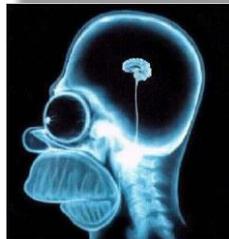


TD OSTEOLOGIE

L3VT

Année scolaire 2017 – 2018

Jean-Luc Voisin
(jeanlucvoisin2004@yahoo.fr)



REMARQUES

- *Ce document correspond au support du TD de novembre 2017 sur l'ostéologie pour les L3 de Paris VII (Diderot)
- *Le français et l'orthographe sont donc parfois aléatoires.
- *Les tableaux et figures appelés dans le texte se trouvent dans le polycopié téléchargeable sur ce site (<http://jeanlucvoisin.free.fr>).

TP L3 : OSTÉOLOGIE

Le but de ce TD est de mieux connaître les os, les cartilages et les dents, structures les plus souvent conservées en paléontologie, en dehors des cartilages. Il est, cependant, délicat de ne pas présenter les cartilages tant ces derniers et les os sont liés. Les os et les cartilages sont des tissus de soutien vivant qui ont la particularité de résister à de nombreuses contraintes (flexion, compression, etc.).

Je vais présenter à la fois les caractéristiques générales des os, des cartilages et des dents de Mammifères avec un regard particulier pour l'ostéologie humaine. J'aborderais, parfois, d'autres groupes actuels ou fossiles.

Le nombre d'os est très variable d'une espèce à une autre. L'homme adulte en possède normalement 206, mais ce nombre peut varier car certains os peuvent fusionner, surtout chez les personnes âgées, ou alors des os surnuméraires peuvent être présents (os acromial, os lambdatic, etc.). En outre, chez les jeunes enfants certaines structures osseuses, qui ne font qu'une à l'âge adulte, sont constituées de plusieurs os distincts. Par exemple, chez les enfants, l'os frontal est constitué de 2 os distincts : un frontal gauche et un droit, alors que chez l'adulte ces deux os ont fusionné. Il arrive parfois chez l'adulte que la suture entre les deux os, appelée suture métopique, ne fusionne pas. L'individu adulte possède alors deux os frontaux (**Projection**).

Le squelette des Tétrapodes se divise en deux parties :

- le squelette axial qui comprend le crâne, la colonne vertébrale et la cage thoracique
- le squelette appendiculaire qui comprend les ceintures et les membres.

Nous commencerons par aborder les caractéristiques des tissus de soutien en générales avant d'étudier les cartilages. Nous poursuivrons par les os où nous insisterons sur l'aspect cellulaire mais aussi sur la morphologie osseuse. Nous terminerons rapidement par les dents qui sont les restes le mieux conservés dans le registre fossile.

I.) Les caractéristiques biochimiques des tissus de soutien

Les tissus de soutien, dont font partis les cartilages et les os, sont des tissus mésenchymateux. C'est-à-dire qu'ils sont caractérisés fondamentalement par des cellules anastomosées séparées par une matrice extracellulaire comprenant (Figure 1) :

- Les **fibres conjonctives** constituées de fibres de collagènes et de fibres élastiques, le plus souvent de l'élastine.
- Une **substance fondamentale amorphe** dans laquelle sont noyées les fibres conjonctives.

a) Les fibres conjonctives

Les **fibres conjonctives** (collagènes et élastine) résultent de la polymérisation extracellulaire de protéines précurseurs (tropocollagène, tropoélastine) sécrétées par les cellules mésenchymateuses.

Formation du collagène (Figure 3, Tableau 1)

Le tableau 1 donne la liste de tous les types de collagène connus ainsi que leurs gènes

associés et leurs fonctions (certains, comme le collagène XX, n'ont pas de fonction connues).

Étape 1 : les caractéristiques du tropocollagène. Le tropocollagène est formé de 3 chaînes α gauche qui s'assemblent en triple hélice droite. La structure primaire des chaînes α est constituée d'environ 1000 acides aminés qui sont caractérisés par une succession de triplet Glycine-X-Y. Les groupes X et Y pouvant être n'importe quel acide aminé mais le plus souvent l'acide aminé X est une proline et le Y une hydroxyproline¹. Un autre acide aminé fréquent est l'hydroxylysine. L'hydroxyproline réalise des liaisons hydrogène avec l'eau et l'hydroxylysine réalise des liaisons covalentes avec les glucides.

Étape 2 : les fibrilles de collagène. Les molécules de tropocollagène s'assemblent côte à côte mais avec un décalage de 67 nm, jusqu'à s'assembler en une fibrille de 50 nm de diamètre. Les fibrilles présentent une alternance de phase sombre et claire due à l'espacement et au décalage des fibres de tropocollagène. L'espace laissé libre entre deux molécules de tropocollagène est occupé par de l'hydroxyapatite. L'assemblage de plusieurs fibrilles forme une fibre de collagène.

Les fibres de collagènes se présentent soit sous forme de gros cordons de 1 à 12 μm d'épaisseur, soit sous forme de petites fibres disposées en réseau.

