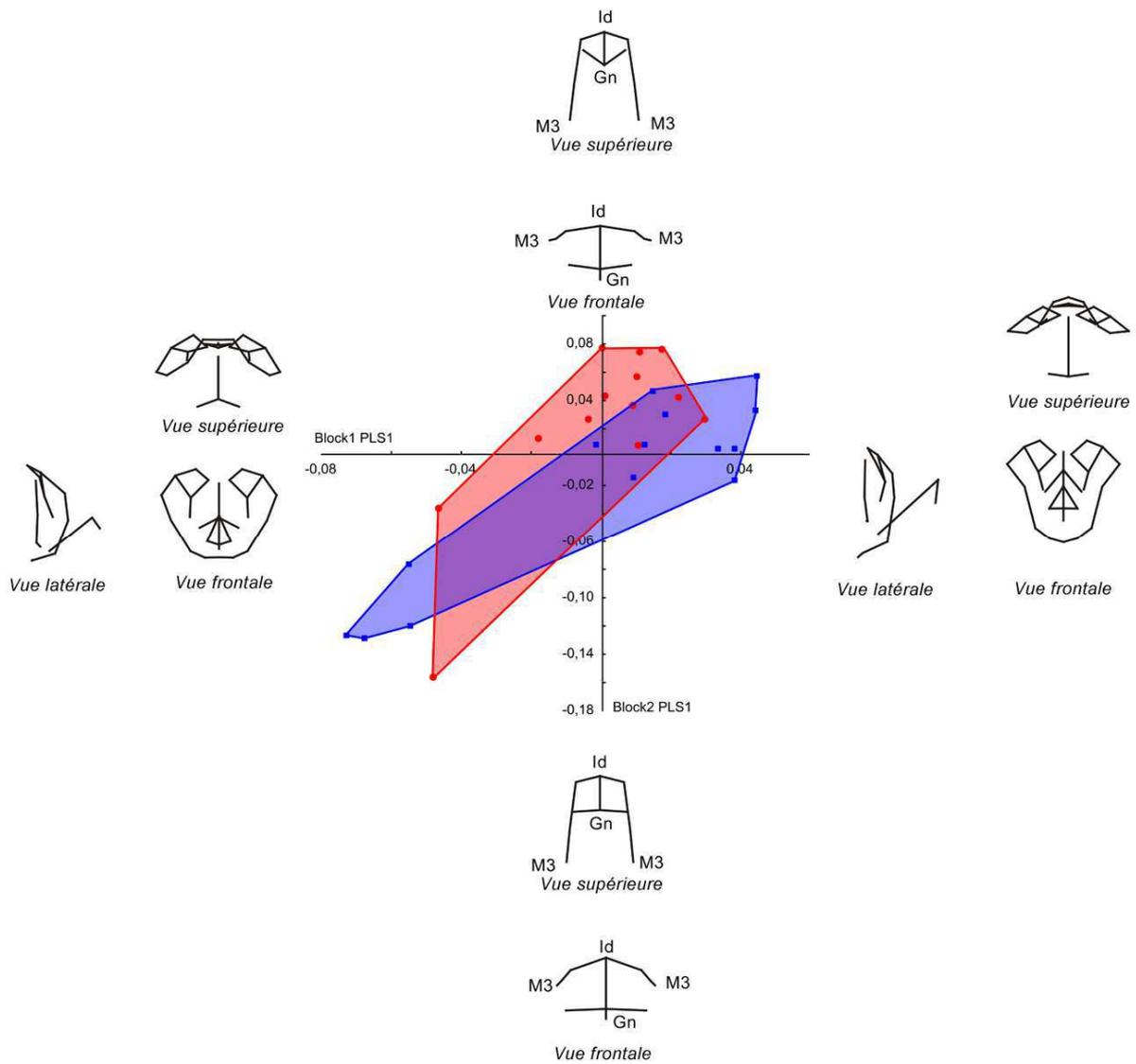


Figure 55. PLS de la face (vues latérale, frontale et supérieure) et du corpus de la mandibule (vues frontale et supérieure) chez *Gorilla*. Rond rouge : femelle, carré bleu : mâle. Id : Infradentale, Gn : Genion, M3 : Alvéole M3. Les polygones délimitent les spécimens de chaque sexe.

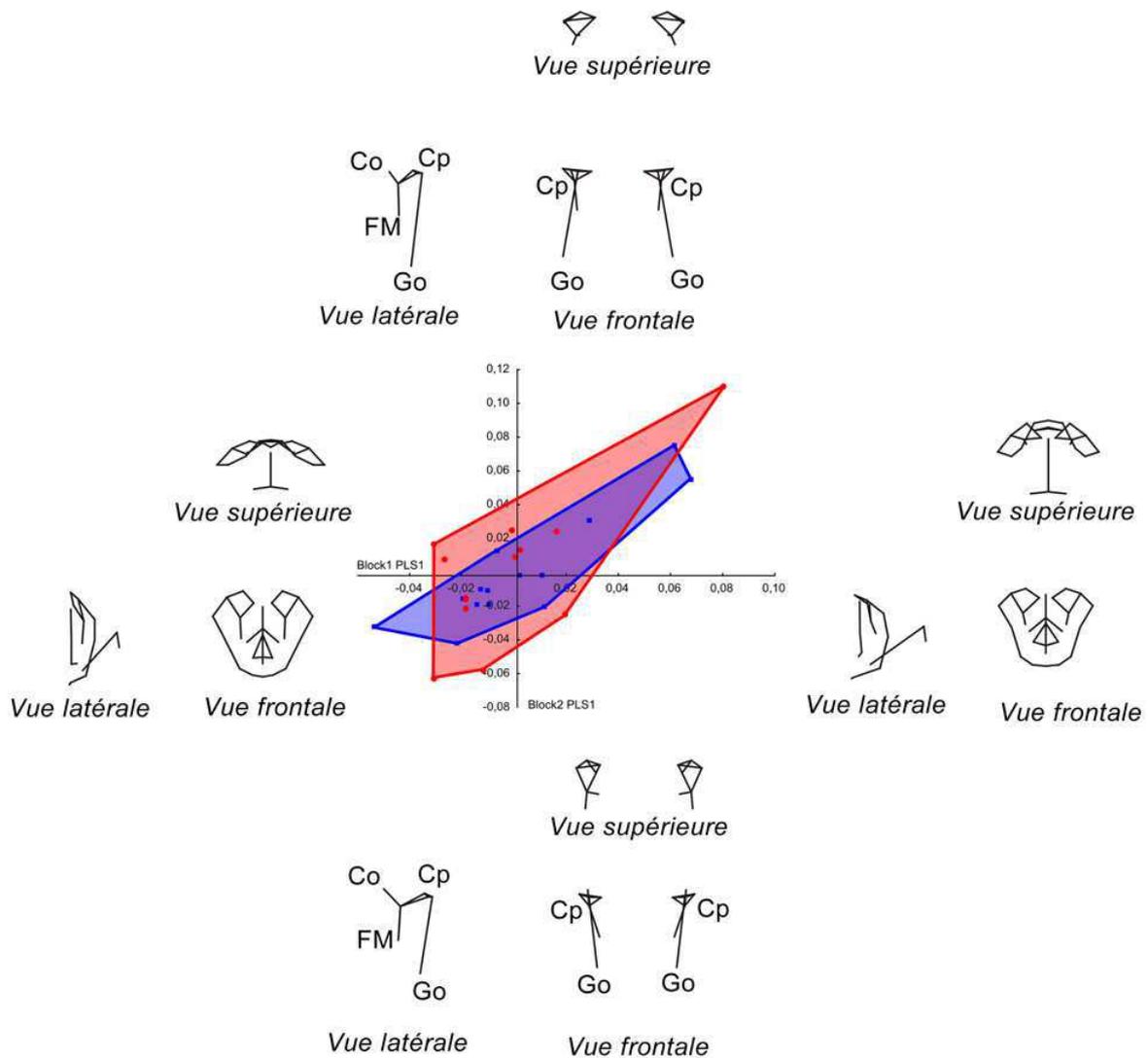


Figure 56. PLS de la face (vues latérales, frontale et supérieure) et du ramus vertical de la mandibule (vues latérale, frontale et supérieure) chez *Pongo*. Rond rouge : femelle, carré bleu : mâle. Id : Infradentale, Gn : Genion, M3 : Alvéole M3, Co : Coronion, Cp : Condyle postérieur, FM : Foramen mandibulaire, Go : Gonion. Les polygones délimitent les spécimens de chaque sexe.

Discussion

Corpus et face antérieure. La relation entre la morphologie de la face antérieure et celle du corpus de la mandibule est significative chez *Homo* et chez *Gorilla*. Il s'agit des deux hominidés actuels qui possèdent une face moyenne relativement haute (axe supéro-inférieur) et projetée antérieurement (section D.2.1.2) (Biegert, 1963; Bruner et Manzi, 2001; Shea, 1985).

Chez *Homo*, les caractéristiques de la face et du corpus de la mandibule propres à ce taxon sont corrélées entre elles. Ainsi, une face large, courte et orthognathe associée à un palais réduit sur l'axe antéro-postérieur est significativement corrélée à une mandibule large (axe médio-distal), plutôt basse (axe supéro-inférieur) et de forme parabolique en vue supérieure. Les configurations uniques des zones de croissance osseuse des humains modernes peuvent en partie expliquer le fait qu'*Homo sapiens* soit un des seuls taxons possédant une morphologie de la face antérieure corrélée à celle du corpus de la mandibule. En effet, alors que chez les autres grands singes la région subnasale du maxillaire et la surface du processus alvéolaire, sous les incisives, sont des zones de dépôt osseux, chez *Homo*, il s'agit de zones de résorption (Figure 57) (Bromage, 1990; Dutterloo et Enlow, 1970). Chez les humains modernes, au cours de la croissance, la projection du maxillaire et de la mandibule est donc réduite antérieurement par une résorption osseuse. Ce mécanisme peut avoir pour effet d'augmenter l'intégration entre la morphologie de la face antérieure et celle du corpus mandibulaire.

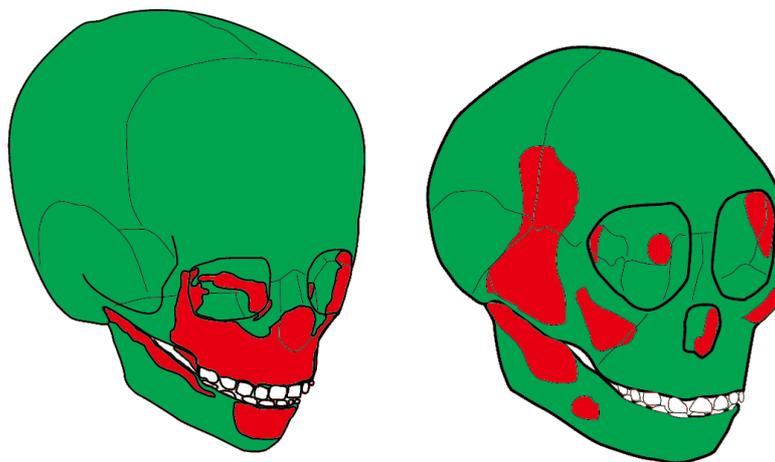


Figure 57. Carte de distribution des champs de dépôt (vert) et de résorption (rouge) osseux chez les humains modernes (à gauche) et chez les autres grands singes (à droite). La région subnasale du maxillaire et la surface du processus alvéolaire, sous les incisives, sont des zones de résorption chez *Homo*, et des zones de dépôt osseux chez les autres grands singes. D'après Dutterloo et Enlow (1970) et Lieberman (2011).

La corrélation entre réduction de la face et réduction de la mandibule chez *Homo sapiens* peut également être due à plusieurs processus génétiques et fonctionnels. D'un point de vue génétique, l'intégration entre morphologie de la face et morphologie du corpus de la mandibule peut s'opérer au travers de mécanismes comme la pléiotropie, où les mêmes combinaisons de gène codent à la fois pour la réduction de la face et la réduction de la mandibule (Cheverud, 1982; Cheverud, 1996). D'un point de vue développemental et fonctionnel, une bonne corrélation entre la morphologie des structures mandibulaires et celles du maxillaire est évidemment nécessaire. Une mandibule dont la forme ne correspond pas à celle du maxillaire est en effet un désavantage sélectif majeur. L'ajustement de la position des dents au cours de la croissance, au travers de stimuli liés à la mastication, a lieu particulièrement dans la zone alvéolaire du corpus mandibulaire (Lieberman et al., 2004). Cet ajustement permet une meilleure coordination de la croissance de la mandibule et du maxillaire, que ce soit au niveau de la taille ou de la forme de ces structures. Il peut ainsi permettre une plus grande intégration entre la conformation de la partie prémaxillaire de la face et la conformation de la partie antérieure du corpus de la mandibule chez les humains modernes.

Chez *Gorilla*, bien que la corrélation entre le corpus de la mandibule et la face antérieure soit significative, cette dernière affecte relativement peu la morphologie globale du corpus. On observe principalement l'infradentale et les foramens mentonniers qui sont projetés antérieurement. Il est toutefois à noter que le schéma d'intégration chez ce taxon semble être différent de celui observé chez *Homo*. En effet, chez les humains modernes l'augmentation de la hauteur de la face (axe supéro-inférieur) est corrélée à une augmentation de la hauteur du corpus de la mandibule (axe supéro-inférieur). A l'inverse, chez *Gorilla*, une face plus haute est corrélée à un corpus moins haut (axe supéro-inférieur). Comme plusieurs analyses précédentes réalisées dans cette thèse, cette analyse d'intégration montre l'existence d'un schéma d'intégration différent entre *Homo sapiens* et un autre grands singe, ici *Gorilla gorilla*.

Ramus et face antérieure. Pour *Homo*, la relation entre le ramus mandibulaire et la face n'est pas significative. C'est également le cas pour *Pan* et pour *Pongo*. Ces deux structures sont significativement intégrées uniquement chez *Gorilla*. Chez ce taxon, une face plus étroite, plus haute et plus prognathe est associée à un ramus qui est également plus étroit et plus haut. Le ramus chez *Gorilla* est relativement haut et possède plusieurs autapomorphies (processus coronoïde haut, fissure sigmoïde relativement postérieure) (Rak et al., 2007; Taylor, 2006a).

Le régime alimentaire principalement folivore de *Gorilla* peut en partie expliquer l'intégration significative entre morphologie du ramus et morphologie de la face antérieure chez ce taxon (Nishihara, 1995; Rowe, 1996). En effet, ce type de nourriture fibreuse ou dure conditionne la croissance du maxillaire et de la mandibule car elle requiert une force importante durant la mastication, notamment au niveau du ramus via les muscles masséters, temporaux et ptérygoïdiens (Lieberman, 2011). Elle permet ainsi un développement coordonné de ces structures. Il a ainsi été montré que les condyles mandibulaires croissent plus vite chez les animaux qui sont nourris avec de la nourriture dure ou fibreuse plutôt qu'avec de la nourriture tendre (Shaw et Molyneux, 1994; Tuominen et al., 1994). Chez les autres taxons qui se nourrissent d'aliments plus tendres, qu'ils soient constitués en majorité de fruits (*Pan* et *Pongo*) (Kanamori et al., 2010; Newton-Fisher., 1999; Rowe, 1996) ou qu'ils soient cuits (*Homo*) (Wrangham et al., 1999), l'intégration entre le ramus et la face antérieure est moins importante.

Comme pour *Pongo* (section E.3.2.1), chez *Gorilla*, cette relation significative peut également être expliquée par le fait que, chez ce taxon, l'aire de répartition des individus le long des axes singuliers de la PLS est particulièrement importante. Cette variabilité plus importante peut ainsi aussi expliquer en partie la covariation significative observée chez ce taxon.

F Synthèse

Ce travail de thèse porte sur l'étude des schémas d'intégration des structures crâniofaciales chez les hominidés actuels. Il inclut des représentants des humains modernes, des chimpanzés, des gorilles et des orangs-outans. L'objectif de ce mémoire était d'évaluer les relations de causalité entre les éléments basicrâniens, mandibulaires et faciaux dans la mise en place de la morphologie faciale des hominidés actuels. Les modifications des schémas d'intégration entre ces structures ont des implications importantes sur l'évolution de ces taxons, particulièrement sur l'évolution des hominines. Les schémas de covariation liant la face et le basicrâne d'une part et la face et la mandibule d'autre part ont donc été décrits et quantifiés pour chacun des hominidés actuels. Ce travail a été réalisé en s'appuyant sur des mesures linéaires et sur les méthodes de morphométrie géométrique en trois dimensions (Bookstein, 1991; Rohlf et Slice, 1990). Il a permis de mettre en avant plusieurs schémas d'intégration crâniofaciale permettant de préciser les modalités d'évolution des structures faciales chez les hominidés et plus particulièrement au sein du rameau humain.

Disparités morphologiques

Dans un premier temps, ce travail a mis en relief la grande disparité morphologique de la face et de la mandibule existant chez les hominidés (section A). Il a établi les spécificités de chaque taxon concernant la forme, la taille et l'orientation des structures. *Homo sapiens* possède ainsi une morphologie très particulière par rapport aux autres hominidés actuels. En effet, les humains modernes sont caractérisés par une face antérieure courte, large, orthognathe et parallèle à la face postérieure. Ils possèdent également des orbites de taille importante relativement à la taille de la face et une arcade dentaire inférieure parabolique associée à un corpus et un ramus court (Bilsborough et Wood, 1988; Delattre et Fenart, 1955b; Kimbel et al., 2004). Les chimpanzés possèdent un ramus de la mandibule court et oblique (Humphrey et al., 1999; Taylor, 2006a). Pour les autres structures de la mandibule et de la face, *Pan* possède des valeurs intermédiaires par rapport à celles obtenues pour les autres hominidés. Les gorilles partagent de nombreux traits avec les chimpanzés et la plupart des différences entre ces deux taxons peuvent être expliquées par l'effet de taille (Berge et Penin, 2004; Bruner et Manzi, 2001; Shea, 1983a). *Gorilla* se distingue toutefois de *Pan* par une morphologie particulière de la face moyenne qui est projetée très antérieurement (Biegert, 1963; Bruner et Manzi, 2001; O'Higgins et Dryden, 1993; Shea, 1985). Enfin, les orangs-

outans sont caractérisés par des orbites plus hautes que larges, un orifice piriforme étroit et une distance interorbitaire réduite. Dans ce taxon, la face est également concave et airorhynche (Koenigswald, 1982; Penin et Baylac, 1999; Shea, 1985; Singh et al., 2012).

Des modules similaires

Les modules ont tout d'abord été définis à l'aide d'une analyse exploratoire (section E.2). Cette étude a établi plusieurs associations de points repères communs à l'ensemble des hominidés actuels, notamment un groupe « face moyenne et supérieure », un groupe « face inférieure » et un groupe « basicrâne ». Cette étude confirme donc la distinction entre au moins deux modules principaux : la face et le basicrâne. Elle montre également que la distribution des principaux modules crâniotaxiaux est la même au sein des différents genres d'hominidés actuels (Ackermann, 2005; Singh et al., 2012). Les modules crâniens principaux sont donc conservés pour l'ensemble de ces taxons. Ce résultat implique que les changements majeurs ayant eu lieu au cours de l'évolution des hominines, comme l'augmentation importante du volume cérébral (Falk, 2007; Holloway et al., 2004) ou les modifications du taux de prognathisme (Delattre et Fenart, 1956; Lieberman, 2011) n'ont pas d'influence significative sur la définition des modules de la face et du basicrâne. Ils ont en revanche un impact important sur les schémas d'intégration (quels modules sont intégrés entre eux ?) et l'intensité de l'intégration (quelle est la force de l'intégration entre deux modules intégrés ?).

Un crâne globalement intégré

La face et le basicrâne sont deux structures qui présentent une forte intégration, même si cette intégration est plus faible chez les humains modernes (section E.3.1). Ainsi les variations de l'orientation et la morphologie de la face dépendent fortement des variations de la flexion et la morphologie du basicrâne. Le changement d'une caractéristique de la base du crâne amène donc des changements dans tous les traits faciaux avec lesquels elle est intégrée.

Plusieurs indices montrent que le basicrâne est la structure causale et qu'il exerce une grande influence sur la face. En effet, le basicrâne finit sa croissance avant la face et a donc plus tendance à influencer la morphologie de cette dernière (Bastir et al., 2006). D'autre part, une grande partie des structures faciales croît autour des structures basicraniennes, les structures osseuses formant le toit des orbites (face) faisant également partie de la fosse crânienne antérieure (basicrâne) (Enlow et Azuma, 1975; McCarthy et Lieberman, 2001).

Enfin, il existe plusieurs interactions génétiques agissant du cerveau et du basicrâne vers la face (Marcucio et al., 2011), notamment l'expression du gène Sonic hedgehog (Shh) dans le cerveau qui influence en partie la croissance de la face dans le plan médio-sagittal (Marcucio et al., 2011; Young et al., 2010a). Les modifications de la morphologie de la face sont donc « passives » quand elles sont dues à des variations du basicrâne. Le basicrâne n'est évidemment pas la seule source de variations des structures de la face. Ces variations sont en partie indépendantes car les fonctions propres de la face (manducation, respiration, vision, etc.) sont directement soumises à la sélection naturelle.

Si la morphologie de la face est en grande partie influencée par le basicrâne, cette relation ne se fait pas uniquement dans ce sens. Les résultats montrent en effet que la face peut également contraindre partiellement la flexion du basicrâne chez les humains modernes, afin qu'elle s'ajuste à la hauteur du complexe nasomaxillaire (Enlow et Hunter, 1968; Lieberman et al., 2000b; McCarthy, 2001). Ce mécanisme permet la préservation de l'intégrité anatomique de la face lorsque le basicrâne fléchit, comme c'est le cas au cours de l'évolution des hominines.

Cette intégration forte des structures crâniofaciales a des conséquences importantes concernant les modalités de sélection et d'évolution. Dans le crâne, lorsque des traits adaptatifs, par exemple des traits basicrâniens, sont sélectionnés les traits faciaux avec lesquels ils sont intégrés sont également sélectionnés. Dans une structure intégrée comme le crâne, chaque amélioration adaptative (par exemple au niveau du basicrâne) se fait donc au prix de la détérioration d'autres aspects des performances (par exemple au niveau de la face). Les structures tendent donc vers un optimum commun, à la fois pour le basicrâne et pour la face. Cet optimum commun est différent de leurs optimums respectifs (Klingenberg, 2005; Schlosser et Wagner, 2004). L'intégration permet une meilleure coordination des relations développementales et fonctionnelles entre les traits et certains schémas de covariation sont ainsi retrouvés au sein des hominidés ou au sein des hominines. Dans une structure intégrée, la modification des schémas de covariation, par exemple chez les hominines, permet alors l'émergence de nouveaux ensembles fonctionnels pouvant être sélectionnés.

Homologie et intégration

L'intégration morphologique peut être considérée comme un trait macroévolutif ayant sa propre signification évolutive. En effet, comme pour les structures morphologiques, les schémas d'intégration entre les modules peuvent être modifiés et sélectionnés au cours de

l'évolution. On retrouve ainsi des schémas d'intégration différents chez les humains modernes et chez les autres grands singes. Les traits adaptatifs, intégrés au sein de structures complexes, sont le plus souvent homologues (Lockwood, 2007). Il est en effet très peu probable que les mêmes corrélations entre les mêmes associations de traits et impliquant des fonctions multiples apparaissent plusieurs fois au cours de l'évolution (Cheverud, 1982; Cramon-Taubadel, 2011b). Si l'on considère l'intégration morphologique comme un trait évolutif propre, on peut donc émettre l'hypothèse suivante : si deux taxons possèdent des morphologies et des schémas d'intégration similaires, les deux morphologies peuvent être considérées comme homologues.

Dans la plupart des analyses de covariation effectuées dans ce mémoire, les chimpanzés, les gorilles et les orangs-outans possèdent des morphologies de la face et du basicrâne pouvant être considérées comme similaires (section E.3.1). Pour ces taxons, les schémas d'intégration entre les structures faciales et basicrâniennes sont également semblables. Les schémas d'intégration similaires entre ces trois taxons peuvent alors être considérés comme homologues. A l'inverse, pour plusieurs des schémas d'intégration existant entre le basicrâne et la face d'une part et entre le corpus de la mandibule et la face d'autre part, les humains modernes présentent des schémas d'intégration différents des autres grands singes (*Pan*, *Gorilla* et *Pongo*). Cette différence est probablement une autapomorphie des humains modernes apparue au cours de l'évolution des hominines. Le schéma d'intégration présent chez les autres grands singes est alors le caractère plésiomorphe. Dans ce cas, l'hypothèse la plus parcimonieuse est que l'ancêtre commun aux hominidés ait possédé une intégration craniofaciale proche de celles observées chez *Pan*, *Gorilla* et *Pongo* et que ce schéma d'intégration n'ait été modifié qu'une fois au cours de l'évolution des hominines.

Spécificités dans l'intensité de l'intégration

Si l'intégration morphologique entre les structures de la face et du basicrâne est significative chez les humains modernes, elle reste plus faible que chez les autres grands singes (chimpanzés, gorilles et orangs-outans). Ce résultat confirme ceux des études précédentes, qui montrent une modularité plus importante entre les structures de la face et du basicrâne chez les humains modernes par rapport aux chimpanzés (Bastir et Rosas, 2004; Bastir et al., 2005) et aux gorilles (Polanski et Franciscus, 2006). A l'inverse, il est en désaccord avec plusieurs analyses décrivant une intégration importante et similaire entre le

basicrâne et la face chez tous les hominidés actuels, y compris chez les humains modernes (Ackermann, 2005; Mitteroecker et Bookstein, 2008; Singh et al., 2012).

Plusieurs facteurs génétiques, développementaux et fonctionnels peuvent expliquer, les changements dans l'intensité de l'intégration. Des analyses génétiques ont ainsi montré l'existence de mutations génétiques propres aux humains, ayant été sélectionnées au cours de l'évolution des hominines. Ces mutations ont permis plusieurs modifications phénotypiques. L'augmentation importante de la taille du cerveau chez les australopithèques, les paranthropes et surtout dans le genre *Homo* (Falk, 2007; Holloway et al., 2004), a ainsi provoqué des changements importants dans les relations d'intégration entre le basicrâne et la face. En effet, l'augmentation du volume cérébral affecte la taille et la conformation du basicrâne. Elle altère alors profondément les schémas d'intégration entre ces structures et la face. De plus, une mutation génétique affectant la taille et la structure des fibres musculaires et des muscles masticateurs dans leur entier a été observée chez les humains modernes (Stedman et al., 2004). Cette mutation n'a pas lieu chez les autres grands singes. Elle aurait eu lieu il y a environ 2,4 Ma, au moment où les premiers représentants du genre *Homo* apparaissent dans le registre fossile (Kimbel et al., 1997; McHenry, 2009). Cette mutation a pu permettre la réduction de l'intégration existant entre le neurocrâne, le basicrâne et la face, en réduisant par exemple la surface du muscle temporal qui s'étend à la fois sur le frontal, le pariétal, le temporal, le sphénoïde et le zygomatique.

Concernant le développement, des modifications dans la vitesse de croissance du basicrâne entre les humains modernes d'une part et les autres grands singes d'autre part ont également généré des différences dans les schémas d'intégration entre ces taxons. Ainsi, chez les humains, la croissance et la flexion du basicrâne se terminent relativement tôt (Bastir et al., 2006; Lieberman et McCarthy, 1999). A l'inverse, elles sont prolongées chez les chimpanzés (Cousin et al., 1981; Lieberman et McCarthy, 1999) et chez les gorilles et les orangs-outans (Angst, 1967), où le basicrâne continue à croître longtemps après la naissance. Ce dernier terminant sa croissance avant la face (Bastir et al., 2006), la durée de développement commun au basicrâne et à la face est donc plus importante chez les grands singes que chez les humains modernes. Cette différence dans la chronologie et la durée du développement peut expliquer la mise en place d'un crâne plus intégré chez les chimpanzés, les gorilles et les orangs-outans.

D'un point de vue fonctionnel, la consommation d'une nourriture plus tendre chez les hominines récents, liée notamment à la cuisson des aliments (Wrangham et al., 1999), est un des facteurs ayant pu permettre la réduction de l'intégration entre la face et le basicrâne. Une

nourriture tendre est plus facilement découpée et broyée. Dans ce cas, le stress mécanique lié à la mastication est réduit et provoque moins de pressions et de tensions dans le reste du crâne (Wroe et al., 2010; Wroe et al., 2007). L'intégration entre la face et le basicrâne peut alors devenir moins importante car le stress mécanique global produit par la mastication est réduit. Les pressions et les tensions restent alors limitées à la face et à la mandibule (Wroe et al., 2010).

Cette différence dans le niveau d'intégration de la face et du basicrâne a des conséquences importantes sur l'évoluabilité du crâne, c'est-à-dire sa capacité à évoluer en générant une diversité morphologique pouvant être sélectionnée (Bolker, 2000; Wagner et Altenberg, 1996). Ainsi, chez les humains modernes, les contraintes physiques et développementales exercées sur la face par le basicrâne sont réduites par rapport à ce qui est observé chez les autres grands singes. Les structures faciales peuvent donc varier dans une gamme plus importante et de nouvelles morphologies peuvent apparaître et être éventuellement sélectionnées. Il a ainsi été montré que la face réduite des humains modernes est capable de produire une force masticatrice importante, tout en possédant des muscles crâniofaciaux relativement réduits (Wroe et al., 2010).

Spécificités dans les schémas d'intégration

Homo sapiens est le seul taxon pour lequel des variations dans la longueur de la face antérieure et de la face postérieure sont liées à des changements dans la flexion du basicrâne. De même, on trouve uniquement chez les humains modernes un basicrâne plus large et plus court associé à une face plus courte et orthognathe.

Comme expliqué précédemment, l'augmentation de la taille du cerveau, la réduction de la musculature faciale, les différences dans la chronologie de développement ou la diminution des fonctions masticatrices explique les différences dans les schémas d'intégration des humains d'une part et des autres grands singes d'autre part.

Si les chimpanzés, les gorilles et les orangs-outans possèdent des schémas d'intégration proches, chacun de ces taxons possède toutefois des spécificités liées à sa morphologie. *Gorilla* est le seul taxon pour lequel il n'existe pas de distinction claire entre le basicrâne médial et le basicrâne latéral. C'est par conséquent la seule espèce qui possède des schémas de covariations significatifs à la fois entre la face et le basicrâne latéral et aussi entre la face et le basicrâne médial (section E.3.1.3). Chez *Pongo*, on trouve aussi des schémas d'intégration spécifiques notamment dans l'intégration entre le corpus et le ramus de la

mandibule. Les spécificités dans l'intégration de la mandibule et du maxillaire des orangs-outans peuvent être liées à leur palais aïrorhynche (Brown et Ward, 1988; Penin et Baylac, 1999; Shea, 1985). L'aïrorhynchie a pour effet d'élever l'articulation de la mâchoire inférieure par rapport au plan occlusal (Shea, 1985; Thenius, 1970). Elle a donc des conséquences importantes sur l'intégration des structures qui lui sont liées notamment la mandibule. Les spécificités dans les schémas d'intégration des gorilles et des orangs-outans sont également liées en partie à l'effet de taille. En effet, ces deux taxons sont de taille importante et l'allométrie est un facteur qui influence les schémas d'intégration morphologique (Klingenberg, 2009).

