



HAL
open science

Quantification de l'évolution morphologique du crâne des Hominidés et hétérochronies

Jean Chaline, Bruno David, Françoise Magniez-Jannin, Anne Dambricourt
Malassé, Didier Marchand, Frédéric Courant, Jean-Jacques Millet

► **To cite this version:**

Jean Chaline, Bruno David, Françoise Magniez-Jannin, Anne Dambricourt Malassé, Didier Marchand, et al.. Quantification de l'évolution morphologique du crâne des Hominidés et hétérochronies. Comptes rendus de l'Académie des sciences. Série IIa, Sciences de la terre et des planètes, 1998, 326, pp.291-298. halshs-00428730

HAL Id: halshs-00428730

<https://shs.hal.science/halshs-00428730>

Submitted on 9 Nov 2009

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

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

Quantification de l'évolution morphologique du crâne des Hominidés et hétérochronies

Quantification of the morphological evolution of the Hominid skull and heterochronies

Jean CHALINE^{1*}, Bruno DAVID¹, Françoise MAGNIEZ-JANNIN¹, Anne DAMBRICOURT MALASSÉ²,
 Didier MARCHAND¹, Frédéric COURANT¹ et Jean-Jacques MILLET²

¹ Centre des sciences de la Terre, laboratoire de préhistoire de l'EPHE, UMR CNRS 5561, Université de Bourgogne, 6, bd Gabriel, 21000 Dijon, France

² UMR CNRS 9948, Institut de paléontologie humaine, 1, rue René-Panhard, 75013 Paris, France

ABSTRACT

Comparisons of adult skulls of various species of great apes, fossil hominids and modern humans in the sagittal, Francfort and ortho-sagittal planes reveal a series of three separate organisation plans: 'Great Ape', 'Australopithecine' and 'Homo', the latter including primitive men (*Homo ergaster-erectus-neandertalensis*) and modern humans (*Homo sapiens*). Morphological changes between these plans are quantified for the first time here by vector fields. This study confirms the existence of cranio-facial contraction, which occurs as a series of leaps. The juvenile morphology of the great ape skull is broadly preserved in adult *Homo sapiens*, suggesting that numerous heterochronies have occurred in mosaic during ontogeny (hypermorphosis, hypomorphosis, post-displacements). © Académie des sciences / Elsevier, Paris.

Keywords: Apes, Hominids, Cranio-facial contraction, Procrustes methods, Heterochronies

RÉSUMÉ

Les comparaisons réalisées entre des crânes d'individus adultes de diverses espèces de singes supérieurs, d'hommes fossiles et modernes dans les plans sagittal, Francfort et orthosagittal, révèlent la succession de trois plans d'organisation distincts : « Singe supérieur », « Australopithèque », et « Homo », renfermant les hommes archaïques (*Homo ergaster - erectus - neandertalensis*) et les hommes modernes (*Homo sapiens*). Les changements morphologiques entre ces plans sont quantifiés pour la première fois par des champs vectoriels. Cette étude confirme l'existence d'une contraction crânio-faciale qui s'effectue par à-coups. Au niveau du crâne, la morphologie juvénile du singe supérieur est globalement conservée chez l'adulte d'*Homo sapiens*, ce qui implique un jeu complexe d'hétérochronies (hypermorphose, hypomorphose, post-déplacements). © Académie des sciences / Elsevier, Paris.

Mots clés : Singes supérieurs, Hominidés, Contraction crânio-faciale, Méthodes Procrustes, Hétérochronies

ABRIDGED VERSION

1. Introduction

This study is based on geometric morphometry and covers 16 skulls of different species of great apes, fossil hominids and modern humans. Shape differences were modeled by superposition methods ('Procrustes methods'). The specimens are

represented by a set of 22 landmarks (figure 1). Measurements were made with a 3D Digitizer (HyperspaceTM) in three orthogonal views of the skull corresponding to the sagittal plane, the Francfort plane and the ortho-sagittal plane. The analytical processing was done in 2D after projecting the landmarks onto the three reference planes, allowing standard representation of

Note présentée par Jean Dercourt.

Note remise le 15 décembre 1997, acceptée après révision le 2 février 1998.

* E-mail : jchaline@satie.u-bourgogne.fr

the shape changes. The difference between two specimens was expressed as a vector field (Rohlf and Bookstein, 1990). Comparisons were made with the Procrustes 2.0 program (David and Laurin, 1992) using the LSTRA option (based on a least square fit: Sneath, 1967). Multiple comparisons (involving all the specimens) were undertaken using the sum of the squared vector lengths ($\Sigma\Delta^2$) to characterize the overall shape differences between each pair of specimens. The $\Sigma\Delta^2$ matrix was then processed with the FITCH program of the PHYLIP package (Felsenstein, 1990) to compute additive morphological distance trees.

2. Phenetic trees

The phenetic trees computed for the hominid lineage show the occurrence of groups of specimens (figure 2).

– In the sagittal plane (figure 2A), three groups can be clearly distinguished, separated by the most significant phenetic distances: great apes, australopithecines and humans. In this plane, modern humans are not significantly different from primitive man.

– In the Francfort plane (figure 2B), inter-node distances are greater and branch endings shorter. Great apes are divided into two morphological subsets corresponding to Asian orangutans on the one hand and African gorillas and chimpanzees on the other. Australopithecines are clearly grouped in proximity to the apes. Primitive man and modern humans are clearly separated from the australopithecines but, as before, modern humans are not readily distinguishable from primitive man.

– In the orthosagittal plane (figure 2C), distances are more heterogeneous and sometimes very large. Whereas primitive and modern humans are clearly separated, australopithecines are mixed with great apes, some of which stand clearly apart. It is in this plane that modern humans are most clearly differentiated (long branch).