L'élastine

Les fibres élastiques, d'un diamètre de 0,2 à 1 μm de diamètre, se disposent en réseau et sont constituées, chez la majeure partie des Tétrapodes, d'une protéine : l'élastine (**Tableau 2**).

b) La substance fondamentale

La substance fondamentale est un gel polysaccharidique hydraté, constitué de deux types de macromolécules :

- les **glycosaminoglycanes** (Figure 2) qui sont des polysaccharides (ou protéoglycanes) non branchés, tels que l'acide hyaluronique ou les chondroïtes sulfates, pouvant se lier à des protéines (sauf l'acide hyaluronique) ; le *type de glycosaminoglycane dépend du tissu* (conjonctif, cartilage, etc.),
- la **fibronectine** qui est une glycoprotéine qui favorise l'adhérence et la migration cellulaire.

La nature chimique, la consistance et les propriétés de la substance fondamentale permettent de distinguer 3 grands types de tissus squelettiques :

- les **tissus conjonctifs**, caractérisés par une substance fondamentale qui reste molle,
- les **tissus cartilagineux**, caractérisés par une substance fondamentale ferme et élastique,
- les **tissus osseux** caractérisés par une substance fondamentale qui se calcifie et devient dure.

¹ En l'absence d'hydroxyproline, la triple hélice de tropocollagène est très instable à température ambiante et ne se forme pratiquement pas à la température corporelle. L'hydroxylation de la proline, qui a lieu dans le réticulum endoplasmique, dépend de l'acide ascorbique (un cofacteur de l'enzyme prolyl hydroxylase). Ainsi, une carence en vitamine C conduit à une mauvaise synthèse du collagène, ce qui entraîne la fragilité des vaisseaux sanguins, des tendons et de la peau. Ce sont les symptômes du **scorbut**. Cette maladie a été très répandue chez les marins du XVe au XVIIIe siècle et fut combattue grâce à l'introduction d'aliments riches en vitamine C. Le scorbut est une pathologie connue par l'humanité depuis longtemps et sa 1^{ère} description remonte à 1600 avant notre ère dans le papyrus d'Ebers. La plupart des Mammifères sont capables de synthétiser la vitamine C dans leur foie ou dans leurs reins alors que la majorité des primates (dont l'être humain), le cochon d'Inde ainsi que certains oiseaux et poissons en sont incapables.

II.) Les cartilages

Les cartilages sont donc des tissus mésenchymateux conjonctifs, c'est-à-dire que ce sont des tissus dont les cellules sont séparées par de la matrice extracellulaire. Les cartilages ont la particularité d'être des tissus non innervés et non vascularisés. Les cellules produisant le cartilage, ou *chondrocytes*, sont noyées dans la matrice extracellulaire et ne présentent pas de contact entre elles, contrairement aux *ostéocytes* (voir plus bas). Les cartilages sont résorbés par les des cellules particulières : les *chondroblastes*.

Les *cartilages* se forment à partir d'un *mésenchyme embryonnaire* (Figure 1). Les *cellules mésenchymateuses* se *transforment* en *chondrocytes* et sécrètent une matrice extracellulaire très riche en glycosaminoglycane (protéoglycanes), en particulier en chondroïtine sulfates (Figure 2), et en différents types de *collagène*, en particulier le *type II* (Figure 3, Tableau 1). Les *glycosaminoglycanes* sont responsables de la *dureté* et de *l'élasticité* des cartilages. Les chondrocytes perdent au cours de leur différenciation leurs relations cytoplasmiques.

La majorité des chondrocytes se divisent durant toute la vie de l'individu même si dans certains cartilages, en particulier les cartilages articulaires des mammifères, seul 1% de la population de chondrocytes se divise et donc peut se régénérer.

Le *cartilage des Mammifères* peut se subdiviser en *3 types* (si on tient comptes de tous les Vertébrés, dont les lamproies, la diversité des cartilages augmente considérablement) en fonction de leurs caractéristiques histologiques et biochimiques :

- **Cartilage hyalin** qui est caractérisé par une matrice composée majoritairement de glycosaminoglycannes. Chez les Mammifères ce cartilage se trouve chez l'embryon comme structure primaire des os enchondraux. Chez l'adulte il forme, notamment, le cartilage articulaire. Ce cartilage est essentiellement composé de *collagène de type II* et *XI*.
- **Cartilage élastique** est caractérisé par des fibres élastiques et des fibres de collagènes *de type II*. Il est de couleur *jaunâtre*. Il est caractéristique de structure comme le pavillon de l'oreille externe.
- **Cartilage fibreux** ou « **fibrocartilage** » est riche en collagène de *type I*, dense et orienté selon les forces de tension (en faisceaux ou entrecroisés). Ce cartilage est très résistant aux tractions. On le trouve sur la périphérie des disques intervertébraux (le centre étant occupé par une structure gélatineuse) ainsi que sur les zones d'attachements des ligaments et des tendons sur l'os.