Réduction de la face au cours de l'évolution des hominines

L'analyse et la comparaison des schémas d'intégration morphologique des grands singes actuels permettent de caractériser la façon dont les structures crâniotaciales évoluent. Les résultats obtenus dans ce mémoire mettent en avant l'influence prépondérante des variations du basicrâne dans l'évolution de la morphologie de la face. Ils soulignent notamment le rôle décisif de la flexion et de la morphologie du basicrâne dans la mise en place de la face courte et orthognathe des humains modernes. Ces résultats permettent d'émettre plusieurs inférences concernant le rôle des structures basicraniennes dans l'évolution de la morphologie faciale des hominines.

Rôle de la flexion du basicrâne

La bipédie est une des caractéristiques majeures différenciant les hominines et les autres grands singes. Ici, le terme bipédie inclut la bipédie habituelle et la bipédie obligatoire. La bipédie habituelle est celle des hominidés anciens (*Sahelanthropus*, *Orrorin*, *Ardipithecus* et australopithèques) qui sont bipèdes mais conservent une composante arboricole dans la locomotion (Brunet, 2009; Senut et al., 2001; White et al., 2009). La bipédie obligatoire caractérise les espèces appartenant au genre *Homo* qui sont exclusivement bipèdes. En revanche, le terme bipède n'inclut pas ici la bipédie occasionnelle pratiquée par les chimpanzés et les gorilles (Harcourt-Smith, 2007).

Au niveau du crâne, la bipédie implique des changements majeurs, notamment un déplacement antérieur et une rotation vers l'horizontale du foramen magnum associés à une réduction de la partie basilaire du basicrâne (Russo et Kirk, 2013; Zollikofer et al., 2005). Ce

déplacement antérieur du foramen magnum est généralement considéré comme une adaptation à la posture orthograde du tronc (Kimbel et Rak, 2010; Spoor, 1997). Il permet le maintien de l'équilibre de la tête au sommet de la région cervicale de la colonne vertébrale. Il existe un lien, décrit depuis longtemps, entre le déplacement antérieur et la rotation du foramen magnum d'une part et le fléchissement du basicrâne d'autre part (Schultz, 1942; Weidenreich, 1941). Cette relation est en faveur de l'hypothèse d'un lien entre flexion basicrânienne et adaptation à la posture orthograde (Dean et Wood, 1982; McCarthy, 2001; Spoor, 1997). Toutefois, la position du foramen magnum est également influencée par d'autres caractéristiques crâniennes comme l'orientation du plan nucal et la longueur du basicrâne postérieur (Lieberman et al., 2000b; Strait et Ross, 1999). La flexion du basicrâne est quant à elle liée, au moins dans les grades australopithèque et *Homo*, à l'augmentation de la taille du cerveau (Biegert, 1963; Gould, 1977; Lieberman et al., 2008; Ross et Ravosa, 1993) et de la face (Bastir et al., 2010). La relation entre déplacement antérieur du foramen magnum et fléchissement du basicrâne n'est donc pas simple et directe et d'autres caractéristiques peuvent rentrer en jeu dans les variations de ces traits.

Les analyses effectuées dans cette thèse ont montré que chez les humains modernes, la flexion du basicrâne joue un rôle central dans la mise en place des caractéristiques faciales propres à ce taxon à travers le mécanisme de rotation du « bloc facial » (section E.3.1.1). La face peut en effet être considérée comme une unité structurale ou « bloc facial » (Lieberman et al., 2000b; McCarthy et Lieberman, 2001). Ce bloc est composé des lobes frontaux, de la fosse crânienne antérieure et du complexe ethmo-maxillaire (os ethmoïde, os maxillaire et palais osseux). Quand le basicrâne fléchi, ce bloc pivote vers le bas dans le plan sagittal. La flexion du basicrâne (réduction de la valeur du CBA, « Cranial Base Angle », c'est-à-dire l'angle mesurant la flexion basicrânienne) entraîne mécaniquement une rotation dorsale (vers le bas) de la face. Elle entraîne de plus une réduction du prognathisme, c'est-à-dire du degré de protrusion de la partie inférieure de la face par rapport à la partie supérieure. Elle diminue de plus la longueur du nasopharynx en déplaçant antérieurement la partie de la base du crâne postérieure située en avant du foramen magnum, c'est-à-dire la partie basilaire de l'occipital. Ainsi le fléchissement de la base du crâne, probablement lié à la locomotion bipède chez les premiers hominines et à l'augmentation du volume du cerveau chez les taxons plus récents, permet d'apporter une explication à la mise en place d'une face orthognathe chez les hominines. Cette importante relation entre flexion du basicrâne et orientation et morphologie de la face permet d'éclairer les changements observés chez les hominidés fossiles et notamment chez les plus anciens taxons.

Les caractéristiques qui différencient *Sahelanthropus tchadensis* (Brunet et al., 2002; Guy et al., 2005; Zollikofer et al., 2005) et *Ardipithecus ramidus* (Suwa et al., 2009; White et al., 2009; White et al., 1994; White et al., 1995) d'une part et les chimpanzés actuels d'autre part sont un foramen magnum plus antérieur associé à un basioccipital plus court, un plan nuchal plus horizontal (mesuré uniquement chez *Sahelanthropus*) et une face plus verticale avec un prognathisme subnasal réduit³. Le CBA n'a pas pu être mesuré directement sur les crânes de *Sahelanthropus tchadensis* et d'*Ardipithecus ramidus*. Les mesures effectuées sur la reconstitution de l'endocrâne de *Sahelanthropus* montrent une valeur de CBA réduite par rapport à celle de *Pan troglodytes* (Bienvenu, 2010). De même Suwa et al. (2009) supposent que le basicrâne d'*Ardipithecus ramidus* est fléchi car le clivus basioccipital est fortement incliné. Si le basicrâne est effectivement plus fléchi chez *Sahelanthropus tchadensis* et *Ardipithecus ramidus* que chez *Pan troglodytes*, cela peut être une conséquence du déplacement antérieur du foramen magnum lié à la posture orthograde nécessaire à la locomotion bipède (Dean et Wood, 1982; McCarthy, 2001; Spoor, 1997). La flexion ne peut pas être expliquée par une augmentation de la taille du cerveau (McCarthy, 2001) car il est réduit chez ces deux taxons. En effet, le volume endocrânien de *Sahelanthropus* a été estimé entre 360 et 370 cm³ (Zollikofer et al., 2005) et celui d'*Ardipithecus* entre 280 et 350 cm³ (Suwa et al., 2009). En comparaison, les valeurs moyennes pour les chimpanzés se situent entre 365 et 390 cm³ (Bienvenu et al., 2011; Isler et al., 2008).

Dans l'hypothèse où le basicrâne est fléchi chez ces premiers hominines, le mécanisme de rotation du bloc facial peut expliquer en partie la mise en place d'une face droite avec un prognathisme subnasal réduit, associée à un basioccipital court dans l'axe antéropostérieur. En réalité, beaucoup d'éléments restent pour le moment mal connus. Les mesures exactes du CBA

³ Comparer les hominines anciens avec les chimpanzés actuels n'est pas équivalent à les comparer à l'ancêtre commun aux humains et aux chimpanzés (Cobb, 2008). Cependant, plusieurs arguments permettent de supposer que cet ancêtre commun peut avoir une morphologie proche de celle des chimpanzés actuels. En effet, si les humains et les chimpanzés sont proches génétiquement (Langergraber et al., 2012), les chimpanzés sont très proches morphologiquement des gorilles et une grande partie des différences entre ces deux taxons est due à l'effet de taille (Berge et Penin, 2004; Shea, 1983). A moins que ces nombreuses similarités soient des homoplasies, il est probable que l'ancêtre commun aux gorilles et au groupe chimpanzé-humain, ainsi que l'ancêtre commun aux chimpanzés et aux humains, est un morphotype proche de celui des chimpanzés (Lieberman, 2011; Pilbeam, 1996 et Young, 2004). Cette hypothèse est appuyée par le fait que dans cette étude, comme dans la littérature, les chimpanzés possèdent relativement peu d'apomorphies (Groves, 1986; Shea 1985).

chez *Sahelanthropus tchadensis*, chez *Ardipithecus ramidus* ne sont pas connues. De plus, il n'est pas certain que l'ancêtre commun aux humains et aux chimpanzés est une morphologie proche de celle de *Pan*. L'étude de intégration morphologique permet toutefois d'émettre l'hypothèse que le passage à un type de locomotion bipède, qui déplace antérieurement le foramen magnum et augmente la flexion du CBA, permettrait également, *via* le mécanisme de rotation du « bloc facial », la mise en place d'une face droite associée à un prognathisme réduit.

Si elles ont montré une relation entre flexion du basicrâne et orientation de la face, les analyses ont également permis de montrer qu'il existe une corrélation entre flexion du basicrâne et hauteur de la face (section E.3.1.2). Chez un taxon bipède, le foramen magnum est situé plus antérieurement, ce qui a pour effet de fléchir le basicrâne et donc d'augmenter la hauteur du basicrâne (axe supéro-inférieur). La hauteur du basicrâne doit cependant s'ajuster à la hauteur du complexe nasomaxillaire afin de préserver l'intégrité de la face (Enlow et Hunter, 1968; Lieberman et al., 2000b; McCarthy, 2001). Ainsi la face peut également contraindre la flexion du basicrâne (Bastir et al., 2010) et ce n'est pas toujours le basicrâne qui contraint la face.

Ces résultats mettent en avant la multiplicité des facteurs responsables de la flexion du basicrâne. Elle peut être due au déplacement et à la réorientation du foramen magnum, à l'augmentation de la taille du cerveau ou à la nécessité de s'ajuster à la hauteur de la face pour préserver l'intégrité du crâne. Quels que soient les facteurs responsables de la flexion du basicrâne, cette dernière permet la mise en place d'une face droite *via* le mécanisme de rotation du « bloc facial ». Cette association entre flexion du basicrâne et face droite est ainsi retrouvée chez plusieurs taxons fossiles et notamment chez les genres *Australopithecus* et *Paranthropus*. Ainsi le crâne le plus complet d'*Australopithecus afarensis* (AL 444-2) possède un CBA estimé entre 152° et 162°, proche des valeurs obtenues chez *Pan troglodytes* (moyenne de 160°) et *Pan paniscus* (moyenne de 151°) (Section E.3.1.1)⁴. Il possède également un niveau de prognathisme important proche de celui des chimpanzés, notamment dans la région subnasale (Kimbel et al., 2004). Chez *Paranthropus aethiopicus*, la valeur du CBA est également proche de celles de *Pan troglodytes* et de *Pan paniscus* : la valeur mesurée chez le spécimen KNM-WT 17000 est de 156°. Chez ce taxon, la face est également très prognathe. Le basicrâne est plus fléchi chez *Australopithecus africanus*, puisqu'une valeur de CBA de 147° a été mesurée chez Sts 5. Cette flexion du basicrâne est associée à une

⁴ Les valeurs de CBA pour les spécimens des genres *Australopithecus* et *Paranthropus* sont issues des travaux de Kimbel et al. (2004) et de Lieberman (2011).

face moins prognathe et plus droite. Enfin, chez *Paranthropus boisei*, des valeurs de CBA de 135° chez OH 5 et de 142° chez KNM-ER 406 ont été mesurées. Ces valeurs sont proches de celles des humains modernes (moyenne de 136°). Chez *Paranthropus boisei*, et particulièrement chez OH 5, la face est droite et le prognathisme est réduit. Il existe, donc chez l'ensemble des australopithèques et des paranthropes, une tendance à avoir une face plus droite quand le basicrâne est plus fléchi (Lieberman, 2011). Si certains taxons comme *Paranthropus boisei* possèdent une face orthognathe et une valeur de CBA proche de celles des humains modernes, d'autres comme *Australopithecus afarensis* possède une face prognathe associée à un CBA dont la valeur est proche de celles des chimpanzés. Il existe donc au sein des hominines, des taxons dont la conformation est proche de celles des humains modernes et d'autres dont la conformation est proche de celle des grands singes actuels.

Rôle de la morphologie du basicrâne

Les analyses effectuées dans cette thèse montrent que chez les humains modernes uniquement, une réduction antéropostérieure du basicrâne est associée à une réduction supéroinférieure de la face. Autrement dit, quand le basicrâne, et donc le cerveau, deviennent plus globulaire la face devient plus courte et plus orthognathe. La globularité est liée en grande partie à la taille du cerveau. En effet, chez les hominidés et chez les hominines fossiles, les cerveaux ayant la taille la plus importante sont généralement les plus globulaires (Lieberman et al., 2002; Ross et Henneberg, 1995; Weidenreich, 1941). Ce n'est cependant pas l'unique facteur en jeu. Le cerveau d'*Homo neanderthalensis* est par exemple moins globulaire que celui d'*Homo sapiens* pour un volume cérébral équivalent (Holloway et al., 2004; Lieberman et al., 2002). Malgré cela, le schéma d'intégration propre aux humains modernes qui lie augmentation de la globularité et réduction de la face, permet d'expliquer en partie la mise en place d'une face courte et orthognathe chez *Homo sapiens*

Autres facteurs expliquant la réduction de la face

D'autres facteurs peuvent être invoqués expliquer la mise en place de la face courte et orthognathe des humains modernes, associée à un prognathisme subnasal réduit. L'analyse exploratoire réalisée dans cette thèse a permis de définir un module constitué essentiellement de la face inférieure (section E.2). Ce résultat permet d'émettre l'hypothèse que, jusqu'à une certaine limite, la morphologie de la face inférieure et le prognathisme sous-alvéolaire sont

des caractéristiques relativement indépendantes de la morphologie du reste de la face. Dans ce cas, ces caractères peuvent être variés de manière plus autonome. Il est alors plus simple de mettre en place une face inférieure courte et orthognathe associée à un prognathisme subnasal très réduit.

Chez *Homo* particulièrement, la partie antérieure du corpus de la mandibule joue un rôle dans la réduction de la face (section E.3.2.2). En effet, alors que chez les autres grands singes la région du prémaxillaire et la surface du processus alvéolaire, sous les incisives, sont des zones de dépôt osseux, chez les humains modernes, il s'agit de zones de résorption. Par conséquent, chez les humains modernes, la projection du maxillaire et de la mandibule est donc antérieurement par cette résorption (Bromage, 1990; Dutterloo et Enlow, 1970). Ce mécanisme a pour conséquence une plus grande intégration entre la face antérieure et la mandibule. Il peut être associé à une réduction du prognathisme.

G Conclusions

Ce travail, basé sur l'étude et la comparaison des schémas d'intégration morphologique des grands singes actuels (humains modernes, chimpanzés, gorilles et orangs-outans) a permis de montrer que le crâne est une structure composée de modules qui sont bien intégrés entre eux pour l'ensemble des taxons étudiés, même si cette intégration est plus réduite chez les humains modernes.

Les analyses effectuées mettent également en avant plusieurs caractéristiques majeures permettant d'expliquer la mise en place d'une face courte et orthognathe chez les humains modernes (Figure 58). En premier lieu, *Homo* présente des schémas d'intégration crâniofaciaux uniques, pouvant donc être considérés comme des autapomorphies. Les schémas d'intégration des autres grands singes, qui sont relativement semblables entre eux peuvent alors être considérés comme étant plésiomorphes. Ainsi, les humains modernes sont les seuls à posséder d'une part une relation entre la longueur de la face et la flexion du basicrâne et d'autre part un basicrâne plus large et plus court associé à une face plus courte et plus orthognathe.

Les humains modernes sont également uniques en ce qui concerne la valeur de l'intégration. En effet, chez ce taxon, l'intégration morphologique liant la face et le basicrâne est moins marquée que chez les autres hominidés actuels. Cette différence permet une plus grande gamme de variations morphologiques faciales, notamment en ce qui concerne le prognathisme subnasal.

Cette étude montre de plus que même si l'intégration est moins marquée chez *Homo*, la flexion et la morphologie du basicrâne jouent un rôle important dans la mise en place de la face courte et orthognathe des humains modernes. La flexion du basicrâne, probablement liée à la locomotion bipède, a permis la mise en place d'une face plus droite et orthognathe *via* le mécanisme de rotation du « bloc facial ». Par la suite, l'augmentation de la taille du cerveau et surtout l'accroissement de sa globularité ont permis d'accentuer cette tendance à la réduction de la face.

Perspectives

A la suite de ce travail, plusieurs perspectives peuvent être envisagées afin de poursuivre l'étude de l'intégration crâniofaciale des hominidés. Les hominidés anciens comme les genres *Sahelanthropus* et *Ardipithecus* possèdent déjà une face droite et un

basicrâne fléchi alors qu'*Australopithecus afarensis* possède une face prognathe et un basicrâne qui est peu fléchi. Cette observation suggère que d'autres facteurs que la bipédie influence la flexion du basicrâne. Ce constat pose également la question de savoir si tous les hominines fossiles possèdent les mêmes modalités d'intégration de la face, notre étude auant montré que ce n'est pas le cas entre les humains modernes et les autres grands singes. Si ce n'est pas le cas, il est nécessaire de comprendre à partir de quand le type d'intégration observé chez les humains modernes apparaît, et quelles sont les modalités d'apparition de cette intégration spécifique. L'analyse de l'intégration morphologique effectuée directement sur les taxons fossiles, comme cela a été proposé dans la littérature (Freidline et al., 2012; Singh et al., 2012) ; pourrait permettre de répondre à ce genre de questionnement. Ce type d'analyse reste pour le moment complexe au vue du faible nombre d'échantillons et du caractère fragmentaire de certaines structures. Mais des tentatives ont tout de même été réalisées (Gunz et Harvati, 2007). Le développement de techniques permettant d'estimer les point repères manquants (Gunz et Mitteroecker, 2013; Senck et al., 2013) permettra certainement dans le futur d'augmenter le nombre d'études portant sur l'intégration crâniofaciale chez les taxons fossiles.

En second lieu, il est nécessaire de poursuivre le développement des méthodes exploratoires qui, si elles ne permettent pas de mesurer l'intensité de l'intégration, ont l'énorme avantage de pouvoir définir des modules sans hypothèse *a priori*. Elles permettent de plus de soulever des questions et d'émettre de nouvelles hypothèses concernant la façon dont certaines structures s'intègrent, ce qui n'est pas le cas des méthodes de confirmation.

Enfin, pour plusieurs raisons, il est important d'inclure le genre *Hylobates* dans ce type d'étude. Comme les humains modernes, les gibbons possèdent une face très peu prognathe qui est associée à une conformation crâniofaciale très différente de celle d'*Homo*. *Hylobates* est souvent considéré comme porteur de nombreux caractères plésiomorphes pour les hominoïdes, comme par exemple la morphologie subnasale (McCollum et Ward, 1997) ou l'orientation du palais (Ross et Henneberg, 1995). Il a de plus été inféré que les gibbons ont subit relativement peu de modifications morphologiques au cours des derniers 8 à 10 millions d'années (Chatterjee, 2006; Lieberman, 2011). Ainsi, alors que les gibbons sont souvent peu pris en considération dans la plupart des travaux portant sur l'évolution de la face des hominoïdes (Pilbeam, 1996), ce taxon pourrait apporter beaucoup pour la compréhension de la mise en place de la face courte de certains hominidés. Plus précisément, l'étude de l'intégration crâniofaciale chez les gibbons pourrait fournir des informations sur (1) la polarité

des caractères liés à la face des hominidés et (2) les mécanismes de mise en place de la face orthognathe des humains modernes.

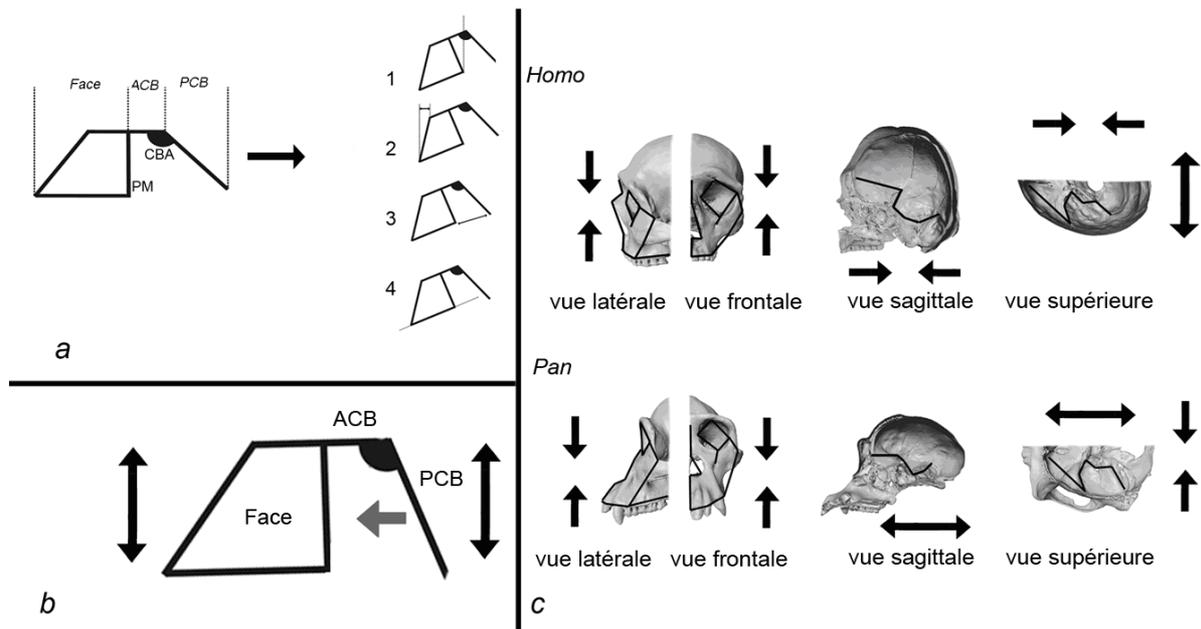


Figure 58. PM : plan postéro-maxillaire, ACB : base crânienne antérieure, PCB : base crânienne postérieure, CBA : angle de la base du crâne. a. La réduction du CBA (« Cranial Base Angle ») n'est présente que chez les humains modernes. Elle entraîne une rotation dorsale (vers le bas) de la face, sous l'ACB (1) chez les humains modernes. Elle réduit également le prognathisme, c'est-à-dire le degré de protrusion de la partie inférieure de la face par rapport à la partie supérieure (2), et diminue la longueur du nasopharynx (3). Enfin, ce fléchissement permet la mise en place d'un palais klinorhynche (orienté vers le bas relativement au basicrâne) (4). b. La flexion du basicrâne (flèche grise) permet également l'augmentation de la hauteur de la fosse crânienne postérieure quand la hauteur du complexe nasomaxillaire augmente. La hauteur du basicrâne doit ainsi s'ajuster à la hauteur du complexe nasomaxillaire afin de préserver l'intégrité de la face. Cette covariation est présente uniquement chez *Homo sapiens*. c. Chez les humains modernes, une réduction de la longueur de la face est associée à un basicrâne moins long (axe antéropostérieur) et plus large (axe médio-latéral). Le schéma d'intégration est différent chez *Pan*, *Gorilla* et *Pongo*. La réduction de la longueur de la face est liée à un basicrâne plus long et plus étroit.

BIBLIOGRAPHIE

- Ackermann RR. 2005. Ontogenetic integration of the hominoid face. *J Hum Evol* 48:175-197.
- Adams DC, Rohlf FJ, and Slice DE. 2013. A field comes of age: geometric morphometrics in the 21st century. *It J Mamm* 24.
- Aiello LC, and Wood BA. 1994. Cranial variables as predictors of hominine body mass. *Am J Phys Anthropol* 95:409-426.
- Angst R. 1967. Beitrag zum formwandel des craniums der ponginen. *Z Morph Anthropol* 58:109-151.
- Ankel-Simons F. 2010. *Primate anatomy: an introduction*. Burlington: Elsevier.
- Anton SC. 1989. Intentional cranial vault deformation and induced changes of the cranial base and face. *Am J Phys Anthropol* 79:253-267.
- Ashley-Montagu MF. 1935. The premaxilla in primates. *Quart Rev Biol* 10:417-423.
- Atchley WR. 1993. Genetic and developmental aspects of variability in the mammalian mandible. In: Hanken J and Hall BK, editors. *The Skull*. Chicago: University of Chicago Press. p 207-247.
- Atchley WR, and Hall BK. 1991. A model for development and evolution of complex morphological structures. *Biol Rev* 66:101-157.
- Baab KL, Freidline SE, Wang SL, and Hanson T. 2010. Relationship of cranial robusticity to cranial form, geography and climate in *Homo sapiens*. *Am J Phys Anthropol* 141:97-115.
- Baab KL, and McNulty KP. 2009. Size, shape, and asymmetry in fossil hominins: The status of the LB1 cranium based on 3D morphometric analyses. *J Hum Evol* 57:608-622.
- Baab KL, McNulty KP, and Rohlf FJ. 2012. The shape of human evolution: A geometric morphometrics perspective. *Evol Anthropol* 21:151-165.
- Bastir M. 2008. A systems-model for the morphological analysis of integration and modularity in human crâniotacial evolution. *J Anthropol Sci* 86:37-58.
- Bastir M, and Rosas A. 2004. Facial Heights: Evolutionary relevance of postnatal ontogeny for facial orientation and skull morphology in humans and chimpanzees. *J Hum Evol* 47:359-381.
- Bastir M, and Rosas A. 2005. Hierarchical nature of morphological integration and modularity in the human posterior face. *Am J Phys Anthropol* 128:26-34.
- Bastir M, and Rosas A. 2006. Correlated variation between the lateral basicranium and the face: A geometric morphometric study in different human groups. *Arch Oral Biol* 54:814-824.
- Bastir M, and Rosas A. 2009. Mosaic evolution of the basicranium in *Homo* and its relation to modular development. *Evol Biol* 36:57-70.
- Bastir M, Rosas A, and Kuroe K. 2004. Petrosal orientation and mandibular ramus breadth: Evidence for an integrated petroso-mandibular developmental unit. *Am J Phys Anthropol* 123:340-350.
- Bastir M, Rosas A, and O'Higgins P. 2006. Crâniotacial levels and the morphological maturation of the human skull. *J Anat* 209:637-654.
- Bastir M, Rosas A, and Sheets HD. 2005. The morphological integration of the hominoid skull: A partial least squares and PC analysis with implications for European middle Pleistocene mandibular variation. In: Slice D, editor. *Modern morphometrics in physical anthropology*. New-York: Kluwer academic/Plenum Publishers. p 265-284.
- Bastir M, Rosas A, Stringer C, Cuétara JM, Kruszynski R, Weber GW, Ross CF, and Ravosa M. 2010. Effects of brain and facial size on basicranial form in human and primate evolution. *J Hum Evol* 58:424-431.