Three separate organisation plans of the skull are thus recognized in the hominid lineage (figure 2), respectively the 'Great Ape', 'Australopithecine' and 'Homo' plans, this last plan encompassing primitive man (*Homo ergaster-erectus-neandertalensis*) and modern humans (*Homo sapiens*). It is noticeable that the modern human form is not very significantly different from the earlier forms of the *Homo* genus (small $\Sigma\Delta^2$).

3. Morphological changes of the skull

Evolution from the 'Great Ape' plan to the 'Australopithecine' plan is characterized by retreat of the face, posterior-inferior rotation of the skull and expansion of the vault (figure 3A).

Evolution from the 'Australopithecine' to the 'Homo' plan is also marked by retreat of the face, posterior elongation of the skull (dolichocephaly) and above all by a marked anterior tilt of the *foramen magnum* (with reversal of the angle of tilt relative to the horizontal). Also noticeable is the definitive separation of the bregma and stephanion, which is an apomorphy of the *Homo* genus (figure 3B). Within the 'Homo' plan, from *Homo erectus* to *Homo neandertalensis*, the skull expands posteriorly, tilting backwards the *foramen magnum* (figure 3C). From *Homo erectus* to *Homo sapiens*, there is

renewed retreat of the face, which becomes vertical, and expansion of the skull in all directions. In addition, the simian brow ridge disappears (figure 3D).

Although these shape changes have been reported by different workers (Biegert, 1936; Delattre, 1952; Delattre and Fenart, 1954, 1960; Schultz, 1926, 1936, 1955, 1960 and Dambricourt Malassé, 1987, 1988, 1993), this is the first time they have been quantified and shape changes analyzed independently of the trend toward increased size. The results confirm the existence of cranio-facial contraction which occurs by leaps (figure 4) and which had been quantified for the lower jaw (Dambricourt Malassé, 1987). What is the mechanism underlying this change?

4. Ontogenesis and heterochronies

The similarity between a juvenile chimpanzee skull and an adult modern *Homo sapiens* skull (figure 5) proves that, for the skull, great ape juvenile morphology is broadly conserved in adult *Homo sapiens*. It is this phenomenon that led Bolk (1915, 1926) to speak of the 'fetalization' of the human skull and Gould (1977) to speak of neoteny by retardation.

Human development can be interpreted as the result of interaction between several heterochronic processes (Reilly et al., 1997).

1. Differences between humans and apes are explained by the extension of certain ontogenetic stages from the time of fertilization onward; for example, the fact that the formation of neurons lasts longer in humans than in apes (8 weeks versus 2 weeks) is probably the result of a process of hypermorphosis. This extension means that the following development stages are 'out-of-synch'.

2. With regard to development of the skull envelope, the rounded form of the juvenile skull and the downward-pointing location of the *foramen magnum*, which are maintained into adulthood in humans, are probably related to a process of hypomorphosis (sensu Reilly et al., 1997). The similarity in position of the *foramen magnum* in young gorillas and chimpanzees and in modern humans explains why great apes are bipedal in the first months after birth. The great apes lose this bipedal equilibrium at age 12 months for gorillas and about age 16 months for chimpanzees subsequent to the posterior tilting of the *foramen magnum* which induces quadrupedal gait (Millet, 1997). Such tilting never comes about in *Homo sapiens*. If we consider the appearance of an adult somatic character as the completion of an ontogenetic program, the cessation of movement of the *foramen magnum* in humans can be linked to hypomorphosis. This same process probably explains in humans the absence of a brow ridge, fang-like canine teeth and powerful chewing muscles.

3. Other differences can be explained by a shift in the putting into place of an organ (post-displacement). For example, the eruption of M^1 (at age 3–4 years in apes versus age 6–7 years in humans) is such a postponement that extends the lacteal stage (almost doubling it). The associated heterochronic process is a post-displacement. The same interpretation can be advanced to explain the postponement of sexual maturity which is put back from 6–7 years in the chimpanzee to 12–14 years in humans, thereby doubling the duration of the substitution stage.

Character by character analysis shows therefore that the formation of human morphology is the outcome of several heterochronic processes. The end-result in terms of morphology is hypermorphosis of neuron development which extends the embryonic stage (peramorphosis), hypomorphosis of overall

skull morphology which dictates the juvenile paedomorphic appearance recognized by many investigators, and several post-displacements of characters which explain the apparent retardation in development of humans compared with great apes.

1. Introduction

La théorie de la foetalisation de la lignée humaine par rapport aux singes supérieurs a été avancée par Bolk dès 1915, et complétée en 1926. De très nombreux auteurs ont discuté cette hypothèse depuis cette date, jusqu'à ce que Gould (1977), Alberch et al. (1979), Shea (1988, 1989), Dambricourt Malassé (1987, 1988, 1993) et Verhulst (1993 a,b,c), en particulier, en fassent des analyses plus affinées. L'émergence, depuis une dizaine d'années, de nouvelles méthodes de comparaison des formes — morphométrie géométrique née des travaux de Sneath (1967) et surtout de Rohlf et Bookstein (1990), Rohlf et Slice (1990), Bookstein (1991) — permet d'affiner considérablement notre perception des changements morphologiques qui sont intervenus au cours de l'évolution. Les morphologies sont décrites à partir d'un réseau de points homologues, puis les différences qui existent entre les formes étudiées (stades de croissance, espèces différentes...) sont quantifiées et visualisées sous la forme de champs vectoriels. Appliquées à un échantillon de crânes qui jalonnent l'évolution de la lignée humaine, de telles procédures de quantification permettent d'analyser comment la morphologie du crâne humain actuel adulte s'est mise en place, en faisant abstraction des différences de taille. Ce travail résume les comparaisons réalisées entre des individus (essentiellement des adultes) représentatifs de diverses espèces de singes supérieurs et des hommes fossiles archaïques et modernes, dans trois plans conventionnels du crâne : sagittal, Francfort et orthosagittal.