Les cartilages existent chez tous les Vertébrés, et chez certains, comme les Chondrichthyens (Requins, Raies et Chimères) et les Chondrostéens (Esturgeons, Béluga (*Huso huso*)², poissons spatules, etc.), il remplace totalement ou presque totalement le squelette osseux. Il existe aussi chez de nombreux invertébrés (Céphalopodes, etc.).

La plupart des cartilages sont entourés par une fine membrane cellulaire richement vascularisée : le périchondre. Ce tissu assure la nutrition et la croissance du cartilage voisin.

²Ne pas confondre avec l'autre Béluga aussi appelé baleine blanche (*Delphinapterus leucas*) qui a donc un squelette osseux comme tous les Mammifères.

Attention

Les cartilages *hypertrophiés* et *sériés* (Figure 3 bis) sont des cartilages hyalins particulier que l'on trouve dans les cartilages de *conjugaison*. Ces derniers permettent la *croissance* des os longs par ossification enchondrale (voir plus bas).

III.) Les tissus osseux

Les os constituent le tissu de soutien majeur chez l'homme. C'est une structure extrêmement résistante et légère. En effet, lors de la course, les os du genou peuvent supporter jusqu'à cinq fois la masse du coureur et pourtant ils représentent moins de 20% de la masse totale de l'individu. Une barre d'acier réalisant les mêmes performances pèserait 4 à 5 fois plus que le squelette humain.

Chez les Mammifères, il y a deux types de tissus osseux (Tableau 3) :

- Les os immatures ou *os réticulaires*
- Les os matures ou *lamellaires*

Les tissus osseux réticulaires se mettent en place lors du développement embryonnaire et correspond au premier type de tissus osseux à se mettre en place. Ils sont rapidement remplacés par de l'os mature ou lamellaire, le seul type d'os dont nous parlerons ici.

Par ailleurs, les os ont des fonctions très diverses. On considère actuellement que les os :

- **Supportent** le poids du corps,
- **Protègent** les organes vitaux (cerveau, moelle épinière, cœur, poumons, organes des sens, etc.),
- Servent de point **d'attachement** pour les ligaments et les muscles,
- Sont un **réservoir de calcium** et de **phosphore**,
- Ont un rôle important dans la **régulation** de l'**homéostasie minérale**,
- **Hébergent**, pour certains d'entre eux, les **tissus hématopoïétiques** (uniquement chez les Mammifères),
- Ont un **rôle endocrinien** avec notamment la libération de deux hormones, le **FGF-23** (Fibroblast Growth Factor 23) et l'**ostéocalcine**.

a) Organisation macroscopique des tissus osseux lamellaires

Les os lamellaires sont ainsi nommés car ils sont composés de tissus osseux organisés en lamelles parallèles à la surface de l'os et concentriques (voir plus bas).

Au niveau macroscopique on peut diviser les *os lamellaires* en **deux** catégories :

- L'**os cortical**, dense ou compacte,
- L'**os spongieux** ou trabéculaire

Ces types osseux ne se distinguent pas uniquement par leur porosité différente mais aussi par leur localisation et leur fonction, comme nous le verrons plus loin.

+) L'os cortical ou compact

L'os cortical est caractérisé par une structure morphologique très compacte. Ainsi, ce type d'os ne peut être nourri par diffusion à partir des vaisseaux de surface et c'est pourquoi un système

de canaux et de canalicules existe : c'est le *système haversien*.

Pour bien comprendre le système haversien, il faut regarder la coupe transversale d'un os long comme le tibia (Figure 4). On y voit des groupes de cercles concentriques (Figure 5). Chaque groupe de cercles concentriques correspond à un *système de havers* encore appelé *ostéon secondaire*. En moyenne, dans chaque ostéon il y a 4 à 8 cercles concentriques connus sous le nom de *lamelles haversiennes* qui correspondent à une alternance de couches fortement minéralisées et de couches plus riches en collagène. Ces fibres de collagène sont orientées différemment dans chaque lamelle. C'est cette alternance dans l'orientation des fibres qui confère la solidité à l'os.

Chaque ostéon mesure 0,3 mm de diamètre pour 3 à 5 mm de long. Un *ostéon* correspond à l'*unité de base* de l'os compact. Dans le *canal de havers*, localisé au centre, passe les vaisseaux sanguins (veines et artères) et lymphatiques ainsi que des fibres nerveuses. Les canaux de Havers sont orientés selon le grand axe de l'os.

Dans chaque lamelle, il y a des *lacunae* (Figures 1, 4 et 5) qui hébergent chacune un ostéocyte (voir plus bas). Les nutriments sont transportés aux ostéocytes via les canalicules, qui sont des petits canaux qui relient les différents *lacunae* entre elles et avec les canaux de havers.

+) L'os spongieux

L'os spongieux ne rencontre pas les problèmes d'apport en nutriments que connaît l'os compact. En effet, ce type osseux est beaucoup plus poreux car il est constitué de trabécules osseuses laissant des espaces libres remplis de moelle osseuse (Figure 6). Ces trabécules ne représentent que 20 à 25% du volume totale de l'os spongieux.

