

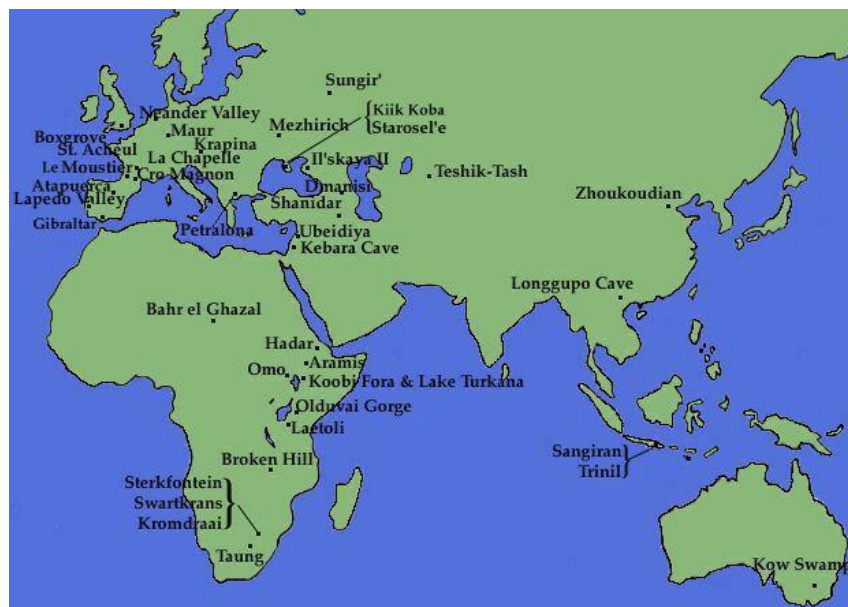
INTERET DE L' ETUDE MAXILLO-DENTAIRE DANS LA
DETERMINATION SPECIFIQUE DES HOMINIDES FOSSILES
ETUDE DU CRANE KNM-ER 1805

Texte adapté de la thèse d'Exercice
pour le Diplôme d'Etat de Docteur en Chirurgie Dentaire
soutenue à l'Université Claude Bernard / Lyon 1 / UFR d'Odontologie
le 8 octobre 2008

Par

Lise Malfroy Camine

"lise malfroy" <lisemalfroy@hotmail.fr>



Localisation géographique des principaux sites d'hominides fossiles (cf.annexe 2)

SOMMAIRE

1. INTRODUCTION.....	3
2. HISTORIQUE.....	4
2.1. Grandes étapes de la paléontologie humaine.....	5
2.2. L'aventure africaine.....	8
2.3. L'aventure asiatique.....	13
3. EXEMPLES DE DETERMINATION SPECIFIQUE D'HOMINIDES PAR L'ETUDE MAXILLO-DENTAIRE	14
3.1. Critères maxillo-dentaires pour la détermination spécifique des Paranthropes.....	14
3.1.1. Les Australopithèques.....	15
3.1.2. Les Paranthropes.....	17
3.1.3. P. aethiopicus.....	19
3.1.4. P. robustus.....	20
3.1.5. P. boisei.....	22
3.1.6. Diagnose des Paranthropes.....	24
3.2. Critères maxillo-dentaires pour la distinction entre H. habilis et H.rudolfensis.....	27
3.1.1. Le genre Homo.....	27
3.1.2. Homo habilis (sens large).....	29
3.1.3. Homo habilis <i>sensu stricto</i>	32

3.1.4.	Homo rudolfensis Alexeev, 1986.....	34
3.1.5.	Diagnose différentielle d'H. habilis et H. rudolfensis....	36
4.	ETUDE DU CRANE KNM-ER 1805.....	38
4.1.	Description de KNM-ER 1805.....	39
4.1.1.	Description des caractéristiques maxillo-faciales de KNM-ER 1805.....	39
4.1.2.	Description du palais de KNM-ER 1805.....	40
4.1.3.	Description de l'arcade dentaire supérieure.....	40
4.1.4.	Description de la mandibule de KNM-ER 1805.....	41
4.1.5.	Description de l'arcade dentaire inférieure.....	42
4.2.	Comparaison de KNM-ER 1805 avec P. boisei, H. habilis et H. rudolfensis.....	43
4.2.1.	Comparaison des caractéristiques maxillo-faciales de KNM-ER 1805 et des espèces <i>H. habilis</i> , <i>H. rudolfensis</i> , <i>P. aethiopicus</i> , <i>P. robustus</i> et <i>P. boisei</i> ..	43
4.2.2.	Comparaison des caractéristiques mandibulaires de KNM-ER 1805 et des espèces <i>H. habilis</i> , <i>H. rudolfensis</i> , <i>P. aethiopicus</i> , <i>P. robustus</i> et <i>P. boisei</i>	45
4.2.3.	Comparaison des caractéristiques dentaires de KNM-ER 1805 et des espèces <i>H. habilis</i> , <i>H. rudolfensis</i> , <i>P. aethiopicus</i> , <i>P. robustus</i> et <i>P. boisei</i>	46
5.	CONCLUSION.....	48
6.	REFERENCES.....	50
7.	TABLE DES MATIERES.....	54

1. INTRODUCTION

Dans le cadre du certificat de Maîtrise de Sciences Biologiques et Médicales « Anthropologie, Ethnologie et Sociologie de la Santé », nous avons soutenu en 2006 un mémoire dirigé par le Dr R. Perrot, dans lequel nous tentions de démontrer l'intérêt de l'étude maxillo-dentaire dans la détermination spécifique des Hominidés, et ce sur le plan historique, quantitatif et qualitatif (Malfroy Camine, 2006).

Le travail que nous vous présentons aujourd'hui s'inscrit dans la continuité de ce mémoire. Ainsi, nous allons essayer au cours de ces pages d'approfondir ce précédent travail, en nous concentrant notamment sur l'étude maxillo-dentaire du crâne KNM-ER 1805.

Ce crâne découvert au Kenya en 1973 est également connu sous le nom de « Crâne Mystère ». En effet, son aspect très fragmenté, et la mosaïque de caractères morphologiques caractéristiques de différentes espèces ont empêché jusqu'à ce jour une attribution spécifique claire. Il est ainsi décrit, selon les principales études, comme faisant partie des espèces *Homo habilis*, *Homo rudolfensis*, ou *Paranthropus boisei*. Nous proposons ici un examen du système maxillo-dentaire de ce specimen ; examen dont l'originalité tient à l'absence actuelle d'étude odontologique réalisée sur ce sujet. Nous espérons ainsi découvrir certains éléments permettant une détermination spécifique de KNM-ER 1805.

En premier lieu, nous établirons un historique synthétique des principales découvertes paléo-anthropologiques, dans lequel nous expliquons la nature comparative du processus de détermination spécifique des Hominidés fossiles.

Nous procéderons à la description des caractéristiques maxillo-dentaires des espèces *Paranthropus robustus*, *Paranthropus aethiopicus*, *Paranthropus boisei*, *Homo habilis* et *Homo rudolfensis*.

Enfin, nous réaliserons une comparaison de ces caractères avec les observations réalisées sur le specimen KNM-ER 1805. Ces dernières auront pour base les photographies et descriptions réalisées par B. Wood (Wood, 1991), ainsi que notre propre étude des moulages de ce crâne conservés au Musée de L'Homme (Museum National d'Histoire Naturelle).

2. HISTORIQUE :

Depuis la naissance de la paléontologie humaine, les différents sites fossilifères d'Afrique, d'Europe, du Moyen-Orient et d'Asie ont révélé un nombre impressionnant de spécimens hominiens, présentant une diversité morphologique exceptionnelle (Blumenschine & alii, 2003 ; Brunet & Pick, 2001 ; Day, 1971 ; Gallien, 1998 ; Granat, 2001 ; Jelinek, 1975 ; Johanson & Edgar, 2006 ; Prat & Marchal, 2001 ; Senut, 2001 ; Wood, 1991).

Lors de l'étude de ces ossements les paléoanthropologues ont du faire face à plusieurs difficultés successives, liées principalement au contexte socio-culturel de l'époque :

Il aura fallu tout d'abord faire accepter l'existence d'un ancêtre différent, alors que la thèse créationniste était largement admise par la communauté scientifique de cette fin de XIX^e siècle.

Puis la tendance naturaliste imposera de classer les différents spécimens découverts, avec deux obstacles de taille : l'absence de connaissances suffisantes à la datation exacte des ossements, et une technique d'étude comparative associée à une vision très linéaire de l'histoire évolutive de l'Homme. Ceci implique alors d'inévitables approximations quant-à la spéciation des espèces « intermédiaires » (ancêtres communs à deux lignées).

Enfin, au milieu du XX^e siècle, on assiste à l'émergence de nouvelles techniques de datation, et une relative uniformisation des études ostéologiques, qui permettront d'apporter un éclairage nouveau sur l'univers de la paléoanthropologie.

Dans ce contexte, la détermination spécifique des Hominidés nécessite de trouver des marqueurs fiables de leur évolution, et à ce titre, les restes dentaires et maxillaires présente une spécialisation progressive intéressante.

Cette première partie a pour objectif de situer les principales découvertes d'Hommes fossiles sur les plans chronologique et socio-culturel, mais également d'illustrer le processus de spéciation et l'importance de l'étude maxillo-dentaire dans cette démarche comparative.

2.1. Les grandes étapes de la paléontologie humaine

La découverte, au XIX^e siècle de restes humains d'apparence très ancienne, et présentant certains aspects morphologiques « anormaux » évoque l'existence d'un ancêtre anatomiquement et culturellement différent. Cette thèse se heurte aux préjugés religieux et scientifiques de l'époque, mais instille également le doute dans la théorie fixiste reconnue jusqu'alors.

Ainsi, en 1856, J. Fuhlrott voit dans un squelette découvert à Feldhofer, dans la vallée allemande de Neander, les restes d'un individu primitif (**Fig. 1**). Cependant, jusqu'à la découverte d'autres sites à Néanderthaliens, ces ossements seront interprétés comme modernes et pathologiques. Feldhofer 1 sera plus tard considéré comme le specimen holotype, ou specimen de référence de l'espèce *Homo neanderthalensis*.

Trois ans après cette découverte, la publication de *l'Origine des Espèces* de C. Darwin marque un tournant dans la pensée scientifique, et ouvre la voie à la paléontologie humaine, en évoquant une alternative à la théorie créationniste.

L'œuvre de C. Darwin devra encore attendre plusieurs décennies avant d'être tolérée par la communauté scientifique. Cependant, la découverte, en 1868, à Cro-Magnon du premier spécimen d'*Homo sapiens*, favorisera l'émergence de ce nouveau courant de pensée : en effet, *H. sapiens* (**Fig. 2**) représente un ancêtre plus acceptable que la « brute néanderthalienne », et sa découverte permet à la paléontologie humaine d'être en meilleur accord avec les idées reçues de cette deuxième moitié de XIX^e siècle ; mieux, elle aiguise l'intérêt des scientifiques qui voient là une occasion de répondre à l'éternelle question « d'où venons-nous ? ».

Il faudra encore trois décennies pour que soit entendu le fait que l'Homme puisse avoir des ancêtres différents, puis sa probable parenté avec les grands singes. Alors, le questionnement des scientifiques de cette fin de XIX^e siècle se dirige vers celle l'existence d'un ancêtre commun aux Hommes et aux singes : la course au chaînon manquant peut commencer...

* * * * *

La fin du XIXe siècle, et une grande partie du XXe siècle voient alors émerger une multitude d'espèces, parfois considérées par leurs découvreurs comme le fameux « chaînon manquant ».

En effet, la progressivité et le schéma « buissonnant » de l'évolution du genre humain, implique l'existence de specimens dits intermédiaires, présentant une mosaïque de caractères propres à différentes espèces, et compliquant par là-même leur attribution à l'une ou l'autre.

Dans un souci de clarté, les paléanthropologues ont donc tenté de classer les découvertes effectuées par la détermination de critères particuliers, tels que la capacité crânienne ou la stature.

En ce qui nous concerne, nous retiendrons l'importante contribution de l'examen dento-maxillo-facial pour l'établissement de l'appartenance de certaines découvertes à des espèces connues, mais également pour la création de nouvelles espèces ou sous-espèces.

Ainsi, le spécimen *Pithecanthropus erectus* mis au jour par E. Dubois en 1891 à Java sera-t-il identifié comme un nouveau genre en raison des caractères simiens des molaires et de la calotte crânienne, mais considéré comme un ancêtre de l'Homme moderne par les caractéristiques fémorales témoignant d'une démarche bipède (**Fig. 3**).

Ce spécimen perdra sa spécificité de genre au début du XXème siècle où il sera finalement considéré comme *Homo erectus*, mais ouvre une voie de recherche sur le continent asiatique, qui se révélera porteuse de riches informations sur les premiers Hommes, et leurs courant migratoires.

Seize ans plus tard, la découverte en Allemagne d'une mandibule présentant une mosaïque de caractères propres à *H. sapiens*, *H. neanderthalensis* et *H. erectus* amène O. Shoetensack à créer une nouvelle espèce : *Homo heidelbergensis* sera tantôt considéré comme un *H. erectus* évolué, tantôt comme un *H. sapiens* archaïque (**Fig. 4**).

* * * * *

La fin du XIXème siècle aura donc révélé deux localisations principales de sites fossilifères : L'Europe, avec les sites d'*H. sapiens*, *H. neanderthalensis* et *H. heidelbergensis*, et l'Asie avec la découverte de *Pithecanthropus (Homo) erectus*, qui est alors toujours considéré comme un nouveau genre.

Une troisième voie de recherche fort prometteuse s'ouvre en 1921, avec la mise au jour du premier fossile africain, un crâne attribué à *H. rhodesiensis*, un *H. sapiens archaïque* (« L'Homme de Rhodésie »,) **(Fig. 5)**. L'Afrique australe et orientale devient alors un terrain paléontologique privilégié.

Nous limiterons volontairement cet historique aux sites africains et asiatiques : les découvertes réalisées en Europe, au Moyen-Orient et en Océanie, de par leur localisation et les espèces concernées sont en effet relativement éloignée de notre sujet d'étude.

2.2. L'aventure africaine

La découverte d'*H. rhodesiensis* en 1921 avait ouvert la voie aux recherches archéologiques d'Afrique australe et orientale, 1924 consacre le continent africain en tant que berceau de l'humanité.

Ainsi, le sol de Taung, en Afrique du Sud révèle les restes d'un crâne d'enfant présentant des caractères fortement simiens (notamment une très faible capacité crânienne) mais également quelques caractères modernes (canine de petite taille). L'étude dentaire permet de déterminer un âge de 3 ans pour cet « Enfant de Taung » qui poussera R. Dart à créer un nouveau genre : *Australopithecus africanus*, alors considéré comme le specimen le plus proche du fameux « chaînon manquant » (**Fig. 6**).

* * * * *

Après la découverte, en ce début de XXème siècle, de cet ancêtre d'un nouveau genre, au sens littéral, les recherches se poursuivent en Afrique. Elles mettront en lumière l'évolution arborescente des ancêtres de la lignée humaine.

En 1938, Gert Terblanche, un écolier de Kromdraai (Afrique du Sud) découvre des restes crâniens rappelant ceux découverts par R. Dart (*A. africanus*). R. Broom notera cependant plusieurs différences : la calotte crânienne présente une nette crête sagittale, la capacité crânienne est supérieure à celle d'*A. africanus* (530cc), les prémolaires et les molaires sont massives, et la mandibule est plus robuste que *A. africanus*.

Broom décrira donc TM1517 comme appartenant à un nouveau genre : *Paranthropus robustus* (plus tard, on l'assimilera au genre Australopithèque, et *P. robustus* deviendra *A. robustus*, puis à nouveau *P. robustus*) (**Fig.7**).

Ce spécimen de *P. robustus* est le premier d'une longue série, avec notamment les nombreux fossiles découverts à Swartkrans et Drimolen (Afrique du Sud). Ces nouveaux fossiles permettront de déterminer plus précisément les caractéristiques maxillo-dentaires de *P. robustus*, et notamment leur redoutable efficacité masticatoire indiquant un régime végétarien quasi exclusif.

En 1959, Mary Leakey fait la découverte d'un crâne quasiment complet dans la gorge d'Olduvai, en Tanzanie. Son âge est estimé à 1,75 MA, et il présente une capacité crânienne de 530cc, similaire à *P. robustus* (**Fig. 8**).

OH5 est le crâne d'un adolescent dont les dents de sagesse viennent tout juste d'apparaître sur l'arcade. Il présente un maxillaire et une mandibule portant presque toutes leurs dents. L'étude de ces dernières montre une nette prédominance prémolo-molaire. Ce caractère associé aux insertions musculaires fortement marquées, expliquent le surnom de « Nutcracker Man » (Casse-noix) donné par M. et L. Leakey à OH5, et la création provisoire de l'espèce *Zinjanthropus boisei* (qui sera plus tard nommée *P. boisei*).

Par ailleurs, *P. boisei* se distingue de son cousin sud-africain *P. robustus* par ses énormes molaires, sa face longue, ses os malaires « en visière » et par d'autres caractéristiques « hyper robustes ». En fait, ces caractères ont déjà été observées pour *P. robustus*, mais sont poussés à l'extrême chez *P. boisei*, ce qui fait de lui le plus robuste de toutes les espèces d'hominidés (et le rend reconnaissable au premier coup d'œil).

Depuis, de nombreux *P. boisei* ont été mis au jour en Afrique orientale, tous datés de 1,4 à 2,3 MA.

* * * * *

Le même site révélera l'année suivante deux ensembles fossiles qui seront datés ultérieurement de 1,8 MA, et appartenant au même niveau stratigraphique que *P. boisei*. Ces specimens diffèrent pourtant clairement des genres Australopithèques et Paranthropes, et incitent L. Leakey à l'inclure dans le genre Homo : en effet, les molaires sont étroites, la capacité crânienne est supérieure à celle des Australopithèques, et l'aspect du pied est moderne (**Fig. 9**).

Le nom d'*H. habilis* sera suggéré par R. Dart en raison de la présence de nombreux outils lithiques sur le site. Cependant, cette dénomination ne sera pas immédiatement acceptée, pour deux raisons principales : Tout d'abord, de nombreux chercheurs avanceront que le nom d'une espèce doit être basé sur des distinctions anatomiques et non sur des capacités culturelles présumées. Ensuite, on peut penser que les outils retrouvés auraient pu être fabriqués par les *P. boisei* contemporains d'*H. habilis*.

* * * * *

En 1967, un nouveau specimen de Paranthrope est mis au jour dans la Vallée de l'Éthiopie par C. Arambourg et Y. Coppens. Il s'agit de 3 mandibules ainsi qu'un crâne partiel présentant une crête osseuse sagittale (caractéristique des Australopithèques et Paranthropes).

La capacité crânienne est estimée à 420 cm³. La face est plate voire concave (fort prognathisme mandibulaire). La mandibule est robuste, avec une forme en V, et les dents antérieures et postérieures sont larges. Ces restes permettront de définir l'espèce *P. aethiopicus* (**Fig. 10**).

* * * * *

En 1972, Bernard Ngeneo met au jour à Koobi Fora (Kenya) de nouveaux ossements « intermédiaires » :

Les caractéristiques du premier crâne (KNM-ER 1470) écarte toute attribution au genre Australopithèque : la boîte crânienne est en effet plus large et la face est trop gracile (**Fig. 11**).

Daté de 1,9 MA, son âge correspondrait à la période d'*H. habilis*, cependant, sa capacité crânienne, estimée à 750 cm³ dépasse les limites de variabilité de cette espèce.

Enfin, l'absence de bourrelet supra-orbitaire typique d'*H. erectus* dont il aurait pu être un des premiers spécimen amène l'anthropologue russe Valerii Alexeev à sélectionner KNM-ER 1470 comme l'holotype d'une nouvelle espèce, *H. rudolfensis*.

Le second specimen, KNM-ER 1481, est constitué d'os du membre inférieur présentant des caractères assez similaires à ceux d'humains modernes.

Enfin, le même site révélera une mandibule partiellement dentée, aux molaires de larges proportions et à l'émail fin.

* * * * *

Notre ancêtre la plus célèbre, Lucy (AL 288) sera découverte en 1974 à Laetoli, en Tanzanie (sur un site voisin des « empreintes de pas de Laetoli »). C'est pourtant un autre specimen, en l'occurrence une mandibule presque complètement dentée, et datée de 3,6 à 3,8 MA qui permettra à M. Mubuilu et M. Leakey de définir l'espèce *A. afarensis* (**Fig. 12**).

* * * * *

L'année suivante, B. Ngeneo met au jour à Koobi Fora (Kenya), un crâne presque complet de 850 cm³, présentant des similitudes avec les *H. erectus* asiatiques.

