

Croissance du massif cranio-facial chez *Pan paniscus*, *Pan troglodytes* et *Gorilla gorilla*

par

Anne RAMBOUX

Introduction

Rien n'est plus frappant que la similitude entre les Hominidae et les Pongidae lorsqu'on a sous les yeux des crânes de nouveau-nés. En effet, ceux-ci présentent une même forme globuleuse, une absence de museau et des dimensions pratiquement semblables. Pourtant, au cours de la croissance et surtout au stade adulte, les gorilles et les chimpanzés acquièrent des caractéristiques aisément reconnaissables : leur massif facial et leur volume cérébral, en particulier, n'ont plus rien de commun avec ceux des Hominidae.

De nombreux auteurs se sont intéressés, entre autres, au phénomène de céphalisation (ZUCKERMAN 1928), à l'évolution du massif cranio-facial (HEINTZ 1966, DEBLOCK 1973) et à la synostose des sutures crâniennes (CHOPRA 1957) chez les Anthropomorphes. Ces trois aspects n'ont, par contre, jamais été réunis dans le cadre d'une étude comparative des gorilles et des deux espèces de chimpanzés. C'est ce que nous nous sommes efforcé de faire au cours de ce travail.

Notre première tâche a été de définir des stades de croissance en nous basant sur l'état d'éruption dentaire. D'autre part, nous avons essayé de préciser si la synostose des sutures se fait dans un ordre et à des moments bien particuliers au cours de la croissance. Nous avons ensuite étudié et comparé le développement cérébral et la croissance de la face et de la boîte crânienne pour voir dans quelle mesure ces deux phénomènes sont liés.

Matériel et méthodes

426 crânes de Pongidae ont été mesurés et examinés, soit :

101 *Gorilla gorilla* (sous-espèces *gorilla* et *beringei*),

134 *Pan paniscus*,

191 *Pan troglodytes* (sous-espèces *troglodytes*, *schweinfurthi* et *verus*).

27 de ces crânes appartiennent à l'Institut Royal des Sciences Naturelles ; les autres font partie de la collection du Musée Royal de l'Afrique Centrale à Tervuren.

Le sexe des crânes n'étant pas toujours connu avec certitude, et notre étude portant sur le phénomène de croissance et non sur le dimorphisme sexuel, nous avons groupé les deux sexes pour chaque échantillon. Pour chacun des crânes examinés, nous avons noté l'état d'éruption dentaire ainsi que l'état des sutures, mesuré la capacité crânienne selon la méthode d'OLIVIER (1960) et pris une série de mesures du massif cranio-facial, à savoir : distance biporiale, distance Nasion-Basion, distance Nasion-Prosthion, distance Prosthion-Basion, largeur maximale bizygomatique (décrites par MARTIN 1957) et la distance bistylomastoïdienne (proposée par TWIESSLMANN) qui est la distance entre les deux points les plus internes des trous stylomastoïdiens.

Traitement des données et résultats

A. STADES DE CROISSANCE

L'âge réel des grands singes n'étant généralement pas connu, l'établissement de classes d'âge est basé sur la connaissance de l'ordre d'éruption dentaire. Les auteurs adoptent des stades différents : ZUCKERMAN (1928) établit cinq stades, KROGMAN (1931) en utilise six et SCHULTZ (1940) en définit quatre.

Sur nos échantillons, l'ordre d'éruption le plus fréquent est le suivant :

- pour la dentition lactéale, chez les trois groupes de Pongidae : i_1 , i_2 , m_1 , m_2 , c .
- pour la dentition permanente :

	I_1	I_2	C	Pm_1	Pm_2	M_1	M_2	M_3
<i>Gorilla gorilla</i>	2	3	7	5	6	1	4	8
<i>Pan troglodytes</i>	2	3-4	7	6	5	1	4-3	8
<i>Pan paniscus</i>	2	4	7	5	6	1	3	8

A partir de l'ordre d'éruption observé, nous avons défini cinq stades dentaires, correspondant à ceux de ASHTON (1957) :

Stade I : de l'éruption à la dentition lactéale complète.

Stade II : dentition lactéale et premières molaires permanentes.

Stade III : éruption des incisives, des deuxièmes molaires et des prémolaires permanentes.

Stade IV : éruption des canines et des troisièmes molaires permanentes.

Stade V ou stade adulte : dentition définitive complète.

Le tableau suivant donne les effectifs à chaque stade :

Échantillons	St. I	St. II	St. III	St. IV	St. V
<i>Gorilla gorilla</i>	12	21	6	11	51
<i>Pan troglodytes</i>	40	53	39	23	36
<i>Pan paniscus</i>	24	44	17	14	35

B. ÉTAT DE FERMETURE DES SUTURES

Nous avons considéré les sutures suivantes :

- n° 1 : entre le supraoccipital et les exoccipitaux.
- n° 2 : entre les exoccipitaux et le basioccipital.
- n° 3 : coronale.
- n° 4 : sagittale.
- n° 5 : lambdoïde.
- n° 6 : pariéto-squamosale.
- n° 7 : basilaire ou sphéno-occipitale.