Dans les trabécules, il n'y a pas de canaux de havers et les ostéons sont le plus souvent incomplets. L'os spongieux reçoit les nutriments par le sang passant dans la moelle car il est suffisamment fin pour que ces derniers puissent passer par diffusion. Ainsi, les canaux de havers sont inutiles.

Le tissu osseux spongieux permet d'augmenter la résistance d'un os (tels que le fémur, le tibia, etc.) sans en augmenter sa masse. Son rôle n'est pas de supporter une masse directement, mais de transmettre les forces exercées par cette dernière à la partie corticale. Il existe une relation entre les caractéristiques des trabécules (nombre de trabécules, leur épaisseur, la distance entre chaque trabécules, la quantité de connexion entre les trabécules et la partie corticale) et la résistance générale de l'os (Figure 7).

b) La matrice extracellulaire

Les tissus osseux appartiennent aux tissus conjonctifs, tout comme les cartilages, mais au contraire de ces derniers ils sont innervés et vascularisés. Les tissus osseux sont caractérisés par une matrice extracellulaire dont la minéralisation représente 65% de la masse de l'os sec (Figure 8). Cette minéralisation est donc très importante. En revanche, la partie organique des tissus osseux (essentiellement du collagène de type I) ne représente que 20 à 25% de la masse de l'os. La masse restante, environ 10%, est composée d'eau qui est soit fixé sur les complexes de collagène, soit libre et circulant dans des canaux vasculaires et autres porosités de l'os. La distribution de l'eau libre dans l'os dépend des forces exercées sur l'os et agit comme un signal permettant à l'os de s'adapter

aux contraintes à long terme. Par ailleurs, plus l'os devient rigide et plus il est minéralisé et moins il possède d'eau libre mais cela le rend plus cassant. La masse cellulaire ne représente qu'une infime partie de la masse totale de l'os et peut donc être négligée.

La matrice extracellulaire correspondant à celle des autres tissus de soutien on y retrouve :

- Des fibres conjonctives
- Une substance fondamentale

*La *substance fondamentale* est constituée d'une matrice minérale, qui représente environ 65 % du poids de l'os sec et qui rend l'os rigide et solide. Cette minéralisation est assurée essentiellement par des **cristaux d'hydroxyapatite** (ou phosphate tricalcique).

Cette matrice minérale est fixée sur les fibres conjonctives (**Figure 3**).

*Les *fibres conjonctives* sont principalement constituées de larges fibres de **collagène**, essentiellement de **type I** (80 % des protéines totales), et dans une moindre mesure, de protéoglycanes et de protéines non collagéniques spécifiques du tissu osseux comme **l'ostéopontine** (fixe les cellules (ostéocytes) aux cristaux d'hydroxyapatites) Les fibres sont parallèles les unes aux autres et sont organisées en fonction des forces de pressions exercées.

c) les cellules osseuses

Il existe trois types de cellules associées aux os :

- Les **ostéoblastes**,
- Les **ostéocytes**
- Les **ostéoclastes**

+) Les ostéoclastes

Les **ostéoclastes** sont les cellules majeures de la **résorption osseuse** et sont toujours localisés à la surface de l'os, dans les zones de lyses (lacune de **Howship**). Ces cellules ont un rôle essentiel pour le développement et le maintien de la morphologie osseuse aussi bien durant la croissance que lors de l'âge adulte.

Les **ostéoclastes** matures sont des **cellules polynucléaires** (de 3 à plus de 20 noyaux), issues de la fusion de précurseurs mononucléaires (**Figure 9**) provenant de la transformation de cellules myéloïdes (moelle osseuse). Les ostéoclastes sont des cellules en dôme et les noyaux sont localisés à l'extrémité apicale. Tous les noyaux ne sont pas actifs.

+) Les ostéoblastes

Les ostéoblastes sont les cellules responsables de la formation du tissu osseux en synthétisant la matrice osseuse, tout du moins une matrice organique : **l'ostéoïde** constitué de **collagène de type I** et d'autres **protéines** qui serviront de trame pour le dépôt de la phase minérale. Les **ostéoblastes** ont pour origines des **cellules mésenchymateuses**, les mêmes qui donnent aussi naissance aux **chondrocytes**, aux cellules musculaires et au adipocytes.

Les **ostéoblastes actifs** sont, comme les ostéoclastes, localisés sur la surface de l'os. Ces cellules sont cuboïdes avec un noyau de grande taille, un appareil de Golgi et un réticulum

endoplasmique bien développés (caractères distinctifs de cellule en grande activité sécrétrice). Après avoir rempli leur mission de synthèse de tissus osseux, 60 à 80% des ostéoblastes meurent par apoptose. Les ostéoblastes restants se **transforment** soit en **ostéocyte** soit en **cellules bordantes**.

Les **cellules bordantes** sont des cellules aplaties recouvrant toute la surface de l'os inactif. Ces cellules peuvent synthétiser à nouveau la matrice organique en cas de nécessité. Les cellules bordantes sont en contact avec les ostéocytes via des jonctions gap.

Les **cellules de revêtement** participent aussi au remodelage osseux en créant une voute ou canopée au-dessus de la zone à remanier favorisant l'action des ostéoclastes et des ostéoblastes (Figure 9 bis).

