La mandibule humaine adulte : variation intra-population et essai d'interprétation morphologique

Evelyne Peyre

▶ **To cite this version:**

Evelyne Peyre. La mandibule humaine adulte : variation intra-population et essai d'interprétation morphologique. Biométrie Humaine et Anthropologie - revue de la Société de biométrie humaine, 2004, 22 (3-4), 205-227. Peyre E., La mandibule humaine adulte : variation intra- population. hal-00201688

HAL Id: hal-00201688
https://hal.science/hal-00201688

Submitted on 11 Sep 2012

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.

LA MANDIBULE HUMAINE ADULTE : VARIATION INTRA- POPULATION ET ESSAI D'INTERPRETATION MORPHOLOGIQUE

THE HUMAN ADULT MANDIBLE: THE AMONG- POPULATION VARIATIONS AND AN ATTEMPT AT MORPHOLOGICAL INTERPRETATION

EVELYNE PEYRE*

RESUME

*La variation intra- population de la mandibule humaine adulte est décrite par l'analyse factorielle en composantes principales. La communauté ancienne de Maule (1500 ans, France), population villageoise de sujets apparentés par la biologie et l'*habitus*, montre de fortes variations biométriques. Les neuf premiers facteurs (F1 à F9) extraits par ACP expliquent 86% de la variance totale de l'hypernuage défini à partir des 34 variables mesurées sur 98 mandibules adultes.*

Ces facteurs permettent de mettre en évidence des sous-ensembles anatomiques au sein de la structure mandibulaire. Leurs variations sont interprétées du point de vue morphofonctionnel et la signification de certaines mesures est discutée dans le contexte d'une quantification des traits morphologiques.

F1 prouve la forte corrélation du format de la mandibule à son développement (allométrique ?) en hauteur. F2 expose les effets de l'inclinaison latérale du corpus*. F3 précise la dynamique entre saillie du menton, arcade alvéolo-dentaire et écartement des articulations temporomandibulaires. Interprété d'un point de vue morphoévolutif comme réplique mandibulaire d'un facteur crânien comparable, F3 permet de mettre en évidence des « mouvements » de certaines structures osseuses cranio-faciales qui semblent être l'aboutissement des grandes tendances évolutives observées chez les Hommes anatomiquement modernes : recul du massif facial, saillie mentonnière et frontalisation. F4 expose des relations entre la morphogenèse mandibulaire et les structures morphofonctionnelles de la mastication Avec F5, le corps alvéolo-mandibulaire peut être envisagé dans une dialectique entre les sous-ensembles mandibulo-antémolaire et mandibulo-molaire. F6 examine les rapports angulaires architecturaux entre* corpus *et* ramus*. F7 montre les effets de variations antagonistes de la longueur des segments alvéolo-dentaires antémolaire et molaire. F8 décrit l'équilibre entre développement des* ramus *et sangle musculaire de la région goniaque ; F9 image le trajet du canal dentaire.*

Mots-clés : Analyse multivariée, analyse factorielle en composantes principales, craniométrie, arcade alvéolaire, dent, ensemble morpho-fonctionnel, hominisation, mandibule, mérovingien, morphogenèse crânio-faciale, variation intra- population.

ABSTRACT

The among- population variation of the adult human mandible is described by the method of extended principal component factor analysis. The ancient village community of Maule (500 A.D. in France), whose population was related by biology and the habitus*, showed large biometric variations. The first nine factors (F1 to F9) extracted by PCA explained 86% of the total variance of the multivariate space defined from data consisting of 34 variables measured on 98 adult mandibles.*

These factors make it possible to highlight anatomical sets within the mandibular structure. Their variations were interpreted from a morpho-functional point of view, and the meanings of some measurements were discussed in context to quantify the morphological features.

F1 provided evidences for a strong link between the mandible size and its (allometric?) development in height. F2 exposed the effects of the side slope of the mandibular corpus*. F3 specified dynamics between protrusion of the chin, alveolo-dental arcade and wideness between temporomandibular articulations. Interpreted from an morpho-evolutionary point of view, this mandibular factor - as the comparable cranial factor - demonstrates the presence of "movements" in the cranio-facial bone structures which seem to be the result of the main evolutionary tendencies observed for the Anatomically Modern Man : recession of the face, protrusion of the chin and frontalisation of the skull. F4 revealed the existence of relationships between the morphogenesis of the mandible and the morpho-functional structures of the mastication process. With F5, it was possible to consider the alveolo-mandibular* corpus *as a dialectical result between the*

…/…

*CNRS UMR 5145 *Eco-Anthropologie et Ethnobiologie*, MNHN, Musée de l'Homme, Place du Trocadéro, 75116 Paris. peyre@mnhn.fr

Article reçu le 15.10.2004, accepté le 26.11.2004

…/…
mandibulo-antemolar sets and mandibulo-molar one. F6 examined the architectural angular relationship between corpus *and* ramus*. F7 showed the effects of antagonistic length variations between alveolo-dental antemolar and molar segments. F8 described the balance between* ramus *development and muscular straps in the goniac area; F9 imaged the dental nerve tracks.*

Keywords : multivariate analysis, extended principal component factor analysis, craniometry, alveolar arcade, tooth, mandible, morpho-functional set, merovingian, hominisation, craniofacial morphogenesis. among- population variation

INTRODUCTION

La nécropole villageoise de Maule (Yvelines, France) est localisée dans le bassin de la Seine à l'Ouest de Paris. Il y a 1500ans, les habitants de ce bourg vivaient sous la dynastie mérovingienne. Ils formaient une population socioculturelle au même *habitus* mais aussi un groupe biologique stable depuis la période gallo-romaine. Ces habitants possédaient un espace de vie commun attesté pendant au moins quatre siècles (le cimetière présente une occupation continue depuis le IVe siècle et jusqu'au début du VIIIe siècle). Majoritairement, ces sujets étaient donc biologiquement apparentés et disposaient des mêmes ressources alimentaires et habitudes nutritionnelles. Pourtant, l'étude statistique [**1**] des ossements exhumés atteste d'une grande variabilité intra- population. La description des variations intra- population et inter adultes de la mandibule est l'objet de cet article.

MATERIEL ET METHODE

Cette nécropole du Vexin français préservait les restes osseux de 295 humains dont une soixantaine de sujets non matures [**2**]. Ces squelettes proviennent de tombes individuelles et de sépultures collectives. Ce dernier mode d'inhumation qui rend difficile l'association d'une mandibule à un crâne nous a conduite à étudier séparément le crâne [**3**] et la mandibule afin de ne pas éliminer les individus pour lesquels crâne et mandibule ne pouvaient être appariés. L'état de conservation de 98 mandibules suffisait pour mener une analyse multivariée.

La variabilité constatée d'un objet scientifique, ici la variabilité intra- population de la mandibule humaine adulte, peut être décrite comme le résultat d'un jeu de plusieurs facteurs agissant indépendamment mais simultanément. L'analyse multivariée en composantes principales (ACP) est l'une des méthodes qui propose d'identifier de tels facteurs. Elle nous permet également d'étudier les relations entre les 34 dimensions (Fig. 1, 2, 3) (Tab. I et II) [**1**, **4**, **5**, **6**, **7**, **8**] de la mandibule en les prenant en considération simultanément dans un espace multidimen-sionnel. Notre propos actuel élimine donc l'apport historique inhérent à de tels restes osseux au profit de leur analyse morphométrique. Les impératifs imposés par la nature du matériel et le but de cette recherche ont nécessité l'emploi du programme spécial adultes : MLIF 12 [**9**].

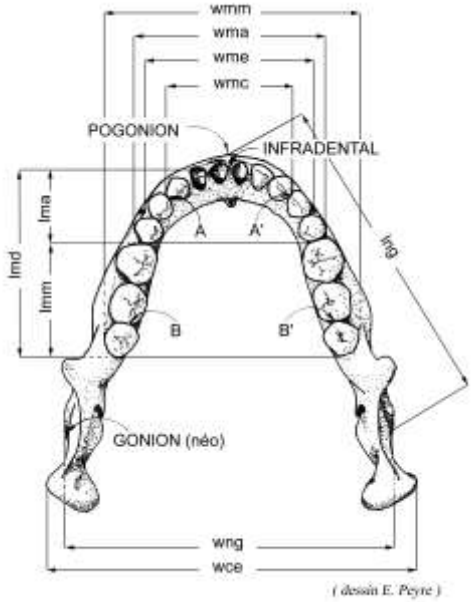


FIGURE 1. — *Dessin de la mandibule en vue supérieure*
FIGURE 1. — Drawing of mandible (superior view)

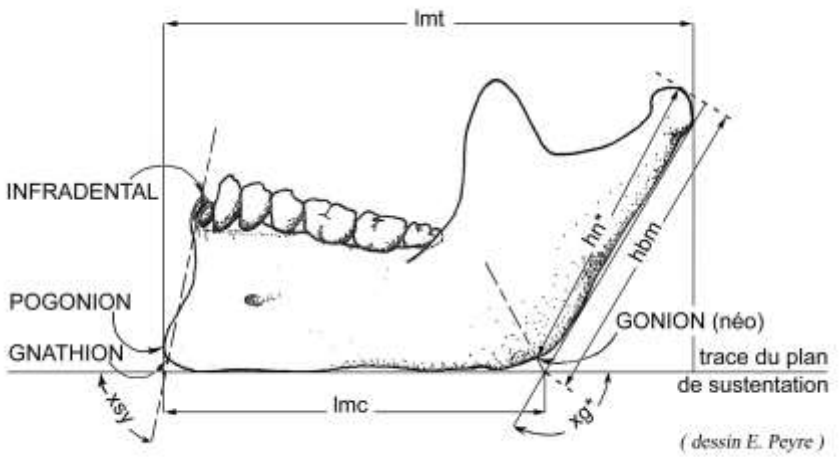


FIGURE 2. — *Dessin de la mandibule en vue de profil gauche orientée selon le plan de sustentation.*
FIGURE 2. — Drawing of mandible realized from its left profile (sustentation plane orientation)

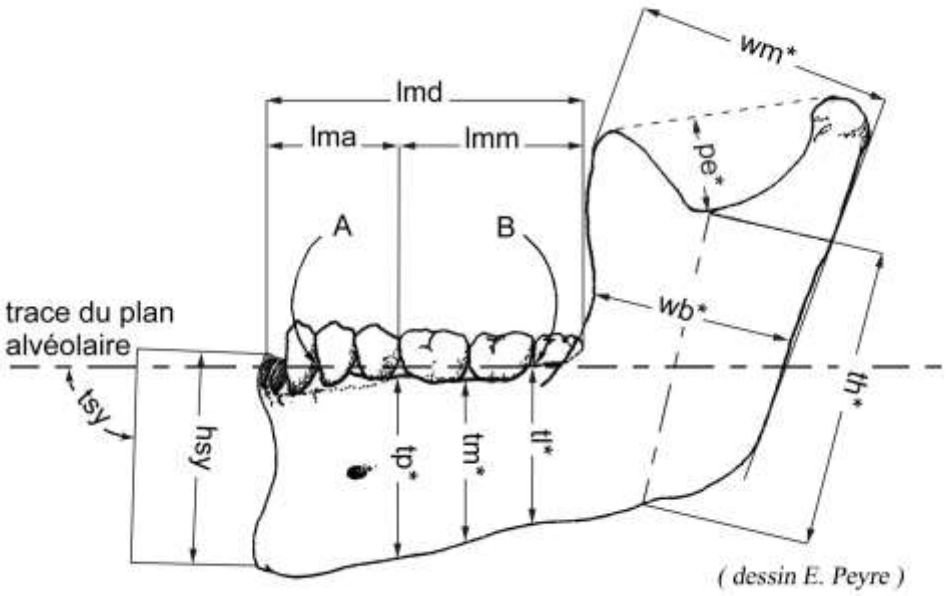


FIGURE 3. — *Dessin de la mandibule en vue de profil gauche orientée selon le plan alvéolaire*
FIGURE 3. — Drawing of mandible realized from its left profile (alveolar plane orientation)

RESULTATS : PRESENTATION DES VARIATIONS INTRA-POPULATION DE LA MANDIBULE

Les neuf premiers facteurs extraits par cette ACP menée sur la mandibule, numérotés hiérarchiquement par la méthode de 1 à 9, expliquent plus de 86% de la variance totale de l'hypernuage construit à partir de la matrice des valeurs observées sur le matériel. Ils sont brièvement commentés ci-dessous. Ce sont : 1°) F1, le facteur décrivant les variations de format (33%)* ; 2°) F2, le facteur décrivant les variations de l'inclinaison latérale du corps mandibulaire (13%)* ; 3°) F3, le facteur décrivant la dynamique, ici mise en évidence, entre la saillie du menton

et l'écartement des articulations temporomandibulaires, les ATM (11%)* ; F4, un des facteur de forme liée à la fonction de mastication qui décrit les variations conjointes du muscle masticateur temporal, par sa plage d'insertion sur le *ramus*, et du format des dents (7%)* ; F5, le facteur décrivant le corps alvéolo-mandibulaire dans une dialectique entre les sous-ensembles mandibulo-antémolaire et mandibulo-molaire (7%)* ; F6, le facteur décrivant les rapports angulaires architecturaux entre *corpus* et *ramus* (5%)* ; F7, le facteur décrivant les effets sur la forme de l'arcade alvéolo-dentaire des variations antagonistes de longueur des segments antémolaire et molaire (5%)* ; F8, le facteur décrivant l'équilibre entre le développement du *ramus* et sa sangle musculaire (3%)* ; F9, le facteur décrivant le trajet du nerf dentaire (3%)*.

Les variables qui définissent le format de la mandibule s'expriment sur le premier facteur (F1). Elles décrivent essentiellement une variabilité selon un axe vertical. Une mandibule de grand format est surtout une pièce osseuse haute, tant au niveau du corps mandibulaire (*corpus mandibulae*), symphyse comprise, qu'au niveau des branches montantes (*ramus mandibulae*) en incluant le condyle (*processus condylaris*) ou en l'excluant. Elle est également large, notamment au niveau des ATM, et longue, mais sans l'être remarquablement. La variabilité de format général s'accompagne également d'une variabilité de la forme de l'arcade dentaire, probablement due à celle de la taille des dents. Une mandibule haute présente, relativement à une basse, une arcade dentaire dont le segment molaire est plus long et la partie antémolaire plus large. Enfin, il est surprenant de remarquer que certaines caractéristiques osseuses utilisées pour estimer le sexe, notamment l'angle postérieur de la mandibule (angle goniaque) et les épaisseurs du *corpus*, ne sont liées au format que de manière hétérogène et très faiblement pour la plupart des variables qui évaluent ces traits.