2. Matériel

L'étude porte sur un total de 16 crânes (réels ou moulages) appartenant à des singes actuels, à des hominidés fossiles ainsi qu'à l'homme actuel. Il s'agit d'un crâne de *Cercopithecus sp.* adulte utilisé comme *outgroup* ; de deux crânes d'orang-outans adultes (*Pongo pygmaeus*), de trois crânes de gorilles adultes (*Gorilla gorilla*), d'un crâne de chimpanzé (*Pan paniscus*) adulte et d'un crâne de chimpanzé (*Pan troglodytes*) juvénile (6–7 mois) pour les singes supérieurs ; enfin d'un crâne d'homme moderne (*Homo sapiens*). Ont été également utilisés les moulages des fossiles suivants : australopithèques : PLES 5 (*Australopithecus africanus*, 2,4–2,7 Ma, Sterkfontein, Afrique du Sud), OH5 (*Australopithecus boisei*, 1,75 Ma, Olduvai, Tanzanie), KNMER 406 (*Australopithecus boisei*, 1,6 Ma, Koobi Fora, Kenya) ; hommes archaïques : KNMER 3733 (*Homo ergaster*, 1,75 Ma, Koobi Fora, Kenya), *Homo*

erectus (Pithecanthropus VIII, 0,7 ? Ma, Sangiran, Java), *Homo erectus* (0,4 Ma, Broken Hill, Rhodésie), *Homo neandertalensis* (0,04 Ma, La Chapelle-aux-Saints, Corrèze, France). D'une manière générale, un seul crâne a été retenu comme représentatif de chacune des espèces analysées, car les différences interspécifiques sont, dans le cadre de cette étude, toujours très supérieures à la variation individuelle rencontrée dans chacun des taxons.

3. Méthodes

La morphologie de chaque crâne a été décrite par un ensemble de 22 points homologues (figure 1). La plupart de ces points véhiculent une très bonne information (en terme d'homologie), car ils sont localisés sur des sutures, à la jonction de deux ou plusieurs os du crâne (points de type I *sensu* Bookstein (1991)). Les 11 premiers points sont uniques (impairs) et situés dans le plan sagittal. Les 11 points suivants (12 à 22) sont potentiellement doubles (pairs) et peuvent être identifiés sur les côtés droit et gauche des crânes ; toutefois, ils n'ont été repérés et mesurés que sur la moitié droite du crâne. Les crânes ont été positionnés sur la table du digitaliseur 3D, de telle façon que le plan sagittal corresponde au plan XY et que le plan de Francfort soit disposé parallèlement au plan YZ du digitaliseur. Les coordonnées X, Y, Z des 22 points ont été relevées. Les points obtenus ont ensuite été projetés sur les trois plans de référence, permettant un traitement en 2D des différences de forme.

Les différences de forme ont été analysées par des méthodes de surimposition (méthodes *Procrustes*), qui permettent de visualiser, point homologue par point homologue, les changements de forme d'un crâne à l'autre, en excluant l'influence de la taille (Sneath, 1967 ; Bookstein, 1991). Les analyses ont été techniquement réalisées avec le programme *Procrustes 2.0* (David et Laurin, 1992) en utilisant l'option LSTRA [méthode des moindres carrés (Sneath, 1967)]. Des comparaisons binaires simples (la différence entre les deux crânes comparés est exprimée par un champ vectoriel) ont été complétées par des comparaisons multiples, aboutissant à calculer une matrice des distances entre plusieurs crânes. Dans les comparaisons multiples, la somme des carrés des longueurs des vecteurs ($\Sigma \Delta^2$) a été retenue comme mesure globale des différences de formes. La matrice des $\Sigma \Delta^2$ calculée entre tous les spécimens pris deux à deux a été traitée avec le programme *Fitch* du logiciel *Phylip* (Felsenstein, 1990), pour construire des arbres de distance morphologique (phénogrammes).