C'est donc l'action conjointe des ostéoblastes et des ostéoclastes qui sont responsables de la forme de l'os.

+) Les ostéocytes

Les **ostéocytes** dérivent donc de la transformation de quelques ostéoblastes qui sont emprisonnés dans la matrice osseuse (**Projection**). Ce sont les **cellules les plus abondantes** des os et correspondent à plus de 90% des cellules présentes aussi bien dans la matrice extracellulaire qu'à la surface de l'os. Le corps des ostéocytes est logé dans des **lacunes** et émet une cinquantaine de dendrites dans des canalicules traversant la matrice extracellulaire. Les dendrites d'un ostéocyte entrent en contact avec les dendrites des autres ostéocytes les plus proches et forment des ponts cytoplasmiques entre cellules via des jonction GAP.

Les **ostéocytes** sont des cellules ayant une grande durée de vie et correspondent à des cellules sensibles aux variations de l'environnement (variation de contraintes, hormonales, etc.). Les **ostéocytes** régulent l'action des ostéoblastes et des ostéoclastes afin que l'os soit le mieux adaptés aux contraintes qu'il subit.

IV.) Typologie osseuse et leur mise en place

a) Les différents types d'os

Il existe 4 types d'os :

- Les **os longs** (fémur, humérus, etc.) ont une de leurs dimensions nettement plus grandes que les deux autres. Ils présentent une **diaphyse** et deux **épiphyes** (Figure 10). Diaphyse et épiphyse sont reliées par une zone qui est le siège de la croissance : la métaphyse ou **cartilage de conjugaison**. Celui-ci ne s'ossifie complètement qu'à la fin de la croissance et ne laisse aucune marque.

μ La **diaphyse** est constituée d'un tissu compact épais, la **corticale**. Elle est creusée du **canal médullaire** rempli de moelle osseuse jaune. La diaphyse est entourée d'une membrane (le **périoste**) qui est riche en vaisseaux nourriciers qui participent à l'ossification en épaisseur.

μ Les **épiphyes** se situent aux extrémités et possèdent des surfaces articulaires. Il y a une épiphyse distale et une proximale. Elles sont formées de tissu spongieux. Elles sont très riches en **moelle rouge hématopoïétique**. Leurs surfaces articulaires sont recouvertes de cartilage articulaire.

- Les *os courts* (carpes, tarses, etc.) ont leurs trois dimensions sensiblement égales. Ils sont composés d'un noyau d'os spongieux entouré d'une corticale d'os compact.
- Les *os plats* (sternum, côtes, scapula, os du crâne, etc.) ont une dimension nettement plus courte que les deux autres. Ils sont composés de deux couches d'os compact, les tables externe et interne, enfermant une couche d'os spongieux (dite en diploé) (Figure 12).
- Les *os intermédiaires* : n'appartiennent à aucun autre type d'os.

b) Mise en place des structures osseuses

Le développement osseux débute lors du **premier trimestre de gestation** chez **l'homme** et se poursuit durant toute la croissance de l'individu.

Les **tissus osseux** proviennent toujours de **tissus conjonctifs**, jamais de tissus cartilagineux, même si une trame cartilagineuse existe dans le cas de l'ossification enchondrale. Il existe deux modes d'ossification (au moins chez les Mammifères) :

- L'**ossification enchondrale**,
- L'**ossification dermique**.

+) *L'ossification enchondrale*

C'est le mode **d'ossification de la majorité du squelette humain** et concerne notamment les **os longs**. Des cellules d'un mésenchyme embryonnaire se différencie en **chondroblastes** et un **cartilage hyalin** se met en place. Ce dernier est, comme la plupart des cartilages, entouré d'un **périchondre**. Lors de l'ossification, les **cellules du périchondre** vont se différencier en **ostéoblastes** et l'ossification va débiter sur le **pourtour** de la **diaphyse** des os longs. Ce premier tissu osseux est constitué d'os lamellaire. Cette ossification va entraîner la mise en place d'un réseau vasculaire, de la cavité médullaire et d'un centre d'ossification primaire. On obtient ainsi une structure composée d'une **diaphyse osseuse** et **d'extrémités cartilagineuses**. A ces extrémités, des centres d'ossification secondaire vont se mettre en place. Le cartilage présent entre le tissu osseux produit par le centre primaire et celui produit par le/les centres secondaires est le cartilage de conjugaison, qui est responsable de la croissance en longueur de l'os (Figure 13).

+) *L'ossification dermique*

Ce type d'ossification concerne les os plats comme les os du crâne ou la scapula. Contrairement à l'ossification enchondrale, il n'y a pas de modèle **cartilagineux** qui précède la mise en place du tissu osseux. L'ossification se fait directement à partir d'un tissu conjonctif local. Elle se fait le plus souvent dans le derme de la peau.

+) *La croissance osseuse*

La **croissance en épaisseur** de l'os est assurée par le **périoste**. Le périoste est un tissu fin et résistant qui recouvre l'extérieur des os, en dehors des surfaces articulaires. Le **périoste** est composé d'une couche externe fibreuse, d'une couche intermédiaire fibroélastique et d'une couche interne ostéoblastique. Ce tissu assure la croissance en épaisseur de l'os, mais aussi apporte les nutriments aux os et permet l'insertion des tendons et des ligaments à la surface de l'os.

