

La signification fonctionnelle du torus sus-orbitaire et la transition *Homo erectus* / *Homo sapiens*

The Functional Significance of the Supra-orbital Torus and Phylogenetic Relationships between *Homo erectus* and Modern Humans

Pascal Picq et William L. Hylander *

Résumé

La controverse sur la signification fonctionnelle de la région sus-orbitaire des primates remonte au siècle dernier. Son importance réside dans la signification phylogénétique d'un torus sus-orbitaire développé chez les hommes fossiles, notamment en ce qui concerne les relations de parenté entre les hommes de Neandertal et les hommes modernes. Deux modèles et deux hypothèses s'affrontent. Le modèle biomécanique assimile la présence de bourrelets sus-orbitaires saillants à une structure du massif facial qui absorbe les contraintes produites par les actions du système masticateur. Le fort développement de la région sus-orbitaire apparaît comme une adaptation biomécanique du squelette craniofacial et répond à des facteurs épigénétiques. Dans cette hypothèse, il est possible d'envisager une transition entre les Néandertaliens et les hommes modernes. L'autre modèle, le modèle spatial, relie le développement de la région sus-orbitaire aux relations topographiques entre le cerveau et les orbites. Dans cette hypothèse, la morphologie de cette région résulte d'un déterminisme génétique important, impliquant probablement des processus ontogénétiques différents, ce qui écarte les Néandertaliens de la lignée conduisant à l'homme moderne.

Nous avons testé l'hypothèse biomécanique à travers une expérimentation in vivo (Hylander, Picq et Johnson, 1991a, 1991b). Pour ce faire, nous avons mesuré et analysé les déformations que subit la région sus-orbitaire des macaques (*Macaca fascicularis*) et des babouins (*Papio anubis*) à l'aide de micro-rosettes de déformation. Les intensités des déformations pour l'incision et la mastication de nourritures aux propriétés physiques et géométriques différentes sont très faibles. Leurs intensités maximales ne dépassent pas 700 $\mu\epsilon$ (microdéformations), ce qui est très faible comparé aux autres régions de la face (os malaire, différentes parties de la mandibule). D'autre part, les intensités des déformations apparaissent peu affectées par le type d'action (incision ou mastication unilatérale), la taille (dimorphisme sexuel, espèces différentes) ou les proportions du squelette craniofacial (prognathisme, orthognathisme).

Nos résultats réfutent le modèle biomécanique et contribuent à rejeter l'hypothèse hypogénétique favorisant une transition entre les Néandertaliens et les hommes modernes. Plus largement, les changements affectant la morphologie de l'os frontal des hommes fossiles impliquent des combinaisons génétiques et des processus ontogénétiques qui modifient les relations spatiales entre la boîte crânienne et la face.

Abstract

The long controversy over the functional significance of browridges goes back to the 19th century. Its importance lies in the phylogenetic significance of developed browridges among fossil hominids, especially regarding the relationships between Neandertals and modern humans. We recognize two principal competing models to explain

* Pascal Picq, Collège de France, Centre de Recherches Anthropologiques, Chaire de Paléanthropologie, 11 place Marcelin Berthelot, 75231, Paris cedex 05, France
William L. Hylander, Duke University Medical Center, Department of Biological Anthropology and Anatomy, Durham, NC 17710, USA

browridge development, each with their respective phylogenetic hypotheses. According to the biomechanical model, prominent browridges represent a mechanical structure of the facial mass which absorbs strains produced by various actions of the masticatory apparatus. Strong development of the supraorbital region is seen as a biomechanical adaptation of the craniofacial skeleton and a response to epigenetic factors. According to this hypothesis, it is possible to envisage a transition between Neandertals and modern humans, dependent upon modification of the epigenetic environment. The other model, the so-called spatial model, links the development of the supraorbital region to topographical relations between the forebrain and the orbits. According to this hypothesis, browridge development results from a major genetic determinant, probably involving different ontogenetic processes, which separates Neandertals from the branch leading to modern man.

We have tested the biomechanical model through an in vivo strain gage experiment (Hylander, Picq and Johnson, 1991a, 1991b). This was done in measuring and analyzing masticatory strains over the supraorbital region of macaques (*Macaca fascicularis*) and baboons (*Papio anubis*) using rosette strain gages. Overall, the strain magnitudes for incising, chewing and biting on different food items, presenting various physical and geometrical properties, remained very modest. The maximal intensities recorded did not exceed 700 $\mu\epsilon$ (microstrains) and were considerably lower than in other parts of the facial skeleton (zygoma, infraorbital plate, mandibular corpus and symphysis). Moreover, the overall strain magnitudes were little affected by the type of masticatory action (incision, unilateral mastication), individual size (sexual dimorphism, different species) or craniofacial proportions (prognathism, orthognathism).

Our results refute the biomechanical model and contribute to rejecting the epigenetic hypothesis favouring a transition between Neandertals and modern humans. In a wider sense, evolutionary changes affecting the supraorbital morphology of fossil hominids may involve both genetic recombinations and alteration of ontogenetic processes that modify spatial relationships between the braincase and the face.

Mots clés : région supra-orbitaire, biomécanique craniofaciale, adaptation de l'os, *Homo sapiens*.

Key words : supra-orbital region, craniofacial biomechanics, bone adaptation, *Homo sapiens*.

Introduction

1. L'Origine de la controverse

La controverse sur la signification fonctionnelle du torus sus-orbitaire prit forme au cœur du 19^{ème} siècle, en 1855. Au cours d'un débat sur l'éventualité de l'existence d'un ancêtre commun aux hommes et aux grands singes, Richard Owen argua que le torus sus-orbitaire de ces derniers n'était pas une structure fonctionnelle ou adaptative, donc dénuée de signification biomécanique, mais un caractère typiquement simien. Par conséquent, si les hommes et les grands singes avaient eu un tel ancêtre commun, un torus sus-orbitaire devrait également alourdir la face des premiers hommes. Or dans les trois années qui suivirent, Charles Darwin publia son livre sur l'évolution des espèces, un ouvrage qui souleva un formidable débat justement parce qu'il suggérait fortement que l'homme descendait du singe, et on découvrit une calotte crânienne près de Düsseldorf dans la vallée de Neander en Allemagne. Cet homme de Neandertal, le premier

reconnu, mais pas le premier découvert, possédait une région sus-orbitaire très développée. Ce caractère suffisait pour écarter les Néandertaliens de la lignée humaine. Cette position fut adoptée par de nombreux paléanthropologues depuis et, plus récemment, par ceux utilisant les méthodes cladistes: un torus sus-orbitaire développé est un caractère écartant les hommes de Neandertal du clade aboutissant à l'homme moderne (voir Russell, 1985).