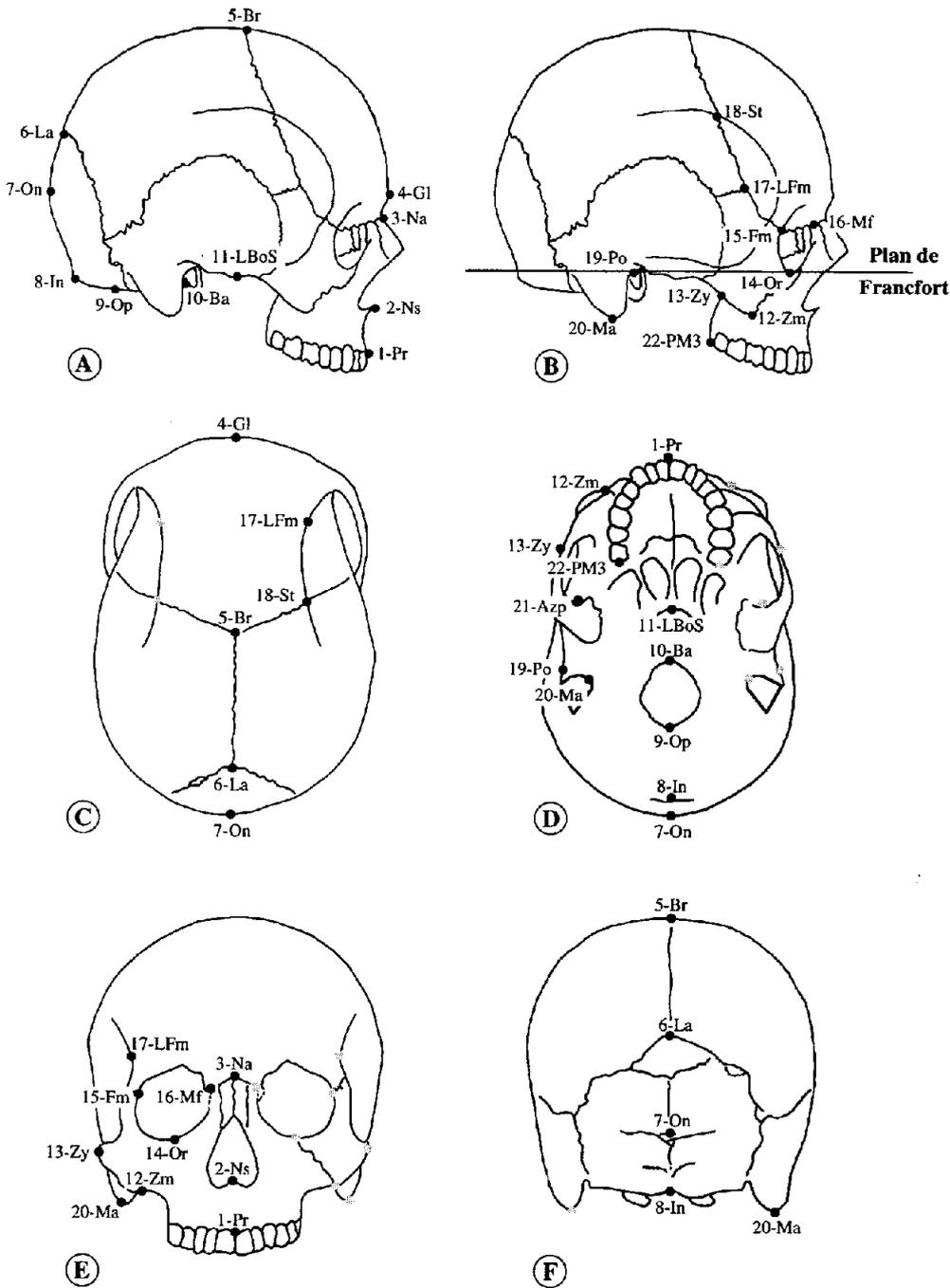


Figure 1. (A-B) : Points homologues classiques dans le plan sagittal du crâne, (A) points simples dans le plan sagittal, (B) points doubles dans des plans parasagittaux (plans parallèles au plan sagittal), relevés sur la moitié droite de crâne ; (C-D) : points homologues dans le plan de Francfort du crâne, (C) vue de dessus, (D) vue de dessous ; (E-F) : points homologues dans le plan orthosagittal du crâne, (E) : vue d'avant, (F) vue d'arrière.

(A-B): Sagittal plane landmarks, (A) single cranial landmarks in the sagittal plane, (B) double cranial landmarks in parasagittal planes (planes parallel to the sagittal plane), recorded from the right half of the skull only; (C-D): cranial landmarks in the Francfort plane, (C) viewed from above, (D) viewed from below; (E-F): cranial landmarks in the orthosagittal plane, (E) front view, (F) rear view.

4. Les arbres phénétiques

L'examen des phénogrammes obtenus pour chacun des trois plans de référence des crânes (figure 2) montre l'existence de groupements de spécimens :

– dans le plan sagittal (figure 2A), trois groupes apparaissent clairement, séparés par les distances phénétiques les plus significatives : les singes supérieurs, les australopithèques, les hommes ; dans ce plan, les hommes modernes ne diffèrent pas significativement des hommes archaïques ;

– dans le plan de Francfort (figure 2B), les distances inter-nœuds sont plus fortes et les branches terminales plus courtes ; les singes supérieurs sont divisés en deux sous-ensembles morphologiques, correspondant d'une part aux orang-outans asiatiques, d'autre part aux gorilles et chimpanzés africains ; les australopithèques sont bien groupés, à proximité des singes ; l'ensemble des hommes archaïques et modernes se sépare très nettement des australopithèques mais, comme précédemment, les hommes modernes s'individualisent mal des hommes archaïques ;

– dans le plan orthosagittal (figure 2C), les distances sont plus hétérogènes, et certaines deviennent très importantes ; tandis que les hommes archaïques et modernes sont clairement séparés, les australopithèques sont mélangés avec les singes supérieurs dont certains s'individualisent nettement ; c'est dans ce plan que l'homme moderne est le mieux différencié (branche longue).

Ces résultats suggèrent la présence, au niveau du crâne, de trois plans d'organisation distincts : successivement, le plan « Singe supérieur », le plan « Australopithèque », enfin le plan « Homo » incluant les hommes archaïques (*Homo ergaster*, *erectus*, *neandertalensis*) et l'homme moderne (*Homo sapiens*). Il est intéressant de noter que ces trois plans ont déjà été reconnus lors de l'étude de la mandibule chez ces mêmes formes (Dambricourt Malassé, 1987). La différence phénétique non significative observée dans deux des trois plans du crâne entre l'homme moderne et les hommes archaïques ($\Sigma\Delta^2$ peu élevé dans les comparaisons deux à deux des crânes) ne permet pas d'identifier — avec les points homologues choisis — un plan d'organisation particulier pour *Homo sapiens* (contrairement aux résultats acquis à partir de la mandibule). Les travaux récents de Penin (1997) confirment nos résultats : le saut morphologique majeur correspond au passage du plan « Australopithèque » au plan « Homo », et *Homo sapiens* diffère peu des hommes archaïques.