- Bastir M, Sobral PG, Kuroe K, and Rosas A. 2008. Human crâniotacial sphericity: A simultaneous analysis of frontal and lateral cephalograms of a Japanese population using geometric morphometrics and partial least squares analysis. *Arch Oral Biol* 53:295-303.
- Berg RL. 1960. The ecological significance of correlation pleiades. *Evolution* 14:171-180.
- Berge C, and Penin X. 2004. Ontogenetic allometry, heterochrony, and interspecific differences in the skull of African apes, using tridimensional Procrustes analysis. *Am J Phys Anthropol* 124:124-138.
- Bhat M, and Enlow DH. 1985. Facial variations related to headform type. *Angle Orthod* 55:269-280.
- Biegert J. 1963. The evaluation of characteristics of the skull, hands and feet for primate taxonomy. In: Washburn SL, editor. *Classification and human evolution*. Chicago: Aldine Publishing Company. p 77-199.
- Bienvenu T. 2010. L'Endocrâne de *Sahelanthropus tchadensis* (Hominidae, Miocène supérieur du Tchad) : reconstitution 3D et morphologie : comparaison avec les hominoïdes actuels et fossiles, Université de Poitiers.
- Bienvenu T, Guy F, Coudyzer W, Gilissen E, Roualdès G, Vignaud P, and Brunet M. 2011. Assessing endocranial variations in great apes and humans using 3D data from virtual endocasts. *Am J Phys Anthropol* 145:231-246.
- Bilsborough A, and Wood BA. 1988. Cranial morphometry of early hominids: Facial region. *Am J Phys Anthropol* 76:61-86.
- Bolker JA. 2000. Modularity in development and why it matters to evo-devo. *Amer Zool* 40:770-776.
- Bookstein FL. 1991. *Morphometrics tools for landmark data: Geometry and biology*. London: Cambridge University Press.
- Bookstein FL, Gunz P, Mitteroecker P, Prossinger H, Schaefer K, and Seidler H. 2003. Cranial integration in *Homo*: Singular warps analysis of the midsagittal plane in ontogeny and evolution. *J Hum Evol* 44:167-187.
- Bramble DM, and Lieberman DE. 2004. Endurance running and the evolution of *Homo*. *Nature* 432:345-352.
- Bromage TG. 1990. On ontogenetic and phylogenetic origins of the human chin. *Am J Phys Anthropol* 83:263-264.
- Bromage TG. 1992. The ontogeny of *Pan troglodytes* crâniotacial architectural relationships and implications for early hominids. *J Hum Evol* 23:235-251.
- Brown B, and Ward SC. 1988. Basicranial and facial topography in *Pongo* and *Sivapithecus*. In: Schwartz JH, editor. *Orang-Utan Biology*. New-York: Oxford University Press. p 247-260.
- Bruner E, and Manzi G. 2001. Allometric analysis of the skull in *Pan* and *Gorilla* by geometric morphometrics. *Riv Antropol* 79:44-52.
- Bruner E, Martin-Loeches M, and Colom R. 2010. Human midsagittal brain shape variation: patterns, allometry and integration. *J Anat* 216:589-599.
- Bruner E, and Ripani M. 2008. A quantitative and descriptive approach to morphological variation of the endocranial base in modern humans. *Am J Phys Anthropol* 137:30-40.
- Brunet M. 2009. Origine et évolution des hominidés : Toumaï, une confirmation éclatante de la prédiction de Darwin. *Cr Acad Sci III* 8:311-319.
- Brunet M, Guy F, Pilbeam D, Mackaye HT, Likius A, Aouna D, Beauvilain A, Blondel C, Bocherens H, Boisserie J-R, DeBonis L, Coppens Y, Dejax J, Denys C, Douring P, Eisenmann V, Fanone G, Fronty P, Geraads D, Lehmann T, Lihoreau F, Louchart A, Mahamat A, Merceron G, Mouchelin G, Otero O, Campomanes PP, Ponce de León M, Rage J-C, Sapanet M, Schuster M, Sudre J, Tassy P, Valentin X, Vignaud P, Viriot L,

- Zazzo A, and Zollikofer C. 2002. A new hominid from the Upper Miocene of Chad, Central Africa. *Nature* 418:145-151.
- Bulygina E, Mitteroecker P, and Aiello L. 2006. Ontogeny of facial dimorphism and patterns of individual development within one human population. *Am J Phys Anthropol* 131:432-443.
- Cabec AL, Kupczik K, Gunz P, Braga J, and Hublin J-J. 2012. Long anterior mandibular tooth roots in Neanderthals are not the result of their large jaws. *J Hum Evol* 63:667-681.
- Cameron DW. 2004. Hominid adaptations and extinctions. Sidney: University of New South Wales.
- Cartmill M. 1972. Arboreal adaptations and the origin of the Order Primates In: Tuttle RH, editor. *The Functional and Evolutionary Biology of Primates*. Chicago: Aldine. p 97-122.
- Chaimanee Y, Suteethorn V, Jintasakul P, Vidthayanon C, Marandat B, and Jaeger J-J. 2004. A new orang-utan relative from the Late Miocene of Thailand. *Nature* 427:439-441.
- Chaimanee Y, Yamee C, Tian P, Khaowiset K, Marandat B, Tafforeau P, Nemoz C, and Jaeger J. 2006. *Khoratpithecus piriyai*, a Late Miocene hominoid of Thailand. *Am J Phys Anthropol* 131:311-323.
- Chatterjee H. 2006. Phylogeny and biogeography of gibbons: A dispersal-vicariance analysis. *Int J Primatol* 27:699-712.
- Chernoff B, and Magwene PM. 1999. Morphological Integration. In: Olson EC and Miller RL, editors. *Morphological Integration*. Chicago: University of Chicago Press. p 319-353.
- Cheverud J, Hartman S, Richtsmeier J, and Atchley W. 1991. A quantitative genetic analysis of localized morphology in mandibles of inbred mice using finite element scaling analysis. *J Cran Genet Dev Bio* 11:122-137.
- Cheverud JM. 1982. Phenotypic, genetic, and environmental morphological integration in the cranium. *Evolution* 36:499-516.
- Cheverud JM. 1988. A comparison of genetic and phenotypic correlations. *Evolution* 42:958-968.
- Cheverud JM. 1995. Morphological integration in the saddle-back tamarin (*Saguinus fuscicollis*) cranium. *Am Nat* 145:63-89.
- Cheverud JM. 1996. Developmental integration and the evolution of pleiotropy. *Amer Zool* 36:44-50.
- Cheverud JM, Kohn LAP, Konigsberg LW, and Leigh SR. 1992. The effects of fronto-occipital artificial cranial vault modification on the cranial base and face. *Am J Phys Anthropol* 88:323-345.
- Chimpanzee Sequencing and Analysis Consortium. 2005. Initial sequence of the chimpanzee genome and comparison with the human genome. *Nature* 437:69-87.
- Claude J. 2008. *Morphometrics with R*. New-York: Springer.
- Cobb SN. 2008. The facial skeleton of the chimpanzee-human last common ancestor. *J Anat* 212:469-485.
- Cobb SN, and O'Higgins P. 2004. Hominins do not share a common postnatal facial ontogenetic shape trajectory. *J Exp Zool (Mol Dev Evol)* 302B:302-321.
- Cousin RP, Fenart R, and Deblock R. 1981. Variations ontogéniques des angles basicraniens et faciaux. *Bull Mém Soc Anthropol Paris* 8:189-212.
- Cramer D. 1977. Crâniotfacial morphology of *Pan paniscus*. A morphometric and evolutionary appraisal. *Contrib Primatol* 10:1-64.

- Cramon-Taubadel N. 2011a. Global human mandibular variation reflects differences in agricultural and hunter-gatherer subsistence strategies. *Proc Natl Acad Sci USA* 108:19546–19551.
- Cramon-Taubadel N. 2011b. The relative efficacy of functional and developmental cranial modules for reconstructing global human population history. *Am J Phys Anthropol* 146:83-93.
- Dean MC. 1988. Growth processes in the cranial base of hominoids and their bearing on morphological similarities that exist in the cranial base of *Homo* and *Paranthropus*. In: Grine FE, editor. *Evolutionary History of the Robust Australopithecines*. New York: Aldine de Gruyter. p 107-112.
- Dean MC, and Wood BA. 1982. Basicranial anatomy of Plio-Pleistocene hominids from East and South Africa. *Am J Phys Anthropol* 59:157-174.
- Delattre A, and Fenart R. 1955a. Le développement du crâne du gorille et du chimpanzé comparé au développement du crâne humain. *B Mem Soc Anthropol Par* 6:159-173.
- Delattre A, and Fenart R. 1955b. Remarques sur le prognathisme : sa mesure. *B Mem Soc Anthropol Par* 7:182-203.
- Delattre A, and Fenart R. 1956. Analyse morphologique du splanchnocrane chez les primates et ses rapports avec le prognathisme. *Mammalia* 20:169-323.
- Dutterloo H, and Enlow DH. 1970. A comparative study of cranial growth in *Homo* and *Macaca*. *Am J Anat* 127:357-368.
- Eble GJ. 2004. The macroevolution of phenotypic integration. In: Pigliucci M and Preston K, editors. *Phenotypic Integration: Studying the Ecology and Evolution of Complex Phenotypes*. Oxford: Oxford University Press. p 1-41.
- Enlow D, and Bang E. 1965. Growth and remodeling of human maxilla. *Am J Orthod* 51:446-464.
- Enlow DH. 1990. *Facial Growth*. Philadelphia: Saunders.
- Enlow DH, and Azuma M. 1975. Functional growth boundaries in the human and mammalian face. In: Bergsma D, editor. *Morphogenesis and malformation of face and brain*. New-York: Alan R. Liss. p 217-30.
- Enlow DH, and Hans MG. 1996. *Essentials of facial growth*. Philadelphia: Saunders Company.
- Enlow DH, and Hunter WS. 1968. The growth of the face in relation to the cranial base. *Rep Congr Eur Orthod Soc* 44:321–345.
- Enlow DH, Meyers RE, Hunter WS, and McMamara JA. 1969. A procedure for the analysis of intrinsic facial form and growth. *Am J Orthod Dentofac* 56:6-23.
- Escoufier Y. 1973. Le traitement des variables vectorielles. *Biometrics* 29:751-760.
- Falk D. 2007. Evolution of the primate brain. In: Tattersall I, editor. *Handbook of paleoanthropology*. New York: Springer-Verlag. p 1133–1162.
- Falk D, Hildebolt C, Smith K, Morwood M, Sutikna T, Jatmiko, Saptomo E, and Prior F. 2009. LB1's virtual endocast, microcephaly, and hominin brain evolution. *J Hum Evol* 57:597-607.
- Farris JS. 1969. On the cophenetic correlation coefficient. *Syst Zool* 18:279-285.
- Fleagle JG. 1998. *Primate adaptation and evolution*. New-York: Elsevier.
- Fleagle JG, Gilbert CC, and Baden AL. 2010. Primate cranial diversity. *Am J Phys Anthropol* 142:565-578.
- Freidline SE, Gunz P, Harvati K, and Hublin J-J. 2012. Middle Pleistocene human facial morphology in an evolutionary and developmental context. *J Hum Evol* 63:723-740.
- Frost SR, Marcus LF, Bookstein FL, Reddy DP, and Delson E. 2003. Cranial allometry, phylogeography, and systematics of large-bodied Papionins (Primates:

- Cercopithecinae) inferred from geometric analysis of landmark data. *Anat Rec* 275A:1048-1072.
- Gkantidis N, and Halazonetis DJ. 2011. Morphological integration between the cranial base and the face in children and adults. *J Anat* 218:426-438.
- Gómez-Robles A, Martínón-Torres M, Bermúdez de Castro JM, Prado-Simón L, and Arsuaga JL. 2011. A geometric morphometric analysis of hominin upper premolars. Shape variation and morphological integration. *J Hum Evol* 61:688-702.
- Goswami A. 2006. Cranial modularity shifts during mammalian evolution. *Amer Nat* 168:270-280.
- Goswami A. 2010. Methods for studying morphological integration and modularity. In: Alroy J and Hunt G, editors. *Quantitative Methods in Paleobiology: The Paleontological Society*. p 213-243.
- Goswami A, and Polly PD. 2010. The Influence of modularity on cranial morphological disparity in Carnivora and Primates (Mammalia). *Plos One* 5:1-8.
- Gould SJ. 1966. Allometry and size in ontogeny and phylogeny. *Biol Rev Camb Philos Soc* 41:87-640.
- Gould SJ. 1977. *Ontogeny and Phylogeny*. Cambridge: Belknap Press.
- Gould SJ. 2002. *The Structure of Evolutionary Theory*. Cambridge: Belknap Press.
- Groves C. 1986. Systematics of the great apes. In: Swindler D and Erwin J, editors. *Comparative Primate Biology: Systematics, Evolution, and Anatomy*. New-York: Alan R. Liss. p 187–217.
- Gunz P, and Harvati K. 2007. The Neanderthal “chignon”: Variation, integration, and homology. *J Hum Evol* 52:262-274.
- Gunz P, and Mitteroecker P. 2013. Semilandmarks: a method for quantifying curves and surfaces. *It J Mamm* 24.
- Guy F, Brunet M, Schmittbuhl M, and Viriot L. 2003. New approaches in Hominoid taxonomy: Morphometrics. *Am J Phys Anthropol* 121:198-218.
- Guy F, Lieberman DE, Pilbeam D, Ponce de León M, Likius A, Mackaye HT, Vignaud P, Zollikofer C, and Brunet M. 2005. Morphological affinities of the *Sahelanthropus tchadensis* (Late Miocene hominid from Chad) cranium. *Proc Natl Acad Sci USA* 102:18836.
- Guy F, Mackaye H-T, Likius A, Vignaud P, Schmittbuhl M, and Brunet M. 2008. Symphyseal shape variation in extant and fossil hominoids, and the symphysis of *Australopithecus bahrelghazali*. *J Hum Evol* 55:37-47.
- Hallgrímsson B, Janniczky H, Young NM, Rolian C, Parsons TE, Boughner JC, and Marcucio RS. 2009. Deciphering the palimpsest: studying the relationship between morphological integration and phenotypic covariation. *Evol Biol* 36:355-376.
- Hallgrímsson B, Lieberman DE, Young NM, Parsons T, and Wat S. 2007. Evolution of covariance in the mammalian skull. In: Bock G and Goode J, editors. *Tinkering: The microevolution of development*. London: Wiley. p 164-190.
- Hammer Ø, Harper DAT, and Ryan PD. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontol Electron* 4:1-9.
- Harcourt-Smith WEH. 2007. The origins of bipedal locomotion. In: Henke W and Tatterstall I, editors. *Handbook of Paleoanthropology*. Berlin: Springer. p 1483-1518.
- Harrison J. 1883. The projection of the nasal bones in man and the ape. *Nature* 27:266-267.
- Harvati K, Hublin J-J, and Gunz P. 2010. Evolution of middle-late Pleistocene human Craniofacial form: A 3-D approach. *J Hum Evol* 59:445-464.
- Hewitt G, MacLarnon A, and Jones K. 2002. The functions of laryngeal air sac in primates: A new hypothesis. *Folia Primatol* 73:70-94.

- Holloway RL, Broadfield DC, and Yuan MS. 2004. The Human Fossil Record, vol.3, Brain Endocasts: The Paleoneurological Evidence. New-York: Wiley.
- Holton NE, and Franciscus RG. 2008. The paradox of a wide nasal aperture in cold-adapted Neandertals: a causal assessment. *J Hum Evol* 55:942-951.
- Hu D, and Marcucio RS. 2009. Unique organization of the frontonasal ectodermal zone in birds and mammals. *Dev Biol* 325:200-210.
- Hu D, Marcucio RS, and Helms JA. 2003. A zone of frontonasal ectoderm regulates patterning and growth in the face. *Development* 130:1749-1758.
- Humphrey LT, Dean MC, and Stringer CB. 1999. Morphological variation in great ape and modern human mandibles. *J Anat* 195:491-513.
- Ichim I, Swain M, and Kieser JA. 2006a. Mandibular biomechanics and development of the human chin. *J Dent Res* 85:638-642.
- Ichim I, Swain M, and Kieser JA. 2006b. Mandibular stiffness in humans: Numerical predictions. *J Biomech* 39:1903-1913.
- Iizuka T, Miller SC, and Marks SC. 1992. Alveolar bone remodeling after tooth extraction in normal and osteopetrotic rats. *J Oral Pathol Med* 21:150-155.
- Isler K, Kirk E, Miller J, Albrecht G, Gelvin B, and Martin R. 2008. Endocranial volumes of primate species: scaling analyses using a comprehensive and reliable data set. *J Hum Evol* 55:967-978.
- Jeffery N, and Spoor F. 2002. Brain size and the human cranial base: a prenatal perspective. *Am J Phys Anthropol* 118:324-340.
- Jeffery N, and Spoor F. 2004. Ossification and midline shape changes of the human fetal cranial base. *Am J Phys Anthropol* 123:78-90.
- Kanamori T, Kuze N, Bernard H, Malim TP, and Kohshima S. 2010. Feeding ecology of Bornean orangutans (*Pongo pygmaeus morio*) in Danum Valley, Sabah, Malaysia: a 3-year record including two mast fruiting. *Am J Phys Anthropol* 72:820-840.
- Kappelman J. 1996. The evolution of body mass and relative brain size in fossil hominids. *J Hum Evol* 30:243-276.
- Kay RF, and Kirk EC. 2000. Osteological evidence for the evolution of activity pattern and visual acuity in primates. *Am J Phys Anthropol* 113:235-262.
- Kelley J. 2002. The hominoid radiation in Asia. In: Hartwig WC, editor. *The Primate Fossil Record*. Cambridge: Cambridge University Press. p 369-384.
- Kelley J, and Gao F. 2012. Juvenile hominoid cranium from the late Miocene of southern China and hominoid diversity in Asia. *Proc Natl Acad Sci USA* 109:6882-6885.
- Kieser J. 1999. Biomechanics of masticatory force production. *J Hum Evol* 36:575-581.
- Kimbel WH, Johanson DC, and Rak Y. 1997. Systematic assessment of a maxilla of *Homo* from Hadar, Ethiopia. *Am J Phys Anthropol* 103:235-262.
- Kimbel WH, and Rak Y. 2010. The cranial base of *Australopithecus afarensis*: new insights from the female skull. *Phil Trans R Soc B* 365:3365-3376.
- Kimbel WH, Rak Y, and Johanson DC. 2004. *The skull of Australopithecus afarensis*. Oxford: Oxford University Press.
- Kirk E. 2006. Effects of activity pattern on eye size and orbital aperture size in primates. *J Hum Evol* 51:159-170.
- Klingenberg C. 2013. Cranial integration and modularity: insights into evolution and development from morphometric data. *It J Mamm* 24.
- Klingenberg CP. 2005. Developmental constraints, modules, and evolvability. In: Hallgrímsson B and Hall BK, editors. *Variation: A central concept in biology*. Amsterdam: Elsevier Academic Press. p 1-30.
- Klingenberg CP. 2008. Morphological integration and developmental modularity. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 39:115-132.

- Klingenberg CP. 2009. Morphometric integration and modularity in configurations of landmarks: tools for evaluating a priori hypotheses. *Evol Dev* 11:405-421.
- Klingenberg CP. 2010. Evolution and development of shape: integrating quantitative approaches. *Nature* 11:623-635.
- Klingenberg CP. 2011. MORPHOJ: an integrated software package for geometric morphometrics. *Mol Ecol Resour* 11:353-357.
- Klingenberg CP, Barluenga M, and Meyer A. 2002. Shape analysis of symmetric structures: quantifying variation among individuals and asymmetry. *Evolution* 56:1909-1920.
- Klingenberg CP, and Marugán-Lobón J. 2013. Evolutionary covariation in geometric morphometric data: Analyzing integration, modularity and allometry in a phylogenetic context. *Syst Biol* 62:591-610.
- Klingenberg CP, Mebus K, and Auffray JC. 2003. Developmental integration in a complex morphological structure: how distinct are the modules in the mouse mandible? *Evol Dev* 5:522-531.
- Koenigswald GHR. 1982. Distribution and evolution of the orang utan, *Pongo pygmaeus* (Hoppius). In: DeBoer LEM, editor. *The Orang Utan: Its Biology and Conservation*. The Hague: Dr W. Junk Publishers. p 1-16.
- Kohn LAP, Leigh SR, Jacobs SC, and Cheverud JM. 1993. Effects of annular cranial vault modification on the cranial base and face. *Am J Phys Anthropol* 90:147-168.
- Kuroe K, Rosas A, and Molleson T. 2004. Variation in the cranial base orientation and facial skeleton in dry skull sampled from three major populations. *Eur J Orthodont* 26:201-207.
- Laffont R, Renvoise E, Navarro N, Alibert P, and Montuire S. 2009. Morphological modularity and assessment of developmental processes within the vole dental row (*Microtus arvalis*, Arvicolinae, Rodentia). *Evol Dev* 11:302-311.
- Lande R. 1979. Quantitative genetic analysis of multivariate evolution, applied to brain: body size allometry. *Evolution* 33:402-416.
- Lebatard A-E, Bourlès DL, Durringer P, Jolivet M, Braucher R, Carcaillet J, Schuster M, Arnaud N, Monie P, Lihoreau F, Likius A, Mackaye HT, Vignaud P, and Brunet M. 2008. Cosmogenic nuclide dating of *Sahelanthropus tchadensis* and *Australopithecus bahrelghazali*: Mio-Pliocene hominids from Chad *Proc Natl Acad Sci USA* 105:3226-3231.
- Lee SH, Bédard O, Buchtová M, Fu K, and Richman JM. 2004. The origin and fate of the maxillary prominence. *Dev Biol* 276:207-224.
- Legendre P, and Legendre L. 1998. *Numerical ecology*. Amsterdam: Elsevier.
- Lieberman DE. 2000. Ontogeny, homology, and phylogeny in the Hominid craniofacial skeleton: The problem of the browridge. In: O'Higgins P and Cohn M, editors. *Development, Growth and Evolution*. London: Academic Press. p 85-122.
- Lieberman DE. 2011. *The evolution of the human head*. Cambridge: The Belknap Press of Harvard University Press.
- Lieberman DE, Carlo J, Ponce de León M, and Zollikofer CPE. 2007. A geometric morphometric analysis of heterochrony in the cranium of chimpanzees and bonobos. *J Hum Evol* 52:647-662.
- Lieberman DE, Hallgrímsson B, Liu W, Parsons TE, and Jamniczky HA. 2008. Spatial packing, cranial base angulation, and craniofacial shape variation in the mammalian skull: testing a new model using mice. *J Anat* 212:720-735.
- Lieberman DE, Krovitz GE, Yates FW, Devlin M, and St. Claire M. 2004. Effects of food processing on masticatory strain and craniofacial growth in a retrognathic face. *J Hum Evol* 46:655-677.

- Lieberman DE, McBratney BM, and Krovitz G. 2002. The evolution and development of cranial form in *Homo sapiens*. *Proc Natl Acad Sci USA* 99:1134-1139.
- Lieberman DE, and McCarthy RC. 1999. The ontogeny of cranial base angulation in humans and chimpanzees and its implications for reconstructing pharyngeal dimensions. *J Hum Evol* 36:487-517.
- Lieberman DE, Pearson OM, and Mowbray KM. 2000a. Basicranial influence on overall cranial shape. *J Hum Evol* 38:291-315.
- Lieberman DE, Ross CF, and Ravosa MJ. 2000b. The Primate cranial base: Ontogeny, function and integration. *Yearb Phys Anthropol* 48:117-169.
- Lieberman P. 1984. *The biology and evolution of the language*. Cambridge: Harvard University Press.
- Lieberman P. 2006. *Toward an evolutionary biology of language*. Cambridge: Harvard University Press.
- Lieberman P, Crelin ES, and Klatt DH. 1972. Phonetic ability and related anatomy of the newborn and adult human, neanderthal man, and the chimpanzee. *American Anthropologist* 74:287-307.
- Locke DP, and al. e. 2011. Comparative and demographic analysis of orang-utan genomes. *Nature*:529-533.
- Lockwood CA. 2007. Adaptation and functional integration in primate phylogenetics. *J Hum Evol* 52:490-503.
- Lucas PW, Constantino PJ, and Wood BA. 2008. Inferences regarding the diet of extinct hominins: structural and functional trends in dental and mandibular morphology within the hominin clade. *J Anat* 212:486-500.
- Luckett W. 1982. The uses and limitations of embryological data in assessing the phylogenetic relationships of Tarsius (Primates, Haplorhini). *Geobios Mem Spec* 6:289-304.
- Magwene PM. 2001. New tools for studying integration and modularity. *Evolution* 55:1734-1745.
- Marcucio RS, Young NM, Hu D, and Hallgrímsson B. 2011. Mechanisms that underlie covariation of the brain and face. *Genesis* 49:177-189.
- Marroig G, and Cheverud JM. 2001. A comparison of phenotypic variation and covariation patterns and the role of phylogeny, ecology, and ontogeny during cranial evolution of the new world monkeys. *Evolution* 55:2576-2600.
- Marroig G, DeVivo M, and Cheverud JM. 2004. Cranial evolution in sakis (Pithecia, Platyrrhini) II: evolutionary processes and morphological integration. *J Evolution Biol* 17:144-155.
- Martínez-Abadías N, Esparza M, Sjøvold T, Gonzalez-Jose R, Santos M, Hernandez M, and Klingenberg CP. 2012. Pervasive genetic integration directs the evolution of the human skull shape. *Evolution* 66:1010-1023.
- McBrearty S, and Jablonski NG. 2005. First fossil chimpanzee. *Nature* 437:105-108.
- McCarthy RC. 2001. Anthropoid cranial base architecture and scaling relationships. *J Hum Evol* 40:41-66.
- McCarthy RC, and Lieberman DE. 2001. Posterior maxillary (PM) plane and anterior cranial architecture in Primates. *Anat Rec* 264:247-260.
- McCollum MA. 2008. Nasomaxillary remodeling and facial form in robust *Australopithecus*: a reassessment. *J Hum Evol* 54:2-14.
- McCollum MA, and Ward SC. 1997. Subnasalveolar anatomy and Hominoid phylogeny: Evidence from comparative ontogeny. *Am J Phys Anthropol* 102:377-405.

- McHenry HM. 2009. Human Evolution. In: Ruse M and Travis J, editors. *Evolution: The First Four Billion Years*. Cambridge: The Belknap Press of Harvard University Press. p 265.
- Mitteroecker P, and Bookstein F. 2007. The conceptual and statistical relationship between modularity and morphological integration. *Syst Biol* 56:818-836.
- Mitteroecker P, and Bookstein F. 2008. The evolutionary role of modularity and integration in the Hominoid cranium. *Evolution* 62:943-958.
- Mitteroecker P, Gunz P, Bernhard M, Schaefer K, and Bookstein FL. 2004. Comparison of cranial ontogenetic trajectories among great apes and humans. *J Hum Evol* 46:679-698.
- Mitteroecker P, Gunz P, Neubauer S, and Muller G. 2012. How to Explore Morphological Integration in Human Evolution and Development? *Evol Biol* 39:536-553.
- Miyake T, Cameron AM, and Hall BK. 1997. Stage-specific expression patterns of alkaline phosphatase during development of the first arch skeleton in inbred C57BL/6 mouse embryos. *J Anat* 190:239-260.
- Monteiro LR. 1999. Multivariate regression models and geometric morphometrics: The search for causal factors in the analysis of shape. *Syst Biol* 48:192-199.
- Monteiro LR, Bonato V, and dosReis SF. 2005. Evolutionary integration and morphological diversification in complex morphological structures: mandible shape divergence in spiny rats (Rodentia, Echimyidae). *Evol Dev* 7:429-439.
- Mooney MP, and Siegel MI. 1986. Developmental relationship between premaxillary-maxillary suture patency and anterior nasal spine morphology. *Cleft Palate J* 23:101-107.
- Moss ML. 1960. Functional analysis of human mandibular growth. *J Prosth Dent* 10:1149-1159.
- Moss ML. 1968. The primacy of functional matrices in orofacial growth. *Dent Pract Dent Rec* 19:65-73.
- Moss ML, and Rankow RM. 1968. The role of the functional matrix in mandibular growth. *Angle Orthod* 38:95-103.
- Neaux D, Guy F, Gilissen E, Coudyzer W, and Ducrocq S. 2013a. Covariation between midline cranial base, lateral basicranium and face in modern humans and chimpanzees: a 3D geometric morphometric analysis. *Anat Rec* 296:568-579.
- Neaux D, Guy F, Gilissen E, Coudyzer W, Vignaud P, and Ducrocq S. 2013b. Facial orientation and facial shape in extant great apes: a geometric morphometric analysis of covariation. *Plos One* 8:e57026.
- Newton-Fisher. NE. 1999. The diet of chimpanzees in the Budongo Forest Reserve, Uganda. *Afr J Ecology* 37:344-354.
- Nishihara T. 1995. Feeding ecology of western lowland gorillas in the Nouabale-Ndoki Notional Park. *Primates* 36:151-168.
- Nishimura T, Mikami A, Suzuki J, and Matsuzawa T. 2007. Development of the Laryngeal Air Sac in chimpanzees. *Int J Primatol* 28:483-492.
- O'Higgins P, Bastir M, and Kuczyk K. 2006. Shaping the human face. *Int Congr Ser* 1296:55-73.
- O'Higgins P, and Dryden IL. 1993. Sexual dimorphism in hominoids: further studies of craniofacial shape differences in *Pan*, *Gorilla* and *Pongo*. *J Hum Evol* 24:183-205.
- O'Higgins P, and Jones N. 1998. Facial growth in *Cercocebus torquatus*: an application of three-dimensional geometric morphometric techniques to the study of morphological variation. *J Anat* 193:251-272.
- Olson EC, and Miller RL. 1958. *Morphological integration*. Chicago: University Of Chicago Press.

- Parr LA, and Waller BM. 2006. Understanding chimpanzee facial expression: insights into the evolution of communication. *Soc Cogn Affect Neurosc* 1:221-228.
- Parr LA, Waller BM, and Vick SJ. 2007. New developments in understanding emotional facial signals in chimpanzees. *Curr Dir Psychol Sc* 16:117-122.
- Parsons TE, Schimdt EJ, Boughner JC, Jamniczky HA, Marcucio RS, and Hallgrímsson B. 2011. Epigenetic integration of the developing brain and face. *Dev Dynam* 240:2233-2244.
- Paschetta C, Azevedo S, Castillo L, Martínez-Abadías N, Hernandez M, Lieberman DE, and Gonzalez-Jose R. 2010. The influence of masticatory loading on crâniofacial morphology: A test case across technological transitions in the Ohio valley. *Am J Phys Anthropol* 141:297-314.
- Pavlicev M, Cheverud JM, and Wagner GP. 2009. Measuring morphological integration using eigenvalue variance. *Evol Biol* 36:157-170.
- Pavlicev M, and Wagner GP. 2012. A model of developmental evolution: selection, pleiotropy and compensation. *Cell* 27:316-322.
- Penin X, and Baylac M. 1999. Comparaison tridimensionnelle des crânes de *Pan* et *Pongo* par superpositions procrustéennes. *C R Acad Sci [III]* 322:1099-1104.
- Penin X, and Berge C. 2001. Étude des hétérochronies par superposition procruste: application aux crânes de primates Hominoidea: Heterochronies and procrustes superimposition: application to the skulls of primates Hominoidea. *C R Acad Sci [III]* 324:87-93.
- Perelman P, Johnson WE, Roos C, Seuánez HN, Horvath JE, Moreira MAM, Kessing B, Pontius J, Roelke M, Rumpler Y, Schneider MPC, Silva A, O'Brien SJ, and Pecon-Slattery J. 2011. A molecular phylogeny of living primates. *PLoS Genet* 7: e1001342.
- Pilbeam D. 1982. New hominoid skull material from the Miocene of Pakistan. *Nature* 295:232-234.
- Pilbeam D. 1996. Genetic and morphological records of the Hominoidea and Hominid origins: A synthesis. *Mol Phylogenet Evol* 5:155-168.
- Pilbeam D, and Young N. 2004. Hominoid evolution: synthesizing disparate data. *Cr Acad Sci III*:305-321.
- Polanski JM, and Franciscus RG. 2006. Patterns of crâniofacial integration in extant *Homo*, *Pan* and *Gorilla*. *Am J Phys Anthropol* 131:38-49.
- Rak Y, Ginzburg A, and Geffen E. 2007. *Gorilla*-like anatomy on *Australopithecus afarensis* mandibles suggests *Au. afarensis* link to robust australopiths. *Proc Natl Acad Sci USA* 104:6568-6572.
- R Development Core Team. 2013. R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing.
- Robinson JT. 1956. The dentition of the Australopithecinae. *Transvaal Mus Mem* 9:1-179.
- Rohlf F, and Slice DE. 1990. Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. *Syst Zool* 39:40-59.
- Rohlf FJ. 1996. Morphometric spaces, shape components and the effects of linear transformations. In: Marcus L, Corti M, Loy A and Slice D, editors. *Advances in Morphometrics*. New-York: Plenum Press. p 131-152.
- Rohlf FJ, and Corti M. 2000. Use of two-block partial least-squares to study covariation in shape. *Syst Biol* 49:740-753.
- Rolian C, and Willmore KE. 2009. Morphological integration at 50: Patterns and processes of integration in biological anthropology. *Evol Biol* 36:1-4.
- Rosas A, and Bastir M. 2002. Thin-plate spline analysis of allometry and sexual dimorphism in the human crâniofacial complex. *Am J Phys Anthropol* 117:236-245.