Les pourcentages des sutures entièrement ouvertes, aux différents stades, sont les suivants :

		N	Sutures n°						
			1	2	3	4	5	6	7
<i>Pan paniscus</i>	St. I	24	71	79	100	100	100	100	100
	St. II	44	0	9	100	98	100	100	100
	St. III	17	0	0	100	100	100	100	100
	St. IV	14	0	0	93	64	93	100	100
	St. V	35	0	0	14	6	17	40	3
<i>Pan troglodytes</i>	St. I	40	98	100	100	100	100	100	100
	St. II	53	25	47	100	100	100	100	100
	St. III	38	0	0	100	100	100	100	100
	St. IV	23	0	0	100	91	96	96	91
	St. V	36	0	0	25	14	31	36	19
<i>Gorilla gorilla</i>	St. I	12	75	92	100	100	100	100	100
	St. II	21	5	43	100	95	100	100	100
	St. III	6	0	0	100	83	67	100	100
	St. IV	11	0	0	91	45	36	100	73
	St. V	51	0	0	8	0	0	24	8

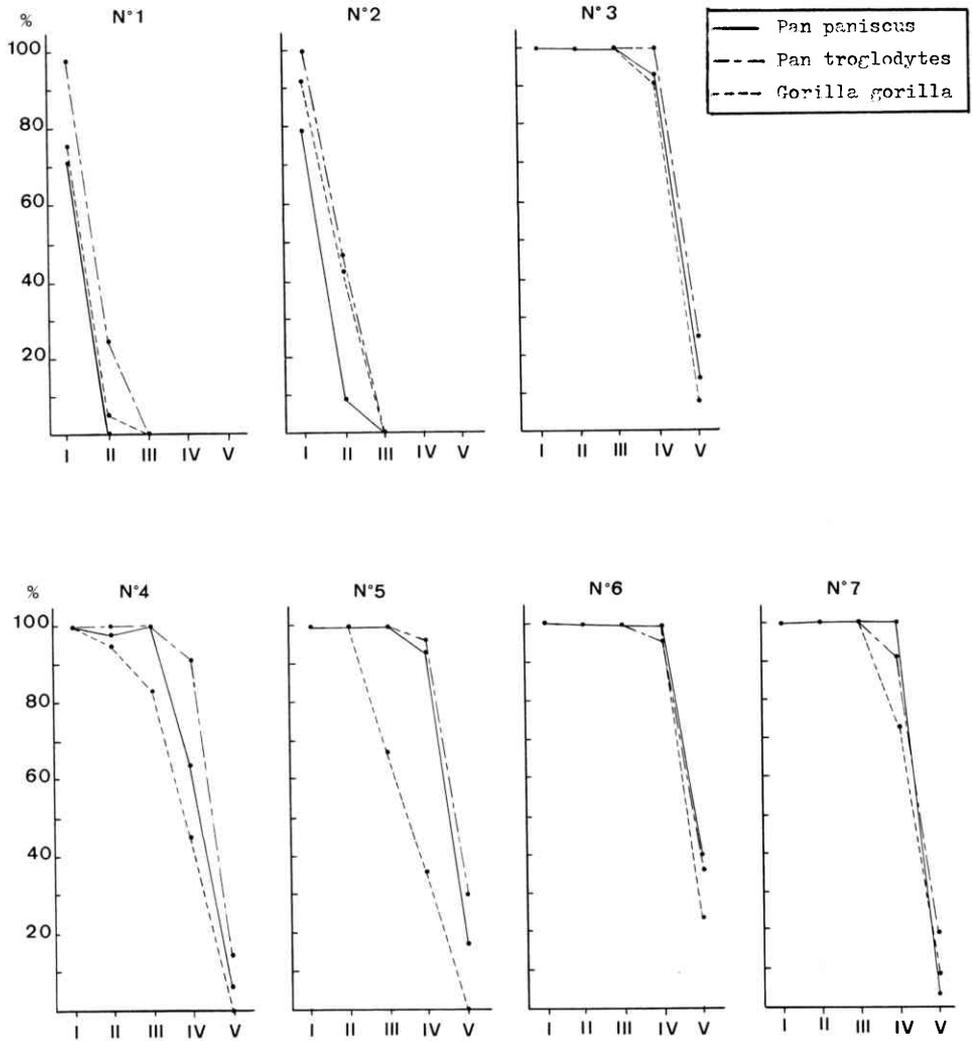


FIG. 1. — Sutures crâniennes entièrement ouvertes aux différents stades : 1. entre le supra-occipital et les exoccipitaux ; 2. entre les exoccipitaux et le basioccipital ; 3. coronale ; 4. sagittale ; 5. lambdoïde ; 6. pariéto-squamosale ; 7. basilaire.

La figure 1 représente l'évolution de la synostose, suture par suture, chez les trois espèces considérées.

Nous constatons, pour chaque échantillon, que la suture entre le supraoccipital et les exoccipitaux est la première à se fermer et ce, dès le premier stade. Elle disparaît complètement au stade II chez *Pan paniscus* et au stade III chez *Pan troglodytes* et *Gorilla gorilla*.

L'oblitération des sutures entre le basioccipital et les exoccipitaux se déroule principalement entre le premier et le deuxième stade. Au stade III, la fermeture de cette suture est complète dans les trois groupes considérés.

Les sutures de la voûte, chez les gorilles, commencent à s'oblitérer au stade III dans l'ordre suivant : lambdoïde, sagittale et coronale. Au stade adulte, les deux premières sutures disparaissent complètement, alors que la suture coronale subsiste dans 8 % des cas. Chez les chimpanzés, les sutures de la calotte commencent à se fermer au stade IV. Nous obtenons le même ordre d'oblitération chez les deux espèces de *Pan* : sagittale, coronale et lambdoïde.

La suture pariéto-squamosale est la dernière à disparaître tant chez les *Pan* que chez les *Gorilla*. La synostose de cette suture débute au stade adulte.

Chez *Pan troglodytes* et *Gorilla gorilla*, le sphénoïde commence à se souder à l'occipital dès le quatrième stade. Au stade adulte, 19 % des chimpanzés troglodytes et 8 % des gorilles présentent encore la suture basilaire ouverte. *Pan paniscus*, au contraire, possède cette suture ouverte à 100 % au stade IV. Cette fréquence tombe rapidement à 3 % au stade adulte.