Il est bien évident que la comparaison entre un plan « Singe supérieur » contemporain de l'*Homo sapiens* et des plans d'Hominidés fossiles (« Australopithèque » et « Homo ») qui s'échelonnent dans le temps, constitue une hypothèse de travail et non un modèle évolutif au sens strict, dans la mesure où nous assimilons les grands singes actuels à leurs ancêtres tertiaires.

5. Les changements de forme du crâne

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

L'évolution du plan « Singe supérieur » au plan « Australopithèque » (figure 3A) se caractérise par un recul de la face, une rotation de l'arrière du crâne vers le bas et un gonflement de la voûte.

L'évolution du plan « Australopithèque » au plan « Homo » (figure 3B) est marquée par un recul de la face, une élongation du crâne vers l'arrière (dolichocéphalie) et surtout par la forte bascule du trou occipital vers l'avant (avec un renversement de direction par rapport à la ligne horizontale). On note également la séparation définitive du bregma et du stephanion, une apomorphie du genre *Homo*. Cette séparation est concomitante du notable accroissement de la capacité crânienne observé par ailleurs. Dans le groupe des hommes archaïques, *Homo neandertalensis* de la Chapelle-aux-Saints se singularise (figure 3C) par un allongement du crâne, qui semble entraîner un basculement du trou occipital vers l'arrière. Des hommes archaï-

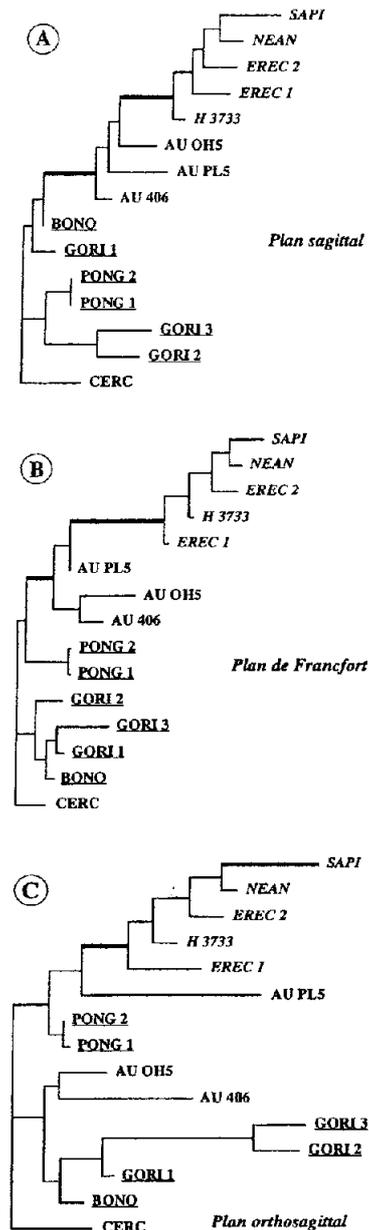


Figure 2. Phénogrammes basés sur la matrice des distances morphologiques ($\Sigma\Delta^2$) calculées (par la procédure LSTRA) sur les crânes étudiés pris deux à deux : (A) pour le plan sagittal, (B) pour le plan de Francfort, (C) pour le plan orthosagittal. Abréviations : CERC = *Cercopithecus* sp. (actuel) ; GORI 1, GORI 2, GORI 3 = gorilles *Gorilla gorilla* (actuel) ; PONG 1, PONG 2 = orang-outans *Pongo pygmaeus* (actuel) ; BONO = chimpanzé *Pan paniscus* (actuel) ; AU PL5 = *Australopithecus africanus* (Sterkfontein, Afrique du Sud), 2,4-2,7 Ma ; AU 406 = *Australopithecus boisei* (Koobi Fora, Kenya), 1,6 Ma ; AU OH5 = *Australopithecus boisei* (Olduvai, Tanzanie), 1,75 Ma ; H 3733 = *Homo ergaster* (Koobi Fora, Kenya), 1,75 Ma ; EREC 1 = *Homo erectus* (Sangiran, Java), 0,7 ? Ma ; EREC 2 = *Homo erectus* (Broken Hill, Rhodésie), 0,4 Ma ; NEAN = *Homo neandertalensis* (La Chapelle-aux-Saints, France), 0,04 Ma ; SAPI = *Homo sapiens* (actuel).

Phenogram based on the matrix of morphological distances ($\Sigma\Delta^2$) calculated (by LSTRA procedure) among the studied skulls taken two by two, (A) for the sagittal plane, (B) for the Francfort plane, (C) for the ortho-sagittal plane.