Cependant, certains caractères (épaisseur de la voûte crânienne,...) marquent l'appartenance à une espèce proche, mais toutefois différente : KNM-ER 3733 sera donc désigné comme holotype de la nouvelle espèce *Homo ergaster* (**Fig. 13**).

Découvert dans la même strate que ER-46 (*P. boisei*, 1969), ce fossile donne le coup de grâce à l'hypothèse de l'espèce unique (soutenant qu'il n'y a jamais eu cohabitation des deux genres dans une même période) (Thoma, 1971).

* * * * *

En 1994, Peter Nzube découvre à Kanapoi (Kenya) une dizaine de fossiles crâniens (dont une mandibule complètement dentée) et post-crâniens, proches de d'*A. afarensis*, notamment au niveau mandibulaire et dentaire (**Fig. 14**), mais également sur le plan chronologique (l'âge étant évalué à 4 MA).

Certains caractères sont « primitifs » en comparaison de la morphologie d'*A. afarensis* : ainsi, la mandibule, petite et étroite, présente une symphyse plus inclinée, les arcades dentaires sont proches et parallèles, et l'anatomie détaillée des dents est sensiblement différente. Ces particularités expliquent la création pour ce fossile d'une nouvelle espèce : *Australopithecus anamensis*.

Jusqu'en 1995, tous les Australopithèques connus étaient découverts à l'Est de la Vallée du Rift. La mise au jour par l'équipe de M. Brunet de du fragment de mandibule KT12/H1, à l'ouest du Rift, représente donc le premier specimen Australopithèque « occidental », et le type d'une nouvelle espèce, *Australopithecus bahrelghazali*. KT12/H1 présente certaines caractéristiques dentaires propres aux représentants du genre *Australopithecus* : ainsi, la canine est incisiforme et très asymétrique, et la deuxième prémolaire inférieure présente déjà un degré de molarisation avancé. Les prémolaires supérieures ont, par contre trois racines, ce qui constitue un caractère encore primitif (**Figure 15**).

KT 12/H1 est également proche de son contemporain *A. afarensis*, mais il se distingue par une mandibule beaucoup plus courte. M. Brunet décrira donc une nouvelle espèce à partir de cette mandibule fragmentaire : *A. bahrelghazali*.

* * * * *

Cette même année la découverte du spécimen OH-65 dans la vallée de l'Olduvai (Tanzanie) bouscule l'idée que se faisait la population scientifique d'*H. habilis* et *H. rudolfensis*.

En effet, depuis la découverte du premier spécimen d'*H. habilis*, en 1949, plusieurs fossiles voient leur attribution restée « en suspens », en raison de la variabilité importante de cette espèce. De plus, l'existence d'*H. rudolfensis*, une espèce proche tant sur le plan morphologique que géographique et chronologique, contribue à semer le doute quant à la définition d'*H. habilis*.

Le spécimen OH-65, composé d'un maxillaire complet et d'une mandibule partielle, est tout d'abord attribué à *H. habilis* (**Figure 16**). On notera par la suite qu'il présente de nombreuses similitudes avec KNM-ER 1470 (1972), lui-même désigné comme le type d'*H. rudolfensis*, après un long débat sur son attribution potentielle à *H. habilis*.

Ce nouvel « intermédiaire » amène donc ses découvreurs à suggérer une reclassification complète des fossiles *H. habilis* et *H. rudolfensis*. (Blumenschine & Coll, 2003)

* * * * *

En 1997, à Bouri- Hata (Ethiopie), B.Asfaw et Y. Haile-Selassie découvrent un crâne partiel présentant de nombreuses similitudes avec *A. afarensis* (prognathisme, voûte crânienne de faibles proportions, ...) mais datée de 2,5 MA, soit plus jeune que *A. afarensis* de 0,5 à 1 MA (**Fig. 17**).

Les dents maxillaires, très larges excluent l'appartenance de BOU-VP-12/130 à cette espèce, et ce spécimen sera donc considéré comme le type d'une nouvelle espèce : *Australopithecus garhi*.

2.3. L'aventure asiatique

La mise au jour du *Pithecanthropus (Homo) erectus* à la fin du XIXe siècle aiguise la curiosité des anthropologues pour le continent asiatique, et ouvre donc une voie de recherche importante : les découvertes ultérieures témoigneront alors des courants migratoires des premiers Hommes.

Ainsi, dès 1927, Davidson Black est intrigué par la présence sur les marchés et dans les pharmacies chinoises de la région de Choukoutien (aujourd'hui Zhoukoudian), de « dents de dragons » vendues comme aphrodisiaques, et aux proportions supérieures à toutes celles connues jusqu'alors. Il ouvre alors un site de fouilles archéologiques près de Pékin . Ces recherches aboutissent en 1928 à la mise au jour d'une molaire d'anatomie humaine, mais cependant différente des dents modernes. Cette découverte constitue, selon Black, les restes de ce qu'il nommera *Sinanthropus pekinensis*. Il crée donc une nouvelle espèce à partir de cette dent (**Fig. 18**).

Les différents crânes mis au jour les années suivantes indiqueront qu'il s'agit en fait d'une nouvelle espèce proche du *Pithecanthropus erectus* de Java (notamment par leur capacité crânienne, de 1030 à 1225 cm³). Les deux espèces seront alors regroupés sous le terme *H. erectus*. Il faudra attendre 1956 pour mettre au jour des mandibules géantes aux « dents de dragons » qui avaient initialement intrigué D. Black. En hommage au médecin canadien, on créera une nouvelle espèce, *Gigantopithecus blackii*, aujourd'hui considéré comme faisant partie de la famille des pongidés (grands singes anthropoïdes).

3. EXEMPLES DE DETERMINATION SPECIFIQUE DES HOMINIDES PAR L'ETUDE DE LEURS CARACTERISTIQUES MAXILLO-DENTAIRES

3.1. Critères maxillo-dentaires pour la détermination spécifique des Paranthropes

P. aethiopicus, *P. robustus* et *P. boisei* sont des espèces du genre *Paranthropus*, encore appelé Australopithèques « robustes », ceci, en comparaison avec les Australopithèques « graciles » ou *Australopithecus* « stricto sensu ».

Les premiers, d'abord définis lors de la découverte, en 1938 de *P. robustus*, comme appartenant à un genre particulier, ont ensuite été intégrés aux Australopithèques en raison de leurs nombreuses similitudes morphologiques. Cependant, leur « robustesse », et certaines caractéristiques dentaires les distinguent des « graciles », au point qu'il ont aujourd'hui réintégré leur genre premier *Paranthropus*.

Nous établirons les critères maxillo-dentaires d'appartenance aux Australopithèques *largo sensu*, puis nous focaliserons notre étude sur les Paranthropes, et enfin, nous observerons les caractéristiques distinguant les trois principales espèces de Paranthropes : *P. aethiopicus*, *P. robustus* et *P. boisei* (Dean, 1989 ; Delson & coll, 2000 ; Desbois, 2006 ; Granat, 1990 ; Haile-Selassie, 2004 ; Heim & Granat, 2001 ; Hitta, 1983 ; Lotder & Grimmaud, 2003 ; Puech, Warambourg & Mascarelli, 2001 ; Wood & Collard, 2000 ; Wood & Richmond, 2000).

Australopithèques

Le genre Australopithèque naît en 1925 avec la découverte par R. Dart d'un crâne d'enfant présentant à la fois des caractéristiques d'apparence humaine (le foramen magnum en position ventrale, la petite taille des canines,...) et d'autres simiesques (faible capacité crânienne, prognathisme très marqué...). Cette découverte, baptisée *Australopithecus africanus*, littéralement « singe d'Afrique du Sud » est le premier specimen d'un genre qui aura peuplé l'Afrique dans toute sa partie orientale et australe, pendant plus de 3 MA.

Les Australopithèques au sens large comprennent deux genres : On observe d'un côté les Australopithèques « graciles » comprenant cinq espèces distinctes : *A. africanus*, *A. afarensis*, *A. anamensis*, *A. bahrelghazali*, et *A. garhi*, et d'un autre côté les Australopithèques « robustes » ou Paranthropus : *P. aethiopicus*, *P. robustus* et *P. boisei*. Les liens phylogéniques entre ces deux genres, s'ils sont avérés, restent encore inexpliqués en ce qui concerne le niveau de divergence de ces deux lignées. *A. afarensis* et *A. africanus*, cependant, semblent être des candidats probables au titre d'ancêtre commun.

3.1.1.1. Etude crânio-faciale :

Le crâne des Australopithèques est une véritable mosaïque de caractères archaïques et modernes : ainsi, la flexion basicrânienne est faible chez les australopithèques archaïques, signe d'une bipédie encore primitive. Le foramen occipital, ou foramen magnum deviendra plus antérieur au fur et à mesure de l'évolution vers des espèces plus modernes. Le crâne lui-même est globuleux, avec un aspect semi-circulaire caractéristique en vue postérieure (**Fig. 19**).

3.1.1.2. Etude des maxillaires :

On observe un allongement progressif de la face, alors que le fort prognathisme maxillaire persiste chez tous les Australopithèques (hormis pour les formes plus évoluées). De plus, l'arcade zygomatique reste saillante et divergente.

La mandibule, robuste en général (avec cependant une nette distinction entre les Australopithèques dits «graciles », et les « robustes), présente des insertions musculaires puissantes ; la cavité glénoïde est large et peu profonde , permettant une rotation facilitée du condyle, et donc des mouvements de broyages favorables à une alimentation de plus en plus végétarienne. La symphyse mandibulaire fortement inclinée chez les premiers Australopithèques, se verticalise, mais le menton restera absent jusqu'aux premiers *H. sapiens* et *H. neanderthalensis*.

3.1.1.3. Etude alvéolodentaire :

L'arcade dentaire présente un aspect globalement étroit, en V ou en U légèrement divergent. On note une évolution de la denture, avec des secteurs antérieurs en régression, et une augmentation des proportions pour les secteurs postérieurs.

La canine présente un fort dimorphisme sexuel (elle est proéminente chez le mâle).

Au niveau morphologique, les prémolaires, d'abord asymétriques (caractère archaïque), se molarisent et prennent peu à peu un aspect bicuspidé. A la mandibule, les prémolaires présentent deux racines, plus ou moins séparées, ce qui est une caractéristique des Australopithèques.

3.1.2. Paranthropes

Tout en conservant les caractéristiques maxillo-dentaires des Australopithèques, le genre *Paranthropus* se distingue par une forte spécialisation morphologique, en grande partie influencée par l'adoption d'un régime herbivore exclusif, sollicitant fortement l'appareil masticatoire.

3.1.2.1. Etude crânio-faciale :

L'architecture faciale des *Paranthropes* est dédiée à une fonction masticatrice puissante : ainsi, le développement des muscles masticateurs a tendance à projeter toutes les structures périphériques de la face en avant. Les arcades zygomatiques s'insèrent donc en position très antérieure, jusqu'à masquer l'orifice pyriforme en vue latérale, et par là même donner un aspect de face « en coupelle ».

Au niveau malaire toujours, l'apophyse zygomatique porte, dans sa partie inférieure, le foramen infraorbitaire (situé dans la partie supérieure chez les humains actuels) et se poursuit vers l'arrière par une racine relativement fine.

L'os frontal est réduit à un trigone présentant une dépression centrale, et limité en arrière par lignes temporales supérieures très convergentes, et en bas par une glabelle très proche de la position du nasion. D'autre part, les os propres du nez eux-même sont plus développés que chez les autres Australopithèques.

En ce qui concerne le neurocrâne, on observe un gonflement au niveau pariétal, ainsi qu'une constriction post-orbitaire très marquée, permettant un élargissement de la fosse temporale, et donc le passage d'un muscle temporal hypertrophié. Ses insertions vont par ailleurs marquer la base d'une crête sagittale développée, notamment chez les individus mâles.

Enfin les processus mastoïdes semblent « gonflés » par une crête supra-mastoïdienne marquée.

3.1.2.2. Etude des maxillaires :

Maxillaire : Au niveau maxillaire, on observe une suture sagittale marquée, ainsi qu'une continuité entre le clivus naso-alvéolaire et la cavité nasale. Le secteur incisivo-canin s'inscrit dans une gouttière naso-alvéolaire fortement inclinées. Le palais est relativement fin.

Mandibule : La mandibule présente un aspect massif, notamment par un gonflement du corps, maximal au niveau de M1, et par sa hauteur imposante. De plus, la symphyse mandibulaire est verticale, ce qui représente un caractère relativement moderne.

3.1.2.3. Etude alveolodentaire :

Le secteur antérieur est réduit par rapport aux prémolaires et aux molaires. De plus, les collets des incisives et des canines sont alignés dans un même plan coronal.

Les prémolaires augmentent encore en taille. La première prémolaire inférieure (ou p3 *cf Annexe*) tend à présenter trois racines, et une crête marginale mésiale masquant complètement la fossette mésiale en vue proximale.

3.1.3. P. aethiopicus

Datation : 2,3 – 3,7 MA

Localisation : Afrique orientale (Ethiopie, Tanzanie, Kenya)

Holotype : Omo 18 (1967, Ethiopie) = mandibules et dents isolées

3.1.3.1. Etude crânio-faciale :

La morphologie globale de *P. aethiopicus* est assez comparable à celle de *P. robustus*, et il se distingue notamment de son cousin *P. boisei* par son bord orbitaire inférieur arrondi, et la présence d'un trigone zygomatiko-malaire caractéristique (**Fig. 10**) .

De plus, *P. aethiopicus* présente de nombreux caractères relativement primitifs :

Ainsi, on observera une capacité crânienne faible (419 cm³ en moyenne), et notamment une morphologie crânienne postérieure significative : en effet, l'os occipital s'évase latéralement, et présente une protubérance postérieurement. Plus en avant, on observe une encoche au niveau de l'astérion (réunion des sutures occipitale, pariétale et temporale).

Enfin la fosse mandibulaire est moins profonde que chez *P. boisei* et *P. robustus*

3.1.3.2. Etude des maxillaires :

Maxillaire : Une des caractéristiques de *P. aethiopicus* est son prognathisme alvéolaire très marqué, ainsi que son palais antérieur peu profond.

Mandibule : Comme les autres Paranthropes, *P. aethiopicus* présente une symphyse verticale, mais courte, et l'origine de la branche montante est haute sur le corps.

3.1.3.3. Etude alveolodentaire :

L'arcade dentaire a une forme presque elliptique, contrairement aux autres Paranthropes, qui ont une arcade en U (**Fig. 20**). Les incisives supérieures sont larges par rapport aux autres spécimens du genre Paranthropus. La taille des molaires, importante, est comparable à celle de *P. boisei*

3.1.4. **P. robustus**

Datation : 1,5 - 2 MA

Localisation : Afrique du Sud (Kromdraai, Swartkrans, Drimolen)

Holotype : SK6 = *P. crassidens* (1949, Afrique du Sud) = mandibule dentée

3.1.4.1. **Etude crânio-faciale :**

Le crâne de *P. robustus* est épais, et présente une forme bombée en vue supérieure, prolongée latéralement dans la région mastoïdienne, et accentué par la constriction post-orbitaire fortement marquée (**Fig. 7**).

Comme les autres Paranthropes, *P. robustus* possède une crête sagittale, bien visible chez le mâle, mais les lignes temporales et nuchales supérieures sont moins convergentes (les premières divergent même postérieurement).

La voûte du crâne est relativement basse, ainsi que le front, qui présente, comme *P. aethiopicus*, un trigone frontal marqué par une dépression centrale.

On observe un torus supra-orbitaire massif et continu, légèrement surélevé dans sa portion centrale, qui se prolonge par une glabelle, proéminente et basse, se confondant presque avec le nasion.

Enfin, la suture internasale tend à se projeter sur le frontal (au delà de la suture naso-frontale).

La face imposante, d'apparence orthognathe en raison de la projection antérieure des structures périphériques, est en fait prognathe.

3.1.4.2. **Etude des maxillaires :**

Maxillaire : Comme pour les autres Paranthropes, on n'observe pas de discontinuité entre le clivus naso-alvéolaire et le seuil nasal, ni de véritable fosse incisive. De plus, le palais, profond en postérieur devient plus plat en antérieur.

Mandibule : La mandibule est courte, haute et robuste

3.1.4.3. Etude alveolodentaire :

A l'instar de *P. boisei*, l'arcade de *P. robustus* est en U divergent (**Fig. 21**).

Les incisives et canines, de taille réduite, sont alignées sur un même plan coronal, et on peut observer sur certains spécimens un diastème entre l'incisive latérale et la canine maxillaire.

Les prémolaires et molaire sont robustes, et la première prémolaire inférieure (p3) tend à avoir trois racines,

Enfin, l'usure occlusale suggère un régime alimentaire à base d'aliments « durs », comme des racines et tubercules (ce qui sera confirmé par l'étude isotopique de l'émail révélant un ratio élevé de carbone C3).

3.1.5. **P. boisei**

Datation : 2,4 – 1,2 MA

Localisation : Afrique orientale (Tanzanie, Kenya, Ethiopie)

Holotype : OH 5 (1959, Tanzanie) = Crâne et dents

3.1.5.1. **Etude crânio-faciale :**

P. boisei partage avec *P. robustus* et *P. aethiopicus* les différents caractères cités plus haut mais ces derniers sont, chez lui, beaucoup plus accentués (**Fig. 8**).

S'il ressemble beaucoup à ses « cousins », on notera qu'il diffère notamment de *P. robustus* par des rebords orbitaires inférieurs « aigüs » (ils sont arrondis chez *robustus*), un maxillaire plus long, et un foramen magnum en forme de cœur. De plus on n'observe plus de trigone maxillaire mais une extension inférieure du zygomatique « en visière ».

De même, il diffère de *P. aethiopicus* par une base du crâne plus angulée, un foramen magnum en position plus antérieur, une capacité crânienne plus imposante (500 à 550 cm³ contre 440 cm³ pour *P. aethiopicus*). Enfin, la fosse glénoïde est plus profonde permettant des mouvements mandibulaires circulaires de broyage efficaces.

3.1.5.2. **Etude des maxillaires**

Maxillaire : Le maxillaire est plus long que celui de *P. robustus*, et contrairement à ce dernier, ne présente pas de piliers antérieurs. De plus, on observe un prognathisme alvéolaire marqué (moins, cependant que chez *P. aethiopicus*). Enfin, le palais antérieur est profond (contrairement à *P. aethiopicus* et *P. robustus*).

Mandibule : La mandibule de *P. boisei* diffère peu de celle de *P. robustus*. La symphyse mandibulaire est haute, et l'origine de la branche montante sur le corps mandibulaire est relativement basse.

3.1.5.3. Etude alveolodentaire :

Comme *P. robustus*, l'arcade dentaire est en forme de U (**Fig. 8 et 22**).

Les incisives supérieures présentent une faible largeur mésio-distale, et les canines sont de taille réduites.

Au contraire, les secteurs postérieurs sont imposants : la troisième molaire, cependant est plus petite que M1 et M2 au maxillaire, mais de taille plus importante à la mandibule (ce qui n'est pas spécifique d'une espèce de Paranthropes)

Les prémolaires et les molaires sont plus larges que celles de *P. robustus*, mais sont de morphologie similaire.

3.1.6. Diagnostic des Paranthropes (Prat & Marchal, 2001)

La morphologie des Paranthropes est regroupée dans l'annexe en trois tableaux résumant leurs caractéristiques : crânio-faciales (**tableau 1**), maxillaires (**tableau 2**) et dentaires (**tableau 3**).