- Rosas A, and Bastir M. 2004. Geometric morphometric analysis of allometric variation in the mandibular morphology of the hominids of atapuerca, sima de los huesos site. *Anat Rec* 278:551-560.
- Rosas A, Bastir M, Alarcon JA, and Kuroe K. 2008. Thin-plate spline analysis of the cranial base in African, Asian and European populations and its relationship with different malocclusions. *Arch Oral Biol* 53:826-834.
- Ross C. 2001. In vivo function of the crâniotemporal arch: The interorbital "pillar". *Am J Phys Anthropol* 116:108-139.
- Ross C, and Henneberg MJ. 1995. Basicranial flexion, relative brain size, and facial kyphosis in *Homo sapiens* and some fossil Hominids. *Am J Phys Anthropol* 98:575-593.
- Ross CF. 1995. Allometric and functional influences on primate orbit orientation and the origins of the Anthropoidea. *J Hum Evol* 29:201-227.
- Ross CF, Henneberg M, Ravosa MJ, and Richard S. 2004. Curvilinear, geometric and phylogenetic modeling of basicranial flexion: is it adaptive, is it constrained? *J Hum Evol* 46:185-213.
- Ross CF, and Ravosa MJ. 1993. Basicranial flexion, relative brain size, and facial kyphosis in nonhuman primates. *Am J Phys Anthropol* 91:305-324.
- Rouvière H, and Delmas A. 2002. *Anatomie humaine*. Paris: Masson.
- Rowe N. 1996. *The Pictorial Guide to the Living Primates*. New-York: Pogonias Press.
- Russo GA, and Kirk C. 2013. Foramen magnum position in bipedal mammals. *J Hum Evol*. In press.
- Scally A, and al. e. 2012. Insights into hominid evolution from the gorilla genome sequence. *Nature* 483:169-175.
- Schlösser G, and Wagner GP. 2004. Introduction: The modularity concept in developmental and evolutionary biology. In: Schlösser G and Wagner GP, editors. *Modularity in development and evolution*. Chicago: The University of Chicago Press. p 1-11.
- Schmittbuhl M, LeMinor J-M, Allenbach B, and Schaaf A. 1998. Shape of the piriform aperture in *Gorilla gorilla*, *Pan troglodytes*, and modern *Homo sapiens*: Characterization and polymorphism analysis. *Am J Phys Anthropol* 106:297-310.
- Schmittbuhl M, LeMinor J-M, Allenbach B, and Schaaf A. 1999a. Shape of the orbital opening: individual characterization and analysis of variability in modern humans, *Gorilla gorilla*, and *Pan troglodytes*. *Ann Anat* 181:299-307.
- Schmittbuhl M, LeMinor J-M, and Schaaf A. 1999b. Relative orbitonasal overlap in African great apes and humans quantified by the automatic determination of horizontal and vertical lines of reference. *Primates* 40:301-310.
- Schmittbuhl M, Rieger J, Minor J-ML, Schaaf A, and Guy F. 2007. Variations of the mandibular shape in extant hominoids: Generic, specific, and subspecific quantification using elliptical Fourier analysis in lateral view. *Am J Phys Anthropol* 132:119-131.
- Schneider RA, Hu D, Rubenstein JL, Maden M, and Helms JA. 2001. Local retinoid signaling coordinates forebrain and facial morphogenesis by maintaining FGF8 and SHH. *Development* 28:2755-2767.
- Schultz AH. 1940. The size of the orbit and of the eye in primates. *Am J Phys Anthropol* 26:389-408.
- Schultz AH. 1942. Conditions for balancing the head in primates. *Am J Phys Anthropol* 26:389-408.
- Schwartz JH, and Tattersall I. 2000. The human chin revisited: what is it and who has it? *J Hum Evol* 38:367-409.
- Senck S, Coquerelle M, Weber GW, and Benazzi S. 2013. Virtual reconstruction of very large skull defects featuring partly and completely missing midsagittal planes. *J Hum Evol* 296:745-758.

- Senut B, Pickford M, Gommery D, Mein P, Cheboi K, and Coppens Y. 2001. First hominid from the Miocene (Lukeino Formation, Kenya). *Cr Acad Sci Ila* 332:137-144.
- Shaw RM, and Molyneux GS. 1994. The effects of mandibular hypofunction on the development of the mandibular disc in the rabbit. *Arch Oral Biol* 39:747-752.
- Shea BT. 1983a. Allometry and heterochrony in the African apes. *Am J Phys Anthropol* 62:275-289.
- Shea BT. 1983b. Paedomorphosis and neoteny in the pygmy chimpanzee. *Science* 222:521-522.
- Shea BT. 1985. On aspects of skull form in African apes and orangutans, with implications for hominoid evolution. *Am J Phys Anthropol* 68:329-342.
- Singh N, Harvati K, Hublin J-J, and Klingenberg CP. 2012. Morphological evolution through integration: A quantitative study of cranial integration in *Homo*, *Pan*, *Gorilla* and *Pongo*. *J Hum Evol* 62:155-164.
- Smith TD, DeLeon VB, and Rosenberger AL. 2013. At Birth, Tarsiers Lack a Postorbital Bar or Septum. *Anatomical Record* 296:365-377.
- Sokal R, and Michener C. 1958. A statistical method for evaluating systematic relationships. *Kansas Sci Bull* 38:1409-1438.
- Sokal RR. 1962. Variation and covariation of characters of alate *Pemphigus populitransversus* in eastern North America. *Evolution* 16:227-245.
- Sokal RR, and Rohlf FJ. 1998. *Biometry*. New-York: W. H. Freeman.
- Sperber GH. 2001. *Crâniofacial development*. Hamilton: BC Decker Inc.
- Spoor F. 1997. Basicranial architecture and relative brain size of Sts 5 (*Australopithecus africanus*) and other Plio-Pleistocene hominids. *S Afr J Sci* 93:182-186.
- Stearns FW. 2010. One hundred years of pleiotropy: a retrospective. *Genetics* 186:767-773.
- Stedman HH, Kozyak BW, Nelson A, Thesier DM, Su LT, Low DW, Bridges CR, Shrager JB, Minugh-Purvis N, and Mitchell MA. 2004. Myosin gene mutation correlates with anatomical changes in the human lineage. *Nature* 428:415-418.
- Strait D, Richmond B, Spencer M, Ross C, Dechow P, and Wood B. 2007. Masticatory biomechanics and its relevance to early hominid phylogeny: An examination of palatal thickness using finite-element analysis. *J Hum Evol* 52:585-599.
- Strait D, and Ross C. 1999. Kinematic data on primate head and neck posture: Implications for the evolution of basicranial flexion and an evaluation of registration planes used in paleoanthropology. *Am J Phys Anthropol* 108:205-222.
- Suwa G, Asfaw B, Kono RT, Kubo D, Lovejoy CO, and White TD. 2009. The *Ardipithecus ramidus* skull and its implications for Hominid origins. *Science* 326:68.
- Suwa G, Kono RT, Katoh S, Asfaw B, and Beyene Y. 2007. A new species of great ape from the late Miocene epoch in Ethiopia. *Nature* 448:921-924.
- Szabo-Rogers HL, Smithers LE, Yakob W, and Liu KJ. 2010. New directions in crâniofacial morphogenesis. *Dev Biol* 341:84-94.
- Taylor AB. 2006a. Diet and mandibular morphology in African apes. *Int J Primatol* 27:181-201.
- Taylor AB. 2006b. Feeding behavior, diet, and the functional consequences of jaw form in orangutans, with implications for the evolution of *Pongo*. *J Hum Evol* 50:377-393.
- Taylor AB, and VanSchaik CP. 2007. Variation in brain size and ecology in *Pongo*. *J Hum Evol* 52:59-71.
- Terentjev PV. 1931. Biometrische Untersuchungen über die morphologischen Merkmale von *Rana ridibunda*. *Biometrika* 23-51.
- Thenius E. 1970. Zum problem der Airorynchie des Säugetier-schadeles ein Deutungsversuch. *Zool Anz* 185:159-172.

- Tuominen M, Kantomaa T, and Pirttiniemi P. 1994. Effect of altered loading on condylar growth in the rat. *Acta Odontol Scand* 52:129-134.
- VanValen L. 1965. The study of morphological integration. *Evolution* 19:347-349.
- Vignery A, and Baron R. 1980. Dynamic histomorphometry of alveolar bone remodeling in the adult rat. *Anatomical Record* 196:191-200.
- Wagner GP. 1996. Homologues, natural kinds and the evolution of modularity. *Amer. Zool.* 36:36-43.
- Wagner GP, and Altenberg L. 1996. Perspective: Complex adaptations and the evolution of evolvability. *Evolution* 50:967-976.
- Wagner GP, Pavlicev M, and Cheverud JM. 2007. The road to modularity. *Nature* 8:921-931.
- Wall CE, Larson SG, and Stern JT. 1994. EMG of the digastric muscle in gibbon and orangutan: Functional consequences of the loss of the anterior digastric in orangutans. *Am J Phys Anthropol* 94:549-567.
- Ward JH. 1963. Hierarchical grouping to optimize an objective function. *J Am Statist Assoc* 48:236-244.
- Weidenreich F. 1941. The brain and its rôle in the phylogenetic transformation of the human skull. *Trans Amer Philos Soc* 31:320-442.
- White TD, Asfaw B, Beyene Y, Haile-Selassie Y, Lovejoy CO, Suwa G, and WoldeGabriel G. 2009. *Ardipithecus ramidus* and the paleobiology of early Hominids. *Science* 326:64-86.
- White TD, Suwa G, and Asfaw B. 1994. *Australopithecus ramidus*, a new species of hominid from Aramis, Ethiopia. *371:306-312.*
- White TD, Suwa G, and Asfaw B. 1995. *Ardipithecus ramidus*, a new species of early hominid from Aramis. *Nature* 375:88.
- Wiley DF, Amenta N, Alcantara DA, Ghosh D, Kil JY, Delson E, Harcourt-Smith W, Rohlf FJ, John KS, Hamann B, Motani R, Frost S, Rosenberger AL, Tallman L, Disotell T, and O'Neill R. 2005. Evolutionary morphing. *Proceedings of IEEE Visualization* 2005.
- Wood B, and Harrison T. 2011. The evolutionary context of the first hominins. *Nature* 470:347-352.
- Wood B, and Richmond BG. 2000. Human evolution: taxonomy and paleobiology. *J Anat* 197:19-60.
- Wrangham RW, Jones JH, Laden G, Pilbeam D, and Conklin-Brittain N. 1999. The Raw and the stolen. cooking and the ecology of human origins. *Curr Anthropol* 40:567-594.
- Wroe S, Ferrara TL, McHenry CR, Curnoe D, and Chamoli U. 2010. The craniomandibular mechanics of being human. *P Roy Soc Lond B Bio* 277:3579-3586.
- Wroe S, Moreno K, Clausen P, McHenry C, and Curnoe D. 2007. High-resolution three-dimensional computer simulation of Hominid cranial mechanics. *Anat Rec* 290:1248-1255.
- Wu P, Jiang T-X, Shen J-Y, Widelitz RB, and Chuong CM. 2006. Morphoregulation of avian beaks: comparative mapping of growth zone activities and morphological evolution. *Dev Dynam* 235:1400-1466.
- Young NM, Chong HJ, Hu D, Hallgrímsson B, and Marcucio RS. 2010a. Quantitative analyses link in modulation of sonic hedgehog signaling to continuous variation in facial growth and shape. *Development* 137:3405-3409.
- Young NM, and Hallgrímsson B. 2005. Serial homology and the evolution of mammalian limb covariation structure *Evolution* 59:2691-2704.
- Young NM, Wagner GP, and Hallgrímsson B. 2010b. Development and the evolvability of human limbs. *Proc Natl Acad Sci USA* 107:3400-3405.

- Zelditch ML, Swiderski DL, Sheets HD, and Fink WL. 2004. Geometric morphometrics for biologists: A primer. New-York: Elsevier Academic Press.
- Zelditch ML, Wood AR, Bonett RM, and Swiderski DL. 2008. Modularity of the rodent mandible: Integrating bones, muscles, and teeth. *Evol Dev* 10:756-768.
- Zelditch ML, Wood AR, and Swiderski DL. 2009. Building developmental integration into functional systems: Function-induced integration of mandibular shape. *Evol Biol* 36:71–87.
- Zihlman AL, Stahl D, and Boesch C. 2008. Morphological variation in adult chimpanzees (*Pan troglodytes verus*) of the Tai National Park, Côte D'Ivoire. *Am J Phys Anthropol* 135:34-41.
- Zollikofer CPE, Ponce de León M, Lieberman DE, Guy F, Pilbeam D, Likius A, Mackaye HT, Vignaud P, and Brunet M. 2005. Virtual cranial reconstruction of *Sahelanthropus tchadensis*. *Nature* 434:755-759.

ANNEXES

Annexe I :

Dimitri Neaux, Franck Guy, Emmanuel Gilissen, Walter Coudyzer, Patrick Vignaud, Stéphane Ducrocq. (2013) Facial orientation and facial shape in extant great apes: a geometric morphometric analysis of covariation. *Plos one*. 8(2): e57026

Facial Orientation and Facial Shape in Extant Great Apes: A Geometric Morphometric Analysis of Covariation

Dimitri Neaux^{1*}, Franck Guy¹, Emmanuel Gilissen^{2,3,4}, Walter Coudyzer⁵, Patrick Vignaud¹, Stéphane Ducrocq¹

1 Institut de Paléoprimatologie, Paléontologie Humaine : Evolution et Paléoenvironnements, Université de Poitiers, CNRS UMR 7262, Poitiers, France, **2** Department of African Zoology, Royal Museum of Central Africa, Tervuren, Belgium, **3** Université Libre de Bruxelles, Laboratory of Histology and Neuropathology, Brussels, Belgium, **4** University of Arkansas, Department of Anthropology, Fayetteville, Arkansas, United States of America, **5** University Hospitals Leuven, Department of Radiology, Leuven, Belgium

Abstract

The organization of the bony face is complex, its morphology being influenced in part by the rest of the cranium. Characterizing the facial morphological variation and craniofacial covariation patterns in extant hominids is fundamental to the understanding of their evolutionary history. Numerous studies on hominid facial shape have proposed hypotheses concerning the relationship between the anterior facial shape, facial block orientation and basicranial flexion. In this study we test these hypotheses in a sample of adult specimens belonging to three extant hominid genera (*Homo*, *Pan* and *Gorilla*). Intraspecific variation and covariation patterns are analyzed using geometric morphometric methods and multivariate statistics, such as partial least squared on three-dimensional landmarks coordinates. Our results indicate significant intraspecific covariation between facial shape, facial block orientation and basicranial flexion. Hominids share similar characteristics in the relationship between anterior facial shape and facial block orientation. Modern humans exhibit a specific pattern in the covariation between anterior facial shape and basicranial flexion. This peculiar feature underscores the role of modern humans' highly-flexed basicranium in the overall integration of the cranium. Furthermore, our results are consistent with the hypothesis of a relationship between the reduction of the value of the cranial base angle and a downward rotation of the facial block in modern humans, and to a lesser extent in chimpanzees.

Citation: Neaux D, Guy F, Gilissen E, Coudyzer W, Vignaud P, et al. (2013) Facial Orientation and Facial Shape in Extant Great Apes: A Geometric Morphometric Analysis of Covariation. PLoS ONE 8(2): e57026. doi:10.1371/journal.pone.0057026

Editor: Laurent Viriot, Team 'Evo-Devo of Vertebrate Dentition', France

Received: June 29, 2012; **Accepted:** January 18, 2013; **Published:** February 18, 2013

Copyright: © 2013 Neaux et al. This is an open-access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License, which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original author and source are credited.

Funding: This work was supported by Ministère Français de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche, Agence Nationale de la Recherche (ANR-09-BLAN-0238), and Ministère Français des Affaires Étrangères et Européennes. The funders had no role in study design, data collection and analysis, decision to publish, or preparation of the manuscript.

Competing Interests: The authors have declared that no competing interests exist.

* E-mail: dimitri.neaux@univ-poitiers.fr

Introduction

Among the numerous skeletal modifications which have occurred during hominin evolution (the term 'hominin' refers to the members of the human clade and the term 'hominid' corresponds to the common ancestor of *Homo*, *Pan*, *Gorilla* and *Pongo* and all of its descendants), the morphology of the face has undergone several important changes (see e.g. [1] or [2] for studies on early fossil hominin). These changes are particularly notable for facial projection, i.e. the degree to which the face projects in front of the cranial base [3] and facial prognathism, i.e. the protrusion of the lower face relative to the upper face [4]. These modifications of facial characteristics raise several important questions. They concern notably the role that the integration between the face and other parts of the cranium, such as the basicranium and the neurocranium, plays in facial morphological changes [5–7]. Hence, the study of the relationships between these structures is crucial for a better understanding of the set up of facial morphology, e.g. the reduction of facial prognathism in the *Homo* genus. Thus, several studies have already focused on the relationship between the face and other parts of the cranium [3,8]. They bear, for example, on the link between facial orientation and basicranial flexion [9,10], or on the relationship

between facial projection and sphenoid length [11]. The development of geometric morphometric (GM) methods has significantly contributed to the study of facial shape morphology in hominins and hominids. Several studies have employed this technique to better understand the relationship between the face and other cranial characteristics. Two-dimensional GM analyses on samples of modern humans produced new data with respect to covariation of facial shape with the neurocranium [12] and with the lateral basicranium [13,14]. Using three-dimensional GM, Mitteroecker and Bookstein [15] were able to demonstrate that *Pan*, *Gorilla* and *Homo* possess similar patterns of evolutionary integration between the face and neurocranium, although certain characteristics in modern humans evolved in a less-integrated way. Hallgrímsson and Lieberman and colleagues [16,17] and Hallgrímsson and colleagues [18] have used a combination of GM and linear measurements on mouse crania as a proxy to understand the developmental pathways that express the relationships between primate facial shape and basicranium flexion.

Despite all these studies that have bearing on integration of the facial shape, several aspects remain unclear including the relationship between: on one hand (1) the facial shape, i.e. the morphology and proportion of the anterior face, and on the other

hand (2) the cranial base flexion and (3) the orientation of the so-called “facial block” hypothesized by Lieberman and colleagues [3] and McCarthy and Lieberman [8], i.e. the orientation of the group of structures which comprises the frontal lobes, the anterior cranial fossa (ACF) and floor and the ethmomaxillary complex, relative to the basicranium. However, the importance of this character has previously been suggested by other authors [3,19]. Lieberman and colleagues [3,4] defined two major constraints that play a part in the relationship between the basicranial flexion and the orientation, rotation, and projection of the facial block: (1) the roof of the orbits is also the floor of the ACF (orbital part of the frontal bone and lesser wings of the sphenoid), and (2) the junction between the middle cranial fossa (MCF) and the maxilla (ethmomaxillary complex) is almost always perpendicular to the neutral horizontal axis (NHA) of the orbits [8,20]. The result of these two constraints is that the whole face should rotate with the ACF as a block, or a unit. Thus, an extension of the ACF relative to the posterior cranial fossa (PCF), i.e. an increase of the value of the cranial base angle (CBA), should lead to a mechanical upward rotation of the facial block. Conversely, a flexion of the ACF relative to the PCF, i.e. a decrease of the value of the CBA, should lead to a rotation of the facial block beneath the ACF (downward). The arguments of the authors were based on interspecific comparisons in anthropoids [3]. In our study, we assess, at the intraspecific level, the relationship proposed by Lieberman and colleagues at the interspecific level [3] by exploring the variation of the facial block orientation and basicranial flexion within species, in a sample of adult extant hominids (*Homo*, *Pan* and *Gorilla*).

Lieberman and colleagues [3] also claim that while it is clear that flexion of the basicranium plays a major role in influencing the facial block orientation, there is less information about the potential influence of the cranial base on other aspects of facial shape (i.e. height, width, shape and organization of structures within the face). Enlow and Hans [19] have proposed that a long, narrow (dolichocephalic) and weakly-flexed basicranium should be correlated to an anteroposteriorly and vertically-elongated, i.e. supero-inferiorly longer, anterior face. In our study, we focus on the relationship between anterior facial shape, facial block orientation and basicranial flexion and length by evaluating the strength and the patterns of the correlation between these features [21]. In this paper, we first appraise (1) whether or not Lieberman’s hypothesis [3] of a reduction of the CBA linked to downward rotation of the facial block holds in modern humans and in *Pan* and *Gorilla* by assessing the variation of these morphological structures, and (2) then we test if there is a significant relationship between the anterior facial shape and facial block orientation, linked to cranial base flexion and, if this is the case, whether it follows Enlow and Hans’ [19] hypothesis of a vertically-elongated face linked to a long and weakly-flexed basicranium.

Materials and Methods

Definitions

The face is constituted of several interrelated bones that surround a diverse set of organs and spaces, e.g. the orbits, the pharynx, the nasal and oral cavity [4]. Anatomically, the mandible belongs to the face, but the relationships between the mandible and the cranium are complex and require that the relationship between the basicranium and the mandibular ramus be taken into account [13,14,22,23]. However, this is beyond the present scope of this study, which focuses on the cranial part of the face. In this study, the term “upper face” corresponds to the part of the face above the rhinion; the “middle face” is between the rhinion and

the anterior nasal spine; and finally, the “lower face” is the area below the anterior nasal spine.

According to Lieberman and colleagues [3] and McCarthy and Lieberman [8], the facial block is composed of the frontal lobes, the anterior cranial base and floor and the ethmomaxillary complex, which includes the ethmoid, maxilla and palatine. These authors used the posterior maxillary (PM) plane, defined as the midsagittal projection of a line from the maxillary tuberosities to the anterior poles of the MCF, in order to describe facial orientation [8,20]. Since the PM plane is based on the midsagittal projection of two lateral landmarks [8,20] and since the patterns of integration of midsagittal and lateral face may differ as it is the case in the basicranium [13,24], we choose to define the orientation of the facial block using midsagittal landmarks, i.e. the staphylion, the foramen caecum and the sphenoidale (Fig. 1.a, Table 1), instead of the PM plane. Staphylion is the midsagittal infero-posterior limit of the facial block and the foramen caecum is the anterior most point of the ACF, that is in direct anatomical contact with the upper face [3] and which is a growth counterpart of the face [4,19]. These two points permit the measurement of the facial block orientation without needing to take the modifications due to anterior face morphology into account, since this anterior face is prone to variation such as prognathism or to the development of supraorbital torus. Thus, in this study, we focus on the midsagittal orientation of the facial block using midsagittal anatomical landmarks. In order to appraise for the differences between these landmarks, used in our analysis, and the PM plane, we measure how much the staphylion-sphenoidale chord (StSp) deviates from the close to 90° relationship to the neutral horizontal axis (NHA) of the orbits that the PM plane follows [8,20,25]. We also test whether the angles PM-NHA and StSp-NHA and the angle between the staphylion-foramen caecum chord and the NHA (StFc-NHA) are statistically different across *Homo*, *Pan* and *Gorilla*.

The basicranial flexion, often quantified by the CBA, characterizes the flexion of the ethmoid bone, sphenoid bone and basilar part of the occipital bone and therefore, the relative position of anterior, middle and posterior cranial fossa [26–28]. In this study it is defined by the foramen caecum, the sphenoidale, the sella and the basion. As described, this representation of the basicranial flexion is closed to the CBA1 [28,29]. This definition, which includes the foramen caecum, is recommended for the study of the relationship between the basicranium and the face, as the foramen caecum is included in the ACF which is in direct contact with superior part of the face by the orbital part of the frontal bone and the little wing of the sphenoid bone [27].

In this study, in the midsagittal plane, the ACF is considered from the foramen caecum to the sphenoidale, the MCF from the sphenoidale to the sella and the PCF from the sella to the basion. It follows Lieberman’s [4] definition except for the dorsum sellae, replaced by the sella turcica (Fig. 1.a, Table 1).

Material

The study used a sample of 129 extant hominid crania, including 68 modern humans (*Homo sapiens*) including 34 females and 34 males. The chimpanzee sample consisted of 33 common chimpanzees (*Pan troglodytes*) including 17 females and 16 males. Finally 28 gorillas (*Gorilla gorilla*) including 14 females and 14 males were studied. All specimens were considered as adults (i.e. third molars erupted).

Specimen Acquisition. Crania are housed in various European institutions: the Royal Museum for Central Africa (Tervuren, Belgium), the Anthropologisches Institut und Museum (Zürich, Switzerland) and the Natural History Museum (London, United

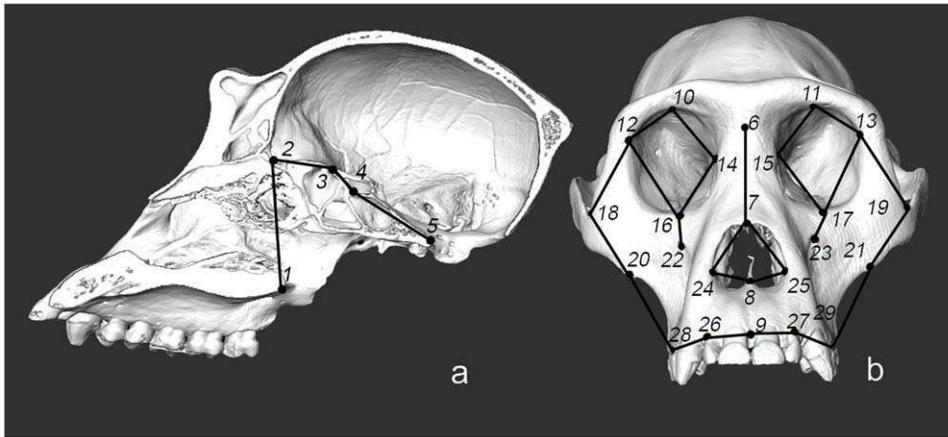


Figure 1. Landmark locations on the cranium of a female *Gorilla*. a. Set 1. Sagittal cut showing facial and basicranial flexion points (1–5). b. Set 2. Frontal view showing facial shape points (6–29).
doi:10.1371/journal.pone.0057026.g001

Kingdom). Depending on their location, specimens were scanned either in the Department of Radiology in Universitair Ziekenhuis (UZ) in Leuven (Belgium), in the Kantonsspital in Winterthur (Switzerland), or in the Hammersmith Hospital in London (United Kingdom). Each cranium was scanned using a medical comput-

erized tomography (CT) scanner, with a pixel size and a slice thickness adjusted according to specimen cranial size. Pixel size ranged from 0.30 mm (chimpanzees) to 0.70 mm (gorillas, humans) and slice thickness from 0.30 mm (chimpanzees) to 1.0 mm (humans). CT images of each specimen were acquired by

Table 1. Landmark definitions.

Count	Landmark	Definition
1	Staphylion	The point on interpalatal suture corresponding to deepest point of notches at the rear of the palate.
2	Foramen caecum	Most anterior inferior point of anterior cranial base
3	Sphenoidale	Most superior and posterior midline point on the tuberculum sellae
4	Sella	Point (in space) at the center of the sella turcica
5	Basion	Most anterior and inferior midline point on the margin of the foramen magnum
6	Nasion	Midline intersection of nasal and frontal bones
7	Rhinion	Midline point at the inferior end of the internasal suture
8	Nasospinale	Most anterior point on nasal spine.
9	Prosthion	Most anterior midline point of the maxillary alveolar process
10, 11	Superior margin of orbit	Midline point of the superior margin of the orbit.
12, 13	Frontomolare orbitale	Point where the frontozygomatic suture crosses the inner orbital rim.
14, 15	Dacryon	The most superior point at which the lacrimomaxillary suture meets the frontal bone.
16, 17	Zygoorbitale	Point at which the zygomaticomaxillary suture meets the orbital rim.
18, 19	Jugale	Point in the depth of notch between the temporal and frontal processes of the zygomatic bone.
20, 21	Zygomaxillare	The most inferior point of the zygomaticomaxillary suture.
22, 23	Infraorbital foramen	Measured at the centre, in the plane of the bone surface.
24, 25	Alare	The most lateral point on the margin of the nasal aperture.
26, 27	Alveolar I2	Point in the centre of the extern border of the I2 alveolus
28, 29	Alveolar P3	Point in the centre of the extern border of the P3 alveolus

1–5: facial positioning. 6–29: facial shape.
Definitions adapted from [31,33,39].
doi:10.1371/journal.pone.0057026.t001

two of us (F.G. and W.C.). CT-scan data were computed using Avizo v6.0 software (©Visualization Sciences Group). Bone material was extracted from the virtual volume using automatic thresholding. For dry specimens, this step is relatively straightforward since they present either material information (bone) or empty space. A bone protocol, emphasizing hard versus soft tissues was applied during the scan session for the wet specimens allowing only minor manual corrections to the automatic segmentation for a complete extraction of the bone information. The corrected volumes were then converted into 3D surfaces for the purposes of our analysis.

Ethics statement. Human material consists in anonymized CT-scan images of non identifiable bone tissues.

Data acquisition

Landmarks. We characterized the morphology of the anterior face, facial block position and basicranial flexion using 3D landmark coordinates. Two set of landmarks were defined: Set 1 includes 5 facial and basicranial landmarks illustrating the orientation of the facial block and the flexion of the cranial base as traditionally defined in the literature [29]. Facial block orientation and basicranial flexion are defined in the midsagittal plane.

Set 2 includes 24 midsagittal (4) and bilateral (20) landmarks characterizing the morphology of the anterior face (Fig. 1.b, Table 1). They are situated in a three-dimensional space in order to best represent the facial skeletal shape. The chosen landmarks give precise data on facial elongation, facial width and proportion and on facial structure organization such as orbit or nasal aperture locations, as in other studies [30–33].

Landmarks were placed on three-dimensional surfaces with the Landmark v3.0 software [34]. In order to avoid possible complications stemming from bilateral asymmetry, we chose to compute a symmetrical configuration from original landmarks coordinates [35,36]. The use of the symmetric shape component is useful to reduce dimensionality in datasets where variables exceed sample size [37]. All the virtual crania are identically oriented, the original configuration was hence duplicated and the resulting configuration reflected (i.e., all the left landmarks were transformed to become right landmarks and vice versa) using the R software [38]. The reflected and the original configurations were averaged. Therefore, we obtained a perfectly symmetrical configuration that discounts fluctuations due to bilateral asymmetry. Computation from original to symmetrical configuration shows minimal (non- significant) point deviation.

Data analysis

Raw data. Analyses were carried out using three-dimensional GM data that facilitate detailed assessment of the anterior facial shape variations and relationships to facial block orientation [31,39]. The symmetrical configuration of landmarks coordinates was subjected to GM in order to depict relationships between facial shape and position [40,41]. This widely-used technique allows the quantification and description of the morphological variations within a set of specimens [15,22,29–32,35,42–44]. Additionally, GM analyses allow size and shape to be assessed independently [45].

Angles comparison. In order to appraise for the differences between the midsagittal landmarks used in our analysis and the PM plane, the difference between the values of PM-NHA and StSp-NHA was measured. NHA is defined as the segment between (1) the midsagittal projection of the supero-inferior midpoint between the lower and upper orbital rims and (2) the supero-inferior midpoint between the superior orbital fissures and the inferior rims of the optic canals [8,20]. We performed an ANOVA

to test for significant differences between PM-NHA and StSp-NHA values in each taxon. Using ANOVA, we also test if the values of each angle (PM-NHA, StSp-NHA and StFc-NHA) are significantly different across *Homo*, *Pan* and *Gorilla*.