La **croissance en longueur** est assurée par la présence de cartilage de **conjugaison**. Ce

cartilage se trouve pris en sandwich entre la diaphyse et l'épiphyse. Au fur et à mesure que l'os grandit, ce cartilage est éloigné de son point d'origine. Lorsque les cellules cartilagineuses cessent de se diviser, le cartilage est alors remplacé par de l'os ce qui entraîne la fusion de la diaphyse et de l'épiphyse.

V°) Le squelette axial

Le squelette axial, qui correspond aux os qui entourent les viscères, comprend les os de la tête, la colonne vertébrale, les côtes et le sternum. De nombreux os de cette partie du squelette sont impairs.

1°) Les os de la tête

La tête est constituée de deux parties : le **crâne et la face** (Figure 14). La tête est constituée de 27 os (le nombre exact pouvant varier à cause de la présence, parfois, d'os surnuméraire), dont l'os hyoïde (Figure 21) et les 3 osselets de l'oreille interne de chaque oreille (sans compter les dents). Le crâne contient l'encéphale et la face osseuse tous les organes des sens sauf le toucher.

a) le crâne

Le crâne est formé de deux parties (Figure 14, 15, 16, 17, 18, 19 & 21) :

- la **calvaria** constituée de 8 os soudés entre eux : le frontal, l'ethmoïde, le sphénoïde, l'occipitale et de deux os pairs latéraux les pariétaux et les temporaux. En plus dans chaque os temporal il y a les 3 osselets de l'oreille, ce qui porte le nombre d'os à 14.
- La **base du crâne** est composée de 6 os : une partie de l'occipital, une partie des deux os temporaux, l'essentiel du sphénoïde, l'ethmoïde et une partie du frontal.

b) la face

La **face** comprend 9 os (Figure 14) :

- Trois os impairs (le vomer, la mandibule et l'os hyoïde)
- Six os paires (les maxillaires, les os zygomatiques, les os lacrymaux, les os du cornet nasal inférieur, les os nasaux et les os palatins)

2°) La colonne vertébrale ou rachis (Figure 24)

Une **vertèbre** comprend au **maximum trois parties** (Figure 26) :

- Un **corps vertébral**, qui se forme autour de la corde
- Un **arc neural dorsal** qui entoure la moelle épinière. Il est présent chez tous les Vertébrés. Il se prolonge par une épine neurale (**neurapophyse**) sur laquelle s'insère les muscles axiaux. Des apophyses latérales peuvent aussi exister.
- Un **arc hémal** ventral qui entoure l'artère et la veine caudal. Cet arc n'est pleinement développé qu'au niveau des vertèbres caudales et il disparaît chez les Tétrapodes.

Ainsi, chez l'Homme, une vertèbre présente toujours un corps vertébral et un arc neural (encore nommé arc vertébral) (Figure 27) dans le quel passe la moelle épinière.

La morphologie de la colonne vertébrale est dépendante du mode de vie (Figure 25) :

- La colonne vertébrale des *poissons* osseux est divisée en deux régions : une région antérieure ou *troncale* où les vertèbres portent des côtes et une région postérieure, ou *caudale*, sans côte.
- Le passage de la vie aquatique à la vie terrestre entraîne la liaison de la ceinture pelvienne à la colonne vertébrale au niveau d'une ou plusieurs *vertèbres sacrées* qui sépare nettement les vertèbres troncales et caudales. Les vertèbres sacrées correspondent aux dernières vertèbres troncales.
- La différenciation d'un cou mobile chez les amniotes entraîne la subdivision des vertèbres troncales en *vertèbres cervicales* (portant des côtes réduites ou absentes) et en *vertèbres dorsales* (portant des côtes bien développées).
- Chez les Mammifères la région dorsale se subdivise en région thoracique, pourvue de côtes, et en région lombaires (dépourvue de côte)

Ainsi chez les *Mammifères* on distingue 5 groupes de vertèbres (Figure 24) :

- Les *vertèbres cervicales* au nombre de 7 (sauf les paresseux et les lamantins)
- Les *vertèbres thoraciques* (ou dorsale) qui sont au nombre de 12 chez l'homme
- Les *vertèbres lombaires* qui sont au nombre de 5 chez l'homme
- Les *vertèbres sacrées* qui sont au nombre de 5 chez l'homme
- Les *vertèbres coccygiennes* qui sont au nombre de 3 ou 4 chez l'homme

Chez l'homme la colonne vertébrale présente des caractéristiques particulières liées à la bipédie. En effet, ce mode *locomoteur* implique que la colonne vertébrale travaille en compression contrairement aux animaux quadrupèdes où cette colonne ne subit pas ce type de contraintes. Pour répondre à ces contraintes particulières, la colonne vertébrale humaine a développé des adaptations particulières (Figure 24) :

- La présence de quatre courbures permettant de réduire l'action des muscles dorsaux sur la colonne vertébrale et ainsi diminuer les contraintes exercées sur cette dernière. En effet, la courbure cervicale (qui est une lordose car elle est concave dorsalement) ramène la tête en arrière et qui est ainsi pratiquement en équilibre au sommet du cou. De même la lordose lombaire ramène le thorax en arrière ce qui le met ainsi en équilibre au dessus du sacrum.
- Le poids du thorax, des membres supérieurs, etc. doit passer par la colonne vertébrale avant d'arriver aux membres inférieurs. Ainsi, chaque vertèbre supporte un poids plus important que la précédente. Cela se traduit par des vertèbres lombaires et sacrées plus larges que les autres.