Les découvertes d'autres hommes fossiles encore plus anciens avec une région sus-orbitaire encore plus saillante conféra un air plus humain aux Néandertaliens. Il devint clair que les ancêtres de l'homme moderne avaient possédé un tel caractère. Il fallait trouver une interprétation cohérente pour expliquer la présence d'un torus. La formidable robustesse du squelette des *Homo erectus* et des Néandertaliens fut associée à leur

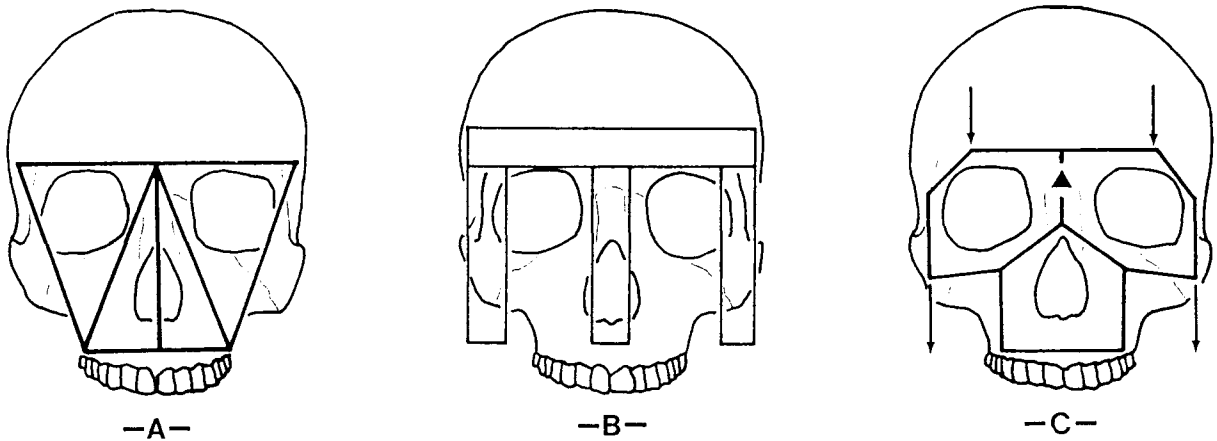


Fig. 1 Quelques modèles biomécaniques de l'architecture du squelette facial. A : d'après Richter (1920); B : d'après Görke (1904); C : d'après Endo (1966).

mode de vie très rude nécessitant des activités physiques intenses. La comparaison avec les Aborigènes australiens, des chasseurs-cueilleurs vivant à l'âge de pierre et chez lesquels la fréquence d'apparition d'un torus sus-orbitaire proéminent est la plus forte parmi les hommes modernes, apportait un argument convaincant. Ainsi se précisait l'hypothèse d'une adaptation biomécanique de squelette crânio-facial. Weidenreich (1941, 1943) lia le fort développement de la région sus-orbitaire à l'architecture robuste de l'ensemble du squelette crânio-facial. Le torus sus-orbitaire apparaissait comme un renforcement du massif facial, au même titre que les autres torus renforçant le crâne de ces hominidés.

2. Architectonique crânio-faciale et biomécanique

Dans les premières études sur l'architectonique du squelette facial, les os s'organisaient en un système de piliers, de poutres et d'entretoises. D'abord très simples, les modèles biomécaniques du massif facial évoluèrent vers des configurations plus élaborées. Toutes ces constructions partageaient un élément commun en la présence d'une barre horizontale au-dessus des orbites, vers laquelle convergaient les forces masticatrices. La région sus-orbitaire s'imposait comme la poutre maîtresse de l'édifice osseux maintenant la face pendant la mastication (fig. 1). Toutefois ces constructions restaient très

théoriques, même dans leurs versions les plus récentes (Endo, 1966; Couly, 1975, 1980).

La généralisation des lois de la transformation des os (lois de Wolff et de Roux) et de la théorie des trajectoires à l'os compact servit de base à de nombreux travaux (voir Bouvier, 1985). Benninghoff (1925) développa la technique dite des "split-lines" ou lignes de fissuration pour étudier l'architecture interne des os, mettant en évidence les trajectoires principales des ostéons, et, pensait-on, des contraintes principales (fig. 2). Même si la signification des

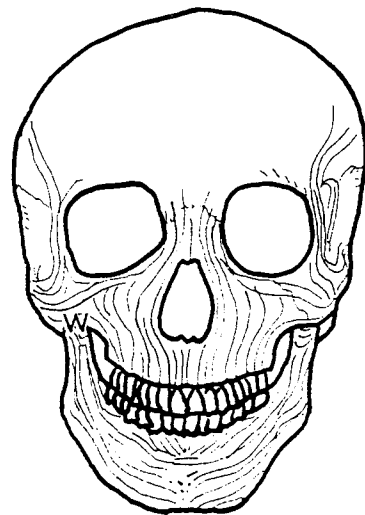


Fig. 2 Les lignes de fissuration ou "split-lines" du squelette facial. Redessiné d'après Benninghoff et Goettler (1937).

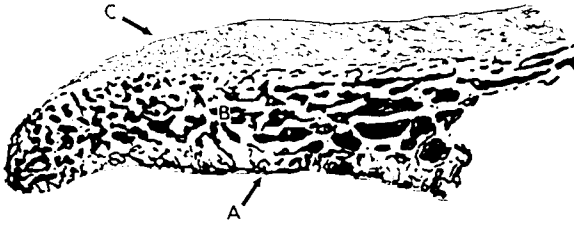


Fig. 3 Vue prise au microscope électronique d'une coupe de la région sus-orbitaire d'un babouin sub-adulte. A : couche d'os compact du toit de l'orbite; B : os spongieux du diploë; C : os fibreux et le réseau vermiculé qu'il forme à sa surface. Redessiné d'après la figure 2 de Oyen *et al.* (1979).

split-lines fut largement contestée, ces travaux eurent un succès durable (voir Bouvier et Hylander, 1981). Tappen (1953, 1954, 1957, 1964) s'intéressa notamment à la région sus-orbitaire. La faible concentration des split-lines à cet endroit et leur aspect désordonné l'amènèrent à conclure que cette région ne subissait pas de contraintes importantes pendant la mastication et que son développement chez certains primates et hommes fossiles avait une autre signification.

Tappen (1973, 1978, 1979, 1980, 1983) prolongea ses travaux d'observation en s'intéressant à l'aspect particulier de la surface corticale de l'os frontal au niveau de la région sus-orbitaire chez l'homme et ses ancêtres. Il observa que cette surface n'était pas lisse, comme pour la plupart des os, mais présentait un aspect vermiculé ou "vermiculate pattern" (fig. 3). La présence de ces irrégularités de surface confirmait les mauvaises propriétés biomécaniques de la région sus-orbitaire, une surface crevassée réduisant la capacité d'une structure à résister aux contraintes, surtout celles de flexion. Le seul avantage mécanique d'une telle configuration serait de limiter la propagation des microfractures et des ondes de choc. Fort de cette constatation, Tappen fit l'hypothèse que la surface vermiculée de la région sus-orbitaire permettrait de mieux absorber les coups assenés par des massues et autres gourdins.

A la suite de Tappen, plusieurs histologistes s'intéressèrent au développement de la région sus-orbitaire au cours de la croissance chez les primates. Il ressortait de leurs travaux

que le réseau vermiculé était le résultat de la déposition rapide d'os fibreux non consolidé (fig. 3). Oyen et ses collaborateurs (1979-1985) s'efforcèrent d'établir quelques corrélations entre les phases de déposition rapide de l'os et l'éruption des dents. L'apparition de chaque nouvelle dent perturbait l'équilibre des forces masticatrices et entraînait un processus de déposition d'os. Dans cette hypothèse, le développement de la région sus-orbitaire serait associé aux forces masticatrices. Malheureusement, ces conclusions n'apparaissaient pas fermement établies et furent réfutées par Russell (1982).