Overall interspecific variation. Morphologika v2.5 software was used to perform a Procrustes superimposition [40,41] and a principal component analysis (PCA) [45,46] including all the taxa and using landmarks of set 1 and set 2, pooled together. This PCA allowed assessing the overall interspecific variation in the sample and the distribution of individuals in the shape space [47].

Facial orientation. A second Procrustes superimpositions and PCA was performed within each taxon. Here, the Procrustes superimposition was performed for each set of landmarks within each taxon. Procrustes coordinates of set 1 and set 2 were computed independently. PCA was used to assess the intraspecific variations of facial block orientation and basicranial flexion in order to assess Lieberman's hypothesis.

Allometry and variance dependence of integration.

Allometry is a factor that might influence patterns of morphological integration [48]. Previous studies highlighted the covariation of facial size with the rest of the cranium, particularly the cranial base [29,49]. Furthermore, static allometry [50] can be expected between male and female specimens [51,52]. For this reason, we tested the influence of size on each set of landmarks for each taxon in our study. We used multivariate regressions of Procrustes coordinates on the logarithm of centroid size (log CS) [53] for each taxon, using MorphoJ v1.02 software to test for potential influence by allometry [54]. Centroid size is defined as the square root of the sum of squared distances of a set of landmarks from their centroid [41]. Multivariate regressions were performed independently for the first set of landmarks (facial block orientation), for the second set (anterior facial shape) and a third set of pooled landmarks. Within each taxon, a MANOVA is performed on the significant PC scores of the PCA of the regression residuals in order to test for differences in shape between sexes.

Integration may be dependant of variance, as an increase in the level of variance can result in an augmentation of the integration level [55,56,57]. In order to appraise for the integration linked to variance, we corrected our data for variance dependence of integration following Hallgrímsson et al. [55]. Corrected results are not significantly different from uncorrected previous analyses. Thus, for the sake of brevity, only results for uncorrected data are presented in this paper.

Craniofacial integration. Intraspecific covariance between facial block orientation and anterior facial shape was assessed by performing Partial least squares (PLS) analyses for each taxon. This method has been shown to be suitable for the study of covariation between two sets of variables (blocks) [12,13,15,21,29,41,45,58,59]. In our study two blocks were defined, which correspond to the two sets of Procrustes coordinates: block 1 (set 1) represents facial block orientation and block 2 (set 2) represents anterior facial shape (Fig. 1). The aim of the PLS is to maximize the covariance patterns between two blocks of variables rather than the intra-block variance. PLS describes data in terms of a score for each specimen along a single axis, similar to a principal component that is generated in a PCA. The primary difference is that, unlike principal components, which produces principal axes, PLS produces pairs of axes.

The PLS was performed between the two blocks using MorphoJ v1.02 software [54]. Since allometry can inflate measures of integration, the PLS analyses were recomputed using the residuals of the multivariate regression of shape variables on the logarithm of centroid size as variables. It allows the effect of size to be

removed from the analyses [48]. We used the RV coefficient to measure the correlation resulting from the PLS [60]. The calculation of this coefficient is equivalent to the calculation of the correlation coefficient of a regression between two variables. The RV coefficient is a measure of the global integration between blocks. It ranges from zero to one with a zero value indicating that the two blocks are independent, and a value of one indicating that they diverge from one another only by a combination of rotation, translation and/or scaling [48,61]. Although this approach does not strictly accept or reject a given hypothesis, it provides a global quantification of the strength of the association between blocks. Such an approach is recommended when studying covariation and indeed, there is a continuum between the complete absence of relationship and their complete covariation. Thus, the presence or absence of covariation does not represent discrete parameters [58,62]. The use of the RV coefficient for the measure of the association between two blocks of variables has been recommended in several recent papers, notably because it is calculated directly on covariance and variance rather than on correlation values [48,63–65].

Results

Angles comparison

The difference between the value of the angles PM-NHA and StSp-NHA is significant for *Homo* ($8.9^\circ \pm 4.0$; $F_{[1, 134]} = 133.83$, $p < 0.001$) and *Pan* ($5.9^\circ \pm 3.0$; $F_{[1, 64]} = 36.16$, $p < 0.001$). It is at the limit of statistical significance for *Gorilla* ($3.7^\circ \pm 3.1$; $F_{[1, 54]} = 4.03$, $p = 0.05$). The values of PM-NHA are not significantly different across the three species ($F_{[2, 126]} = 1.25$, $p = 0.29$) as well as the values of StFc-NHA ($F_{[2, 126]} = 1.93$, $p = 0.15$). At the contrary, the values of the angle StSp-NHA are significantly different across the three species ($F_{[2, 126]} = 46.8$, $p < 0.001$).

Principal components analysis (PCA)

Overall interspecific variation. In the PCA performed on all the landmarks, including *Homo*, *Pan* and *Gorilla*, the first principal component (PC1) and the second principal component (PC2) explain 73.1% and 4.4% respectively of the total variance (Fig. 2). The first axis separates *Pan* and *Gorilla* on one hand and *Homo* on the other hand. Towards the higher scores on PC1, changes correspond to a shorter and wider face which is less prognathic and less projected relative to the ACF. The cranial base is more flexed and the facial block rotates dorsally (see Fig. 3). PC2 discriminates *Pan* and *Gorilla*. Towards the higher scores, the face is narrower and the lower face is superoinferiorly longer relative to the middle face. The middle face is also less projected anteriorly and the whole face is also less projected relative to the ACF. On this axis, there is a slight ventral rotation of the facial block but no significant modifications in the flexion of the cranial base.

Facial Orientation. When PCA is performed on the first set of landmarks in modern humans (PCA_Hom), PC1 and PC2 explain 28.1% and 20.3% respectively of the total variance (Fig. 4). Specimen distribution along the first two PC shows statistically significant distinctions between males and females (Wilk's $\lambda = 0.759$, $F_{[2, 65]} = 4.72$, $p < 0.001$). It can be observed that the majority of the female specimens fall to the lower left part of the graph. Towards the higher scores on PC1, changes correspond to a dorsal rotation of the facial block and to a ventral rotation of the anterior and posterior cranial base. These changes express a reduction of the CBA value associated with a dorsal rotation of the facial block. The main changes toward positive values along PC2 are a ventral rotation and a reduction of the height of the facial

block caused by a relative forward displacement of the staphylion and a downward displacement of the foramen caecum. On this axis, a ventral rotation of the anterior cranial base and a backward displacement of the basion lead to an augmentation of the CBA.

In the PCA based on *Pan* specimens (PCA_Pan), PC1 and PC2 explain 28.7% and 25.8% respectively of the total variance (Fig. 5). On the first PC, males have lower score values and females tend towards the higher values, although both sexes overlap in a large part of this axis. For that reason, the distinction between males and females on the PC1-2 shape space is not significant (Wilk's $\lambda = 0.870$, $F_{[2, 30]} = 2.24$, $p = 0.124$). This may also be due to the relatively small *Pan* sample size compared to the number of *Homo* specimens. On the first PC, the changes toward positive values represent a ventral rotation and a supero-inferior reduction of the facial block due to a forward displacement of the staphylion and a downward displacement of the foramen caecum. They are accompanied by a backward displacement of the basion leading to an increase in the value of CBA. Higher values on the PC2 indicate a dorsal rotation of the facial block, a ventral rotation of the anterior cranial base and a lower displacement of the basion resulting in a reduction of the CBA value.

For the *Gorilla* analysis (PCA_Gor), PC1 and PC2 explain 37.9% and 28.1% respectively of the total variance (Fig. 6). As is observed for the *Pan* analysis (PCA_Pan), males have the lower score values and females the higher ones on the PCA1. However, the area where they overlap is reduced relative to the *Pan* analysis and the difference between both sexes is significant (Wilk's $\lambda = 0.564$, $F_{[2, 25]} = 9.64$, $p < 0.001$). In male gorillas, the facial block is more ventrally-rotated, the sella is more posteriorly positioned and the basion is superiorly positioned. On PC1, the higher scores indicate that there is a dorsal rotation of the facial block, a forward displacement of the sella and a downward displacement of the basion. On PC2, increasing positive values are associated with a ventral rotation and a reduction of the height of the facial block, which is linked to a marked forward displacement of the sella and a less marked forward displacement of the basion.

Allometry

Allometry. The multivariate regressions of Procrustes coordinates (dependent variables) on size (Log CS – independent variables) show a significant influence of allometry for each taxon and for each set of landmarks (Table 2). For all the landmarks pooled together and for the first set of landmarks (facial orientation), allometry explains the least variance for *Homo* (respectively 5.6%, $p < 0.01$; 6.8%, $p < 0.01$) and the greatest variance for *Gorilla* (9.3%, $p < 0.01$; 10.4%, $p < 0.01$) and for *Pan* (11.1%, $p < 0.01$; 11.9%, $p < 0.01$). The second set of landmarks (facial shape) for *Gorilla* shows the most variance explained by allometry (18.9%, $p < 0.01$) followed by *Pan* (10.7%, $p < 0.01$) and *Homo* (3.7%, $p = 0.02$). MANOVA on PC scores of the PCA on the residuals reveals statistically different shapes between sexes in *Homo* for set 1 (Wilk's $\lambda = 0.90$, $F_{[2, 65]} = 3.77$, $p < 0.05$) and set 2 (Wilk's $\lambda = 0.88$, $F_{[3, 64]} = 2.92$, $p < 0.05$). Shape differences are not significant in *Pan* for set 1 (Wilk's $\lambda = 0.92$, $F_{[2, 30]} = 1.32$, $p > 0.05$) and set 2 (Wilk's $\lambda = 0.79$, $F_{[3, 29]} = 2.53$, $p > 0.05$) and in *Gorilla* for set 1 (Wilk's $\lambda = 0.99$, $F_{[2, 25]} = 0.94$, $p > 0.05$) and set 2 (Wilk's $\lambda = 0.98$, $F_{[3, 24]} = 0.17$, $p > 0.05$).

Partial least squares (PLS)

Homo. In the PLS analysis of modern humans, the first pair of singular axes accounts for 36.3% of the covariance (Fig. 7). The position of a specimen on the x -axis defines its shape relative to the first block (facial block orientation), while the position on the y -axis reflects the second block (facial shape). The RV coefficient

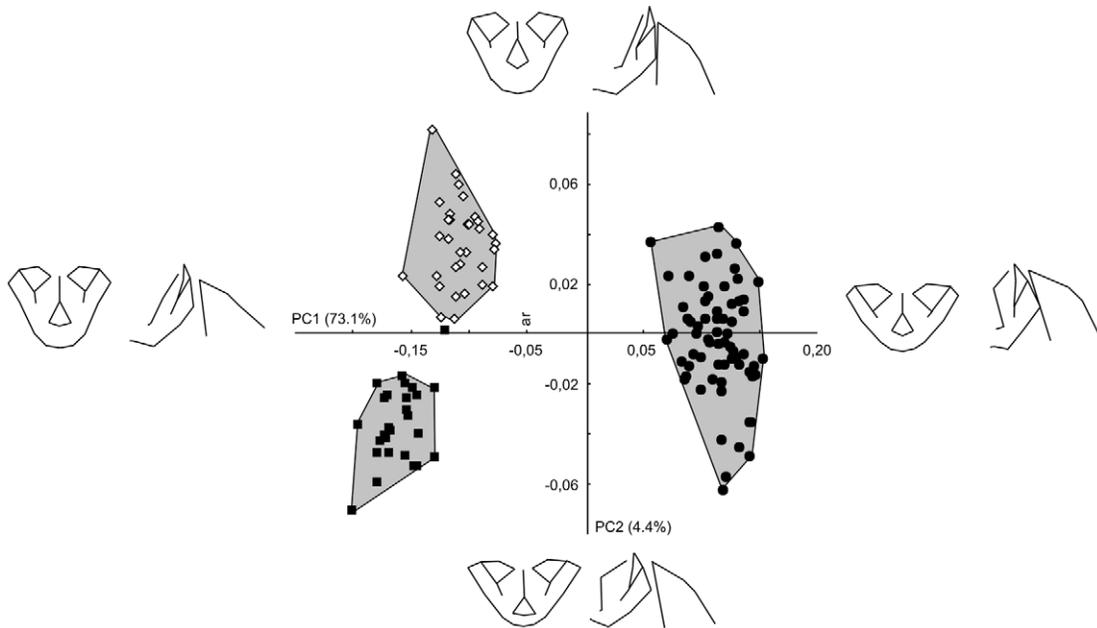


Figure 2. PCA including all the specimens and the landmarks of set 1 and set 2 pooled together. Wireframes represent, in frontal and sagittal view, the shape changes associated to an increase of 0.1 units of Procrustes distance. Full circles: moderns humans, empty diamond: chimpanzees, full squares: gorillas. Convex hulls gather specimens from each species.
doi:10.1371/journal.pone.0057026.g002

indicates a significant relationship between the two blocks ($RV = 0.15$; $p < 0.01$). Increasing positive values indicate a ventral rotation and an augmentation of the height of facial block, while a ventral rotation of the posterior cranial base are associated with a downward displacement of the lower face, an upward displacement of the central part of the upper face (nasion, rhinion, dacryon), and of the nasal spine, and an augmentation of lower face width and a reduction of upper face width. When the effect of size is removed, the relationship remains equal ($RV = 0.15$; $p < 0.05$) and the first pair of singular axes accounts for 37.2% of the covariance (Fig. S1). In this case, as in *Pan* and *Gorilla*, when the data are corrected for the effects of allometry, it does not substantially affect the patterns of integration. Thus, for reasons of clarity, PLS graphs without the effect of size are presented in the supplementary data.

Pan. The first pair of singular axes accounts for 48.3% of the total covariance in the PLS of the *Pan* specimens (Fig. 8). The

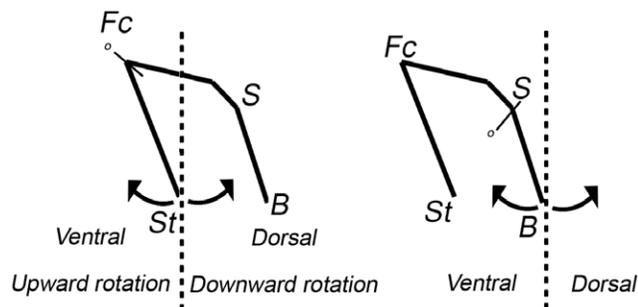


Figure 3. Example of the rotation of the staphylion (left) and of the basion (right). In this paper, rotation is considered as ventral if the distal end of the segment is displaced forward relative to the other end of the segment. It is considered as dorsal if it is displaced backward. St: staphylion, Fc: Foramen caecum, S: Sella turcica, B: Basion.
doi:10.1371/journal.pone.0057026.g003

relationship between the two blocks is significant and stronger than is observed for modern humans ($RV = 0.31$; $p < 0.01$). For chimpanzees, increasing values indicate a ventral rotation of the facial block and a superoposterior displacement of the basion, and these are associated with a downward displacement of the lower face, an upper displacement of the middle face associated in an augmentation of the height of the piriform aperture, and also a reduction of orbit size relative to the face. Even when the size effect is removed, the correlation remains significant ($RV = 0.28$; $p < 0.05$). The first pair of singular axes accounts for 45.5% of the total covariance (Fig. S2).

Gorilla. In the PLS of *Gorilla* specimens, the first pair of singular axes accounts for 44.0% of the covariance (Fig. 9). The covariation between the two blocks is significant and stronger than for the two other taxa ($RV = 0.37$; $p < 0.01$). For this species, male and female specimens are clearly separated. Concerning morphological relationships, positive scores indicate an increasing ventral rotation and an increase of the height of the facial block and an upward displacement of the basion, which is associated with a downward displacement of the lower points of the piriform aperture (nasospinale and alare) relative to the lower face, a reduction of the upper face width and an upward displacement of the orbits, infraorbital foramina, nasion and rhinion. When the effect of size is removed, the relationship remains significant ($RV = 0.35$; $p < 0.01$) and the first pair of singular axes accounts for 43.8% of the covariance (Fig. S3).

Discussion

Comparison of PM plane and midsagittal landmarks

In order to study the orientation of the facial block in the midsagittal plane, we choose to use midsagittal landmarks rather than the PM plane which is a midsagittal projection of lateral landmarks [8,20]. Our results show that the angular relationship between the PM plane and the neutral horizontal axis of the orbits

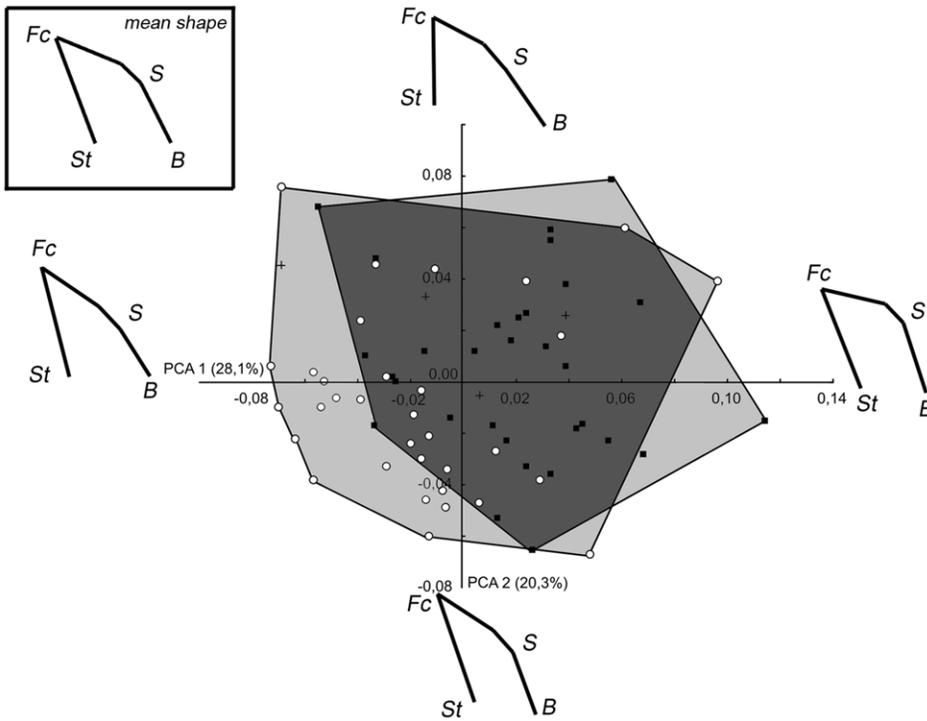


Figure 4. PCA_Hom: Set1 (facial block orientation) in modern humans. Wireframes represent, in sagittal view, the shape changes associated to an increase of 0.1 units of Procrustes distance. Empty circles: Female, full squares: Male. Convex hulls gather specimens from each sex. St: staphylion, Fc: Foramen caecum, S: Sella turcica, B: Basion.
doi:10.1371/journal.pone.0057026.g004

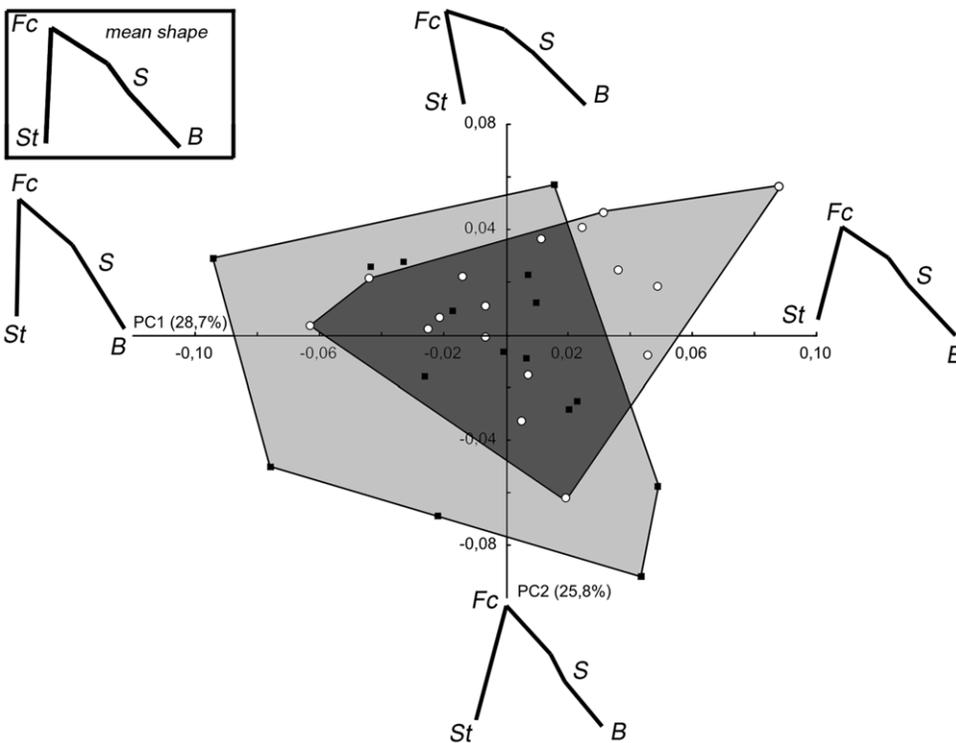


Figure 5. PCA_Pan: Set1 (facial block orientation) in Pan. For legend see figure 4.
doi:10.1371/journal.pone.0057026.g005

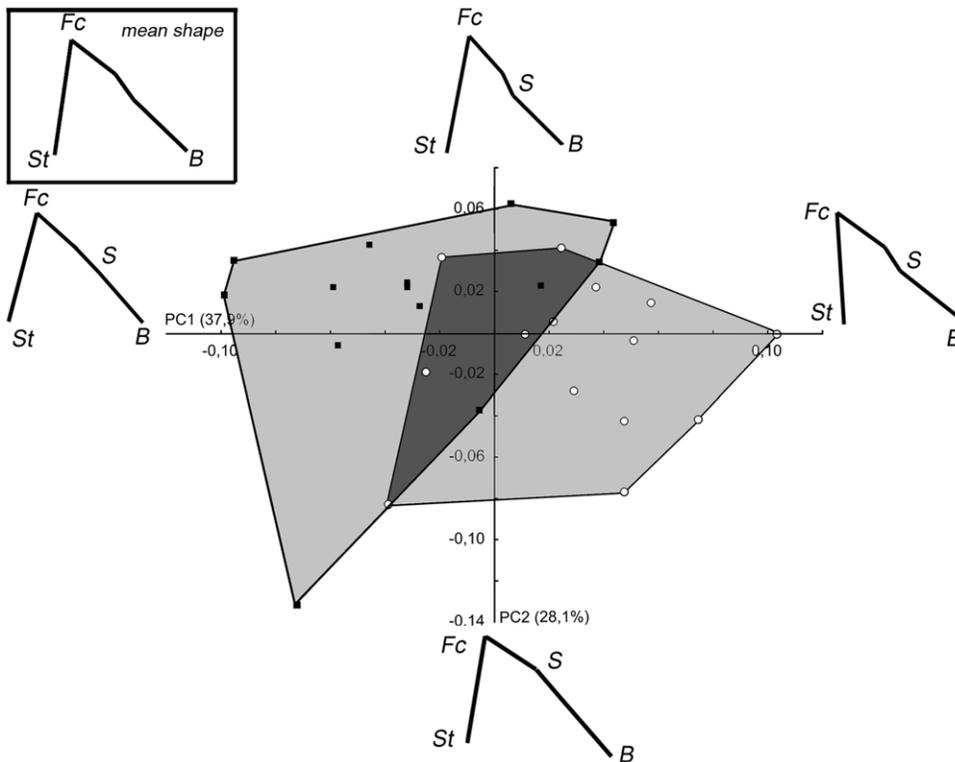


Figure 6. PCA_Gor: Set 1 (facial block orientation) in Gorilla. Convex hulls gather specimens from each sex. For legend see figure 4. doi:10.1371/journal.pone.0057026.g006

is significantly different from the relationship between the staphylion-sphenoidale segment and the axis of the orbits, at least for *Homo* and *Pan*. For *Gorilla*, the relationship is at the limit of statistical significance. This difference between *Homo* and *Pan* on one hand and *Gorilla* on the other hand may be explain by the peculiar palatal structure of *Gorilla*, described as very derived [66]. This confirmed that lateral parts of the basicranium, i.e, PM plane, and midsagittal parts of the basicranium, i.e, staphylion-sphenoidale, interact in different ways with the face, i.e., the axis of the orbits [13,14] and thus, that the study of the correlation between the facial shape and the orientation of the facial block in the midsagittal plane is of prime interest. Our measurements are in accordance with the assessment that the value of the angle between the PM plane and the axis of the orbits is not significantly different across the three taxa [8,25]. Considering our midsagittal points, the value of the angle between the staphylion-foramen caecum segment and the axis of the orbits is also not significantly different across the three taxa. At the contrary, the angle between the staphylion-sphenoidale segment and the axis of the orbits is significantly different. This shows that

morphological modifications of the anterior cranial base (length, orientation or shape) during the respective evolution of the three studied taxa affect the way the posterior part of the facial block is oriented.

Relationship between facial block orientation and cranial base flexion

The results of the first PCA including modern human specimens are consistent with Lieberman and colleagues’ [3] hypothesis of an association between the reduction of the CBA value and downward rotation of the facial block. We have found that relationship exists also, to a lesser extent, in *Pan*. Nevertheless, there is no significant change in the cranial base flexion in *Gorilla* and thus, no significant relationship with the facial block. In modern humans, the augmentation of the basicranial flexion [9,10,67] is the product of two relative displacements, i.e. a ventral rotation of the PCF and a ventral rotation of the ACF. These displacements also influence the overall basicranium orientation relative to the facial block [68,69]. It has been noted that, as the CBA is a classic and straightforward measurement, little attention

Table 2. Multivariate regressions of shape on size (lnCS) for all landmarks, set 1 (facial orientation) and set 2 (facial shape).

	Homo		Pan		Gorilla	
	Variance explained (%)	p-value	Variance explained (%)	p-value	Variance explained (%)	p-value
All	5.6	0.00	11.1	0.00	9.3	0.00
Set 1	6.8	0.00	11.9	0.00	10.4	0.00
Set 2	3.7	0.02	10.7	0.00	18.9	0.00

doi:10.1371/journal.pone.0057026.t002

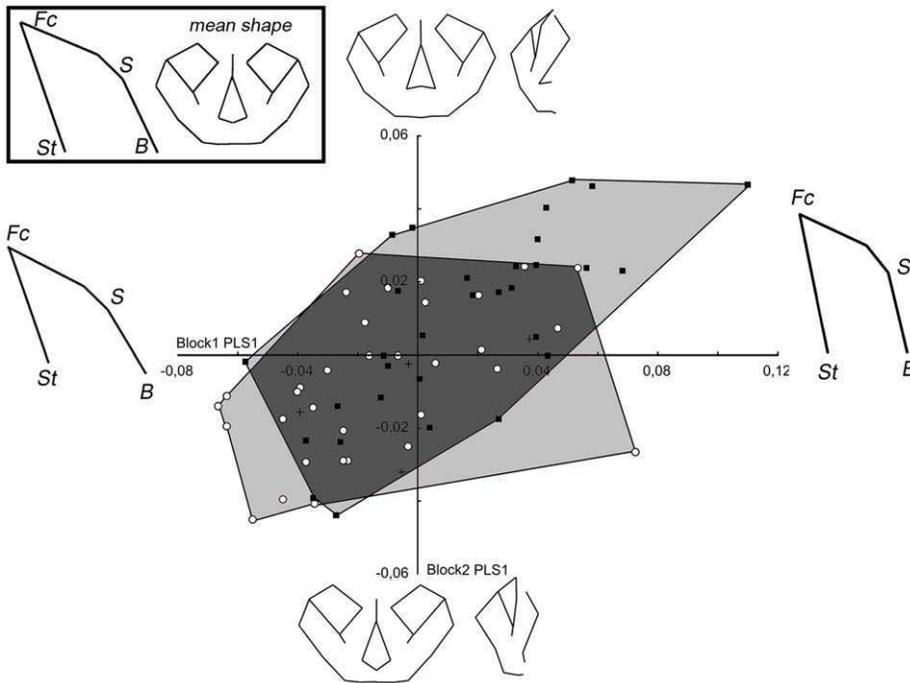


Figure 7. PLS of block 1 (facial block orientation) and 2 (facial shape) in modern humans. Wireframes show the shape changes along each singular axis. For legend see figure 4.
doi:10.1371/journal.pone.0057026.g007

has been paid to the difference between basicranial flexion and basicranial orientation relative to the facial block in previous studies, notably those using angles and linear measurements

[70,71]. In this study, the use of GM permits us to observe that the landmarks which represent basicranial structures vary, not only in their relative angulations, but also by antero-posterior and

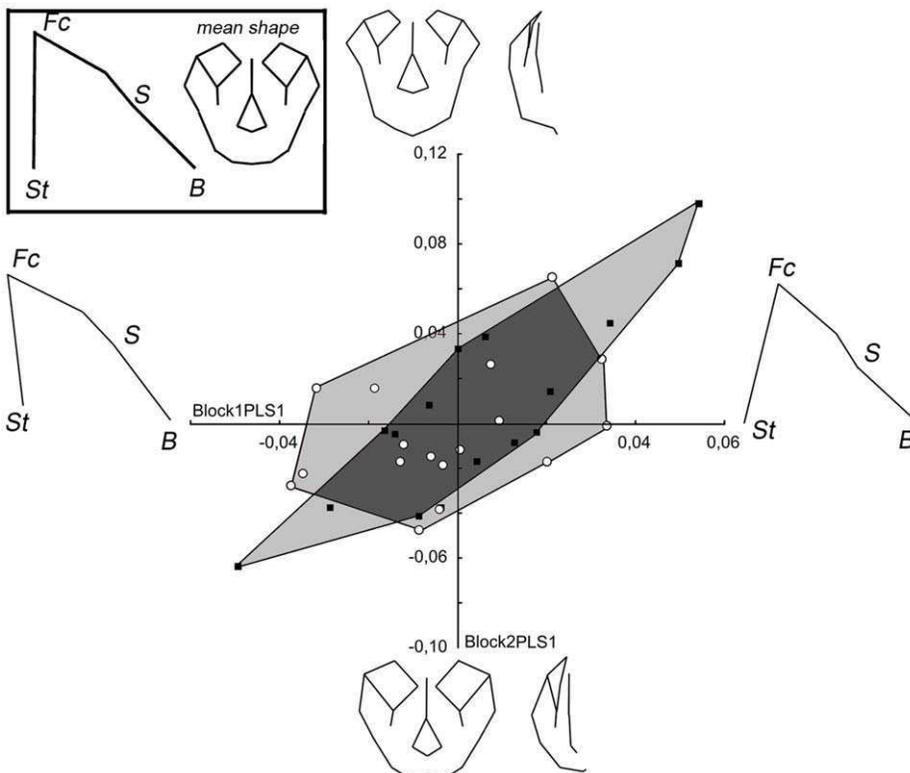


Figure 8. PLS of block 1 (facial block orientation) and 2 (facial shape) in *Pan*. For legend see figure 4.
doi:10.1371/journal.pone.0057026.g008

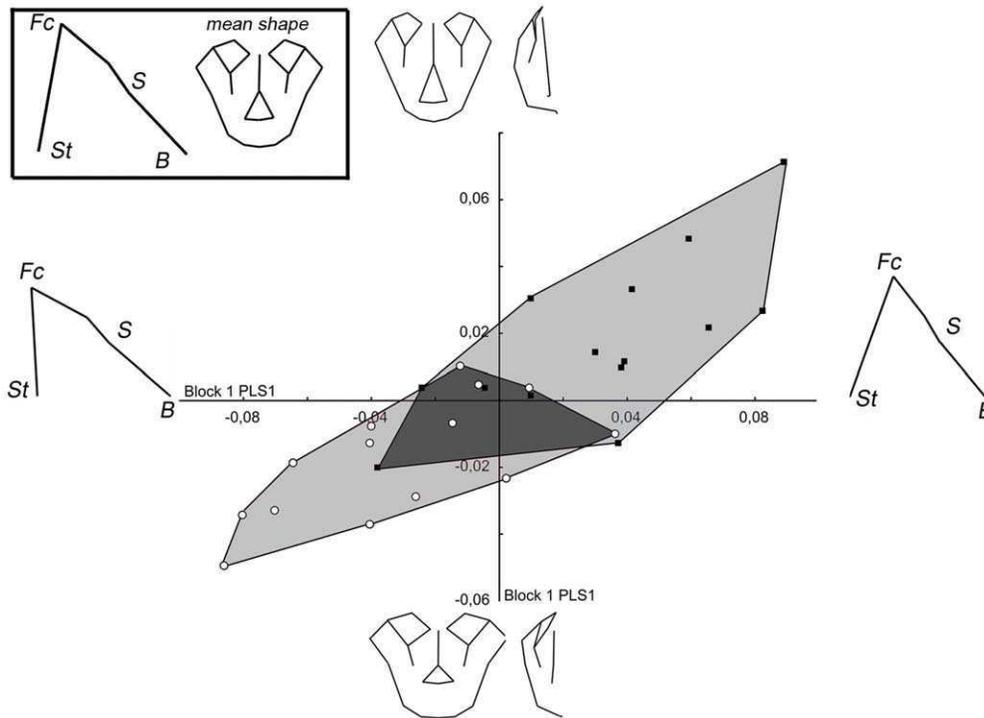


Figure 9. PLS of block 1 (facial block orientation) and 2 (facial shape) in *Gorilla*. For legend see figure 4.
doi:10.1371/journal.pone.0057026.g009

supero-inferior shifts or translations [12,22,70]. Using midsagittal landmarks instead of the projection of lateral landmarks (PM plane) [8,20], our study is in accordance with Lieberman and colleagues' [3] hypothesis.