En ce qui concerne la suture métopique, elle était complètement oblitérée chez tous les gorilles examinés. Quant aux deux espèces de *Pan*, les tableaux suivants rassemblent nos observations :

Pan paniscus

	St. I	St. II	St. III	St. IV	St. V
partiellement ouverte	0	3	1	1	0
entièrement ouverte	1	3	2	0	0
effectif	24	44	17	14	35

Pan troglodytes

	St. I	St. II	St. III	St. IV	St. V
partiellement ouverte	4	3	2	0	0
entièrement ouverte	2	0	0	0	0
effectif	40	53	38	23	36

Parmi les sutures de la face et du palais, la suture zygomatiko-temporale est la dernière à se fermer. Les sutures maxillo-prémaxillaires faciales ne sont jamais ouvertes chez les chimpanzés. Par contre, chez les gorilles, elles ne commencent à s'oblitérer qu'au moment de l'éruption des canines permanentes. C'est à ce moment également que disparaissent les sutures maxillo-prémaxillaires palatines ainsi

que les sutures interprémaxillaires faciales et palatines dans les trois groupes de Pongidae.

C. ACCROISSEMENT DU VOLUME CÉRÉBRAL

Les valeurs moyennes de la capacité crânienne ainsi que les écarts-type observés aux différents stades sont les suivants :

Stades	<i>Pan paniscus</i>		<i>Pan troglodytes</i>		<i>Gorilla gorilla</i>	
	\bar{x}	s_x	\bar{x}	s_x	\bar{x}	s_x
I	285	39.1	306	37.7	438	41.0
II	319	29.3	346	29.1	438	47.2
III	331	31.8	361	39.5	461	51.5
IV	323	38.6	362	25.6	477	40.4
V	339	34.1	384	40.1	511	53.3

L'évolution des moyennes en fonction du stade est représentée sur la figure 2.

On observe, chez le gorille, un palier entre le premier et le deuxième stade ; on assiste ensuite à une croissance régulière, mais non significative, d'un stade au suivant. Entre le stade IV et le stade adulte, un test de Student révèle un accroissement cérébral significatif.

Les deux espèces de chimpanzés, dont les courbes sont à peu près parallèles, montrent, au contraire, entre les deux premiers stades, une croissance hautement significative (on peut éventuellement supposer que le point moyen du stade I, chez le gorille, se situe à une valeur anormalement élevée, due à un échantillon non représentatif de la population au stade lactéal) ; le stade suivant se caractérise par un ralentissement suivi d'un palier au stade IV. Il y a ensuite reprise significative de la croissance jusqu'au stade adulte.

Nous avons fait figurer la position relative des Hommes modernes et fossiles en utilisant les données de HEINTZ (1966) (seules les données concernant l'enfant de la Quina proviennent de l'ouvrage de GENET-VARCIN, 1969). Pour faire correspondre à nos stades simiens les stades humains utilisés par cet auteur, nous avons utilisé le schéma de BENNEJEANT (1953), comparant le phénomène d'éruption dentaire chez le chimpanzé et chez l'Homme. Nous avons donc établi :

- le stade I ou lactéal humain, équivalent à notre stade I,
- le stade M₁ correspondant au stade simien II,
- le stade M₂ qui se rapproche de notre stade IV,
- le stade M₃, caractéristique du stade adulte chez l'Homme, correspondant au stade V des Pongidae.