La disparité des conclusions de ces études montrent la trop grande place laissée à l'interprétation dans les recherches basées sur les seules techniques d'observation. En effet, suivant que les chercheurs considèrent que la région sus-orbitaire subit des contraintes importantes ou non, les mêmes observations reçoivent des significations différentes. Le seul moyen de connaître ou de tester la signification fonctionnelle de la région sus-orbitaire est de réaliser une étude expérimentale.

3. L'étude expérimentale de Banri Endo

Au cours des années 1960, Banri Endo utilisa la technique de l'extensométrie pour étudier les propriétés biomécaniques du crâne de l'homme et du gorille. Pour ce faire, il implanta un nombre considérable de jauges et de rosettes de déformation sur l'ensemble de la face de crânes macérés (des crânes "secs" momifiés). Il mit au point un appareil spécialement conçu pour simuler les principales forces masticatrices qui sollicitent le crâne. Toutefois, la procédure expérimentale de Endo, comme toute simulation, ne reproduisait que partiellement les conditions naturelles et avait pour effet d'amplifier les contraintes associées à l'utilisation des dents antérieures. Cette procédure eut un impact considérable sur l'analyse de Endo et biaisa fâcheusement l'exploitation ultérieure de ses travaux par les chercheurs qui s'en inspirèrent (voir Picq et Hylander, 1989).

Pour éviter toute confusion à propos des travaux de Endo (1966), il s'avère essentiel de séparer son travail expérimental de son analyse théorique. Les données expérimentales montrent clairement que la région sus-orbitaire est très faiblement contrainte comparée aux autres régions de la face. Toutefois, même si les déformations enregistrées restent très faibles, Endo souligne qu'elles sont plus intenses pour une morsure au niveau des dents antérieures (insicives et canines) et de conclure que la face et la région sus-orbitaire sont plus sollicitées pour une morsure antérieure. Seulement il convient de se rappeler que, dans ses expériences, les tractions simulant les forces musculaires sont plus intenses pour une morsure au niveau des dents antérieures afin de compenser leur plus grand bras de levier!

Dans le prolongement de son travail expérimental, Endo élaborait un modèle mathématique de l'architecture du squelette facial. Dans ce modèle, la région sus-orbitaire était représentée par une poutre horizontale qui subissait des contraintes de flexion dans le plan frontal (fig. 4). La superposition des résultats expérimentaux et du modèle théorique amena de nombreux chercheurs à comprendre que la région sus-orbitaire se comportait biomécaniquement comme une poutre rigide soumise à des contraintes de flexion importantes, notamment pour une morsure au niveau des dents antérieures, une conclusion injustifiée ou à relativiser en raison de la démarche adoptée par Endo (Picq et Hylander, 1989).

4. Où l'on retrouve les hommes de Neandertal

Les travaux de Endo servirent de base à une série de recherches sur le caractère adaptatif de la région sus-orbitaire des primates et des hommes actuels et fossiles. Les principales conclusions de Endo retenues par Oyen (1982), Oyen et Russell (1982), Oyen *et al.* (1979a, 1979b), Rangel *et al.* (1985), Russell (1985, 1986a), Smith (1983, 1984), Smith et Raynard (1980) et Wolpoff (1980a, 1980b, 1985), parmi d'autres, étaient que la région sus-orbitaire se comportait comme une poutre rigide résistant à

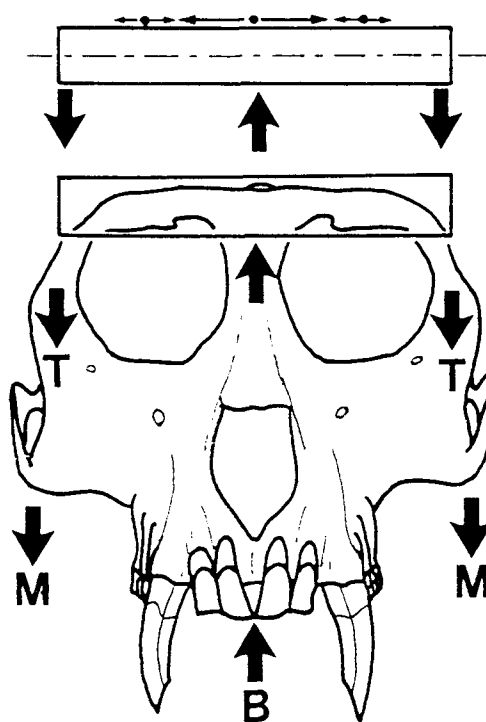


Fig. 4 La région sus-orbitaire modélisée comme une poutre rigide de section constante, d'après Endo (1966). B : force occlusale; M : muscles masseters; T : muscles temporaux. La force de morsure B sollicite la région sus-orbitaire, via la partie moyenne de la face, au niveau de la glabella. Adapté d'après Picq et Hylander (1989).

de fortes contraintes de flexion pendant l'utilisation des dents antérieures, notamment pour l'écaille du frontal inclinée. Ces hypothèses sous-entendaient également que ces contraintes de flexion étaient encore plus intenses pour une face plus prognathe. Une telle interprétation fut avancée pour expliquer le formidable torus des *H. erectus* et la morphologie de la partie supérieure de la face des hommes de Neandertal (Wolpoff, 1980a, 1985). Les Néandertaliens possédaient une face prognathe (par rapport à l'homme moderne), utilisaient intensément leurs dents antérieures, avaient une écaille du frontal inclinée et, par conséquent, avaient un torus sus-orbitaire développé pour absorber ces contraintes. Il restait à expliquer pourquoi les dents antérieures des Néandertaliens étaient aussi usées. Pour Wolpoff (1980a, 1980b), la technologie des hommes de

Neandertal n'étaient pas assez avancée pour leur éviter de mobiliser leurs mâchoires, et donc leurs dents antérieures, comme outil. Ainsi, à force de solliciter leur face, ils auraient développé leur faciès si caractéristique. La morphologie particulière de leur face résultait d'un épiphénomène culturel. L'utilisation intense de leur système masticateur dans des tâches culturelles entraîna des adaptations biomécaniques du squelette facial, dont le torus sus-orbitaire, pour absorber les contraintes. Les caractères néandertaliens de la face s'atténuèrent rapidement quand leur technologie progressa et leur permit d'affranchir leur système masticateur de toutes ces tâches (on notera avec intérêt que la même hypothèse est avancée pour interpréter les caractéristiques des autres régions de la face des Néandertaliens; Brace, 1979; Rak, 1986; Smith, 1983; Smith et Paquette, 1989; Smith *et al.*, 1989; Trinkaus, 1987...).

