

Laboratoire d'Anthropologie Anatomique

et de Paléopathologie de Lyon

<http://www.laboratoireanthropologieanatomiqueetdepaleopathologiedelyon.fr>

Apports de la morphométrie géométrique à la paléoanthropologie dentaire

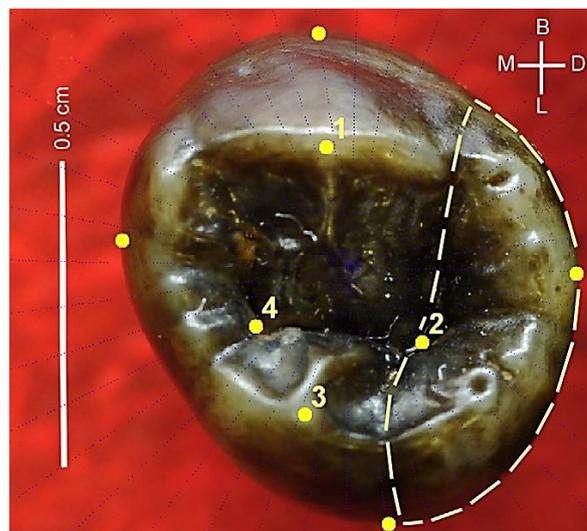
Texte adapté de la thèse pour le Diplôme d'Etat de Docteur en Chirurgie Dentaire

soutenu à l'Université Claude Bernard / Lyon1/ UFR d'Odontologie

le 9 décembre 2014

par

Laure METAIRIE



Photographie occlusale d'une première prémolaire inférieure d'Homo erectus, avec positionnement de points-repères et construction de points glissants (cf. p.7)

SOMMAIRE

GLOSSAIRE ET ABREVIATIONS

INTRODUCTION.....	1
I. Généralités sur la morphométrie géométrique (MG).....	3
I.1 De la morphométrie « traditionnelle » à la morphométrie géométrique.....	3
I.2 Les principaux concepts de morphométrie géométrique.....	4
I.3 Avantages et limites de la MG.....	8
II. Grandes étapes de la MG.....	10
II.1 Collecte des données.....	10
II.2 Technique d'alignement des conformations géométriques ou superposition.....	12
II.3 Analyse statistique et représentation graphique.....	15
III. Applications et évolution de la MG en paléontologie.....	18
III.1 Applications des méthodes de MG en paléontologie.....	18
III.2 Perspectives et défis de la MG en paléontologie	22
IV. Analyse de deux dents déciduales par MG : la Grotta del Cavallo.....	26
IV.1 Site archéologique.....	27
IV.2 Analyse du matériel dentaire.....	31
IV.3 Analyse des contours dentaires par MG.....	36
IV.4 Etude de la structure dentaire interne par MG.....	39
IV.5 Conséquences et perspectives.....	42
CONCLUSION.....	44
BIBLIOGRAPHIE.....	45
TABLE DES MATIERES.....	51

GLOSSAIRE ET ABREVIATIONS

Terminologie générale	abréviations	définitions
Centroïde ou Position centroïde		La position centroïde correspond à la moyenne des coordonnées des différents points-repères constituant une configuration. Ainsi, la position centroïde sur l'axe x correspond à la moyenne des coordonnées des points repères sur cet axe. Et il en est de même pour les axes y et z.
Configuration		C'est l'ensemble des points-repère qui décrivent l'objet étudié.
Distance Procruste		C'est la distance mesurée entre deux configurations d'un même objet, après superposition Procruste. Elle permet de quantifier les différences de formes entre deux conformations. Ainsi, une grande distance signifie que les formes sont très différentes. A l'inverse, une distance nulle, indique que les deux formes sont identiques.
Epaisseur d'émail moyenne <i>Average Enamel Thickness</i>	AET	$\text{AET} = \frac{\text{aire du plafond d'émail}}{\text{longueur de la jonction amélo-dentinaire}}$
Epaisseur d'émail relative <i>Relative Enamel Thickness</i>	RET	$\text{RET} = \frac{\text{AET}}{\sqrt{\text{aire de dentine coronaire}}}$
<i>Homo sapiens</i> ou Homme moderne <i>Modern Human</i>		<i>H. sapiens</i> a peuplé la terre de -200 000 ans jusqu'à aujourd'hui, et se distingue des autres hominidés par un volume cérébral important, des canines de petite taille, mais également par sa bipédie, et l'acquisition d'un langage articulé.
<i>Homo sapiens</i> du paléolithique supérieur <i>Upper Palaeolithic Modern Human</i>	UPMH	Le paléolithique supérieur s'étend de -35 000 à -10 000 ans environ, et a été marqué par l'arrivée d' <i>H.sapiens</i> en Europe, et la succession de différentes industries lithiques : Aurignacienne, Gravettienne, Protomagdalénienne, Solutréenne, Badegoulienne, et Magdalénienne.

<i>H.sapiens</i> récent <i>Recent Modern Human</i>	RMH	Le terme RMH permet de faire la distinction avec les UPMH. Il s'agit des <i>H. sapiens</i> présents de la fin du paléolithique supérieur (ou début du néolithique) jusqu'à aujourd'hui.
Terminologie générale	abréviations	définitions
Morphométrie géométrique <i>Geometric morphometrics</i>	MG ou GM	Méthode ayant pour but d'acquérir, de traiter, et d'analyser des points-repères, en préservant leurs relations géométriques. Elle permet la comparaison de différentes configurations spatiales.
Néandertalien <i>Neanderthal</i>	N	<i>Homo neanderthalensis</i> (-200 000 à -30 000 ans) est une espèce qui a cohabité avec <i>H.sapiens</i> avant de disparaître pour des raisons encore (en partie) inexpliquées. Il se caractérise par une corpulence massive, et serait à l'origine des premières sépultures.
Point-repère <i>Landmark</i>		Points précis, sélectionnés sur un objet et repérables de façon certaine sur l'ensemble des objets comparés. Un point repère est défini dans un référentiel donné par ses coordonnées tridimensionnelles.
Points-repères glissants <i>Semilandmarks</i> ou <i>sliding semilandmarks</i>		Série ordonnée de points placés le long d'une courbe ou d'une surface. Ils sont souvent utilisés quand le nombre de points-repères homologues est insuffisant pour décrire entièrement la forme d'une région de l'objet étudié.
Superposition Procruste <i>Generalized Procruste Analysis</i>	GPA	Processus qui permet de comparer deux conformations géométriques différentes (ou plus), en s'affranchissant des paramètres de position, d'orientation, et d'échelle des objets à comparer. Cette superposition va donc consister en une translation, une mise à l'échelle (à la taille centroïde), et une rotation des configurations. Cette dernière rotation est réalisée, de sorte que les distances entre les points-repères homologues soient minimisées.
Taille centroïde <i>Centroid size</i>	CS	C'est la mesure de taille la plus utilisée en morphométrie géométrique. Elle correspond mathématiquement à la racine carrée de la somme de chaque distance [point repère-centroïde]. $\sqrt{\sum \text{distances [point repère-centroïde]}}$

Terminologie statistique	abréviations	définitions
Ajustement généralisé selon les moindres carrés <i>Generalized Least-Squares</i>	GLS	Etape de morphométrie géométrique, permettant une superposition Procruste de deux objets. Le critère des moindres carrés vise à minimiser l'ensemble des distances entre les points-repères homologues de différents objets à comparer.
Analyse quadratique discriminante <i>Quadratic Discriminant Analysis</i>	QDA	La QDA est une méthode d'analyse discriminante prédictive, qui permet de déterminer l'appartenance d'un individu à une classe, à partir de ses caractéristiques.
Analyse en composantes principales <i>Principal Component Analysis</i>	PCA	Technique statistique permettant de passer d'un grand nombre de variables, à quelques variables nommées « composantes principales », afin de simplifier l'analyse des données.
Composante(s) principale(s) <i>Principal Component(s)</i>	PC(s)	Les PCs sont des constructions statistiques qui n'ont aucune réalité biologique. Ce sont les plus discriminantes qui sont utilisées.
Méthode des plaques minces <i>Thin-plate spline</i>	TPS	Méthode permettant la représentation graphique des différences de formes entre deux configurations, à travers des grilles de déformation.
Probabilité postérieure <i>Posterior Probability</i>	P post	Méthode permettant d'estimer la probabilité d'obtenir un paramètre, à partir d'observations. Ce paramètre est validé, si la P post est supérieure ou égale à 0,90.

INTRODUCTION

La paléoanthropologie, ou paléontologie humaine, est née au 19^{ème} siècle, suite à la découverte des premiers fossiles d'homme préhistorique. Elle a pour objet l'étude de l'Homme et son évolution, à partir de fossiles, c'est-à-dire à partir de restes ou de l'empreinte de restes d'un individu de la lignée humaine, conservés dans une roche sédimentaire. Du fait de leur structure minérale, les matériaux osseux et dentaires représentent la plus grande partie du matériel d'étude paléontologique.

Plus précisément, la paléoanthropologie dentaire vise à étudier l'Homme, à partir de dents fossiles. Le matériel dentaire est en effet capital en paléontologie.

Il présente tout d'abord un intérêt quantitatif : l'organe dentaire est le plus minéralisé de tous les tissus du corps humain (70% de minéralisation pour la dentine, 96% pour l'émail, principalement composé d'hydroxyapatite), ce qui lui confère une résistance très importante. Cette caractéristique explique la remarquable conservation des fossiles dentaires, nettement plus importante que celle des restes ostéologiques.[1]

De plus, le matériel dentaire présente un intérêt qualitatif en paléoanthropologie dentaire, puisqu'il constitue un excellent marqueur évolutif : la dent étant un organe hautement spécialisé, ses caractéristiques ont subi une évolution constante au cours de l'évolution humaine. Ainsi, l'association de certains critères tels que la forme de l'arcade dentaire, la présence de diastèmes, la taille des dents, mais également l'épaisseur d'émail, et la morphologie dentaire (nombre de cuspides, anatomie dentaire, facettes d'usure...), constitue un « profil dentaire » spécifique d'une espèce donnée.

Ces deux derniers critères, épaisseur des tissus dentaires et morphologie dentaires, font aujourd'hui l'objet d'analyses très précises par les techniques émergentes de morphométrie géométrique (MG).

La morphométrie géométrique, dérivée de la morphométrie « traditionnelle », est une méthode de biologie comparative permettant d'étudier les variations morphologiques entre les espèces. Cette technique assistée par ordinateur, est basée sur l'acquisition, le

traitement et l'analyse de points-repères observés à la surface d'objets dont on souhaite comparer les configurations spatiales.

La MG requiert donc l'utilisation de matériel d'acquisition des données et de modélisation 3D, associés à des logiciels informatiques performants. Elle a connu un essor très récent, grâce aux importantes innovations technologiques et informatiques de cette dernière décennie.

Les principales applications de la MG en paléanthropologie sont la classification taxonomique des hominidés (attribution d'un spécimen à une espèce), et l'établissement des liens évolutifs entre ces espèces, ou phylogénie. Ainsi, l'étude de fossiles dentaires par MG contribue aujourd'hui à une meilleure compréhension de l'histoire évolutive de la lignée humaine.

L'objectif de cette thèse est d'approprier les concepts et les techniques de MG, afin de répondre à la question suivante : « Quels sont les intérêts de la MG en paléanthropologie dentaire ? ». Pour y répondre, nous mènerons l'enquête de la Grotta del Cavallo.

Notre première partie abordera les débuts de la MG, puis nous définirons ses principaux concepts, avant d'étudier ses avantages et ses limites.

En second point, nous expliciterons les différentes étapes nécessaires à une étude de MG : collecte des points-repères, superposition, analyse statistique et représentation graphique.

La troisième partie de notre travail abordera les applications de la MG en paléanthropologie et ses perspectives d'évolution dans ce domaine.

Enfin, nous nous pencherons sur un exemple concret de l'utilisation de la MG au service de la paléanthropologie dentaire, au travers de l'étude des deux dents déciduales de la Grotta del Cavallo, en menant une enquête approfondie. Nous verrons comment l'étude de la morphologie de deux dents a pu remettre en question des données paléanthropologiques pourtant admises jusqu'alors par l'ensemble de la communauté scientifique.

I. Généralités sur la morphométrie géométrique [2]

I.1 De la morphométrie « traditionnelle » à la morphométrie géométrique [3-4]

I.1.1 Morphométrie « traditionnelle » : inconvénients et limites [5]

Le terme de « morphométrie » vient du grec ancien où « morphê » signifie la forme, et « metron », la mesure.

La morphométrie « traditionnelle » se base sur la comparaison de distances linéaires et d'angles entre des points homologues de différents objets. Elle est un outil de biologie comparative, puisqu'elle permet de comparer la forme de différents spécimens.

Cette morphométrie « traditionnelle » présente cependant de nombreux inconvénients; ce qui explique qu'elle a ensuite évolué vers la morphométrie dite « géométrique ».

Les inconvénients rencontrés en morphométrie « traditionnelle » sont liés aux mesures des distances linéaires.

Tout d'abord, les distances mesurées sont fortement corrélées à la taille des individus, elles nécessitent une correction. L'utilisation de rapports de distances (indices) permet de « gommer » la différence d'échelles entre deux objets, mais entraînera nécessairement des imprécisions importantes.

De plus, deux objets de formes complètement différentes, peuvent présenter des distances linéaires ou des indices identiques (hauteur, largeur,...).

Du fait de ces inconvénients, les relations géométriques entre les variables ne sont pas conservées, ce qui rend impossible la représentation graphique de la forme de l'objet. La morphométrie « traditionnelle » ne permet donc pas de conserver les informations de forme d'un objet, c'est-à-dire sa configuration.

La morphométrie géométrique a été développée afin de pallier ces limites, en conservant et comparant très précisément les configurations de différents objets.

I.1.2 Evolution vers la morphométrie géométrique [6-7]

Les pionniers de la morphométrie géométrique (MG) sont les statisticiens Kendall et Bookstein, vers la fin des années 70.

Bookstein parlera d'une « révolution de la quantification », qui a conduit à la naissance de la morphométrie géométrique, dont il donne cette définition : « la morphométrie repose sur l'analyse des variations de forme et de leur covariation avec d'autres variables ».

A l'instar de la morphométrie « traditionnelle », dont elle dérive, la morphométrie géométrique est utilisée en biologie comparative. Elle permet d'étudier les variations morphologiques entre les espèces.

Ses objectifs sont d'une part, d'identifier les homologues ou les variations morphologiques entre différentes espèces, d'autre part de déterminer la phylogénie des espèces étudiées, c'est-à-dire d'établir les relations de parenté entre ces espèces. Leur connaissance permet de mieux comprendre l'évolution à partir d'un ancêtre commun, telle que l'a décrit Charles Darwin dans la théorie de l'évolution.

Cependant, à la différence de la morphométrie « traditionnelle », la MG va considérer la forme, indépendamment de la taille de l'objet d'étude et va s'attacher à la « conformation géométrique » d'un objet.