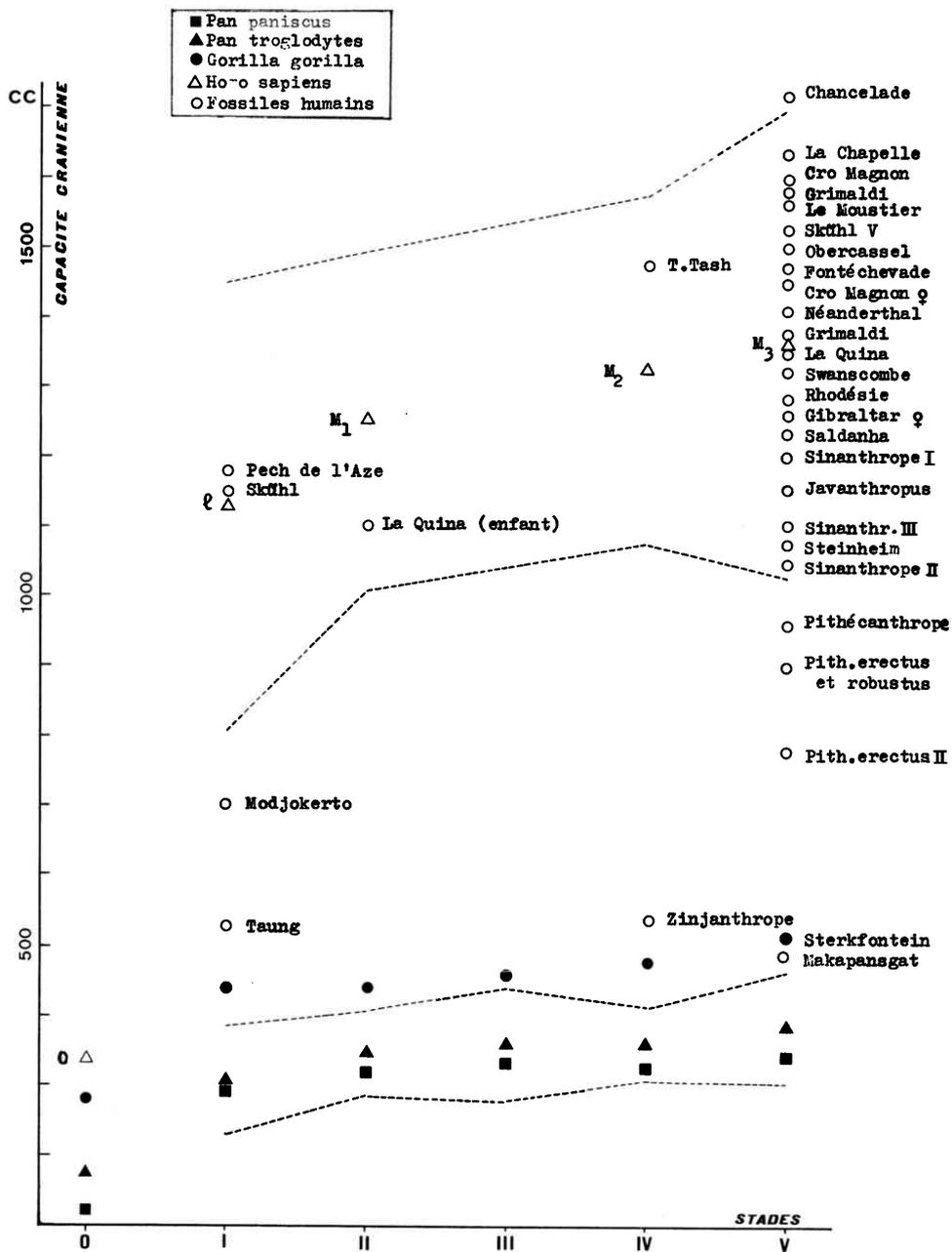


FIG. 2. - Valeurs moyennes aux différents stades.

Une zone correspondant à deux écarts-type a été établie de part et d'autre des points moyens de *Homo sapiens* et de *Pan troglodytes*.

La littérature (SCHULTZ 1940, RANDALL 1943 et DEBLOCK 1973) nous a fourni trois valeurs individuelles de volume cérébral chez des nouveau-nés de Pongidae. Ces capacités crâniennes suggèrent que, comme chez l'Homme, la croissance de leur cerveau est fort importante entre la naissance et le moment où la dentition déciduale est complète.

Les quatre groupes considérés se différencient par leurs dimensions en valeur absolue. Du stade lactéal au stade adulte, l'allure de la croissance, chez l'Homme, est sensiblement la même que celle des grands singes. Entre les stades I et IV, les accroissements de volume cérébral observés sont les suivants : 14% chez le gorille, 20% chez *Pan troglodytes*, 16% chez *Pan paniscus* et 17% chez l'Homme, ce dernier chiffre provenant de l'étude de HEINTZ (1966) qui a, d'autre part, commenté la position relative des fossiles humains.

D. DÉVELOPPEMENT DU MASSIF CRANIO-FACIAL

D.1. Rapport entre le volume cérébral et les diverses mesures crâniennes

La confrontation du volume cérébral avec la distance Nasion-Basion (figure 3), révèle que la courbe de croissance unissant les points moyens par stade se présente de manière similaire chez *Pan paniscus*, *Pan troglodytes* et *Gorilla gorilla*, ce

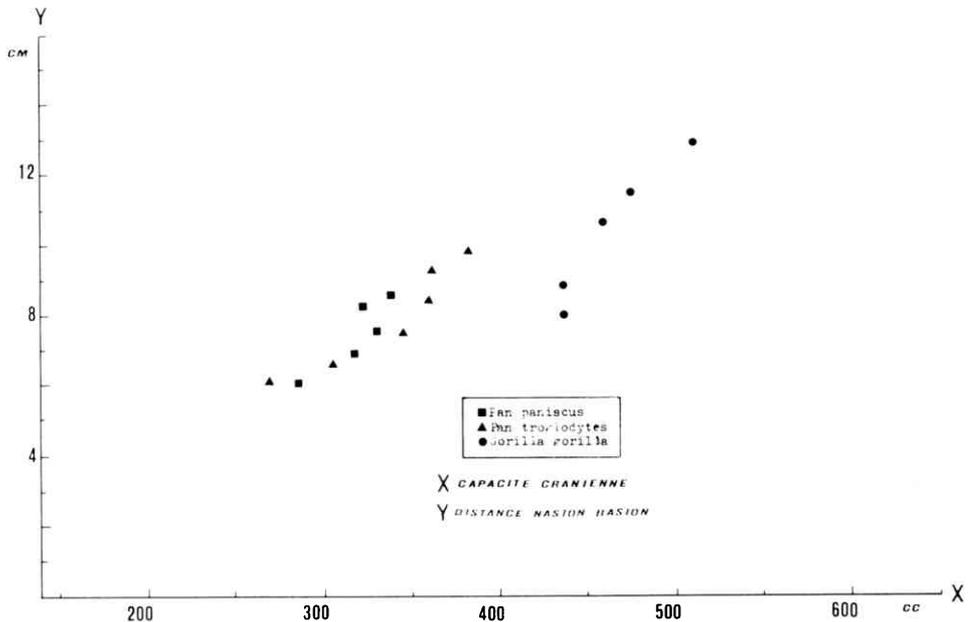


FIG. 3. - Valeurs moyennes aux différents stades.

dernier présentant, à distance Nasion-Basion égale, des valeurs moyennes de capacité crânienne supérieures.

Si nous mettons en relation le volume cérébral avec la distance biporiale ou avec une mesure faciale, quelle qu'elle soit, nous obtenons des graphiques présentant le même phénomène avec, chez le gorille, des valeurs moyennes de capacité crânienne supérieures, à mesure considérée égale. La seule exception concerne la relation entre la capacité crânienne et la distance bistylomastoidienne où gorilles et chimpanzés montrent des proportions relatives semblables.