L'argumentation de ces chercheurs reste évidemment fragile. Il n'existe aucune étude de biomécanique sérieuse donnant les caractéristiques des forces développées dans des tâches culturelles. Pour résoudre cette question, Russell (1985) effectua une étude biométrique du crâne des Aborigènes australiens. Or c'est chez les Aborigènes australiens que l'on rencontre le plus souvent un torus sus-orbitaire développé, ils vivent à l'âge de pierre, ils utilisent leurs dents antérieures à des fins culturelles, donc la région sus-orbitaire est une adaptation fonctionnelle en réponse à ce type d'activité puisque cela correspond au modèle basé sur les travaux de Endo, un formidable syllogisme vivement critiqué.

Smith et Raynard (1980) et Smith *et al.* (1989) proposent une hypothèse plus nuancée faisant intervenir des processus ontogénétiques associés au modèle spatial (voir plus bas) ainsi que le modèle biomécanique. L'altération des processus de croissance et des facteurs biomécaniques justifie une transition progressive entre les Néandertaliens et les hommes de type moderne à la fin du Paléolithique moyen, mais sans que leurs rôles respectifs soient clairement explicités. Nous reviendrons plus en détail sur le

modèle spatial après avoir présenté les résultats de notre étude expérimentale.

Etude théorique des déformations et de leur signification fonctionnelle

1. Une reformulation précise des hypothèses biomécaniques relatives à la région sus-orbitaire

Pendant plus d'un siècle, la région sus-orbitaire a été considérée comme une structure biomécanique absorbant des contraintes, mais peu de chercheurs tentèrent de préciser la nature de ces contraintes. Ce paradoxe se comprend aisément. La plupart des travaux se fondaient sur des méthodes d'observation et leur interprétation supposait des corrélations avec les directions principales des contraintes. Mais en l'absence de données expérimentales, il demeurerait hasardeux de préciser la nature possible de ces contraintes. Dans les paragraphes qui suivent, nous exposerons les différents types de sollicitations théoriquement possibles et les caractéristiques des déformations principales associées.

Flexion dans le plan frontal. La région sus-orbitaire des primates avec une écaille du frontal très inclinée peut être modélisée comme une poutre rigide (fig. 4). Les forces agissant sur cette poutre sont les tensions des muscles masticateurs et l'action probable des forces de morsure via la région inter-orbitaire. Sous l'action de ces forces, un carré placé au dessus de la région inter-orbitaire sera déformé en un rectangle avec son grand côté dans le plan frontal et son petit côté dans le plan sagittal. En d'autres termes, il s'allonge dans le plan frontal sous l'effet de tensions et se raccourcit dans le plan sagittal sous l'effet de compressions. Dans cette situation, les déformations de tensions (t) sont nettement supérieures aux déformations de compressions (c) et ont des directions perpendiculaires entre elles. Pour une rosette placée au-dessus de la région inter-orbitaire, les déformations de flexion dans le plan frontal seront facilement identifiées si les tensions sont nettement supérieures aux

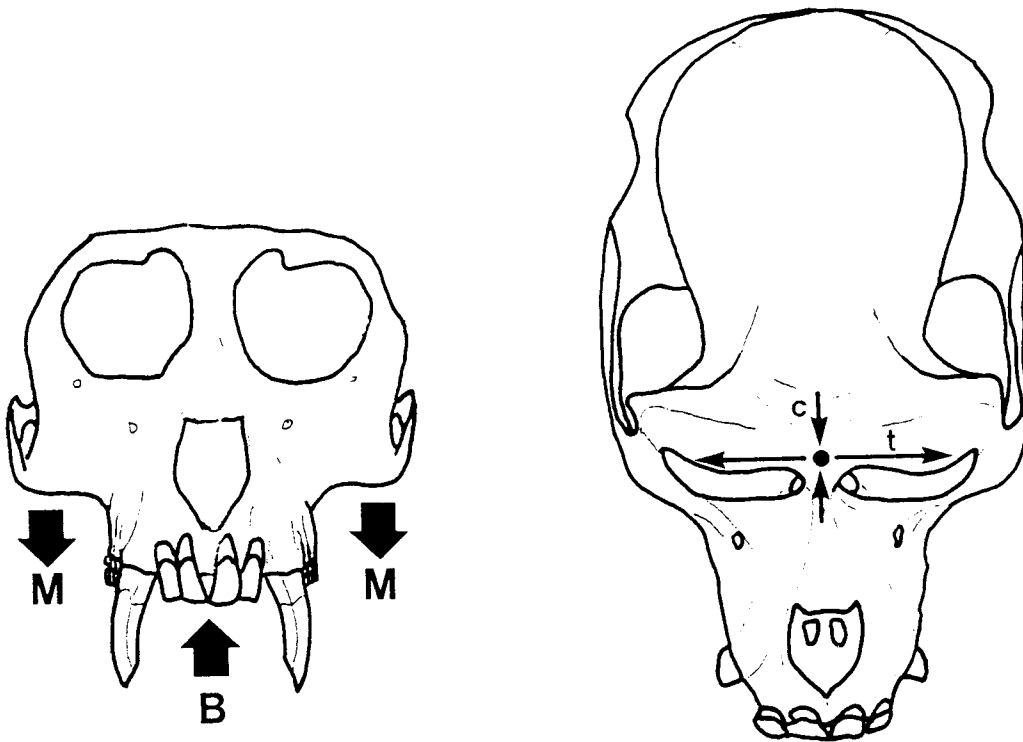


Fig. 5 Contraintes et déformations associées à une flexion dans le plan frontal. A gauche : vue frontale des principales forces qui sollicitent la face pendant l'incision. B : force de morsure ou résultante des forces occlusales; M : forces musculaires. Les flèches indiquent seulement les directions des forces et ne sont pas proportionnelles à leurs intensités respectives. Ces forces conjuguent leurs effets pour fléchir la région sus-orbitaire vers le bas, comme dans le modèle proposé par Endo (1966); voir la figure 4. A droite : caractéristiques des déformations pour une rosette placée sur la surface supérieure ou dorsale de la région inter-orbitaire ou glabellaire. Les tensions principales (t) sont orientées dans le plan frontal et sont supérieures aux compressions principales (c) qui sont alignées dans le plan sagittal. Les caractéristiques des déformations principales seraient les mêmes, mais d'intensités respectives beaucoup plus faibles, pour une rosette située au-dessus de l'orbite.

compressions et si elles sont orientées dans le plan frontal (fig. 5). Ce régime de contraintes est le plus important d'après Endo et les chercheurs s'inspirant de ses travaux. La déposition d'os au-dessus des orbites serait un moyen efficace de résister à ces contraintes de flexion en accroissant le second moment d'inertie vertical (fig. 4).

L'identification des caractéristiques des déformations de flexion au-dessus de l'orbite pose plus de problèmes. En admettant que l'analogie de la poutre rigide demeure valable, une rosette de déformation enregistrera des déformations dont les caractéristiques seront celles que nous venons de décrire, mais avec des intensités beaucoup plus faibles. En effet, les intensités des contraintes de flexion décroissent rapidement vers les extrémités de la poutre car

les bras de levier des moments de flexion se raccourcissent.