CARACTERISTIQUES		P. AETHIOPICUS	P. ROBUSTUS	P. BOISEI
CRÂNE	Capacité crânienne (cm3)	419 (moy)	530 (moy)	475-530
	Forme crânienne en vue supérieure	allongée	ovoïde	ovoïde
	Crête sagittale	oui	oui	oui
	convergence des lignes temporales (antérieurement au bregma)	oui	oui	oui
	Constriction post-orbitaire	marquée	marquée	marquée
	pneumatisation du temporal	forte	faible	variable
	profondeur de la fosse mandibulaire	faible	moyenne à profonde	profonde
	Foramen magnum en forme de cœur	oui	non	oui
	Position du for.magnum par rapport à la ligne bi-tympanique	même niveau	très antérieure	très antérieure
	Flexion de la base du crâne	faible	forte	forte
FACE	importance de la face moyenne / face supérieure	face moyenne + large	face moyenne + large	face moyenne + large
	Torus supra-orbitaire	grand	grand	grand
	Forme des orbites	rectangulaire (+ large que haute)	rectangulaire (+ haute que large)	variable
	Bord inférieur de l'orbite arrondi latéralement	oui	oui	non
	Nasion confondu avec la glabelle	oui	non	non
	Projection de l'os zygomatique par rapport à l'ouverture nasale	antérieure	antérieure	antérieure
	Origine de l'arcade zygomatique	Première prémolaire sup (P3)	Deuxième prémolaire sup (P4)	Première prémolaire sup (P3)
	Robustesse de l'arcade zygomatique	très forte	très forte	très forte
	Localisation du foramen infra-orbitaire	bas	bas	bas

Tableau 1: Caractéristiques crânio-faciales des Paranthropes

CARACTERISTIQUES		P. AETHIOPICUS	P. ROBUSTUS	P. BOISEI
MAXILLAIRE	Prognathisme facial supérieur	prononcé	réduit	réduit
	Prognathisme alvéolaire	prononcé	réduit	réduit
	Epine nasale antérieure	non	non	non
	Forme de la gouttière naso-alvéolaire	concave	concave	concave
	Pilier facial antérieur	non	oui	non
	Séparation région canine / ouverture nasale	non	non	non
	Fosse canine	non	variable	non
	Epaisseur du palais	épais	épais	épais
	Fosse zygomatoco-maxillaire	oui	oui	non
	Trigone maxillaire	oui	oui	non
	Palais antérieur	peu profond	plat	profond
MANDIBULE	Inclinaison de la symphyse mandibulaire	verticale	verticale	verticale
	Hauteur de la symphyse mandibulaire	courte	haute	haute
	Origine de la branche mandibulaire sur le corps	haute	basse	basse
	Eversion de la base du corps mandibulaire	rare	rare	rare
	Forme arcade dentaire	presque elliptique	U	U

Tableau 2 : Caractéristiques maxillaires des Paranthropes

CARACTERISTIQUES		P. AETHIOPICUS	P. ROBUSTUS	P. BOISEI
DENTS MAXILLAIRES	Largeur des incisives sup	importante	faible	faible
	Diastème entre IL sup et C sup	non	variable	non
	Taille des C sup	faible	faible	faible
	Projection des canines supérieures	non	non	non
	Facette d'usure mésiale de la C sup	non	non	non
	Taille relative des secteurs postérieurs	très grande	très grande	Très grande
	taille des molaires sup	M3 < M2 et M1	M3 < M2 et M1	M3 < M2 et M1
	Epaisseur de l'émail des molaires	très épais	très épais	très épais
DENTS MANDIBULAIRES	Taille des C inf	faible	faible	faible
	Diastème entre C inf et PM1 inf	non	non	non
	Forme de PM1 inf	bicuspidée	bicuspidée	bicuspidée
	Contour occlusal de la PM1 inf	arrondi	arrondi	arrondi
	taille des molaires inf	M3 > M2	M3 > M2	M3 > M2
	Nombre de racines PM1 inf	3	3	3
	Nombre de racines PM2 inf	2	2	2

Tableau 3 : Caractéristiques dentaires des Paranthropes

3.2. Critères maxillo-dentaires de distinction entre H. habilis et H. rudolfensis

L'évolution phylogénique du genre Homo, auquel appartiennent les Hommes actuels semble plus complexe que celle des Australopithèques, par l'absence de définition claire et précise de ce taxon, ainsi que par la grande variabilité inter et intra-spécifique (Leakey, 1973 ; Prat & Marchal, 2001 ; Prat, 2002).

Pour plus de clarté dans cet exposé, nous retiendrons quatre espèces du genre Homo , et leurs principales espèces « dérivées » :

- *H. habilis* et *H. rudolfensis*
- *H. erectus* et *H. georgicus*, *H. ergaster*, *H. antecessor*, *H. heidelbergensis*, *H. cepranensis* et *H. floresiensis*
- *H. neanderthalensis*
- *H. sapiens*

3.2.1. Le genre Homo

3.2.1.1. Etude crânio-faciale :

La capacité crânienne des individus du genre Homo s'étend de 510 cm³ pour H. habilis (ce qui est assez proche des valeurs observées pour certains Australopithèques tels que *P. robustus* ou *P. boisei*) à 1400 cm³ pour *H. sapiens*. La calvaria est plus épaisse que pour les Australopithèques, et la forme globale du crâne est en dôme.

L'une des principales caractéristiques du neurocrâne, outre sa forte capacité, est l'absence, même pour des individus mâles, de structures ectocrânielles, telles qu'une crête sagittale imposante des Paranthropes. On notera toutefois la carène sagittale beaucoup plus discrète d'*H. habilis*. La disparition de cette structure a sans doute pour origine une diminution de la puissance masticatoire, notamment avec l'adoption d'une alimentation de plus en plus variée.

Au niveau facial, on observe toujours un bourrelet supra-orbitaire très prononcé, mais l'évolution morphologique du genre *Homo* tend vers une gracilisation du squelette facial.

3.2.1.2. Etude des maxillaires :

Maxillaire : Le prognathisme maxillaire s'amenuise, et le palais se creuse progressivement.

Mandibule : L'arcade dentaire a une forme en U à elliptique.

3.2.1.3. Etude alvéolodentaire :

L'arcade dentaire, encore en U chez *H. habilis*, s'arrondit jusqu'à devenir elliptique chez *H. sapiens*. Les canines sont de petite taille, et le dimorphisme sexuel disparaît. Enfin, les secteurs postérieurs voient leur taille diminuer progressivement.

3.2.2. Homo habilis (sens large)

Le premier représentant du genre humain, *H. habilis*, présente une répartition chronologique de 2,45 à 1,5 MA. Il est donc contemporain de plusieurs espèces d'Australopithèques et de Paranthropes (*A. garhi* et *A. africanus*, pour les plus anciens, et *P. boisei* pour les plus récents) et d'*H. ergaster* (Prat & Marchal, 2001), dont il partage certains caractères morphologiques.

Le premier spécimen d'*H. habilis* est découvert dans la Gorge d'Olduvai (Tanzanie) en 1960 par L. Leakey, au même niveau stratigraphiques qui révéla *P. boisei*. OH 7 sera d'ailleurs considéré un temps comme un représentant « moderne » de cette dernière espèce, jusqu'à la découverte d'autres spécimens similaires, à la fois dans la Gorge de l'Olduvai (notamment OH 8, OH 24) et sur la rive est du Lac Turkana, au Kenya (dont KNM-ER 1470, KNM-ER 1813).

Les nombreux spécimens révélés alors seront rassemblés sous le nom d'*H. habilis*, malgré des différences morphologiques remarquables. La question d'une séparation des spécimens *H. habilis* en deux ou trois espèces distinctes sera réellement posée par Wood en 1992. Ce dernier reprend notamment les travaux alors inconnus de Groves et Mazak (Groves & Mazak, 1975) qui distinguent les spécimens *H. habilis* de la Gorge de l'Olduvai, des fossiles de Koobi-Fora rassemblés sous le nom d'*H. ergaster*. Woods s'appuie également sur un article du Russe V. P. Alexeev, paru en 1986, et qui devra attendre la fin de la Guerre Froide pour être publié dans le reste de l'Europe. Alexeev propose une nouvelle classification : Il rassemble dans l'espèce *H. habilis* les spécimens d'Olduvai, ainsi qu'une partie des fossiles de Koobi Fora (dont KNM-ER 1805), et dans l'espèce *H. rudolfensis* (de l'ancien nom du lac Turkana : Lac Rudolph) les spécimens restant de Koobi Fora (dont KNM-ER 1470) (Wood, 1991).

Deux schémas principaux ont été donc envisagés (Delson & coll., 2000) :

Le premier envisage le volume cérébral comme critère discriminant : on observera donc des spécimens à « grand cerveau », comprenant notamment les fossiles KNM-ER 1470 et OH 7. Ce dernier étant le type d'*H. habilis*, cette « espèce » sera considérée comme *H. habilis*

sensu stricto. A l'opposé, les spécimens à « petit cerveau » comptent parmi eux les fossiles OH 13 et 24, et KNM-ER 1805 et 1813.

Le deuxième schéma a pour origine une étude sur le degré et la nature des variations d'*H. habilis* : Les spécimens découverts dans la vallée de l'Olduvai (dont OH7) sont relativement homogènes, et seront considérés comme *H. habilis sensu stricto*. Par contre, les fossiles de Koobi-Fora et Shungura présentent une variabilité plus importante. Parmi eux, KNM-1813 et 1805 présentent de grandes similitudes avec les spécimens d'Olduvai, auxquels ils seront apparentés. Les autres fossiles, dont KNM-ER 1470, seront attribués à une nouvelle espèce : *H. rudolfensis*.

KNM-ER 1805 est donc attribué, soit à *H. habilis sensu stricto* selon Wood, Lieberman *et alii*, ou Strait *et alii*, soit à une espèce proche mais distincte : *H. habilis B* ou *H. ergaster* pour Stringer, *Homo sp.* pour Chamberlain et Wood, *H. ergaster* pour Groves, et *Homo sp. Nov.* pour Rightmire (Prat & Marchal, 2001) (**Tableau 4**).

On observe également que, selon la classification utilisée, la définition d'*H. habilis sensu stricto* et d'*H. rudolfensis* varie. Certaines études remettent même aujourd'hui en cause la validité de la séparation *H. habilis* / *H. rudolfensis* (Blumenschine, 2003).

Il n'y a donc toujours pas de réel consensus quant à la détermination spécifique des spécimens *H. habilis sensu lato* d'Olduvai et de Koobi-Fora. Cependant, la plupart des études tendent aujourd'hui à distinguer trois espèces : *H. habilis sensu stricto*, *H. rudolfensis* et *H. ergaster*.

En ce qui concerne notre travail, nous nous appuyerons sur les descriptions de S. Prat et F. Marchal (2001) qui présentent une synthèse des travaux de Skelton & MacHenry, Chamberlain, Tobias, Wood, Lieberman & coll, Strait & coll, et Prat. Ils proposent une description du squelette crânien et post-crânien pour la spéciation des représentants d'*H. habilis sensu lato*, et concluent à l'appartenance de KNM-ER 1805 à l'espèce *H. habilis sensu stricto*. Nous écarterons volontairement les éléments post-crâniens de ces descriptions afin de nous concentrer sur les éléments crâniens, et notamment maxillo-dentaires. Selon ces caractéristiques, nous tenterons d'établir si cette étude est cohérente avec l'attribution communément admise de KNM-ER 1805 à *H. habilis*.

<i>Homo habilis</i> A	<i>Homo habilis</i> B ou <i>H. ergaster</i>
OH 7	OH 13
OH 24	OH 16
KNM-ER 1470	KNM-ER 992
KNM-ER 1590	KNM-ER 1805
KNM-ER 1802	KNM-ER 1813
KNM-ER 3732	

Tableau IV : attributions taxinomiques des restes crâniens selon Stringer¹².

<i>Homo habilis</i>	<i>Homo</i> sp.
OH 7	KNM-ER 1470
OH 13	KNM-ER 1805
OH 24	KNM-ER 1813

Tableau V : attributions taxinomiques des restes crâniens selon Chamberlain¹⁰ et Chamberlain & Wood¹¹.

<i>Homo habilis</i>	<i>Homo rudolfensis</i>	<i>Homo ergaster</i>
OH 7	KNM-ER 1470	KNM-ER 730
OH 13	KNM-ER 1590	KNM-ER 820
OH 16	KNM-ER 1802	KNM-ER 992
OH 24		KNM-ER 1805
		KNM-ER 1813

Tableau VI : attributions taxinomiques des restes crâniens selon Groves¹.

<i>Homo habilis sensu stricto</i>	<i>Homo rudolfensis</i>
OH 7	KNM-ER 819
OH 13	KNM-ER 1470
OH 16	KNM-ER 1482
OH 24	KNM-ER 1483
OH 62	KNM-ER 1590
KNM-ER 1805	KNM-ER 1801
KNM-ER 1813	KNM-ER 1802
	KNM-ER 3732

Tableau VII : attributions taxinomiques des restes crâniens selon Wood¹³.

<i>Homo habilis</i>	<i>Homo</i> sp. Nov
OH 7	OH 13
KNM-ER 1470	OH 16 ?
KNM-ER 1590	OH 24
KNM-ER 3732	KNM-ER 1805 ?
	KNM-ER 1813

Tableau VIII : attributions taxinomiques des restes crâniens selon Rightmire¹⁴.

<i>Homo habilis sensu stricto</i>	<i>Homo rudolfensis</i>
OH 7	KNM-ER 1470
OH 13	KNM-ER 1590
OH 16	KNM-ER 1801
OH 24	KNM-ER 1802
OH 62	KNM-ER 3732
KNM-ER 1501	
KNM-ER 1502	
KNM-ER 1805	
KNM-ER 1813	

Tableau IX : attributions taxinomiques des restes crâniens selon Lieberman et collaborateurs¹⁵.

<i>Homo habilis</i>	<i>Homo rudolfensis</i>
OH 7	KNM-ER 819
OH 13	KNM-ER 1470
OH 24	KNM-ER 1482
OH 62	KNM-ER 1483
KNM-ER 1501	KNM-ER 1590
KNM-ER 1502	KNM-ER 1801
KNM-ER 1805	KNM-ER 1802
KNM-ER 1813	KNM-ER 3732
KNM-ER 1478	KNM-ER 3891
KNM-ER 3735	UR 501
Sts 19	
Stw 53	
SK 15	
SK 27	
SK 45	
SK 847	
L 894-1	

Tableau X : attributions taxinomiques des restes crâniens selon Strait et collaborateurs¹⁶.

Tableau 4 : Attribution taxinomique des *H. habilis sensu lato* selon différentes études (Prat & Marchal, 2001)

Stringer, 1986

Chamberlain & Wood, 1987

Groves, 1989

Wood, 1992

Rightmire, 1993

Lieberman, 1996

Strait, 1997

3.2.3. H. habilis sensu stricto

Datation : 1,5 – 2,3 MA

Localisation : Afrique australe et orientale (Afrique du sud, Tanzanie, Kenya, Ethiopie)

Holotype : OH 7 (1960, Tanzanie) = Crâne et dents

3.2.3.1. Etude crânio-faciale :

Au niveau du neurocrâne, bien qu'il partage avec son contemporain *A. africanus* une faible épaisseur des tables osseuses, *H. habilis* se distingue par plusieurs caractères (**Fig. 23**) :

En effet, sa capacité crânienne de 510 à 680 cm³, si elle reste faible pour un spécimen du genre Homo, est toutefois nettement supérieure à celle d'*A. africanus* (450 cm³ en moyenne). De plus, les proportions des os pariétaux, moins larges que longs, diffèrent de cette espèce, ainsi que la morphologie de l'os frontal qui présente un léger torus (le front est plat chez *A. africanus*). De même, le réseau sutural se complexifie, et l'inclinaison et la position du foramen magnum se modifient pour devenir plus antérieures.

Enfin, observera un développement de l'aire de Broca (associée à la parole), qui suggère une ébauche d'un langage articulé.

En ce qui concerne les caractéristiques faciales, l'étage moyen est relativement étroit par rapport aux Australopithèques, le front est incliné et étroit, et s'efface derrière un bourrelet supra-orbitaire encore marqué.

Les étages moyens et supérieurs de la face sont relativement équilibrés. L'arcade zygomatique est de petite taille. Son processus antérieur porte le foramen infra-orbitaire en position basse, et présente une orientation verticale.

3.2.3.2. Etude des maxillaires :

Maxillaire : Le prognathisme maxillaire diminue. Le clivus naso-alvéolaire est convexe, et on observe une ébauche d'épine nasale. L'ouverture nasale est bordée par des piliers faciaux antérieurs discrets. Le palais s'approfondit, et se réduit vers l'avant.

Mandibule : La mandibule, robuste, mais plus petite que celle des Australopithèques s'articule dans une cavité glénoïde profonde. Le prognathisme mandibulaire persiste. Au niveau de la symphyse, la face externe présente une convexité médio-latérale, et la face interne présente un planum alvéolaire réduit.

3.2.3.3. Etude alvéolo-dentaire :

H. habilis présente une arcade dentaire en U, aux branches faiblement divergentes **(Fig. 9 et 16)**.

On assiste à une inversion des proportions dentaires : ainsi, les incisives sont légèrement plus développées que pour les Australopithèques (quoique encore de petite taille). Les canines restent encore réduites, et les secteurs postérieurs, toujours prédominants, diminuent en taille (M3 étant la plus petite des molaires).

L'émail est épais au niveau des prémolaires et des molaires, qui sont relativement étroites.

Enfin, les prémolaires maxillaires présentent deux racines, alors qu'à la mandibule, elles deviennent monoradiculées.

3.2.4. **H. rudolfensis Alexeev, 1986**

Datation : 1,8 MA

Localisation : Kenya (Koobi Fora)

Holotype : KNM-ER 1470 (1972, Kenya) = Crâne et dents

Souvent associé à l'espèce *H. habilis*, *H. rudolfensis* diffère néanmoins par certaines caractéristiques morphologiques, notamment au niveau du neuro-crâne et du squelette post-crânien.

Par contre, sa morphologie faciale et dentaire présente d'avantage de ressemblances avec les Paranthropes.

H. rudolfensis se situe donc à la limite entre les deux principaux genres d'Hominidés, ce qui explique les doutes pouvant exister quant-à son attribution au genre Homo.

3.2.4.1. Etude crânio-faciale (Fig. 11) :

En effet, la capacité crânienne de 600 -750 cm³ surpasse celle d'*H. habilis*, et la voûte est plus haute. De plus, on retrouve certains caractères relativement primitifs, tels qu'un schéma sutural simplifié, et une constriction post-orbitaire marquée.

Alors que la face d'*H. habilis* est plutôt étroite, celle de *H. rudolfensis* est large et plate, avec une surface malaire inclinée en bas et en arrière, par rapport à l'axe de Francfort (elle est verticale, voire inclinée vers l'avant chez *H. habilis*), et un prognathisme inférieur plus accentué (mais qui reste moins marqué, tout de même que pour les Australopithèques).

On observera encore un processus zygomatique plus étendu chez *H. rudolfensis*, un foramen infra-orbitaire en position haute (contrairement à *H. habilis* et aux australopithèques « robustes »), ainsi qu'une ouverture nasale plutôt étroite.

3.2.4.2. Etude des maxillaires :

Maxillaire : Le prognathisme alvéolaire est faible, et on n'observe pas les piliers antérieurs de la face (discrets mais présents chez *H. habilis*). Le clivus naso-alvéolaire, légèrement bombé chez *H. habilis*, est plat pour *H. rudolfensis*. Enfin, le palais s'élargit (il est étroit pour *H. habilis*).

Mandibule : L'origine de la branche montante est relativement basse sur le corps mandibulaire. Le planum alvéolaire est large. La région mentonnière est presque rectangulaire et présente une proéminence en forme de trigone. On notera enfin un parallélisme entre le grand axe du corps mandibulaire et la rangée dentaire.

3.2.4.3. Etude alvéolodentaire (Fig. 24) :

Les incisives et canines sont plus grandes chez *H. rudolfensis* que chez *H. habilis*. Les prémolaires supérieures, biradiculées chez *H. habilis*, présentent trois racines pour *H. rudolfensis*. De même, à la mandibule, elles sont monoradiculées pour *H. habilis*, et présentent deux racines plus ou moins séparées pour *H. rudolfensis*. On notera enfin une surface occlusale plus importante pour la deuxième molaire que pour la première, ainsi que le développement du complexe de Carabelli sur les molaires maxillaires.

3.2.5. Diagnose d'H. habilis et H. rudolfensis

Nous avons résumé cette diagnose différentielle en 3 tableaux, adaptés des travaux de S. Prat (S. Prat, 2002) puis complétés, concernant respectivement, les caractéristiques : cranio-faciales (**tableau 5**), maxillaires (**tableau 6**) et dentaires (**tableau 7**).