D.2. Evolution du massif facial

Le développement de la face vers l'avant est représenté par l'accroissement relatif de la longueur Basion-Prosthion et de la hauteur Nasion-Prosthion. La distance Nasion-Basion, mesurant la longueur de la base du crâne, représente également la limite entre le massif facial et le calvarium. Ces trois mesures médio-sagittales délimitent donc un «triangle facial» qui permet de schématiser la face.

Nous pouvons comparer directement les valeurs moyennes des trois mesures faciales pour *Pan paniscus*, *Pan troglodytes* et *Gorilla gorilla* aux stades lactéal et adulte (figure 4). Les côtés des triangles sont les valeurs moyennes des mesures considérées pour les stades I et V ; les points Basion des deux stades sont superposés et les distances Prosthion-Basion sont confondues.

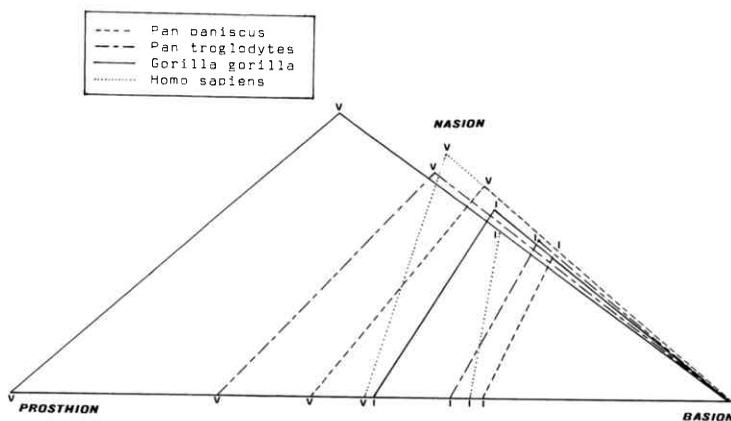


FIG. 4. — Profil de la face aux stades lactéal (I) et adulte (V).

Les trois groupes de Pongidae présentent un type de croissance et des proportions relatives identiques ; ils ne diffèrent que par leurs dimensions en valeur absolue. Le développement du massif facial humain n'atteint pas celui des grands singes : pour une même longueur basale Basion-Nasion, la distance Basion-Prosthion est nettement inférieure chez l'Homme. Alors que, chez le singe, l'éruption de la dentition permanente se caractérise par une projection de la face

vers l'avant, l'Homme garde, au cours de sa croissance, un profil à peu près constant.

Les relations entre les mesures faciales, prises deux à deux, permettent une meilleure compréhension du phénomène de croissance relative de chacune de ces variables.

a) Relation entre la distance Nasion-Basion et la distance Basion-Prosthion (figure 5).

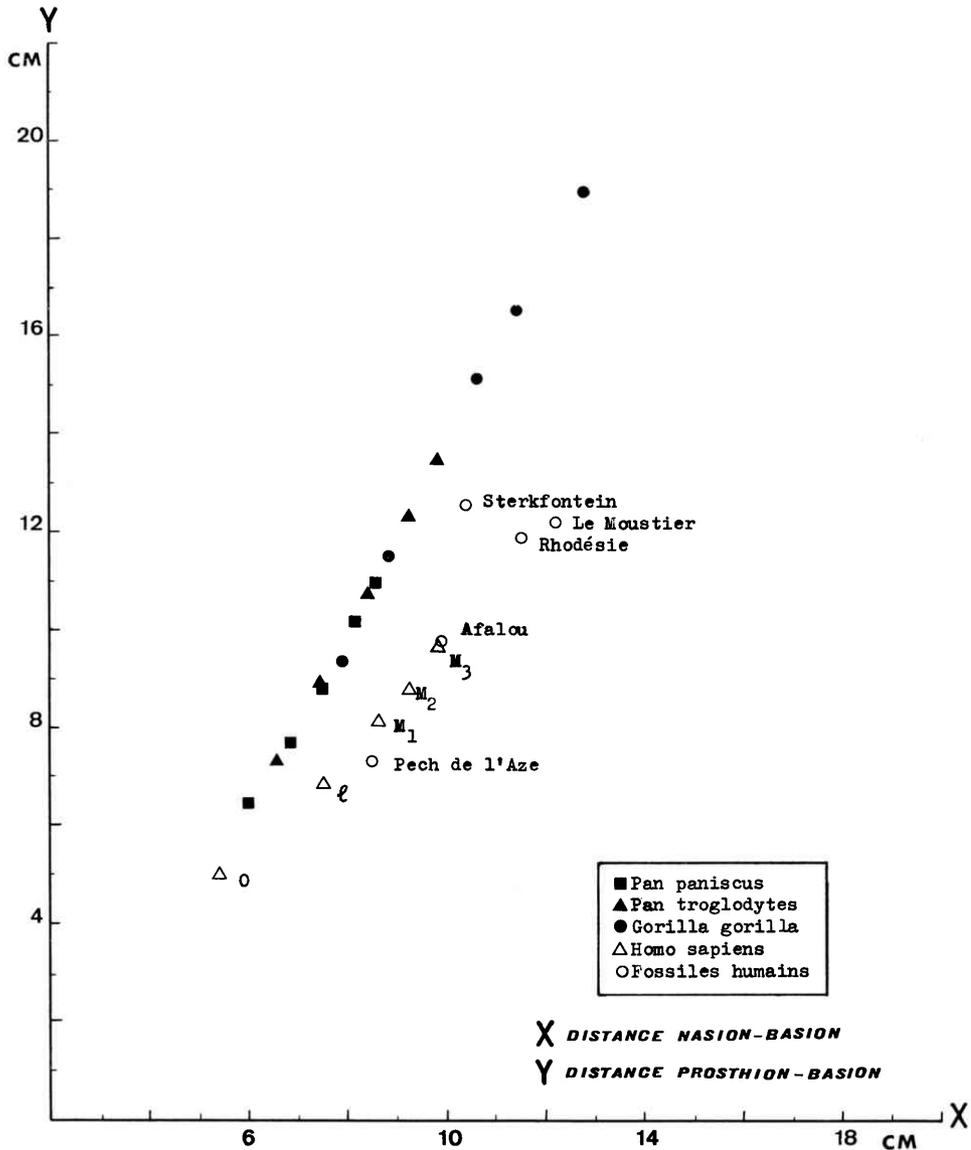


Fig. 5. - Valeurs moyennes aux différents stades.