Flexion dans le plan sagittal. Il est théoriquement possible que l'ensemble du crâne soit fléchi dans le plan sagittal, notamment pendant l'incision chez des espèces prognathes (Cartmill, 1974; Demes, 1982; Hylander, 1977; Preuschoft *et al.*, 1986). Une telle flexion a pour effet de raccourcir (compressions) la surface dorsale ou supérieure du crâne et d'allonger (tensions) sa partie inférieure. Un carré situé au-dessus de la région inter-orbitaire se déformera en un rectangle dont le long côté sera dans le plan sagittal et le petit côté dans le plan frontal. Une rosette située au-dessus de la région inter-orbitaire enregistrera des déformations de tension (t) dans le plan frontal et des déformations de compression

(c) dans le plan sagittal, ces dernières étant nettement supérieures. Les déformations liées à cette flexion présentent des caractéristiques très différentes de celles provoquées par la flexion dans le plan frontal. Les directions des tensions et des compressions ont tourné de 90° et les tensions sont nettement inférieures aux compressions (fig 6). En ce qui concerne une rosette placée au-dessus de l'orbite, nous rencontrons des difficultés. Dans ce cas précis, le problème se complique en raison de la cavité orbitaire qui dévie les contraintes. La détermination des caractéristiques théoriques des déformations devient très incertaine. Toutefois, il semble peu probable que cette flexion dans le plan sagittal affecte sévèrement la région sus-orbitaire. En effet, c'est justement au niveau du plan frontal passant par la région sus-orbitaire

que le crâne présente sa plus grande section. En d'autres termes, il possède un grand second moment d'inertie permettant de limiter efficacement les déformations produites par cette flexion.

Torsion du crâne pendant la mastication.

Les singes, comme les mammifères en général, mastiquent alternativement d'un seul côté des mâchoires. Cette situation impose une distribution asymétrique des forces masticatrices entre les deux côtés du crâne (fig. 7). En premier lieu, la résultante des forces occlusales se localise d'un seul côté, disons le côté gauche. En second lieu, les forces développées par les muscles masticateurs sont généralement plus intenses du côté mastiquant (côté gauche) que du côté non-mastiquant (côté droit). Enfin, les forces de

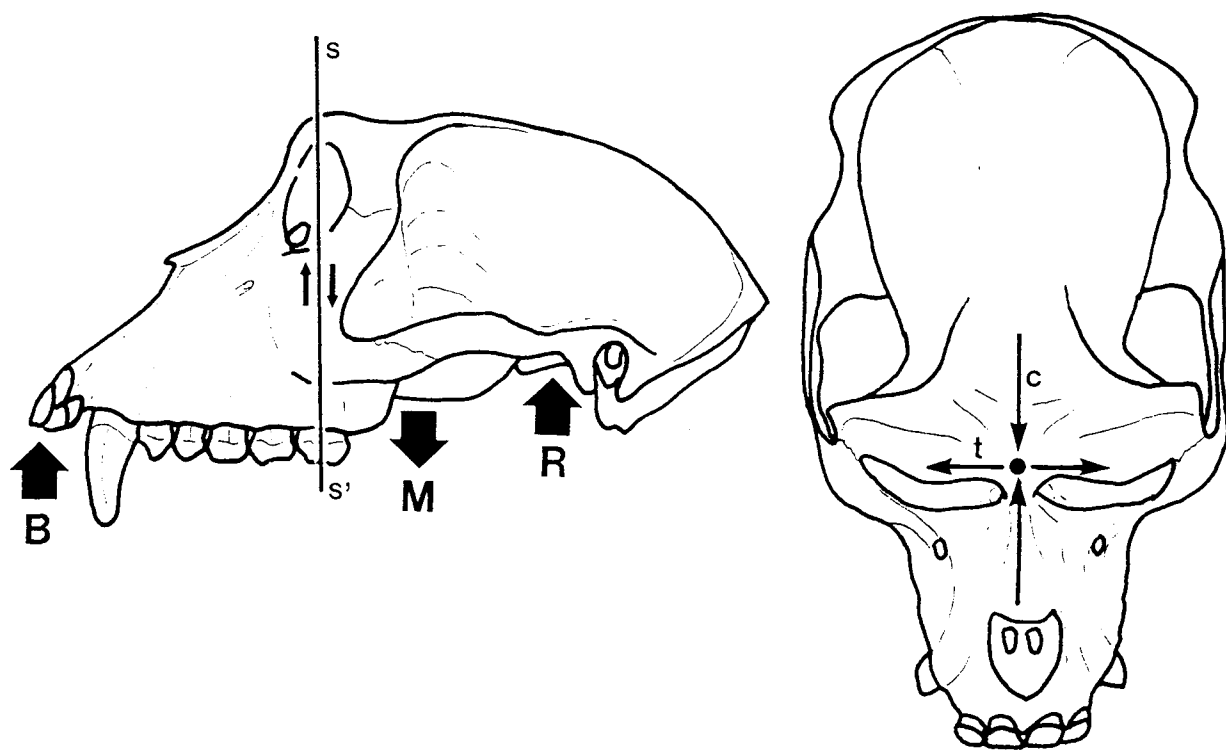


Fig. 6 Contraintes associées à une flexion dans le plan sagittal. A gauche : vue latérale décrivant les principales forces qui peuvent fléchir le crâne dans le plan sagittal. B : force de morsure ou résultante des forces occlusales; M : forces musculaires; R : forces de réaction au niveau de l'articulation temporo-mandibulaire. A droite : caractéristiques des déformations principales pour une rosette placée sur la surface supérieure ou dorsale de la région inter-orbitaire ou glabellaire. Les compressions principales (c) sont orientées dans le plan sagittal et sont supérieures aux tensions principales (t) dont la direction est perpendiculaire. On remarque que la direction des contraintes principales a tourné de 90° par rapport à une flexion dans le plan frontal et que les compressions sont plus grandes (comparer avec la figure 5). Il est très difficile de faire l'hypothèse des caractéristiques des contraintes et des déformations principales au-dessus de l'orbite en raison de la présence de la cavité orbitaire. Les mêmes forces qui fléchissent le crâne dans le plan sagittal créent des contraintes de cisaillement direct au niveau de la section SS'.

réaction au niveau des articulations temporo-mandibulaires sont généralement plus grandes (Picq, 1990) du côté non-mastiquant (côté droit) que du côté mastiquant (côté gauche). Toutes ces forces créent des couples de torsion. Pour la mastication du côté gauche, la résultante des forces occlusales a pour effet de tordre le crâne au niveau de la région sus-orbitaire dans le sens contraire des aiguilles d'une montre (fig. 7b). Le couple de torsion du aux réactions au niveau des articulations temporo-mandibulaires tord la région sus-orbitaire dans le sens des aiguilles d'une montre. Le couple de torsion produit par

les forces musculaires n'est pas facile à déterminer car les insertions des muscles masticateurs se répartissent antérieurement (ou rostralement) et postérieurement (ou caudalement) par rapport au plan frontal passant par la région sus-orbitaire (fig. 7a). En supposant que les couples associés à des paires de muscles différents s'équilibrent grossièrement, un carré au-dessus de la région sus-orbitaire se déformera en un losange sous l'effet des contraintes de cisaillement dues à la torsion résultant des différents couples. Une rosette placée à cet endroit enregistrera des déformations de cisaillement pour lesquelles les