Les variables qui s'expriment fortement sur le deuxième facteur (F2) impliquent l'inclinaison latérale de la face externe du corps mandibulaire par rapport au plan alvéolaire. Totalement indépendante des hauteurs et épaisseurs du *corpus*, ces variations angulaires augmentent d'avant en arrière : nulle au niveau symphysaire, maximale au niveau des troisièmes molaires. Fâcheusement, cette variation d'orientation du *corpus* induit évidemment celle du plan de sustentation, plan classique utilisé pour mesurer l'importance de la saillie mandibulaire : ce constat d'une dépendance entre le plan d'inclinaison des corps mandibulaires et le plan de sustentation nous conduit à préférer le plan alvéolaire, non impliqué sur ce facteur, pour apprécier la saillie mentonnière. La mesure de l'inclinaison antéropostérieur du *ramus* et la longueur de l'arcade alvéolo-dentaire ne sont pas indépendantes de F2.

La variation d'angulation de la symphyse mandibulaire est fortement exprimée sur le troisième facteur (F3) et se révèle, en conséquence, d'une grande importance pour décrire la variabilité intra- population de la mandibule. La pertinence morphologique de la saillie du menton, déjà reconnue au travers des études de l'évolution humaine pour expliquer les variations diachroniques, se trouve ici augmentée par l'avantage que présentent ces variables angulaires de la symphyse à décrire la variation synchronique. La présente étude favorise, de plus, une certaine élucidation, au niveau intra- populationnel, de cette variation en ce qu'elle permet de repérer certaines variations qui lui sont associées : celles de l'épaisseur du corps mandibulaire, et celles de la largeur de toute la partie postérieure de la mandibule, qu'elle soit mesurée : 1°) au niveau des ATM, entre les condyles, 2°) plus inférieurement, entre les gonions ou 3°) au niveau de l'arcade alvéolo-dentaire, entre les séries des molaires. Ce facteur F3 est donc très informatif à propos de la dynamique que sous-tendent les variations de l'inclinaison de la symphyse, en ce sens qu'il apporte les preuves d'un lien entre la saillie du menton, la plasticité de l'arcade alvéolo-dentaire et l'écartement entre les *ramus*, notamment au niveau des ATM. Sa lecture morpho-fonctionnelle nous permet, de plus, d'avancer des arguments confortant l'hypothèse d'une saillie passive du menton comme conséquence d'une dialectique entre les bords basal et alvéolaire du *corpus* : la partie basilaire serait assez passive alors que la partie alvéolaire, impliquée dans la fonction de mastication, aurait un rôle actif. Rappelons que ces deux parties ont une origine génétique différente et que la *pars alveolaris* est directement liée aux dents et à leur format.

Le quatrième facteur (F4), l'un des facteurs de forme liée à la fonction de mastication, associe le *ramus* et l'arcade dentaire. Il exprime les variations conjointes du développement de l'apophyse coronoïde, lieu d'insertion du muscle masticateur temporal (*musculus temporalis)*, et de la forme de l'ellipse de l'arcade alvéolaire liée au format des dents. Ainsi, dans la population étudiée, sur une mandibule aux petites dents l'insertion du muscle temporal est très vaste. Son trapèze molaire est bref, son arcade alvéolo-antémolaire étroite et son menton montre une tendance à être plus prononcé. Le *ramus* porte un coroné bien développé accusant la profondeur de l'échancrure sigmoïde.

Le cinquième facteur (F5) concerne l'ensemble anatomique mandibulo-dentaire, constitué du corps et de l'arcade dentaire. Il met en évidence deux sous-ensembles qui relient l'os mandibulaire aux dents : un sous-ensemble antérieur mandibulo-antémolaire, variable en longueur mais à partir d'une position constante de la symphyse, et un sous-ensemble postérieur mandibulo-molaire, constant dans ses dimensions mais de position variable. Ainsi, lorsque la partie alvéolo-molaire est en position avancée par rapport à l'Infradental, elle comprime la partie antémolaire, créant une torsion et un épaississement du *corpus* entre la deuxième prémolaire (P4) et la première molaire (M1). En position reculée, la partie molaire étire la partie antémolaire ; le *corpus* entre P4 et M1 est alors mince et redressé. Il est également possible de considérer que le facteur déclenchant se trouve au niveau de la partie antémolaire de la denture. L'analogie avec un corps élastique peut être avancée puisque pour une quantité de matière constante, l'épaisseur et la forme du corps mandibulaire varient en fonction de sa longueur.

TABLEAU I. — MESURES DE LA MANDIBULE : SIGNIFICATIONS, CODES ET DEFINITIONS
TABLE I. — MANDIBULAR MEASUREMENTS : MEANINGS, SHORT-NAMES AND DEFINITIONS

Signification	Définition			Code	Meanings
longueur mandibulaire totale	M 68(1)			LMT	total projective mandibular length
longueur du corps mandibulaire	M 68			LMC	projective mandibular corpus length
largeur bicondylienne externe	M 65	B 1	PA 25	WCE	bicondylar breadth
largeur bimentale	M 67	B 3		WME	foramen bimentalia breadth
largeur minimale de la branche montante	M 71	B 7	PA 28a	WB*	minimal breadth of ascending ramus
largeur maximale de la branche montante			PA 28b	WM*	maximal breadth of ascending ramus
hauteur de la branche montante	M 70(a)		PA 27	HBM	height of ascending ramus
hauteur de la symphyse	M 69	B 4	PA 29	HSY	height of mandibular symphysis
angle de la symphyse (angle symphysien)	M 79(1a)	B 11		XSY	symphysis angle / sustentation plane
angle goniaque (angle mandibulaire postérieur)	M 79	B 12	PA 32	XG*	gonial angle
profondeur de l'échancrure sigmoïde	M 70(3)			PE*	mandibular incisure depth
largeur bigoniaque	M 66	B 2		WNG	bigonial breadth
longueur du corps mandibulaire				LN*	neogonion corpus length
hauteur de la branche montante	M 70	B 6		HN*	height of ascending ramus at neogonion
longueur de l'arcade dentaire	T 4b			LMD	mandible dental arcade length
longueur de la portion antémolaire	T 5b			LMA	antemolar tooth row dental arcade length
longueur de la portion molaire	T 6b			LMM	molar tooth row dental arcade length
largeur bicanine	T 1b			WMC	bi-canine breadth
largeur bimolaire antérieure	T 2b			WMA	antemolar tooth row dental arcade breadth
largeur bimolaire postérieure	T 3b			WMM	molar tooth row dental arcade breadth
hauteur de la branche montante	T 10b			TH*	height of ascending ramus
hauteur du corps niveau P4-M1	T 14'b			TP*	P4-M1 corpus height
hauteur du corps niveau M1-M2	T 14"b			TM*	M1-M2 corpus height
hauteur du corps niveau M2-M3	T 14b			TL*	M2-M3 corpus height
angle de la symphyse	T 16			TSY	symphysis angle / alveolar plane
angle du corps niveau P4-M1	T 13'b			TX*	P4-M1 corpus angle
angle du corps niveau M1-M2	T 13"b			T1*	M1-M2 corpus angle
angle du corps niveau M2-M3	T 13b			T2*	M2-M3 corpus angle
épaisseur réelle du corps niveau P4-M1	PI			R1*	direct P4-M1 corpus thickness
épaisseur réelle du corps niveau M1-M2	PI			R2*	direct M1-M2 corpus thickness
épaisseur réelle du corps niveau M2-M3	PI			R3*	direct M2-M3 corpus thickness
épaisseur en projection du corps niveau P4-M1	PI			P1*	projected P4-M1 corpus thickness
épaisseur en projection du corps niveau M1-M2	PI			P2*	projected M1-M2 corpus thickness
épaisseur en projection du corps niveau M2-M3	PI			P3*	projected M2-M3 corpus thickness

Légende (*legend*) : M (Martin), B (Broca), PA (Papillault), PI (Piquet), T (Twiesselmann)

Le sixième facteur (F6) décrit les variations conjointes de l'inclinaison antéropostérieure du *ramus* et des modifications du corps mandibulaire dans ses épaisseurs, dans ses hauteurs et dans l'écartement de ses deux branches horizontales. F6 donne une image, dans un plan horizontal, de la courbe plus au moins cintrée que forme la face externe du corps et de l'angulation plus ou moins effacée que cette face présente au niveau de son rattachement au *ramus*.

Le septième facteur (F7) décrit les variations contraires des segments antémolaire et molaire de l'arcade alvéo-dentaire et leurs effets sur le reste de la mandibule, principalement sur l'inclinaison antéro-postérieure de la symphyse et sur l'inclinaison latérale des *ramus*.

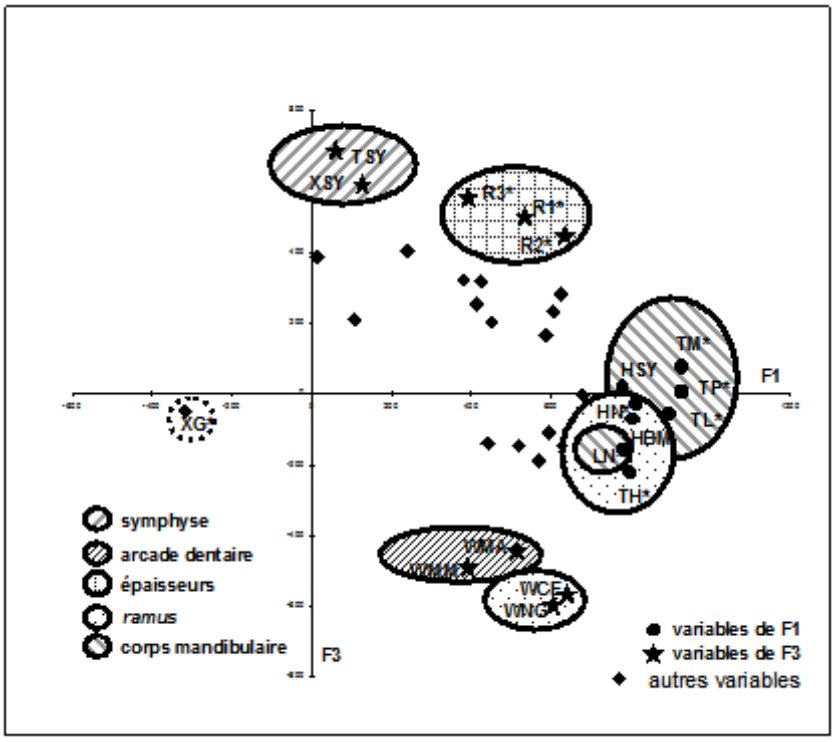
Le huitième facteur (F8) décrit un mécanisme d'équilibre des branches montantes qui associe le développement vertical des *ramus* à la sangle musculaire de la région goniaque.

La longueur du canal dentaire ne peut très probablement pas subir de grande variation comme le suggère l'association sur le neuvième facteur (F9) de certaines modifications mandibulaires impliquant son architecture globale. Ces variations concernent principalement la longueur du *corpus*, la profondeur de l'échancrure sigmoïde et la position des trous mentonniers

La méthode d'analyse multivariée offre également d'autres intérêts, notamment de permettre un choix parmi les 34 variables qui fondent cette recherche. En effet, connaître les facteurs responsables de la variabilité précise la signification d'une mesure, et permet ainsi de sélectionner parmi les diverses variables possibles celle qui répond le mieux au problème posé. Un problème souvent rencontré en paléoanthropologie est d'évaluer quantitativement une structure morphologique particulière. L'exemple proposé dans ce travail est l'évaluation de la saillie mentonnière que nous avons mesurée selon deux techniques. L'analyse concomitante des facteurs F2 et F3 impose clairement une solution. Une deuxième difficulté est d'apprécier le nombre de mesures à prendre. La réponse est apportée lorsqu'un groupe de variables s'exprime fortement sur un facteur unique : c'est le cas pour sept des huit variables de hauteur sur le facteur de format F1. La mesure d'une seule de ces sept variables permet une estimation du format. Troisièmement, les variables exprimées sur plusieurs facteurs devront être comprises comme le résultat de diverses influences indépendantes mais qui se cumulent : l'exemple de l'écartement plus ou moins fort des articulations temporo-mandibulaires est particulièrement intéressant en paléoanthropologie.

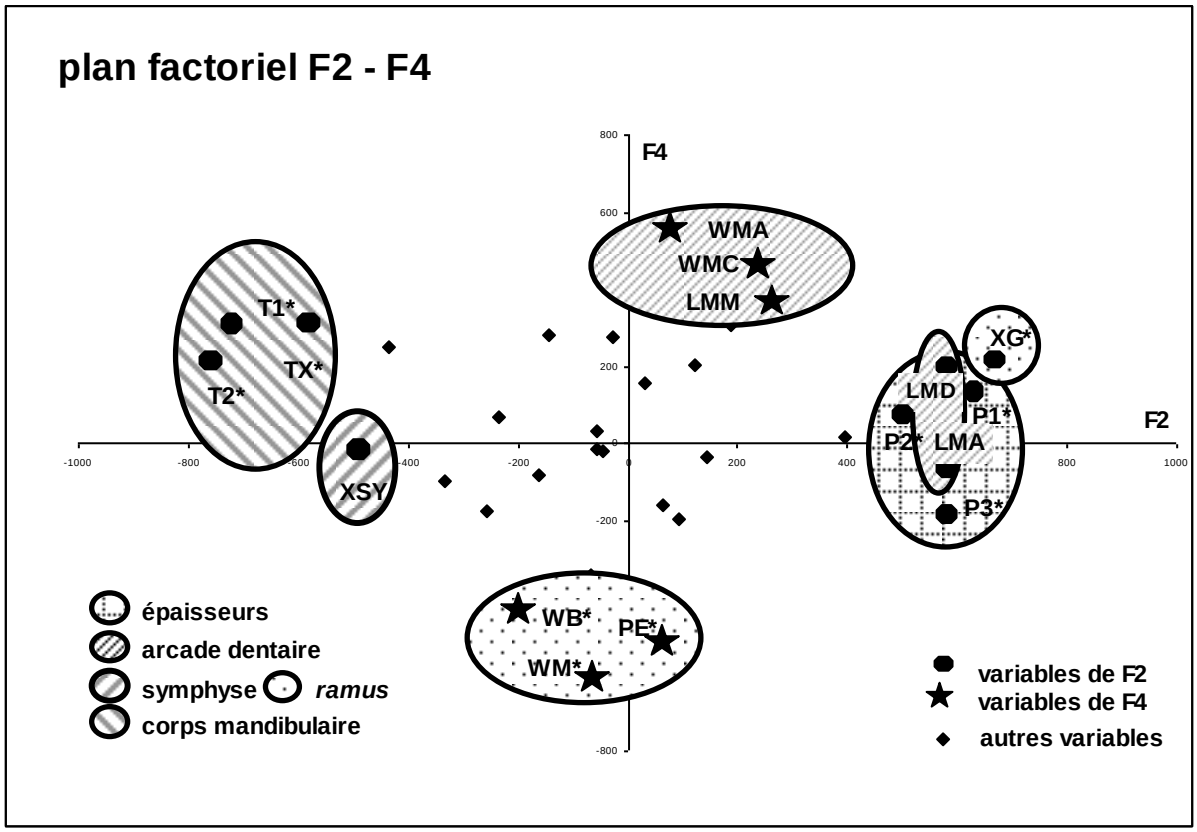
RESULTATS : LES FACTEURS, DESCRIPTION, ARGUMENTAIRE ET DISCUSSION

La description argumentée des facteurs s'appuie sur certaines caractéristiques du procédé d'étude utilisé. Les 34 mesures (Tab. I) de la mandibule humaine adulte analysées dans cette ACP forment, par méthode, un bouquet de 34 vecteurs qui ont tous le même point origine et la même longueur mais où chacun d'entre eux présente une orientation spécifique au sein de l'hyperespace représentant la population étudiée, orientation différente de celle des autres vecteurs. Un vecteur particulier étant construit comme la somme des mensurations d'une variable particulière relevées chez chacun des sujets de la population, mensurations préalablement centrées et réduites, son orientation signe donc le comportement de la variable au sein de cette population. Nous présentons cinq plans factoriels (Fig. 4 à 8) pour illustrer graphiquement les 9 premiers axes factoriels.