DIAGNOSE D'H. HABILIS ET H. RUDOLFENSIS			
CARACTERISTIQUES		H. HABILIS	H. RUDOLFENSIS
CRÂNE	Capacité crânienne (cm3)	510-674	750 (moy)
	Epaisseur de la voûte crânienne	faible	forte
	Modèle de suture crânienne	complexe	simple
	Constriction post-orbitaire	réduite	marquée
	Dépression post-orbitaire latérale	présente	absente
	Torus supra-orbitaire	modéré	petit
	Proéminence de la glabella	faible	marquée
	Longueur de l'os pariétal	importante	faible
	position des lignes temporales	haute	médiane
	Forme de l'écaille du temporal	basse et triangulaire	haute et arrondie
	Crête supra-mastoïdiennes	petite	grande
	Taille du processus mastoïde	petite	proéminente
	Localisation de la fosse glénoïde	médiale	latérale
	Inclinaison du plan nuchal	forte	faible
FACE	importance de la face moyenne / face supérieure	identique	supérieure
	Taille de l'arcade zygomatique	faible	importante
	Localisation du foramen infra-orbitaire	basse	haute
	Orientation du processus zygomatique du maxillaire	verticale	postérieure
	Forme du bord supérieur de l'orbite	arrondie	ovoïde
	Forme des orbites	rectangulaire (+ haute que large)	carrée

Tableau 5 : Caractéristiques cranio-faciales d'H. habilis et H. rudolfensis

DIAGNOSE D'H. HABILIS ET H. RUDOLFENSIS			
CARACTERISTIQUES		H. HABILIS	H. RUDOLFENSIS
MAXILLAIRE	Palais	étroit et profond	large et peu profond
	Pilier facial antérieur	graciles	non
	Forme de l'ouverture nasale	variable	étroite
	Prognathisme facial supérieur	faible	modéré
	Fosse zygomatoco-maxillaire	oui	non
	Participation de la région incisive à l'ouverture nasale	non	oui
	Clivus naso-alvéolaire	convexe	plat
	Proéminence de l'alvéole des incisives par rapport à la ligne bicanine	oui	non
	Forme de la région mentonnière	convexité médio-latérale	subrectangulaire
MANDIBULE	Proéminence mentonnière	Variable	trigone
	Planum alvéolaire	petit	grand
	Epaisseur du corps mandibulaire (au niveau de M3)	faible	variable
	Position de l'origine de la branche montante sur le corps mandibulaire	haute	basse
	Parallélisme entre le grand axe de la mandibule et la rangée dentaire	< 15°	parallèle

Tableau 6 : Caractéristiques maxillaires d'H. habilis et H. rudolfensis

CARACTERISTIQUES		H. HABILIS	H. RUDOLFENSIS
DENTS MAXILLAIRES	Taille des I et C sup	petites	grandes
	Nombre de racines sur PM sup	2	3
	Surface occlusale de M1 sup	petite	modérée
	Développement du complexe de Carabelli	réduit	fort
DENTS MANDIBULAIRES	Taille des I et C inf	petites	grandes
	Nombre de racines pour la p3 inférieure	1	2 / 1 racine bifide
	Nombre de racines pour la p4 inf	1	2
	taille des molaires inf	M3 < M2	M3 > M2

Tableau 7 : Caractéristiques dentaires d'H. habilis et H. rudolfensis

4. ETUDE DU CRANE KNM-ER 1805

En 1973, Paul Abell, membre de l'équipe Leakey (Leakey, 1973), met au jour à Koobi Fora (Kenya), un crâne dont l'appartenance au genre Homo ou Australopithèque est contestée. En conséquence, KNM-ER 1805 sera surnommé « The Mystery Skull » (**Fig. 25 à 29**).

Le fossile KNM-ER 1805 comprend trois fragments crâniens : la calvaria, la partie inférieure de la face et le corps mandibulaire (Leakey, 1973). Il est daté de 1,88 à 1,9 MA, ce qui fait de lui un contemporain d'*H. habilis*, *H. rudolfensis*, *H. ergaster* et *P. boisei* (Delson, 2000) dont certains specimens ont par ailleurs été retrouvés sur le site même.

La capacité crânienne, estimée à 600 cc, rentre dans la variabilité d'*H. habilis* (550-680 cc), est légèrement trop faible pour appartenir à un *H. rudolfensis* (650-750 cc), et trop élevée pour *P. boisei* (475-530cc).

La calvaria présente par ailleurs une crête sagittale typique de *P. boisei*, cependant, une étude sommaire indique que la taille des dents est trop faible pour appartenir à cette espèce (Wood, 1991).

KNM-ER 1805 présente donc à première vue un mélange de caractères morphologiques compliquant beaucoup sa spéciation.

La plupart des études, toutefois, le considèrent comme un représentant de l'espèce *H. habilis* (Wood, 1992 ; Lieberman et alii, 1996 ; Strait et alii, 1997). Il est considéré comme *H. ergaster* pour Stringer (Stringer, 1986) et Groves(1989). Enfin, on remarquera que KNM-ER 1805 n'est pas mentionné comme représentant d'*H. rudolfensis*.

De plus, dans une étude cladistique réalisée en 2002, S. Prat le place hors du genre Homo, et plus près de *P. boisei* (Prat, 2002). Cette étude, cependant, est réalisée d'après l'étude du calvarium et de la partie inférieure de la face, excluant le fragment mandibulaire.

L'attribution taxinomique de ce « Crâne Mystère » est donc toujours en suspens...

Dans cette dernière partie, nous tenterons, sinon de déterminer l'espèce à laquelle appartient ce spécimen, au moins d'établir une comparaison entre les descriptions du système maxillo-dentaire de KNM-ER 1805 et les diagnoses des trois espèces citées plus haut : *P. boisei*, *H. habilis* et *H. rudolfensis*.

Nous nous appuyerons pour cela sur la description du crâne KNM-ER 1805 réalisée par B. Wood (Wood, 1991), que nous compléterons par nos propres observations (en italique dans le texte et les tableaux) réalisées sur les moulages en plâtre conservés au Département d'anthropologie biologique du Musée de l'Homme (Museum National d'Histoire Naturelle).

4.1. Description de KNM-ER 1805

Nous concentrerons notre étude sur la partie inférieure de la face, le maxillaire, et la mandibule, peu exploitée dans les études citées.

Nous excluons volontairement la voûte du crâne de cette étude, car, bien que très particulière (notamment par la présence d'une crête sagittale), il s'agit ici d'apprécier la pertinence de l'étude maxillo-dentaire et non crânienne.

On notera par ailleurs que ce fragment et la partie faciale ne coïncident pas totalement, notamment en raison de la perte de substance osseuse. L'appartenance de ces deux fragments au même individu, quoique très probable n'est donc pas absolument certaine. C'est pourquoi une étude du seul système maxillo-dentaire pourrait nous apporter une « piste » dans la détermination de ce specimen, car elle ne sera alors pas influencée par les caractéristiques surprenantes de la calvaria.

4.1.1. Description des caractéristiques maxillo-faciales de KNM-ER 1805 (Fig. 25 et 26):

La section de la racine du processus zygomatique est large, et indique une certaine robustesse de l'arcade zygomatique. Elle trouve par ailleurs son origine au niveau de la première molaire supérieure (M1).

L'ouverture nasale est en position relativement antérieure (le bord inférieur est dans le même plan coronal que P3 supérieure), large et de forme triangulaire à bords arrondis.

Le seuil nasal est peu accentué, et on ne discerne pas d'épine nasale antérieure.

Le clivus naso-alvéolaire est légèrement incliné à 25° en vue latérale *et de forme convexe.*

On note la présence d'une fosse incisive. La bosse canine se fond avec les bords latéraux de l'ouverture nasale (pilier facial antérieur) mais la fosse canine est relativement peu marquée.

La fosse zygomatico-maxillaire est présente, mais peu marquée.

4.1.2. Description du palais (Fig. 25 et 26):

On observe des déformations taphonomiques (c'est-à-dire liées aux conditions de conservations telles que l'acidité, l'humidité, ou le poids de la terre sur le crâne), cependant, le palais antérieur est d'évidence large et peu profond. Wood souligne que cet aspect « plat » pourrait être en partie le fait d'une résorption, d'autant que l'os palatin présente un aspect pathologique au niveau des prémolaires gauches (Wood, 1991).

On observe en effet un aspect irrégulier de cet os, ainsi qu'une forte récession parodontale de 4 à 5 mm de hauteur.

4.1.3. Arcade dentaire supérieure (Fig. 25 et 26):

L'arcade dentaire est presque complète : seules manquent l'incisive latérale (I1) gauche et la seconde prémolaire (P4) droite. Il est cependant difficile, d'après cette seule photographie, et les moulages de déterminer si les alvéoles sont béantes (perte post-mortem) mais remplies de matrice, ou si elles présentent un os cicatriciel (perte ante-mortem, dans ce cas probablement due à une pathologie parodontale).

On observe sur le moulage une dépression au niveau de la P4 manquante, correspondant à une possible racine vestibulaire : la P4 serait alors biradiculée.

On note également une résorption importante de l'os alvéolaire de la première prémolaire (P3) droite s'étendant aux autres dents supérieures, et qui pourrait relever d'un phénomène physiologique de sénescence osseuse et tissulaire. En effet, ce spécimen semble relativement âgé au vu de l'usure coronaire (cette abrasion laisse apparaître des îlots dentinaires importants, et la surface des dents postérieures est quasiment plane).

On observe une perte de substance coronaire mésiale de l'incisive centrale (I1) droite : son extrapolation indique une couronne certes large, mais de taille relativement réduite par rapport aux dents postérieures. On observe également un pan d'usure oblique « en biseau » vers le haut et en arrière, avec une légère exposition dentinaire.

Les incisives latérales présentent une usure « en biseau », et une usure oblique plus importante (avec pour conséquence la disparition du pan distal de I2 gauche notamment).

Il semble évident que, dans leur état original, la différence de taille entre les incisives centrales et latérales était remarquable.

La portion antérieure de l'arcade décrit un arc de cercle (Les incisives et canines sont donc sur des plans frontaux différents).

La canine droite présente une exposition dentinaire étendue, avec disparition de la pointe cuspidienne. La canine gauche, bien que très érodée, présentait certainement, d'après Wood, le même type d'usure par la pointe. On observe également ce qui semble être un « reste » de fossette marginale mésiale, associée au développement de la crête marginale mésiale.

On notera encore un diastème entre les canines et incisives latérales supérieures.

Les prémolaires P3 et P4 présentent une morphologie bicuspidée, en grande partie détruite par l'usure, notamment au niveau du protocône. La P3 droite présente un sillon mésiovestibulaire.

La morphologie occlusale des molaires est quasiment inexistante, toujours en raison de l'usure importante qu'elles semblent avoir subie, et elles présentent une importante exposition dentinaire, notamment au niveau du protocône et de l'hypocône.

La molaire dont la couronne est la mieux conservée est la troisième molaire supérieure (M3) droite (**Fig. 27**) : elle présente une morphologie atypique, avec notamment une séparation du métacône en deux « crêtes » et une continuité entre le protocône et la partie mésiale du métacône, ainsi qu'avec le paracône. On distingue par ailleurs un complexe de Carabelli réduit à une fossette sur la face palatine de M3.

4.1.4. Description de la mandibule (Fig. 28 et 29) :

Le corps mandibulaire est fracturé à partir de M3 (face distale), et présente une détérioration malheureusement importante, notamment du côté droit et en antérieur, rendant presque illisible la morphologie symphysaire.

D'après l'étude ostéologique réalisée par Wood, le corps est étroit et relativement court. L'espace rétromolaire est estimé à 8 mm, et la partie antérieure de la branche montante prend naissance sur la face externe au niveau de M2. Un torus marginal relativement court descend en direction de la base, et se prolonge par un tubercule postérieur marginal.

La face externe de la symphyse est marquée par un aspect en « quille » médiane bordée de part et d'autre de fosses incisives peu profondes.

La face interne du corps mandibulaire présente une légère fosse infra-alvéolaire, et au niveau symphysaire, une fosse génienne discrète, surmontée d'un torus transverse peu important.

Le plan occlusal et l'axe du corps mandibulaire ne sont pas parallèles, mais présente un angle d'environ 15°.

4.1.5. Arcade dentaire mandibulaire (Fig. 28 et 29):

Tout le secteur incisivo-canin est absent. Les alvéoles sont béantes au niveau des canines (*La définition insuffisante de la photographie et l'imprécision des moulages empêchent de discerner si la perte des incisives est ante- ou post-mortem*).

L'arcade dentaire présente une forme globale en U légèrement elliptique.

Les prémolaires sont à l'état de racine :

Les p3 gauches et droites possèdent une racine accessoire mésiovestibulaire dont la cavité pulpaire est individualisée (cette caractéristique est objectivée par une radiographie rétro-alvéolaire en incidence oblique), et la p3 droite présente en plus une dépression sur la face linguale qui suggérerait l'existence d'une racine mésiobuccale additionnelle. Les premières prémolaires inférieures possèdent donc 2, voire 3 racines.

La section radiculaire de la p4 gauche est la mieux préservée, et semble présenter une seule cavité pulpaire ; la radiographie confirme sa nature monoradiculée (Wood et al. 1988).

Au niveau molaire, malgré la relative abrasion du relief dentaire, la position centrale de l'hypoconulide de la deuxième molaire inférieure (m2) suggère une morphologie à 5 cuspides. L'usure est concentrée sur les cuspides vestibulaires (l'exposition dentinaire du protoconide et celle de l'hypoconide sont en continuité) au niveau de m1 et m2.

4.2. Comparaison de KNM-ER 1805 avec *P. boisei*, *H. habilis* et *H. rudolfensis*

4.2.1. Comparaison des caractéristiques maxillo-faciales de KNM-ER 1805 et des espèces *H. habilis*, *H. rudolfensis*, *P. aethiopicus*, *P. robustus* et *P. boisei* (Tableau 8)

En ce qui concerne ses caractéristiques maxillo-faciales, KNM-ER 1805 présente des ressemblances à la fois avec *H. habilis* et *H. rudolfensis* : l'arcade zygomatique prend naissance au niveau de la première molaire supérieure, et se projette donc postérieurement par rapport à l'ouverture nasale, en comparaison avec les Paranthropes qui ont pour spécificité un aspect de face « en coupelle ».

D'autres caractères sont plus spécifiques d'*H. habilis* : ainsi, le processus zygomatique est orienté antérieure, voire verticale par rapport au plan de Francfort ; le clivus naso-alvéolaire est convexe ; les alvéoles des incisives ne dépassent pas du plan frontal déterminé par celles des canines ; enfin on discerne des piliers faciaux antérieurs discret, mais présents (ils sont absents chez *H. rudolfensis*).

Quelques particularités morphologiques encore, présentent des ressemblances avec *H. rudolfensis*, telles que l'aspect large et peu profond du palais, mais que l'on peut noter également à divers niveau chez *P. aethiopicus* et *P. robustus*. De plus, ces derniers caractères sont fortement altérés sur le sujet KNM-ER 1805 par le mauvais état de conservation du crâne, et par une parodontopathie certaine.

On notera encore que la forme large et triangulaire de l'ouverture nasale est tout-à-fait distincte de celle d'*H. rudolfensis* qui est étroite.

Malgré toutes ces ressemblances avec les espèces *H. habilis* et *H. rudolfensis*, KNM-ER 1805 présente toutefois certaines caractéristiques maxillo-faciales spécifiques des Paranthropes, notamment *P. aethiopicus* : ainsi, le prognathisme facial et alvéolaire est prononcé ; on note une continuité entre le clivus naso-alvéolaire et le seuil nasal, sans épine nasale antérieure.

KNM-ER 1805 présente donc des ressemblances importantes avec *H. habilis* et *H. rudolfensis*, en ce qui concerne les caractéristiques maxillo-faciales. Cependant, certains caractères, absents chez ces deux espèces sont visibles pour les *P. aethiopicus* et *P. boisei* notamment.

CARACTERISTIQUES	H. HABILIS	H. RUDOLFENSIS	P. AETHIOPICUS	P. ROBUSTUS	P. BOISEI	KNM-ER 1805
Projection de l'os zygomatique par rapport à l'ouverture nasale	postérieure	postérieure	antérieure	antérieure	antérieure	postérieure
Origine de l'arcade zygomatique	M1 sup	M1 sup	PM1 sup	PM2 sup	PM1 sup	M1 sup
Orientation du processus zygomatique	verticale	postérieure	?	?	postérieure	postérieure
Prognathisme facial supérieur	réduit	?	prononcé	réduit	prononcé	prononcé
Prognathisme alvéolaire	?	?	prononcé	réduit	réduit	prononcé
Fosse zygomatico-maxillaire	oui	non	oui	oui	non	?
Pilier facial antérieur	discret	non	non	oui	non	discret
Forme de l'ouverture nasale	variable	étroite	étroite	?	?	large et triangulaire
Epine nasale antérieure	ébauche	?	non	non	non	non
Clivus naso-alvéolaire	convexe	plat	concave	concave	concave	convexe
Fosse canine	?	?	non	variable	non	discrete
Proéminence de l'alvéole des incisives par rapport à la ligne bicanine	oui	non	non	non	non	oui
Palais	profond	large et peu profond	peu profond	plat	profond	large et peu profond

Tableau 8 : Comparaison des caractéristiques maxillo-faciales de KNM-ER 1805 et des espèces *H. habilis*, *H. rudolfensis*, *P. aethiopicus*, *P. robustus* et *P. boisei*

4.2.2. Comparaison des caractéristiques mandibulaires de KNM-ER 1805 et des espèces *H. habilis*, *H. rudolfensis*, *P. aethiopicus*, *P. robustus* et *P. boisei* (tableau 9):

La morphologie maxillaire est comparable à celle d'*H. habilis* : le corps est e effet relativement fin, le planum alvéolaire est étroit, et le plan occlusal n'est pas parfaitement parallèle au grand axe du corps mandibulaire, mais forme un angle d'environ 15°.

En ce qui concerne *H. rudolfensis*, la mandibule de KNM-ER 1805 présente peu de similitudes avec cette espèce.

On notera enfin que, parmi les Paranthropes, c'est avec *P. aethiopicus* que cette mandibule partage le plus de ressemblances : ainsi, la branche montante prend son origine sur la partie supérieure du corps mandibulaire (comme c'est le cas pour *H. habilis*), la symphyse semble courte, et verticale, et surtout, l'arcade dentaire présente une forme presque elliptique.

C'est donc *H. habilis* et *P. aethiopicus* qui semble être les plus proches de KNM-ER 1805, en ce qui concerne les caractéristiques mandibulaires.

On notera par ailleurs que l'exclusion de la mandibule par S. Prat amène à des conclusions distinctes (son analyse conclut à une proximité entre KNM-ER 1805 et les représentants de l'espèce *P. boisei*).

CARACTERISTIQUES	H. HABILIS	H. RUDOLFENSIS	P. AETHIOPICUS	P. ROBUSTUS	P. BOISEI	KNM-ER 1805
Position de l'origine de la branche montante sur le corps mandibulaire	haute	basse	haute	basse	basse	haute
Epaisseur du corps mandibulaire (au niveau de M3)	réduite	variable	forte	forte	forte	réduite
Hauteur de la symphyse mandibulaire	?	?	courte	haute	haute	courte
Inclinaison de la symphyse mandibulaire	?	?	verticale	verticale	verticale	verticale
Planum alvéolaire	étroit	large	?	?	étroit	étroit
Parallélisme entre le grand axe de la mandibule et la rangée dentaire	< 15°	parallèle	?	?	?	15°
Forme arcade dentaire	U	U	presque elliptique	U	U	U presque elliptique

Tableau 9 : Comparaison des caractéristiques mandibulaires de KNM-ER 1805 et des espèces *H. habilis*, *H. rudolfensis*, *P. aethiopicus*, *P. robustus* et *P. boisei*

4.2.3 Comparaison des caractéristiques dentaires de KNM-ER 1805 et des espèces *H. habilis*, *H. rudolfensis*, *P. aethiopicus*, *P. robustus* et *P. boisei* (tableau 10):

Au niveau dentaire, KNM-ER 1805 présente de nombreux caractères communs avec *H. habilis* : La portion antérieure de l'arcade maxillaire décrit un arc de cercle (de même que pour *H. rudolfensis*) ; les proportions relatives des incisives et des canines restent faible, mais plus équilibrées que pour les Paranthropes pour lesquels le secteur postérieur est largement prédominant.

De plus, la série décroissante des molaires inférieures est caractéristique d'*H. habilis*.

On observe enfin une fissure palatine sur le protocône des molaires supérieures, mais le complexe de Carabelli est encore rudimentaire par rapport à *H. rudolfensis*.

On notera que la première prémolaire inférieure présente deux, voire trois racines, ce qui distingue KNM-ER 1805 de l'espèce *H. habilis*.

De plus, plusieurs caractères retrouvés chez *H. habilis* sont partagés par les Paranthropes et sont donc peu spécifiques.

Enfin, parmi les caractères dentaires observés ici, aucun ne semble correspondre aux descriptions d'*H. rudolfensis*.

L'étude dentaire du crâne KMN-ER 1805 ne résout donc pas le problème de l'appartenance de ce spécimen à *H. habilis* ou aux Paranthropes, mais présente l'intérêt d'exclure l'espèce *H. rudolfensis*.