The comparison of the wireframes from PCA_Hom, PCA_Pan and PCA_Gor highlights the fact that *Homo* is the only genus with a staphylion (posterior palate) that is consistently situated behind the foramen caecum, and thus, a posterior face which lies almost completely beneath the ACF [67,72]. This feature, specific to *Homo*, has been used to hypothesize that the strong relationship between cranial base and face may be specific to humans [3]. However, our results on PCA_Pan show that this relationship exists also, to a lesser extent, in chimpanzees. In this taxon, as in modern humans, the CBA reduction is due either to ventral rotation of the posterior cranial base (PC1), or to a ventral rotation of the anterior cranial base (PC2). On PCA_Gor, there is no significant change of the CBA on the first PC that represents a significant part of the variation (37.9%). On this axis, there is a forward displacement of the sella that, associated with the dorsal rotation of the facial block, brings the anterior and middle cranial base closer to the face. Bienvenu and colleagues [73] describe the morphology of the *Gorilla* brain as peculiar, with a long and narrow shape when compared to other great apes. This type of brain shape may explain the tendency to a more anteriorly-projected ACF and MCF not necessarily associated with a reduction of the CBA, which observed in our analyses. For the relationship between facial block orientation and basicranium PC2 of PCA_Gor shows the same as PC2 of PCA_Pan, specifically a ventral rotation of the anterior cranial base linked to a dorsal rotation of the facial block in both species.

Role of allometry

For this study, we observe that within each taxon, shape (i.e. variation in Procrustes coordinates) is related to size, and this

finding has been noted in other studies using differing sets of landmarks [30,33,44,74]. In our covariation study, the RV values and the percentage of covariance explained by the first pair of singular axes remain constant - with and without the effect of allometry. However, for similar PLS scores, the changes along the PLS axes, e.g. anterior face height or basicranial flexion, remain fairly similar but are reduced after removing allometry. As an integrating factor [48], allometry seems to play a part in the strength of the covariation, i.e. level of integration, rather than on the way structures are morphologically integrated, i.e. pattern of integration [14]. It has already been noted that size plays a role in the relationships between the structures constituting the face. Thus, in great apes, orbit size is linked to facial size [75], which is correlated to body size [76–78]. However, even if within each taxon, a significant part of the variance is explained by allometry, the influence of variance fluctuations on the level of integration is minimal.

Among the taxa examined here, the *Gorilla* face exhibits the most variance that can be explained by allometry. It is the genus with the most differences in the pattern of integration before and after removing allometry. Allometry explains also most of the differences between males and females in *Gorilla*. This is also true to a lesser extent in chimpanzees but it is not the case in *Homo* where dimorphism is significantly explained by shape differences alone. The cranium of *Gorilla* displays a larger size variation between sexes than is observed in *Pan* or *Homo* [79]. Shea [74] proposed that similar heterochronic pattern, such as hypermorphosis, leads to the differences between sexes in *Pan* and *Gorilla*. The extent of this pattern (i.e. hypermorphosis) should be related to the average size difference between males and females [51], and therefore it may be reduced in chimpanzees relative to gorillas. This could explain the greater significant percentage of *Gorilla*'s facial shape explained by size, which we have documented in our study.

Covariation between facial shape, facial block orientation and cranial base flexion

Our results confirm that there is a significant intraspecific relationship between facial shape, facial block orientation, and basicranial flexion in hominids. We note that, with and without taking the effect of size into account, and contrary to expectations, the covariation is less significant in modern humans even if this taxon possesses a face that, during ontogeny, grows away from the cranial base only after a relatively long period of postnatal development, and which still lies close to the basicranium in adults [3,75]. The relatively greater number of *Homo* specimens in the sample compared to *Pan* and *Gorilla* could also explain partly these differences of RV values. We also have to take into account that the variance estimated in set 1 will not necessarily match the variance estimated in set 2. Overall changes are however comparable between each species.

For the three studied taxa, the facial block ventral (upward) rotation is related to a global vertical elongation of the anterior face (facial shape). This feature is amplified in *Pan* and *Gorilla* where superoinferior elongation of the face is linked to the presence of a greatly protruding staphylion relative to the foramen caecum. This result underlines the more prognathic nature of these two taxa. For modern humans, the relationship exists but is less marked. Facial block orientation remains nearly vertical, i.e. orthognathic, even in specimens with high singular values that possess significant facial heights.

Some differences can be noted in the type of facial elongation, notably between *Pan* and *Gorilla* as chimpanzee elongation is situated in the lower face, while gorilla elongation is located more towards the middle face. This difference could be related to the particular facial pattern of *Gorilla*, i.e. an anteroposteriorly and superoinferiorly developed middle face [49,80]. This feature plays also a part in sexual dimorphism as *Gorilla* males possess a more anterior middle face [51]. This character is exclusive to this taxon may explain the small differences in the covariation pattern between males and females in the first *Gorilla* PLS analysis.

While we have found a significant relationship between facial shape, facial block orientation, and cranial base position, it does not follow the hypothesis proposed by Enlow and Hans [19] of a vertically-elongated anterior face linked to a long and weakly-flexed basicranium. Indeed, in this study, the anterior face elongation in modern humans is linked to an increase in the basicranial flexion, while the basicranial length remains fairly constant. Other studies [12,67,81] have also found no support for Enlow and Hans' hypothesis [19], using 2D landmarks.

The main difference between modern humans on one hand and *Pan* and *Gorilla* on the other hand concerns the facial shape and basicranial flexion relationship. In modern humans, the elongation of the anterior face is correlated with a ventral rotation of the posterior cranial base and, in *Pan* and *Gorilla*, with a superoposterior shift of the basion. This difference can be noticed in PLS analyses with and without the effect of allometry.

We can hypothesize that the specificity of an anterior face elongation linked with a ventral rotation of the facial block and of the posterior cranial base seen in modern humans is linked to the necessity of keeping enough space between the posterior palate and the posterior cranial base for pharyngeal structures. In fact, the flexion of the cranial base results in a forward displacement of the basion, and in a reduction of the space between basion and staphylion. In modern humans, this space is already reduced compared with chimpanzees and gorillas. The ventral (upward) rotation of the facial block that accompanied

the CBA flexion allows for such functions such as airflow, swallowing or vocalization. Although this space is reduced in modern humans, no study has yet demonstrated that humans have reached the upper limit of flexion circumscribed by cranial base and overall cranium structure [28], even if some functional limits might exist [9]. For now, this question remains unresolved.

Interestingly, the differences observed between modern humans and *Pan* and *Gorilla* can be expressed as an hypothesis proposed by McCarthy [28]. This hypothesis states that for a given basicranial length, the more flexed the posterior cranial base, the taller it is vertically, which is what we have confirmed in our study. Taking this observation into account, McCarthy [28] proposed that hominins and modern humans, which both have relatively shorter posterior cranial bases, may have had the posterior cranial base flexed through evolution in order to match the height of the nasomaxillary complex (anterior face). Our results support this hypothesis as *Homo* is the only genus where the basicranial flexion is associated with a superoinferior elongation of the anterior face.

Our study demonstrates a significant relationship between anterior facial shape, facial block orientation and basicranial flexion. A difficulty that remains is to elucidate the putative causality effects. For Lieberman et al. [3], "there are two major reasons to believe that the cranial base exerts a greater influence on the face than vice versa". First, cranial base usually reaches adult size before the face. Second, most of the face grows around the cranial base. The question of the influence of the basicranium on the face is still complex and genetic, ontogenetic and developmental studies on the relationship between basicranium and face are here needed to confirm and complete Lieberman and colleagues' [3] hypothesis.

Conclusions

Our results show a clear intraspecific covariation between facial shape, facial block orientation and basicranial flexion. However, our conclusions do not support Enlow and Hans' [19] hypothesis of a vertically elongated face being linked to a long and weakly-flexed basicranium. In our analysis, the anterior vertical elongation of modern humans is linked to an increase of the angle of basicranial flexion. *Homo*, *Pan* and *Gorilla* share similar characteristics in the relationship between facial shape and facial block orientation but they differ when the covariation of facial shape and basicranial flexion is considered. Modern humans show a specific pattern of integration, which underscores the significant role of their highly flexed cranial base within their cranial morphology. Our results corroborates Lieberman's hypothesis [3] of an association between reduction of the basicranial flexion and dorsal rotation of the facial block in modern humans. This relationship also exists, to a lesser extent, in *Pan* but is absent in *Gorilla*. This may be due to the particular brain shape observed in gorillas [73]. All these results highlight the fact that, along with facial size [29], facial morphology is an essential feature that must be taken into account when investigating covariation between face and basicranium.

As we have shown in this study, a clear covariation exists between basicranial flexion and facial shape in our model of extant hominids. However, cranial modifications through time in hominins suggest that characteristics such as brain volume, basicranial and facial shapes are acquired in multiple steps, implying different integration patterns for cranial architecture. The understanding of the pace of acquisition of facial and cranial characteristics during the course of evolution is essential to improve our model of covariation in the cranium. Hence,

basicranial flexion level for early hominins of the late Miocene/Pliocene should be related to specific facial shapes, which differ in some ways from modern hominins whose facial characteristics evolved later [4,82]. These difference patterns may also be due to differences in cranial functions. For example, the appearance of a new function, such as vocalization, implies modification in the pharyngeal structures [4], and therefore implies the existence of a new pattern of cranial integration, in line with this new function.

This study is the first step in a series of investigations on facial morphological variations and its relationships with the rest of the skull. Future work will expand on the present analyses, and include the mandible of each specimen in this study to clarify the role and the importance of the size and shape of the masticatory apparatus in the facial and the basicranium position.

Supporting Information

Figure S1 PLS of block 1 (facial block orientation) and 2 (facial shape) after removing allometry in *Homo*. For legend see figure 4. (TIF)

Figure S2 PLS of block 1 (facial block orientation) and 2 (facial shape) after removing allometry in *Pan*. For legend see figure 4. (TIF)

References

- Brunet M, Guy F, Pilbeam D, Mackaye HT, Likius A, et al. (2002) A new hominid from the Upper Miocene of Chad, Central Africa. *Nature* 418: 145–151.
- Suwa G, Asfaw B, Kono RT, Kubo D, Lovejoy CO, et al. (2009) The *Ardipithecus ramidus* skull and its implications for Hominid origins. *Science* 326: 68.
- Lieberman DE, Ross CF, Ravosa MJ (2000) The Primate cranial base: Ontogeny, function and integration. *Yearb Phys Anthropol* 48: 117–169.
- Lieberman DE (2011) The evolution of the human head. Cambridge: The Belknap Press of Harvard University Press.
- Cheverud JM (1996) Developmental integration and the evolution of pleiotropy. *Amer Zool* 36: 44–50.
- Olson EC, Miller RL (1958) Morphological integration. Chicago: University Of Chicago Press.
- Chernoff B, Magwene PM (1999) Morphological Integration. In: Olson EC, Miller RL, editors. *Morphological Integration*. Chicago: University of Chicago Press. pp. 319–353.
- McCarthy RC, Lieberman DE (2001) Posterior maxillary (PM) plane and anterior cranial architecture in Primates. *Anat Rec* 264: 247–260.
- Ross C, Henneberg MJ (1995) Basicranial flexion, relative brain size, and facial kyphosis in *Homo sapiens* and some fossil Hominids. *Am J Phys Anthropol* 98: 575–593.
- Ross CF, Ravosa MJ (1993) Basicranial flexion, relative brain size, and facial kyphosis in nonhuman primates. *Am J Phys Anthropol* 91: 305–324.
- Lieberman DE (1998) Sphenoid shortening and the evolution of modern human cranial shape. *Nature* 393: 158–162.
- Bookstein FL, Gunz P, Mitteroecker P, Prossinger H, Schaefer K, et al. (2003) Cranial integration in *Homo*: Singular warps analysis of the midsagittal plane in ontogeny and evolution. *J Hum Evol* 44: 167–187.
- Bastir M, Rosas A (2006) Correlated variation between the lateral basicranium and the face: A geometric morphometric study in different human groups. *Arch Oral Biol* 54: 814–824.
- Gkantidis N, Halazonetis DJ (2011) Morphological integration between the cranial base and the face in children and adults. *J Anat* 218: 426–438.
- Mitteroecker P, Bookstein F (2008) The evolutionary role of modularity and integration in the Hominoid cranium. *Evolution* 62: 943–958.
- Lieberman DE, Hallgrímsson B, Liu W, Parsons TE, Janniczky HA (2008) Spatial packing, cranial base angulation, and craniofacial shape variation in the mammalian skull: testing a new model using mice. *J Anat* 212: 720–735.
- Hallgrímsson B, Lieberman DE, Liu W, Ford-Hutchinson AF, Jirik FR (2007) Epigenetic interactions and the structure of phenotypic variation in the cranium. *Evol Dev* 9: 76–91.
- Hallgrímsson B, Willmore K, Dorval C, Cooper DML (2004) Craniofacial variability and modularity in macaques and mice. *J Exp Zool (Mol Dev Evol)* 302: 207–205.

Figure S3 PLS of block 1 (facial block orientation) and 2 (facial shape) after removing allometry in *Gorilla*. For legend see figure 4. (TIF)

Acknowledgments

We wish to thank the following institutions and people for allowing us the access to their specimens or their data of virtual cranial data: Mr. W. Wendelen of the Royal Museum for Central Africa (Tervuren, Belgium), Pr. C.P.E. Zollikofer and Dr. M. Ponce de León of the Anthropologisches Institut und Museum (Zürich, Switzerland) and the Natural History Museum (London, United Kingdom). We also thank the following people and facilities for the CT-scans data acquisition: the Department of Radiology of UZ Leuven (Leuven, Belgium), the Kantonsspital Winterthur (Winterthur, Switzerland) and the Hammersmith Hospital (London, United Kingdom). We thank Daniel E. Lieberman and one anonymous reviewer for their valuable comments on earlier drafts of this manuscript. We also thank Fabrice Lihoreau (UMR 5554-Université de Montpellier 2), head of the Master 2 PPP. We thank Sally Reynolds for her valuable comments, including her help with the English. We acknowledge all the members of iPHEP (UMR 7262-Université de Poitiers; CNRS: INEE Institut Ecologie et Environnement) for technical support and administrative guidance.

Author Contributions

Conceived and designed the experiments: DN FG. Performed the experiments: DN. Analyzed the data: DN. Contributed reagents/materials/analysis tools: FG WC EG. Wrote the paper: DN FG EG PV SD.

- Enlow DH, Hans MG (1996) Essentials of facial growth. Philadelphia, London, New York: Saunders Company.
- Enlow DH, Azuma M (1975) Functional growth boundaries in the human and mammalian face. In: Bergsma D, editor. *Morphogenesis and malformation of face and brain*. New-York: Alan R. Liss. pp. 217–230.
- Rohlf FJ, Corti M (2000) Use of two-block partial least-squares to study covariation in shape. *Syst Biol* 49: 740–753.
- Bastir M, Rosas A, Kuroe K (2004) Petrosal orientation and mandibular ramus breadth: Evidence for an integrated petroso-mandibular developmental unit. *Am J Phys Anthropol* 123: 340–350.
- Bastir M, Rosas A (2005) Hierarchical nature of morphological integration and modularity in the human posterior face. *Am J Phys Anthropol* 128: 26–34.
- Bastir M, Rosas A (2009) Mosaic evolution of the basicranium in *Homo* and its relation to modular development. *Evol Biol* 36: 57–70.
- Bromage TG (1992) The ontogeny of *Pan troglodytes* craniofacial architectural relationships and implications for early hominids. *J Hum Evol* 23: 235–251.
- Spoor F (1997) Basicranial architecture and relative brain size of *Sts 5 (Australopithecus africanus)* and other Plio-Pleistocene hominids. *South African journal of science* 93: 182–186.
- Lieberman DE, McCarthy RC (1999) The ontogeny of cranial base angulation in humans and chimpanzees and its implications for reconstructing pharyngeal dimensions. *J Hum Evol* 36: 487–517.
- McCarthy RC (2001) Anthropoid cranial base architecture and scaling relationships. *J Hum Evol* 40: 41–66.
- Bastir M, Rosas A, Stringer C, Cuetara JM, Kruszynski R, et al. (2010) Effects of brain and facial size on basicranial form in human and primate evolution. *J Hum Evol* 58: 424–431.
- Guy F, Brunet M, Schmittbuhl M, Viriot L (2003) New approaches in Hominoid taxonomy: Morphometrics. *Am J Phys Anthropol* 121: 198–218.
- Cobb SN, O'Higgins P (2004) Hominins do not share a common postnatal facial ontogenetic shape trajectory. *J Exp Zool (Mol Dev Evol)* 302B: 302–321.
- Guy F, Lieberman DE, Pilbeam D, Ponce de León M, Likius A, et al. (2005) Morphological affinities of the *Sahelanthropus tchadensis* (Late Miocene hominid from Chad) cranium. *Proc Natl Acad Sci USA* 102: 18836.
- Lieberman DE, Carlo J, Ponce de León M, Zollikofer CPE (2007) A geometric morphometric analysis of heterochrony in the cranium of chimpanzees and bonobos. *J Hum Evol* 52: 647–662.
- Wiley DF, Amenta N, Alcantara DA, Ghosh D, Kil JY, et al. (2005) Evolutionary morphing. *Proceedings of IEEE Visualization* 2005.
- Ponce de León M, Zollikofer CPE (2001) Neanderthal cranial ontogeny and its implications for late hominid diversity. *Nature* 412: 534–538.
- Klingenberg CP, Barluenga M, Meyer A (2002) Shape analysis of symmetric structures: quantifying variation among individuals and asymmetry. *Evolution* 56: 1909–1920.

37. Singh N, Harvati K, Hublin J-J, Klingenberg CP (2012) Morphological evolution through integration: A quantitative study of cranial integration in *Homo*, *Pan*, *Gorilla* and *Pongo*. *J Hum Evol* 62: 155–164.
38. R Development Core Team (2011) R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing.
39. Baab KL, Freidline SE, Wang SL, Hanson T (2010) Relationship of cranial robusticity to cranial form, geography and climate in *Homo sapiens*. *Am J Phys Anthropol* 141: 97–115.
40. Rohlf F, Slice DE (1990) Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. *Syst Zool* 39: 40–59.
41. Bookstein FL (1991) Morphometrics tools for landmark data: Geometry and biology. London: Cambridge University Press.
42. Penin X, Baylac M (1999) Comparaison tridimensionnelle des crânes de *Pan* et *Pongo* par superposition procrustéennes. *C R Acad Sci [III]* 322.
43. Penin X, Berge C (2001) Étude des hétérochronies par superposition procruste: application aux crânes de primates Hominoidea: Heterochronies and procrustes superimposition: application to the skulls of primates Hominoidea. *C R Acad Sci [III]* 324: 87–93.
44. Mitteroecker P, Gunz P, Bernhard M, Schaefer K, Bookstein FL (2004) Comparison of cranial ontogenetic trajectories among great apes and humans. *J Hum Evol* 46: 679–698.
45. Zelditch ML, Swiderski DL, Sheets HD, Fink WL (2004) Geometric morphometrics for biologists: A primer. New-York: Elsevier Academic Press.
46. O'Higgins P, Jones N (2006) Tools for statistical shape analysis. Hull York Medical School.
47. Rohlf FJ (1996) Morphometric spaces, shape components and the effects of linear transformations. In: Marcus L, Corti M, Loy A, Slice D, editors. *Advances in Morphometrics*. New-York: Plenum Press. pp. 131–152.
48. Klingenberg CP (2009) Morphometric integration and modularity in configurations of landmarks: tools for evaluating a priori hypotheses. *Evol Dev* 11: 405–421.
49. Biegert J (1963) The evaluation of characteristics of the skull, hands and feet for primate taxonomy. In: Washburn SL, editor. *Classification and human evolution*. Chicago: Aldine Publishing Compagny. pp. 77–199.
50. Gould SJ (1966) Allometry and size in ontogeny and phylogeny. *Biol Rev Camb Philos Soc* 41: 87–640.
51. O'Higgins P, Dryden IL (1993) Sexual dimorphism in hominoids: further studies of craniofacial shape differences in *Pan*, *Gorilla* and *Pongo*. *J Hum Evol* 24: 183–205.
52. Rosas A, Bastir M (2002) Thin-plate spline analysis of allometry and sexual dimorphism in the human craniofacial complex. *Am J Phys Anthropol* 117: 236–245.
53. Monteiro LR (1999) Multivariate regression models and geometric morphometrics: The search for causal factors in the analysis of shape. *Syst Biol* 48: 192–199.
54. Klingenberg CP (2011) MORPHOJ: an integrated software package for geometric morphometrics. *Mol Ecol Resour* 11: 353–357.
55. Hallgrímsson B, Jaminiczky H, Young NM, Rolian C, Parsons TE, et al. (2009) Deciphering the palimpsest: studying the relationship between morphological integration and phenotypic covariation. *Evolutionary Biology* 36: 355–376.
56. Pavlicev M, Cheverud JM, Wagner GP (2009) Measuring morphological integration using eigenvalue variance. *Evol Biol* 36: 157–170.
57. Wagner GP (1990) A comparative study of morphological integration in *Apis mellifera* (Insecta, Hymenoptera). *Zeit Zool Syst Evol* 28: 48–61.
58. Bruner E, Martin-Loeches M, Colom R (2010) Human midsagittal brain shape variation: patterns, allometry and integration. *J Anat* 216: 589–599.
59. Mitteroecker P, Bookstein F (2007) The conceptual and statistical relationship between modularity and morphological integration. *Syst Biol* 56: 818–836.
60. Escoufier Y (1973) Le traitement des variables vectorielles. *Biometrics* 29: 751–760.
61. Laffont R, Renvoise E, Navarro N, Alibert P, Montuire S (2009) Morphological modularity and assessment of developmental processes within the vole dental row (*Microtus arvalis*, Arvicolinae, Rodentia). *Evol Dev* 11: 302–311.
62. Klingenberg CP, Mebus K, Auffray JC (2003) Developmental integration in a complex morphological structure: how distinct are the modules in the mouse mandible? *Evol Dev* 5: 522–531.
63. Claude J (2008) *Morphometrics with R*; Gentleman R, editor. New-York: Springer.
64. Goswami A (2010) Methods for studying morphological integration and modularity. In: Alroy J, Hunt G, editors. *Quantitative Methods in Paleobiology*: The Paleontological Society. pp. 213–243.
65. Parsons TE, Schindt EJ, Boughner JC, Jaminiczky HA, Marcucio RS, et al. (2011) Epigenetic integration of the developing brain and face. *Dev Dynam* 240: 2233–2244.
66. McCollum MA, Ward SC (1997) Subnasalveolar anatomy and Hominoid phylogeny: Evidence from comparative ontogeny. *Am J Phys Anthropol* 102: 377–405.
67. Lieberman DE, Pearson OM, Mowbray KM (2000) Basicranial influence on overall cranial shape. *J Hum Evol* 38: 291–315.
68. Kuroe K, Rosas A, Molleson T (2004) Variation in the cranial base orientation and facial skeleton in dry skull sampled from three major populations. *European Journal of Orthodontics* 26: 201–207.
69. Rosas A, Bastir M, Alarcon JA, Kuroe K (2008) Thin-plate spline analysis of the cranial base in African, Asian and European populations and its relationship with different malocclusions. *Arch Oral Biol* 53: 826–834.
70. Bastir M (2008) A systems-model for the morphological analysis of integration and modularity in human craniofacial evolution. *Journal of Anthropological Sciences* 86: 37–58.
71. Bastir M, Sobral PG, Kuroe K, Rosas A (2008) Human craniofacial sphericity: A simultaneous analysis of frontal and lateral cephalograms of a Japanese population using geometric morphometrics and partial least squares analysis. *Arch Oral Biol* 53: 295–303.
72. Weidenreich F (1941) The brain and Its rôle in the phylogenetic transformation of the human skull. *Transactions of the American Philosophical Society* 31: 320–442.
73. Bienvenu T, Guy F, Coudyzer W, Gilissen E, Roualdès G, et al. (2011) Assessing endocranial variations in great apes and humans using 3D data from virtual endocasts. *Am J Phys Anthropol* 145: 231–246.
74. Shea BT (1983) Allometry and heterochrony in the African apes. *Am J Phys Anthropol* 62: 275–289.
75. Lieberman DE (2000) Ontogeny, homology, and phylogeny in the Hominid craniofacial skeleton: The problem of the browridge. In: O'Higgins P, Cohn M, editors. *Development, Growth and Evolution*. London: Academic Press. pp. 85–122.
76. Aiello LC, Wood BA (1994) Cranial variables as predictors of hominine body mass. *Am J Phys Anthropol* 95: 409–426.
77. Ross CF (1995) Allometric and functional influences on primate orbit orientation and the origins of the *Anthropoidea*. *J Hum Evol* 29: 201–227.
78. Kappelman J (1996) The evolution of body mass and relative brain size in fossil hominids. *J Hum Evol* 30: 243–276.
79. Berge C, Penin X (2004) Ontogenetic allometry, heterochrony, and interspecific differences in the skull of African apes, using tridimensional Procrustes analysis. *Am J Phys Anthropol* 124: 124–138.
80. Shea BT (1985) On aspects of skull form in African apes and orangutans, with implications for hominoid evolution. *Am J Phys Anthropol* 68: 329–342.
81. Bastir M, Rosas A (2004) Facial Heights: Evolutionary relevance of postnatal ontogeny for facial orientation and skull morphology in humans and chimpanzees. *J Hum Evol* 47: 359–381.
82. Wood B, Richmond BG (2000) Human evolution: taxonomy and paleobiology. *J Anat* 197: 19–60.

Annexe II :

Dimitri Neaux, Franck Guy, Emmanuel Gilissen, Walter Coudyzer, Stéphane Ducrocq.
(2013) Covariation between midline cranial base, lateral basicranium and face in modern humans and chimpanzees: a 3D geometric morphometric analysis. *The Anatomical Record*. 296 (4): 568–579

Covariation Between Midline Cranial Base, Lateral Basicranium, and Face in Modern Humans and Chimpanzees: A 3D Geometric Morphometric Analysis

DIMITRI NEAUX,^{1*} FRANCK GUY,¹ EMMANUEL GILISSEN,^{2,3,4}
WALTER COUDYZER,⁵ AND STÉPHANE DUCROCQ¹

¹Institut de Paléoprimatologie, Paléontologie Humaine, Evolution et Paléoenvironnements, Université de Poitiers, CNRS UMR 7262. Bât. B35, 6, rue Michel Brunet, F-86022, Poitiers, France

²Department of African Zoology, Royal Museum of Central Africa, B-3080, Tervuren, Belgium

³Laboratory of Histology and Neuropathology, Université Libre de Bruxelles, B-1070, Brussels, Belgium

⁴Department of Anthropology, University of Arkansas, AR-72701, Fayetteville

⁵Department of Radiology, University Hospitals Leuven, B-3000, Leuven, Belgium

ABSTRACT

Previous studies showed that in modern humans the basicranium is formed of two modules: the midline cranial base and the lateral basicranium which are integrated with the face in very different ways. The study of the relationship between these structures is of prime interest in the context of hominids craniofacial evolutionary history. In this study, we aim to test if the relationship between the midline cranial base and the face on one hand and the lateral basicranium and the face on the other hand are qualitatively and quantitatively different in modern humans and chimpanzees: two phylogenetically close but morphologically different hominids. This work is performed using three-dimensional (3D) landmarks to take into account the face and basicranium 3D shape. Modern humans and chimpanzees both exhibit a significant relationship between lateral basicranium and face, and a non-significant relationship between midline cranial base and face. However, the patterns of integration are different for the two species. These results underscore the essential role of the lateral basicranial shape in the setting of the facial morphology in modern humans and chimpanzees. The important differences in the patterns of integration may be related to the genetic, developmental, and functional requirements of each taxon, acquired along their respective evolution. From a common, tight, relationship between lateral basicranium, and face, each taxon may develop different patterns of integration in order to adapt to particular functions and morphologies. *Anat Rec*, 00:000–000, 2013. © 2013 Wiley Periodicals, Inc.