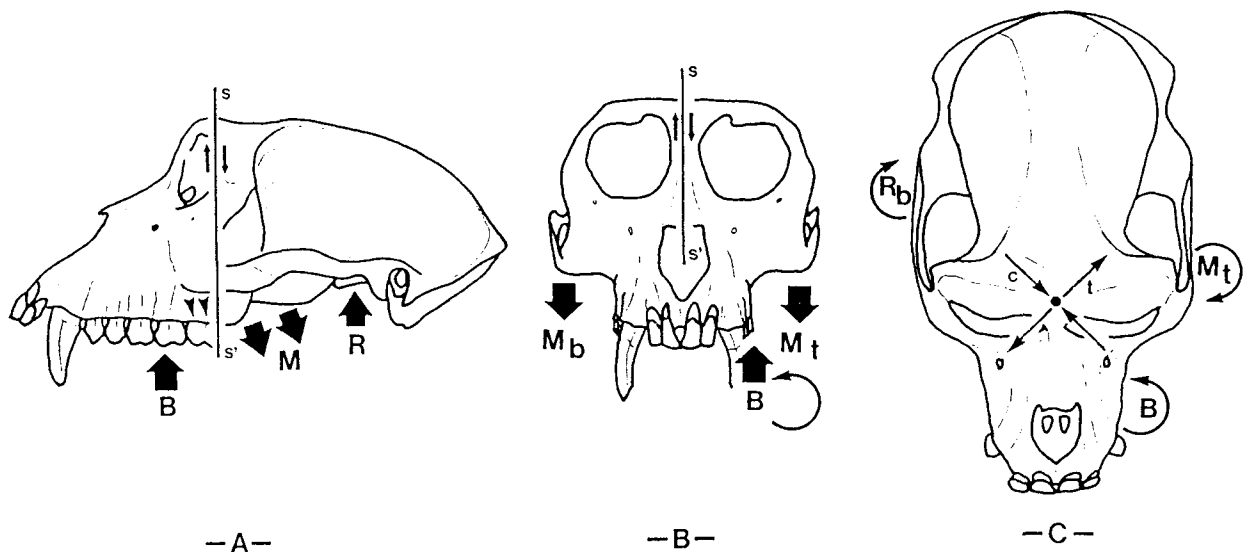


Fig. 7 La distribution asymétrique des forces masticatrices provoque des contraintes de torsion. Au cours de la mastication unilatérale la résultante des forces occlusales (B) se situe d'un seul côté de l'arcade dentaire. D'autre part, les forces musculaires (M_t) du côté travaillant (côté mastiquant) sont généralement supérieures à celles produites du côté balancé (côté non-mastiquant) repérées par (M_b). Enfin, les forces de réaction au niveau de l'articulation temporo-mandibulaire du côté balancé (R_b) sont plus grandes que celles affectant l'articulation temporo-mandibulaire du côté travaillant (Picq, 1990). Toutes ces forces, leurs intensités relatives ainsi que leurs positions relatives produisent des couples de torsion et des cisaillements directs.

Contraintes de cisaillement dues aux torsions. Les couples de torsion définis plus hauts correspondent à des tendances. Mis-à-part la torsion due à la position de la force occlusale (B; Fig. 7B), les autres dépendent du mode de recrutement musculaire entre le côté travaillant et le côté balancé. D'autre part, pour ne considérer que les muscles du côté travaillant (figure 7A), ceux-ci se répartissent de chaque côté du plan frontal vertical (SS') et exercent des couples de torsions qui s'opposent. Ces situations assez complexes suggèrent un effet modéré de ces couples de torsion. En tenant compte de toutes ces remarques, le couple de torsion résultant le plus probable est celui représenté par la figure 7C. Les cisaillements provoqués et leurs caractéristiques principales pour une rosette située au-dessus de la région sus-orbitaire apparaissent sur la figure 7C. Dans ce cas, les contraintes principales de tension (t) et de compression (c) sont de même intensité et orientées à 45° du plan sagittal et du plan frontal. Les caractéristiques et les intensités des déformations principales sont les mêmes dans les autres parties de la région sus-orbitaire.

Déformations dues aux cisaillements directs. Les forces masticatrices imposent des contraintes de cisaillement directs. Dans la figure 7A, le plan frontal passant par la région sus-orbitaire est déformé par des cisaillements directs. Ces déformations ne peuvent pas être détectées par une rosette placée sur la surface supérieure de la région sus-orbitaire. Dans la figure 7B, le crâne subit des déformations de cisaillement dans le plan sagittal. Ces déformations peuvent être mises en évidence par une rosette située sur la partie antérieure ou rostrale de la glabelle, mais pas par une rosette collée sur la surface supérieure de la région sus-orbitaire.

déformations de tension sont égales aux déformations de compression et orientées à 45° par rapport au plan frontal et au plan sagittal (fig. 7c). Les caractéristiques des déformations seront les mêmes au-dessus de l'orbite.

Greaves (1985) élaborait un modèle biomécanique du crâne des singes en suggérant qu'il est adapté pour résister efficacement aux contraintes de torsion au cours de la mastication unilatérale. Il fit l'hypothèse que, dans ces conditions, l'orbite située du côté mastiquant subit principalement des tensions et celle de l'autre côté des compressions. Néanmoins, les caractéristiques des déformations selon l'hypothèse de Greaves demeurent assez imprécises et ne correspondent pas à celles que nous avons exposées. En tout état de cause, le crâne des singes est bien structuré pour limiter les contraintes de torsion au niveau de la région sus-orbitaire. Les grandes dimensions du crâne dans le plan des orbites lui confèrent un grand moment polaire d'inertie pour résister aux torsions. Néanmoins, la déposition d'os au-dessus des orbites serait un moyen efficace d'augmenter le moment polaire d'inertie du crâne.

Cisaillements directs. La région sus-orbitaire subit certainement des cisaillements directs à la fois dans le plan frontal (fig. 7a) et dans le plan sagittal (fig. 7b) (Demes, 1982; Hylander, 1977; Preuschoft *et al.*, 1986; Russell, 1985). Mais il n'est pas nécessaire que la région sus-orbitaire soit développée pour résister à ces cisaillements. Un solide s'oppose aux cisaillements en fonction de la taille de sa section. La répartition de la matière osseuse ne joue aucun rôle biomécanique. Il apparaît peu vraisemblable qu'une région sus-orbitaire développée soit une structure destinée à résister aux contraintes de cisaillement. D'autre part, le crâne des singes présente une section de grande surface dans le plan des orbites et dans le plan sagittal. Nous négligerons cette hypothèse dans la suite de ce travail, d'autant que des rosettes de

déformation placées au-dessus des orbites ne peuvent pas déceler ces cisaillements.¹

2. La signification fonctionnelle des déformations

La technique de l'extensométrie repose sur l'utilisation de jauges et de rosettes de déformation. Un solide soumis à des forces extérieures se déforme (fig. 8). Les déformations expriment un changement de longueur relatif d'une dimension du solide. Si une longueur du solide est L avant l'application des forces extérieures, celle-ci s'allongera (tensions) ou se raccourcira (compressions) sous l'effet de leur action pour atteindre une nouvelle longueur L' . L'intensité de la déformation est donnée par le rapport entre la différence $(L' - L)$ sur la longueur initiale L , soit $(L' - L)/L$. Cette intensité, notée ϵ , n'a pas d'unité. Le signe de ϵ est positif pour les déformations de tension (gain de longueur) et négatif pour les déformations de compression (perte de longueur). Une déformation d'intensité 1 signifie que le solide s'est allongé d'une longueur égale à sa dimension initiale, soit 1 mm pour 1 mm ou encore 1 m pour 1 m... Il est évident que peu de solides pourraient subir de telles déformations, doublant une de leurs dimensions sans se fracturer. Par commodité, les ingénieurs et les biomécaniciens utilisent comme unité les microdéformations, notées $\mu\epsilon$, soit une déformation de 1 micromètre pour une longueur initiale de 1 mètre.