I.2 Principaux concepts de morphométrie géométrique [5-8]

I.2.1 Notion de « conformation géométrique » [6]

L'équation de Needham donne une définition synthétique de la conformation géométrique d'un objet : « forme = taille + conformation ». Elle définit donc la forme d'un objet comme l'association de sa taille (ou l'échelle de l'objet), et de sa conformation géométrique.

Ainsi, la conformation géométrique correspond à la forme de l'objet, indépendamment de sa taille (« conformation = forme – taille »). Cette équation peut se vérifier, par la reconnaissance intuitive d'un objet (sa conformation géométrique) dans une représentation qui n'est ni à la même échelle, ni dans la même orientation que l'original.

C'est cette même conformation géométrique que la MG vise à quantifier.

En MG, la conformation géométrique d'un objet peut être décrite par différents moyens : surfaces, courbes de contour, ou points-repères. La technique des points-repères est la plus utilisée, la conformation géométrique est alors décrite par les coordonnées des points-repères, et reste indépendante de la taille, de la rotation et de la localisation de l'objet.

I.2.2 Points-repères [9-10]

Les points-repères (ou « landmarks ») choisis sur un objet sont nécessaires à la description de sa conformation géométrique, lors d'une étude de MG.

Il s'agit de points précis et homologues, c'est-à-dire repérables de façon certaine sur l'ensemble des individus comparés dans l'échantillon.

Bookstein (1991) distingue trois types de points-repères nommés type I, type II, et type III (Figure 1, page suivante).

- Point-repère de type I : point situé à l'intersection de différents tissus ou éléments architecturaux ; l'homologie est certaine.

Exemple : le bregma, qui est un point du crâne situé à l'intersection de l'os frontal, et des deux os pariétaux.

- Point-repère de type II : point situé à l'extrémité d'un même tissu ou d'une structure (ex : maximum de courbure) ; l'homologie qui repose seulement sur la géométrie de l'environnement anatomique est discutable.

Exemple : le basion, qui est un point crânien situé dans la région bordant le foramen magnum.

- Point-repère de type III : point construit par l'expérimentateur, situé à distance d'un élément anatomique repérable ; l'homologie est très incertaine.

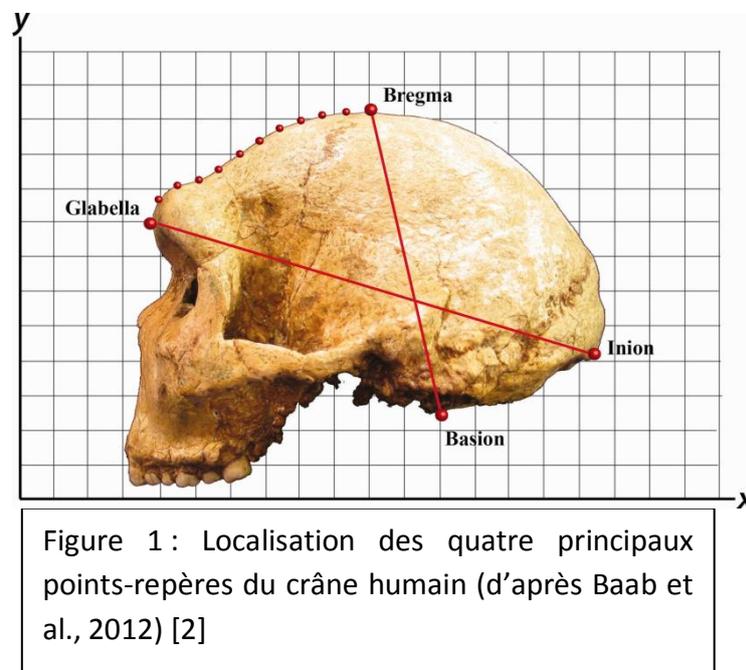
Exemple : la glabelle qui est définie comme le point le plus antérieur, passant par la ligne médiane de l'os frontal (lorsque le crâne est orienté selon le plan de Francfort).

Ainsi, une étude de morphométrie géométrique fiable (qui permet une bonne comparaison des conformations géométriques), devra utiliser un maximum de points-repères de type I.

I.2.3 Points glissants

Dans certaines situations, par exemple pour l'étude d'une région anatomique dépourvue de points-repères identifiables et précis, l'utilisation des points-repères peut s'avérer insuffisante. L'expérimentateur aura alors recours aux points glissants (ou « sliding semilandmarks »).

Les points glissants sont une série de points ordonnés. Un ensemble de points glissants désigne une zone, un contour, ou une surface, et la comparaison d'objets de formes



différentes passe par la recherche d'homologies entre deux ensembles de points glissants. Ils se distinguent d'un point-repère qui désigne un point précis, et qui est comparé individuellement à un autre point-repère homologue.

Avec les points glissants, c'est une homologie de structure ou de surface globale de l'objet qui est étudiée.

Exemple d'exploitation des points-repères et points glissants sur matériel dentaire :

En 2008, Robles et al. (n°8) comparent la morphologie de la première prémolaire inférieure de différents hominins, à l'aide de quatre points-repères de type I, numérotés de 1 à 4 (Figure 2) :

- 1: sommet de la cuspide vestibulaire, ou protoconoïde,
- 2: fossette distale (point d'intersection entre le sillon central et le sillon transversal distal),
- 3: sommet de la cuspide linguale, ou metaconoïde,
- 4: fossette mésiale (point d'intersection entre le sillon central et le sillon transversal mésial).

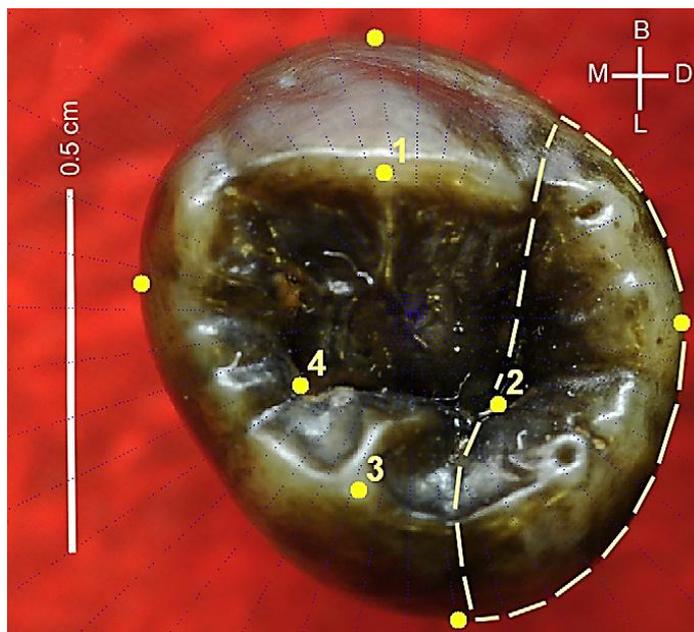


Figure 2 : Photographie occlusale d'une première prémolaire inférieure d'Homo erectus, avec positionnement de points-repères et construction de points glissants (d'après Gómez-Robles et al., 2008) [8]

Les auteurs ont également sélectionné 4 points-repère de type III, situés sur le contour coronaire externe de la dent, et correspondant aux plus grandes courbures vestibulaire, linguale, mésiale et distale. Quarante lignes équi-angulaires (en bleu sur la photo) sont construites à partir du centre de gravité de ces quatre points-repères de type III, et définissent sur la surface quarante points-glissants.

I.3 Avantages et limites de la morphométrie géométrique

L'analyse morphologique occupe une place importante en biologie. Les descriptions morphologiques qualitatives permettent seulement de déterminer les variations morphologiques grossières. C'est pourquoi, des chercheurs se sont orientés vers la MG, qui permet de décrire quantitativement, et de façon très précise les variations morphologiques.

I.3.1 Avantages

- Précision de l'analyse géométrique :

L'intérêt de la MG est de préserver la géométrie originelle des objets d'étude, grâce aux coordonnées des points-repères choisis. Ces coordonnées portent l'information exacte des relations entre chacun de ces points.

Ainsi, grâce à la MG, on enregistre davantage d'informations sur la forme des objets d'étude ; la première étape de collecte des données est donc beaucoup plus précise.

- Perspectives élargies :

La collecte plus précise des données géométriques permet une étude plus poussée de la morphologie des objets d'étude. La visualisation des différences de forme sera également plus performante.

Ainsi, le fait de collecter d'avantage de données, en enregistrant, entre autres, de nouvelles informations dans les régions situées entre les points-repères (grâce à des points glissants) ouvre les applications de la MG.

- Analyse de forme, indépendamment de la taille :

La MG permet de séparer mathématiquement les variations de forme, des variations de taille, d'orientation et de position. Ce paramètre de taille est isolé par la superposition Procruste, qui est une méthode d'alignement des conformations géométriques.

- Diminution du nombre de variables :

Le principal avantage de la morphométrie géométrique, par rapport à la morphométrie « traditionnelle », est qu'elle nécessite un nombre de variables bien moins important pour

aboutir à une description identique de la forme d'un objet : il faut moins de coordonnées (de points-repères), que de distances pour décrire une forme identique. Ainsi, pour décrire un objet de forme complexe ou pour augmenter la précision d'une analyse morphométrique, le nombre de distances augmente de façon exponentielle, alors que le nombre de points-repères augmente, mais de façon linéaire.

Par exemple, la description d'une mandibule d'une musaraigne nécessite dix coordonnées de points-repères (c'est-à-dire cinq points-repères) ou dix distances, pour décrire sa forme en deux dimensions (Figure 3).

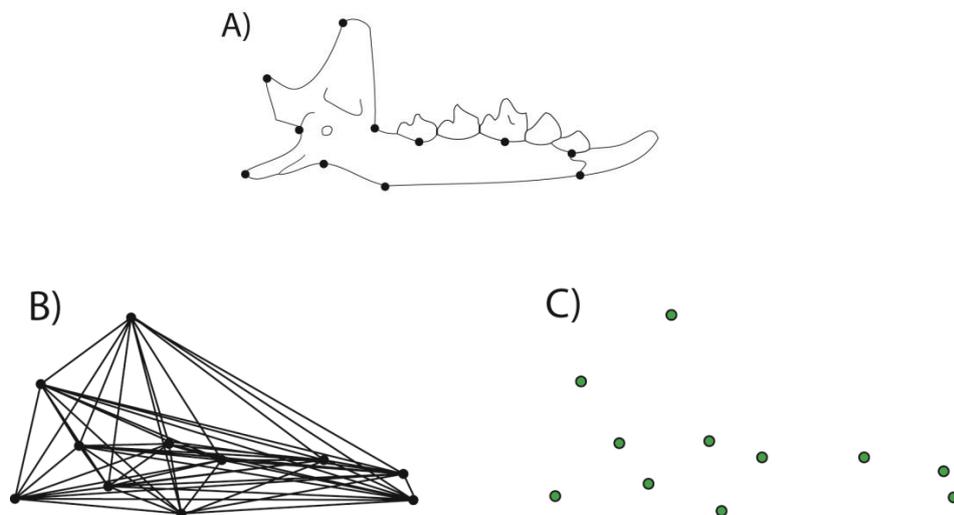


Figure 3 : Description en 2D de la géométrie d'une mandibule de Musaraigne, avec 11 points-repères (d'après Perrard, 2012). [5]

A : Position des points repères.

B : Description par les 66 distances.

C : Description par les 22 coordonnées des points-repères.

Pour augmenter la précision, il est possible de rajouter 6 points-repères (pour arriver à 11 points-repères) ; il faut alors 66 distances pour arriver à une description morphométrique de précision comparable.

I.3.2 Limites

- Dans certains cas, la mise en place de la MG (collecte, analyse et traitement des points-repères) s'avère trop complexe au vu des bénéfices attendus (ex : analyse d'objets de forme simple).

- L'utilisation de points glissants permet d'enregistrer des informations concernant des zones situées entre les points-repères (zones qui n'étaient jusqu'alors pas prises en compte). Les études de MG sont donc de plus en plus performantes, mais en contrepartie, l'analyse est de plus en plus complexe.

Il est donc nécessaire de limiter le nombre de points glissants. En effet, chaque point glissant induit un grand nombre de variables, ce qui implique une complexification croissante de l'analyse.

- La MG est performante pour comparer des objets de formes très proches. A l'inverse, en comparant des objets de formes très différentes, il y a un risque important de perdre des informations sur les petites différences de forme.

- L'apprentissage des méthodes de MG est difficile.

Même si certaines analyses de MG peuvent être conduites facilement grâce à des logiciels informatiques, les analyses plus complexes nécessitent des connaissances approfondies dans des domaines tels que la géométrie, les mathématiques, et les statistiques.

- Enfin, bien que la MG constitue aujourd'hui un outil performant pour la quantification des variations de forme, il ne s'agit pas d'une technique idéale et celle-ci reste perfectible.

II. Grandes étapes de la MG [2]

II.1 Collecte des données

Comme nous l'avons vu précédemment, la MG se base sur le positionnement et la comparaison de points-repères.

Un point-repère est un point précisément défini sur le spécimen étudié, et sa position est décrite par un ensemble de coordonnées : x, y , si on le décrit en deux dimensions (2D) ; x, y, z si on le décrit en trois dimensions (3D). La collecte des données correspond à celle des coordonnées des points-repères.

II.1.1 Collecte des données en 2D

Il est possible d'utiliser des points-repères décrits par des coordonnées à deux dimensions. Leur recueil nécessite la conservation d'une même orientation des objets, et la transposition de leur forme tridimensionnelle en 2D. Ces coordonnées peuvent donc être collectées sur images photographiques ou radiographiques, grâce à un logiciel comme le tpsDIG®. Cependant cette transposition d'objets 3D en 2D implique une importante perte d'information, qualitative et quantitative : elle est donc mal adaptée à la biologie comparative exploitant des objets 3D de forme complexe.

II.1.2 Collecte des données en 3D

L'analyse en 3D nécessite d'utiliser des points-repères décrits selon les axes x,y,z . Il existe différents systèmes d'acquisition, tels que lasers, bras tactiles, ...

Parmi les systèmes d'acquisition par contact, le convertisseur Microscribe® consiste en un bras articulé pourvu d'un stylet. Son extrémité est positionnée sur un point-repère de la surface à étudier, permettant au système d'acquisition de calculer les coordonnées de ce point dans un référentiel donné.

Les systèmes d'enregistrement à distance (laser, caméra optique, ...) permettent une reconstitution 3D d'une surface virtuelle. La collecte des coordonnées de chaque point-repère est alors réalisée par un logiciel spécialisé, tel que Landmark Editor® ou Avizo®.