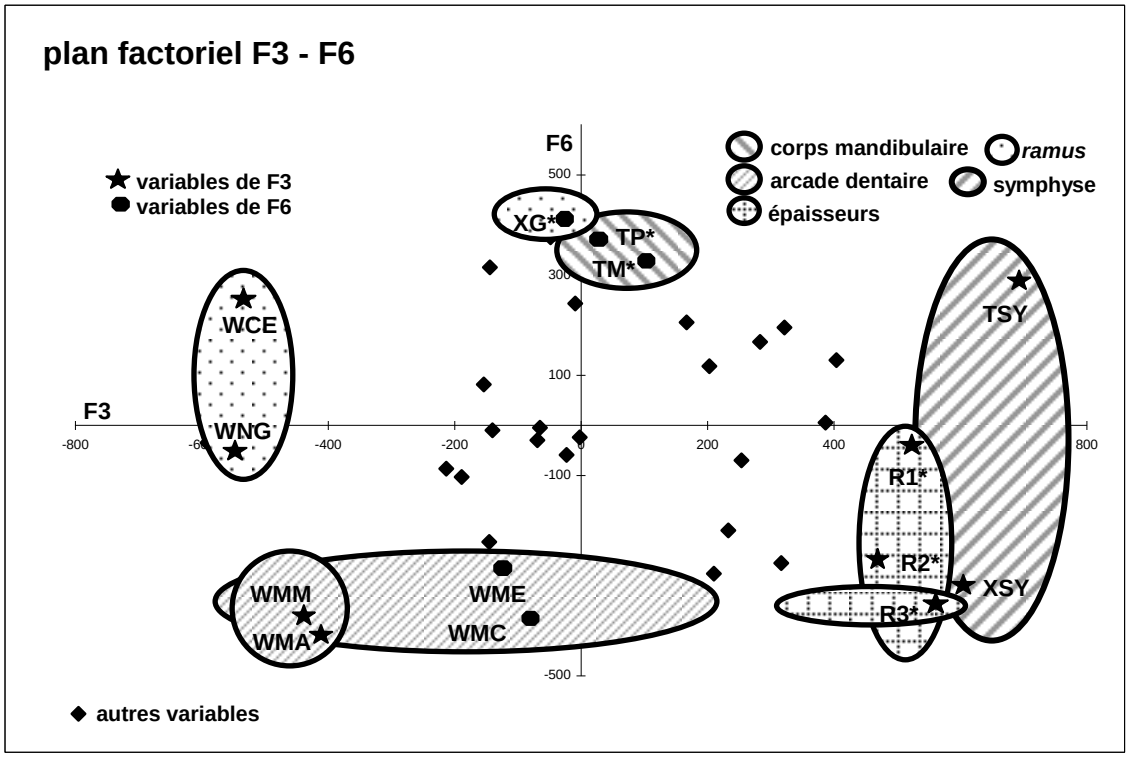
Légende (*legend*) : corps mandibulaire (*mandibular corpus*), *ramus* (*ramus*), arcade dentaire (*dental arch*), symphyse (*symphysis*), épaisseur (*thickness*)

FIGURE 4. — *Graphique du plan factoriel F1 – F3 — FIGURE 4.* — Graph of the F1-F3 factorial plane



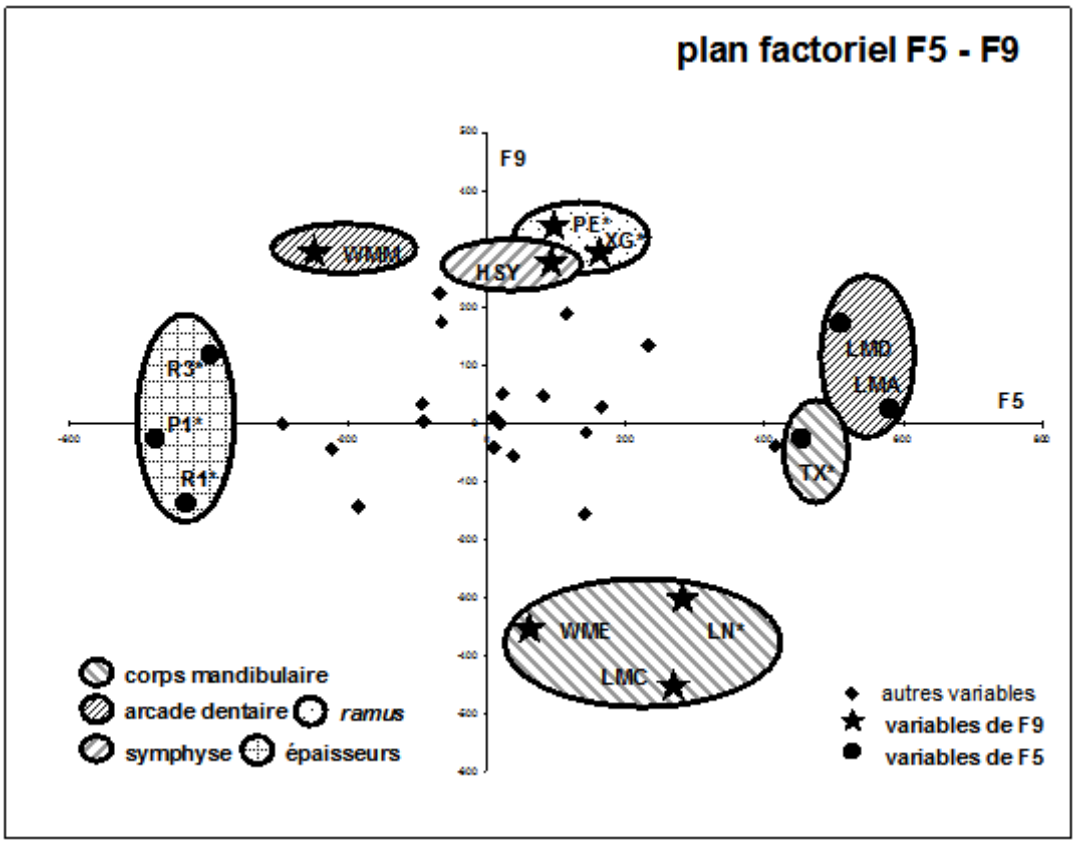
Légende (*legend*) : *Cf* Fig. 4

FIGURE 5. — *Graphique du plan factoriel F2 – F4 — FIGURE 5.* — Graph of the F2-F4 factorial plane



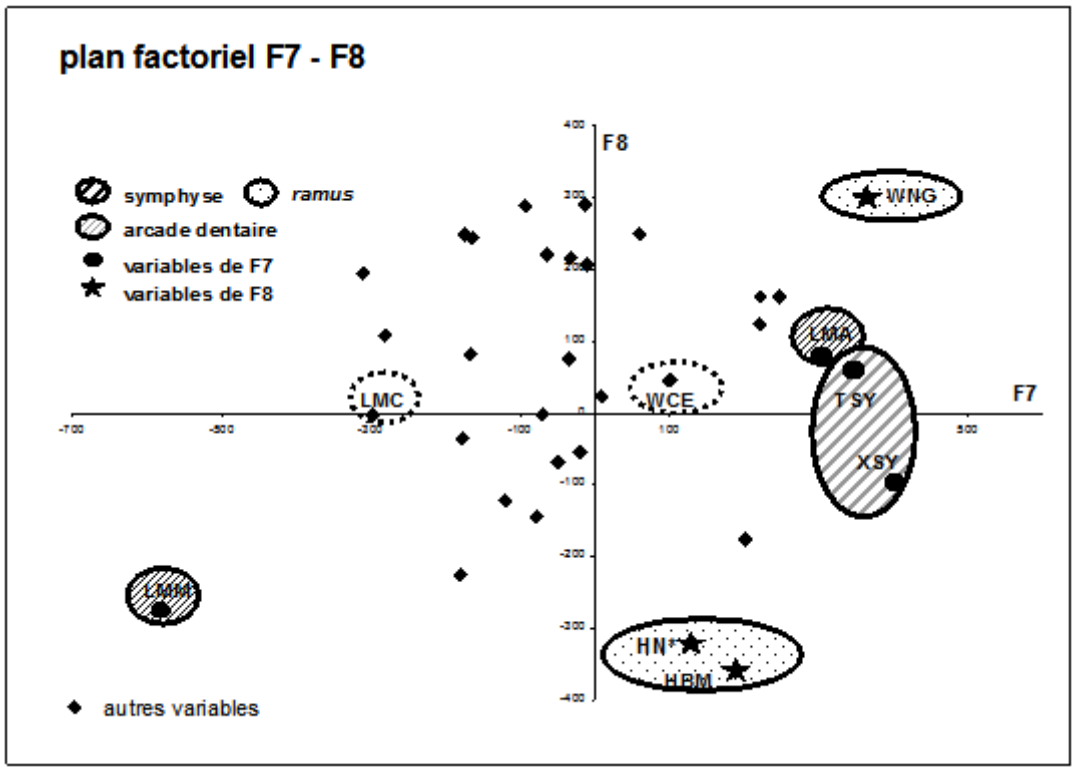
Légende (*legend*) : *Cf* Fig. 4

FIGURE 6. — *Graphique du plan factoriel F3 – F6 — FIGURE 6.* — Graph of the F3-F6 factorial plane



*Légende (*legend*) :* Cf *Fig. 4*

FIGURE 7 – *Graphique du plan factoriel F5 – F9 — FIGURE 7* – Graph of the F5-F9 factorial plane



*Légende (*legend*) :* Cf *Fig. 4*

FIGURE 8 – *Graphique du plan factoriel F7 – F8 — FIGURE 8* – Graph of the F7-F8 factorial plane

La présentation, ci-après, des neuf premiers facteurs extraits de cette ACP suit l'ordre de F1 à F9 selon lequel la méthode les classe hiérarchiquement. Les valeurs propres (Tab. III) de chacun des facteurs indiquent le pourcentage qu'explique chaque facteur de la variance totale de l'hypernuage défini par cette population. Cette valeur est importante puisqu'elle mesure le pouvoir explicatif du facteur concerné ; elle est mentionnée dans la parenthèse du titre de chacun des facteurs. La description d'un facteur repose sur le repérage des variables qui contribuent à le constituer, ce sont celles dont le coefficient de saturation (CS)[1] est très fort en valeur absolue sur le facteur concerné (Tab. IV). Le CS est la valeur de la projection orthogonale du vecteur-variable sur l'axe. Si deux variables sont corrélées, fortement et positivement, leurs vecteurs ont une orientation proche et leurs CS ont, en conséquence, des valeurs similaires et des signes identiques. Dans le cas d'une forte corrélation négative, les CS sont de valeurs proches mais de signes contraires. Notre commentaire tient également compte du pourcentage de variance ($\%\sigma^2$) exprimée par chaque variable sur chacun des facteurs.

TABLEAU III. — ACP de la mandibule : histogramme des valeurs propres des facteurs.
TABLE III. — *PCA of the mandible: histogram with eigen values of factors*

ordre du facteur	valeur propre de chaque facteur	% de variance expliquée par chaque facteur	cumul des % de variance expliquée par chaque facteur	histogramme des valeurs propres
1	11,9	33	33	**********
2	4,7	13	46	**********
3	3,8	11	57	**********
4	2,5	7	64	**********
5	2,3	7	70	**********
6	1,6	5	75	********
7	1,6	5	80	********
8	1,2	3	83	******
9	1,2	3	86	******
10	0,8	2	88	****
11	0,8	2	91	****
12	0,6	2	92	***
13	0,5	2	94	***
14	0,4	1	95	**
15	0,4	1	96	**
16	0,4	1	97	**
17	0,3	1	98	*
18	0,2	1	98	*
19	0,2	1	99	*
20	0,1	0	99	*
21	0,1	0	100	*
22	0,0	0	100	

Légende (*legend*) : pourcentage de variance expliquée par chaque facteur (*percent of variance explained by each factor*) ; cumul des pourcentages de variance expliquée par chaque facteur (*cumul of percent of variance explained by each factor*) ; valeur propre de chaque facteur (*eigenvalue (or latent root) of each factor*) ; ordre du facteur (*numero of each hierarchical factor*)

[1]Le coefficient de saturation sera désormais libellé « CS »