Les travaux expérimentaux de la dernière décennie ont permis de mettre en évidence l'importance des déformations sur la biologie osseuse. Les processus de croissance et de transformation de l'os sont fonction des caractéristiques des déformations que sont leur intensité, leur fréquence, leur taux de variation, leur distribution et leur répétition (Lanyon et Rubin, 1985; Lanyon, 1988; Rubin *et al.*, 1990). La seule intensité des déformations routinières ne représente pas le seul facteur agissant sur les

1. En fait, nous avons testé une de ces deux hypothèses en réalisant trois expériences avec une rosette de déformation placée entre les deux orbites sur la face antérieure ou rostrale de la glabella. Cette procédure permet d'enregistrer des cisaillements directs dans le plan frontal. Nos résultats montrent que de tels cisaillements sont quasi-inexistants, ce qui confirme notre analyse (Hylander et Picq, 1991a et b).

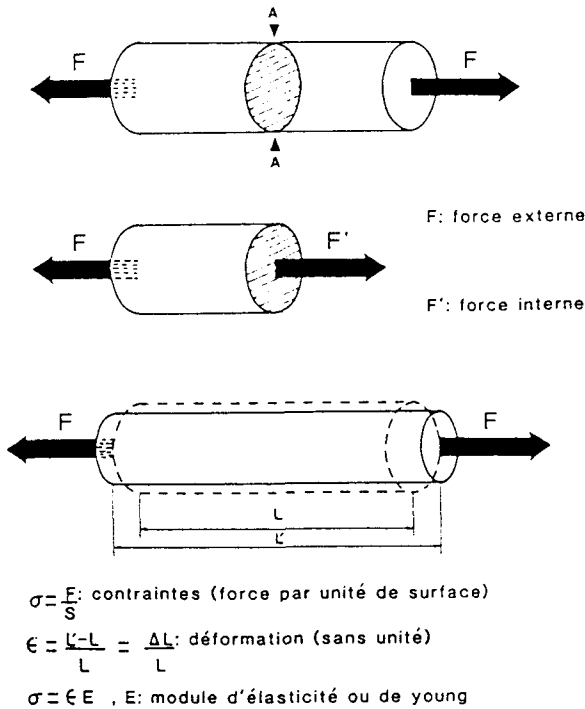


Fig. 8 Relations entre les forces extérieures sollicitant un solide (F), les forces internes (F'), les contraintes et les déformations.

processus de remaniement osseux. La complexité de ces facteurs nous oblige à développer une procédure expérimentale à même de tester l'hypothèse biomécanique. Le simple enregistrement de l'intensité des déformations ne saurait fournir un test définitif à lui seul. C'est pourquoi notre étude comprend deux séries d'expériences.

Pour la première série, trois sessions expérimentales, les rosettes de déformation furent implantées respectivement au-dessus de la région inter-orbitaire et au-dessus de l'orbite (voir les figures 11 et 12 pour les emplacements des rosettes). Ces expériences avaient pour but de déterminer les caractéristiques des contraintes et des déformations affectant la région sus-orbitaire pendant la mastication et l'incision. Pour la seconde série, six sessions expérimentales, une rosette était placée au-dessus de la région inter-orbitaire et l'autre au niveau de la racine antérieure de l'arcade zygomatique, une région que nous savons directement affectée par les forces masticatrices. La comparaison simultanée de deux régions du squelette facial est le meilleur

moyen de tester si la région sus-orbitaire est autant sollicitée que les autres parties de la face pendant la mastication et l'incision. En d'autres termes, si les intensités des déformations sont d'amplitudes comparables au niveau de la région sus-orbitaire et de l'arcade zygomatique, alors la région sus-orbitaire est une structure qui doit limiter les effets de ces déformations. Inversement, si les intensités des déformations sont nettement plus faibles, alors la région sus-orbitaire pourrait supporter des contraintes sans dommage en étant de taille beaucoup plus réduite. Dans ce cas, le développement de la région sus-orbitaire est lié à d'autres facteurs qui ne concernent pas la biomécanique de la mastication et de l'incision.

Matériel et méthodes

1. L'expérimentation in vivo

L'expérimentation in vivo s'impose comme l'approche la plus appropriée pour tester la signification fonctionnelle de la région sus-orbitaire comme celle des autres os. Notre souci étant de nous placer dans des conditions naturelles, nous devons employer des méthodes douces qui ne font pas souffrir les sujets, ne leur procurent aucune gêne et ne perturbent pas les actions naturelles du système masticateur. Compte tenu de ces impératifs, nous utilisons des jauges et des rosettes de déformation qui sont de petite taille et permettent un enregistrement continu et dynamique des déformations (Hylander, 1984, 1986). Les faibles dimensions des jauges et des rosettes de déformation, quelques dizaines de millimètres carrés, nécessitent une intervention chirurgicale bénigne pour leur implantation. Les zones d'implantation sont sélectionnées en raison de leur accès facile que justifie également l'absence de structures importantes (nerfs, vaisseaux sanguins, insertions musculaires et tendineuses...).

Les animaux sélectionnés pour les expériences sont des macaques (*Macaca fascicularis*) des deux sexes, deux mâles et trois femelles, et un babouin (*Papio anubis*) femelle. Ces singes possèdent des tailles corporelles très

différentes, notamment entre les mâles et les femelles, et des proportions métriques du squelette facial très distinctes entre les macaques et les babouins, ces derniers étant très prognathes. Les zones d'implantation des rosettes de déformation se localisent au niveau de la surface supérieure ou dorsale de la région sus-orbitaire. Dans chaque expérience, une rosette fut collée au centre, c'est-à-dire dans la région inter-orbitaire, et une autre au-dessus de l'orbite ou au niveau de l'os malaire. Cette disposition autorise un enregistrement simultané des déformations.