Deux vertèbres sont séparées l'une de l'autre par un disque intervertébral, sauf entre le crâne et la C1 et entre la C1 et la C2. Le rôle de ce cartilage élastique est d'absorber les vibrations.

Les vertèbres cervicales se différencient des autres, notamment par leur corps vertébral qui est le plus fin parmi les vertèbres et l'apophyse épineuse est bifide (Figure 28).

Les vertèbres thoraciques se distinguent, notamment, par la présence de deux facettes articulaires avec les côtes et un foramen vertébral cylindrique (Figure 29).

Les vertèbres lombaires sont les plus massives car elles supportent le poids de toutes les autres. Leur foramen vertébral est triangulaire (Figure 30).

Les vertèbres sacrées (ou sacral) sont soudées les unes aux autres et forment le sacrum.

Le coccyx est composé de 3 à 6 vertèbres soudées et atrophiées.

VI.) Le squelette appendiculaire

Le squelette appendiculaire correspond aux ceintures (squelette zonal) et aux membres chiridiens. Pendant longtemps on pensait que le membre chiridien pentadactyle était la forme primitive. Cependant, la découverte de nombreux fossiles montre que les premiers Tétrapodes possédaient plus de cinq doigts. Par exemple *Acanthostega* possédaient 8 doigts et *Tulerpeton* 6. Le pied à 5 doigts serait le meilleur compromis entre les contraintes liées à la marche et celles imposées par la gravité.

Le membre chiridien est caractérisé par la structure suivante (Figure 31) :

- Le *stylopode* ou segment proximal qui est constitué d'un seul os long
- Le *zeugopode* ou segment moyen qui est constitué de deux os longs
- L'*autopode* ou segment distal qui lui-même se décompose en (Figure 31) :
 - **Basipode* (correspond au carpe ou au tarse)
 - **Métapode* (correspond au métacarpe ou au métatarse)
 - **Acropode* (correspond aux phalanges)

Les os des membres sont essentiellement des os longs, donc des os avec une cavité médullaire.

Les membres sont reliés au squelette axial grâce aux ceintures. Chez les primates en général et l'homme en particulier, la ceinture scapulaire est constituée de deux os : la scapula (os plat) et la clavicule (os intermédiaire) (Figure 34). Or chez les Mammifères, seuls les Primates, les Chiroptères, presque tous les Insectivores, les Dermoptères et les Tubulidentés possèdent une clavicule. Chez tous les autres Mammifères, la clavicule n'existe pas et il n'y a donc pas de contact osseux entre les membres supérieurs et le squelette axial. La scapula est noyée dans la masse musculaire.

L'histoire de la ceinture scapulaire est complexe. Chez les premiers tétrapodes, elle est complexe, massive et toujours associées au squelette axial (Figure 32). Au cours du temps elle s'est allégée. C'est chez les Mammifères que cet allègement a été maximum.

La présence d'une clavicule est importante car c'est grâce à cet os qu'il nous est possible de réaliser tous les mouvements du bras en dehors du plan parasagittal. Ainsi, c'est cet os qui a permis de devenir arboricole et manipulateur. La ceinture scapulaire de l'homme et ses membres supérieurs sont adaptés à la manipulation stricte. Ceci est une première dans l'évolution. En effet, chez tous les animaux devenus bipède, soit les membres supérieurs ont conservé une fonction de locomotion, soit se sont atrophiés.

La partie proximale de l'humérus et la ceinture scapulaire forme l'épaule qui est

l'articulation la plus mobile chez l'homme.

La ceinture pelvienne est constituée de l'os coxal (le terme « bassin » correspond à l'ensemble réalisé par l'os coxal, le sacrum et le coccyx, **Figure 35**). Le premier résulte de la fusion de trois os plats : l'ilium, l'ischium et le pubis (**Figure 35**).

VII°) Les dents

a) Généralité

Les dents sont les organes de l'appareil digestif implantées dans la muqueuse buccale (quelques poissons ont des dents pharyngiennes). Elles ont **plusieurs rôles** :

- Mastication des aliments
- Phonation
- Déglutition
- Esthétique (au moins chez l'homme)

Chez les non mammaliens, les dents sont en général très nombreuses (**polydontie**) et toutes semblables (**homodontie**). Elles ont alors un rôle de contention et de préhension, jamais de mastication.