TABLEAU IV. — *ACP de la mandibule : les 9 premiers facteurs*
TABLE IV. — PCA of the mandible : the 9 first factors

variables	facteur 1		facteur 2		facteur 3		facteur 4		facteur 5		facteur 6		facteur 7		facteur 8		facteur 9	
	CS	%σ2	CS	%σ2	CS	%σ2	CS	%σ2	CS	%σ2	CS	%σ2	CS	%σ2	CS	%σ2	CS	%σ2
LMT	632	45%	396	18%	-144	2%	13	0%	415	19%	315	11%	-167	3%	82	1%	-38	0%
LMC	679	48%	-67	0%	-2	0%	-343	12%	274	8%	-24	0%	-298	9%	-2	0%	-465	22%
WCE	641	37%	-435	17%	-578	30%	250	6%	-223	4%	240	5%	100	1%	46	0%	-43	0%
WME	519	40%	186	5%	-145	3%	308	14%	59	1%	-233	8%	222	7%	162	4%	-336	17%
WB*	606	43%	-223	6%	233	6%	-435	22%	-91	1%	-210	5%	-311	11%	195	4%	5	0%
WM*	569	41%	-52	0%	-189	5%	-593	45%	115	2%	-103	1%	-35	0%	75	1%	189	5%
HBM	811	71%	-257	7%	-23	0%	-178	3%	19	0%	-59	0%	209	5%	-356	14%	0	0%
HSY	789	72%	-44	0%	-9	0%	-20	0%	96	1%	243	7%	247	7%	163	3%	285	9%
XSY	119	2%	-483	27%	600	42%	-26	0%	82	1%	-277	9%	400	19%	-101	1%	48	0%
XG*	-318	11%	668	49%	-48	0%	208	5%	156	3%	375	16%	-65	0%	221	5%	309	11%
PE*	443	27%	61	1%	-140	3%	-532	39%	89	1%	-10	0%	-165	4%	244	8%	364	18%
WNG	615	37%	31	0%	-591	35%	156	2%	-65	0%	-35	0%	364	13%	300	9%	175	3%
LN*	798	68%	62	0%	-154	3%	-161	3%	284	9%	81	1%	-13	0%	291	9%	-277	8%
HN*	814	72%	-333	12%	-69	1%	-101	1%	22	0%	-30	0%	156	3%	-328	12%	51	0%
LMD	425	18%	562	31%	317	10%	170	3%	500	25%	-275	7%	-78	1%	-144	2%	188	3%
LMA	107	1%	574	35%	210	5%	-98	1%	587	36%	-296	9%	337	12%	74	1%	31	0%
LMM	413	18%	273	8%	254	7%	355	13%	134	2%	-70	1%	-583	36%	-282	8%	265	7%
WMC	595	44%	248	8%	-109	1%	460	27%	141	2%	-322	13%	98	1%	45	0%	-155	3%
WMA	527	29%	91	1%	-451	21%	552	32%	38	0%	-351	13%	-178	3%	-35	0%	-55	0%
WMM	390	18%	-144	2%	-477	27%	283	10%	-253	8%	-320	12%	-174	4%	249	7%	321	12%
TH*	811	73%	-234	6%	-213	5%	66	0%	-68	1%	-87	1%	201	5%	-176	3%	224	6%
TP*	941	88%	-58	0%	8	0%	33	0%	11	0%	340	11%	9	0%	23	0%	11	0%
TM*	938	89%	-58	0%	81	1%	-15	0%	10	0%	306	9%	-49	0%	-68	0%	-41	0%
TL*	901	85%	-161	3%	-65	0%	-82	1%	143	2%	-5	0%	-181	3%	-226	5%	-15	0%
TSY	46	0%	-26	0%	691	58%	274	9%	233	7%	273	9%	346	14%	66	1%	135	2%
TX*	239	6%	-553	33%	404	18%	317	11%	443	21%	130	2%	-93	1%	289	9%	-14	0%
T1*	380	15%	-707	54%	322	11%	297	9%	-93	1%	195	4%	-33	0%	216	5%	34	0%
T2*	14	0%	-780	65%	387	16%	244	6%	166	3%	5	0%	-281	8%	109	1%	29	0%
R1*	544	36%	122	2%	512	32%	202	5%	-443	24%	-19	0%	-71	1%	-2	0%	-99	1%
R2*	645	50%	144	3%	458	25%	-37	0%	-294	10%	-225	6%	-11	0%	207	5%	0	0%
R3*	404	19%	93	1%	564	37%	-197	4%	-397	18%	-305	11%	60	0%	250	7%	137	2%
P1*	451	22%	624	41%	203	4%	135	2%	-493	26%	118	1%	-120	2%	-122	2%	-31	0%
P2*	625	43%	514	29%	283	9%	61	0%	-376	15%	166	3%	-20	0%	-55	0%	-73	1%
P3*	586	38%	579	38%	167	3%	-161	3%	-185	4%	205	5%	221	5%	124	2%	-142	2%

*Légende (*legend*) : CS : coefficient de saturation (*loadings*) ; %σ² : pourcentage exprimé de la variance totale (*recorded percentage of total variance*)*

FACTEUR 1 (33%, F1) : LE FORMAT

F1 est le facteur de format général (Fig. 4). Il est, par méthode, l'axe principal de l'hypernuage, celui qui est extrait en premier par adultes parce qu'il possède, comparé aux autres facteurs, la plus forte valeur propre (Tab. III). Il fournit la description de la variation majeure interne à la population étudiée. Il est identifié à ce titre comme décrivant le format. Ce facteur explique un tiers de la

variance totale observée dans cette population. Sa lecture (Tab. IV) nous révèle que 17 des 25 variables non angulaires expriment, ici, leur plus grand CS et avec des signes identiques : ce facteur est reconnu en conséquence comme décrivant la variabilité de format. Pourtant, l'étude du classement hiérarchisé des variables par ordre décroissant de leurs CS nous permet de moduler ce concept de format et de considérer aussi F1 comme un facteur de forme.

Pour deux raisons et sans ambiguïté, nous pouvons affirmer qu'une mandibule « grande » est une pièce osseuse « haute ». Premièrement, 7 des 8 variables les plus fortement saturées sur F1 sont des mesures prises dans une direction verticale et qualifiées pour cette raison de « hauteur ». Deuxièmement, ce sont toutes les hauteurs que nous avons mesurées sur la mandibule, aussi bien celles du corps mandibulaire (TP*, TM*, TL*) symphyse comprise (HSY) que celles du *ramus mandibularis* (branche montante), en incluant (HN*, HBM) son condyle (*processus condylaris*) ou en l'excluant (TH*). Ces variables expriment sur F1 jusqu'à 90% de leur variance propre, elles ne participent donc pas, ou peu, à la définition des autres facteurs. La seule variable assimilable à une hauteur qui fait exception en ne participant pas au format général est la profondeur (PE*, 20%σ^2) de l'échancrure sigmoïde (*incisura mandibulae*). Sa spécificité est commentée en F4.

Beaucoup d'autres variables sont moyennement corrélées au facteur de format, si bien qu'une grande mandibule est spectaculairement haute, mais elle est également longue et large, notamment au niveau des ATM (WCE), mais sans l'être nettement. Seule, la longueur du *corpus* (LN*, 64%σ^2) témoigne de l'influence du format sur la partie basilaire de la mandibule.

Quel est le rapport du développement de l'arcade alvéolo-dentaire au format général de la mandibule ? Les longueurs des segments antémolaire (LMA) et molaire (LMM), les largeurs entre les canines (WMC), entre les secondes prémolaire (WMA) et entre les troisièmes molaires (WMM) y présentent des CS hétérogènes, et de valeur plutôt faible pour la plupart, décrivant ainsi une variation de forme de l'arcade alvéolaire probablement due à l'influence du format général sur la dimension des dents. Ainsi, la variation de format des dents molaires, bien que modéré sur ce facteur, entraîne celle de longueur du segment alvéolo-molaire (LMM) mais sans répercussion sur sa largeur (WMM), alors que celle des dents antérieures implique essentiellement une variation de largeur du segment incisivo-canin (WMC). En conclusion, la forme de l'arcade alvéolo-dentaire est liée au format général de la mandibule, mais d'une manière qui est sans effet sur la saillie mentonnière : les CS quasi-nuls des angles de la symphyse (TSY, XSY) prouvent cette indépendance entre la variation de forme de l'arcade alvéolaire due au format général de la mandibule et la saillie plus ou moins prononcée du menton.

Comme les variables utilisées d'une ACP à une autre ne sont que rarement les mêmes, les facteurs obtenus selon diverses ACP menées par différents auteurs ne sont pas facilement comparables. Pourtant, des facteurs principalement définis par les hauteurs de la mandibule sont proposés comme pertinents, par exemple, pour distinguer certaines populations [**10**], dans les études des jumeaux et des familles [**11**, **12**], ou pour décrire la variation intra- population (le présent travail). De tels facteurs contribuant à décrire la morphologie mandibulaire et qui sont définis par un comportement très homogène des variables de hauteur sont donc relativement souvent extraits. Le principe de parcimonie nous conduit à poser l'hypothèse que tous ces facteurs expriment le même aspect général que celui clairement décrit par F1, et qui pourrait traduire, chez l'adulte, le résultat d'une croissance allométrique de taille. Cette interprétation convient pour une espèce à bipédie permanente telle *Homo* chez laquelle l'augmentation de format se produit préférentiellement dans une direction verticale. Dans un contexte anatomique limité à la mandibule, le « facteur de hauteur » pourrait refléter un processus plus spécifique lié à la présence des dents. Premièrement, la *pars alveolaris* est fortement modifiée durant la croissance et le *corpus* croît en hauteur durant l'éruption dentaire avec l'augmentation de taille des alvéoles dentaires [**13**]. Deuxièmement, la hauteur de la *pars alveolaris* est corrélée au format des racines des dents, au moins en ce qui concerne la hauteur de la symphyse mandibulaire [**8**]. Troisièmement, il existe une corrélation nécessaire entre le format des dents et la hauteur du *ramus*[2]. En effet, lors de l'occlusion dentaire entre le maxillaire supérieur et la mandibule, le *ramus* assure, d'un point de vue physique, un système rigide qui articule le corps mandibulaire au crâne. La variation de format des dents implique donc nécessairement celle de la hauteur du *ramus*, sinon les dents seraient en malocclusion.

Toutes ces interprétations sont renforcées par les résultats émanant de différentes analyses multivariées discriminantes [**14**, **15**, **16**] qui corroborent l'importance des hauteurs du *corpus*, de la symphyse et des *ramus* lors de l'estimation du sexe par la mandibule. Comme les hommes ont, en moyenne, au sein d'une même fratrie et par extension d'une même population de sujets apparentés, une stature plus forte et des dents plus grandes que celles des femmes, l'analyse de F1 suggère que le dimorphisme sexuel exprimé par les hauteurs de la mandibule semble n'être qu'un trait du développement différentiel de la taille et notamment de celle des dents. Les résultats concernant le pouvoir descriptif (Tab. III) des facteurs extraits par adultes que nous avons menée confortent, au moins en partie, cette explication : la relativement faible valeur propre du facteur principal F1 (33%) s'accorde bien avec la faible différence de la stature humaine actuelle enregistrée [**17**] entre hommes et femmes (10cm) et le faible coefficient de variation de la capacité crânienne (environ 9%) entre hommes et femmes adultes [**18**].

D'autres traits osseux de diagnostic du sexe ont fait l'objet de multiples travaux mais qui, pour la plupart, ont été aussi vite réfutés qu'ils étaient proposés ; pour la mandibule, la flexuosité du bord postérieur du *ramus*

[2]Jean Granat, communication personnelle

[**19**, **20**] est un exemple récent de ces débats contradictoires. Certains autres caractères, plus classiques, sont aussi évoqués : ainsi, une mandibule est classiquement reconnue masculine par son grand format, ses grosses dents, son *corpus* épais, sa symphyse haute et son *ramus* redressé d'avant en arrière. Comme ils sont mentionnés en liaison avec le format, nous les discutons en les confrontant aux résultats de F1. Ce cadre nous permet d'accréditer la hauteur de la symphyse comme un estimateur osseux intra-population du sexe, et de proposer, comme également pertinentes dans ce même contexte, les autres mesures de hauteur prises en compte dans ce travail auxquelles nous ajoutons la longueur du *corpus*. L'emploi d'une méthode linéaire discriminante, le D2 de Mahalanobis, nous a permis de construire des équations utilisant ces variables pour discriminer les sujets de notre population selon le format [**16**]. Les très bons classements obtenus notamment avec HSY, TH* et LN* confirment le lien entre sexe et format dans un contexte intra- population. En revanche, et dans ce même contexte, l'angle postérieur de la mandibule (XG*) et les épaisseurs du *corpus* (R1*, R2*, R3*) ont sur F1 des CS d'une valeur trop faible, bien que présentant des signes cohérents avec ces assertions précédentes, pour participer à la définition du format. Ainsi, si nous admettons la liaison « sexe – format », les hommes de cette population ont certes une mandibule plutôt haute mais dont le *corpus* n'est pas spécifiquement épais et dont l'angle postérieur de la mandibule n'est fermé que très relativement, ce qui infirme partiellement les travaux qui en font un caractère de diagnose sexuelle [**13**]. Ces quatre variables, angle postérieur et épaisseurs, s'expriment en liaison avec des modifications de forme non liée au sexe sur d'autres facteurs, notamment F2 pour la première et F3 pour les trois autres.

FACTEUR 2 (13%, F2) : INCLINAISON LATERALE DE LA BRANCHE HORIZONTALE DU CORPS

Cet axe factoriel (Fig. 5, Tab. II) se distingue radicalement du précédent à deux titres : F2 est indépendant de F1 par méthode, et les variables qui le composent (Tab. IV) n'interviennent que modérément ou pas du tout dans la définition du format général. F2 décrit la variation de l'inclinaison latérale de la face externe du *corpus*. En témoigne la très forte expression des variables angulaires qui mesurent cette angulation (TX*, T1*, T2*) mais aussi la forte expression des épaisseurs projetées (P1*, P2*, P3*) du *corpus* à épaisseurs réelles (R1*, R2*, R3*) constantes.

L'ordre croissant des variances (0%, 31%, 50%, 60%) exprimées par les angles que forme le *corpus* avec le plan alvéolaire [**8**], depuis la symphyse et jusqu'aux troisièmes molaires (TSY, TX*, T1*, T2*), décrit une variation d'inclinaison latérale qui augmente progressivement d'avant en arrière : nulle au niveau de la symphyse, maximale à partir des M3. Le plan de base de la mandibule, dit plan de sustentation, en est donc modifié dans son orientation antéro- postérieure : il bascule par rapport au plan alvéolaire. Cette variabilité du plan de base se répercute dans l'évaluation angulaire de deux structures de la mandibule, la symphyse mentonnière et l'inclinaison antéropostérieure du *ramus*.

Premièrement, la mesure de l'angle de la symphyse par rapport à ce plan de base (XSY) varie en même temps que son plan de référence alors que la mesure de cette même structure symphysaire par rapport au plan alvéolaire (TSY) est angulairement constante : pour 25% de sa variation, XSY mesure donc passivement l'orientation du plan de base et non pas la saillie du menton.

Deuxièmement, c'est 50% de la variation de l'angle postérieur de la mandibule (XG*) qui est exprimée sur ce facteur, valeur très forte qui traduit en grande partie les effets de la bascule du plan de base utilisé comme référence pour cette mesure. Pourtant, il semble qu'une modification de l'inclinaison antéropostérieure du *ramus* s'ajoute à la bascule du plan de base, comme le suggère la variation exprimée par la longueur totale de la mandibule (LMT). Une partie de ces 50% de variation de XG* pourrait être la conséquence des variations de longueur de l'arcade alvéolo-dentaire (LMD) liées à celles de son segment antémolaire (LMA), ces deux variables s'exprimant fortement sur F2, pour un tiers de leurs variations. Les *ramus* montrent également sur F2 une variation de leur inclinaison latérale car la largeur bicondylienne externe (WCE), comparée à la largeur bigoniaque (WNG), y exprime seule 20% de sa variance.

Toutes ces variations sont indépendantes des hauteurs de la mandibule (TP*, TM*, TL*, HSY, TH*, HN*, HBM), des épaisseurs réelles du *corpus* (R1*, R2*, R3*), des largeurs de l'arcade alvéolo-dentaire (WMC, WMA, WMM), comme en témoignent les CS de ces variables très faibles ou *quasi* nuls.

Ainsi, dans la population étudiée, lorsque la face externe du *corpus* est très oblique latéralement, l'arcade alvéolo-dentaire est longue par suite d'un segment antémolaire développée, la symphyse paraît très saillante et les *ramus* sont inclinés vers l'arrière et basculés vers l'intérieur au niveau des condyles. Et vice-versa.

FACTEUR 3 (10%, F3) : SAILLIE DU MENTON, ARCADE ALVEOLO-MOLAIRE, EPAISSEURS DU CORPS, ATM

Le facteur F3 (Fig. 4 et 6, Tab. II) apparaît d'emblée extrêmement intéressant pour les paléoanthropologues compte tenu des trois groupes de variables qui le constituent (Tab. IV), variables particulièrement mises en relief par les études des processus de l'évolution humaine. En effet, les variations de la saillie du menton, que nous interprétons [**21**] comme soumises à l'influence de la variation de position de l'arcade alévéolo-dentaire, se conjuguent sur F3 avec celles de toutes les épaisseurs du *corpus* et celles des largeurs de toute la moitié postérieure de la mandibule, segment alvéolo-molaire et écartement des ATM compris. L'argumentaire détaillé est proposé ci-dessous.