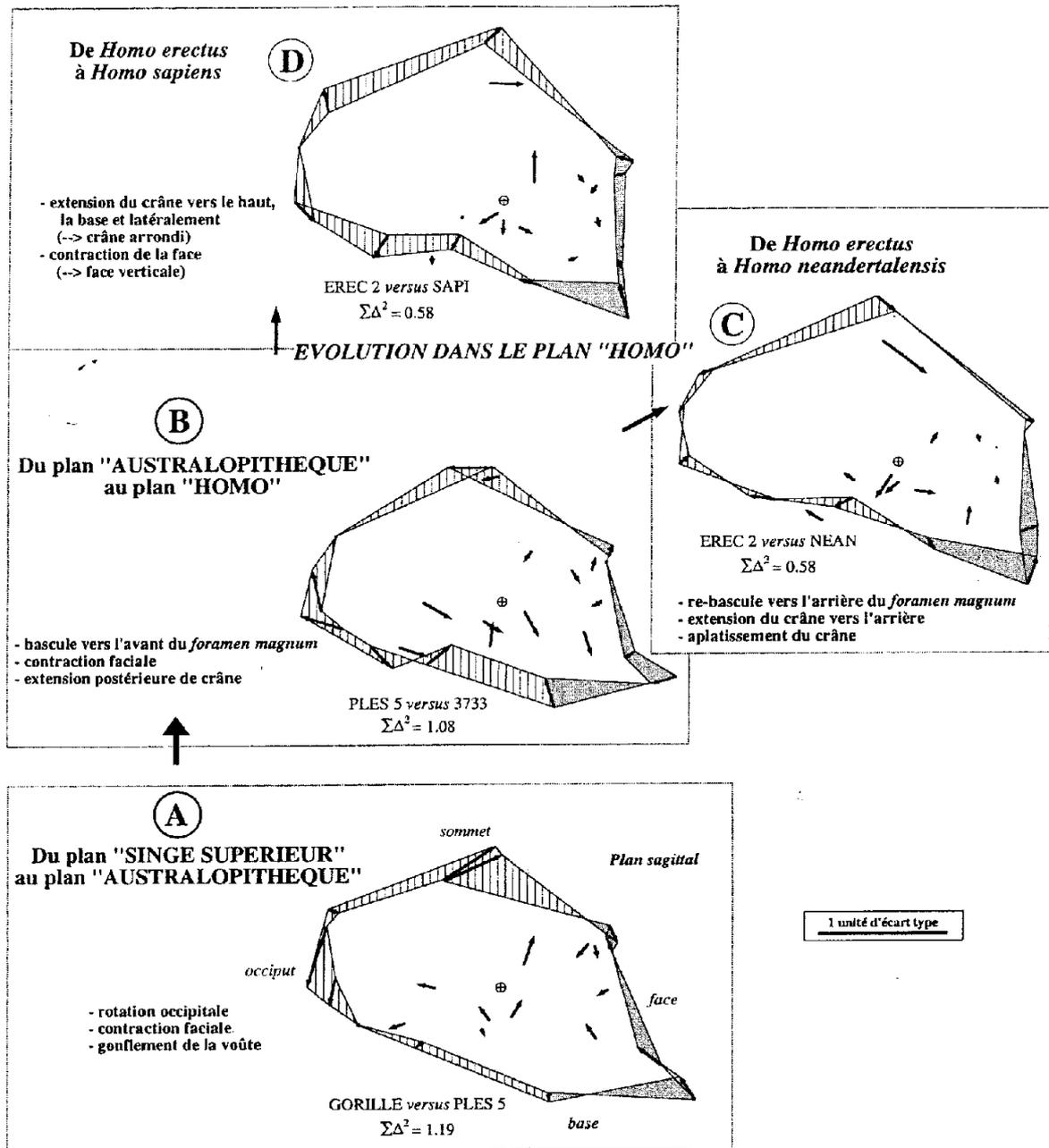


Figure 3. Les étapes de changements morphologiques entre les différents plans d'organisation du crâne dans la lignée humaine (champs vectoriels dans le plan sagittal). La direction et la longueur des vecteurs indiquent l'orientation et l'intensité des différences morphologiques. 3A : plan « Singe supérieur » vs. plan « Australopithecine » ; 3B : plan « Australopithecine » vs. plan « Homo » . Évolution dans le plan « Homo » ; 3C : comparaison *Homo erectus*/*Homo neandertalensis* ; 3D : comparaison *Homo erectus*/*Homo sapiens*. La croix cerclée indique le barycentre. La partie grisée correspond à la face et la partie hachurée au reste du crâne.

The stages of morphological change between the three different skull plans (vector fields in sagittal plane). Vector direction and length specify the orientation and intensity of the morphological differences. 3A: 'Great Ape' plan versus 'Australopithecine' plan; 3B: 'Australopithecine' plan versus 'Homo' plan. Evolution within the 'Homo' plan: 3C: *Homo erectus*/*Homo neandertalensis*; 3D: *Homo erectus*/*Homo sapiens*. The ringed cross marks the barycenter. The greyish part relates to the face and the hatched one relates to the remainder of the skull.

ques à l'homme moderne (figure 3D), on constate une accentuation du recul de la face, qui devient verticale, et un fort gonflement du crâne dans toutes les directions, d'où une forme plus sphérique. Il faut y ajouter la disparition du caractère simiesque du bourrelet sus-orbitaire. L'ensemble

des changements et les étapes successives de l'évolution du crâne chez les hominidés sont résumés sur la figure 4.

Si toutes ces transformations ont déjà été mises en évidence par divers auteurs comme Biegert (1936), Delattre (1952), Delattre et Fenart (1954, 1960), Schultz (1926,

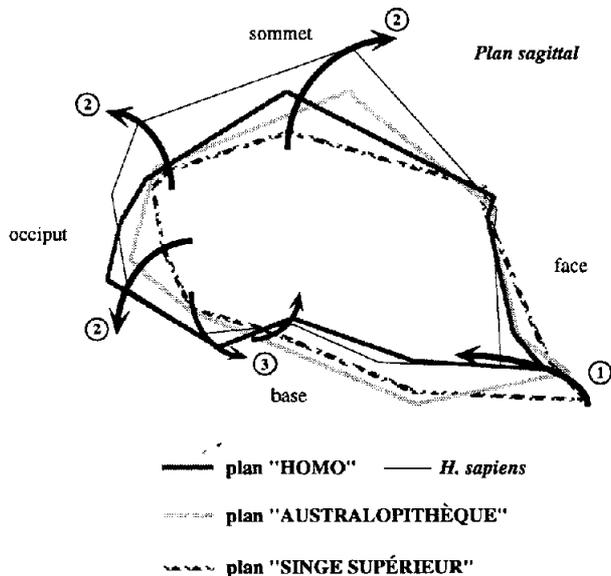


Figure 4. Récapitulation des stades de changements morphologiques dans l'évolution du crâne des hominidés (contour simplifié du champ vectoriel dans le plan sagittal). (1) : retrait et verticalisation de la face, (2) : contraction du crâne et accroissement du volume crânien ; (3) : bascule du *foramen magnum*.