II.1.3 Exemple de collecte de données à partir de matériel dentaire (Figure 4)

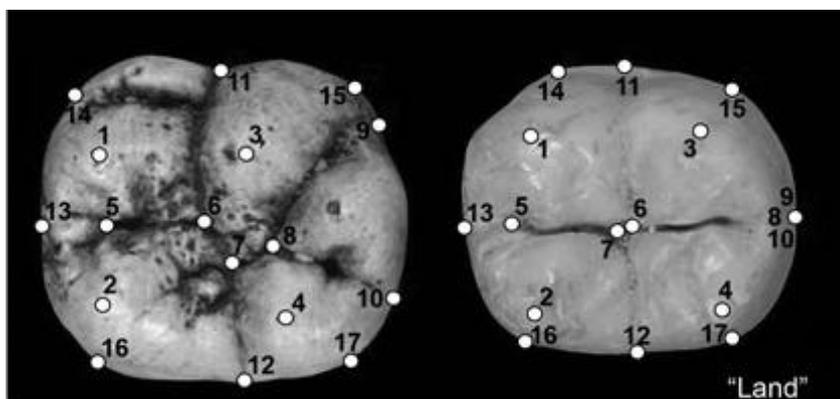


Figure 4 : Photographies occlusales de deux 2èmes molaires inférieures d'homininés, avec positionnement de 17 points-repères. [11]

En 2011, Gómez-Robles et al. (n°11) étudient la morphologie de molaires d'homininés, en réalisant une analyse 2D de la face occlusale des deuxièmes molaires inférieures.

Le but de l'étude est de comparer différentes méthodes de MG, et d'étudier quels sont leurs avantages et leurs inconvénients.

L'étude porte sur la 2ème molaire inférieure car il s'agit d'une dent clé pour étudier l'évolution, du fait de la variabilité de son nombre de cuspides : une 5ème cuspide distale est présente chez les premiers homininés, mais absente chez beaucoup d'*Homo* plus récents.

La collecte des données est réalisée par photographies des faces occlusales, grâce à un appareil photographique numérique associé à un système de positionnement et d'orientation de l'appareil, et une standardisation de la prise de vue afin d'assurer la reproductibilité des photographies.

Les dents sont positionnées de façon à ce que la jonction amélo-cémentaire et la surface occlusale soient parallèles à la lentille de l'appareil photo.

Les résultats montrent que ces différentes approches de la MG peuvent aboutir à des résultats très différents. Cela dépendrait principalement du choix des points de repères : ce choix serait déterminant et aurait un grand impact sur les conclusions de l'étude de MG.

II.2 Technique d'alignement des conformations géométriques ou superposition Procruste [12]

II.2.1 Principes

Contrairement aux distances utilisées en morphométrie « traditionnelle », les points-repères ne sont pas invariants, c'est-à-dire qu'ils dépendent de la position de l'objet. Il est donc nécessaire d'avoir recours à une étape d'alignement des conformations géométriques, avant de pouvoir les comparer.

Ainsi, après le choix des points-repères et la collecte de leurs coordonnées, on procède à l'alignement des conformations, qui permet de comparer les conformations géométriques des différents objets, en modifiant leur orientation, leur taille, ainsi que leur position.

La conformation géométrique d'un objet étant définie par l'ensemble des coordonnées relatives entre les différents points-repères, il faudra, pour pouvoir comparer différentes conformations, les placer dans un même référentiel.

Cette étape est celle de l'uniformisation du référentiel, ou de l'alignement des conformations.

Cette méthode nécessite de s'extraire du référentiel initial d'acquisition des données. Les conformations ne sont pas modifiées lors de cette étape, mais les coordonnées finales des points-repères après superposition sont recalculées.

Parmi les différentes méthodes d'alignement des conformations géométriques, la méthode de superposition Procruste ou GPA (« generalized Procrustes analysis ») est utilisée de façon quasi-universelle en MG. Elle tient son nom de la mythologie : Procruste était un aubergiste qui étirait ou raccourcissait ses hôtes, pour qu'ils aient toujours la taille correspondante aux lits dont il disposait ; la méthode Procruste se veut être le reflet de cette conception mythologique.

II.2.2 Etapes

La GPA se compose de trois étapes, comme l'illustre la figure 5.

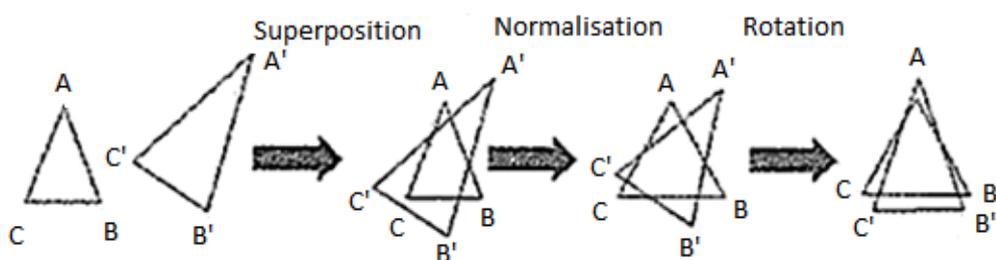


Figure 5 : Les étapes de la superposition Procruste (d'après Evin et al., 2008) [12]

La première étape de « superposition » est une translation qui va aboutir au centrage de toutes les conformations sur leur centre de gravité ou « centroïde ».

Le « centroïde », ou « position centroïde » correspond à la moyenne des coordonnées des différents points-repères constituant une configuration. Il peut être assimilé au centre de gravité de la conformation.

Puis, la deuxième étape est la « normalisation », qui vise à une mise à l'échelle de toutes les conformations, en utilisant la « taille centroïde » comme unité de taille (isométrie).

La taille centroïde (CS) est la mesure de taille la plus utilisée en morphométrie géométrique. Elle correspond mathématiquement à : $\sqrt{\sum \text{distances [point repère-centroïde]}}$.

Enfin, la troisième étape est un « ajustement généralisé » qui vise à l'alignement de toutes les conformations, par rotation.

Il s'agit, plus précisément, d'un ajustement généralisé selon les moindres carrés (ou GLS = Generalized Least-Squares), car c'est le seul type d'ajustement qui permette ensuite une analyse statistique fiable. Le but de cette étape de superposition est de minimiser la somme des carrés des distances entre tous les points-repères homologues des différents objets, et vise donc à ajuster au mieux les différents objets entre eux, afin de mieux pouvoir les comparer.

Cet ajustement généralisé consiste en fait en la rotation d'un objet par rapport à l'autre, ou à la rotation de tous les objets par rapport à un objet consensus, et l'angle de rotation dépend du critère des moindres carrés.

Après la superposition Procruste, les points-repères sont décrits par de nouvelles coordonnées. Ces dernières sont comparables : on va donc pouvoir comparer les différents objets de l'étude, ce qui n'était pas le cas avant la superposition.

L'équation de Needham « forme = taille + conformation » est toujours valable après la superposition. La conformation est définie par les nouvelles coordonnées obtenues après superposition, la taille devient la taille centroïde, et la forme correspond toujours à la somme des deux.

II.3 Analyse statistique et représentation graphique [8-13]

II.3.1 Outils statistiques

La morphométrie géométrique nécessite l'utilisation de différents outils statistiques, dont les quatre principaux sont : l'analyse en composantes principales (ACP), la méthode des plaques minces (« thin-plate spline » ou TPS), et l'analyse quadratique discriminante (QDA) généralement associée à la probabilité postérieure (P post).

L'analyse en composantes principales (« Principal Component Analysis ») est un outil statistique permettant de passer d'un grand nombre de variables, à quelques variables nommées « composantes principales » (PCs), afin de simplifier l'analyse des données. Il s'agit de transformer des variables liées entre elles (dites "corrélées" en statistique) en nouvelles variables décorréelées les unes des autres. Les PCs sont donc des constructions purement statistiques, qui ne correspondent à aucun caractère biologique.

La PCA est l'analyse statistique la plus utilisée en MG, bien qu'elle soit parfois remplacée par des analyses de variance (ANOVA), des analyses de variance multidimensionnelle (MANOVA), ou des analyses factorielles discriminantes (AFD). L'ANOVA est un test statistique de variance à un seul facteur, permettant de vérifier que plusieurs échantillons sont bien issus de la même population. La MANOVA est également une analyse de variance, mais à plusieurs facteurs. Enfin, l'AFD est une autre méthode statistique qui permet d'attribuer un objet à un groupe, en fonction de ses caractéristiques physiques. Appliquée à la paléontologie, elle permet d'attribuer un fossile donné à une espèce, en fonction de sa forme.

D'autre part, Bookstein (1991) a proposé l'utilisation de la fonction statistique TPS ou « thin-plate spline » (ou méthode des plaques minces) en association avec la méthode des points-repères, qui permet une représentation graphique des différences de forme entre deux configurations, au travers de grilles de déformation.

La TPS est un outil incontestable de la MG. Elle permet une visualisation intuitive des différences de formes, en les représentant comme des déformations conduisant d'une forme à l'autre, plutôt que comme une série de formes différentes comme le font d'autres

méthodes statistiques. Cette visualisation se fait au travers de « grilles de déformations » en deux dimensions. Il s'agit d'un outil visuel puissant, mis au service de la MG.

Enfin, à l'issue d'une étude de MG, la véracité des résultats doit être vérifiée par une autre analyse statistique. Pour cela, la méthode d'analyse discriminante prédictive (QDA) associée à la probabilité postérieure (P post) est la plus utilisée.

La QDA est une méthode d'analyse discriminante prédictive, qui permet de déterminer l'appartenance d'un individu à une classe, à partir de ses caractéristiques.

D'autre part, la probabilité postérieure permet d'estimer la probabilité d'obtenir un paramètre, à partir d'observations. Ce paramètre est validé si la P post est supérieure ou égale à 0,90.

La validation par ces deux techniques statistiques associées (ou validation croisée) permet de confirmer le résultat de la MG avec un haut niveau de certitude.

II.3.2 Représentation graphique

La représentation graphique des résultats d'une étude de MG est dans la majorité des cas, un graphique à deux axes, associé à des grilles de déformations TPS (Figure 6, page suivante).

En 2008, Robles et al. comparent la morphologie de la première prémolaire inférieure de différents hominins par MG (cf I.2.3). La Figure 6 illustre de résultat de leur étude.

Le graphique possède deux axes (abscisses et des ordonnées). Après la GPA, chaque configuration (ou specimen) peut être représentée par un point unique dans le graphique, et le nuage de points obtenus correspond à l'ensemble des configurations des objets étudiés. Les coordonnées décrivant ces points après GPA ne dépendent que de la forme, et sont donc indépendantes de l'échelle, de l'orientation, et de la position.

Plus deux formes diffèrent (ici il s'agit de la morpho de P3) entre elles, plus les deux points les représentant seront éloignés dans l'espace.

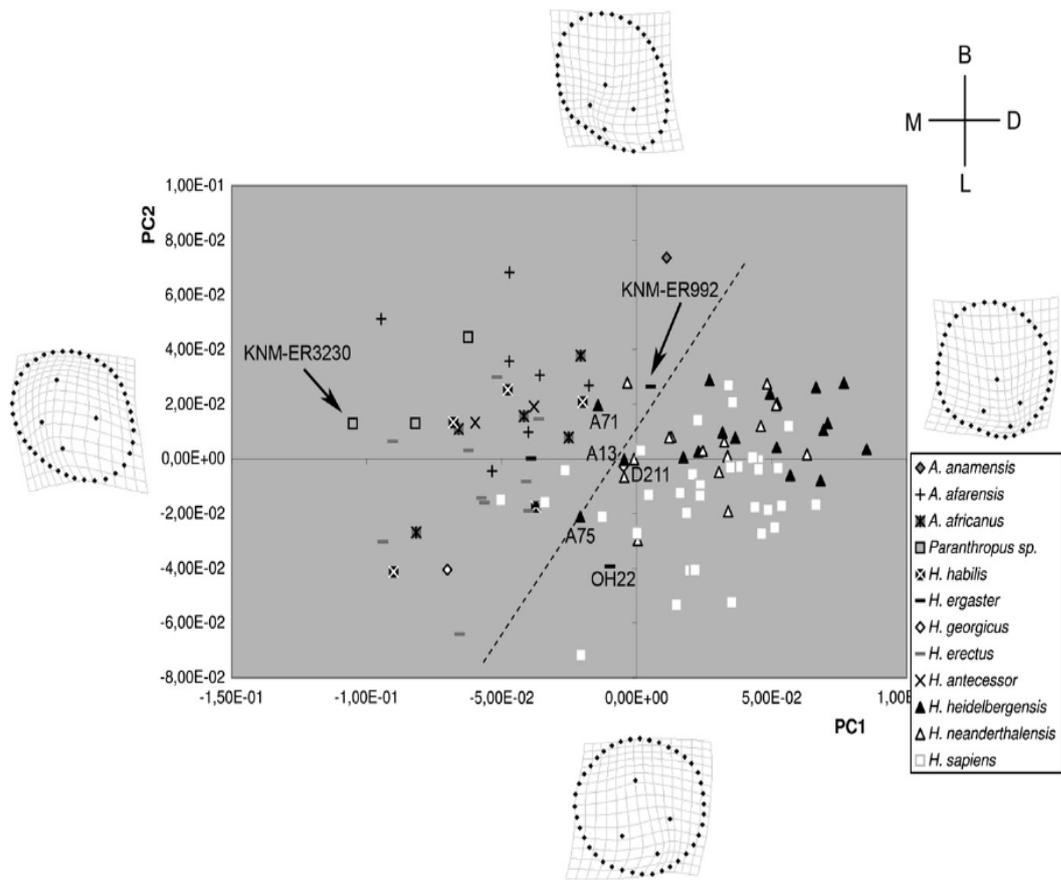


Figure 6 : Représentation graphique par PCA et TPS des différences de forme des premières prémolaires inférieures des différentes espèces d'hominés.
(d'après Gómez-Robles et al., 2008). [8]

La distance Procruste permet de quantifier les différences de forme entre deux conformations. Il s'agit de la distance mesurée entre deux points (chacun représentant une conformation propre), après GPA. Ainsi, une grande distance signifie que les formes sont très différentes. A l'inverse, une distance nulle indique que les deux formes sont identiques. Les axes du graphique correspondent à deux composantes principales. Ce sont les deux PCs qui expriment les plus hauts pourcentages de variance, c'est-à-dire la variabilité la plus importante, qui sont choisies comme axes du graphique, car ce sont les plus discriminantes. En effet, l'objectif de cette représentation graphique est d'avoir une dispersion maximale des points le long des deux PCs, afin d'obtenir des résultats clairs.

D'autre part, les grilles de déformation TPS illustrent les tendances des variations morphologiques de la prémolaire, le long de chaque PC. Chaque grille correspond à la

déformation d'un spécimen théorique (de forme moyenne), pour laquelle une PC a une valeur extrême (celle sur laquelle il est placé), alors que les autres PCs sont égales à zéro.

Les résultats de cette étude montrent qu'il y a une nette différence de morphologie de cette prémolaire entre des espèces anciennes ou archaïques de la lignée humaine (*Australopithecus*, *Paranthropus* et les premiers *Homo* africains), et des espèces plus récentes (*Homo heidelbergensis*, *Homo neanderthalensis*, et *Homo sapiens* européens). Cette séparation est illustrée sur la figure par une ligne en pointillés.