Les deux variables angulaires du menton qui évaluent l'inclinaison de la symphyse mandibulaire assimilée à la droite « gnathion infradental » expriment ici leurs plus

fortes variances, qu'elles soient mesurées en référence au plan de base (XSY, 42%σ^2) ou au plan alvéolaire (TSY, 58%σ^2). Le fait que ces variables obtenues par des techniques différentes aient des CS presque identiques nous assure que, sur F3, XSY et TSY quantifient bien, et uniquement, l'inclinaison de la symphyse : une mesure faible de TSY et XSY (angle aigu) décrit une symphyse très inclinée, et donc un menton très saillant ; et vice versa.

C'est de manière conjointe que les quatre largeurs mesurées dans la moitié postérieure de la mandibule expriment ici une très forte partie de leur variance, supérieure ou égale à celle exprimée sur le facteur de format F1. Leurs CS de même signe attestent de leurs variations dans un même sens. Une mandibule particulièrement large au niveau des condyles (WCE) l'est aussi au niveau des gonions (WNG) : les *ramus* ne présentent pas de variations d'inclinaison latérale. Son arcade dentaire présente un trapèze alvéolo-molaire également très large, qu'il soit mesuré entre les troisièmes molaires (WMM) ou entre les deuxièmes prémolaires (WMA). F3 manifeste donc une variation de forme de la mandibule en général, plus ou poins large à l'arrière, et de l'arcade dentaire en particulier : seul le trapèze constitué par les dents broyeuses varie et uniquement en largeur, contrastant ainsi avec l'expression quasi-nulle (CS très faibles) des quatre autres variables mesurant les segments alvéolaires en longueur (LMD, LMA, LMM) et en largeur (WMC) entre les canines. Ce groupe de variables (WCE, WNG, WMM, WMA) concerne le sous-ensemble morphologique formé par les arcades dentaires et les branches montantes, condyles mandibulaires et donc ATM comprises. Il exprime la forte liaison entre l'écartement des deux séries alvéolo-dentaires masticatrices et les deux ATM.

C'est également de manière conjointe que les trois épaisseurs du corps mandibulaire (R1*, R2*, R3*) mesurées entre la dernière prémolaire (P4) et la dernière molaire (M3) contribuent fortement à la définition de F3. Leurs CS, de signes opposés à ceux des largeurs, marquent le contraste entre une mandibule large au *corpus* mince et une mandibule étroite au *corpus* épais. En revanche, épaisseurs et angles symphysiens, aux CS de même signe, sont grands simultanément : une mandibule au *corpus* mince présente antérieurement un menton particulièrement saillant ; et vice versa.

Ainsi, les variables définissant F3 peuvent être regroupées selon leur signification en trois ensembles dont les variations quantitatives sont interdépendantes que ce soit dans un même sens ou dans un sens contraire selon que ces variables sont distribuées au même pôle de F3 ou à des pôles opposés (Fig. 4). Un premier groupe de variables constitué des largeurs mesurées à l'arrière de la mandibule varie dans un sens opposé aux deux autres groupes dont l'un comprend les épaisseurs du *corpus* et l'autre les angles de la symphyse. F3 montre que, dans la population étudiée, une mandibule au menton fortement saillant possède un *corpus* mince, une arcade dentaire dont le trapèze alvéolo-molaire est très large, et ses *ramus*, largement écartés l'un de l'autre, la rattachent au crâne par des ATM très écartées l'une de l'autre ; et vice versa.

Les deux phénomènes, arcade dentaire de plus en plus élargie à l'arrière (Fig. 10) et apparition puis saillie de plus en plus prononcée du menton (Fig. 9), s'observent dans la lignée humaine sur les mandibules [**22**] depuis *H. habilis* [**23**] qui a vécu entre 2,4 et 1,5 Ma [**24**, **25**, **26**] en Afrique de l'Est, et notamment sur les fossiles KNMER730 [**27**, **28**], OH13 et OH7 [**29**], puis chez l'espèce *H. ergaster* avec notamment les fossiles d'Afrique de l'Est tel KNMWT15000 [**30**] du Kenya et les mandibules D211 et D2600 [**31**] exhumées à Dmanisi (Géorgie) datés d'environ 1,7Ma [**32**], tant est que les fossiles du Caucase préalablement attribués à *H. georgicus* [**33**, **34**] lui soient définitivement rattachés [**35**]. Enfin, ces deux caractères distinguent particulièrement tous les Hommes anatomiquement modernes depuis les très anciennes mandibules de Skhül et Qafzeh (Israël) datées de 100ka et 95ka [**36**] et de Omo kibish (Ethiopie) datée de 120ka [**37**], ce qui n'est sans doute pas sans rapport avec l'existence d'une occlusion psalidodonte [**38**]. En ce qui concerne le troisième caractère, l'épaisseur du corps de la mandibule, il a beaucoup diminué depuis les premiers Hominidés. Certes, cette épaisseur est extrêmement forte chez *Paranthropus* dont les dents jugales, prémolaires et molaires, ont des formats deux à trois fois supérieurs à celles du genre *Homo* [**39**], mais leur spécialisation est tout autre. Ce n'est en fait qu'avec les Hommes plus récents que *H. heidelbergensis*, daté d'environ 600ka par la mandibule de Mauer (Allemagne), et principalement chez les Hommes anatomiquement modernes, que sa valeur appartient à la variation actuelle, car les mandibules de la plupart des autres espèces d'Hommes tels les Sinanthropes et les Néanderthaliens, présentent des épaisseurs beaucoup plus fortes que la moyenne observée chez les Hommes sub-actuels d'Europe [**8**].

La coexistence de ces caractères chez les fossiles mérite d'être signalée, d'autant qu'elle est liée chez ces différentes espèces humaines à des crânes larges. Le fait qu'ils se trouvent associés de la même manière dans une population villageoise subactuelle d'Hommes modernes comme celle ici étudiée confirme l'hypothèse [**40**] de leur dépendance réciproque.

De nombreuses explications avaient été avancées pour traduire les modifications observées au cours de l'évolution des hominidés d'autant plus qu'alors les Australopithèques (*Australopithecus, Paranthropus*) et les Sinanthropes (*Sinanthropus pekinensis*, *Homo adultes s.s.*) étaient placés sur l'ascendance de l'Homme actuel [**41**, **42**, **43**]. Aujourd'hui, à la lumière des nombreux fossiles mis au jour depuis les années 1960, il est possible de considérer que les éléments du menton (*mentum osseum*) étaient présents, ou en formation, dès les premiers représentants du genre *Homo* (*H. habilis*). Au long du temps, ces éléments du menton se sont affirmés en même temps que le crâne allait vers sa morphologie actuelle. Ce caractère est donc une morphologie dérivée (apomorphe, « évoluée ») par rapport à la morphologie ancestrale (plésiomorphe, « archaïque ») des Primates. Parmi eux, l'un des éléments du menton peut être exceptionnellement présent mais la

symphyse forme toujours un angle obtus, exception faite de la symphyse presque verticale décrite, parmi les Hominidés, chez l'étonnant *A. barelghazali* [**44**] du Tchad et, parmi les Hylobatidés, chez le Siamang (*Symphalangus syndactylus*) [**45**]. Ceci n'exclut pas que les éléments primitifs du menton se soient conservés sans se développer chez d'autres espèces telles *S. pekinensis* [**43**] et les Néandertaliens de la Ferrassie [**46**].

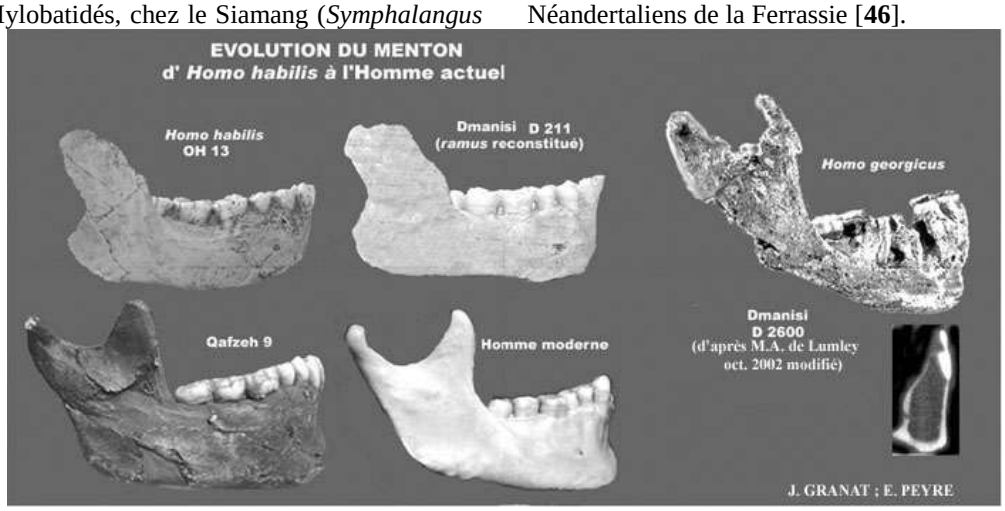


FIGURE 9. — *Photographies des mandibules* H. habilis, H. georgicus *et de l'Homme anatomiquement moderne (vue de profil)*
FIGURE 9. — Photographs of the H. habilis, H. georgicus and Anatomically Modern Man mandibles (lateral view).

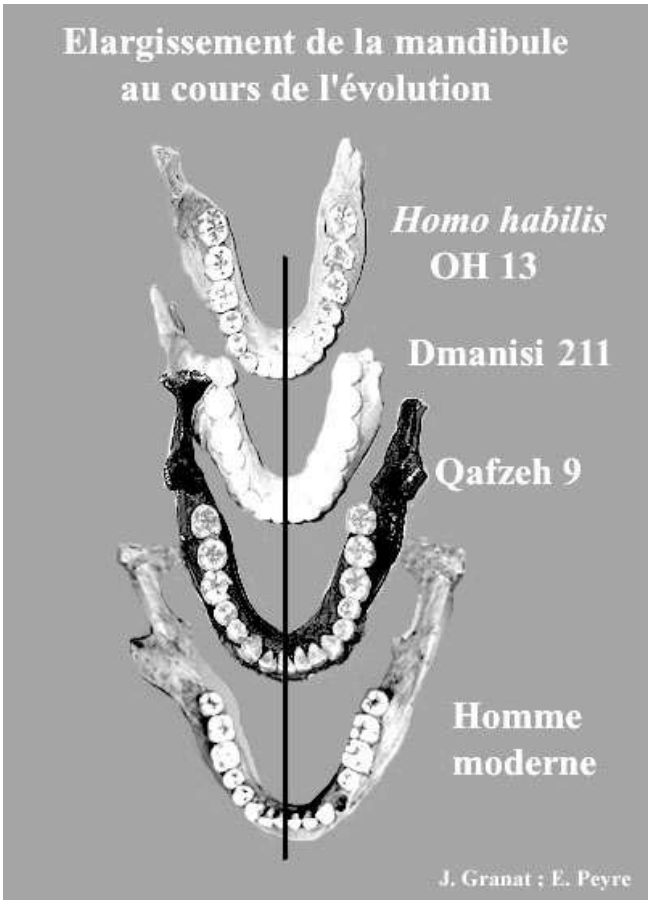


FIGURE 10. — *Photographies des mandibules de* H. habilis, H. georgicus *et de l'Homme anatomiquement moderne (vue supérieure)*
FIGURE 10. — Photographs of the H. habilis, H. georgicus and Anatomically Modern Man mandibles (superior view)

Ce facteur F3 est, par ailleurs, très informatif à propos de la dynamique que sous-tend la variation de l'inclinaison de la symphyse, en ce sens qu'il apporte les preuves d'un lien entre la saillie du menton et la plasticité de l'arcade alvéolo-dentaire. Le constat que les trois longueurs de la mandibule prises à partir du gnathion, celle de l'os total (LMT) et celles du *corpus* (LMC, LN*), ont des contributions nulles sur F3 interdit d'invoquer une variabilité de position du gnathion. C'est donc la variation de position de l'infradental qui détermine celle de l'inclinaison de la symphyse. La variation de ce point, repère le plus antérieur de l'arcade alvéolo-dentaire, manifeste celle de la position plus ou moins reculée de l'arcade alvéolaire sur le corps sous-jacent. Ce phénomène traduit une certaine passivité de la partie basilaire du *corpus* et l'aspect actif de l'arcade alvéolaire dans l'importance de la saillie du menton. Il conforte l'hypothèse de la saillie passive du menton [**41**, **47**].

D'un point de vue morphofonctionnel, ce facteur manifeste l'influence conjuguée de la largeur de l'arcade dentaire et de la largeur bicondylienne et l'influence de la position de l'arcade dentaire par rapport aux condyles. Dans le cadre interprétatif qui analyse l'influence des facteurs géométriques sur la distribution des contraintes pendant la mastication, ce facteur met donc en relation la fonction de mastication et les rapports mandibulo-crânien comme nous le verrons dans la discussion générale.

LE FACTEUR 4 (7%, F4) : *RAMUS* ET ARCADE ALVEOLO-DENTAIRE

Le facteur F4 (Fig. 5, Tab. II) est l'un des facteurs de forme liée à la fonction de mastication. Il exprime les variations conjointes du développement du *ramus*, principalement celui de l'apophyse coronoïde qui localise la plage d'insertion du muscle masticateur temporal (*musculus temporalis),* et de la forme de l'ellipse [**48**] de l'arcade alvéolaire liée au format des dents.

La variation de forme du *ramus* s'exprime quasi totalement sur deux axes factoriels F1 et F4 (Tab. IV) selon des parts égales mais des modes très différents. F1 montre clairement que le format du *ramus* est bien sûr corrélé à celui de la mandibule en général, mais surtout que sa forme est fortement modifiée par un développement particulièrement marqué de ses hauteurs : le *ramus* est donc d'autant plus allongé dans une sens vertical que la mandibule est grande. Par contraste, F4 expose une variation de forme du *ramus* expliquée uniquement par la plus ou moins grande expansion de l'apophyse coronoïde (*processus coronoideus*). F4 nous apprend, de plus, que la variation du coroné n'a de répercussions que sur la mesure de profondeur de l'échancrure sigmoïde (PE*) et sur celle des largeurs du *ramus*, la minimale (WB*) et surtout la maximale (WM*) ; les autres variables impliquant le *ramus* ne présentant que des coefficients quasi-nuls sur ce facteur, que ce soit les dimensions générales de la mandibule relevées au niveau des ATM (LMT, WCE, HBM) à partir des condyles (*processus condilaris mandibulae*), des gonions (XG*, WNG) ou les hauteurs spécifiques au *ramus* (HN*, TH*). Or, les deux faces du coroné, externe et interne, constituent le site unique d'insertion du muscle temporal, l'un des quatre muscles masticateurs éleveurs de la mandibule. Mais le *ramus* n'est pas un simple levier qui se meut dans un plan et autour d'un point fixe, mais une véritable bielle douée de mouvements dans les plans sagittal et frontal, et le temporal, par ses faisceaux horizontaux, est un puissant rétropulseur, surtout lorsque la mâchoire inférieure n'est pas trop abaissée [**49**].