Recapitulation of the stages of morphological change in the evolution of hominid skulls (simplified outline of vector field in sagittal plane). (1) Retreat and verticalization of face, (2) contraction of skull and increase in cranial capacity, (3) tilting of *foramen magnum* (the direction of tilt relative to the horizontal being reversed between the 'Australopithecine' and 'Homo' plans).

1936, 1955, 1960) et plus récemment par Dambricourt Malassé (1987, 1988, 1993), c'est cependant la première fois qu'elles sont quantifiées, et que les modifications de formes sont analysées indépendamment de l'accroissement de taille. Elles confirment l'existence d'une contraction crânio-faciale qui s'effectue par à-coups, comme cela a déjà été démontré au niveau de la mandibule (Dambricourt Malassé, 1987). Par quel processus cette évolution s'est-elle réalisée ?

6. Ontogenèse et hétérochronies

Une comparaison de la morphologie crânienne d'un jeune *Pan troglodytes* et d'un adulte d'*Homo sapiens* dans le plan sagittal (Millet, 1997) (figure 5) montre que les deux crânes (taille exclue) sont presque semblables. On note, en particulier, la grande ressemblance dans (1) le contour de la voûte supérieure, (2) la verticalité de la face, (3) la position du trou occipital à la base du crâne.

La similitude observée indique qu'au niveau du crâne la morphologie juvénile du singe supérieur est globalement conservée chez l'adulte d'*Homo sapiens*. C'est cette analogie de forme, modélisée ici, qui avait conduit Bolk (1915, 1926) à parler de fœtalisation du crâne humain et Gould (1977, p. 365) à parler de néoténie. Toutefois, il est difficile de rapporter l'ensemble du développement à un

Pan troglodytes juvénile versus *Homo sapiens* adulte

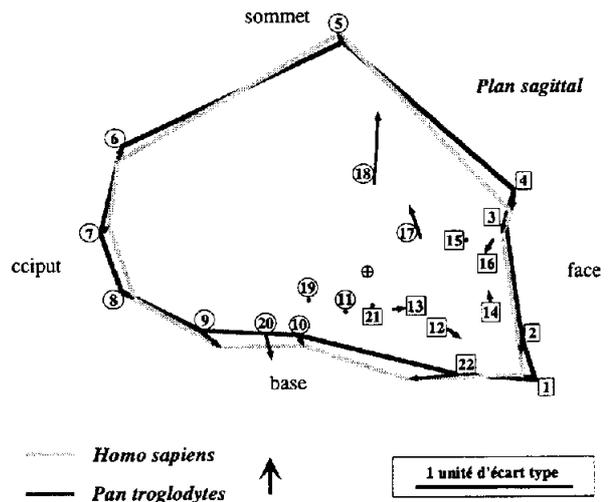


Figure 5. Comparaison des crânes (dans le plan sagittal) d'un jeune *Pan troglodytes* (singe supérieur) et d'un *Homo sapiens* adulte. Les points sans vecteur indiquent une variation morphologique nulle ou négligeable. Les vecteurs, au contraire, indiquent une variation significative ; la direction et la longueur des vecteurs indiquent l'orientation et l'intensité des différences morphologiques. La croix encerclée indique le barycentre. Les points homologues entourés d'un carré concernent la face ; les cerclés se rattachent au reste du crâne.

Comparison of a juvenile *Pan troglodytes* skull ('Great Ape' plan) and an adult *Homo sapiens* ('Homo' plan) skull in the sagittal plane. Points with no vectors indicate zero or negligible morphological variation. The vectors, on the contrary, indicate significant variation: vector direction and length specify the orientation and intensity of the morphological differences. The ringed cross marks the barycenter. The landmarks in squares relate to the face and the ringed ones relate to the remainder of the skull.

seul type d'hétérochronie car, comme Reilly et al. (1997) l'ont montré, les hétérochronies doivent être analysées caractère par caractère.

Quelques-unes de ces différences s'expliquent par la prolongation de certaines phases ontogénétiques. Par exemple, la formation des neurones, qui se poursuit plus longtemps chez l'homme que chez le singe (huit semaines contre deux), résulte probablement d'un processus d'hypermorphose. Cette prolongation entraîne alors un décalage des phases suivantes de développement.

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

cule vers l'arrière du trou occipital n'a jamais lieu. Si l'on considère le moment d'apparition du caractère somatique adulte comme l'aboutissement des trajectoires ontogénétiques, l'arrêt du déplacement du trou occipital chez l'homme est en fait à rapporter à une hypomorphose. C'est le même phénomène qui, chez l'axolotl *Ambystoma mexicanum*, bloque la morphologie à un stade « prémétamorphique », et non une décélération comme on le croyait jusqu'ici (Reilly et al., 1997). Le même processus explique sans doute l'absence chez l'homme du bourrelet sus-orbitaire, des canines en forme de croc et des puissants muscles masticateurs.