La ligne de croissance est la même chez *Pan paniscus*, *Pan troglodytes* et *Gorilla gorilla* ; les trois espèces présentent des proportions identiques ; la seule différence entre eux concerne la taille. Quant à l'Homme, à la naissance, il se trouve dans la variation des Pongidae, mais il s'en détache déjà au premier stade ; cette divergence s'accroît au cours de la croissance. A longueur basale égale, la distance Prosthion-Basion devient très vite plus forte chez le singe, ce que nous pouvions déjà constater sur la figure 4.

b) Relation entre la longueur basale Nasion-Basion et la hauteur faciale Nasion-Prosthion.

Les mêmes faits se reproduisent, à part que les valeurs moyennes de l'Homme moderne s'écartent de celles des grands singes de façon moins frappante que dans le graphique précédent ; les deux lignes de croissance sont à peu près parallèles du stade I au stade adulte. Les proportions relatives, chez l'Homme, sont régulièrement décalées vers des valeurs moyennes un peu inférieures de Nasion-Prosthion.

c) Relation entre la distance Nasion-Prosthion et la distance Prosthion-Basion.

Les valeurs moyennes des Pongidae et des Hominidae s'alignent pratiquement toutes. Cette relation ne distingue donc pas les Hommes des grands singes ; seule la taille les différencie.

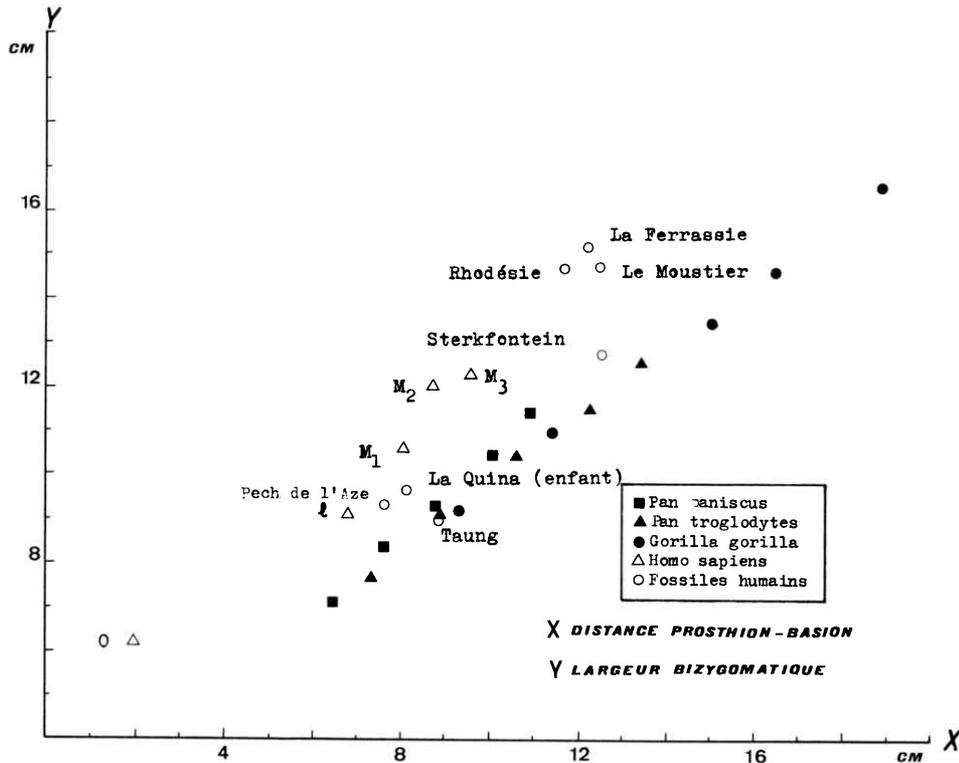


Fig. 6. - Valeurs moyennes aux différents stades.

d) Relation entre la largeur maximale bizygomatique et chacune des trois mesures médio-sagittales faciales.

Les valeurs humaines et simiennes s'alignent presque toutes lorsque l'on confronte la largeur bizygomatique avec la distance Nasion-Basion. Toutefois, avec les deux autres mesures faciales, nous obtenons un phénomène différent (figure 6).

Les Hommes et les grands singes présentent une même allure de croissance, mais des proportions différentes. Les points moyens de *Pan troglodytes* et de *Gorilla gorilla* se succèdent sur la même droite. Par contre, *Pan paniscus* s'écarte des deux autres Pongidae ; pour une même largeur faciale, le chimpanzé nain se décale vers des valeurs de hauteur et longueur faciales inférieures, et l'Homme vers des valeurs encore plus petites de ces deux mesures.

D.3. Croissance relative de la base crânienne et de la face

Nous avons considéré les relations entre deux mesures de la base du crâne (distances bistylomastoidienne et biporiale) et les trois mesures du triangle facial.

a) la distance bistylomastoidienne et la face

La figure 7 reprend les valeurs moyennes des Anthropomorphes et nous permet d'observer la position relative de chaque échantillon. Les Pongidae présentent tous la même allure de croissance, mais les gorilles se distinguent nettement des chimpanzés dont les deux espèces ne diffèrent que par leurs dimensions en valeur absolue.