Il n'est donc pas étonnant que F4 manifeste cette variation du coroné en dépendance réciproque avec celle de l'arcade alvéolo-dentaire. La variation de forme de cette dernière, sous influence probable de la taille des dents car toutes les variables strictement impliquées ici ont un CS fort et de même signe, est révélée par celle de la longueur de son segment molaire (LMM) et celle de ses largeurs, notamment au niveau des deuxièmes prémolaires (WMA) mais aussi des canines (WMC).

Comme le groupe des variables du *ramus* et celui de l'arcade alvéolo-dentaire présentent des CS de signes contraires, leurs liens sont sous le signe de l'opposition. Ainsi, dans la population étudiée, une mandibule aux petites dents est animée par un muscle temporal largement inséré. Son trapèze molaire est bref, son arcade alvéolo-antémolaire étroite et son menton montre une tendance à être plus prononcé. Le *ramus* porte un coroné bien développé accusant la profondeur de l'échancrure sigmoïde. En revanche, une mandibule aux grosses dents portées par une arcade large antérieurement et longue dans son segment molaire et dont la zone symphysaire est plutôt peu inclinée, est mue par un temporal faible inséré sur un coroné modeste qui dégage une échancrure peu profonde. Le lien avec le développement de l'os temporal n'est pas étudié ici.

LE FACTEUR 5 (7%, F5) : SOUS-ENSEMBLES MANDIBULO-ANTEMOLAIRE ET MANDIBULO-MOLAIRE

Cet axe factoriel F5 (Fig. 7, Tab. II) met en évidence deux sous-ensembles qui relient l'os mandibulaire aux dents : un sous-ensemble antérieur mandibulo-antémolaire portant les incisives, canines et prémolaires (I1, I2, C, P3, P4) et un sous-ensemble postérieur mandibulo-molaire porteur de la série des dents molaires (M1, M2, M3). Les variables impliquées (Tab. IV) décrivent les effets des modifications antéro-postérieures du sous-ensemble antérieur sur le sous-ensemble postérieur.

F5 est défini par la variation de forme de l'arcade dentaire impliquant des modifications de sa longueur (LMD). Elles résultent, en fait, de transformations antéro-postérieures du segment alvéolo-antémolaire (LMA) : cette variable LMA exprime ici une part extrêmement forte de sa variance, semblable à celle exposée par F2, soit plus de 70% sur le plan factoriel F2-F5.

Cette transformation observée de l'arcade alvéolo-antémolaire est intimement associée à une restructuration sous-jacente du corps mandibulaire. Elle est principalement attestée au niveau du contact entre la dernière prémolaire (P4) et la première molaire (M1) par une forte variation d'épaisseur (R1*, P1*) et d'angulation (TX*) du *corpus* : ce dernier semble, à ce niveau, subir une « torsion » dans son

axe. En effet, des remaniements du *corpus* se produisent aussi en arrière, sous la série des molaires, mais ils ne produisent que des variations d'épaisseur (R2*, R3*, P2*) d'amplitude moins marquée et sont sans effets sur son inclinaison (T1*, T2*), les CS de T1* et T2* étant quasi nuls.

F5 montre donc une variation de la mandibule qui met en scène le rapport conflictuel entre deux sous-ensembles mandibulo-dentaires : le sous-ensemble antérieur mandibulo-antémolaire, variable en longueur et le sous-ensemble postérieur mandibulo-molaire, constant dans ses dimensions alvéolaires mais dont la localisation varie sur l'arcade. Ainsi, pour le sous-ensemble mandibulo-molaire, lorsque le trapèze molaire est en position avancée par rapport à l'infradental, le corps sous-jacent est fortement épaissi et comprime la partie antémolaire en créant une torsion entre P4 et M1. En position reculée, ce sous-ensemble mandibulo-molaire au *corpus* aminci étire la partie antérieure antémolaire et le *corpus* entre P4 et M1 est bien redressé. Il est également possible de considérer que le facteur déclenchant se trouve au niveau du segment antémolaire de la denture et qui serait, par exemple, une diminution de format des seules dents incisives, canines et prémolaires, ou une augmentation dans le second cas contraire ci-dessus décrit. L'analogie avec un corps élastique peut être avancée puisque pour une quantité de matière constante, l'épaisseur et la forme du corps mandibulaire varient en fonction de sa longueur.

Quelques précisions, presque anecdotiques, peuvent s'ajouter à cette description principale. Les contributions à F5 des autres mesures de la mandibule sont inexistantes, sauf pour cinq d'entre elles qui manifestent une variation médiocre mais existante. Ainsi, nous constatons une modification de la longueur de la mandibule (LMT) induite par celle du *corpus* (LN* LMC) et qui sont de même sens que celle de LMA, et une variation contraire des largeurs (WMM, WCE) mesurées entre les M3 et entre les ATM. De manière plus scrupuleuse, nous pouvons inférer que l'allongement de l'arcade alvéo- antémolaire produit principalement un recul du sous-ensemble mandibulo-molaire mais aussi un léger allongement du corps qui lui est sous jacent : la position de la symphyse, légèrement plus en avant, explique l'augmentation constatée de la longueur totale du *corpus* et de la mandibule en général. Cette transformation de la mandibule s'accompagne d'un faible rétrécissement à l'arrière, observé entre les M3 d'une part et les ATM d'autre part.

LE FACTEUR 6 (5%, F6) : *RAMUS* ET SOUS-ENSEMBLE MANDIBULO-DENTAIRE

Contrairement aux facteurs précédents, le facteur F6 (Tab. III) n'est pas dominé par l'expression d'une mesure particulière y exprimant sa variance maximale. Pourtant, des variables (Fig. 6, Tab. III) s'y exposent selon une part non négligeable de leur variance et qui constituent des groupes très clairs. F6 décrit la liaison qu'entretient le *ramus* dans son inclinaison antéropostérieure avec le sous-ensemble mandibulo-dentaire, corps et arcade alvéolaire compris, dans son développement en hauteur et largeur.

Ce facteur se distingue franchement de F2 en ce qu'il ne suppose pas de modification des plans de référence. La variation de l'angle postérieur de la mandibule (XG*) exprime ici, pour presque 20% de sa variance, celle de l'inclinaison antéro-postérieure du *ramus* sur un plan de base stable et traduit donc une réelle angulation entre le *ramus* et la branche horizontale de la mandibule. Cette variation implique celle de la longueur totale de la mandibule (LMT).

Le développement plus ou moins important du *corpus* en hauteur résulte principalement du facteur de format général (F1). Il est pourtant aussi sous l'influence de F6, bien que de manière très mineure mais pour la part de variance (10%σ^2) restant non exprimée par F1, notamment en ce qui concerne les trois variables de hauteur du *corpus* mesurées au niveau de la symphyse (HSY) et des dents (TP*, TM*) de la seconde prémolaire (P4) à la deuxième molaire (M2). Plus en arrière, à partir de la M2, le *corpus* ne se transforme plus en hauteur mais en épaisseur (R2*, R3*), et ces variations d'épaisseur sont de sens contraire à celles de hauteur du *corpus* et d'inclinaison du *ramus.*

La variation de forme de l'arcade alvéolo-dentaire se traduit par un écartement plus ou moins fort des deux branches du corps mandibulaire (WMA, WMM) qui s'ajoute à une variation en longueur, bien que plus faible, de l'arcade alvéolo-antémolaire (LMA). Les 15% de variance qu'expriment ici les largeurs sont de même sens que LMA et de sens contraire à XG*. Nous soulignons que les autres variables sont quasi-indépendantes de ce facteur, en particulier les longueurs du *corpus* et de l'arcade dentaire, ainsi que l'écartement entre les *ramus*.

Ainsi, une mandibule dont l'angle mandibulaire postérieur est très fermé, c'est-à-dire aux *ramus* redressés dans un sens antéropostérieur, présente un *corpus* qui est bas dans la région antérieure à M2 et très épaissi dans la région postérieure. Les deux branches du corps sont écartées l'une de l'autre, mais uniquement dans la partie mandibulo-dentaire car les *ramus* conservent un même écartement transversal tant au niveau des gonions que des condyles. En d'autres termes, et dans un plan horizontal, la face externe du *corpus* est de forme moins cintrée, et le *ramus* se rattache au *corpus* dans une angulation plus effacée.

LE FACTEUR 7 (5%, F7) - FORMAT DES DENTS, INCLINAISONS DE LA SYMPHYSE ET DES *RAMUS*

Ce facteur (Tab. III) décrit les variations contraires des segments antémolaire et molaire de l'arcade alvéo-dentaire et en montre les implications sur le reste de la mandibule, principalement sur l'inclinaison antéro-postérieure de la symphyse et sur l'inclinaison latérale des *ramus* (Fig. 8, Tab. III).

C'est très probablement la variation du format des molaires sur F7 qui implique la très forte variation sur ce facteur de la longueur du segment alvéolo-molaire (LMM), soit avec 40% de sa variance, plus du double de celle exprimée par le facteur de format (F1). Cette remarque confirme que des dents broyeuses de taille relativement grande ne sont pas aujourd'hui systématiquement portées

par une grande mandibule. La faible valeur propre de F7 (7%) suggère que ce facteur n'a qu'une importance secondaire pour décrire la variabilité intra- population de la mandibule adulte actuelle. Pourtant, nous formons l'hypothèse qu'un facteur similaire à F7 ait pu présenter un poids explicatif plus lourd durant l'histoire de l'évolution humaine compte tenu des variations importantes manifestées par le format des dents.

C'est à longueur (LMD) constante de l'arcade alvéolo-dentaire, la variance de LMD étant ici quasi nulle, que F7 met en évidence les variations antagonistes des deux segments alvéolo-antémolaire (LMA) et alvéolo-molaire (LMM), les CS de ces deux mesures de longueur étant à la fois forts mais de signes opposés. Ce constat suggère l'existence d'une contrainte sur le format des dents, série des molaires d'une part et série des dents antémolaires d'autre part. Cette contrainte pourrait résulter d'une adaptation de l'arcade alvéolo-dentaire à un *corpus* de longueur moins variable (LMC), cette adaptation relevant probablement d'une explication morpho-fonctionnelle concernant le crâne en général. Ceci pourrait peut-être apporter une explication supplémentaire au problème lié à une dysharmonie dento-maxillaire [**50**].

Ce facteur montre qu'une variation de l'arcade alvéolo-molaire s'accompagne de celle de l'inclinaison antéro-postérieure de la symphyse, pour près de 20% de la variation des angles (TSY, XSY) qui la mesure. Le signe du CS de LMM est contraire à ceux de TSY et de XSY : une mandibule dont le segment molaire est long présente une disposition de l'arcade alvéolo-dentaire très reculée sur le corps sous-jacent, l'infradental étant en position reculée par rapport au gnathion.

Les deux *ramus* présentent également une modification de leur inclinaison, latérale cette fois : en témoigne la distance entre les deux gonions (WNG) qui, pour 15% de sa variation, tend à être plus étroite lorsque les molaires sont fortes. Or, c'est dans cette zone angulaire du *ramus* que s'insèrent largement deux des muscles masticateurs, le ptérygoïdien interne (*m. pterygoideus medialis*) sur sa face interne et le masséter (*m. masseter*) sur sa face externe. Le masséter est principalement un élévateur du maxillaire inférieur mais aussi, selon les faisceaux de fibres sollicitées, un propulseur ou un rétropulseur. Le ptérygoïdien interne, image symétrique du masséter à la face interne du *ramus,* est surtout un muscle élévateur dont l'action équilibre celle de celui-là [**49**]. Nous pouvons interpréter la corrélation exprimée par F7 entre LMM et WNG comme signifiante d'une adaptation liée à la fonction de mastication. Les variations conjointes du format des dents broyeuses et du site d'insertion des muscles moteurs de la mastication traduirait ainsi un réaménagement morphofonctionnel assurant un équilibre entre le renforcement mesuré d'une zone osseuse soumise à de fortes tensions musculaires et la gradation de la puissance de broyage développée par des molaires plus ou moins fortes. L'interprétation de F7 rappelle la conception bio-rhéologique de la morphogenèse du crâne [**51**]. Si l'on considère la variation mandibulaire intra- population comme témoin de déformations d'un corps déformable soumis à des contraintes de charge (macro-rhéologie) on peut interpréter les variations qu'on observe comme le résultat des différents types de contraintes de la biomécanique mandibulaire. En assimilant la mandibule à un levier du troisième genre, il paraît clair que la force à développer dans la mastication doit être d'autant plus grande que le bras de levier est plus court or, lorsque les dents jugales sont grosses, elles ont une position très reculée sur la mandibule (F7), ce bas de levier court nécessite donc une force plus importante.

Ainsi, une mandibule dont le segment alvéolo-molaire est long (molaires volumineuses ?) porte un segment alvéolo-antémolaire relativement court (dents faibles). L'arcade alvéolaire, en position reculée, présente une saillie mentonnière prononcée et les *ramus* marquent une tendance à une moindre divergence vers le bas. Et vice-versa.

LE FACTEUR 8 (3%, F8) - EQUILIBRE DES *RAMUS* : DEVELOPPEMENT ET SANGLE MUSCULAIRE

Ce facteur F8 (Tab. III) décrit principalement un mécanisme d'équilibre des branches montantes mettant en jeu (Fig. 8, Tab. III) les variations de hauteur du *ramus* et celle de leur inclinaison latérale.

Bien que la variation des hauteurs du *ramus* expriment, et nous l'avons décrit avec le facteur F1, une très forte corrélation au format général de la mandibule, deux de ces mesures (HBM, HN*) affichent sur F8 la part restante de leur variance totale, soit près de 15%. Cette variation de hauteur est compensée par une modification de la région goniaque, puisque seule la distance entre les gonions (WNG) est exposée ici, pour 10% de sa propre variation, alors que les variables concernant les condyles articulaires et la région symphysaire ne contribuent pas à F8. Comme pour le facteur précédent F7, ce facteur est lié à la sangle musculaire de la région goniaque, sangle que forment le ptérygoïdien interne en dedans et le chef inférieur du masséter en dehors. F8 manifeste donc, comme F7, un réaménagement morphofonctionnel de la région d'insertion musculaire inférieure du *ramus*, mais cette fois en liaison avec la morphométrie des branches montantes.

Sur F8, le signe des CS de HBM et HN* est contraire à celui de WNG. Ce constat signifie que, lorsque les branches montantes d'une mandibule ont une hauteur faible, elles ont tendance à être relativement plus divergentes vers le bas que lorsqu'elles ont une grande hauteur. Et vice-versa.