III. Applications et évolution de la MG en paléontologie [2]

III.1 Applications des méthodes de MG en paléontologie

En paléontologie, l'étude de la morphologie des fossiles apporte des informations telles que la répartition géographique, ou l'évolution des espèces. Leur comparaison par MG permet d'objectiver et quantifier les variations interspécifiques et intraspécifiques des spécimens étudiés [14]

III.1.1 Sujets d'étude de MG : exploration et test d'hypothèses

Les méthodes de MG peuvent être utilisées aussi bien dans le cadre de l'exploration, que dans celui du test d'hypothèse ; deux concepts fondamentaux en recherche scientifique.

Le principe d'exploration a pour objectif d'examiner un spécimen de façon minutieuse, méthodique, et approfondie, sans présupposer du résultat.

Par exemple, dans le cadre de la paléoanthropologie, une étude de MG peut avoir pour sujet : l'étude des différences de forme entre deux espèces d'homininés éteintes. L'utilisation de la MG se fait alors dans le cadre de l'exploration.

A l'opposé, le principe du test d'hypothèse repose sur une hypothèse qui est émise au départ, et ses conséquences supposées. L'examen du (ou des) spécimen(s) est ensuite

réalisé. Puis les prédictions et les observations sont comparées, en fonction de quoi, la conclusion valide, ou invalide, l'hypothèse de départ.

Par exemple, une autre étude de MG pourrait tester une hypothèse selon laquelle un fossile particulier serait de la même espèce qu'une des deux espèces étudiées précédemment. Cette nouvelle étude entre cette fois dans le cadre du test d'hypothèses.

III.1.2 Domaines d'application de la MG

III.1.2.1 Applications générales de la MG

Les domaines d'application de la MG peuvent être classés en 3 grandes catégories :

- caractériser et quantifier les principales variations de forme au sein d'un échantillon
- étudier si deux groupes (ou plus) diffèrent significativement des autres groupes d'un échantillon, par leur forme
- établir la nature de la relation existant entre l'évolution de la forme, et une ou plusieurs autres variables.

III.1.2.2 Applications de la MG en paléanthropologie

La MG s'avère particulièrement utile dans les domaines de la paléontologie et de la paléanthropologie. En effet, elle permet la comparaison entre différents individus d'une même espèce ou d'espèces très proches.

En paléanthropologie, la MG est principalement utilisée dans les domaines suivants :

- La systématique ou taxonomie (ou taxinomie) :

Il s'agit de la science qui permet de classer les êtres vivants en différents taxons (ou catégories biologiques). La MG constitue un outil de choix en paléontologie pour l'attribution taxinomique (appartenance à une espèce) des spécimens étudiés.

Ainsi, l'analyse en MG du fossile Toumaï datée de 6-7 MA, a permis de définir une nouvelle espèce (*Sahelanthropus tchadensis*), et d'établir son appartenance à la lignée humaine [2]

- L'anatomie comparée [15] :

Elle permet de comparer l'anatomie d'individus de différentes espèces, afin de déterminer leur phylogénie (c'est-à-dire leur évolution à partir d'ancêtres communs). L'anatomie comparée associée à la MG a permis de décrire les évolutions et la filiation chez les hominidés.

Ainsi, l'étude des os du bassin et du pied permet d'apprécier l'acquisition de la station verticale et la locomotion bipède au cours de l'évolution. De même, la comparaison du nombre de dents sur l'arcade est primordiale, l'évolution humaine se caractérisant par une réduction du système dentaire. D'autres caractères tels que la hauteur et la largeur dentaire, la morphologie des surfaces occlusales, la forme de l'arcade dentaire, ou encore l'anatomie mandibulaire ont également beaucoup d'intérêt pour l'étude de la phylogénie des hominidés. Enfin, l'étude des os du crâne et des maxillaires permettent d'analyser le phénomène de fort développement du cerveau, survenu au cours de l'évolution.

- L'ontogénétique, ou l'ontogénie [2]:

Il s'agit de l'étude qui décrit le développement d'un organisme depuis sa conception jusqu'à l'âge adulte. Elle est aujourd'hui une des voies majeures pour l'étude des fossiles en paléontologie, grâce au développement des techniques d'analyse et de MG. L'ontogénétique s'avère très intéressante dans le domaine de la paléontologie, car elle peut donner des informations sur la phylogénèse. Ernest Haeckel, au 19^{ème} siècle, disait à ce propos : « l'ontogénèse récapitule la phylogénèse » ; ce qui est un peu excessif, mais souligne bien le fait que l'étude de l'ontogénèse d'un organisme peut nous renseigner sur sa phylogénèse, c'est-à-dire sur son histoire évolutive. La MG permet d'étudier de manière plus approfondie et plus précise cette ontogénèse. Par exemple, l'étude d'un embryon de souris révèle l'apparition, puis la disparition de fentes branchiales ; ce qui apporte des informations sur l'histoire évolutive de la souris.

- L'écomorphologie ou paléoécologie [16-17-18] :

Cette discipline permet d'étudier les relations entre le milieu naturel et l'individu fossile, et les adaptations morphologiques qu'elles induisent. Ainsi, il existe une corrélation entre le régime alimentaire d'un hominidé (qui dépend lui-même des dispositions alimentaires de

l'environnement), et son adaptation morphologique. Le régime alimentaire induit une adaptation de l'ensemble de l'appareil digestif, mais en paléontologie seules perdurent les parties dures fossilisées ; c'est donc sur la denture que portent la plupart des études de paléoécologie. Les dents sont caractérisées par le régime alimentaire, et donc par le paléoenvironnement de l'individu. De manière schématique, une alimentation à base d'herbes et de graines sera associée à des dents massives, et à l'inverse, un régime omnivore se traduira par la présence de dents plus petites avec des canines et des incisives marquées. Ainsi, la MG en paléoécologie, permet l'étude précise des adaptations morphologiques.

- L'intégration morphologique ou phénotypique [19-20-21] :

L'intégration morphologique repose sur le principe suivant : les variations morphologiques qui surviennent chez un individu ne sont pas indépendantes les unes des autres, mais sont au contraire, généralement associées. Ces phénomènes évolutifs morphologiques font en fait partie d'un ensemble de caractères morphologiques liés entre eux, appelé « module ». La MG va souvent s'avérer indispensable dans des études qui traitent de l'intégration morphologique. Par exemple, nous pouvons citer une étude menée par Martínez-Abadías et al. en 2011[20], portant sur 390 crânes de l'ossuaire de l'église catholique de Hallstatt, en Autriche, et visant à étudier le processus évolutif du crâne de l'homme moderne, dans son ensemble (notion d'intégration morphologique). Cette étude utilise des méthodes de génétique quantitative, et de morphométrie géométrique, afin de montrer ce phénomène d'intégration morphologique appliqué à l'évolution du crâne humain. Elle démontre que la variation morphologique d'une partie du crâne, va induire des variations dans l'ensemble du crâne, et ce grâce à la MG, en grande partie.

- La biomécanique et la phylogénétique :

Théoriquement, la MG (basée sur les points-repères) pourrait également s'appliquer dans des domaines différents, tels que la biomécanique et la phylogénétique.

- Méthodes de MG sophistiquées intégrant des facteurs morphogéniques additionnels : La MG permet également d'incorporer des facteurs morphogéniques supplémentaires, tels que l'ontogénie (c'est-à-dire le stade de développement), la taille, ou encore le sexe, au cours de ses comparaisons morphologiques. Ces méthodes intégrant tous ces facteurs sont très

sophistiquées, mais sont aujourd'hui utilisées couramment en paléanthropologie. C'est ce type de méthode de MG que l'on a utilisé au cours de la récente étude du fossile de Flores, nommé « Hobbit », permettant d'analyser finement la relation entre la forme et la taille adulte. L'Homme de Florès, ou *Homo floresiensis* (daté de -12 000 à -95 000 ans), est un fossile d'hominidé découvert en 2003 sur une île indonésienne, et caractérisé par sa petite taille (environ 1 mètre). En 2013, Baab et al. [22] comparent le crâne LB1 (1^{er} spécimen étudié de l'Homme de Florès) avec 248 crânes d'hominidés. Leur étude qui combine la MG et l'analyse statistique, a permis de conclure que l'*Homo floresiensis* est une espèce à part entière [23]. Ses origines sont liées à *Homo erectus*, car la MG montre des similitudes avec cette espèce. Par contre, il n'y a que peu de ressemblances avec des *Homo sapiens* présentant des pathologies ; ce qui invalide la première hypothèse selon laquelle l'Homme de Florès était un *Homo sapiens* atteint d'une maladie spécifique. Son nanisme serait plutôt dû à l'isolement géographique et à l'endogamie ; on parle de nanisme insulaire (phénomène observé en zoologie).

III.2 Perspectives et défis de la MG en paléontologie

Outre les domaines d'utilisation cités ci-dessus, pour lesquels la MG donne d'excellents résultats, d'autres applications plus expérimentales sont envisagées, dans le domaine de la paléontologie : la reconstitution fossile, l'anatomie fonctionnelle, la génétique quantitative, ou encore la reconstruction phylogénétique.

Certains chercheurs, tels que Zolikofer et Ponce de Leon en reconstitution fossile, ou Gröning F, Fagan MJ, O'Higgins P. en anatomie fonctionnelle,.... ont déjà commencé à explorer ces différentes voies, mais ces techniques encore expérimentales restent à développer.

III.2.1 Reconstitution fossile

Un fossile correspond aux restes, ou simplement à l'empreinte d'un être vivant, conservés dans une roche sédimentaire.

Des déformations peuvent être observées sur certains fossiles, soit du fait de la modification de la structure même du matériel biologique (os, dent, ...) par des phénomènes dits « taphonomiques » (poids de la terre, acidité du sol, humidité, ...), soit par des altérations du fossile (fractures, érosion, ...).

On aura alors recours aux techniques de reconstitution fossile. Elles concernent le squelette (reconstitution ostéologique ou dentaire), mais également les tissus mous (reconstitution plastique). Le but de ces reconstitutions est d'une part, de minimiser les altérations et déformations post-mortem grâce à la reconstitution ostéologique, et d'autre part, d'illustrer l'aspect physique de l'individu grâce à la reconstitution plastique, dont une application est bien connue sous le nom de reconstitution faciale [24].

La MG pourra alors s'avérer très utile pour aider à la reconstitution fossile, c'est-à-dire pour aider à la reconstruction des fossiles endommagés et/ou déformés par le temps.

La reconstitution fossile associée aux techniques de MG, s'applique bien aux fossiles ostéologiques, mais également dentaires (Zolikofer & Ponce de Leon, 2005 [25] ; Gunz & Al. 2009 ([26] ; Grine & al., 2010 [27]). Cependant, son utilisation est encore limitée du fait de la complexité des algorithmes à mettre en œuvre, mais également à cause du prix très élevé des logiciels adaptés à cette technique.

Une technique « simplifiée » consiste à positionner un point-repère manquant, à partir des points-repères existants.

Le cas le plus classique, est celui d'un point-repère manquant sur un individu de morphologie symétrique : le point-repère va être « reflété » du côté manquant par un procédé appelé « reflected relabeling » (ou « ré-étiquetage reflété »).

D'autres techniques existent aussi pour repositionner des points-repères manquants situés sur la ligne médiane, ou des points-repères bilatéraux manquants des deux côtés. Ces techniques se basent alors sur la position moyenne du point-repère pour un échantillon d'individus de morphologie semblable.

Les reconstitutions fossiles les plus complexes visent à repositionner un fragment cassé ou déplacé, ou à revenir à la forme initiale pour les zones qui ont subi une déformation plastique, ou encore à estimer la morphologie de fragments fossiles manquants. En 2005,

Zolikofer et Ponce de Leon ont publié un livre sur la reconstitution fossile virtuelle, basée sur les techniques de MG [25].

Le défi futur de la MG en reconstitution fossile résidera dans une élaboration des reconstitutions virtuelles plus accessible à toute la communauté de paléontologie. Pour cela, il faudra que l'acquisition des données soit facilitée, que les reconstitutions fossiles virtuelles soient disponibles, et que les logiciels soient moins coûteux.

III.2.2 Anatomie fonctionnelle

L'anatomie fonctionnelle est une spécialité médicale qui étudie la relation entre la fonction et la morphologie de parties de l'organisme (tissus, organes, appareils, systèmes...).

L'utilisation des techniques de MG apporte beaucoup dans le domaine de l'anatomie comparée. En effet, l'analyse des coordonnées des points-repères s'avère très utile pour identifier des modifications subtiles de la morphologie de la structure biologique, puisqu'en anatomie fonctionnelle, les changements de forme sont généralement minimes.

Par exemple, l'étude menée par Gröning et al. en 2011 [28] vise à étudier le rôle et les effets du ligament parodontal, dans le transfert des forces occlusales depuis la dent, vers l'os. Les résultats montrent que le ligament parodontal entraîne une déformation de l'os alvéolaire situé autour de la dent mordante, mais également une déformation de la mandibule dans son ensemble.

L'évolution de forme de la mandibule au cours de la mastication est enregistrée grâce aux points-repères. Gröning met en évidence les changements des coordonnées de ces mêmes points-repères, à différents instants au cours du mouvement, chez un même individu, et pour des individus différents. Cette étude montre qu'il est aujourd'hui possible, grâce à l'association de la MG à l'anatomie fonctionnelle, de suivre le changement de forme d'une structure anatomique, au cours d'un mouvement donné, et illustre parfaitement l'utilisation novatrice de la MG au service de l'anatomie fonctionnelle.

III.2.3 Génétique quantitative

Il s'agit de la génétique des caractères mesurables (le poids, la taille,...), et dont l'analyse repose sur des modèles statistiques.

Un nouveau domaine d'intérêt pour les chercheurs est d'étudier comment les modèles de génétique quantitative peuvent expliquer les variations morphologiques.

La génétique quantitative permet de renseigner sur l'hérédité de certains traits, ainsi que sur les processus d'évolution sous-jacents (comme la sélection ou la dérive génétique) qui permettent à la variation de se maintenir dans le temps.

Les études de génétique quantitative nécessitent de grands échantillons, et des expériences répétées. La génétique quantitative est rendue possible par l'existence d'échantillons de grande ampleur de crânes d'hommes modernes, tels que la « Fels Longitudinal Study » qui comprend les données de plus de mille hommes modernes.

L'intérêt d'allier la génétique quantitative à la MG est d'établir précisément les modifications morphologiques induites par une séquence d'ADN donnée. Ainsi, une étude conduite par Sherwood et Mc Nutly en 2011 [29], utilisant des points-repères et des points-repères glissants, a eu pour but d'évaluer le caractère héréditaire de la forme de certains éléments cranio-faciaux, et d'établir les relations existant entre les variations génétiques et les variations morphologiques. Cette étude, alliant la MG à la génétique quantitative, a donné des résultats très révélateurs, en démontrant que certaines régions spécifiques du génome étaient liées à des variations de formes crâniennes particulières comme les flexions crâniennes, la position antéro-postérieure de la mandibule, la croissance du menton,...