Bien qu'à la naissance, l'enfant soit dans la variation des grands singes, il se sépare vite des Pongidae par un moindre accroissement de la hauteur faciale. Nous obtenons les mêmes types de graphiques si nous portons en abscisse la distance Nasion-Basion ou Prosthion-Basion.

b) la distance biporiale et la face

La figure 8 nous révèle une différence de proportions entre les trois échantillons étudiés aux deux premiers stades dentaires : à distance biporiale égale, les gorilles présentent des valeurs moyennes de longueur faciale supérieures ; la différence entre les deux espèces de *Pan* n'est guère importante.

A partir du stade III, par contre, les trois Pongidae montrent des proportions identiques : une droite joindrait leurs points moyens des trois derniers stades. La relation entre la distance biporiale et les deux autres mesures faciales ne permet pas d'établir, entre les trois échantillons, une ségrégation aussi nette que dans le graphique précédent, leurs points moyens étant fort regroupés.

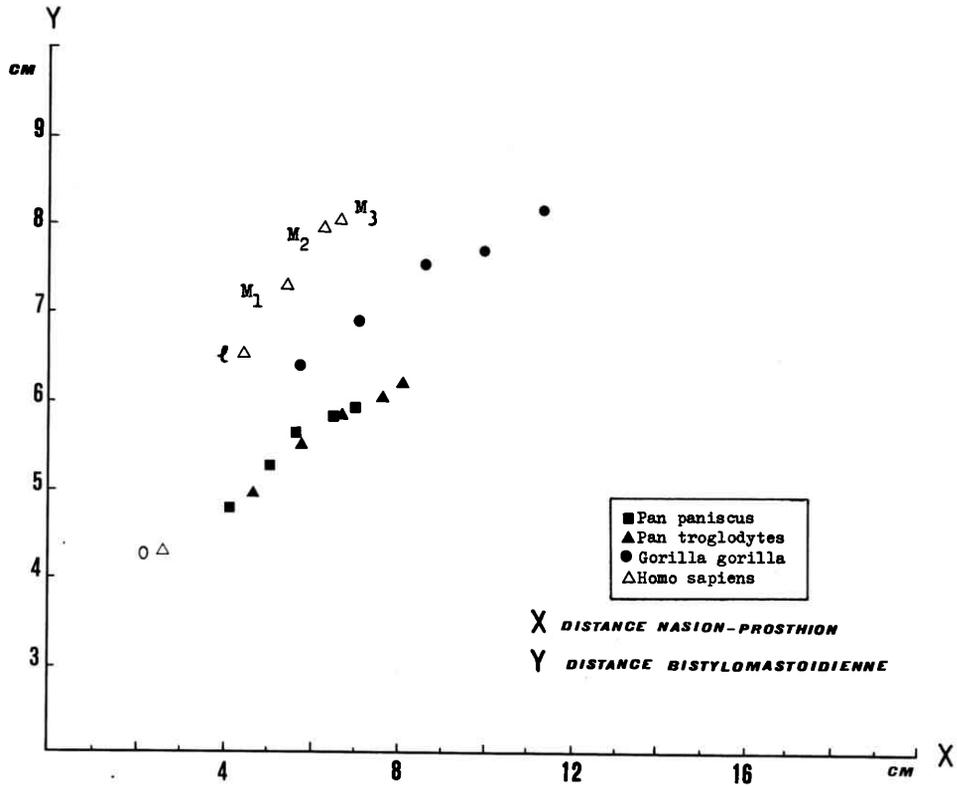


FIG. 7. - Valeurs moyennes aux différents stades.

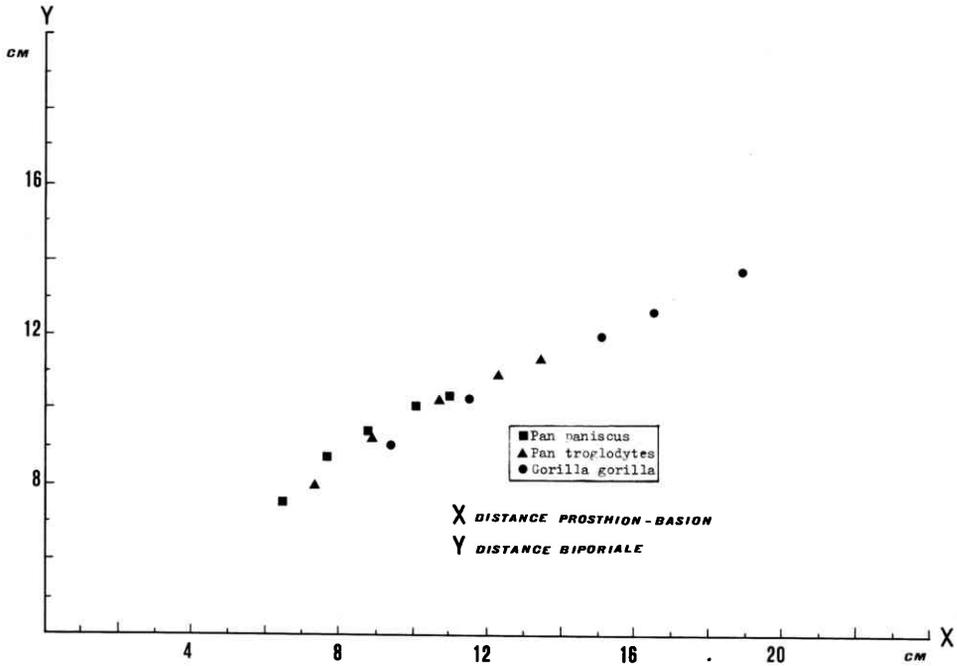


FIG. 8. - Valeurs moyennes aux différents stades.