LE FACTEUR 9 (3%, F9) – LE CANAL MANDIBULAIRE PRINCIPAL

Les variables (Fig. 7, Tab. III) qui définissent le facteur F9 (Tab. III) intéressent le parcours du nerf dentaire inférieur (*n. alveolaris inferior*). Trois d'entre elles, la largeur entre les trous mentonniers (WME), la longueur du corps mandibulaire (LMC) et la profondeur de l'échancrure sigmoïde (PE*), expriment ici la deuxième cause de leur variation pour environ 20% de leur variance, et le CS de cette dernière variable est de signe contraire à celui des CS des deux autres variables.

F9 lie ainsi, et nous tenons compte des autres variables ici exprimées, la position des trous mentonniers (*foramen mentale*) aux variations de la hauteur de la symphyse (HSY), de la profondeur de l'échancrure sigmoïde, de la longueur du *corpus*, de l'ouverture de l'angle postérieur de la mandibule (XG*) et de la largeur (WMM) entre les dernières molaires (M3). Le seul lien existant entre ces diverses parties de la mandibule semble être le parcours du nerf dentaire inférieur qui débute au niveau de l'échancrure sigmoïde par l'orifice d'entrée (*foramen mandibulare*) du canal dentaire (*canalis mandibulae*) et se poursuit selon une courbe très régulière à l'intérieur du *corpus*, d'abord sous-jacente à la région apexienne des racines des molaires et prémolaires, puis en émettent une branche externe, le canal mentonnier, qui débouche au trou mentonnier. Il est important de noter que le canal mandibulaire principal fait la jonction entre la *pars alveolaris* et la *pars basilaris*. L'ouverture vestibulaire du canal (trou mentonnier) est liée à la longueur de la base mandibulaire. En revanche, lorsque l'arcade alvéolo-dentaire modifie sa position par rapport à la base mandibulaire, soit avancée comme chez l'Homme de Néanderthal, soit reculée comme chez l'Homme moderne, le trou mentonnier se retrouve, soit entre P4 et M1, soit entre P3 et P4, sur une base de même longueur.

Ainsi, une mandibule dont la largeur bimentale est petite, c'est-à-dire dont les trous mentonniers sont situés très antérieurement et/ou très haut sur un *corpus* de faible longueur, de haute symphyse et large en arrière au niveau des M3, possède une branche montante plutôt inclinée vers l'arrière et fortement échancrée par une échancrure sigmoïde très profonde, ce qui suppose une position basse de l'ouverture du canal dentaire sur la face interne du *ramus*. Et, vice-versa.

F9 sous-tend, par sa description, l'idée que tout se passe ainsi, car la longueur du canal reste constante. L'aspect de la symphyse mentonnière et de l'arcade alvéolo-dentaire, large à l'arrière sous M3 lorsque la symphyse est haute, ne serait alors qu'une conséquence secondaire rentabilisant une architecture très modifiée.

DISCUSSION GENERALE

SIGNIFICATION DES VARIABLES

Les 34 variables de la mandibule humaine adulte étudiées dans cette ACP ne présentent pas un comportement homogène dans l'expression de leur variation. C'est sur ce critère que nous les avons regroupées selon trois ensembles : les variables de format, les variables de forme, les variables généralistes.

Dans le premier groupe, nous avons retenu les variables de « format », c'est-à-dire celles qui définissent le facteur F1 en y exposant plus de 60% de leur variance, facteur qui fournit ainsi la description de la variabilité majeure intra- population. Ce groupe est constitué de deux sous-ensembles : 1°) toutes les variables mesurées selon l'axe vertical de la mandibule orientée d'après les plans de référence, ce sont les hauteurs du *corpus* (TP*, TM*, TL*, HSY) et celles du *ramus* (HN*, HBM, TH*), exception faite de la profondeur de l'échancrure sigmoïde (PE*) ; 2°) une seule longueur qui mesure strictement la partie basilaire du *corpus* (LN*). Toutes ces variables ont donc une signification majeure mais qui est la même pour toutes : elles nous informent d'une manière presque semblable sur le format général.

Le deuxième groupe rassemble les variables de « forme ». Ce sont celles qui expriment sur l'un des huit autres facteurs une part de leur variance supérieure ou égale à celle exprimée sur F1. Ce groupe est constitué de quatre sous-ensembles : 1°) les six variables angulaires, celles mesurant l'inclinaison antéro-postérieure de la symphyse (XSY, TSY) et du *ramus* (XG*) et celles mesurant l'inclinaison latérale du corps mandibulaire (TX*, T_1*, T_2*) ; 2°) cinq des six variables de l'arcade alvéolo-dentaire, ses longueurs (LMD, LMA, LMM) et deux largeurs (WMA, WMM) ; 3°) quatre des six variables d'épaisseur du *corpus*, réelles (R_1*, R_3*) et en projection (P_1*,P_3*) ; 4°) quatre variables mesurées au niveau des *ramus* (WM*, PE*) dont les deux largeurs principales de l'arrière de la mandibule (WCE, WNG).

Le dernier groupe réunit les variables « généralistes », dont la variance se répartit sur plusieurs facteurs dont F1, et qui manifestent ainsi une dépendance aux variations de format et de forme. Ce sont : trois variables mesurées dans un plan parasagittal, longueurs de la mandibule (LMT, LMC) et largeur minimale du *ramus*(WB*), quatre variables mesurées dans un plan transversal, l'épaisseur du *corpus* sous M1 (R2*, P2*) et deux largeurs très antérieures de la mandibule (WME, WMC).

Comment quantifier une structure anatomique : quelle variable pour quel projet ? L'exemple de la saillie du menton

Ce travail d'analyse de la variation intra- population a été mené sur les mandibules d'une communauté villageoise d'environ 1500 ans. Ces mandibules, récentes au regard de l'évolution humaine, possèdent donc toutes en commun les caractéristiques de spécialisation (apomorphies) des Hommes anatomiquement modernes. Leur région symphysaire présente, très spécifiquement, une saillie mentonnière et une orientation sagittale qui positionne l'infradental en arrière du gnathion. Pourtant, au sein de la population étudiée, la symphyse montre une forte variation d'inclinaison, tout en restant, bien sûr, dans les limites de notre espèce. La lecture des deux facteurs F2 et F3 permet d'amorcer une discussion sur les techniques de quantification d'une structure morphologique, ici la mesure de l'inclinaison de la symphyse.

Cette dernière, symbolisée par la droite gnathion-infradental, a été évaluée dans ce travail de deux manières différentes, si bien qu'il nous est possible de repérer le comportement de ces deux variables lors de la lecture analytique des différents facteurs. La première technique se réfère au plan de sustentation, plan classique appelé aussi plan de base. Nous constatons que la mesure de l'angle symphysien (XSY) ainsi obtenue résulte des effets indépendants mais conjoints de deux facteurs (F2, F3) qui

sont selon F2, la variation de l'inclinaison latérale du *corpus* et, selon F3, celle de recul/avancée de l'arcade alvéolo-dentaire sur la partie basale du corps. La seconde technique se réfère au plan alvéolaire (TSY). Le facteur F3 montre que TSY évalue uniquement le lien existant entre saillie du menton et dynamique alvéolo-dentaire. Dans le contexte d'une quantification de la structure symphysaire, cette seconde mesure (TSY) génère donc des interprétations moins ambivalentes. La variation de TSY évalue l'importance d'un unique phénomène morpho-fonctionnel concernant l'arcade alvéolo-dentaire, alors que celle de XSY comprend, pour une part, ce même phénomène et, pour une autre part, une autre adaptation morpho-fonctionnelle concernant le corps mandibulaire. Pour conclure, la variable TSY est d'un intérêt plus grand en paléoanthropologie mais reste cependant difficile à mesurer car elle nécessite une bonne conservation de l'arcade alvéolaire. En revanche, la variable XSY nous informe moins précisément en ce que 25% de sa variation traduit celle de l'inclinaison latérale du *corpus* et donc celle du plan de référence lui-même ; elle ne peut être utilisée qu'avec précaution.

Les rapports mandibulo-crâniens

Les variables exprimées sur plusieurs facteurs doivent être comprises comme soumises à diverses influences indépendantes mais qui se cumulent. Seule la lecture de l'ensemble des facteurs nous permet de distinguer les différents éléments contribuant à la variation d'une mesure particulière. Un exemple intéressant est donné par la largeur bicondylienne externe (WCE), variable spéciale car elle concerne les condyles mandibulaires qui s'articulent au niveau des articulations temporomandibulaires (ATM) au crâne.

L'ACP que nous avons menée sur la mandibule en donne une double signification. Cette variable WCE est exprimée à parts égales sur deux facteurs, F1 le format général de la mandibule et F3 la saillie du menton. L'analyse de ces deux facteurs permet d'affirmer que cette largeur est d'autant plus grande qu'elle est mesurée, dans le cas de la population ici étudiée, sur une mandibule de grand format et/ou sur une mandibule dont le menton est très saillant. Dans la discussion présente, notre intérêt nous fait privilégier la seconde signification de WCE telle qu'elle est exprimée par F3, facteur soulignant la forte liaison qui existe entre l'écartement des deux séries alvéolo-dentaires masticatrices et celui, via WCE, des deux ATM, ce qui nous permet de mettre en relation la fonction de mastication et les rapports morphologiques mandibulo-crâniens. Notre analyse de F3 est ici mise en perspective selon trois types de travaux distincts.

Premièrement, une ACP menée sur l'ensemble du crâne au sein d'une même population [**52**] met en évidence qu'un crâne large, notamment entre les deux porions (WBP), est associé à une face très orthognathe, des arcades dentaires maxillaire et mandibulaire reculées et à une mandibule au menton très saillant. Bien sûr, il n'y a pas d'équivalence stricte entre WBP et WCE, mais ces deux variables concernent la même région, les ATM, et ne peuvent donc être énormément différentes.

Deuxièmement, des études de croissance [**53**] montrent que durant la phase de maturation chez l'Homme actuel la rotation du temporal présente des conséquences pour les ATM : lorsque les deux temporaux sont en rotation interne, les cavités glénoïdes sont en position plus antérieure et latérale, et en ce qui concerne la mandibule, il y a écartement des branches montantes et raccourcissement de la flèche de l'arcade dentaire mandibulaire.

Troisièmement, la relation qui existe entre la zone masticatrice, notamment la forme de l'arcade dentaire alvéolo-molaire, et la disposition des ATM a été particulièrement discutée lors des analyses biomécaniques du système masticatoire menées sur la mandibule des mammifères. La fonction de mastication y est considérée comme la mise en mouvement d'éléments rigides articulés qui conduit à la phase stationnaire de morsure durant laquelle les forces impliquées dans ce système sont maximales. L'analogie biomécanique utilisée pour le système masticatoire est de l'assimiler à un levier de classe III [**54**] avec le condyle mandibulaire comme point d'appui, les muscles élévateurs (masséters, ptérygoïdes et temporaux) de la mandibule comme force appliquée et la pression de morsure au niveau des molaires comme force résistante. Le nouveau modèle de levier dit contraint [**55**, **56**, **57**, **58**, **59**], plus complet, tient compte des rôles asymétriques joués par le condyle travaillant et le condyle balancé, et de la possibilité de rotation de ce dernier hors de la cavité articulaire. Dans ce contexte ainsi géométrisé, la fonction masticatrice de la mandibule contraint sa forme et il est notamment démontré que la modification de l'écartement des ATM n'a pas d'implication sur la longueur molaire si les arcades alvéolo-dentaires s'écartent aussi.

Ainsi, des travaux très différents dans leur méthodologie, la géométrisation de la mandibule, l'étude de la maturation humaine et la description intra- population par ACP du crâne, présentent des résultats très convergents avec ceux que nous obtenons sur la variation intra-population de la mandibule. Ils permettent, par prédictions mathématiques, par application de la loi de récapitulation ontogénie / phylogénie et par identification des facteurs synchroniques de variation à des facteurs microévolutifs, de formuler certaines conjectures concernant l'évolution humaine qui confortent l'hypothèse : si la sélection porte sur la fonction de mastication, qui nécessite une certaine longueur du segment alvéolo-molaire pour conserver son efficacité, alors la variation défavorisante d'un paramètre, par exemple l'écartement des ATM, a pu contraindre la variation associée d'un autre paramètre à l'effet antagoniste, et qui est dans cet exemple, l'élargissement du trapèze molaire. Notre étude permet d'associer le recul de l'arcade dentaire et la saillie du menton à cette hypothèse.

CONCLUSION

Ce travail, outre les informations qu'il apporte sur la variation intra- population de la mandibule, présente un intérêt à deux niveaux de la morphologie évolutive.

D'une part sur le plan de la méthodologie fondamentale, l'étude fait ressortir sous le terme de facteur un groupe de variables qui varient conjointement, constituant ainsi un sous-ensemble anatomique d'un grand ensemble osseux : la mandibule. D'autre part, l'étude de l'ensemble des facteurs montre que les causes de variation de chaque variable sont plurielles et, par méthode, indépendantes les unes par rapport aux autres, mais les effets convergent vers la même modification anatomique, qu'il s'agisse de forme ou des relations forme / fonction. Il devient en somme possible de distinguer ce qui est une expression quantitative d'une structure anatomique et le caractère relativement indépendant de l'évolution des éléments constituant un même ensemble.

Récemment, les modifications évolutives des caractères osseux ont été interprétés en termes « d'intégration morphologique », principe selon lequel des traits anatomiques peuvent être tellement liés entre eux, par la fonction, la structure ou le développement, qu'ils ont essentiellement évolué comme une « unité » [**60**]. Les groupes de variables associées mis en évidence par l'analyse de la variation intra- population apportent par ce fait certains arguments à la compréhension de l'évolution du genre *Homo.*

Sur le plan des liens morpho-fonctionnels et de leurs rapports avec l'évolution, les remarques suivantes peuvent être faites :

1°) La relation exprimée par le facteur F1 entre le format des mandibules et toutes les dimensions de hauteur est peut-être en rapport avec le problème biomécanique de la mastication, et ceci d'autant plus que la largeur bicondylienne croît, bien que plus modérément, en même temps que ces hauteurs alors que la zone masticatrice molaire paraît plus stable. On peut se demander aussi si les mesures incriminées n'expriment pas au stade adulte le résultat d'une relation allométrique de croissance, ce qui n'a pas été recherché dans la présente étude, et ce qui d'ailleurs ne serait pas forcément en contradiction avec une étiologie mettant en jeu l'accroissement des contraintes de charge s'exerçant sur le mandibule.

2°) Le facteur F4 met en évidence un ensemble morphologique directement lié à la fonction. L'échancrure sigmoïde au niveau de la branche montante apparaît comme un hiatus entre la portion articulaire temporomandibulaire en arrière, et la portion motrice musculaire temporale en avant. Sa variation liée au développement de l'apophyse coronoïde, surface d'insertion des faisceaux du muscle temporal, est donc en rapport avec la fonction masticatrice.

3°) Il est enfin intéressant de constater, avec le facteur F3 notamment, un certain parallélisme entre le sens des variations intra- population des structures crânio-faciales et les grandes tendances évolutives que l'on observe au cours de l'évolution du genre *Homo*.