Des approches plus approfondies sur l'homme, le chimpanzé ou des espèces d'homininés disparues pourraient s'avérer, grâce à l'utilisation combinée de la MG, très intéressantes pour mieux connaître et comprendre la relation génotype-phénotype.

III.2.4 Reconstruction phylogénétique

Cette discipline scientifique a pour but d'établir les liens de parentés entre différents organismes, en se basant sur la présence d'homologies, liées à l'existence d'un ancêtre commun. Elle permet la construction d'arbres phylogénétiques.

En paléontologie, la reconstruction phylogénétique se base sur la morphologie des fossiles. Le but est donc de mettre en évidence des homologies morphologiques entre différents individus, afin d'établir des liens de parenté entre eux.

La reconstruction phylogénétique, dans le domaine de la paléontologie, représente donc un domaine d'application de choix pour la MG.

Cependant, ces techniques de reconstruction phylogénétique, basées sur la morphologie, restent contestées, du fait de nombreux problèmes méthodologiques persistants.

IV. Analyse de deux dents déciduales par MG : la Grotta del Cavallo

[13-30]

Le 24 novembre 2011, la revue « Nature » a publié un article, détaillant l'étude des deux dents déciduales de la Grotta del Cavallo (Italie). Cette étude intitulée "Early dispersal of modern humans in Europe and implications for Neanderthal behavior", que l'on peut traduire par : "Arrivée précoce des *Homo sapiens* modernes en Europe, et conséquences sur le comportement de *H. neanderthalensis* », a été conduite par les chercheurs de treize équipes européennes originaires d'Autriche, d'Angleterre, d'Allemagne, de République tchèque, de Hongrie, d'Italie, de France, et enfin d'Espagne. Il s'agit de Stefano Benazzi (auteur principal), Katerina Douka, Cinzia Fornai, Catherine C. Bauer, Ottmar Kullmer, Jiří Svoboda, Ildikó Pap, Francesco Mallegni, Priscilla Bayle, Michael Coquerelle, Silvana Condemi, Annamaria Ronchitelli, Katerina Harvati, et Gerhard W. Weber.

Les deux dents en question sont associées à l'industrie Uluzzienne. En paléontologie, ce terme d'« industrie » correspond en fait aux industries lithiques, correspondant aux différentes techniques de fabrication d'outils en pierre.

L'Uluzzien fait partie des industries de transition caractéristiques de la période commune à *Homo neanderthalensis* et *Homo sapiens*. Les industries de transition étaient jusqu'alors toutes attribuées aux Néandertaliens (jusqu'à cette étude, menée en 2011). Les deux dents de la Grotta del Cavallo étaient donc également identifiées comme des dents néandertaliennes.

Or, l'utilisation de deux techniques distinctes de morphométrie géométrique, basées sur des données microtomographiques, aboutit à une conclusion différente, et identifie ces dents fossiles comme appartenant à l'espèce *H. sapiens*.

De plus, une première datation de ces deux dents déciduales avait évalué leur âge à environ 31 000 ans, mais une nouvelle technique de datation au carbone 14 associée à la stratigraphie, a permis de démontrer que ces dents fossiles étaient bien plus anciennes et datent plutôt de -43 000 à -45 000 ans.

A partir de seulement deux dents déciduales pourtant usées, les conclusions obtenues à l'issue des études de MG ont eu des répercussions d'une importance capitale en paléontologie, en allant à l'encontre des données jusqu'alors admises par la communauté scientifique.

IV.1 Site archéologique

IV.1.1 Situation géographique

La « Grotta del Cavallo » ou « grotte du Cheval » se situe dans le sud-est de l'Italie, dans la région des Pouilles, à environ 90 kilomètres au sud de la ville de Tarente (Figure 7).



Figure 7 : Localisation de la Grotta del Cavallo [31]

Elle est localisée sur la côte rocheuse de la baie d'Uluzzo, sur un plateau calcaire situé 15 mètres au-dessus du rivage actuel (Figure 8).

La grotte présente une large ouverture circulaire au nord-ouest.

La Grotta del Cavallo est découverte en 1960 par A. Palma Di Cesnola, qui conduira les fouilles initiales, puis une première série de fouilles officielles, durant lesquelles il découvrira



Figure 8 : Photo de la Grotta del Cavallo (photo d'Annamaria Ronchitelli) [32]

L'entrée de la grotte est signalée par la flèche rouge.

les deux dents lactéales nommées « Cavallo-B » et « Cavallo-C ». Par la suite, des pillages surviendront à la fin des années 60, et ce, jusqu'à la protection du site par l'Université de Vienne en 1980.

La deuxième, et jusqu'ici dernière, série de fouilles officielles a été réalisée entre 1986 et 2008.

IV.1.2 Datations

IV.1.2.1 Datation radiocarbone

En 1989, une première datation au carbone 14 estime l'âge de ces dents à plus de 31000 ans. Or, elle présentait certaines erreurs du fait du mauvais choix des éléments à dater, et de leur décontamination incomplète [33].

En 2010, une nouvelle datation au carbone 14, associée aux techniques stratigraphiques, aboutit à une conclusion différente : du fait de l'absence d'os, ainsi que de charbon (deux éléments habituellement utilisés pour les datations au carbone 14) la datation a été réalisée à partir de huit coquillages ornementaux de la même couche Uluzzienne que Cavallo-B et Cavallo-C. Une nouvelle approche méthodologique d'analyse radiocarbone par spectrométrie de masse, conclut à un âge corrigé de -43000 à -45000 ans [34].

IV.1.2.2 Datation stratigraphique

Les techniques stratigraphiques se basent sur l'étude de couches sédimentaires apposées successivement au cours du temps, et des éléments qu'elles contiennent. De fait, l'analyse d'un terrain depuis les strates superficielles (apposition récente), jusqu'aux strates profondes (apposition ancienne), permet d'en reconstituer la chronologie.

Le site de la Grotta del Cavallo a préservé une grande succession de couches stratigraphiques, d'environ 7 mètres de hauteur (Figure 9, page suivante). On y trouve essentiellement des couches du paléolithique moyen (-300 000 à -30 000 ans environ) incluant des couches du Moustérien et des couches de l'Uluzzien, séparées par un repère précis correspondant à une fine couche de cendres volcaniques.

Les dents fossiles ont été découvertes dans la couche de l'Uluzzien, et donc associées à l'industrie Uluzzienne.

En paléontologie, ce terme d' « industrie » correspond aux industries lithiques c'est-à-dire à l'ensemble des objets produits à partir de pierres, par des individus de la lignée humaine (n°35, n°36). Il peut s'agir d'outils, d'armes, mais également de l'ensemble des vestiges liés à la production de ces objets (tels que des éclats, ou des nucleus par exemple). Ces industries

lithiques sont utiles pour classer chronologiquement les différentes périodes du paléolithique, en fonction des objets découverts sur les sites archéologiques. Aux industries « classiques » (associées de façon constante à une période donnée) s'ajoutent trois industries de transition principales : l'industrie Uluzzienne, l'industrie Châtelperronienne, et l'industrie Szélétienne. L'industrie Uluzzienne est présente dans le sud de l'Italie, au moment

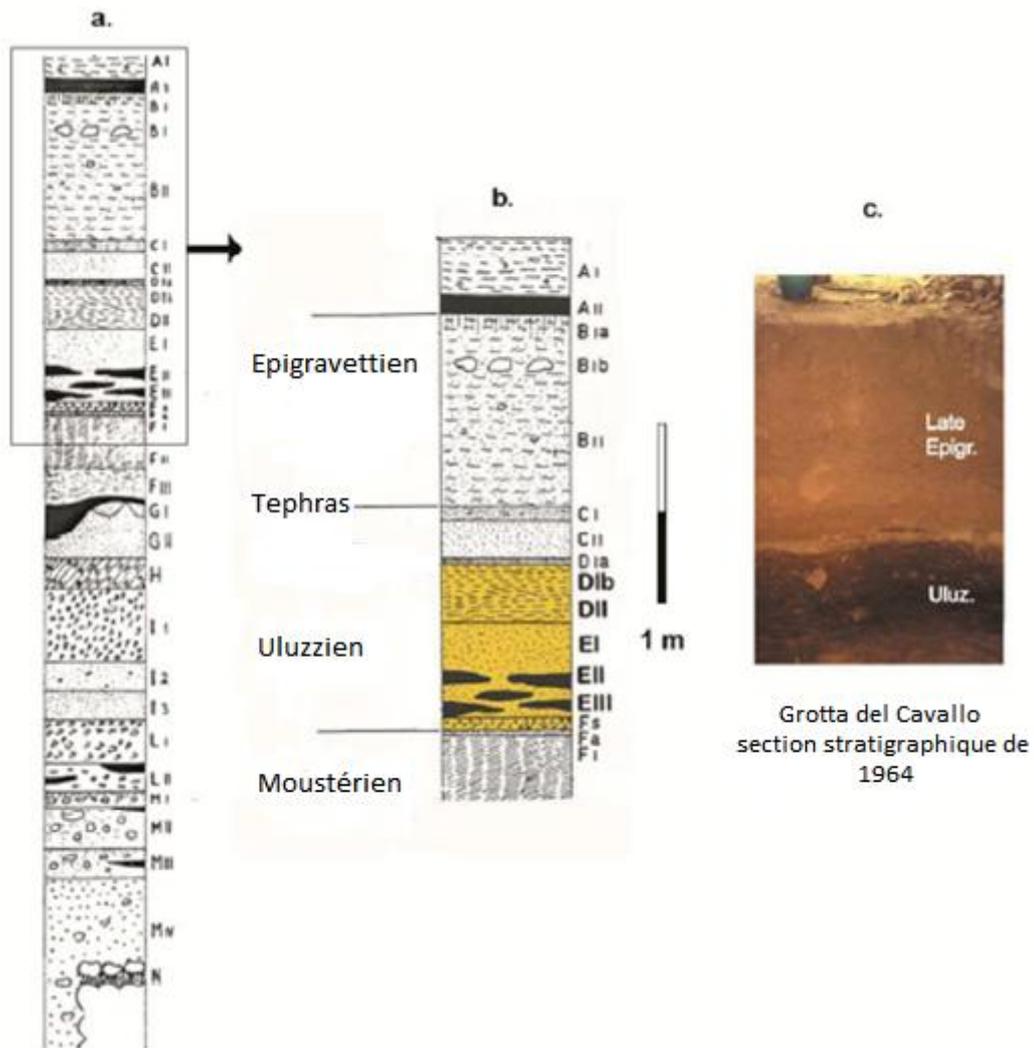


Figure 9 : Section stratigraphique de la période du paléolithique de la Grotta del Cavallo (d'après Benazzi et al., 2011) [30].

a : section stratigraphique entière de la Grotta del Cavallo

b : agrandissement d'une partie de la section stratigraphique « a », mettant en évidence les couches de l'Uluzzien

c : photographie illustrant la distinction très nette entre la couche Uluzzienne (caractérisée par des dépôts très sombres), et les couches plus tardives (sédiments plus clairs)

Les « tephras » correspondent à une couche de cendres volcaniques, et constituent un repère stratigraphique fiable.

de la transition entre paléolithique moyen et supérieur (c'est-à-dire vers -33 000 à -37 000 ans). Elle a ensuite été remplacée par l'industrie Aurignacienne.

Les couches de dépôts de l'Uluzzien font 80-85 cm de hauteur. On distinguera dans cette couche, trois sous-couches distinctes : l'Uluzzien archaïque, l'Uluzzien développé, et l'Uluzzien final. La couche de l'Uluzzien de la Grotta del Cavallo constitue la séquence de strates archéologiques la plus complète jamais étudiée.

IV.2 Analyse du matériel dentaire

IV.2.1 Description et morphologie

En 1964, deux dents fossiles (Figure 10, page suivante) ont été découvertes à la Grotta del Cavallo :

- « Cavallo-B » : première molaire lactéale supérieure gauche (dM1), située dans la couche EIII (Uluzzien archaïque).
- « Cavallo-C » : deuxième molaire lactéale supérieure gauche (dM2), située 15-20cm au-dessus de « Cavallo-B », dans la couche EII-I (Uluzzien développé).

Ces fossiles ont été décrits par A. Palma Di Cesnola et P. Messeri, qui ont attribué « Cavallo-B » à l'homme moderne, et « Cavallo-C » à l'Homme de Néandertal.

Mais par la suite, et bien que les preuves soient rares et contradictoires, la plupart des chercheurs ont attribué ces deux dents à *H. neanderthalensis*, à l'instar de tous les autres spécimens de l'industrie Uluzzienne.

L'attribution de « Cavallo-B » à l'Homme de Néandertal reposait sur l'étude des diamètres des couronnes dentaires, mais est en fait dûe à une erreur : les diamètres vestibulo-lingual et mésio-distal avaient été substitués accidentellement l'un par l'autre ! Effectivement, les diamètres vestibulo-lingual et mésio-distal réels de « Cavallo-B », ne sont pas compatibles avec les diamètres d'une dent de Néandertalien.

De plus, « Cavallo-B » présente des caractéristiques morphologiques semblables à celles d'une dM1 d'homme moderne : présence de trois cuspidés, orientation mésiale des cuspidés linguales, sillon sagittal marqué entre les cuspidés linguales et les cuspidés vestibulaires.

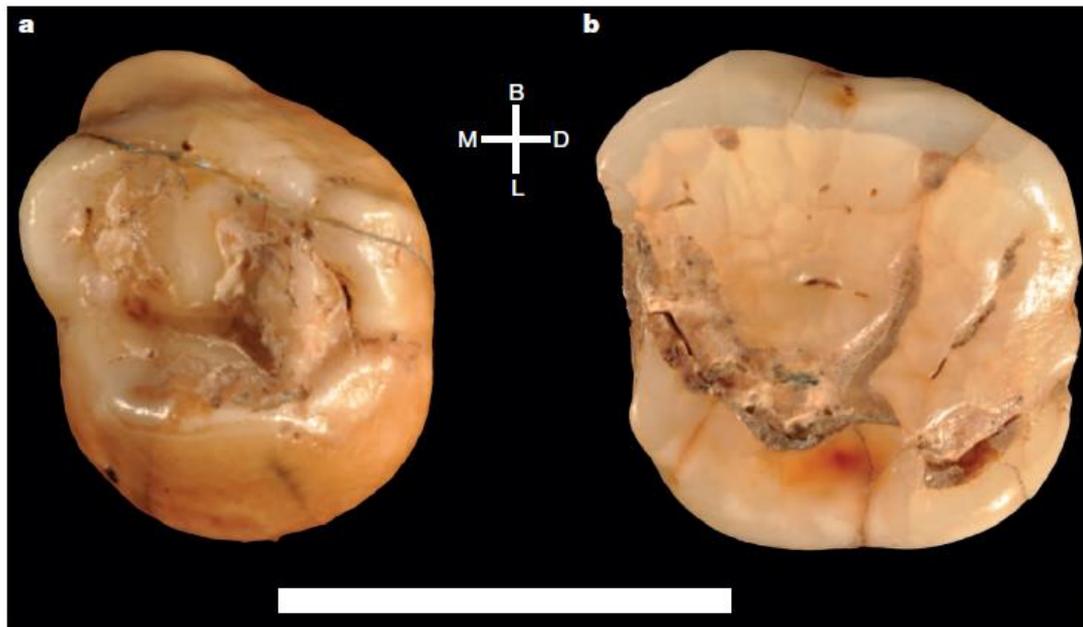


Figure 10 : Vue occlusale des molaires lactéales de la Grotta del Cavallo (d'après Benazzi et al., 2011) [13].

a : « Cavallo-B »

b : « Cavallo-C »

échelle : barre blanche = 1cm

L'attribution erronée de « Cavallo-C » à l'Homme de Néandertal reposait également sur l'étude des diamètres coronaires. Mais ces derniers sont en fait compatibles aussi bien avec l'Homme moderne, qu'avec l'Homme de Néandertal.