Key words: integration; partial least squares; cranium; hominid

Grant sponsor: Agence Nationale de la Recherche, Ministère Français de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche and Ministère Français des Affaires Etrangères et Européennes; Grant number: ANR-09-BLAN-0238.

*Correspondence to: Dimitri Neaux, Institut de Paléoprimatologie, Paléontologie Humaine : Evolution et Paléoenvironnements, Université de Poitiers, CNRS UMR 7262.

Bât. B35, 6, rue Michel Brunet, F-86022 Poitiers, France. Fax: 33-5-49-45-40-17. E-mail: dimitri.neaux@univ-poitiers.fr

Received 3 August 2012; Accepted 5 December 2012.

DOI 10.1002/ar.22654

Published online in Wiley Online Library (wileyonlinelibrary.com).

INTRODUCTION

The cranium is an integrative structure that can be divided in several genetic, developmental or functional integrated parts called modules (Olson and Miller, 1958; Cheverud, 1982; Wagner, 1996), defined as “parts that are integrated tightly by many or strong interactions and which are relatively independent from other modules” (Klingenberg, 2010, p. 628). During the last decade, numerous hypotheses concerning craniofacial modules have been tested in extant hominids.¹ These studies focus for instance on the differences and similarities of extant hominids patterns of craniofacial integration (Ackermann, 2005; Polanski and Franciscus, 2006; Singh et al., 2012), on the level of integration in the cranium of modern humans (Martinez-Abadias et al., 2012) or on the differences between evolutionary and developmental patterns of cranial integration (Bookstein et al., 2003). Many of these covariation studies point out the significant influence of the basicranial shape on facial shape. Among them, Bastir and Rosas (2006) made a major advance in the comprehension of the integration between these structures as they showed that, in modern humans, the basicranium is composed of two modules, the midline cranial base and lateral basicranium, that are integrated in different ways to the face. They find a significant relationship between the lateral basicranium and the face, highlighting the importance of this basicranial region in the evolution of facial structures. In a recent study, Gkantidis and Halazonetis (2011) confirmed Bastir and Rosas (2006) findings. Although, their study demonstrates that, in children (6–10-years-old), a significant relationship occurs between the face and the midline cranial base, suggesting that the duration of common, developmental timing is an essential factor acting on craniofacial patterns of integration. Indeed, during growth, the midline cranial base matures first (7–8-years-old), followed by the lateral basicranium (11–12) and the face (15–16) (Bastir et al., 2006). For Gkantidis and Halazonetis (2011), it explains why the face is more integrated to the midline cranial base in children and to the lateral basicranium in adults. In any case, as the midline and lateral parts of the basicranium reach their adult shape before the face, the growth of facial structures is always spatially constrained by some basicranial structures (Lieberman, 2000; Lieberman et al., 2000a; McCarthy and Lieberman, 2001). Hence in studying the facial shape, one needs to take into account the basicranial morphology.

The studies of Bastir and Rosas (2006) and Gkantidis and Halazonetis (2011), as many others (Kiliaridis, 2006; Rosas et al., 2008; Alarcon et al., 2011; Enlow et al., 2011) were mainly performed to answer to medical issues, for example, malocclusion problems, or to questions linked to the postnatal development of facial structures such as the maxilla or the palate. However, the study of the relationship between midline cranial base, lateral basicranium and face is also crucial in the context of evolution. Throughout hominids evolution, the morphology of the face has undergone major changes that concern, for instance, facial projection, that is, the

degree to which the face projects in front of the cranial base (Lieberman et al., 2000b) or facial prognathism, that is, the protrusion of the lower face relative to the upper face (Lieberman, 2011). These modifications of facial shape are in part driven by evolutionary changes in the shape and the flexion of the basicranium (Ross and Ravosa, 1993; Ross and Henneberg, 1995; Lieberman et al., 2000a; McCarthy, 2001). Hence, the study of the patterns of integration between these modules is of prime interest as they are crucial features with a deep influence on hominids craniofacial evolution (Bolker, 2000; Eble, 2004). Thus, it is of great importance to consider the relationship between the face, the midline cranial base and the lateral basicranium (Bastir and Rosas, 2006) in the context of evolution. Here, we aim to test the integration between midline cranial base, lateral basicranium and face in modern humans and chimpanzees. The comparison between these two genera is of major interest as it permits to root the patterns of integration of modern humans using a taxon which is genetically and phylogenetically very close (Chimpanzee Sequencing and Analysis Consortium, 2005) but morphologically very distinctive (Wood and Richmond, 2000). On one hand, modern humans are characterised by an important endocranial volume and a wide and flexed cranial base linked to an orthognathic and not projected face. On the other hand, chimpanzees possess weaker endocranial volumes, narrow and extended cranial bases associated to prognathic and very projected faces. The study of the patterns and level of integration between midline cranial base, lateral basicranium, and face will permit to assess which part of the basicranium accounts for facial variations in the two taxa. Also, it will allow specifying the role of these structures in the setting of distinct morphologies of modern humans and chimpanzees.

In a major part of craniofacial studies in hominids, the face is defined using two-dimensional (2D) landmarks (Bastir and Rosas, 2006; Bulygina et al., 2006; Rosas et al., 2008; Gkantidis and Halazonetis, 2011). As a consequence, in these studies facial landmarks do not depict the whole face but only the midline face. That is problematic considering that the tested hypothesis concerned the whole face, that is, the midline and lateral parts. In the same way, the landmarks used for the lateral basicranium represent only a projection of the true anatomical points in the sagittal plane and do not correspond to the real 3D nature of this structure. Thus, we work with 3D landmarks in order to improve the characterisation of facial and of the lateral basicranium 3D shape.

In this study, we aim to assess Bastir and Rosas (2006) hypothesis of different patterns of integration between the midline cranial base and the face on one hand and between the lateral basicranium and the face on the other hand. This hypothesis is here tested in modern humans and in chimpanzees. This work is run using 3D landmarks, which allows taking into account the true 3D aspect of the studied structures.

MATERIALS AND METHODS

Definitions

The face is traditionally defined as the superoinferior region between the glabella and base of the mandibular

¹Following Wood and Richmond (2000), in this paper, the term ‘hominid’ corresponds to the common ancestor of Homo, Pan, Gorilla and Pongo and all of its descendants.

symphysis and lies anteroposteriorly between the anterior part of the premaxilla (or mandible) and the posterior maxillary plane (Enlow and Azuma, 1975). In their study of integration between the face and the basicranium, Bastir and Rosas (2006) encompass the mandible in the set of landmarks that described the face. However, previous studies already show a significant relationship between the lateral basicranium and the mandible (Bastir et al., 2004; Bastir and Rosas, 2005). Thus, in our study, we will limit our dataset to the cranial part of the face to reduce the signal linked to the integration between the basicranium and the mandibular ramus and to focus on the relationship between the cranial part of the face and the basicranium.

Material

The study used a sample of 92 crania, including 64 modern humans (*Homo sapiens*) from Belgium including 32 females and 32 males and 28 common chimpanzees including 15 females and 13 males (*Pan troglodytes*). All specimens were considered as adults (i.e., third molars erupted). Crania are housed in various European institutions² as dry specimens (chimpanzees and four modern humans) and cadavers (60 modern humans) and

Specimen acquisition. Each cranium was scanned using a medical computerized tomography (CT) scanner, with a pixel size and a slice thickness adjusted according to specimen cranial size. CT images of each specimen were acquired by two of us (F.G. and W.C.). CT-scan data were computed using Avizo v6.0 software (©Visualization Sciences Group). Bone material was extracted from the virtual volume using automatic thresholding. For dry specimens, this step is relatively straightforward since they present either material information (bone) or empty space. A bone protocol, emphasizing hard versus soft tissues was applied during the scan session for the wet specimens allowing only minor manual corrections to the automatic segmentation for a complete extraction of the bone information. The corrected volumes were then converted into 3D polygonal surfaces for the purposes of our analysis.

Data Acquisition

Landmarks. The morphology of midline cranial base and lateral basicranium and face is described using 3D landmark coordinates. To have comparable measures of integration, midline cranial base and lateral basicranium are represented by similar number of landmarks (Mitteroecker and Bookstein, 2007). Three sets were defined: the first one includes six midsagittal basicranial landmarks illustrating midline cranial base (MidBC; Fig. 1a, Table 1). The second includes seven lateral landmarks characterizing lateral basicranium (LatBC; Fig. 1a, Table 1). They are situated in a 3D space in order to best repre-

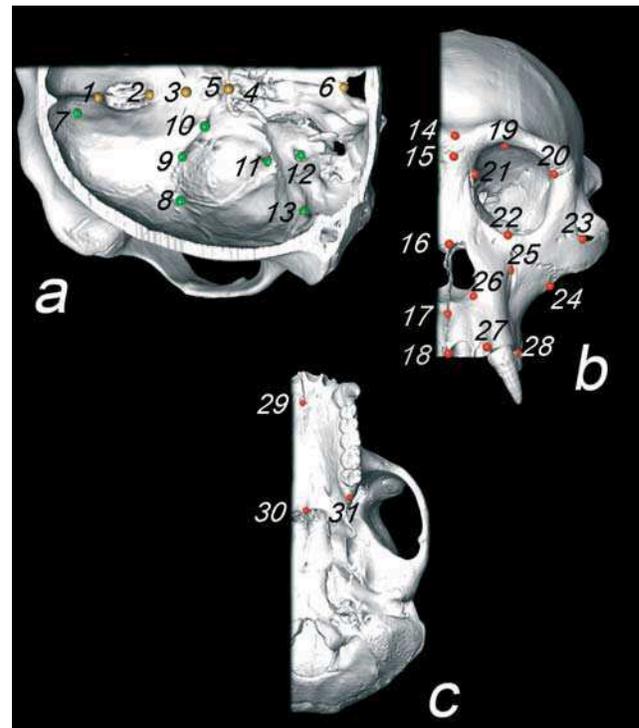


Fig. 1. Landmark locations on the cranium of a chimpanzee. **a.** Dorsal view of a coronal cut showing midline cranial base landmarks (1–6) and lateral basicranium landmarks (7–13). Landmark 4 (sella) is hidden by the dorsum sellae. **b.** Frontal view showing facial landmarks (14–29). **c.** Inferior view showing facial landmarks (29–31).

sent lateral basicranium shape. The third includes 18 midsagittal and lateral landmarks characterizing the morphology of the face (FACE; Fig. 1b,c, Table 1). The chosen landmarks provide relevant descriptors of facial elongation, facial width, proportion (e.g., upper face vs. lower face) and on facial structure organisation such as orbit or nasal aperture locations. For the three sets, landmarks are based on those used by Bastir and Rosas (2006) and on previously used 3D landmarks on the basicranium (Bruner and Ripani, 2008) and on the face (Guy et al., 2003; Cobb and O’Higgins, 2004; Guy et al., 2005; Lieberman et al., 2007; Baab et al., 2010).

Landmarks were placed on 3D surfaces with the Landmark v3.0 software (Wiley et al., 2005). We compute a symmetrical configuration from original landmarks coordinates (Ponce de León and Zollikofer, 2001; Klingenberg et al., 2002) using MorphoJ (Klingenberg, 2011), only midsagittal landmarks and landmarks from the left part of the cranium being used in the analyses. The use of the symmetric shape component is useful to reduce dimensionality in datasets where variables exceed sample size (Singh et al., 2012). To test for landmark repeatability, five specimens of each taxon were sampled twice. Measurement errors were evaluated by a multivariate analysis of variance (MANOVA). No significant differences were found between the repeated samples ($P > 0.1$).

Data Analysis

Raw data. Analyses were carried out using 3D geometric morphometrics (GM) data that facilitate detailed

²The Royal Museum for Central Africa (Tervuren, Belgium), the Anthropologisches Institut und Museum (Zürich, Switzerland) and the Natural History Museum (London, United Kingdom). Depending on their location, specimens were scanned either in the Department of Radiology in Universitair Ziekenhuis (UZ) in Leuven (Belgium), in the Kantonsspital in Winterthur (Switzerland) or in the Hammersmith Hospital in London (United Kingdom).

TABLE 1. Landmark definitions.

Count	Landmark	Definition
1	Foramen caecum	Most anterior inferior point of anterior midline cranial base
2	Posterior cribriform	Midline point at the posterior end of the cribriform plate
3	Sphenoidale	Most superior and posterior midline point on the tuberculum sellae
4	Sella	Midline point at the center of the sella turcica
5	Dorsum sellae	Most superior and posterior midline point on the dorsum sellae
6	Basion	Most anterior and inferior midline point on the margin of the foramen magnum
7	Anterior frontal	Most anterior point of the inner surface of the frontal bone, in the depression formed by the frontal pole
8	Posterior frontal	Point at which the posterior border of the anterior fossa fuses with the endocranial lateral wall
9	Superior orbital fissure	Most superior, anterior, lateral point of the superior orbital fissure on the ridge of the great wing of the sphenoid
10	Anterior clinoid process	Most superior, posterior, medial point of the anterior clinoid process
11	Foramen ovale	Most superior, posterior, lateral point of the margin of the foramen ovale
12	Internal acoustic meatus	Most inferior, anterior, medial point of the margin of the internal acoustic meatus
13	Pyramidal root	Point where the posterior pyramidal ridge meets the temporo-occipital suture
14	Glabelle	Most anterior midline point on the frontal bone at the level of the supraorbital torus
15	Nasion	Midline intersection of nasal and frontal bones
16	Rhinion	Midline point at the inferior end of the internasal suture
17	Nasospinale	Most anterior point on nasal spine
18	Prosthion	Most anterior midline point of the maxillary alveolar process
19	Superior margin of orbit	Midline point of the superior margin of the orbit
20	Frontomolare orbitale	Point where the frontozygomatic suture crosses the inner orbital rim
21	Dacryon	Most superior point at which the lacrimomaxillary suture meets the frontal bone
22	Zygoorbitale	Point at which the zygomaticomaxillary suture meets the orbital rim
23	Jugale	Point in the depth of notch between the temporal and frontal processes of the zygomatic bone
24	Zygomaxillare	Most inferior point of the zygomaticomaxillary suture
25	Infraorbital foramen	Measured at the centre, in the plane of the bone surface
26	Alare	Most lateral point on the margin of the nasal aperture
27	Alveolar I2	Point in the centre of the extern border of the I2 alveolus
28	Alveolar P3	Point in the centre of the extern border of the P3 alveolus
29	Incisive canal	Point in the centre of the incisive canal
30	Staphylion	Point on interpalatal suture corresponding to deepest point of notches at the rear of the palate
31	Posterior alveolar	Most posterior point of the alveolar process on the inferior surface of the maxilla

1–6: midline cranial base, 7–13: lateral basicranium, and 14–31: face. Definitions adapted from Cobb and O’Higgins (2004), Lieberman et al. (2007), Baab et al. (2010) and Bruner and Ripani (2008).

assessment of 3D basicranium and face. The configuration of landmarks coordinates was subjected to GM to depict relationships between midline cranial base, lateral basicranium, and face (Rohlf and Slice, 1990; Bookstein, 1991). This widely used technique allows the quantification and description of the morphological variations within a set of specimens (Penin and Berge, 2001; Ponce de León and Zollikofer, 2001; Guy et al., 2003; Bastir et al., 2004; Cobb and O’Higgins, 2004; Mitteroecker et al., 2004; Bastir et al., 2010; Singh et al., 2012). Additionally, GM analyses allow size and shape to be assessed independently (Bookstein, 1991).

Statistics. We first aim to quantify the potential dissimilarity in the morphological integration patterns. For that purpose, (1) a common Procrustes superimposition of both species was performed for each set of landmarks to carry out the analyses in the same shape spaces (Rohlf and Slice, 1990; Bookstein, 1991), using MorphoJ (Klingenberg, 2011). Procrustes coordinates of MidBC, LatBC and FACE were computed independently. (2) Intraspecific covariation between midline cranial

base and face on one hand and lateral basicranium and face on the other hand were assessed by performing partial least squares (PLS) analyses for each taxon. This method has been shown to be suitable for the study of covariation between two sets of variables (blocks) (Bookstein, 1991; Rohlf and Corti, 2000; Bookstein et al., 2003; Zelditch et al., 2004; Mitteroecker and Bookstein, 2007; Bastir et al., 2010; Bruner et al., 2010; Singh et al., 2012). In our study three blocks were defined, which correspond to the three sets of Procrustes coordinates: block 1 (MidBC) represents midline cranial base, block 2 (LatBC) represents lateral basicranium and block 3 (FACE) represents the face (Fig. 1). The aim of the PLS is to maximise the covariance patterns between two blocks of variables rather than the intra-block variance. PLS describes data in terms of a score for each specimen along a single axis, similar to a principal component that is generated in a PCA. The primary difference is that, unlike principal components, PLS produces pairs of axes. The PLS was performed using MorphoJ software (Klingenberg, 2011). As allometry can inflate measures of integration, the PLS analyses were computed using the residuals of the multivariate regression

of shape coordinates on the logarithm of centroid size as variables (Monteiro, 1999). To quantify potential dissimilarity in the morphological integration patterns, the angles between the PLS vectors of each taxa were measured for each block of landmarks. It provides a straightforward assessment of the possible interspecific differences in morphological integration.

Thereafter, the PLS analyses have been recomputed with Procrustes superimposition performed separately for each taxon (Rohlf and Slice, 1990; Bookstein, 1991). Allometry is a factor that might influence patterns of morphological integration (Klingenberg, 2009). Furthermore, static allometry (Gould, 1966) can be expected between male and female specimens (O'Higgins and Dryden, 1993; Rosas and Bastir, 2002). For these reasons, we tested the influence of size on each set of landmarks for each taxon in our study. We used multivariate regressions of Procrustes coordinates on the logarithm of centroid size (Monteiro, 1999) for each taxon to test for potential influence of size. Multivariate regressions were performed independently for each set of landmarks, that is, MidBC, LatBC, FACE and a set that includes all landmarks pooled together. The PLS analyses were recomputed using (1) shape coordinates and (2) the residuals of the multivariate regression of shape coordinates on the logarithm of centroid size as variables, as allometry is a factor that might influence patterns of morphological integration (Klingenberg, 2009). We used the RV coefficient to measure the correlation resulting from the PLS (Escoufier, 1973). The calculation of this coefficient is equivalent to the calculation of the correlation coefficient of a regression between two variables. The RV coefficient is a measure of the global integration between blocks. It ranges from zero to one with a zero value indicating that the two blocks are independent, and a value of one indicating that they diverge from one another only by a combination of rotation, translation and/or scaling (Klingenberg, 2009; Laffont et al., 2009). The use of the RV coefficient for the measure of the association between two blocks of variables has been recommended in several recent papers, notably because it is calculated directly on covariance and variance rather than on correlation values (Claude, 2008; Klingenberg, 2009; Goswami, 2010; Parsons et al., 2011; Martinez-Abadias et al., 2012). The RV coefficient significance is supported by a permutation test (10,000 iterations) for the null hypothesis of complete independence between the two blocks (Klingenberg, 2011).

RESULTS

Analyses of Morphological Integration Patterns

Homo. In the PLS between midline cranial base and face, increasing positive values indicate an opening of the basicranial angle, an increasing of the length of the MidBC, and a mediolaterally wider and superoinferiorly shorter face (Fig. 2). In the PLS between the lateral basicranium and face, increasing values indicate an anteroposterior augmentation and a mediolateral reduction of the length of the anterior, middle and posterior cranial fossae resulting in an anteroposteriorly longer and mediolaterally narrower basicranium (Fig. 3). It is associated to a mediolaterally narrower and superoinferiorly longer (i.e., dolichocephalic) face. The palate is also longer and more klinorhynch, that is, downwardly oriented.

Pan. For the PLS between midline cranial base and face, increasing values indicate a shorter midline cranial base associated to a superoinferiorly longer and mediolaterally narrower face (Fig. 4). In the PLS between the lateral basicranium and face, positive scores indicate an augmentation of the width and a reduction of the anteroposterior length of the anterior, middle and posterior cranial fossae associated to superoinferiorly longer face (Fig. 5). The pyriform aperture is also shorter and narrower.

Comparison of morphological integration patterns. In the PLS between the midline cranial base and the face, the PLS vectors of *Homo* and *Pan* form an angle of 42.3 degree for block 1 (FACE) and of 82.0 degree for block 2 (MidBC). Hence, integration pattern between the two taxa are clearly distinct for block 2. In the PLS between the lateral cranial base and the face, the values of the angles between the PLS vectors of *Homo* and *Pan* are 43.1 degree for block 1 (FACE) and 78.2 degree for block 2 (LatBC). There is also a clear difference in the integration pattern for block 2. The angles values are high, at least for block 2 in both PLS which suggests the need for independent analyses. Thus, the PLS analyses are recomputed with Procrustes superimposition performed separately for each taxon (see below).

Allometry—Regression analysis

The multivariate regressions of Procrustes coordinates (dependant variables) on size (Log CS—independent variables) show a significant influence of size for all the set of landmarks in modern humans (Table 2). For chimpanzees, the influence of size is not significant for the midline cranial base and is significant for all the others set of landmarks.

Independent PLS

A summary of the PLS results for each taxon, with and without removing the effects of allometry is presented in Table 3. Allometry affects neither the level of covariation (Table 3) nor the patterns of integration. The morphological integration patterns of the PLS with independent Procrustes superimposition are similar to those of the PLS with common Procrustes superimposition (Figs. 3–5). Hence, for reasons of concision and clarity, we do not present the figures of the results of the PLS with independent Procrustes superimposition in order to not lengthen uselessly the paper.

Homo. In the PLS between midline cranial base and face, the RV coefficient is nonsignificant with (RV=0.14; $P=0.45$) and without the effects of size (RV=0.15; $P=0.27$). In the PLS between the lateral basicranium and face, the covariation between the two blocks is marginally significant, that is, significant at $P\leq 0.10$ (Gkantiadis and Halazonetis, 2011), with (RV=0.20; $P=0.08$) and without (RV=0.19; $P=0.08$) the effects of size.

In summary, in modern humans, there is no significant relationship between midline cranial base and facial morphology. At the contrary, a marginally significant correlation exists between lateral basicranium and facial shape.

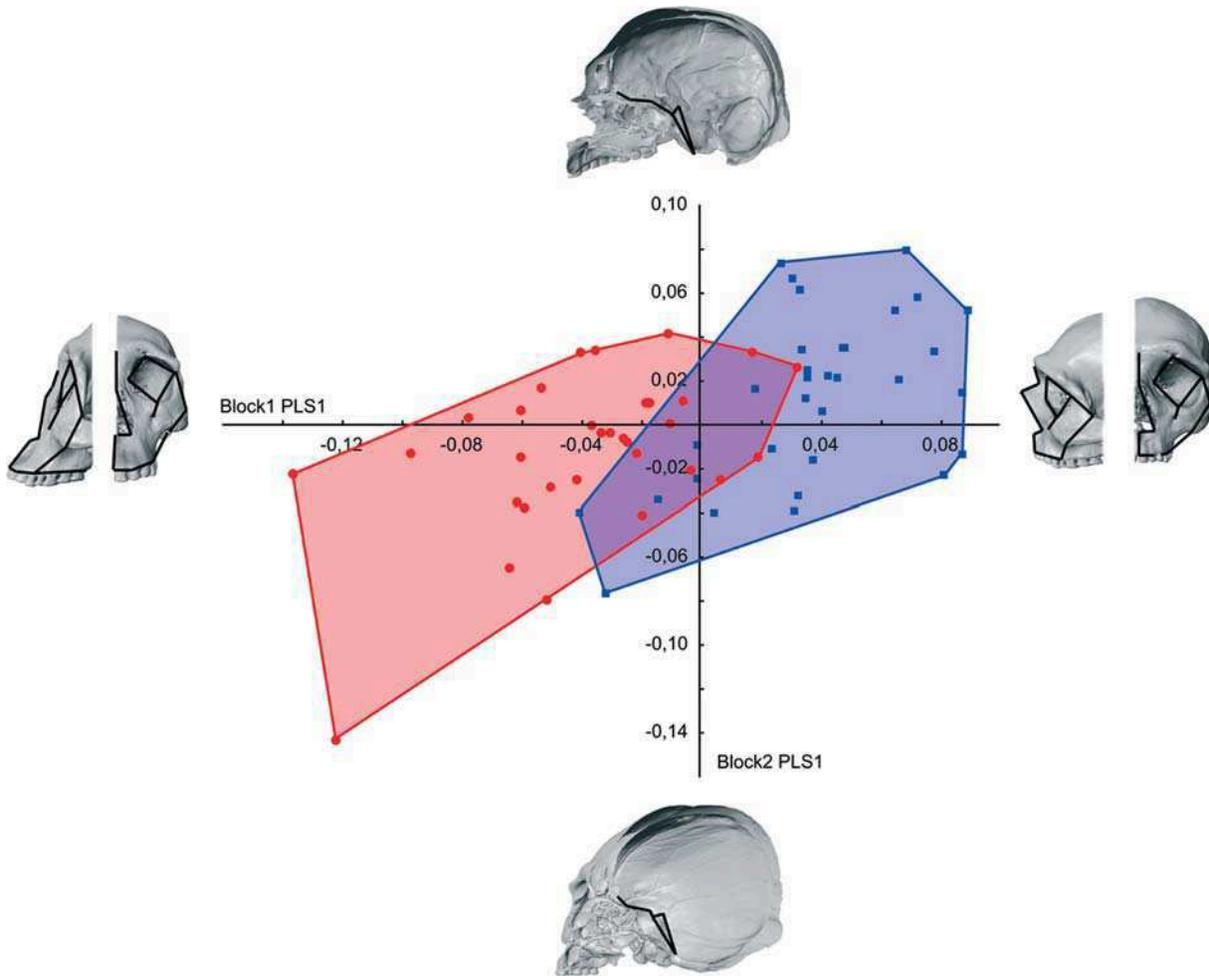


Fig. 2. PLS of midline cranial base (sagittal view) and face (sagittal and frontal views) after removing allometry in *Homo*. In the PLS with independent Procrustes superimposition, $RV=0.15$; $P=0.27$. Red circles: Female, blue squares: Male. Convex hulls gather specimens from each sex. Wireframes show the shape changes along each singular axis.

Pan. As in modern humans, the relationship between midline cranial base and face is not significant with ($RV=0.23$; $P=0.80$) and without the effects of size ($RV=0.27$; $P=0.42$). In the PLS between the lateral basicranium and face, the covariation between the two blocks is statically significant, that is, significant at $P \leq 0.05$, (Gkantiadis and Halazonetis, 2011), with ($RV=0.38$; $P=0.05$) and without ($RV=0.39$; $P=0.02$) the effects of size.

Like in modern humans, in chimpanzees there is no correlation between the midline cranial base and the face while the correlation is significant between lateral basicranium and face. However, the patterns of integration of the two taxa are different.

DISCUSSION

Lateral Basicranium and Face

Our study shows that in modern humans and in chimpanzees, the shape of the lateral basicranium plays an important and significant role in the integration patterns between the face and the cranial base. Concerning the

relationship between the lateral basicranium and face in modern humans, our work confirms that a superoinferior reduction of the face is associated to an anteroposteriorly reduction of the basicranium (Bastir and Rosas, 2006). Our study also highlights that, in the context of this covariation, a mediolateral widening of the face is associated to a mediolateral widening of the cranial fossae. This is in line with previous hypotheses concerning the relationship between facial width and basicranial width (Enlow and Hans, 1996; Lieberman et al., 2000b) in modern humans. More globally, our results underscore the fundamental role of basicranium and face 3D shape in the pattern of integration between these two structures. The relationship between lateral basicranium and face is also significant in chimpanzees. However, the pattern integration is different from that of modern humans.

Midline Cranial Base and Face

Modern humans and chimpanzees both exhibit a non-significant relationship between midline cranial base

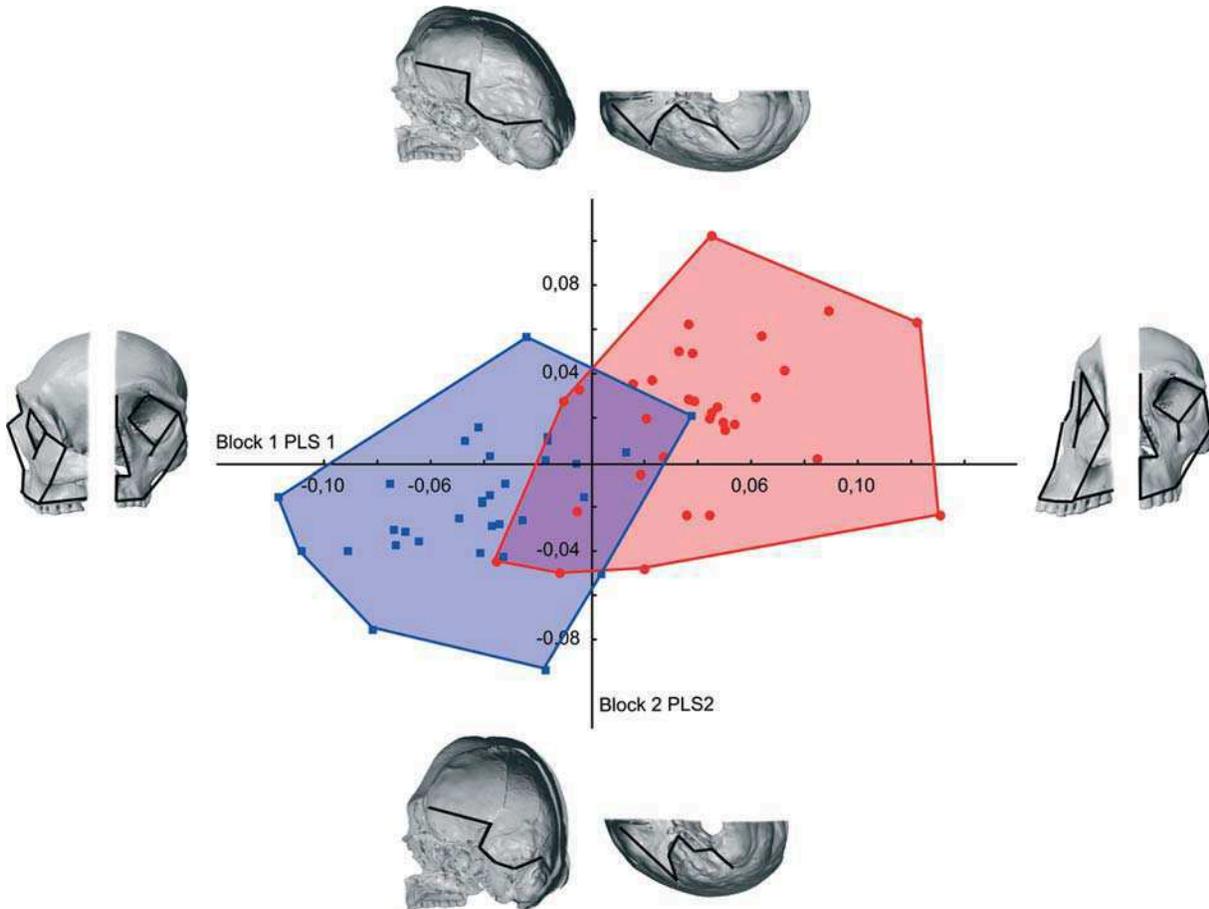


Fig. 3. PLS of lateral basicranium (sagittal and superior views) and face (sagittal and frontal views) after removing allometry in *Homo*. In the PLS with independent Procrustes superimposition, $RV=0.19$; $P=0.08$. Red circles: Female, blue squares: Male. Convex hulls gather specimens from each sex. Wireframes show the shape changes along each singular axis.

and face. If sample size is responsible for that, it might be interesting to strengthen our results using a more important set of specimens, in order to see if the observed patterns of integration are biologically meaningful or are just random correlations. It has already been attested for adult modern humans (Bastir and Rosas, 2006; Gkantidis and Halazonetis, 2011) as opposed to children (Gkantidis and Halazonetis, 2011). This feature tends to show that the midsagittal flexion of the basicranium alone, can not explain the facial morphology. Midline cranial base must be associated to facial orientation (Neaux, original data) or to the lateral basicranium to show a significant relationship with facial shape.