Conclusions

A. ÉTAT DE FERMETURE DES SUTURES

Les sutures principales de la base et de la voûte crâniennes se ferment plus précocement et plus rapidement chez *Pan paniscus* que chez *Pan troglodytes*. Rappelons que nous trouvons, chez les deux espèces de chimpanzés, le même ordre de fermeture des sutures.

Chez le gorille, les sutures de la voûte s'oblitérent plus tôt que chez les chimpanzés et dans un ordre différent. Ce phénomène est probablement dû au développement des crêtes musculaires qui hâtent la fermeture des sutures.

La suture pariéto-squamosale disparaît en dernier lieu dans les trois groupes de Pongidae considérés, fait compréhensible si l'on se rappelle que les muscles masticateurs et ceux du cou ne s'insèrent pas à ce niveau.

B. DÉVELOPPEMENT DU MASSIF CRANIO-FACIAL

L'accroissement cérébral semble être relativement indépendant de la croissance de sa protection osseuse qu'est la boîte crânienne. En outre, celle-ci cesse de croître plus tôt que la face.

La croissance du massif cranio-facial présente la même allure tant chez les grands singes que chez l'Homme. Dans la plupart des cas, les Hominidae et les Pongidae se séparent d'un tronc originel commun ; en effet, les nouveau-nés humains se mêlent aux jeunes singes. Il y a ensuite séparation des lignées par vitesse de croissance relative différente. Deux exceptions à cette règle générale sont à relever : les relations largeur maximale bizygomatique – distance Nasion-Basion, et distance Nasion-Prosthion – distance Prosthion-Basion où les valeurs humaines et simiennes s'alignent pratiquement.

Quant aux gorilles et chimpanzés, seule la taille les différencie généralement. Ils présentent, en effet, des proportions identiques, sauf dans deux cas : les gorilles se décalent vers des valeurs supérieures de distance bitylomastoïdienne et de capacité crânienne.

Il nous reste à voir si l'on constate une différence spécifique entre *Pan paniscus* et *Pan troglodytes*. Tous les graphiques nous ont montré que les points moyens des deux espèces se succèdent régulièrement sur une même courbe et que *Pan paniscus* est plus petit. Il existe deux relations pour lesquelles *Pan paniscus* diffère de *Pan troglodytes* par des proportions distinctes : lorsque l'on confronte la largeur avec la longueur ou la hauteur faciales. En effet, si les points moyens des *Pan troglodytes* et *Gorilla gorilla* s'alignent régulièrement, *Pan paniscus*, par contre, toutes proportions gardées, présente une largeur faciale supérieure.

Remerciements

Je remercie vivement Monsieur le Professeur Twiesselmann qui m'a suggéré d'entreprendre cette étude et qui m'a guidée tout au long de ce travail. Je remercie également le Dr Segebarth-Orban pour ses précieux conseils, le Dr Leguebe pour la révision du manuscrit et ses observations critiques, ainsi que Monsieur le Professeur Poll, le Dr Thijs van den Audenaerde et le personnel de l'Institut Royal des Sciences Naturelles et du Musée Royal de l'Afrique Centrale à Tervuren pour leur assistance.

BIBLIOGRAPHIE

- ASHTON, E. H.
1957 Age changes in dimensional differences between the skulls of male and female apes.
Proc. zool. Soc. London, **128** : 259-265.
- BENNEJEANT, C.
1953 Les dentures temporaires des Primates.
Bull. Mém. Soc. Anthropol. Paris, **4** (10^e série) (1-2) : 11-44.
- CHOPRA, S. R. K.
1957 The cranial suture closure in monkeys.
Proc. zool. Soc. London, **128** : 68-112.
- DEBLOCK, R.
1973 Crâniométrie comparée de *Pan paniscus* et *Pan troglodytes*.
Ann. Mus. Afr. centr., **8**, **204** : 473 p. et 17 planches.
- GENET-VARCIN, E.
1969 *A la recherche du Primate ancêtre de l'homme*.
Paris, N. Boubée & Cie, 305 p.
- HEINTZ, N.
1966 Le crâne des Anthropomorphes : croissance relative, variabilité, évolution.
Ann. Mus. Afr. centr. (Zool.), **4**, **6**, 2 vol.
- KROGMAN, W. M.
1931 Studies in growth changes in the skull and face of Anthropoids. IV. Growth changes in the skull and face of the Chimpanzee.
Am. J. Anat., **47** : 325-342.
- MARTIN, R.
1957 *Lehrbuch der Anthropologie*.
Stuttgart, G. Fisher, **1**, 661 p.
- OLIVIER, G.
1960 *Pratique anthropologique*.
Paris, Vigot Frères, 291 p.
- RANDALL, F. E.
1943 The skeletal and dental development and variability of the Gorilla.
Hum. Biol., **15** : 236-254 et 307-337.

SCHULTZ, A. H.

- 1940 Growth and development of the Chimpanzee.
Carnegie Inst. Wash. Pub., **518** (*Contr. Embryol.* **28**): 1-63.

ZUCKERMAN, S.

- 1928 Age changes in the Chimpanzee with special reference to growth of brain, eruption of teeth and estimation of age ; with a note on the Taungs ape.
Proc. zool. Soc. London, **1928** : 1-42.

Adresse de l'auteur : A. RAMBOUX

Laboratoire d'Anthropologie et de Génétique humaine
Code postal 192
Université Libre de Bruxelles
50, avenue F. D. Roosevelt
B-1050 Bruxelles.