De plus, le contour coronaire de « Cavallo-C » est semblable à celui d'un Homme moderne, et non à celui d'un Néandertalien.

IV.2.2 Echantillons de comparaison

Le préalable à l'étude de Cavallo-B et Cavallo-C est le choix d'échantillons comparatifs correspondant aux populations : Homme moderne (MH), Néandertalien (N) et H. sapiens contemporain aux fossiles étudiés (UPMH).

L'échantillon comparatif de Cavallo-B est constitué de 33 dents fossiles (dM1), dont 8 dents néandertaliennes (N), 3 dents d'UPMH, et 22 dents de RMH (Tableau 1, page suivante).

L'échantillon comparatif de Cavallo-C comprend 38 dents fossiles (dM2), dont 11 dents de N, 4 dents d'UPMH, et 23 dents de RMH. Ces dents qui constituent les échantillons comparatifs présentent des stades d'usure très variés.

L'étude des deux dents de la Grotta del Cavallo porte d'une part sur l'analyse du contour dentaire (première étude de MG), et d'autre part sur la structure dentaire interne : épaisseur d'émail, et dimensions des différents tissus dentaires (deuxième étude de MG). Pour cette deuxième étude, seules les dents dont le stade d'usure était inférieur ou égal à 3 ont été utilisées (classification de Smith, 1984,[37]).

Ainsi, en fonction de leur niveau d'usure, certaines dents de l'échantillon ne seront utilisées que pour l'étude des contours dentaires, et d'autres seulement pour l'étude de la structure dentaire interne.

IV.2.3 Acquisition des données

L'étude de toutes les dents des différents échantillons a été réalisée au moyen d'un scanner industriel microtomographique basé sur le synchrotron : le « Viscom X8060 μ CT scanner », du laboratoire Micro-CT de l'université de Vienne.

La microtomographie aux rayons X est une technique d'imagerie qui permet de reconstituer le volume et l'image 3D d'un objet, à partir d'une série de radiographies 2D réalisées selon de nombreux angles de vue [38].

L'ensemble des images microtomographiques de chaque dent est aligné, de sorte que le plan cervical soit parallèle à l'axe x-y d'un système de coordonnées cartésiennes.

La forme 3D est créée numériquement de façon semi-automatique, par segmentation, extraction de contour et reconstruction de surface.

Certaines dents de l'échantillon présentent une usure trop importante pour que l'acquisition de leurs données se fasse directement. Les chercheurs ont dû utiliser la reconstitution fossile, avant de procéder à l'acquisition des données permettant l'étude de MG. Ainsi, les scientifiques ont eu recours, pour les dents usées, à une technique de reconstruction numérique de la ligne de contour dentaire.

TABLEAU 1 : Echantillon comparatif de dM1 et dM2 de N, UPMH, et RMH
(d'après Benazzi et al., 2011)[30]

Légendes : *taxon* : espèce ; *country* : pays d'origine du fossile ; *wear stage* : stade d'usure.

dM ¹				
Taxon	Specimen	Country	Source	Wear stage ^d
N	Engis 2 ^e	Belgium	NESPOS ^a	stage 4
	Krapina d181	Croatia	NESPOS ^a	stage 3
	Krapina d183	Croatia	NESPOS ^a	stage 3
	Pech-de-l'Azé I-R	France	Original data	stage 3
	Pech-de-l'Azé I-L	France	Original data	stage 3
	Roc de Marsal 1-R	France	NESPOS ^a	stage 3
	Roc de Marsal 1-L	France	NESPOS ^a	stage 3
	Subalyuk 2-R ^e	Hungary	Original data	stage 3
UPMH ^b	Brillenhöhle ^f	Germany	Original data	stage 3
	Dolni Vestonice 36-2	Czech Republic	Original data	unworn
	La Rochette	France	Original data	stage 3
RMH ^c	From Medieval and contemporary samples	France: 2 Germany: 11 Italy: 9	Original data	Unworn: 5 Stage 1: 3 Stage 2: 0 Stage 3: 14
dM ²				
Taxon	Specimen	Country	Source	Wear stage ^d
N	Krapina d185	Croatia	NESPOS ^a	unworn
	Krapina d186	Croatia	NESPOS ^a	unworn
	Krapina d187 ^e	Croatia	NESPOS ^a	stage 3
	Krapina d188	Croatia	NESPOS ^a	unworn
	Krapina d189 ^e	Croatia	NESPOS ^a	stage 3
	Krapina d190	Croatia	NESPOS ^a	stage 1
	Pech-de-l'Azé I-R	France	Original data	stage 1
	Pech-de-l'Azé I-L	France	Original data	stage 1
	Roc de Marsal 1-R	France	NESPOS ^a	unworn
	Roc de Marsal 1-L	France	NESPOS ^a	unworn
	Subalyuk 2-L	Hungary	Original data	stage 1
UPMH	Dolni Vestonice 36-3	Czech Republic	Original data	stage 1
	La Rochette	France	Original data	stage 2
	Pavlov 6 ^e	Czech Republic	Original data	stage 4
	Pavlov 12 ^e	Czech Republic	Original data	stage 6
RMH	From Medieval and contemporary samples	France: 2 Germany: 10 Italy: 11	Original data	Unworn: 5 Stage 1: 9 Stage 2: 6 Stage 3: 3

En effet, le contour de certaines dents a été modifié post-mortem par des phénomènes d'usure, de fêlure ou de fracture. Les chercheurs ont alors utilisé des techniques de CAD (ou Computed Aid Design), qui permettent de reconstituer les zones de contour manquantes (Figure 11).

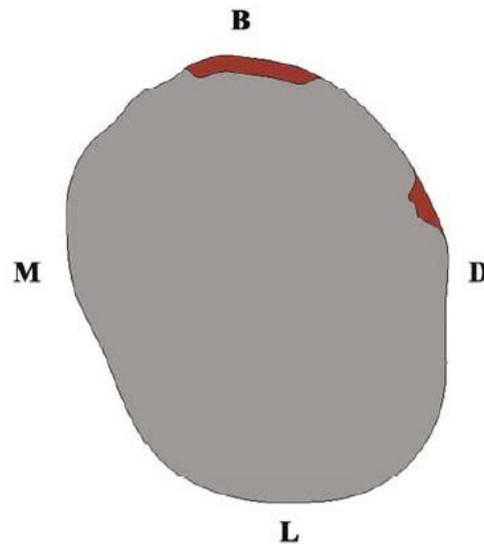


Figure 11 : Exemple de reconstitution fossile virtuelle 2D, du contour coronaire d'Engis 2 (une dM1 de Néandertalien), d'après Benazzi et al., 2011 [30]

Légendes : B : buccal (ou vestibulaire) ; D : distal ; L : lingual ; M : mésial.

Le contour coronaire original de la dent (c'est-à-dire avant reconstitution) est représenté en gris. Les parties reconstituées sont représentées en rouge.

Du côté distal, la partie manquante a été reconstruite en utilisant une interpolation de courbe. Du côté vestibulaire (B sur la figure), la fracture amélaire a été virtuellement restaurée, en se basant sur la forme du contour dentinaire qui a été dupliqué, en prenant en compte l'épaisseur d'émail manquant.

Il s'agit d'un parfait exemple d'application de la reconstitution fossile au service de la MG.

IV.3 Analyse des contours dentaires par MG

La première approche de MG repose sur l'étude du contour de la couronne dentaire :

- Pour la comparaison avec Cavallo-B, le contour coronaire des dM1 de l'échantillon de comparaison est utilisé (Cavallo-B étant peu usée).

- Pour la comparaison avec Cavallo-C, qui présente une importante usure occlusale et interproximale, c'est le contour cervical des dM2 de l'échantillon qui est étudié.

Les variations de forme des groupes de dents sont évaluées par une analyse en composantes principales (PCA).

Dans le cadre de cette première étude de MG (basée sur l'analyse de la forme des contours dentaires), la PCA a été utilisée sur les coordonnées Procruste des lignes de contour coronaires pour les dM1 de l'échantillon, et des lignes de contour cervical pour les dM2 de l'échantillon.

IV.3.1 Contour coronaire de Cavallo-B (dM1)

Concernant le contour coronaire de dM1, les deux premières composantes principales (PCs) expriment à elles seules 63% de la variance totale (Figure 12, page suivante).

On utilisera donc PC1 et PC2 pour l'analyse de la conformation des dM1 de l'échantillon.

PC1 (axe des abscisses sur la figure 12) exprime à elle seule 42.7% de la variance totale. Elle est discriminante puisqu'elle sépare nettement les N (contour plus ovoïde) des RMH ; à l'inverse de PC2.

RMH et UPMH présentent un contour plus irrégulier, du fait de la présence d'un tubercule molaire bien marqué (le tubercule de Zuckerland), de la cuspide vestibulo-distale, et d'une constriction générale de la dent dans le sens disto-lingual.

Cavallo-B est située dans la zone de variabilité anatomique de l'échantillon des hommes modernes (RMH). En effet, l'étoile rouge représentant Cavallo-B est située dans l'enveloppe de points des RMH.

Cependant ce graphique n'est pas suffisant pour pouvoir affirmer avec certitude que Cavallo-B est une dent d'*Homo sapiens*. Pour cela, les chercheurs utilisent des outils statistiques, tels que l'analyse discriminante quadratique (QDA), et la probabilité postérieure (Ppost).

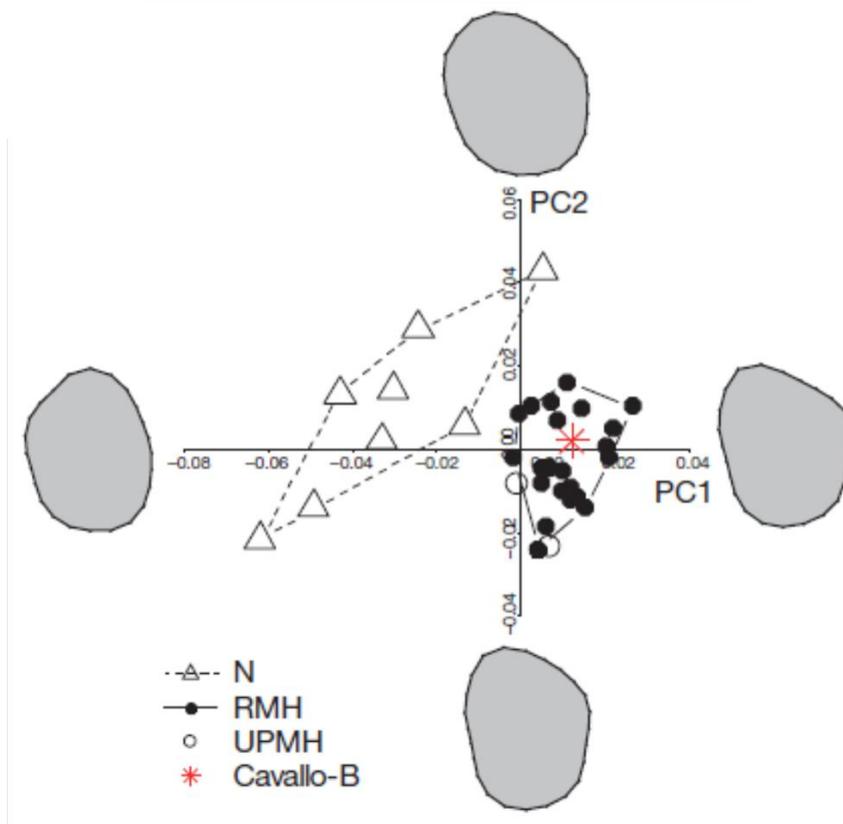


Figure 12 : Représentation graphique par PCA des différences de forme (contours coronaires) des dm1 de l'échantillon (d'après Benazzi et al., 2011)[13]

L'étoile rouge représente la dent Cavallo-B. Chaque point représente un élément de l'échantillon, et plus deux points sont proches, plus leur forme est similaire.

Le contour coronaire est dessiné à l'extrémité de chaque axe, et déformé selon la direction de la PC.

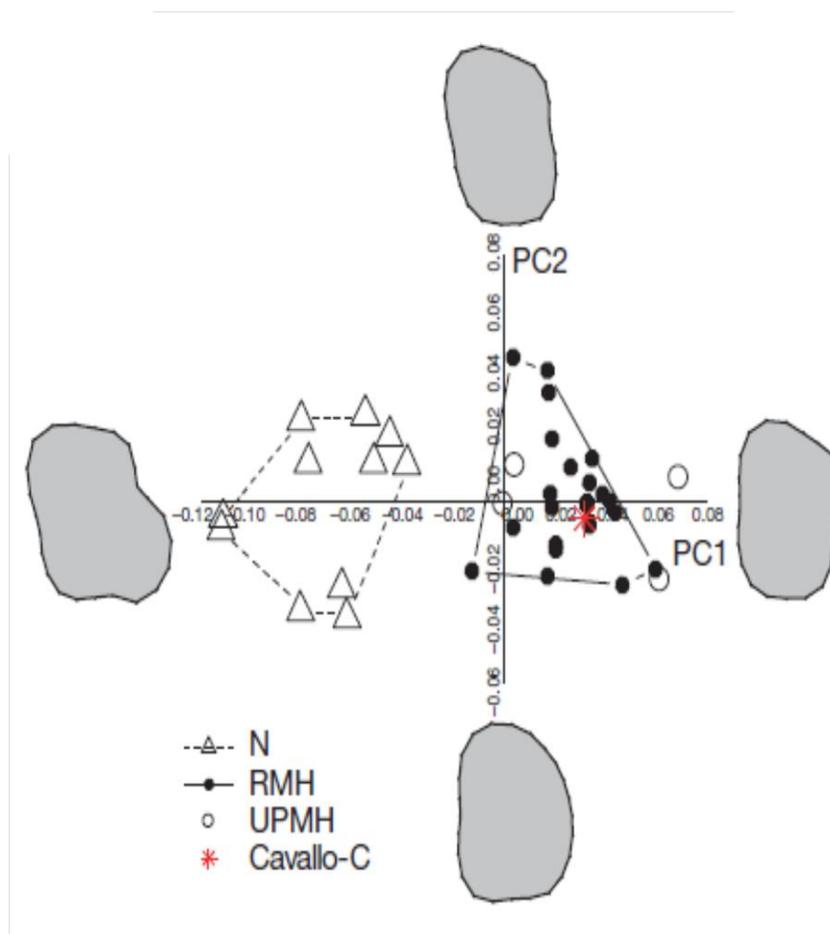
Ici, l'analyse discriminante quadratique de PC1 valide l'hypothèse de l'appartenance de Cavallo-B au groupe RMH, avec une probabilité postérieure de 0,90.