CARACTERISTIQUES	H. HABILIS	H. RUDOLFENSIS	P. AETHIOPICUS	P. ROBUSTUS	P. BOISEI	KNM-ER 1805
Taille des I et C sup	réduite	forte	forte	réduite	réduite	réduite
Diastème entre IL sup et C sup	<i>oui</i>	?	non	variable	non	oui
Facette d'usure mésiale de la C sup	<i>non</i>	?	non	non	non	non
Nombre de racines sur PM sup	2	3	?	?	?	2
Taille relative des secteurs postérieurs	<i>équilibrée</i>	?	très forte	très forte	très forte	forte
Surface occlusale de M1 sup	M3 < M2 et M1	?	M3 < M2 et M1	M3 < M2 et M1	M3 < M2 et M1	M3 < M2 et M1
Développement du complexe de Carabelli	réduit	fort	?	?	?	réduit

Tableau 10 : Comparaison des caractéristiques dentaires maxillaires de KNM-ER 1805 et des espèces *H. habilis*, *H. rudolfensis*, *P. aethiopicus*, *P. robustus* et *P. boisei*

CARACTERISTIQUES	H. HABILIS	H. RUDOLFENSIS	P. AETHIOPICUS	P. ROBUSTUS	P. BOISEI	KNM-ER 1805
Taille des I et C inf	réduite	forte	réduite	réduite	réduite	réduite
Diastème entre C inf et PM1 inf	<i>non</i>	<i>non</i>	non	non	non	Non
Forme de PM1 inf	<i>bicuspidée</i>	<i>bicuspidée</i>	bicuspidée	bicuspidée	bicuspidée	bicuspidée
Nombre de racines PM1 inf	1	2 / 1 racine bifide	3	3	3	2 / 3 racines
Nombre de racines sur PM2 inf	1	2	?	2	?	1
taille des molaires inf	M3 < M2	M3 > M2	M3 > M2	M3 > M2	M3 > M2	M3 < M2

Tableau 11: Comparaison des caractéristiques dentaires mandibulaires de KNM-ER 1805 et des espèces *H. habilis*, *H. rudolfensis*, *P. aethiopicus*, *P. robustus* et *P. boisei*

5. CONCLUSION

Notre étude du crâne KNM-ER 1805 est « globale », et ne s'appuie pas sur un protocole construit, elle permet donc d'observer une « tendance » mais ne représente pas une analyse cladistique telles qu'ont pu réaliser S. Prat ou B. Wood.

Nous pouvons néanmoins observer qu'elle indique, pour chaque niveau (maxillo-facial, mandibulaire et dentaire) une appartenance préférentielle à l'espèce *H. habilis*.

De plus, on note, pour l'étude maxillo-faciale certaines similitudes avec *H. rudolfensis*, *P. boisei* et *P. aethiopicus*, pour l'étude mandibulaire, des ressemblances avec *P. aethiopicus*, et pour l'étude dentaire, avec les trois espèces de Paranthropes.

Cette étude n'infirme donc pas les conclusions de S. Prat, qui indiquent de relatives ressemblances avec les Paranthropes, et l'attribution probable à l'espèce *H. habilis* est compatible avec l'ensemble des études cladistiques menées jusqu'alors.

L'intérêt principal de ces résultats tient en fait à l'exclusion de l'espèce *H. rudolfensis* : en effet, si l'on s'en tient uniquement aux caractéristiques maxillo-faciales, les espèces *H. habilis* et *H. rudolfensis* sont trop proches morphologiquement pour permettre une distinction certaine, ce qui a été démontré historiquement par les nombreuses tentatives de détermination de groupes spécifiques.

A l'opposée, l'étude dentaire réalisée ici démontre l'évidente improbabilité que l'espèce *H. rudolfensis* soit celle de KNM-ER 1805.

En ce qui concerne la difficile distinction entre les deux espèces *H. habilis* et *H. rudolfensis*, il serait donc tout-à-fait pertinent de tenir les critères dentaires comme base de spéciation.

Nos résultats nous permettent encore d'avancer quelques hypothèses :

Ainsi, si KNM-ER 1805 semble être plus proche morphologiquement de l'espèce *H. habilis*, certains caractères le distinguent nettement de cette espèce (le caractère biradiculé de la première prémolaire inférieure, le prognathisme facial supérieur prononcé, ..) et semblent plus particulièrement spécifiques des Paranthropes. Partant du principe que les études réalisées à ce jour ne comportent pas d'erreur, l'impossibilité de classer KNM-ER 1805 dans une espèce peut alors signifier l'existence d'une autre espèce peut-être intermédiaire entre *P. aethiopicus* ou *P. boisei* et *H. habilis*.

De même, la grande variabilité au sein même de l'espèce *H. habilis* pourrait permettre la classification de KNM-ER 1805 dans cette espèce. Les différents types d'*H. habilis* présentent en effet des caractéristiques parfois contradictoires.

Il semble encore évident que le crâne KNM-ER 1805 a subi de nombreuses modifications taphonomiques pouvant constituer un biais dans les observations morphologiques. Or, on sait que les dents sont extrêmement résistantes à ces phénomènes de déformation, d'usure ou d'érosion. L'étude dentaire semble donc parfaitement indiquée dans le cas d'une détermination spécifique de matériel osseux ayant subi une mauvaise conservation, et c'est pourquoi la description des principaux caractères dentaires des spécimens dits holotypes devrait être la plus précise possible.

Nous soulignerons également que l'exemple du crâne KNM-ER 1805 illustre bien la difficulté de réaliser une attribution taxinomique claire des spécimens mis au jour : en effet, face à des squelettes difficiles à classer, la découverte de spécimens similaires en nombre suffisant peut permettre de distinguer des espèces intermédiaires, ou d'étendre une espèce connue pour inclure ces matériels.

Ainsi, la découverte d'autres spécimens similaires à KNM-ER 1805 faciliterait sans doute son attribution taxinomique, et c'est pourquoi cette dernière passe par la poursuite des fouilles anthropologiques dans le secteur de Koobi Fora.

Enfin, notre étude incluait l'observation des moulages de KNM-ER 1805 conservés au Musée de l'Homme (Museum National d'Histoire Naturelle). Nous avons pu constater que l'utilisation du plâtre pour leur réalisation semble induire, par la fragilité et l'usure de ce matériau, des inexactitudes et une perte d'information. Il serait donc utile, dans le cadre d'une étude plus précise et plus approfondie, d'avoir la possibilité d'accéder à des moulages plus récents en résine, ou mieux encore, aux originaux aujourd'hui conservés au Museum National du Kenya.

6. REFERENCES

Blumenschine R. J. [et al]. Late Pliocene Homo and Hominid Land Use from Western Olduvai Gorge, Tanzania. *Science*, 2003 Feb 21 ; 299(5610) : 1217-1221

Brunet M. et Picq P. La grande expansion des Australopithèques – Des Hominidés aux marges des forêts africaines. *in Aux origines de l'Humanité Vol. 1 : De l'apparition de la vie à l'Homme moderne*. Paris, Ed. Fayard, 1971 ; 200 – 259

Day M.H. The Omo human skeletal remains. *In : Origine de l'Homme moderne, Actes du colloque de Paris, 2-5 septembre 1969, organisé par l'Unesco*. Paris, Ed. F. Bordes 1971 ; 31-35

Dean M.C. The developing dentition and tooth structure in hominoids. *Folia Pimatol.* 1989 ; 53: 160-176

Delson E. et coll. *Encyclopedia of human evolution and prehistory* , 2nd edition. New York, Ed. Garland, 2000 ; 118-125 ; 317-339 ; 536-545 ; 647-653

Desbois C., Desbois Y. *L'anthropologie dentaire [anatomique, paléontologique, médico-légale]*. Conférence dans le cadre du CSBM Anthropologie (2005-2006)

Gallien C.L. *Homo, histoire plurielle d'un genre très singulier* – Paris, Presses Universitaires de France. 1998 ; 199-278

Granat J. *L'Histoire et l'Homme raconté par ses dents*. Société Française d'Histoire de l'Art Dentaire, 2001

Granat J. *Histoire naturelle des dents humaines*. Société Française d'Histoire de l'Art Dentaire, 2001

Granat J., Loreille J.P. Forme et proportion de l'arcade alvéolo-dentaire des premiers primates à l'Homme moderne. *In : Inf Dent* 1990 Jun 14 ; 72(24) : 2151-2157

Haile-Selassie Y., Suwa G., White T.D. Late Miocene Teeth from Middle Awash, Ethiopia, and Early Hominid Dental Evolution. *In : Science* 2004 Mar 05 ; 303(5663) : 1503-1505

Heim J-L, Granat J. Les dents humaines : origines, morphologie, évolution *in Paléo-odontologie : analyse et méthodes d'étude*. Rungis, Ed. Artcom 2001 ; 10-37

Hitta G. *L'aventure évolutive de l'Homme : Etude ostéologique crânienne, faciale, maxillaire, dentaire*. Chir. Dent. Lyon, 1983 ; n° 041635779

Hublin J.J. Some comments on the diagnostic features of Homo erectus. *In : Fossil man – New facts, new ideas. Anthropos*, 1986 ; 23: 175-187

Jelinek J. Les origines du développement de l'Homme. *In : Encyclopédie Illustrée de l'Homme Préhistorique*. Paris, Ed. Gründ, 1975 ; 15-118

Johanson D., Edgar B. *From Lucy to language*. New York, Ed. Simon & Schuster, 1996 ; 288 p

Leakey R.E. Further evidence of lower pleistocene hominids from east rudolf, north Kenya, 1973. *Nature* 1973 Apr 19 ; 248: 653-656

Lotder J.P., Grimmoud A.M., La dent en anthropologie *in Encycl. Med. Chir., Stomatologie et Odontologie*,. Paris, Ed. Elsevier, 2003 ; 22-003-5-20

Malfroy Camine L., Intérêt de l'étude maxillo-dentaire pour la spéciation des Hominidés fossiles. Mémoire bibliographique – Certificat MSBM Anthropologie, Ethnologie et sociologie de la santé, 2006.

Prat S., Marchal F., *Les premiers représentants du genre Homo en Afrique*. Guides de la Préhistoire mondiale : Paléontologie humaine. Paris, Ed. Artcom, 2001 ; 3 : 218 p

Prat S. Anatomical study of the skull of the kenyan specimen KNM-ER 1805 : a re-evaluation of its taxonomic allocation?. *C.R. Palevol*, 2002 ; 1 : 27-33

Puech P.F., Warambourg P., Mascarelli L. Evolution de la denture permanente des Homininés. *Encycl. Med. Chir, Stomatologie et Odontologie*, Paris, Ed. Elsevier, 2001 ; 2-003-D-10, 11p

Senut B. L'émergence de la famille de l'Homme. *In : Aux origines de l'Humanité Vol. 1 : De l'apparition de la vie à l'Homme moderne*. Paris, Ed. Fayard, 2001 ; 166-199

Thoma A. L'évolution polycentrique de l'Homo sapiens. *In : Origine de l'Homme moderne, Actes du colloque de Paris, 2-5 septembre 1969, organisé par l'Unesco*. Paris, Ed. F. Bordes, 1971 ; 81 – 86

Wolpoff M.H. Describing anatomically modern Homo sapiens, a distinction without a definable difference *in Fossil man – New facts, new ideas – Anthropos*, 1986 ; 23: 41-53

Wood B. Koobi Fora : Research Project Volume 4 : Hominid cranial remains , *Oxford University Press*, 1991 ; 466p

Wood B., Collard M. The changing face of genus Homo. *Evolutionary Anthropology* , 2000 ; 8 : 195-207

Wood B., Richmond B.G. Human evolution : taxonomy and paleobiology. *J. Anat* 2000 ; 196 : 19-60

Sites internet consultés :

<http://www.becominghuman.org/> : site présenté par Institute of Human Origins et l'Université d'Arizona

<http://www.cnrs.fr/cw/dossiers/Origine/carte/habilis.htm> : article en ligne de S. Prat pour le cnrs

<http://www.talkorigins.org> : site indépendant de Jim Foley

<http://www.mnh.si.edu/anthro/humanorigins/index.htm> site présenté par Human Origins Program, en collaboration avec le Smithsonian National Museum of Natural History et sous la direction du Pr R. Potts, paléoanthropologue.

<http://www.bium.univ-paris5.fr/sfhad/vol7/article01.htm> articles du Dr Granat (Université Paris 5) pour la Société Française d'Histoire de l'Art Dentaire, mis en ligne par la bibliothèque interuniversitaire de médecine.

<http://www.msu.edu/~heslipst/contents/ANP440/index.htm> site créé par S. Heslip pour l'Université du Michigan

<http://www.hominides.com/index.html> : site spécialisé sur l'évolution humaine

7. TABLE DES MATIERES

1. INTRODUCTION.....	3
2. HISTORIQUE.....	4
2.1. Grandes étapes de la paléontologie humaine.....	5
2.2. L’aventure africaine.....	8
2.3. L’aventure asiatique.....	13
 3. EXEMPLES DE DETERMINATION SPECIFIQUE D’HOMINIDES PAR L’ETUDE MAXILLO-DENTAIRE. 14	
 3.1. Criteres maxillo-dentaires pour la détermination spécifique des Paranthropes.....	14
3 .1.1. Les Australopithèques.....	15
<i>3.1.6.1. Etude crânio-faciale</i>	15
<i>3.1.6.2. Etude des maxillaires.....</i>	16
<i>3.1.6.3. Etude alvéolo-dentaire.....</i>	16
3.1.2. Les Paranthropes.....	17

3.1.2.1.	<i>Etude crânio-faciale.....</i>	17
3.1.2.2.	<i>Etude des maxillaires.....</i>	18
3.1.2.3.	<i>Etude alvéolo-dentaire.....</i>	18
3.1.3.	P. aethiopicus.....	19
3.1.3.1.	<i>Etude crânio-faciale.....</i>	19
3.1.3.2.	<i>Etude des maxillaires.....</i>	19
3.1.3.3.	<i>Etude alvéolo-dentaire.....</i>	20
3.1.4.	P. robustus.....	20
3.1.4.1.	<i>Etude crânio-faciale</i>	20
3.1.4.2.	<i>Etude des maxillaires.....</i>	20
3.1.4.3.	<i>Etude alvéolo-dentaire.....</i>	21
3.1.5.	P. boisei.....	22
3.1.5.1.	<i>Etude crânio-faciale.....</i>	22
3.1.5.2.	<i>Etude des maxillaires.....</i>	22
3.1.5.3.	<i>Etude alvéolo-dentaire.....</i>	23
3.1.6.	Diagnose des Paranthropes.....	24
3.2.	Critères maxillo-dentaires pour la distinction entre H. habilis et H.rudolfensis.....	27
3.2.1.	Le genre Homo.....	27
3.1.1.1.	<i>Etude crânio-faciale.....</i>	27
3.1.1.2.	<i>Etude des maxillaires.....</i>	28
3.1.1.3.	<i>Etude alvéolo-dentaire.....</i>	28
3.2.2.	Homo habilis (sens large).....	29
3.2.3.	Homo habilis <i>sensu stricto</i>	32

3.2.3.1.	<i>Etude crânio-faciale.....</i>	32
3.2.3.2.	<i>Etude des maxillaires.....</i>	33
3.2.3.3.	<i>Etude alvéolo-dentaire.....</i>	33
3.2.4.	Homo rudolfensis Alexeev, 1986.....	34
3.2.4.1.	<i>Etude crânio-faciale.....</i>	34
3.2.4.2.	<i>Etude des maxillaires.....</i>	35
3.2.4.3.	<i>Etude alvéolo-dentaire.....</i>	35
3.2.5.	Diagnose différentielle d'H. habilis et H. rudolfensis....	36

4. ETUDE DU CRANE KNM-ER 1805

4.1.	Description de KNM-ER 1805.....	39
4.2.1.	Description des caractéristiques maxillo-faciales de KNM-ER 1805.....	39
4.2.2.	Description du palais de KNM-ER 1805.....	40
4.2.3.	Description de l'arcade dentaire supérieure.....	40
4.2.4.	Description de la mandibule de KNM-ER 1805.....	42
4.2.5.	Description de l'arcade dentaire inférieure.....	42
4.3.	Comparaison de KNM-ER 1805 avec P. boisei, H. habilis et H. rudolfensis.....	43

4.2.1.	Comparaison des caractéristiques maxillo-faciales de KNM-ER 1805 et des espèces <i>H. habilis</i> , <i>H. rudolfensis</i> , <i>P. aethiopicus</i> , <i>P. robustus</i> et <i>P. boisei</i> ..	43
4.2.4.	Comparaison des caractéristiques mandibulaires de KNM-ER 1805 et des espèces <i>H. habilis</i> , <i>H. rudolfensis</i> , <i>P. aethiopicus</i> , <i>P. robustus</i> et <i>P. boisei</i>	45
4.2.5.	Comparaison des caractéristiques dentaires de KNM-ER 1805 et des espèces <i>H. habilis</i> , <i>H. rudolfensis</i> , <i>P. aethiopicus</i> , <i>P. robustus</i> et <i>P. boisei</i>	46
5.	CONCLUSION.....	48
6.	REFERENCES.....	50
7.	TABLE DES MATIERES.....	54

SOMMAIRE

ICONOGRAPHIE

Fig. 1 : Feldhofer 1 (<i>H. neanderthalensis</i>).....	3
Fig. 2 : Cro Magnon I (<i>H. sapiens</i>).....	3
Fig. 3 : Pithecanthropus 1 (<i>H. erectus</i>).....	4
Fig. 4 : Heidelberg 1 (<i>H. heidelbergensis</i>).....	4
Fig. 5 : Broken Hill 1 (<i>H. rhodesiensis</i>).....	5
Fig. 6 : Taung Child (<i>A. africanus</i>).....	6
Fig. 7 : TM1517 (<i>P. robustus</i>).....	7
Fig. 8 : OH5 (<i>P. boisei</i>).....	7
Fig. 9 : OH 7 (<i>H. habilis</i>).....	8
Fig. 10 : KNM-WT 17000 (<i>P. aethiopicus</i>).....	8
Fig. 11 : KNM-ER 1470 (<i>H. rudolfensis</i>).....	9
Fig. 12 : LH 4 (<i>A. afarensis</i>).....	9
Fig. 13 : KNM-ER 3733 (<i>H. ergaster</i>).....	10
Fig. 14 : KP 29281 (<i>A. anamensis</i>).....	10
Fig. 15 : KT 12-H1 (<i>A. bahrlghazali</i>)	11
Fig. 16 : OH 65 (<i>H. habilis</i>).....	11
Fig. 17 : BOU-VP 12/130 (<i>A. garhi</i>).....	12
Fig. 18 : Peking man (<i>H. erectus</i>).....	12
Fig. 19 : Os occipital du Chimpanzé (A), de l'Australopithèque (B), et de l'Homme moderne (C).....	13
Fig. 20 : Omo 18 (<i>P. aethiopicus</i>).....	13

Fig. 21 : SK 48 et SK6 (<i>P. robustus</i>).....	14
Fig. 22 : OH 5 et Omo L. 7a-125 (<i>P. boisei</i>).....	14
Fig. 23 : OH 24 (<i>H. habilis</i>).....	15
Fig. 24 : <i>H. rudolfensis</i>	15
Fig. 25 : Partie supérieure de la face (et maxillaire) de KNM-ER 1805.....	16
Fig. 26 : Moulage supérieur de KNM-ER 1805.....	17
Fig. 27 : Vue occlusale de la M3 droite supérieure de KNM-ER 1805.....	16
Fig. 28 : Fragment mandibulaire de KNM-ER 1805.....	18
Fig. 29 : Moulage inférieur de KNM-ER 1805.....	18

ANNEXES

Annexe 1 : Cladogramme et arbre phylogénétique des Hominidés fossiles.....	19
Annexe 2 : Localisation des principaux sites anthropologiques.....	20
Annexe 3 : anatomie crânienne.....	21
Annexe 4 : Origine des dents des Hominidés et spécialisation alimentaire du système maxillo-dentaire.....	23

ICONOGRAPHIE

Fig. 1 : voir page 7 Tome 1



Fig. 1 : Feldhofer 1
H. neanderthalensis king, 1856
(d'après Johanson & Edgar)

Fig. 2 : voir page 7 Tome 1

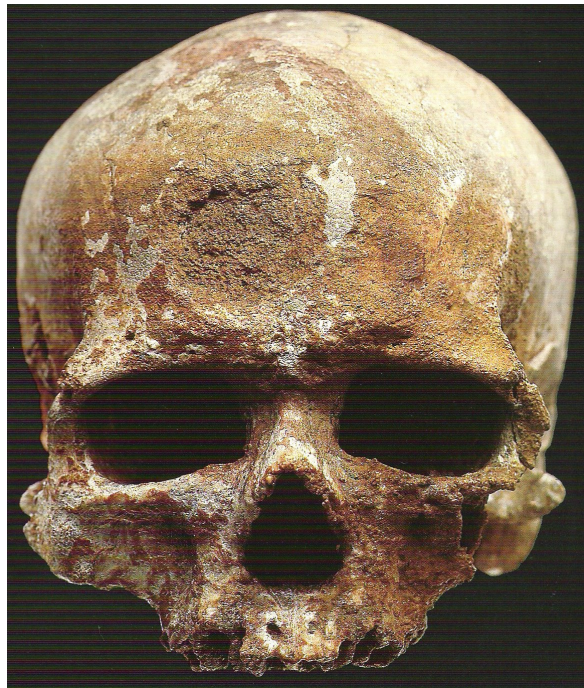


Fig. 2 : Cro-Magnon I (30 000 ans)
H. sapiens
(d'après Johanson & Edgar)