D'autres différences s'expliquent par un report de la mise en place d'un organe qui apparaît plus tardivement. Par exemple, l'apparition de la M¹ (3-4 ans chez les singes contre 6-7 ans chez l'homme) correspond à un tel report, qui provoque l'allongement de la phase lactéale (elle est presque doublée). Le processus hétérochronique associé est un post-déplacement. La même interprétation peut être

avancée pour expliquer le recul de l'apparition de la maturité sexuelle, qui passe de 6-7 ans chez le chimpanzé à 12-14 ans chez l'homme, doublant ainsi la durée de la phase de substitution.

7. Conclusion

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

Remerciements : Nous remercions Y. Coppens pour ses remarques et suggestions et C. Sutcliffe pour la traduction anglaise du texte. Ce travail est une contribution au thème « Signal morphologique de l'évolution » de l'UMR CNRS 5561 « Paléontologie analytique et géologie sédimentaire ».

RÉFÉRENCES

- Alberch P., Gould S.J., Oster G. et Wake D.B. 1979. Size and shape in ontogeny and phylogeny. *Paleobiology*, 5, 196-317
- Blegert J. 1936. The evaluation of characteristics of the skull, hands, and feet for primate taxonomy, in : Washburn S.L. (éd.), *Classification and human evolution*, Aldine Chicago, 116-145
- Bolk L. 1915. Über Lagerung, Verschiebung und Neigung des Foramen magnum am Schädel der Primaten, *Z. Morph. Anthropol.*, 7, 611-692
- Bolk L. 1926. *Das Problem der Menschwerdung*, Gustav Fischer, Jena, 44 p.
- Bookstein F. L. 1991. *Morphometric Tools for Landmark Data. Geometry and Biology*, Cambridge University Press, Cambridge, 435 p.
- Dambricourt Malassé A. 1987. Ontogenèses, paléontogenèses et phylogenèse du corps mandibulaire catarhinien. Nouvelle interprétation de la mécanique humanisante (théorie de la foetalisation, Bolk, 1926), *Thèse*, Mus. nat. Hist. nat., Paris, 426 p.
- Dambricourt Malassé A. 1988. Hominisation et foetalisation. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 307, série II, 199-204
- Dambricourt Malassé A. 1993. Continuity and discontinuity during hominization, *Quaternary Int.*, 29, 86-98
- David B. et Laurin B. 1992. *Procrustes: an Interactive Program for Shape Analyses using Landmarks*, Version 2.0., Éd. Paléontologie analytique, Dijon
- Delattre A. 1952. Évolution et forme du crâne humain, *La revue scientifique*, 3315, 239-245
- Delattre A. et Fenart R. 1954. Rotation occipitale positive et négative. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 239, 676-678
- Delattre A. et Fenart R. 1960. *L'hominisation du crâne*, CNRS Éd., Paris, 421 p.
- Felsenstein J. 1990. *PHYLIP (Phylogeny Inference Package)*, Version 3.3., University of Washington
- Gould S.J. 1977. *Ontogeny and Phylogeny*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, 501 p.
- Millet J.J. 1997. Ontogenèse crânienne des chimpanzés et des gorilles. Vers l'étude globale de l'évolution des Hominidés, *Mémoire DEA*, Paris, 66 p.
- Penin X. 1997. Modélisation tridimensionnelle des variations morphologiques du complexe crânio-facial des Hominoidea. Applications à la croissance et à l'évolution. *Thèse*, Université Paris VI, Sc. Terre, 139 p.
- Reilly S.M., Wiley E.O. et Meinhardt D.J. 1997. An integrative approach to heterochrony: the distinction between interspecific and intraspecific phenomena, *Biol. J. Linn. Soc.*, 60, 119-143
- Rohlf F.J. et Bookstein F.L. (éds) 1990. Proceedings of the Michigan Morphometrics Workshop, *Univ. Michigan Museum of Zoology Spec. Publ.*, 2, 380 p.
- Rohlf F.J. et Slice D. 1990. Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks, *Syst. Zool.*, 39, 40-59
- Schultz A.H. 1926. Fetal growth of man and other primates, *The Quarterly review of Biology*, 1, 465-521
- Schultz A.H. 1936. Characters common to higher primates and characters specific to man, *The Quarterly review of Biology*, 11, 259-283 et 425-455
- Schultz A.H. 1955. The position of the occipital condyles and of the face relative to the skull base in Primates, *Amer. J. Phys. Anthropol.*, 13, 97-120
- Schultz A.H. 1960. Age changes in primates and their modifications in man, *Human Growth*, Pergamon, Oxford, 1-20
- Shea B.T. 1988. Heterochrony in primates, in : McKinney M.L. (éd.), *Heterochrony in Evolution, a Multidisciplinary Approach*, Plenum Press, New York, 7, 237-266
- Shea B.T. 1989. Heterochrony in human evolution: the case for neoteny reconsidered, *Yearbook Phys. Anthropol.*, 1989, 32, 69-101
- Sneath P.H.A. 1967. Trend-surface analysis of transformation grids, *J. Zool.*, 151, 65-122
- Verhulst J. 1993a. Louis Bolk revisited: I. Is the human lung a retarded organ?. *Med. Hypotheses*, 40, 311-320
- Verhulst J. 1993b. Louis Bolk revisited: II. Retardation, hypermorphosis and body proportions of Humans, *Med. Hypotheses*, 41, 100-114
- Verhulst J. 1993c. Speech and the retardation of the human mandible: a Bolkian view, *J. Social and Evolutionary Systems*, 17(3), 307-337