La validation par ces deux techniques statistiques associées (ou validation croisée) permet d'attribuer la dent Cavallo-B à un *Homo sapiens*, avec un haut niveau de certitude.

IV.3.2 Contour cervical de Cavallo-C

Concernant le contour cervical de dm2, les deux premières PCs (PC1 et PC2) expriment à elles seules environ 84% de la variance totale (Figure 13).

PC1 exprime 71,4% de la variance totale et sépare clairement les N et les RMH. Les dm2 de N présentent un contour cervical en forme de losange ; à la différence de RMH et UPMH qui présentent un contour cervical presque carré.



Cavallo-C est clairement placée dans la zone de variabilité anatomique des hommes modernes (RMH). De plus, La validation croisée de la QDA des deux premières PCs permet de classer Cavallo-C comme un RMH, avec une probabilité postérieure égale à 0,90. Cavallo-C est donc également une dent d'*Homo sapiens*.

IV.4 Etude de la structure dentaire interne par MG

IV.4.1 AET et RET

La deuxième méthode de MG s'intéresse à la structure interne des dents (Figure 14). Elle va analyser l'épaisseur de l'émail (2D), ainsi que les dimensions des autres tissus dentaires tels que l'aire amélaire, l'aire de dentine coronaire (qui inclut la pulpe coronaire), et la longueur de la jonction amélo-dentinaire (JAD).

Deux critères sont calculés : l'AET (épaisseur moyenne d'émail) et la RET (épaisseur d'émail relative) :

$AET = \text{aire du plafond d'émail} / \text{longueur de la JAD}$;

$RET = AET / \text{racine carrée de l'aire de dentine coronaire}$.

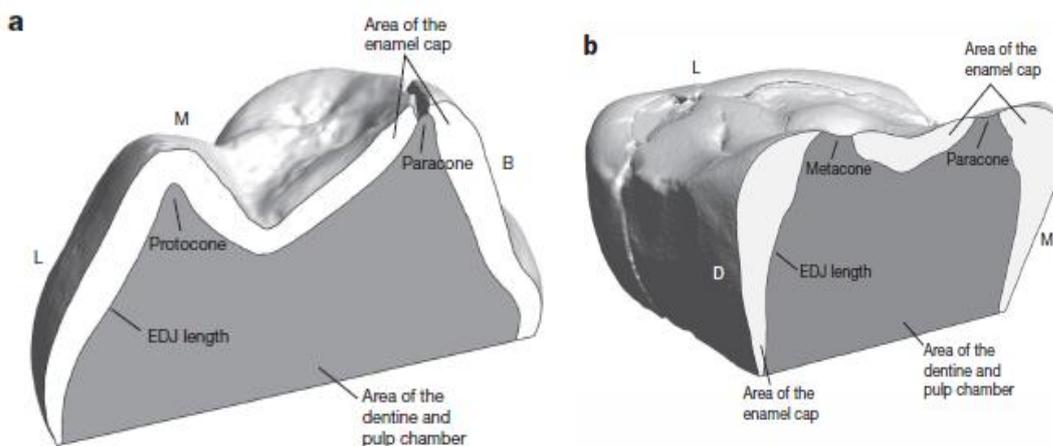


Figure 14 : Coupes transversales de Cavallo –B et Cavallo-C : étude de l'épaisseur bidimensionnelle de l'émail (d'après Benazzi et al., 2011)[13]

a : coupe transversale vestibulo-linguale de Cavallo-B

b : coupe transversale mésio-distale de Cavallo-C

Légendes : B : buccal, ou vestibulaire ; L : lingual ; M : mésial ; D : distal ; EDJ length : jonction émail-dentine ; area of enamel cap : zone amélaire ; area of the dentine and pulp chamber : chambre pulpaire et zone dentinaire.

L'AET et la RET sont deux facteurs taxonomiques discriminants très efficaces pour distinguer une dent néandertalienne, d'une dent d'homme moderne. En effet, les molaires d'un Néandertalien présentent une épaisseur d'émail significativement plus mince, relativement au volume dentinaire. Les valeurs d'AET et de RET sont donc plus faibles pour les *H.neanderthalensis*, par rapport à celles des Hommes modernes.

IV.4.2 Analyse de la structure dentaire interne de Cavallo-B

La structure dentaire interne de Cavallo-B est comparée à un échantillon de dM1 de N, UPMH, et RMH (Tableau 2).

TABLEAU 2 : Comparaison des valeurs d'AET et RET de Cavallo-B et Cavallo-C avec les échantillons de dM1 et dM2 (d'après Benazzi et al., 2011) [13]

Ce tableau récapitule les valeurs d'AET et de RET de Cavallo-B, Cavallo-C, et de l'ensemble des échantillons de dM1 et dM2. L'écart-type est indiqué entre parenthèses.

Dents	Espèces	Stades d'usure	Nombre de dents	AET (mm)	RET (indice)
dM1	Cavallo-B	0	1	0.69	11.80
	N	3	6	0.40 (0.03)	7.17 (0.54)
	UPMH	3	2	0.51 (0.01)	9.56 (0.13)
	RMH	3	14	0.47 (0.03)	9.12 (0.67)
	UPMH	0	1	0.56	10.36
	RMH	0-1	8	0.51 (0.06)	9.96 (0.96)
dM2	Cavallo-C	5	1	0.84	14.28
	N	0-1	9	0.63 (0.04)	10.89 (0.84)
	UPMH	1-2	2	0.97 (0.15)	17.93 (1.40)
	RMH	0-3	23	0.73 (0.08)	13.84 (1.53)

L'ensemble des dM1 de N présente un stade 3 d'usure, ce qui n'est pas le cas pour les dM1 d'UPMH et RMH. Ainsi, pour faciliter les comparaisons, l'échantillon des dM1 d'*Homo*

sapiens (RMH et UPMH) a été divisé en deux sous-groupes : dM1 au stade d'usure < ou égal à 1, et dM1 au stade d'usure 3.

Les résultats montrent que les valeurs d'AET et de RET de dM1 de N sont significativement plus basses que celles des *Homo sapiens* (RMH et UPMH), et ce pour un même stade d'usure.

Cavallo-B est tout d'abord comparé aux dM1 d'*Homo sapiens* peu usées :

Les valeurs d'AET et de RET de Cavallo-B sont supérieures aux valeurs les plus hautes calculées pour les dM1 non usées de RMH et UPMH.

Puis Cavallo-B est comparé aux groupes de dM1 présentant une usure marquée :

Le coefficient entre les valeurs de RET d'une dent non usée, et d'une dent présentant un stade 3 d'usure est d'environ 0,80 chez l'homme moderne. Ainsi, on peut supposer que si Cavallo-B avait été usée jusqu'au stade 3, elle aurait une valeur de RET d'environ 11. Cette valeur extrapolée est toujours très loin des gammes de valeurs de RET des N, et reste plus proche des valeurs les plus hautes de RET des dM1 d'*Homo sapiens*.

Ces résultats suggèrent l'appartenance de Cavallo-B à un *Homo sapiens* moderne, plutôt qu'à *Homo neanderthalensis*, sans pour autant le confirmer de façon certaine.

IV.4.3 Analyse de la structure dentaire interne de Cavallo-C

La structure dentaire de Cavallo-C est comparée à un échantillon de dM2 de N, UPMH, et RMH (Tableau 2, p.40).

Les résultats montrent que les valeurs de RET de dM2 d'*Homo neanderthalensis* sont significativement plus basses, que celles des *Homo sapiens* (RMH et UPMH).

Ce sont les dM2 des UPMH qui présentent les valeurs de RET et d'AET les plus élevées de tout l'échantillon des dM2.

Cavallo-C est la dent la plus usée de l'échantillon des dM2, avec un stade 5 d'usure. C'est pourquoi, ses valeurs de RET et d'AET sont plutôt inférieures à ce qu'on pourrait attendre pour la même dent sans usure.

Les valeurs de RET et d'AET de Cavallo-C sont néanmoins classées parmi les plus élevées de l'échantillon.

L'analyse discriminante quadratique de la RET de dM2, permet de classer Cavallo-C comme appartenant à un Homme moderne, avec une probabilité postérieure de 0,90. Cette étude de MG confirme ici l'appartenance de Cavallo-C à *Homo sapiens*, à partir de l'analyse des tissus dentaires internes.

IV.5 Conséquences et perspectives [39-40-41-42]

Les deux études de MG, réalisées sur Cavallo-B et Cavallo-C, convergent vers la même conclusion : ces dents lactéales étaient celles d'un *Homo sapiens*, et non d'un *Homo neanderthalensis*. En effet, la morphologie générale des deux dents présente davantage de similitudes avec les premiers hommes modernes, qu'avec les Néandertaliens. De plus, l'épaisseur relative émail /dentine est également plus proche des caractéristiques des *Homo sapiens*.

Ces résultats ne sont pas anecdotiques car ils remettent en cause un certain nombre de « dogmes » paléoanthropologiques.

Contrairement à l'idée généralement admise selon laquelle toutes les industries lithiques de transition étaient du fait d'*Homo neanderthalensis*, les spécimens d'industrie uluzzienne de la Grotta del Cavallo sont ici attribués à *Homo sapiens*. Les industries de transition ne sont donc pas toutes d'origine néandertalienne. L'ensemble des spécimens relatifs à ces industries devra donc être réétudié.

De plus, la nouvelle datation radiocarbone par spectrométrie de masse associée à la stratigraphie des fossiles de la Grotta del Cavallo, indique que Cavallo-B et Cavallo-C sont les plus anciens fossiles d'*Homo sapiens* actuellement découverts en Europe, qui dateraient de - 43 000 à -45 000 ans. Ce résultat révèle que les Hommes modernes se sont dispersés rapidement, et sont arrivés en Europe il y a 43 000 à 45 000 ans, soit 3 000 à 5 000 ans plus tôt que la période jusqu'alors retenue. En effet, avant cette découverte, les plus anciennes preuves de la présence d'*H. sapiens* en Europe dataient de -40 000 ans. La datation radiocarbone par spectrométrie de masse de huit coquillages, suivant une nouvelle

approche méthodologique, a permis de conclure que Cavallo-B et Cavallo-C sont les fossiles d'hommes modernes les plus anciens actuellement découverts en Europe.

Ainsi, *Homo sapiens* et *Homo neanderthalensis* étaient tous deux présents en Europe de -45 000 ans, jusqu'à l'extinction d'*Homo neanderthalensis* vers -30 000 ans. Cette période de cohabitation, supérieure à 10 000 ans, serait donc beaucoup plus longue que ce qui était admis jusqu'alors (soit 3 000 à 5 000 ans de plus).

Cette étude renforce également la théorie selon laquelle *Homo sapiens* serait arrivé en Europe par une route méditerranéenne, c'est-à-dire par le Sud.

En effet, tout indique que ces *H. sapiens* « pionniers » ont suivi un itinéraire depuis l'Asie vers l'Europe, en traversant les Balkans et l'Italie. Ils seraient donc passés par le sud-est plutôt que par la voie danubienne, plus septentrionale, comme le pensait jusqu'alors la communauté scientifique.

Ces conclusions dont les conséquences sont particulièrement importantes pour la lecture et la compréhension du comportement d'*Homo sapiens* et d'*Homo neanderthalensis* proviennent pourtant de peu de fossiles.

Cet exemple illustre donc parfaitement les possibilités qu'offre aujourd'hui l'analyse par MG du matériel dentaire archéologique, et ouvre ainsi la voie à de nombreuses études paléanthropologiques.

CONCLUSION

L'utilisation des techniques de MG en paléanthropologie répond aujourd'hui aux standards de la recherche scientifique : elle autorise une excellente reproductibilité, du fait de l'utilisation de méthodes informatisées, une analyse statistique fiable, et une précision remarquable.

L'analyse morphologique des spécimens dentaires n'a jamais été aussi pointue qu'avec la MG, et les perspectives d'études qu'elle offre sont de plus en plus importantes.

Cependant, son niveau de complexité restreint encore à ce jour son utilisation : formation longue des opérateurs, maîtrise de logiciels spécifiques, compréhension des statistiques,... L'utilisation optimale de cette méthode sera donc nécessairement le fait d'équipes pluridisciplinaires, à l'instar de l'équipe de Benazzi S. qui a étudié la Grotta del Cavallo.

L'étude des fossiles de la Grotta del Cavallo illustre bien l'intérêt majeur que représente la MG en paléanthropologie dentaire. L'analyse fine de la morphologie de ces deux dents déciduales par MG, en permettant leur attribution à *H.sapiens* plutôt qu'à *H.neanderthalensis*, a remis en cause un certain nombre de « dogmes » paléanthropologiques admis jusqu'alors par la communauté scientifique. Grâce à ces résultats, on sait aujourd'hui que les industries de transition ne sont pas toutes d'origine néandertalienne, et que l'Homme moderne est arrivé en Europe plus tôt, et par le sud. La cohabitation entre *H.sapiens* et *H.neanderthalensis* aurait été bien plus longue que ne le suggéraient les précédentes études, et surtout plus riche en échanges culturels. Ces importantes conclusions proviennent pourtant de peu de fossiles...

Ainsi, la MG a déjà considérablement modifié l'étude de l'évolution humaine. Cependant, son application pourrait être encore optimisée. Ainsi, son intégration à la reconstruction fossile, l'anatomie fonctionnelle, la génétique quantitative, et la reconstruction phylogénétique représentent les principales perspectives de cette technique aujourd'hui efficace, et qui semble encore vouée à l'évolution. Un principe que Darwin n'aurait pas renié...