Fig. 3 : voir page 8 Tome 1



Fig. 3 : *Pithecanthropus 1* = *Trinil 2* = « Homme de Java » (700 000 ans)
Pithecanthropus erectus Dubois, 1891
(d'après Johanson & Edgar)

Fig. 4 : voir page 8 Tome 1



Fig. 4 : Heidelberg 1 = Mauer Jaw
H. heidelbergensis Shoetensack, 1908
(d'après Johanson & Edgar)

Fig. 5 : voir page 9 Tome 1



Fig. 5 : Broken Hill 1 = Homme de Rhodesie = Kabwe (200 000 à 125 000 ans)
H. rhodesiensis Woodward, 1921
(d'après J. Foley)

Fig. 6 : voir page 10 Tome 1



Fig. 6 : Taung child (2 à 3 MA)
A. africanus Dart, 1925
(d'après Johanson & Edgar)
d'après Steven Heslip, Michigan State University

Fig. 7 : voir page 10, 23 Tome 1

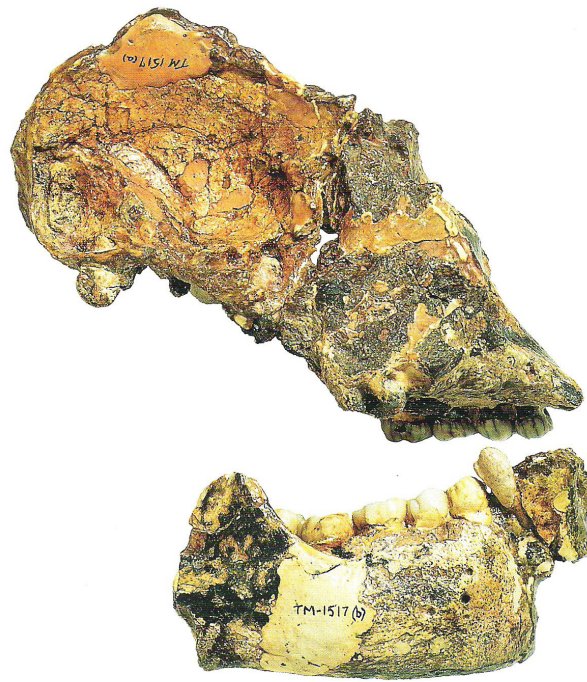


Fig. 7 : TM1517 (1 à 2,2 MA)
Paranthropus robustus Broom, 1938
(d'après Johanson & Edgar)

Fig. 8 : voir page 11, 25, 26 Tome 1



Fig. 8 : OH5 = Nutcracker Man = Zinj (1,75 MA)
Paranthropus boisei Leakey, 1959
(d'après Johanson & Edgar)

Fig. 9 : voir page 11, 37 Tome 1



Fig. 9: OH7 = Jonny's Child (1,8 MA)
H. habilis Leakey, 1964
(d'après Johanson & Edgar)

Fig. 10 : voir page 12, 21 Tome 1

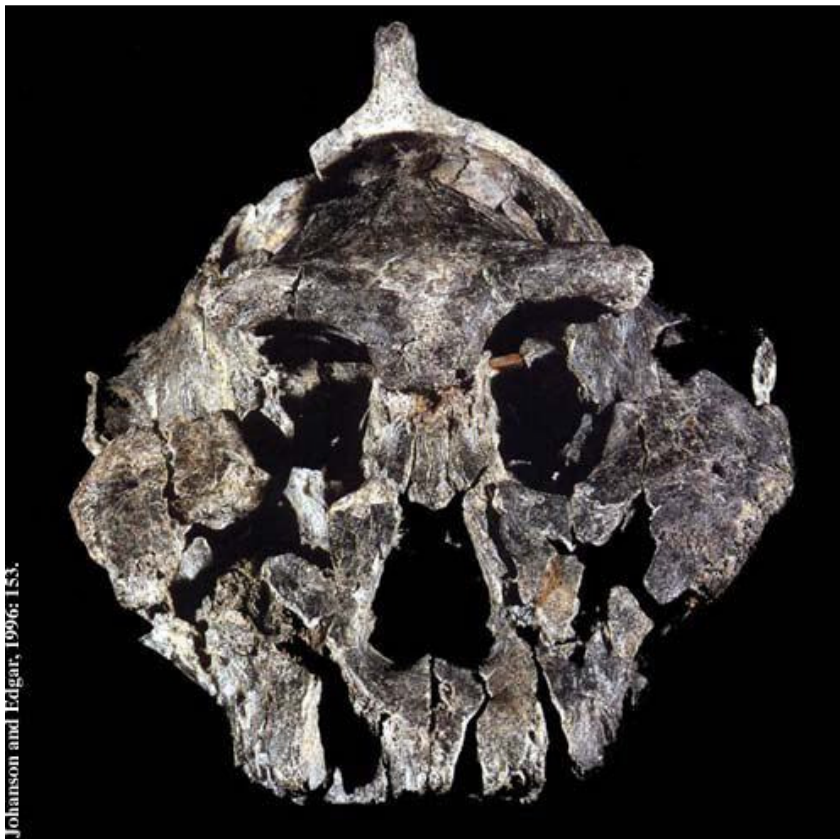


Fig. 10 : KNM-WT 17 000 = Black Skull (2,5 MA)
Australopithecus aethiopicus Olson, 1985
(d'après Johanson & Edgar)

Fig. 11 : voir page 12, 38 Tome 1



Fig. 11 : KNM-ER 1470 (1,9 MA)
H. rudolfensis Alexeev, 198
(d'après Johanson & Edgar)

Fig. 12 : voir page 12 Tome 1



Johanson and Edgar, 1996: 131.

Fig. 12 : LH4 = Jonny's child (3,6 à 3,8 MA)
Australopithecus afarensis, 1978
(d'après Jonhanson & Edgar)

Fig. 13 : voir page 13 Tome 1

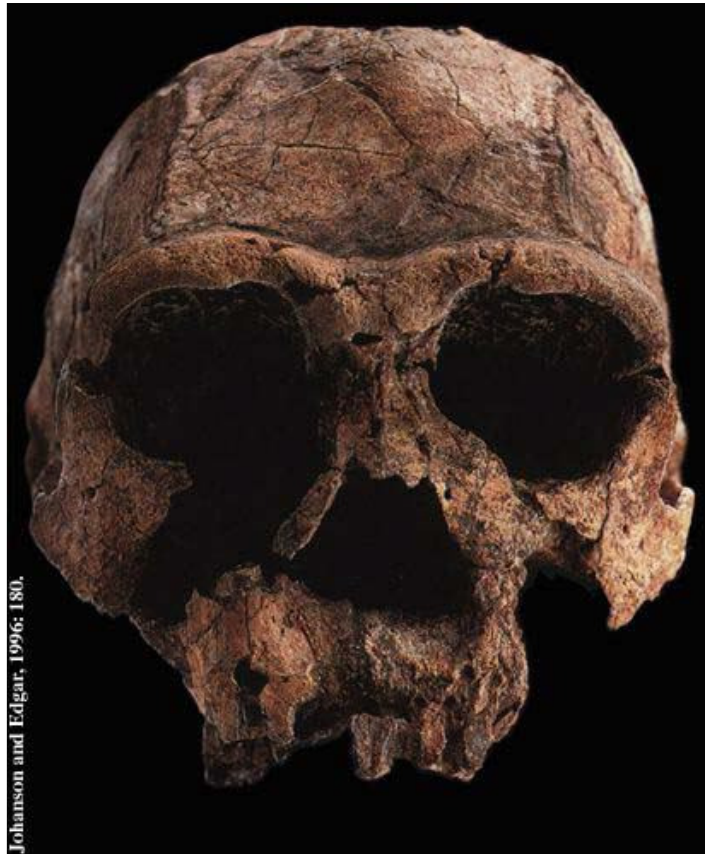


Fig. 13 : KNM-ER 3733 (1,7 MA)
H. ergaster Groves & Mazak, 1975
(d'après Johanson & Edgar)

Fig. 14 : voir page 13 Tome 1



Fig. 14 : KP 29281 (4 MA)
Australopithecus anamensis Leakey, 1995
(d'après Johanson & Edgar)

Fig. 15 : voir page 13 Tome 1



Fig. 15 : KT 12-H1 = Abel (3 à 3,5 MA)
Australopithecus bahrelghazali Brunet, 1996
(d'après Johanson & Edgar)

Fig. 16 : voir page 14, 37 Tome 1



Fig. 16 : OH 65 (1,8 MA)
H. habilis
(d'après J. Foley)

Fig. 17 : voir page 14 Tome 1



Fig. 17 : BOU-VP-12/130

Australopithecus garhi White, 1999

(d'après S. Heslip (Michigan State University))

Fig. 18 : voir page 15 Tome 1



Fig. 18 : Peking man (500 000 ans)

Sinanthropus pekinensis = *H. erectus*

a) d'après J. Granat

b) d'après Johanson & Edgar



Fig. 19 : voir page 17 Tome 1

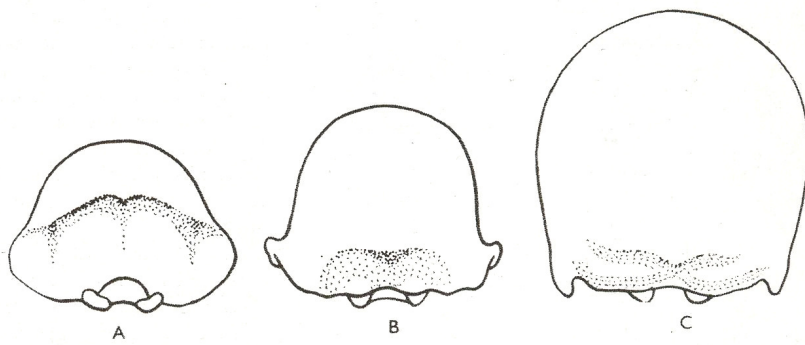


Fig. 19 : *Os occipital du Chimpanzé (A), de l'Australopithèque de Sterkfontein (B) et de l'Homme moderne (C) ; d'après Le Gros Clark (in Jelinek, 1975)*

Fig. 20 : voir page 22 Tome 1



Fig. 20 : Omo 18
Paranthropus aethiopicus
(d'après Johanson & Edaar)

Fig. 21 : voir page 24 Tome 1

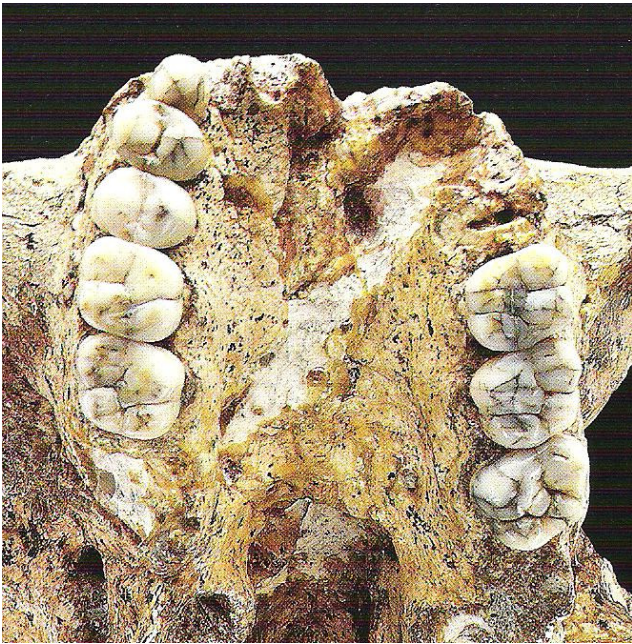


Fig. 21 : SK48 (gauche) et SK6 (droite)
Paranthropus robustus
(d'après Johanson et Edgar)

Fig. 22 a et b : voir page 26 Tome 1

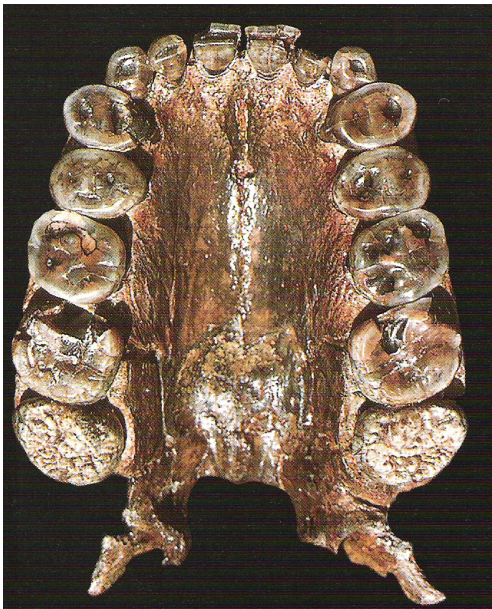


Fig. 22b : OH-5
Paranthropus boisei
(d'après Johanson & Edgar)



Fig. 22b : Omo L. 7a-125
Paranthropus boisei
(d'après Johanson & Edgar)

Fig. 23 : voir page 36 Tome 1



Fig. 23 : OH 24
Homo habilis
(d'après Johanson & Edgar)

Fig. 24 : voir page 39 Tome 1

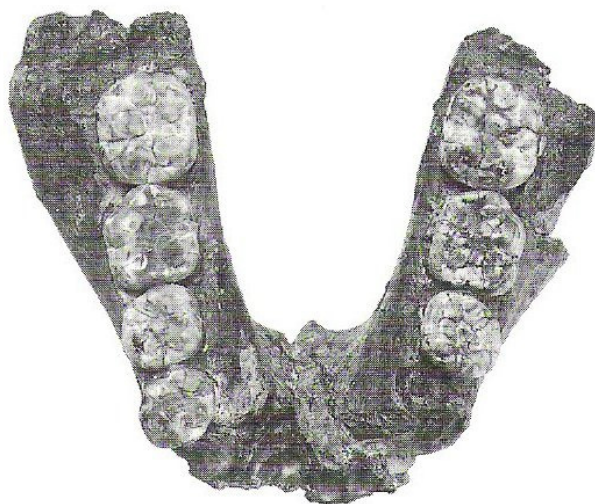


Fig. 24 : *Homo rudolfensis*
(d'après Wood, 1996)

Fig. 25 : voir page 42, 43, 44 Tome 1

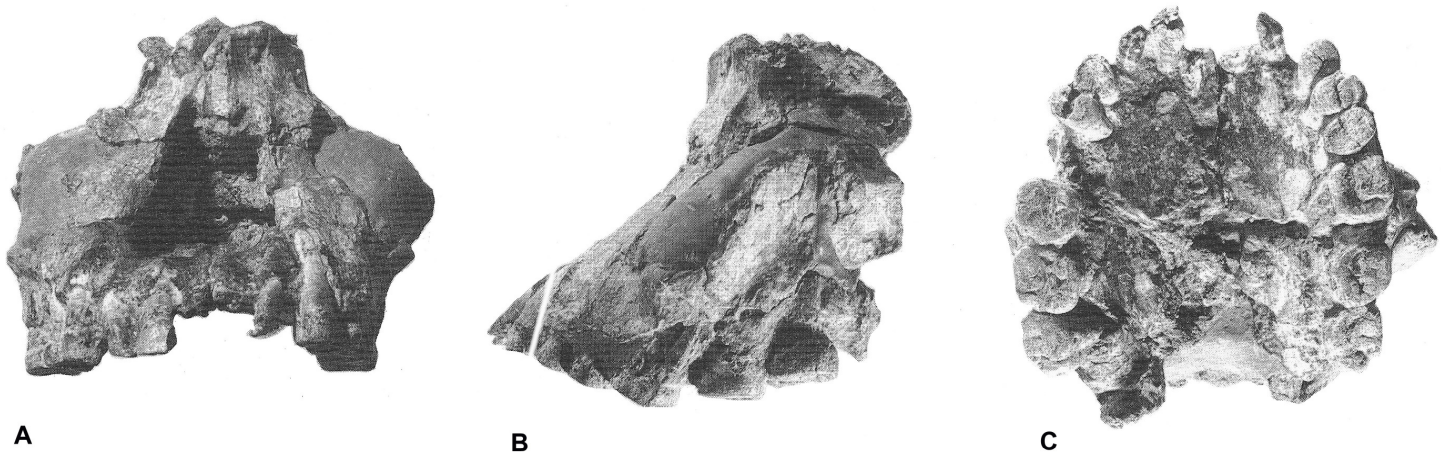


Fig. 25 : Partie supérieure de la face (et maxillaire) de KNM-ER 1805 (d'après Wood, 1996)

A : Norma facialis
B : Norma lateralis
C : Norma basilaris

Fig. 27 : voir page 42, 43, 44, 45 Tome 1

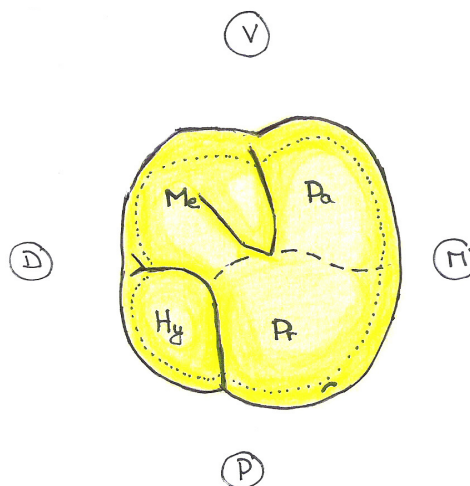


Fig. 27 : Vue occlusale de la M3 droite supérieure de KNM-ER 1805

Pr = Protocône
Pa = Paracône
Me = Métacône
Hy = Hypocône

Fig. 26 : voir page 42, 43, 44, 45 Tome 1



Fig. 26 : Moulage supérieur de KNM-ER 1805,

propriété de la collection d'anthropologie biologique du Musée de l'Homme (Museum national d'Histoire Naturelle)

Photographie : Lise Malfroy Camine

Fig. 28 : voir page 42, 46 Tome 1

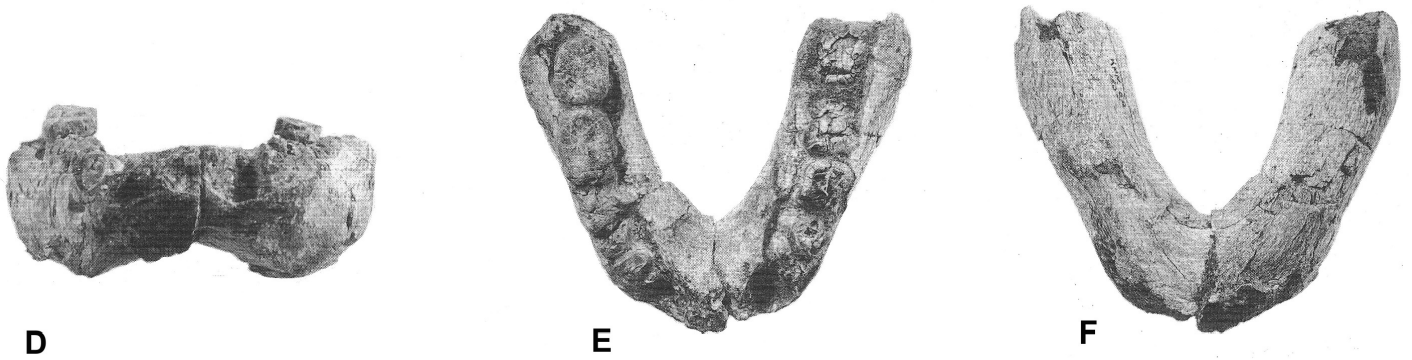


Fig. 26 : Fragment mandibulaire de KNM-ER 1805 (d'après Wood, 1996)

D = Norma facialis

E = Norma verticalis

F = Norma basilaris

Fig. 29 : voir page 42, 46 Tome 1

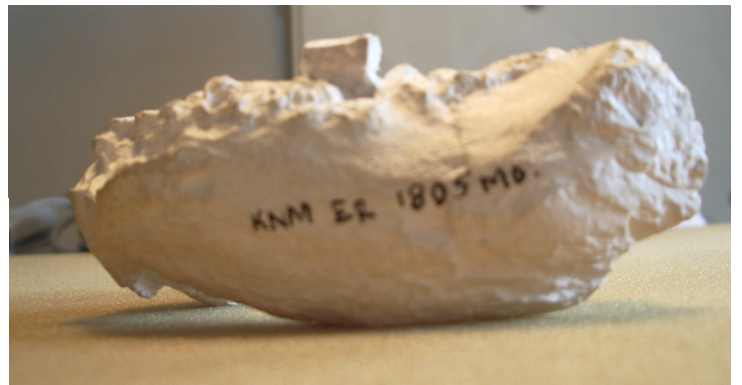


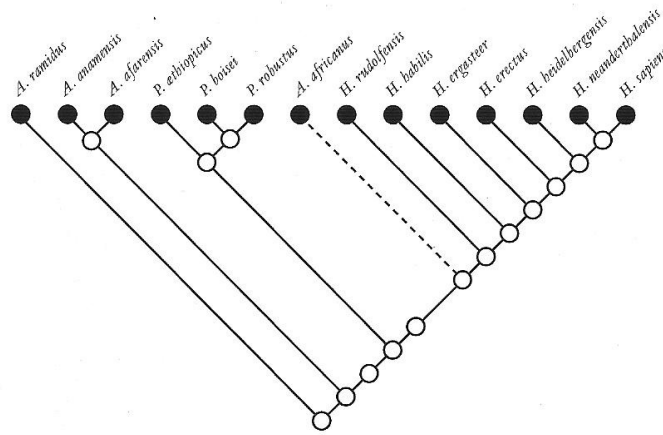
Fig. 29 : Moulage inférieur de KNM-ER 1805,
propriété de la collection d'anthropologie biologique
du Musée de l'Homme (Museum national d'Histoire Naturelle)