Il est bien connu en effet qu'un des caractères anatomiques et évolutifs prédominant au cours de l'hominisation est la télencéphalisation : c'est l'accroissement du volume du cerveau qui, à côté d'autres facteurs, en est l'agent principal. Or dans la population étudiée, la largeur bicondylienne est liée à la largeur du crâne, notamment à celle de la base. Le condyle est anatomiquement et fonctionnellement en relation étroite avec la base du crâne par l'articulation temporo-mandibulaire et la télencéphalisation crânienne retentit sur cette articulation. Au total, on constate dans cette population un ensemble sémiologique caractéristique constitué par un déploiement de la voûte crânienne, avec une base large associée à une face orthognathe et à une mandibule élargie dans toute sa partie postérieure et dont la saillie mentonnière est particulièrement prononcée. Les travaux que nous avons menés sur la paléopathologie de populations anciennes (Néolithique, France) comme sur leur croissance nous laissent à penser que chez ces Hommes une maturation dentaire plus précoce que celle d'aujourd'hui pourrait entraîner une modification des rapports entre l'arcade alvéolo-dentaire et la base osseuse de la mandibule [**61**].

Dans la population récente que nous étudions, il s'agit d'un retrait de la partie alvéolo-dentaire de la mandibule lié aux dents, car la partie basale ne bouge pas, le gnathion est immobile. La saillie du menton y est liée au recul de la face, arcade alvéolo-dentaire du maxillaire supérieur comprise. Les contraintes morpho-fonctionnelles d'occlusion dentaire entre les deux maxillaires, inférieur et supérieur, ont pu générer le recul constaté du sous-ensemble alvéolo-dentaire du corps de la mandibule par rapport au sous-ensemble sous-jacent.

Quant à l'arcade alvéolo-dentaire, elle s'élargit en arrière au niveau du segment molaire, d'une façon indépendante de sa longueur, et son segment antérieur reste stable. La contradiction entre le mouvement d'élargissement postérieur et la stabilité de l'arc mandibulaire antérieur se trouve localisée au niveau d'une zone frontière entre les prémolaires et les molaires, frontière qui différencie, du point de vue de la mastication, la zone de morsure en arrière de la seconde prémolaire. Le segment antérieur de l'arcade, incisivo-canin, résiste au mouvement d'élargissement. Il existe enfin un amincissement du corps de la mandibule à sa partie postérieure, au niveau alvéolo-molaire.

Le parallélisme entre les mouvements que l'on observe au cours de la phylogenèse humaine et la variation de certains sous-ensembles morpho-fonctionnels mandibulaires dans une population récente nous a suffisamment frappés pour que nous jugions utile de le signaler.

REMERCIEMENTS

Ma gratitude va tout particulièrement au Docteur Jean Granat, Docteur en Sciences Odontologiques, qui m'a fait bénéficier de toute sa compétence, tant en Odontologie actuelle qu'en Paléodontologie, avec une gentillesse toujours renouvelée.

BIBLIOGRAPHIE

1 - PEYRE E (1979) — La population mérovingienne de la nécropole de Maule (France, Yvelines) : analyse

anthropologique univariée qualitative et quantitative des *crania*. *Bull. Mém. Soc. Anthropol. Paris*, 6-XIII : 47-84.

2 - BROTHWELL DR (1972) — *Digging up Bones*. Trustees of the British Museum, London, 196 p.

3 - PEYRE E (1980) — Analyse multivariée sur le *calvarium* des Mérovingiens de Maule (France, Yvelines). *Bull. Mém. Soc. Anthropol. Paris*, 7-XIII : 233-57.

4 - MARTIN R, SALLER K (1956-1962) — *Lehrbuch der anthropologie*, Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.

5 - BROCA P (1875) — Instructions craniologiques et craniométriques. *Mém. Soc. Anthropol. Paris*, 2-II : 93-6.

6 - PIQUET MM (1956) — Etude de la robustesse de la mandibule. *Bull. Mém. Soc. Anthropol. Paris*, 7-X/1-2 : 204-24.

7 - PAPILLAULT G (1906) — Entente internationale pour l'unification des mesures craniométriques et céphalométriques. *L'Anthropologie*, Paris, 17 : 559-72.

8 - TWIESSELMANN F, BRABANT H (1967) — Les dents et maxillaires de la population d'âge franc de Coxyde (Belgique). *Bull. Group. Int. Rech. Sc. Stomat.*, 10 : 5-180.

9 - IAGOLNITZER ER (1975) — Présentation des programmes MLIFxx d'analyses factorielles en composantes principales. *Informatique et sciences humaines*, Paris, 26 : 83-99.

10 - BROWN T, BARRETT MJ, DARROCH JN (1965) — Craniofacial factors in two ethnic groups. *Growth*, 29 : 109-23.

11 - NAKATA M, YU PL, NANCE WE (1974) — Multivariate analysis of Craniofacial Measurements in Twin and Family Data. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 41 : 423-30.

12 - NAKATA M, YU PL, DAVIS B, NANCE WE (1974) — Genetic determinants of craniofacial morphology : a twin study. *Ann. Hum. Genet.*, 37 : 431-43.

13 - GASPARD M (1978-79) — *L'appareil manducateur et la manducation*. Ed. J. Prélat, Paris, 2 tomes, 497 p.

14 - HANIHARA K (1959) — Sex diagnosis of japanese skulls and scapulae by means of discriminant function zinruigaku zassi. *J. Soc. Anthrop. japonaise*, pp. 67-722.

15 - GILES E (1964) — Sex Determination by Discriminant Function Analysis of the Mandible. *Am. J. Phys. Anthrop.*, 22 : 129-36.

16 - PEYRE E (1983) — Réflexions sur les méthodes d'estimation du sexe. *Actes des premières Journées Anthropologiques de Valbonne*, Notes et monographies techniques du centre de recherches archéologiques de Valbonne, XII : 119-23.

17 - SEMPE M, PEDRON G, ROY-PERNOT MP (1979) — *Auxologie : méthode et séquences.* Printel, Paris.

18 - MARTIN RD (1987) — Ontogenetic and phylogenetic aspects of human brain size. *Définition et origines de l'Homme,* CNRS Ed. Paris, pp. 325-37.

19 - LOTH SR, HENNEBERG M (1996) — Mandibular ramus flexure : a new morphologic indicator of sexual dimorphism in the human skeleton. *Am. J. Phys. Anthropol.*; 99(3) : 473-85.

20 - HAUN SJ (2000) — Brief communication : a study of the predictive accuracy of mandibular ramus flexure as a singular morphologic indicator of sex in an archaeological sample. *Am J Phys Anthropol.*; 111(3) : 429-32.

21 - PEYRE E (2000) — Analyse multivariée de la mandibule humaine : variabilité intrapopulationnelle synchronique et évolution. In Ph. Andrieux, D. Hadjouis, A. Malassé (eds) *L'identité humaine en question*, Actes du *Colloque 'L'identité humaine en question : nouvelles problématiques et nouvelles technologies en paléontologie humaine et paléoanthropologie biologique'*, 26-28 Mai 1999, Créteil. Artcom (éd.), collection Paléoanthropologie et Paléopathologie osseuse, Paris, pp. 247-57.

22 - GRANAT J, PEYRE E (2003) — De l'étude du menton à l'anatomie dentaire au XVI^{è} siècle. *XIII^{è} Congrès de la Société Française d'Histoire de l'Art dentaire*, Institut Européen d'Ecologie, Metz 25-26 Avril 2003. In *Actes XIII^{è} Congrès SFHAD*, 8 : 7-20. URL=http : //www.bium.univ-paris5.fr/sfhad/vol8/article02.htm.

23 - TOBIAS PV (1991) — Olduvai Gorge IV : The Skulls, Endocasts and Teeth of *Homo habilis*. Cambridge Univ. Press, UK.

24 - HILL A, WARD S, DEINO A, CURTIS G, DRAKE R (1992) — Earliest *Homo. Nature*, 355 : 719-22.

25 - KIMBEL WH, JOHANSON DC, RAK Y (1997) — Systematic assessment of a maxilla of *Homo* from Hadar, Ethiopia. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 103(2) : 235-62.

26 - SEMAW S, RENNE P, HARRIS JW, FEIBEL CS, BERNOR RL, FESSEHA N, MOWBRAY K (1997) — 2,5-million-year-old stone tools from Gona. *Nature*, 385 : 333-36.

27 - DAY MH, LEAKEY REF (1973) — New evidence of the genus *Homo* from East Rudolf, Kenya. *Am. J. Phys. Anthropol*., 39 : 341-54.

28 - WOOD B (1976) — Remains attribuable to *Homo* in the east Rudolf succession. *Earliest Man and environments in the Lake Rudolf Basin : stratigraphy, paleocology and evolution*, éd. Coppens Y, Howell FC, Isaac GL and Leakey REF, Chicago, Lond. Chic. Pr., pp. 490-506.

29 - TOBIAS PV (1991) — *Olduvai Gorge. The Skulls, endocasts and teeth of* Homo habilis. Cambridge, Cambridge University Press.

30 - WALKER A, LEAKEY REF (1993) — The skull. *The Nariokotome* Homo erectus *skeleton*, éd. Walker A et Leakey REF Berlin, Springer Verlag, pp. 63-94.

31 - GABUNIA L, VEKUA AK (1995) — La mandibule de l'homme fossile du Villafranchien supérieur de Dmanisi (Géorgie orientale). *L'Anthropologie*, 99 : 29-41.

32 - GABUNIA L, VEKUA A, LORDKIPANIDZE D, SWISHER CC, FERRING R, JUSTUS A, NIORADZE M, TVALCHRELIDZE M, ANTON SC, BOSINSKI G, JORIS O, LUMLEY MA, MAJSURADZE G, MOUSKHELISHVILI A (2000) — Earliest Pleistocene hominid cranial remains from Dmanisi, Republic of Georgia : taxonomy, geological setting, and age. *Science*, 288 (5468) : 1019-25

33 - ROSAS A, BERMUDEZ DE CASTRO JM (1998) — Affinities of the Dmanisi mandible. *Am.J. Phys. Anthropol.*, 107 : 145-62.

34 - SCHWARTZ JH, TATTERSALL I (2000) — The human "chin". *J. Hum. Evol.*, 38 : 367-409.

35 - VEKUA A, LORDKIPANIDZE D, RIGHTMIRE GP, AGUSTI J, FERRING R, MAISURADZE G, MOUSKHELISHVILI A, NIORADZE M, DE LEON MP, TAPPEN M, TVALCHRELIDZE M, ZOLLIKOFER C (2002) — A new skull of early Homo from Dmanisi, Georgia. *Science*, 297 (5578) : 85-9.

36 - VANDERMEERSCH B (1981) — Les Hommes fossiles de Qafzeh (Israël), *Cahiers de Paléontologie*, CNRS éd.

37 - DAY MH, STRINGER CB (1982) — A reconsideration of the Omo Kibish remains. In *I^er^ Cong. Internat. Paléonto. Hum.*, CNRS UNESCO, Nice, pp. 814-46

38 - GRANAT J, GENET-VARCIN E, HEIM JL (1992) — Evolution de la denture permanente des hominidés. *Encycl. Méd. Chir., Stomatologie et Odontologie*, 22003, S10 : 11 p.

39 - LEVIGNAC L (1988) — *Le menton*. Masson, Paris.

40 - WEIDENREICH F (1934) - *In :* GASPARD M (1978) — *L'appareil manducateur et la manducation*, éd. J Prélat, Paris.

41 - BRABANT H, TWIESSELMANN F (1964) — Observations sur l'évolution de la denture permanente humaine en Europe occidentale. *Bull. Group. Int. Rech. Sc. Stomat.,* 7 : 11-84.

42 - TWIESSELMANN F (1973) — Evolution des dimensions et de la forme de la mandibule, du palais et des dents de l'homme. *Annales de paléontologie (vertébrés)*, 59 : 173-277.

43 - PIVETEAU J (1957) — *Traité de Paléontologie*, t. VII, Masson, Paris.

44 - BRUNET M, BEAUVILAIN A, COPPENS Y, HEINTZ E, MOUTAYE AHE, PILBEAM D (1996) — *Australopithecus bahrelghazali* une nouvelle espèce d'Hominidé ancien de la région de Koro Toro (Tchad) - *C. R. Acad. Sci. Paris*, 322-IIa : 907-13.

45 - BOLK L (1926) — *In :* GASPARD M (1978) - *L'appareil manducateur et la manducation*, éd. J Prélat, Paris.

46 - HEIM JL (1976) — Les Hommes fossiles de La Ferrassie (Dordogne) - 1. Le gisement. Les squelettes adultes (crâne et squelette du tronc) - *Archives de l'I.P.H.*, mém. 35, Masson, Paris , 332 p. et 7 pl.

47 - DELATTRE A, FÉNART R (1960) — *L'hominisation du crâne étudiée par la méthode vestibulaire.* Ed. CNRS, Paris, 418 p.

48 - GRANAT J (1975) — Les arcades alvéolaires humaines. *Bull Mem. Soc. Anthropol. Paris*, 2/XIII : 23-44.

49 - PELLETIER M (1969) — *Anatomie Maxillo-Faciale*. Lib. Maloine SA, Paris, 559 p.

50 - GRANAT J, LOREILLE JP (1990) — Forme et proportions de l'arcade alvéolo-dentaire. Des premiers primates à l'homme moderne. *Information Dent.,* 24 : 2151-57.

51 - SAKKA M (1974) — Anatomie comparée et fonctionnelle de l'ensemble anatomique de la nuque et de la voûte chez les Hominidés et les Pongidés. *Thèse de Doctorat, Université Paris VII*, 274 p.

52 - PEYRE E (à paraître) — Intra-population variation of the adult human skull : cranial size and shape and evolutionnary implications.

53 - DESHAYES MJ (1986) — *Croissance cranio-faciale et orthodontie. Apports de la biodynamique crânienne*. Masson, Paris, 87 p.

54 - HYLANDER WL (1975) - The human mandible : lever or link? *Am. J. Phys. Anthropol.,* 43(2) : 227-42.

55 - SMITH RJ (1978) — Mandibular Biomechanics and Temporomandibular Joint Function in Primates. *Am. J. Phys. Anthropol.,* 49 : 341-50.

56 - GREAVES WS (1978) — The jaw lever system in ungulates : a new model. *J. Zool (Lond)*, 184 : 271-85.

57 - SPENCER MA (1998) — Force production in the primate masticatory system : electromyographic tests of biomechanical hypotheses. *J. hum Evol.*, 34(1) : 25-54.

58 - SPENCER M.A (1999) — Constraints on masticatory system evolution in Anthropoid Primates. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 108 : 483-506.

59 - KIESER J (1999) — Biometrics of masticatory force production. *J. hum Evol.*, 36 : 575-79.

60 - STRAIT DS (2001, after OLSON ET MILLER, 1958) — Integration, Phylogeny, and the Hominid Cranial Base. *Am. J. Phys. Anthropol.,* 114 : 273-97.

61 - PEYRE E, GRANAT J (2003) — Paléopathologie et maturation dentaire chez des enfants néolithiques et protohistoriques de France. *Biom. Hum. et Anthropol.*, 21, 3-4 : 285-99.