BIBLIOGRAPHIE

- [1] Malfroy-Camine L. *Intérêt de l'étude maxillo-dentaire dans la détermination spécifique des Hominidés fossiles : étude du crâne KNM-ER 1805*. Thèse d'exercice : Odontologie : Lyon 1 ; 2007.
- [2] Baab KL, McNutly KP, Rohlf FJ. The Shape of Human Evolution : A Geometric Morphometrics Perspective. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*. 2012 ; 21 (4) : 151-165. Epub 2012 août 20
- [3] Frédérick B. *Etude de la diversité trophique des poissons demoiselles (Perciformes, Pomacentridae) par l'examen des variations du squelette céphalique à partir de leur vie récifale*. Thèse de doctorat : Morphologie Fonctionnelle et Evolutive : Faculté des Sciences de l'Université de Liège, 2008-2009
- [4] Adams DC, Rohlf FJ, Slice DE. Geometric morphometrics : ten years of progress following the 'revolution'. *Italian Journal of Zoology*. 2004 ; 71 : 5-16
- [5] Perrard A. *Systématique et morphométrie géométrique : L'évolution de la nervation alaire au sein du genre Vespa (Hyménoptères : Vespidés)*. Thèse de doctorat : Histoire Naturelle : Museum National d'Histoire Naturelle, Ecole doctorale « sciences de la nature et de l'homme » ; 2012
- [6] Bookstein Fred L. *Morphometric tools for landmark data: geometry and biology*. 2e éd. Cambridge : Cambridge University Press ; 1991
- [7] Kendall DG, Barden D, Carne TK, Le H. *Shape and Shape Theory*. New-York : Wiley ; 1999. Wiley Series in Probability and Statistics.

[8] Gómez-Robles A, Martínón-Torres M, Bermúdez de Castro JM, Prado L, Sarmiento S, Arsuaga JL. Geometric morphometric analysis of the crown morphology of the lower first premolar of hominins, with special attention to Pleistocene Homo. *Journal of Human Evolution*. 2008 ; 55 (4) : 627–638

[9] Guipert G. *Reconstitution et Position Phylétique des Restes Crâniens de l'Homme de Tautavel (Arago 21-47) et de Biache-Saint-Vaast 2, Apports de l'Imagerie et de l'Analyse Tridimensionnelles*. Thèse de doctorat : Paléontologie Humaine : Faculté des Sciences et Techniques de l'Université Paul Cézanne Aix-Marseille III ; 2005

[10] Andrieux P, Hadjouis D, Dambricourt-Malassé A. Colloque international (1999 ; Créteil, France). *L'identité humaine en question. Nouvelles problématiques et nouvelles technologies en paléontologie humaine et en paléoanthropologie biologique*. Paris : Editions Artcom' ; 2000. Collection Paléoanthropologie et Paléopathologie osseuse

[11] Gómez-Robles A, Olejniczak AJ, Martínón-Torres M, Prado-Simón L, Bermúdez de Castro JM. Evolutionary novelties and losses in geometric morphometrics : a practical approach through hominin molar morphology. *Evolution*. 2011 ; 65 (6) : 1772-1790. Epub 2011 mars 4

[12] Evin A, Baylac M, Pons JM, Cornette R. Apports de la morphométrie géométrique à l'étude du crane de chauves-souris : l'exemple d'un complexe d'espèces du genre *Myotis*. *Symbiose*. 2008 ; 21 : 7-9

[13] Benazzi S, Douka K, Fornai C, Bauer CC, Kullmer O, Svoboda J, et al. Early dispersal of modern humans in Europe and implications for Neanderthal behavior. *Nature*. 2011 ; 479 : 525-528. Epub 2011 novembre 2

[14] CNRS. Pôle morphométrie. <http://morpho.univ-lyon1.fr> (consulté le 03.06.2014)

[15] Manuel de l'évolution biologique. L'anatomie comparée.
<http://www.evolution-biologique.fr/wp-content/uploads/23-anatomie.pdf>
(consulté le 31.05.14)

[16] Hladik CM, Pasquet P. Évolution des comportements alimentaires : adaptations morphologiques et sensorielles. *Bulletins et Mémoires de la Société d'anthropologie de Paris*. 1999 ; 11 (3-4) : 307-332

[17] Hominidés.com. Alimentation préhistorique.
<http://www.hominides.com/html/dossiers/alimentation-prehistoire-nutrition-prehistorique.php> (consulté le 14.05.2014)

[18] Delluc G, Delluc B, Roques M. *La nutrition préhistorique*. Périgueux : Pilote 24 ; 1995.

[19] CORDIS (Service Communautaire d'Information sur la Recherche et le Développement). Des scientifiques découvrent l'évolution des crânes.
http://cordis.europa.eu/news/rcn/34197_fr.html (consulté le 31/05/2014)

[20] Martínez-Abadías N, Esparza M, Sjøvold T, González-José R, Santos M, Hernández M. Pervasive genetic integration directs the evolution of human skull shape. *Evolution*. 2012 ; 66 (4) : 1010-1023. Epub 2011 novembre 21

[21] GDR CNRS 2474. Symposium (3 ; 2003 ; Paris). Morphométrie et Evolution des Formes.
<http://gdr-mef.univ-lyon1.fr/SMEF3.pdf> (consulté le 31.05.14)

[22] Baab KL, McNulty KP, Harvati K. *Homo floresiensis* contextualized: a geometric morphometric comparative analysis of fossil and pathological human samples. *Plos One*. 2013 ; 8 (7) : e69119

[23] Hominidés.com. *Homo floresiensis*, une espèce à part entière.
<http://www.hominides.com/html/actualites/homo-floresiensis-etude-comparative-crane-0745.php> (consulté le 24.02.2014)

[24] Hominidés.com. Vialet A. Reconstitutions en paléoanthropologie. <http://www.hominides.com/html/references/reconstitution-crane-squelette-fossile.php> (consulté le 03.06.2014)

[25] Zollikofer CPE, Ponce de Leon MS. *Virtual reconstruction : a primer in computer assisted paleontology and biomedicine*. 1ère éd. New-York : Wiley ; 2005.

[26] Gunz P, Mitteroecker P, Neubauer S, Weber GW, Bookstein FL. Principles for the virtual reconstruction of hominin crania. *Journal of Human Evolution*. 2009 ; 57: 48-62

[27] Grine FE, Gunz P, Betti-Nash L, Neubauer S, Morris AG. Reconstruction of the Late Pleistocene human skull from Hofmeyr, South Africa. *Journal of Human Evolution*. 2010 ; 59 : 1-15

[28] Gröning F, Fagan MJ, O'Higgins P. The effects of the periodontal ligament on mandibular stiffness : a study combining finite element analysis and geometric morphometrics. *Journal of Biomechanics*. 2011 ; 44 (7) : 1304–1312. Epub 2011 février 2

[29] Sherwood RJ, McNulty KP. International Symposium of Biological Shape Analysis. Congrès (1 ; 2009 ; Tsukuba, Japon). Biological shape analysis: Proceedings of the 1st International Symposium. Singapore : Lestrel PE ; 2011. *World Scientific*.

[30] Benazzi S, Douka K, Fornai C, Bauer CC, Kullmer O, Svoboda J, et al. Early dispersal of modern humans in Europe and implications for Neanderthal behavior. *Nature*. 2011 ; 479 Suppl (Supplementary information) : S1-27

[31] Google Maps. Grotta del Cavallo. <https://www.google.fr/maps/place/Grotta+Del+Cavallo/@44.3966813,10.3363703,5z/data=!4m2!3m1!1s0x1346a1a00ec1c435:0xa0fc89598c6c8c7c> (consulté le 23.10.2014)

[32] Université de Vienne. Annamaria Ronchitelli. Homo sapiens arrived earlier in Europe than previously known. <http://medienportal.univie.ac.at/presse/aktuelle->

[pressemeldungen/detailansicht/artikel/homo-sapiens-arrived-earlier-in-europe-than-previously-known/](#) (consulté le 23.10.2014)

[33] Palma di Cesnola A. Datazione dell'Uluzziano col Metodo del C-14. *Rivista di Scienze Preistoriche*. 1969 ; 24 : 341-348.

[34] Kuhn SL, Pigati J, Karkanas P, Koumouzelis M, Kozłowski J, Ntinou M, et al. Radiocarbon dating results for the early Upper Paleolithic of Klissoura cave 1. *Eurasian Prehistory*. 2010 ; 7(2) : 37-46.

[35] Hominidés.com. Les cultures lithiques de la préhistoire.
<http://www.hominides.com/html/prehistoire/cultures-lithiques.php>
(consulté le 20.05.2014)

[36] De Mortillet G. *Essai d'une classification des cavernes et des stations sous abri, fondée sur les produits de l'industrie humaine. Matériaux pour l'histoire primitive et naturelle de l'homme*. 1869 ; tome 5 : 172-179

[37] Smith BH. Patterns of Molar Wear in Hunter-Gatherers and Agriculturalists. *American Journal of Physical Anthropology*. 1984 ; 63 : 39-56

[38] Novitom (société d'appareils d'imagerie). Microtomographie aux rayons X.
<http://www.novitom.fr/moyens-techniques-8/microtomographie-aux-rayons-x.html>
(consulté le 20.05.2014)

[39] Hominidés.com. Jean-Luc Voisin. Mais qui sont les responsables des industries de transition, Néandertaliens ou Hommes modernes ?
<http://www.hominides.com/html/actualites/uluzzien-neandertal-sapiens-europe-0515.php>
(consulté le 31.05.2014)

[40] Libération Sciences. Bensimon C. Sapiens montre ses dents.

http://www.liberation.fr/sciences/2011/11/24/sapiens-montre-ses-dents_776817

(consulté le 31.05.2014)

[41] Communiqués de presse du CNRS. L'Homme moderne arrivé en Europe plus tôt que prévu. <http://www2.cnrs.fr/presse/communique/2336.htm> (consulté le 31/05/2014)

[42] Le journal de la science. Revoy N. Homo sapiens est arrivé en Europe plus tôt que prévu. <http://www.journaldelascience.fr/homme/articles/homo-sapiens-est-arrive-en-europe-plus-tot-que-prevu-2380> (consulté le 20.05.14)

TABLE DES MATIERES

GLOSSAIRE ET ABREVIATIONS

INTRODUCTION.....	1
I. Généralités sur la morphométrie géométrique (MG).....	3
I.1 De la morphométrie « traditionnelle » à la morphométrie géométrique.....	3
I.1.1 Morphométrie « traditionnelle » : inconvénients et limites.....	3
I.1.2 Evolution vers la morphométrie géométrique.....	4
I.2 Les principaux concepts de morphométrie géométrique.....	4
I.2.1 Notion de « conformation géométrique ».....	4
I.2.2 Points-repères.....	5
I.2.3 Points glissants.....	6
I.3 Avantages et limites de la MG.....	8
I.3.1 Avantages.....	8
I.3.2 Limites.....	9
II. Grandes étapes de la MG.....	10
II.1 Collecte des données.....	10
II.1.1 Collecte des données en 2D.....	11
II.1.2 Collecte des données en 3D.....	11
II.1.3 Exemples de collectes de données à partir de matériel dentaire.....	11
II.2 Technique d'alignement des conformations géométriques ou superposition Procruste.....	12
II.2.1 Principes.....	12
II.2.2 Etapes.....	13
II.3 Analyse statistique et représentation graphique.....	15
II.3.1 Outils statistiques.....	15
II.3.2 Représentation graphique.....	16
III. Applications et évolution de la MG en paléontologie.....	18
III.1 Applications des méthodes de MG en paléontologie.....	18
III.1.1 Sujets d'étude de MG : exploration et test d'hypothèses.....	18
III.1.2 Domaines d'applications de la MG.....	19
III.1.2.1 Applications générales de la MG.....	19

III.1.2.2 Applications de la MG en paléanthropologie.....	19
III.2 Perspectives et défis de la MG en paléontologie	22
III.2.1 La reconstitution fossile.....	22
III.2.2 L'anatomie fonctionnelle.....	24
III.2.3 La génétique quantitative.....	24
III.2.4 La reconstruction phylogénétique.....	25
IV. Analyse de deux dents déciduales par MG : la Grotta del Cavallo.....	26
IV.1 Site archéologique.....	27
IV.1.1 Situation géographique.....	27
IV.1.2 Datations.....	29
IV.1.2.1 Datation radiocarbone.....	29
IV.1.2.2 Datation stratigraphique.....	29
IV.2 Analyse du matériel dentaire.....	31
IV.2.1 Description et morphologie.....	31
IV.2.2 Echantillons de comparaison.....	32
IV.2.3 Acquisition des données.....	33
IV.3 Analyse des contours dentaires par MG.....	36
IV.3.1 Contour coronaire de Cavallo-B.....	36
IV.3.2 Contour cervical de Cavallo-C.....	38
IV.4 Etude de la structure dentaire interne par MG.....	39
IV.4.1 AET et RET.....	39
IV.4.2 Analyse de la structure dentaire interne de Cavallo-B.....	40
IV.4.3 Analyse de la structure dentaire interne de Cavallo-C.....	41
IV.5 Conséquences et perspectives.....	42
CONCLUSION.....	44
BIBLIOGRAPHIE.....	45
TABLE DES MATIERES.....	51

METAIRIE Laure – Apports de la morphométrie géométrique à la paléoanthropologie dentaire

(Thèse : Chir. Dent. : Lyon : 2014.046)
N°2014 LYO 1D 046

A l'instar de la morphométrie « traditionnelle », dont elle dérive, la morphométrie géométrique (MG) est utilisée en biologie comparative, domaine étudiant les variations morphologiques entre les espèces. Ses objectifs sont d'une part, d'identifier les homologues ou les variations morphologiques entre différentes espèces, et ainsi de permettre l'attribution taxonomique des spécimens fossiles, et d'autre part de déterminer la phylogénie des espèces étudiées, c'est-à-dire d'établir les liens évolutifs entre ces espèces. En conséquence, la MG permet de mieux comprendre l'évolution à partir d'un ancêtre commun, telle que l'a décrit Charles Darwin dans la théorie de l'évolution.

Son application à la paléoanthropologie dentaire permet une comparaison précise et fiable de différentes dents, de même espèce ou d'espèces différentes. Ainsi, l'étude de la morphologie de dents fossiles par MG constitue une nouvelle source d'informations hautement qualitatives, permettant aujourd'hui une relecture des données paléo-odontologiques.

L'étude de deux dents déciduales de la Grotta del Cavallo illustre parfaitement l'utilité de la MG en paléoanthropologie dentaire. L'analyse fine de la morphologie de ces deux dents par MG, en permettant leur attribution à l'espèce *H. sapiens* plutôt qu'à *H. neanderthalensis*, a remis en cause un certain nombre de « dogmes » paléoanthropologiques admis jusqu'alors par la communauté scientifique, et a permis une meilleure connaissance de l'histoire commune de ces deux espèces.

Rubrique de classement : Anthropologie

Mots clés :

Paléontologie
Morphométrie géométrique
Dents fossiles

Keywords :

Paleontology
Geometric morphometrics
Fossil teeth

Jury :

Président :
Assesseurs :

Monsieur le Professeur Olivier ROBIN
Monsieur le Docteur Stéphane VIENNOT
Madame le Docteur Sophie VEYRE-GOULET
Madame le Docteur Aline DESOUTTER
Madame le Docteur Lise MALFROY-CAMINE

Nom de l'auteur :

Laure METAIRIE
laure.metairie@hotmail.fr