Photographie : Lise Malfroy Camine

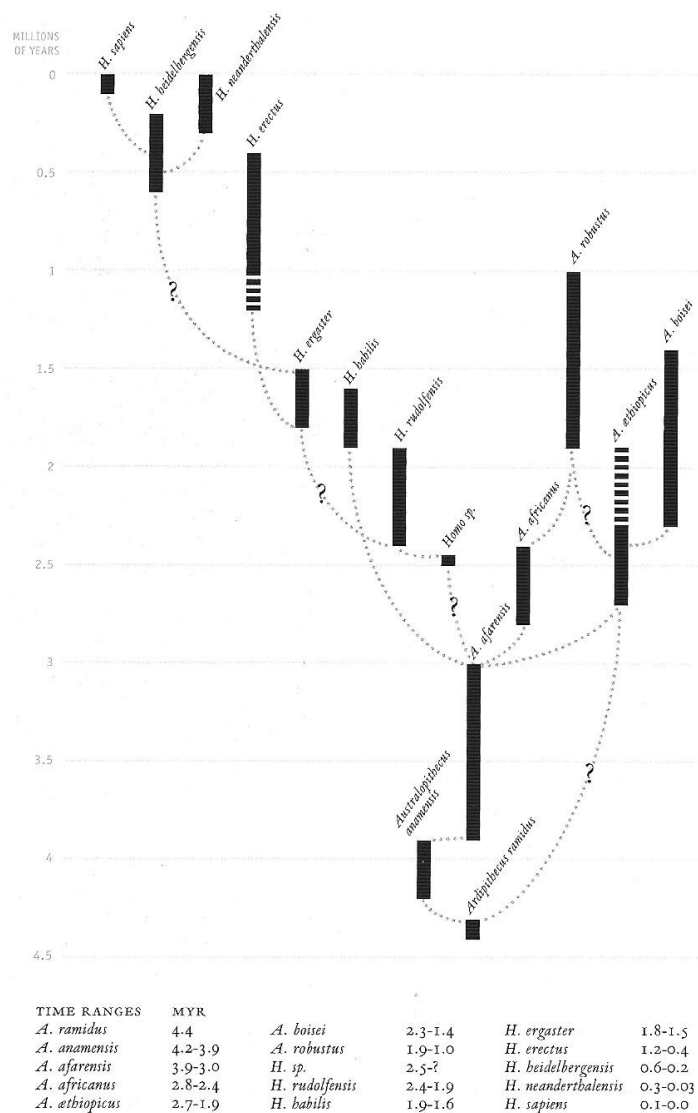
ANNEXES

Annexe 1 : Cladogramme et arbre phylogénétique des Hominidés

fossiles



Cladogram (above) and Phylogenetic Tree (below) of Human Evolution. Shared anatomical features indicative of common ancestry can be used to sort organisms into related groups on a branching diagram called a cladogram, which illustrates how these features have been distributed in the organisms' evolutionary history. An alternative diagram, the phylogenetic tree, adds an axis of time and arranges species into a more explicit pattern of ancestors and descendants. Cladogram after Tattersall, 1995, phylogenetic tree after Wood, 1994.



(d'après Johanson & Edgar, 1996)

Annexe 2 : Localisation des principaux sites anthropologiques



Appendix 2
Hominid Fossil and
Archeological Sites

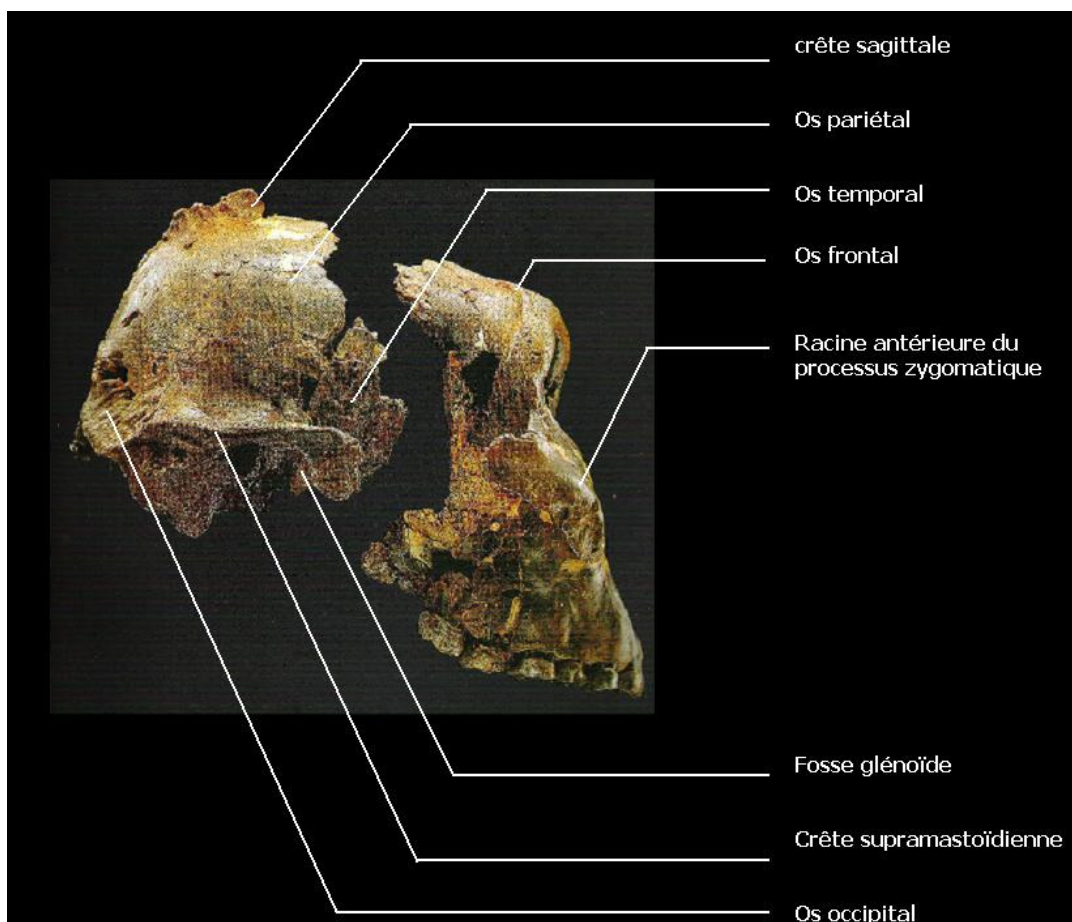
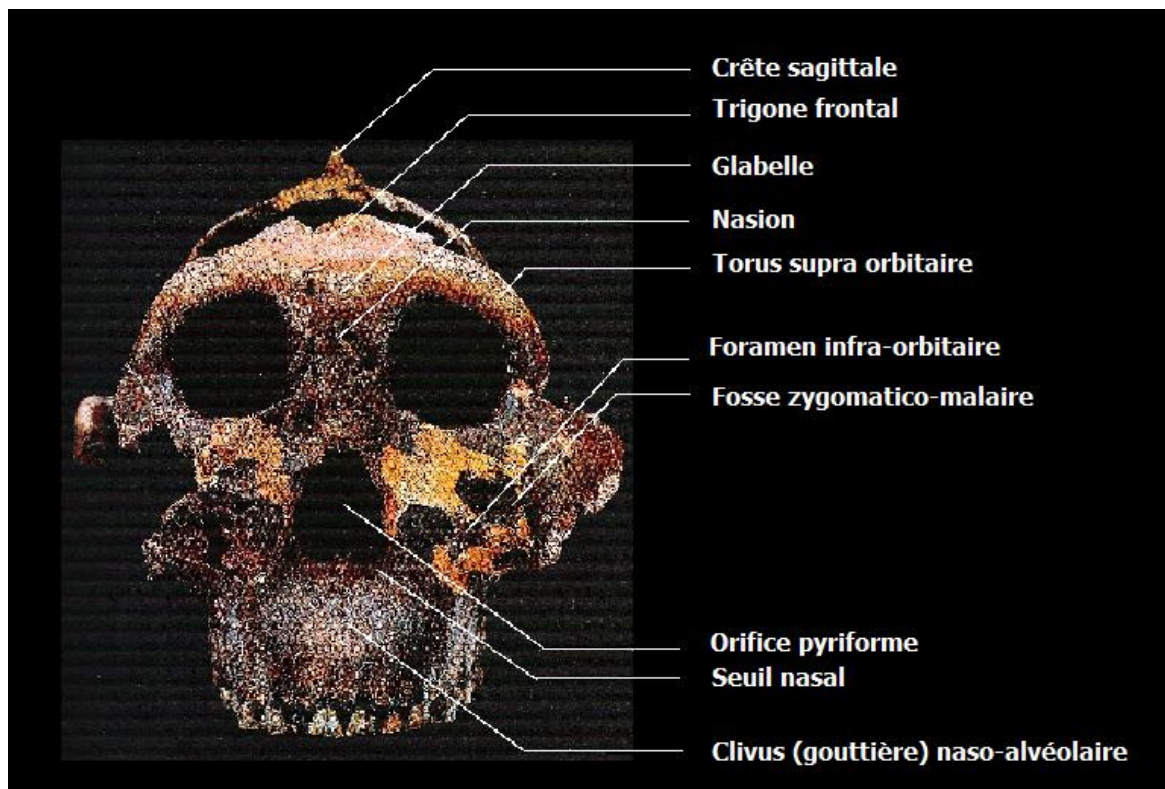
1 Altamira	11 Broken Hill	21 Hadar	31 La Madeleine	40 Middle Awash	50 St. Acheul	60 Tabun
2 Amud	12 Chauvet	22 Kanapi	32 Laetoli	41 Mojokerto	51 Saint-Césaire	61 Taung
3 Arago	13 Clovis	23 Debara	33 Lake Mungo	42 Monte Alegre	52 Sangiran	62 Terra Amata
4 Aramis	14 Combe-Grenal	24 Klasies River Mouth	34 Lascaux	43 Monte Verde	53 Shanidar	63 Teshik-Tash
5 Arcy-sur-Cure	15 Cro-Magnon	25 Koobi Fora	35 Le Moustier	44 Neandertal	54 Skhul	64 Trinil
6 Arené Candide	16 Dali	26 Kow Swamp	36 Lothagam	45 Olduvai	55 Steinheim	65 West Turkana
7 Atapuerca	17 Dmanisi	27 Krapina	37 Makapansgat	46 Omo	56 Sterkfontein	66 Zhoukoudian
8 Bahr el Ghazal	18 Dolni Vestonice	28 Kromdraai	38 Mauer	47 Petralona	57 Swanscombe	
9 Bodo	19 Gadeb	29 La Chapelle-aux-Saints	39 Meadowcroft	48 Qafzeh	58 Swartkrans	
10 Border Cave	20 Gibraltar	30 La Ferrassie	Rockshelter	49 Saccopastore	59 Tabarin	



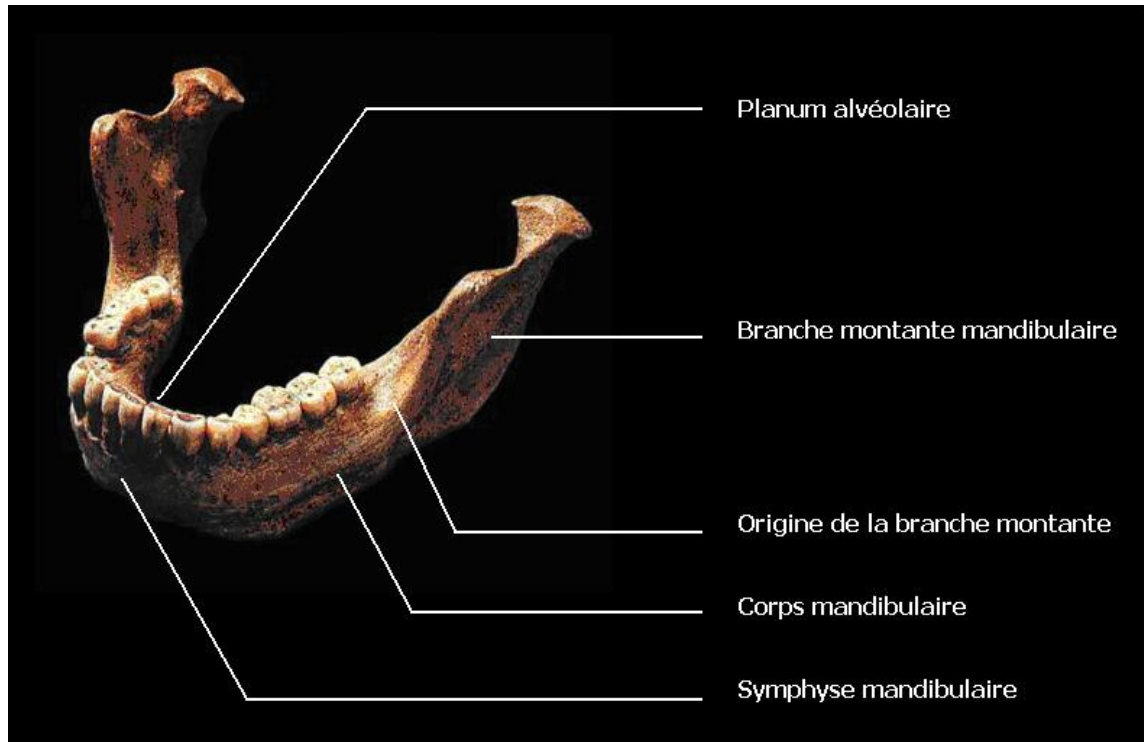
Localisation des principaux sites
anthropologiques dans le monde
(d'après Johanson & Edgar, 1996)

Localisation des principaux sites anthropologiques d'Afrique orientale
(d'après S. Prat, <http://www.cnrs.fr/cw/dossiers/Origine/carte/habilis.htm>)

Annexe 3 : Anatomie crânienne



OH5 = Nutcracker Man = Zinj (1,75 MA)
Paranthropus boisei Leakey, 1959
 (d'après Johanson & Edgar, 1996) voir Fig. 8



Heidelberg 1 = Mauer Jaw

H. heidelbergensis Shoetensack, 1908
(d'après Johanson & Edgar) voir Fig. 4

Annexe 4 : Origine des dents des Hominidés et spécialisation

alimentaire du système maxillo-dentaire (Malfroy Camine, 2006) :

Afin de mieux comprendre le schéma évolutif du système maxillo-dentaire des Hominidés, il semble nécessaire de s'intéresser en premier lieu à son origine, depuis les premiers mammifères placentaires insectivores jusqu'aux singes anthropomorphes (Dean, 1989 ; Delson & coll, 2000 ; Desbois, 2006 ; Gallien, 1998 ; Granat & Loreille, 1990 ; Heim & Granat, 2001 ; Hitta, 1983 ; Jelinek, 1975 ; Johanson & Edgar, 1996 ; Lotder & Grimmoud, 2003 ; Senut, 2001)

En effet, l'évolution du système masticatoire des Hominidés a pour « moteur » une importante faculté de spécialisation, influencée en quasi-totalité par les facteurs alimentaires, qui en fait un excellent marqueur évolutif (Puech, Warambourg & Mascarelli, 2001).

Ainsi, à partir de -200 MA, l'occlusion cunéiforme, puis encastrante des Thériens ne permet-elle que des mouvements mandibulaires verticaux, nécessaires et suffisants pour une alimentation insectivore.

L'introduction progressive de denrées végétales impliquera, pour les pro-simien et les simien, une augmentation de la surface des molaires supérieures et inférieures, et la diversification du régime carnivore, une augmentation de la taille des canines, ainsi qu'un système « d'auto-aiguisage » particulier.

Ce système de « crête aiguisoir » au niveau des canines supérieures et prémolaires inférieures persiste encore chez les Australopithèques archaïques, mais tend à disparaître avec l'adoption d'un régime alimentaire de plus en plus végétarien : les secteurs postérieurs augmentent par rapport au secteur antérieur, et le système maxillo-dentaire lui-même évolue pour faciliter le broyage des fibres végétales (libération de l'articulation-temporo-mandibulaire, libération de l'occlusion, augmentation de la puissance musculaire, ...), et notamment chez les paranthropes pour qui la spécialisation « végétarienne » est poussée à l'extrême (insertion des muscles temporaux sur une véritable crête sagittale, importante épaisseur d'émail, ...).

Enfin, la diversification du régime alimentaire des représentants du genre Homo, ainsi que la cuisson des aliments ont pour conséquence une relative harmonisation des secteurs dentaires, ainsi qu'une relative gracilisation du système masticatoire.

2.1. Thériens (premiers mammifères marsupiaux et placentaires)

L'évolution dentaire de ces mammifères est marquée par la modification morphologique des molaires mandibulaires :

A - 200 MA, l'occlusion des Thériens est dite « cunéiforme » (**Fig. 30**) : les molaires supérieures et inférieures sont triangulaires et portent 3 cuspidés : Le protocône vestibulaire à la mandibule s'engrène entre le métacône de la molaire antagoniste mésiale, et le paracône de l'antagoniste distale.

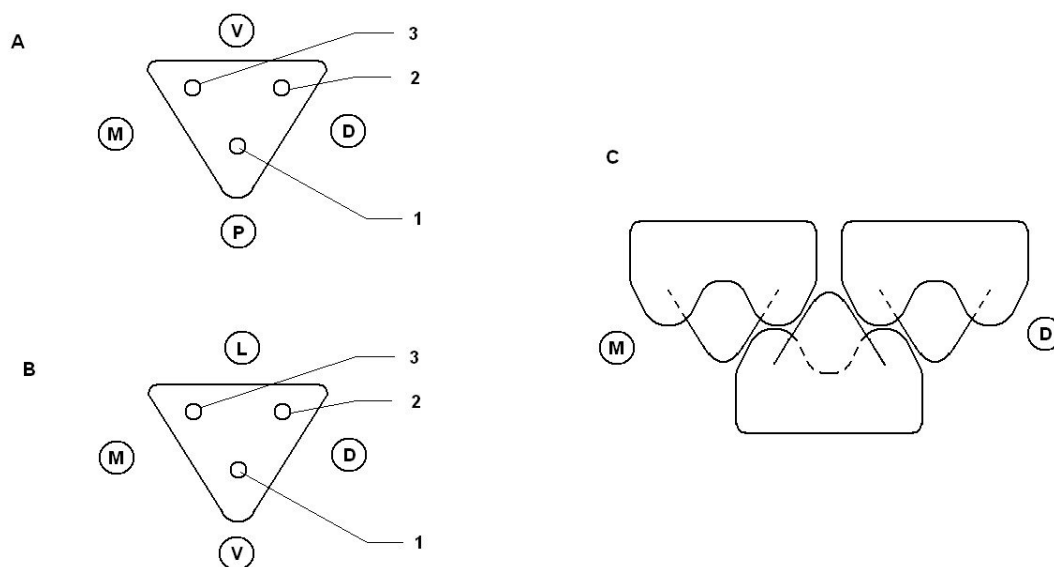


Fig. 30 : Schéma occlusal et relation inter-molaire des Thériens à -200 MA

(repris d'après Puech, 2001)

A et B : Vue occlusale

C : Vue vestibulaire : occlusion cunéiforme

A : Molaire supérieure

1 : Protocône

2 : Métacône

3 : Paracône

B : Molaire inférieure

1 : Protoconide

2 : Métaconide

3 : Paraconide

A partir de - 167 MA, on observe l'apparition à la mandibule d'une extension distale du métacône : le talonide augmente la surface d'occlusion molaire qui devient « encastrante »

(Fig. 31, Fig. 32).

Vers - 140 MA, le talonide est constitué d'une cuspidé subsidiaire, l'hypocône, qui migre vestibulairement, et l'hypocônulide en contact avec la dent distale. : la molaire inférieure est dite « pré-tribosphénique ».

Vers - 105 MA, une troisième cuspidé, l'entoconide, se forme en lingual, tandis que l'hypocônulide migre en distal : cette molaire inférieure à 6 cuspidés, donc permettant une large surface triturante, est dite « tribosphénique ».