En revanche, chez les Mammifères les dents sont peu nombreuses (50 au maximum chez les Marsupiaux et 44 chez les Euthériens). On parle **d'ologodontie** et **d'hétéroodontie** car il y en a peu et elles sont très différentes. En effet, la formule dentaire des mammifères Euthériens est la suivante (pour une hémi-mandibule ou hémi maxillaire) :

- 3 incisives
- 1 canine
- 4 prémolaires
- 3 molaires

Soit 44 dents au total.

Chez **l'homme adulte**, le nombre de dents est de **32** : **2 incisives, une canine, 2 prémolaires et 3 molaires** par hémi-mâchoire (**Figure 23**). En revanche, il n'y a que **20 dents déciduales** (des incisives aux prémolaires). L'homme, comme fondamentalement tous les Mammifères, possèdent de 2 jeux de dents : les dents **déciduales** et des **dents adultes**. Les dents déciduales sont adaptées à une bouche de petite taille, mais facilite l'allaitement en limitant les blessures à la mère.

Les Sélaciens ont une structure et une disposition dentaire très particulières. En revanche, chez les poissons osseux tous les os dermiques du squelette buccal peuvent porter des dents (prémaxillaire, maxillaires, palatins, ptérygoïdes, vomer, parasphénoïde, dentaire). Chez les **Tétrapodes**, cette localisation se restreint tout comme le nombre de dents. Les lézards, les crocodiles et les Mammifères n'ont plus que deux arcades dentaires. La supérieure formée par les prémaxillaire et les maxillaires et l'inférieure formée par le dentaire.

L'implantation des dents sur ces os dermiques peut se faire de deux façons différentes :

- Soit par soudure de la racine à l'os dermique : implantation par **ankylose** (poissons osseux, Amphibiens, Reptiles non Crocodiliens soit les Sauropsides non Archosauriens)
- Soit par liaison ligamentaire de la racine aux parois des alvéoles : implantation

thécodontes. C'est le cas des Crocodiliens et des Mammifères. Dans ce cas les racines sont recouvertes de ciment.

b) Structure des dents : exemple de la dent humaine

Les dents des Vertébrés (Figure 22) sont toujours constituées d'une matière dure de coloration gris blanchâtre : la *dentine* ou *ivoire* qui est d'origine dermique. La dentine est fortement minéralisée (70 à 75% de la masse sèche, soit plus que les os).

Extérieurement, la dentine peut être recouverte par différents tissus. Au niveau de la couronne, elle est recouverte par une substance blanche très dure : l'*émail* qui est d'origine *épidermique*. L'émail est constitué à 98% de sels minéraux, essentiellement sous forme d'apatite. Chez les Mammifères, l'émail a une structure prismatique et chez les Tétrapodes non mammaliens il est tubulaire. Chez les poissons il existe une structure particulière souvent confondu avec l'émail : *émailoïde* qui est d'origine *dermique*.

Au niveau de la racine, la dentine est recouverte par une substance jaunâtre : le *cément* qui est d'origine dermique. Ce ciment recouvre les racines des dents des Crocodiliens et des Mammifères. Chez certains Mammifères, le ciment recouvre aussi la couronne.

À l'intérieur, la dentine est creusée d'une cavité centrale, la *chambre pulpaire*, comblée par un tissu mou et rougeâtre, richement vascularisé et innervé : la *pulpe dentaire*. La cavité pulpaire plus ou moins élargie au niveau de la couronne se poursuit en se rétrécissant dans la racine pour former le canal dentaire qui s'ouvre sur l'alvéole au niveau de l'apex.

Les molaires néandertaliennes sont très souvent *taurodontiques*. C'est-à-dire que ces dents présentent un allongement de la chambre pulpaire avec division très distale des racines dentaires. La chambre pulpaire est alors plus volumineuse. Le *taurodontisme* est considéré comme une malformation chez l'homme actuel, souvent associé à différentes pathologies, ce qui n'est pas le cas des *néandertaliens*.

Les dents sont maintenues dans la cavité alvéolaire par des ligaments (les *ligaments parodontaux* ou *ligaments périodontiques*) incorporés dans le ciment et dans l'os alvéolaire. Ainsi, des petits mouvements des dents sont possibles et rend l'utilisation des dents plus efficaces. Chez quelques espèces de Mammifère, certaines dents ont des ligaments parodontaux mobiles. C'est le cas du cerf des marais asiatique (*Hydropotes inermis*) qui présente des canines qui oscille lorsque l'animal mâche. Ces ligaments permettent aux dents de supporter de fortes pressions en agissant comme des amortisseurs. En outre, il existe dans ces ligaments des récepteurs sensibles aux variations de pressions. Ces récepteurs permettent de discerner les forces exercées sur chaque dent, pendant la mastication par exemple et protègent ainsi les dents de fractures. En effet, l'émail ne possède aucun récepteur sensoriel par lui-même.

Conclusion

Il existe chez les Vertébrés, donc chez l'homme, 4 types de tissus minéralisés. Ces derniers sont :

- Les os
- Les cartilages
- La dentine

- L'émail

Les deux premiers concernent le squelette et les deux derniers les dents.