Differences in the Integration of Midline and Lateral Basicranium

Modern humans and chimpanzees both exhibit a significant relationship between lateral basicranium and face and a nonsignificant relationship between midline cranial base and face. Hence, the levels of integration seem comparable in these taxa, and the genetic underpinnings of the developmental pathways that translate the gene products into morphological structures might

be inherited by a common ancestor (Klingenberg, 2008). However, the patterns of integration between facial and basicranial structures are somewhat different with, for instance, an augmentation of the facial width and a reduction of facial height linked to an increase of the basicranial width in *Homo* while in *Pan* it is related to a reduction of basicranial width. From a common level of tight relationship between lateral basicranium and face, each taxon may develop different patterns of integration along their respective evolution from a separation of at least 7 Ma (Brunet et al., 2002; Guy et al., 2005; Langergraber et al., 2012). Several developmental or functional factors may have caused modification in the integration patterns of *Homo* and *Pan*. Thus, the differences in the rate of basicranial development between modern humans and chimpanzees may generate differences in the patterns of integration (Lieberman and McCarthy, 1999). Indeed, patterns of integration are partly setting up during prenatal and postnatal development. Thus, the differences in timing of basicranial and craniofacial development of *Homo* and *Pan* could explain the differences in the patterns of integration. From a developmental and evolutionary point of view, the important augmentation of the endocranial volume during

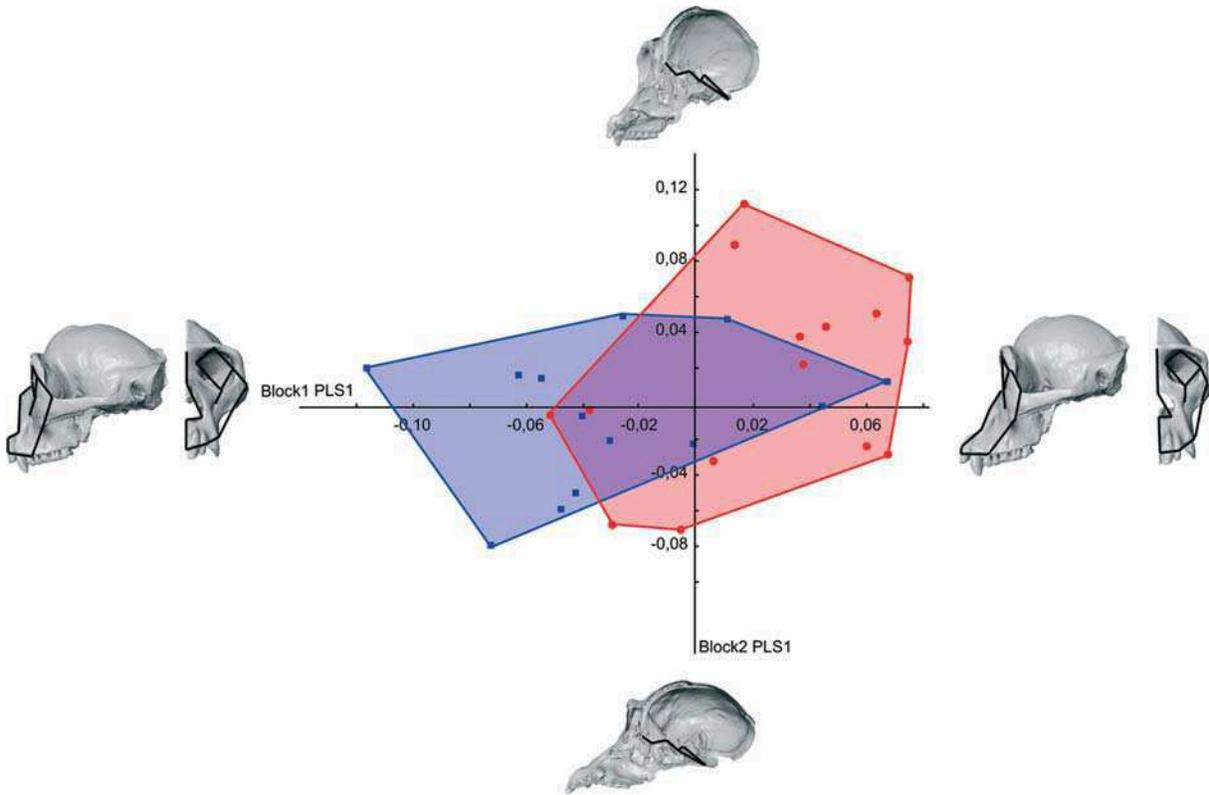


Fig. 4. PLS of midline cranial base (sagittal view) and face (sagittal and frontal views) after removing allometry in *Pan*. In the PLS with independent Procrustes superimposition, $RV=0.27$; $P=0.42$. Red circles: Female, blue squares: Male. Convex hulls gather specimens from each sex. Wireframes show the shape changes along each singular axis.

hominids evolution (Lieberman, 2011) leads to important changes in the relationship between the basicranium and the face and thus, to major modifications of the integration patterns between these two structures. Indeed, changes in neurocranial and basicranial size and shape, linked to the augmentation of brain volume modify deeply and alter the patterns of integration between these structures and the face. Also, differences in masticatory functions between *Homo* and *Pan* can be an alternative explanation for the changes in the patterns of integration between the face and the lateral basicranium as the mandible is in anatomical contact and share functions with these two structures (McCollum and Ward, 1997; Macho et al., 2005). Thus, the differences in diet and in masticatory functions of *Homo* and *Pan*, that imply modification in morphological structures such as the mandible, may play a part in changes of the observed patterns. Hence, several developmental or functional changes could have played a part in the modification of the patterns of integration of *Pan* and *Homo*, throughout their respective evolution. In this case, the changes seem to have influenced the pattern of integration but not the level of integration between the craniofacial structures of *Homo* and *Pan*. This important result shows that pattern and level of integration may be two different and eventually independent processes that must be taken into account separately in future studies. These different patterns of integration between

the lateral basicranium and the face in *Homo* and *Pan* may have implication for the evolvability of craniofacial structures (Wagner and Altenberg, 1996). Indeed, an important level of integration brings evolutionary constraint which can concentrate variations, and thus evolution, along certain directions (Klingenberg, 2010). Here, the differences in the patterns of integration could have brought different evolutionary constraints, and thus, different preferential directions of variation for *Homo* and *Pan*. That may partly account for their significant facial and basicranial shape differences. The fact that changes in morphological structures may bring changes in the patterns of integration also raises the major question of the influence of shape in the establishment and the evolution of these patterns of integration. Indeed, it is still unclear whether the initial shape of a structure influences the evolution of the patterns of integration or if, at the contrary, the integration has a strong influence on the morphological structure and can deeply change shapes.

These results have also consequences for the understanding of modern humans species-specific facial characteristics. Our study shows that in modern humans only, the reduction of the basicranial relative length, and thus the augmentation of basicranial, and endocranial, globularity (Bienvenu et al., 2011) is linked to a reduction of the length of the inferior face, and to a more orthognathic face. Thus, the augmentation of the brain

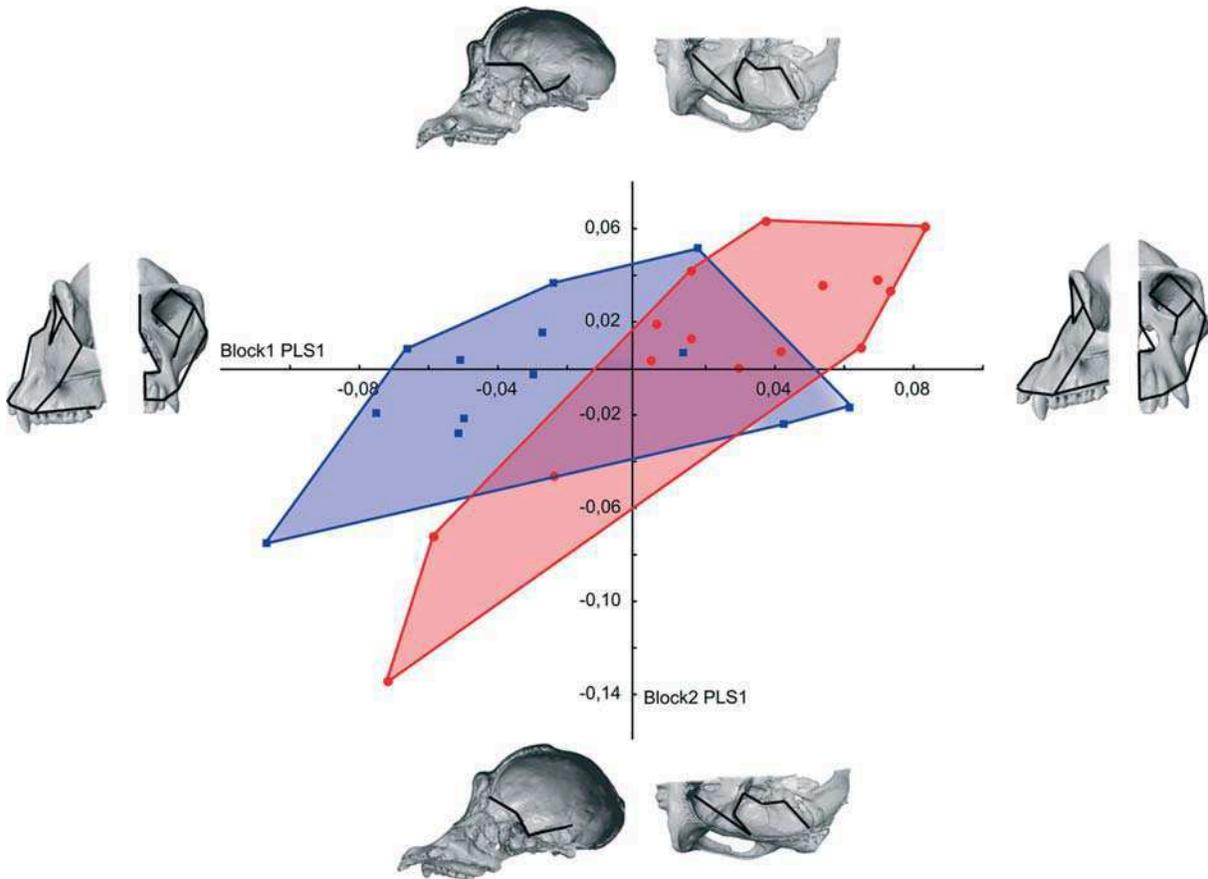


Fig. 5. PLS of lateral basicranium (sagittal and superior views) and face (sagittal and frontal views) after removing allometry in *Pan*. In the PLS with independent Procrustes superimposition, $RV=0.39$; $P=0.02$. Red circles: Female, blue squares: Male. Convex hulls gather specimens from each sex. Wireframes show the shape changes along each singular axis.

globularity is related to a reduction of facial protrusion and length in *Homo*. This pattern is not observed in *Pan*. This observation is in line with previous hypotheses concerning the relationship between the basicranial flexion, which is deeply influenced by the size and the shape of the brain (Ross and Ravosa, 1993; Ross and Henneberg, 1995; Bastir et al., 2010), and the orientation, rotation, and projection of the face (Lieberman et al., 2000b; Lieberman, 2011). Lieberman et al. (2000b) defined two constraints between the basicranial flexion and the face: the roof of the orbits is also the floor of the anterior cranial fossa (orbital part of the frontal bone and lesser wings of the sphenoid), and the junction between the middle cranial fossa and the maxilla (ethmomaxillary complex) is almost always perpendicular to the axis of the orbits (Enlow and Azuma, 1975; McCarthy and Lieberman, 2001). The result of these two constraints is that a bigger and more globular brain which leads to a flexion of the basicranium, that is, a decrease of the value of the cranial base angle, should also lead to a rotation of the face beneath the anterior cranial fossa (Lieberman et al., 2000b; Lieberman, 2011). Thus, during evolution, the increase of the size and globularity of the brain, may play a part not only in basicranial flexion

but also in the length and the orientation of the hominins face, resulting in a short, orthognathic and not projected face (Bastir et al., 2010). This result is of major interest for a better comprehension of how modern humans acquired their facial characteristics.

It has been assessed that, in modern humans, the differences in the integration of midline and lateral basicranium are due to differences in the time of growth and development as, the midline basicranium finishes its

TABLE 2. Multivariate regressions of shape on size (lnCS) for all landmarks (All), midline cranial base (MidBC), lateral basicranium (LatBC), and face (FACE).

	<i>Homo</i>		<i>Pan</i>	
	Variance explained (%)	<i>P</i> value	Variance explained (%)	<i>P</i> value
All	4.3	0.00	6.1	0.02
MidBC	4.3	0.01	5.9	0.13
LatBC	7.3	0.00	7.1	0.04
FACE	4.4	0.00	6.6	0.03

TABLE 3. Results of the PLS analyses between midline cranial base (MidBC) and face (FACE) and between lateral basicranium (LatBC) and face (FACE) in modern humans and chimpanzees.

Taxon	Blocks	RV coefficient	P value	Covariance explained (%)
<i>Homo</i>	MidBC—FACE	0.14/0.15	0.45/0.27	41.2/39.3
	LatBC—FACE	0.20/0.19	0.08/0.08	30.3/41.5
<i>Pan</i>	MidBC—FACE	0.23/0.27	0.80/0.42	31.7/35.9
	LatBC—FACE	0.38/0.39	0.05/0.02	42/45.5

RV values in bold are statistically significant at $P < 0.10$ (Gkantidis and Halazonetis, 2011). In each case, first value is with the effect of size, second value is without the effect of size.

growth early and the lateral basicranium later, along with the face (Bastir and Rosas, 2006; Bastir et al., 2006; Gkantidis and Halazonetis, 2011). However, these difference between the midline and the lateral basicranium is not present in chimpanzees where the extension of the midline cranial base is prolonged postnatally (Lieberman and McCarthy, 1999). Thus, the time of common development may not be the only reason for the differences of integration between the midline and the lateral basicranium. Other factors such as the importance of anatomical contact between the structures must be taken into account (Bastir and Rosas, 2006). Indeed, the surface of contact between the lateral basicranium and the face is more important than between the midline cranial base and the face. The lateral basicranium and the face are also anatomically and functionally linked via the masticatory system (e.g., the mandible).

A significant relationship between the face, including the mandible, and the lateral basicranium, has already been detected in previous papers (Bastir et al., 2004; Bastir and Rosas, 2005, 2006; Gkantidis and Halazonetis, 2011). Our study demonstrates that in modern humans and chimpanzees, when the mandible is not considered, there is still a significant covariation between the face and the lateral part of the basicranium that must be taken into account. It has already been suggest that there exists a strong relationship between the anterior part of basicranium and the face which together formed a “facial block,” composed of the frontal lobes, the anterior cranial base and floor and the ethmomaxillary complex, that is, the ethmoid, maxilla and palatine (Enlow and Hans, 1996; Lieberman et al., 2000b; McCarthy and Lieberman, 2001). Our study, showing an important and significant integration between the lateral basicranium and the cranial part of the face is in line with this hypothesis.

This study demonstrates that modern humans and chimpanzees exhibit nonsignificant relationship between the midline basicranium and the face. At the contrary, both genera display significant but also very different relationships between the lateral basicranium and the face. These results underscore the essential role of lateral basicranial shape in the evolution of the shape of the cranial part of the face for both taxa. They also show differences in the patterns of integration that can be explain by the developmental and morphological specificities of each taxon, acquired throughout their distinct evolutions. A better comprehension of the genetic, developmental and functional mechanisms that enabled the setting of these different patterns of integration will permit crucial improvements for the comprehension of the modifications of craniofacial structures throughout evolution.

ACKNOWLEDGEMENTS

The author wish to thank the following institutions and people for allowing us the access to their specimens or their data: Mr. W. Wendelen of the Royal Museum for Central Africa (Tervuren, Belgium), Pr. C.P.E. Zollikofer and Dr. M. Ponce de León of the Anthropologisches Institut und Museum (Zürich, Switzerland) and the Natural History Museum (London, United Kingdom). They also thank the following people and facilities for the CT-scans data acquisition: the Department of Radiology of UZ Leuven (Leuven, Belgium), the Kantonsspital Winterthur (Winterthur, Switzerland) and the Hammer-smith Hospital (London, United Kingdom). They thank two anonymous reviewers for their very valuable comments on earlier drafts of this manuscript.

LITERATURE CITED

- Ackermann RR. 2005. Ontogenetic integration of the hominoid face. *J Hum Evol* 48:175–197.
- Alarcon JA, Bastir M, Rosas A, Molero J. 2011. Chincup treatment modifies the mandibular shape in children with prognathism. *Am J Orthod Dentofacial Orthop* 140:38–43.
- Baab KL, Freidline SE, Wang SL, Hanson T. 2010. Relationship of cranial robusticity to cranial form, geography and climate in *Homo sapiens*. *Am J Phys Anthropol* 141:97–115.
- Bastir M, Rosas A. 2005. Hierarchical nature of morphological integration and modularity in the human posterior face. *Am J Phys Anthropol* 128:26–34.
- Bastir M, Rosas A. 2006. Correlated variation between the lateral basicranium and the face: a geometric morphometric study in different human groups. *Arch Oral Biol* 54:814–824.
- Bastir M, Rosas A, Kuroe K. 2004. Petrosal orientation and mandibular ramus breadth: evidence for an integrated petroso-mandibular developmental unit. *Am J Phys Anthropol* 123:340–350.
- Bastir M, Rosas A, O’Higgins P. 2006. Craniofacial levels and the morphological maturation of the human skull. *J Anat* 209:637–654.
- Bastir M, Rosas A, Stringer C, Cuétara JM, Kruszynski R, Weber GW, Ross CF, Ravosa M. 2010. Effects of brain and facial size on basicranial form in human and primate evolution. *J Hum Evol* 58:424–431.
- Bienvenu T, Guy F, Coudyzer W, Gilissen E, Roualdès G, Vignaud P, Brunet M. 2011. Assessing endocranial variations in great apes and humans using 3D data from virtual endocasts. *Am J Phys Anthropol* 145:231–246.
- Bolker JA. 2000. Modularity in development and why it matters to evo-devo. *Am Zool* 40:770–776.
- Bookstein FL. 1991. Morphometrics tools for landmark data: geometry and biology. London: Cambridge University Press.
- Bookstein FL, Gunz P, Mitteroecker P, Prossinger H, Schaefer K, Seidler H. 2003. Cranial integration in *Homo*: Singular warps analysis of the midsagittal plane in ontogeny and evolution. *J Hum Evol* 44:167–187.

- Bruner E, Martin-Loeches M, Colom R. 2010. Human midsagittal brain shape variation: patterns, allometry and integration. *J Anat* 216:589–599.
- Bruner E, Ripani M. 2008. A quantitative and descriptive approach to morphological variation of the endocranial base in modern humans. *Am J Phys Anthropol* 137:30–40.
- Brunet M, Guy F, Pilbeam D, Mackaye HT, Likius A, Ahounta D, Beauvilain A, Blondel C, Bocherens H, Boisserie J-R, DeBonis L, Coppens Y, Dejax J, Denys C, Düringer P, Eisenmann V, Fanone G, Fronty P, Geraads D, Lehmann T, Lihoreau F, Louchart A, Mahamat A, Merceron G, Mouchelin G, Otero O, Campomanes PP, Ponce de León M, Rage J-C, Sapanet M, Schuster M, Sudre J, Tassy P, Valentin X, Vignaud P, Viriot L, Zazzo A, Zollikofer C. 2002. A new hominid from the Upper Miocene of Chad, Central Africa. *Nature* 418:145–151.
- Bulygina E, Mitteroecker P, Aiello L. 2006. Ontogeny of facial dimorphism and patterns of individual development within one human population. *Am J Phys Anthropol* 131:432–443.
- Cheverud JM. 1982. Phenotypic, genetic, and environmental morphological integration in the cranium. *Evolution* 36:499–516.
- Chimpanzee sequencing and analysis consortium. 2005. Initial sequence of the chimpanzee genome and comparison with the human genome. *Nature* 437:69–87.
- Claude J. 2008. *Morphometrics with R*. New-York: Springer.
- Cobb SN, O'Higgins P. 2004. Hominins do not share a common post-natal facial ontogenetic shape trajectory. *J Exp Zool (Mol Dev Evol)* 302B:302–321.
- Eble GJ. 2004. The macroevolution of phenotypic integration. In: Pigliucci M, Preston K, editors. *Phenotypic integration: studying the ecology and evolution of complex phenotypes*. Oxford: Oxford University Press.
- Enlow DH, Azuma M. 1975. Functional growth boundaries in the human and mammalian face. In: Bergsma D, editor. *Morphogenesis and malformation of face and brain*. New-York: Alan R. Liss. p 217–230.
- Enlow DH, Hans MG. 1996. *Essentials of facial growth*. Philadelphia, London, New York: Saunders Company.
- Enlow DH, Hans MG, Valiathan M. 2011. An introduction to human craniofacial growth and development. In: Gill DS, Naini FB, editors. *Orthodontics: principles and practice*. Oxford: Wiley-Blackwell.
- Escoufier Y. 1973. Le traitement des variables vectorielles. *Biometrics* 29:751–760.
- Gkantidis N, Halazonetis DJ. 2011. Morphological integration between the cranial base and the face in children and adults. *J Anat* 218:426–438.
- Goswami A. 2010. Methods for studying morphological integration and modularity. In: Alroy J, Hunt G, editors. *Quantitative methods in paleobiology: the paleontological society*. p 213–243.
- Gould SJ. 1966. Allometry and size in ontogeny and phylogeny. *Biol Rev Camb Philos Soc* 41:87–640.
- Guy F, Brunet M, Schmittbuhl M, Viriot L. 2003. New approaches in Hominoid taxonomy: morphometrics. *Am J Phys Anthropol* 121:198–218.
- Guy F, Lieberman DE, Pilbeam D, Ponce de León M, Likius A, Mackaye HT, Vignaud P, Zollikofer C, Brunet M. 2005. Morphological affinities of the *Sahelanthropus tchadensis* (Late Miocene hominid from Chad) cranium. *Proc Natl Acad Sci USA* 102:18836.
- Kiliaridis S. 2006. The importance of masticatory muscle function in dentofacial growth. *Semin Orthod* 12:110–119.
- Klingenberg CP. 2008. Morphological integration and developmental modularity. *Ann Rev Ecol Syst* 39:115–132.
- Klingenberg CP. 2009. Morphometric integration and modularity in configurations of landmarks: tools for evaluating a priori hypotheses. *Evol Dev* 11:405–421.
- Klingenberg CP. 2010. Evolution and development of shape: integrating quantitative approaches. *Nature* 465:623–635.
- Klingenberg CP. 2011. MORPHOJ: an integrated software package for geometric morphometrics. *Mol Ecol Resour* 11:353–357.
- Klingenberg CP, Barluenga M, Meyer A. 2002. Shape analysis of symmetric structures: quantifying variation among individuals and asymmetry. *Evolution* 56:1909–1920.
- Laffont R, Renvoise E, Navarro N, Alibert P, Montuire S. 2009. Morphological modularity and assessment of developmental processes within the vole dental row (*Microtus arvalis*, Arvicolinae, Rodentia). *Evol Dev* 11:302–311.
- Langergraber KE, Prüfer K, Rowney C, Boesch C, Crockford C, Fawcett K, Inoue E, Inoue-Muruyama M, Mitani JC, Muller MN, Robbins MM, Schubert G, Stoinski TS, Viola B, Watts D, Wittig RM, Wrangham RW, Zuberbühler K, Pääbo S, Vigilant L. 2012. Generation times in wild chimpanzees and gorillas suggest earlier divergence times in great ape and human evolution. *Proc Natl Acad Sci USA* 109:15716–15721.
- Lieberman DE. 2000. Ontogeny, homology, and phylogeny in the Hominid craniofacial skeleton: the problem of the browridge. In: O'Higgins P, Cohn M, editors. *Development, growth and evolution*. London: Academic Press. p 85–122.
- Lieberman DE. 2011. *The evolution of the human head*. Cambridge: The Belknap Press of Harvard University Press.
- Lieberman DE, Carlo J, Ponce de León M, Zollikofer CPE. 2007. A geometric morphometric analysis of heterochrony in the cranium of chimpanzees and bonobos. *J Hum Evol* 52:647–662.
- Lieberman DE, McCarthy RC. 1999. The ontogeny of cranial base angulation in humans and chimpanzees and its implications for reconstructing pharyngeal dimensions. *J Hum Evol* 36:487–517.
- Lieberman DE, Pearson OM, Mowbray KM. 2000a. Basicranial influence on overall cranial shape. *J Hum Evol* 38:291–315.
- Lieberman DE, Ross CF, Ravosa MJ. 2000b. The Primate cranial base: ontogeny, function and integration. *Yearb Phys Anthropol* 48:117–169.
- Macho GA, Shimizu D, Jiang Y, Spears IR. 2005. *Australopithecus anamensis*: A finite-element approach to studying the functional adaptations of extinct hominins. *Anat Rec* 283:310–318.
- Martinez-Abadias N, Esparza M, Sjøvold T, Gonzalez-Jose R, Santos M, Hernandez M, Klingenberg CP. 2012. Pervasive genetic integration directs the evolution of the human skull shape. *Evolution* 66:1010–1023.
- McCarthy RC, Lieberman DE. 2001. Posterior maxillary (PM) plane and anterior cranial architecture in Primates. *Anat Rec* 264:247–260.
- McCarthy RC. 2001. Anthropoid cranial base architecture and scaling relationships. *J Hum Evol* 40:41–66.
- McCollum MA, Ward SC. 1997. Subnasalveolar anatomy and hominoid phylogeny: evidence from comparative ontogeny. *Am J Phys Anthropol* 102:377–405.
- Mitteroecker P, Bookstein F. 2007. The conceptual and statistical relationship between modularity and morphological integration. *Syst Biol* 56:818–836.
- Mitteroecker P, Gunz P, Bernhard M, Schaefer K, Bookstein FL. 2004. Comparison of cranial ontogenetic trajectories among great apes and humans. *J Hum Evol* 46:679–698.
- Monteiro LR. 1999. Multivariate regression models and geometric morphometrics: The search for causal factors in the analysis of shape. *Syst Biol* 48:192–199.
- O'Higgins P, Dryden IL. 1993. Sexual dimorphism in hominoids: further studies of craniofacial shape differences in *Pan*, *Gorilla* and *Pongo*. *J Hum Evol* 24:183–205.
- Olson EC, Miller RL. 1958. *Morphological integration*. Chicago: University Of Chicago Press.
- Parsons TE, Schimdt EJ, Boughner JC, Jamniczky HA, Marcucio RS, Hallgrímsson B. 2011. Epigenetic integration of the developing brain and face. *Dev Dynam* 240:2233–2244.
- Penin X, Berge C. 2001. Étude des hétérochronies par superposition procrustes: application aux crânes de primates Hominoidea: Hétérochronies and procrustes superimposition: application to the skulls of primates Hominoidea. *C R Acad Sci [III]* 324:87–93.
- Polanski JM, Franciscus RG. 2006. Patterns of craniofacial integration in extant *Homo*, *Pan* and *Gorilla*. *Am J Phys Anthropol* 131:38–49.
- Ponce de León M, Zollikofer CPE. 2001. Neanderthal cranial ontogeny and its implications for late hominid diversity. *Nature* 412:534–538.
- Rohlf FJ, Corti M. 2000. Use of two-block partial least-squares to study covariation in shape. *Syst Biol* 49:740–753.

- Rohlf F, Slice DE. 1990. Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. *Syst Zool* 39:40–59.
- Rosas A, Bastir M, Alarcon JA, Kuroe K. 2008. Thin-plate spline analysis of the cranial base in African, Asian and European populations and its relationship with different malocclusions. *Arch Oral Biol* 53:826–834.
- Rosas A, Bastir M. 2002. Thin-plate spline analysis of allometry and sexual dimorphism in the human craniofacial complex. *Am J Phys Anthropol* 117:236–245.
- Ross C, Henneberg MJ. 1995. Basicranial flexion, relative brain size, and facial kyphosis in *Homo sapiens* and some fossil Hominids. *Am J Phys Anthropol* 98:575–593.
- Ross CF, Ravosa MJ. 1993. Basicranial flexion, relative brain size, and facial kyphosis in nonhuman primates. *Am J Phys Anthropol* 91:305–324.
- Singh N, Harvati K, Hublin J-J, Klingenberg CP. 2012. Morphological evolution through integration: A quantitative study of cranial integration in *Homo*, *Pan*, *Gorilla* and *Pongo*. *J Hum Evol* 62:155–164.
- Wagner GP. 1996. Homologues, natural kinds and the evolution of modularity. *Amer. Zool.* 36:36–43.
- Wagner GP, Altenberg L. 1996. Perspective: complexe adaptations and the evolution of evolvability. *Evolution* 50:967–976.
- Wiley DF, Amenta N, Alcantara DA, Ghosh D, Kil JY, Delson E, Harcourt-Smith W, Rohlf FJ, John KS, Hamann B, Motani R, Frost S, Rosenberger AL, Tallman L, Disotell T, O'Neill R. 2005. Evolutionary morphing. In: *Proceedings of IEEE Visualization 2005 (VIS'05)*. p 431–438.
- Wood B, Richmond BG. 2000. Human evolution: taxonomy and paleobiology. *J Anat* 197:19–60.
- Zelditch ML, Swiderski DL, Sheets HD, Fink WL. 2004. *Geometric morphometrics for biologists: a primer*. New-York: Elsevier Academic Press.