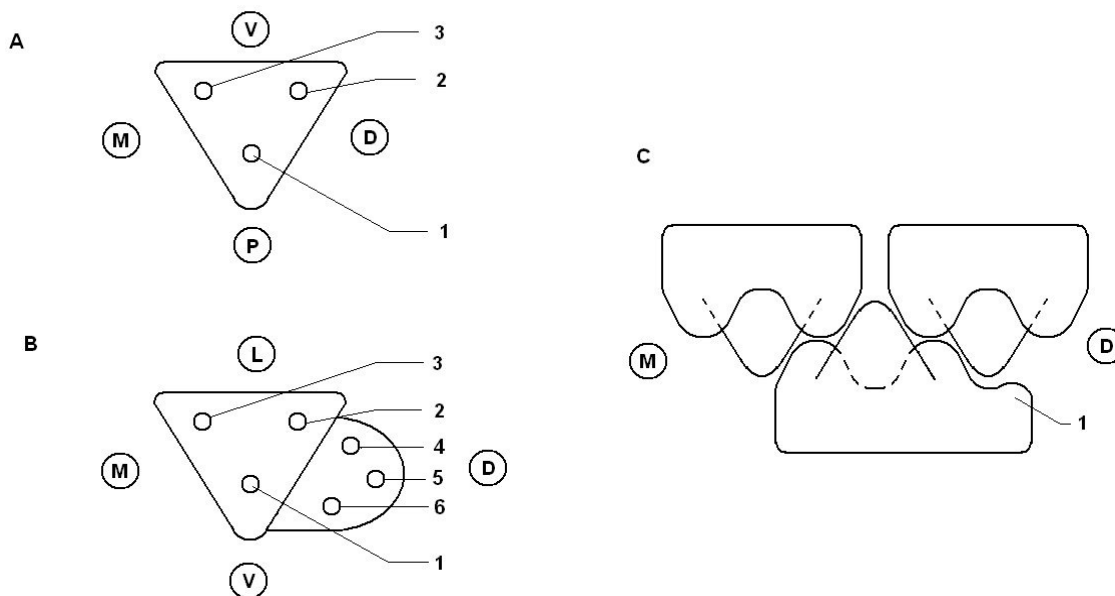


Fig. 31 : Schéma occlusal et relation inter-molaire des Thériens à -105 MA

(repris d'après Puech, 2001)

A et B : Vue occlusale

C : Vue vestibulaire : occlusion encastrante

A : Molaire supérieure

1 : Protocône

2 : Métacône

3 : Paracône

B : Molaire inférieure

1 : Protoconide

2 : Métaconide

3 : Paraconide

4 : Hypocone

5 : Hypoconulide

6 : Entoconide

Les pro-simiens archaïques présente 44 dents et un schéma dentaire de type 3-1-4-3 (trois incisives, une canine, quatre prémolaires et trois molaires par hémi-arcade). Ils perdront au fur et à mesure de l'évolution de leur denture une incisive et une prémolaire (P1) par hémi-arcade.

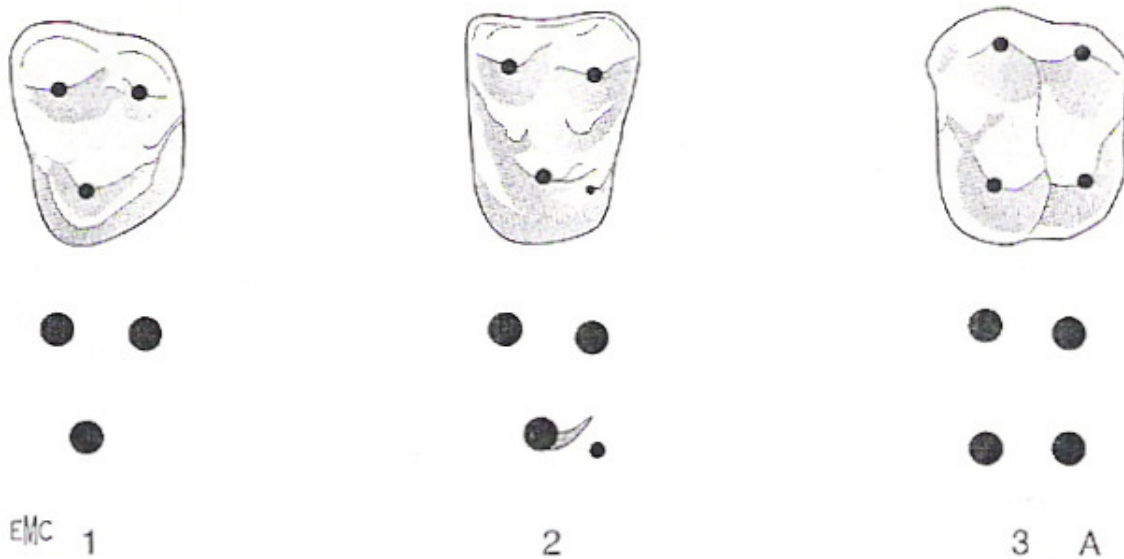


Fig. 32 : Formation de l'hypocône chez les Pro-Simiens (d'après Puech, 2001)

1 : Trigone fondamentale

2 : Pseudo-hypocône du bourrelet cingulaire

3 : Hypocône dégagé du cingulum lingual

2.3. Simiens

La symphyse mandibulaire est soudée, et l'évolution la plus importante intervient au niveau des canines : la canine supérieure est fortement saillante, et s'engrène dans un espace entre la canine inférieure et la première prémolaire inférieure (diastème simien) : cette occlusion particulière verrouille le système masticatoire en ne permettant quasiment aucun mouvement de latéralité, et le contact canine-prémolaire sert d'aiguiseur (la première prémolaire, encore monocuspidee est alors fortement asymétrique).

2.4. Singes catarrhiniens

Les singes sont séparés en deux groupes : d'un côté les platyrrhiniens (à l'orifice nasal dirigé en avant), de l'autre les catarrhiniens (l'orifice nasal est dirigé vers le bas), qui donneront naissance aux singes anthropomorphes, d'où est issue la lignée humaine.

Les singes catarrhiniens ont encore perdu une prémolaire et possèdent donc, comme l'Homme, 32 dents, et un schéma dentaire de type 2-1-2-3.

La molaire inférieure perd une cuspide (paraconide) et présente donc la morphologie à 5 cuspides que l'on retrouve pour la première molaire inférieure de l'Homme actuel (**Fig. 33**)

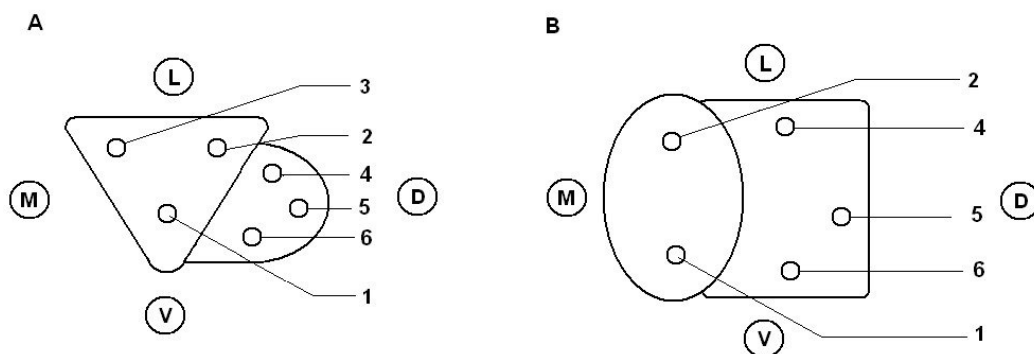


Fig. 33 : Evolution du schéma occlusal des molaires des singes catarrhiniens (d'après Puech, 2001)

A : Schéma à 6 cuspides

- 1 : protoconide
- 2 : métaconide
- 3 : paraconide
- 4 : Hypoconide
- 5 : Hypoconulide
- 6 : Entoconide

B : Schéma à 5 cuspides

2.5. Singes anthropomorphes

Les singes catarhiniens se subdivisent en Cynomorphes (singés pourvus d'une queue) et Anthropomorphes (dépourvus de queue). Ces derniers présentent des incisives latérales supérieures spatulées et la première molaire inférieure porte un arrangement cuspidien dit « dryopithécien » (**Fig. 34**).

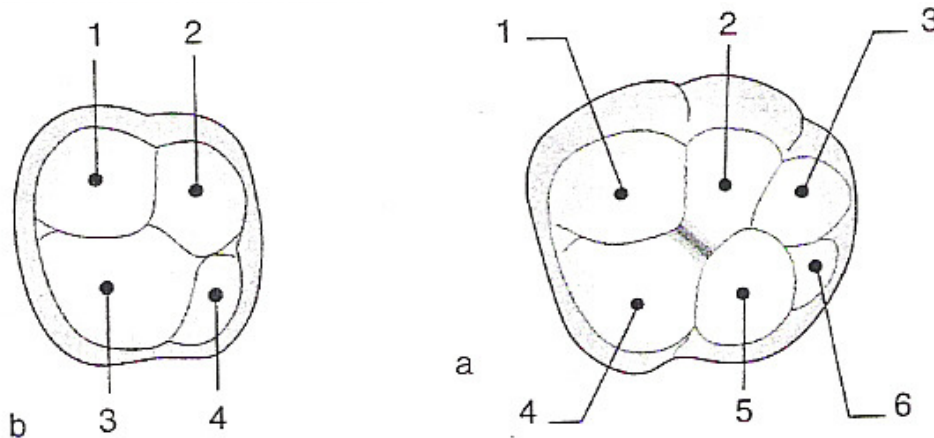


Fig. 34 : Schéma occlusal des singes anthropomorphes (Puech, 2001)

b : molaire supérieure

1 : paracône

2 : métacône

3 : protocône

4 : hypocône

a : molaire inférieure

1 : protoconide

2 : hypoconide

3 : hypoconulide

4 : métaconide

5 : entoconide

6 : entoconulide

2.6. Australopitheques

Les variations de la morphologie maxillo-dentaire des Australopithèques est en relation avec l'adoption d'un régime végétarien de plus en plus prédominant (**Fig.35**).

Ainsi, on assiste à une augmentation des proportions au niveau des secteurs postérieurs (avec une série croissante pour les molaires), ainsi qu'un écartement progressif des arcades, en relation avec l'accroissement mandibulaire : l'arcade passe d'une forme en « U » (encore observable chez *A. anamensis*) à une forme en « V ».

La première prémolaire inférieure (P3) se molarise, avec la formation progressive d'une deuxième cuspide (métaconide) .

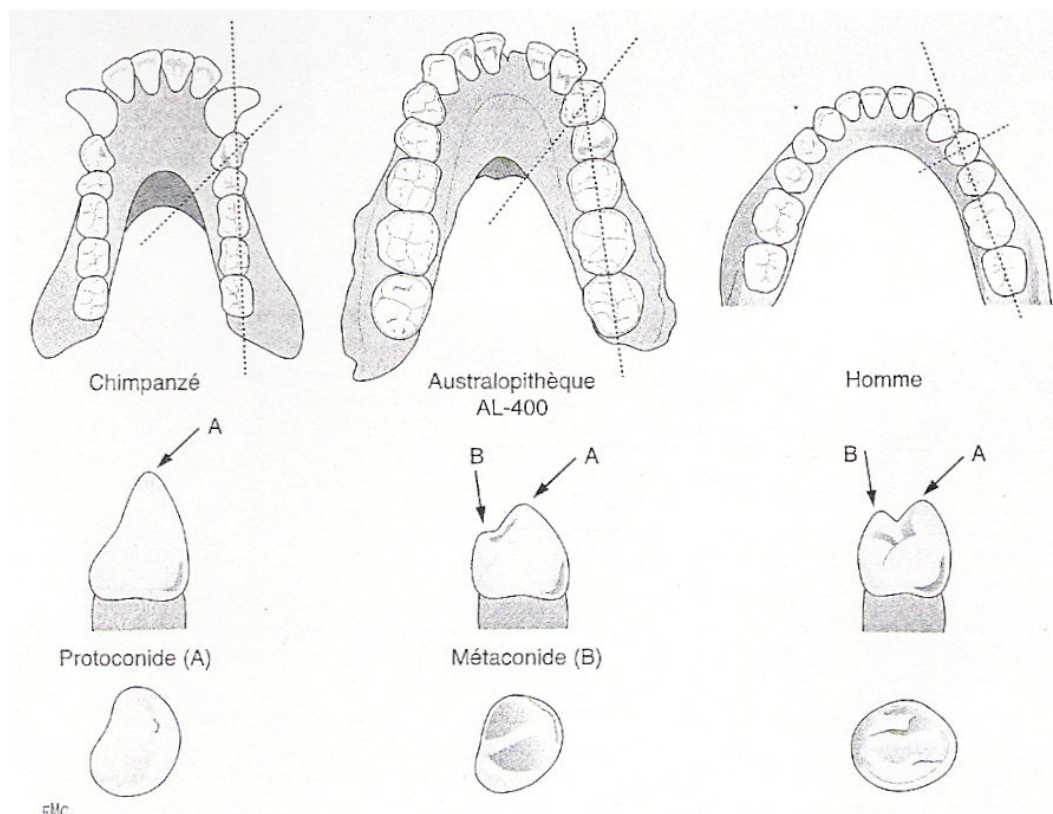


Fig. 35 : Comparaison des formes d'arcade et de la morphologie de P3 chez le chimpanzé, *A. afarensis*, et l'Homme (Puech, 2001)

La canine supérieure est moins proéminente que chez les singes, et le dimorphisme sexuel, encore présent, diminue. Parallèlement, le diastème entre la canine et la P3 inférieure se referme progressivement.

La face est globalement large chez les australopithèques, et marquée par un prognathisme sous nasal important (notamment chez *A. afarensis*). La mandibule, gracile, présente une verticalisation de la branche montante (inclinée postérieurement chez les singes anthropomorphes), et, dans une moindre mesure, de la symphyse mandibulaire (encore très fortement inclinée en arrière chez *A. anamensis*).

2.7. Paranthropes

La face s'allonge, au détriment du front qui est réduit à un trigone frontal, se poursuivant par une crête sagittale marquée, notamment chez le mâle.

Les dimensions du secteur incisivo-canin restent bien inférieures à celles des secteurs postérieurs, cependant, ces proportions ont tendance à s'harmoniser (notamment chez *P. aethiopicus*).

Les canines et incisives supérieures occupent le même plan frontal, donnant ainsi une forme en « U » à l'arcade supérieure.

La première prémolaire inférieure, bicuspidée (avec une forte prédominance du protoconide) tend à présenter trois racines.

2.8. Genre Homo

La face et le crâne se gracialisent, et l'os frontal, plus haut que chez les Australopithèques présente un léger bombé, et se verticalise.

La symphyse mandibulaire se verticalise également, et présente une ébauche de menton dès l'apparition des premiers *H. sapiens*. Le recul progressif de l'arcade mandibulaire amène à une occlusion croisée pour les hominiens les plus évolués (jusqu'alors, l'occlusion reste encore « en bout-à-bout incisif » ou labiodonte)

La flexion basi-crânienne augmente, avec l'adoption d'une station érigée de mieux en mieux définie.

L'arcade prend progressivement une forme elliptique, et le palais s'approfondit.

Les dimensions des secteurs postérieurs diminuent, et celles du secteur incisivo-canin augmente relativement. La canine, par contre, diminue de taille, jusqu'à émerger à peine de la ligne occlusale.

Les prémolaires présentent une morphologie de plus en plus similaire à celle des Humains actuels, avec deux racines pour les prémolaire supérieures, et une racine pour la première prémolaire inférieure.

La taille des couronnes augmente aux dépends de la hauteur radiculaire, ce qui a pour conséquence une augmentation de la hauteur du tronc, donc une furcation plus apicale que chez les Australopithèques.

Enfin, l'épaisseur d'émail au niveau des molaires augmente, ce qui correspond à un allongement de la durée de l'enfance pour le genre Homo.

ERRATUM

THESE POUR LE DIPLOME D'ETAT DE DOCTEUR EN CHIRURGIE DENTAIRE

Présentée par Lise Malfroy Camine

Intérêt de l'étude maxillo-dentaire dans la détermination spécifique des Hominidés fossiles - Etude du crâne KNM-ER 1805 – (Tome 2)

Une erreur est survenue lors de l'encodage du document word de cette thèse en format sécurisé [pdf] : les signes « 2 » ont été transformés en « D ».

Ce tome présente également une erreur de pagination des figures.

Nous présentons toutes nos excuses au lecteur, et proposons un rectificatif complet des paginations de figures :

FIGURES	RECTIFICATIF
Fig. 1	Voir page 5, Tome 1
Fig. 2	Voir page 5, Tome 1
Fig. 3	Voir page 6, Tome 1
Fig. 4	Voir page 6, Tome 1
Fig. 5	Voir page 7, Tome 1
Fig. 6	Voir page 8, Tome 1
Fig. 7	Voir page 8, 20, Tome 1
Fig. 8	Voir page 9, 22, 23, Tome 1
Fig. 9	Voir page 9, 33, Tome 1
Fig. 10	Voir page 10, 19, Tome 1
Fig. 11	Voir page 10, 34, Tome 1
Fig. 12	Voir page 10, Tome 1
Fig. 13	Voir page 11, Tome 1
Fig. 14	Voir page 11, Tome 1

FIGURES	RECTIFICATIF
Fig. 15	Voir page 11, Tome 1
Fig. 16	Voir page 12, 33, Tome 1
Fig. 17	Voir page 12, Tome 1
Fig. 18	Voir page 13, Tome 1
Fig. 19	Voir page 15, Tome 1
Fig. 20	Voir page 19, Tome 1
Fig. 21	Voir page 6, Tome 1
Fig. 22	Voir page 23, Tome 1
Fig. 23	Voir page 32, Tome 1
Fig. 24	Voir page 35, Tome 1
Fig. 25	Voir page 38 à 47 Tome 1
Fig. 26	Voir page 38 à 47 Tome 1
Fig. 27	Voir page 41 Tome 1
Fig. 28	Voir page 41 à 47 Tome 1
Fig. 29	Voir page 41 à 47 Tome 1

MALFROY CAMINE (Lise) - Intérêt de l'étude maxillo-dentaire pour la détermination spécifique des Hominidés fossiles - Etude du crâne KNMER-1805

(Thèse : Chir. Dent. : Lyon : 2007.042

N° 2007 LYON 1D 042

Historiquement, le matériel maxillo-dentaire a toujours joué un rôle crucial dans la détermination spécifique des Hominidés fossiles, en raison de ses caractéristiques morphologiques particulières qui font de lui un excellent marqueur évolutif.

Certaines découvertes, cependant, peuvent présenter une combinaison inattendue de ces caractères, et par là-même, voient leur attribution à une espèce particulière contestée. C'est le cas du crâne KNM-ER 1805 que nous étudions ici. Daté de 1,8 à 1,9 MA, il est en effet contemporains de quatre espèces d'Hominidés : *P. boisei*, *P. robustus* pour les Paranthropes, et *H. habilis* et *H. rudolfensis* pour le genre Homo. Nous exposons ici les principales caractéristiques morphologiques de ces espèces.

De nombreuses études ont été réalisées sur le crâne KNM-ER 1805, par des anthropologues issus ou non de formation médicale, et nous proposons ici une analyse maxillo-dentaire, basée sur les descriptions, et photographies déjà réalisées, mais également sur l'étude des moulages de ce spécimen conservés au Musée de l'Homme.

Les résultats de cette étude indiquent une appartenance probable de KNM-ER 1805 à l'espèce *H. habilis*, mais soumet également l'hypothèse d'un spécimen intermédiaire à cette espèce et au genre des Paranthropes. Ils nous permettent également de souligner la pertinence du matériel dentaire pour la distinction des spécimens d'*H. habilis* et *H. rudolfensis*.

Rubrique de classement :

ANTHROPOLOGIE

Mots-clés :

Détermination spécifique
Hominidés
Système maxillo-dentaire
KNM-ER 1805
Homo habilis
Homo rudolfensis
Paranthropus aethiopicus
Paranthropus boisei
Paranthropus robustus

Mots clés anglais:

Specific determination
Hominids
Maxillo dental system
KNM-ER 1805
Homo habilis
Homo rudolfensis
Paranthropus aethiopicus
Paranthropus boisei
Paranthropus robustus

Jury :

Président :
Assesseurs :

Monsieur le Professeur Olivier ROBIN
Monsieur le Docteur Jean-Christophe FARGES
Madame le Docteur Marion LUCCHINI
Madame le Docteur Bérengère PAPIN
Madame le Docteur Claire DESBOIS
Monsieur le Docteur Raoul PERROT

Adresse de l'auteur

Lise MALFROY CAMINE
136 rue Dedieu
69100 VILLEURBANNE