Alors qu'il est toujours endormi, le sujet sélectionné est placé dans une chaise spécialement conçue pour lui offrir un maximum de confort. Il est installé en position assise et peut bouger tout le haut du corps à sa guise. Ce dispositif permet tous les mouvements naturels possibles du cou et de la tête pendant la mastication, l'incision, les baillements et les comportements de menace. Après un réveil complet et à partir du moment où le sujet manifeste l'envie de manger, un choix de diverses nourritures lui est proposé: carottes, pommes, amandes, abricots séchés, prunes avec leur noyau et biscuits complets. Ces nourritures présentent des propriétés géométriques et physiques très distinctes. Afin d'obtenir des contraintes aussi grandes que possible, les abricots furent séchés au four pendant plusieurs jours (d'autres furent oubliés près d'une année au fond d'un réfrigérateur). Le choix des prunes avec leur noyau apparaît évident. Néanmoins, notre bonne volonté se heurta souvent aux caprices de certains sujets qui ont des préférences très marquées pour une nourriture particulière, ce qui nous obligea à développer plusieurs ruses, notamment l'emploi de sirops de fruit pour donner du relief à des aliments peu appréciés.

2. Procédure d'enregistrement

Dans toutes les expériences nous utilisâmes des rosettes de déformation. Une rosette se compose de trois jauges élémentaires orientées selon des directions différentes. Cet arrangement permet de connaître la direction des déformations principales qui sont calculées à partir des données enregistrées par chaque jauge de la rosette. Techniquement, chaque jauge

représente un bras d'un pont de Wheatstone qui reçoit une excitation de 1 volt, ce qui représente un total de six canaux d'enregistrement pour l'utilisation de deux rosettes. Les données étaient captées sur un enregistreur à bande magnétique à 14 canaux, tout en étant contrôlées visuellement sur un oscilloscope et un lecteur graphique pour nous assurer de la bonne marche de l'expérience. Enfin, un canal était utilisé pour enregistrer des informations tout au long des expériences, comme la nourriture mastiquée, de quel côté le sujet mastique et le type d'action (incision avec ou sans l'aide des mains, mastication, morsure isométrique...). Au terme d'une session expérimentale le sujet était anesthésié à nouveau, les rosettes ôtées et les cicatrices soigneusement suturées. Après quoi, le sujet était replacé dans sa cage après l'administration d'un antibiotique pour prévenir tout risque d'infection (Hylander, 1984, 1986).

La saisie des données sur un enregistreur à bande magnétique avec leur visualisation simultanée sur un graphe est un système un peu lourd mais qui présente de nombreux avantages. Les graphes autorisent la sélection rapide des meilleures expériences pour l'incision et la mastication alternativement du côté droit et du côté gauche pour chaque nourriture. Les données retenues sont ensuite digitalisées et stockées sur une disquette. Dans un premier temps, les caractéristiques des déformations principales sont calculées à l'aide d'un programme approprié. Dans un deuxième temps, un autre programme recherche les déformations principales maximales à partir des cisaillements pour chaque séquence masticatrice (ou série de morsures d'un même côté pour chaque nourriture) et en donne les statistiques descriptives (moyenne, écart-type, coefficient de variation, minimum et maximum). Il calcule également les rapports entre les tensions et les compressions principales ainsi que leurs statistiques descriptives. Le même programme effectue les calculs simultanément pour chacune des rosettes. D'autre part, il évalue les différences de temps ou de synchronisation qui peuvent séparer les dates d'apparition des déformations principales maximales entre les rosettes pour chaque cycle masticateur d'une séquence. Il calcule aussi les corrélations et les rapports entre

les différents types de déformations correspondant entre les rosettes (Hylander *et al.*, 1991a, 1991b).

Résultats

1. Les caractéristiques des déformations pendant l'incision et la mastication

Notre étude repose sur un nombre considérable de données recueillies au cours de neuf sessions expérimentales. Les différents sujets incisèrent et mastiquèrent six types de nourriture, ce qui représente au total quelques 60 séquences masticatrices enregistrées et analysées. Il serait fastidieux et redondant d'exposer tous ces résultats (voir Hylander *et al.*, 1991a, 1991b). Nous avons choisi de présenter les résultats concernant la région sus-orbitaire pour l'incision et la mastication (fig. 9) et entre la région sus-orbitaire et les autres parties de la face (fig. 10). Les intensités des déformations pour la mandibule (d'après Hylander, 1979, 1981, 1984) apparaissent aussi dans la figure 10. Depuis dix ans, les mêmes animaux (macaques) participent à toutes les études expérimentales, que ce soit pour les propriétés biomécaniques de la mandibule ou le mode de recrutement des muscles masticateurs. Un dénominateur commun à toutes ces études est l'incision et la mastication de pommes. Même si ce fruit n'entraîne pas la production de contraintes importantes, l'ensemble des données collectées offre un moyen unique d'élargir notre étude.

2. Les déformations au niveau de la région sus-orbitaire

La région au-dessus de la glabella. Sur l'ensemble des expériences, les moyennes pour les intensités des déformations principales de tension (t) pour la mastication et l'incision sont comprises entre 46 $\mu\epsilon$ et 292 $\mu\epsilon$; la plus grande valeur observée est 462 $\mu\epsilon$ (fig. 9). Les moyennes pour les déformations principales de compressions (c) s'échelonnent entre -18 $\mu\epsilon$ et -119 $\mu\epsilon$. La valeur maximale fait -203 $\mu\epsilon$. Les plus grandes moyennes des déformations principales

de tension et de compression pour l'incision sont respectivement 235 $\mu\epsilon$ et -189 $\mu\epsilon$, ce qui n'est pas supérieur à celles obtenues pour la mastication de nourritures assez coriaces (abricots très secs, noyaux de prunes...). Les moyennes apparaissent plus fortes pour les déformations principales de cisaillement (gamma) et se répartissent de 65 $\mu\epsilon$ à 411 $\mu\epsilon$, avec une valeur maximale de 651 $\mu\epsilon$ pour la mastication. Les valeurs respectives correspondantes pour l'incision vont de 85 $\mu\epsilon$ à 303 $\mu\epsilon$, avec une valeur maximale égale à 386 $\mu\epsilon$. Ces dernières sont inférieures à celles enregistrées pour une mastication énergique (fig. 9).

Les déformations de tension sont 1,7 à 4,1 fois supérieures aux déformations de compression (en valeur absolue), avec une grande moyenne, c'est-à-dire la moyenne de toutes les moyennes, de 2,7 pour la mastication. Cette tendance est sensiblement plus affirmée pour l'incision, soit entre 2,7 et 4,5 avec une grande moyenne de 3,6 (fig. 9, 10 et 11; Hylander *et al.*, 1991a, 1991b).

Les directions des déformations principales sont données par celles des déformations principales les plus grandes, c'est-à-dire les tensions en raison de leur valeur algébrique positive. La direction des tensions est dans le plan frontal (ou perpendiculaire au plan sagittal) pendant l'incision (fig. 11). Cette direction dévie de 5° à 15° de ce plan pour la mastication (fig. 12). Cet écart alterne systématiquement avec le côté mastiquant. Une analyse plus complète de l'évolution des caractéristiques des contraintes au cours de chaque cycle masticateur montre que la direction des tensions se rapproche du plan frontal et les rapports t/c augmentent quand les déformations atteignent leur intensité maximale. Ces changements furent observés pour tous les cycles masticateurs, quelque soit le côté mastiquant (Hylander *et al.*, 1991a, 1991b).

Les caractéristiques des déformations sont dues à une flexion dans le plan frontal : les tensions sont nettement supérieures aux compressions et elles sont orientées dans le plan frontal. Toutefois, l'évolution des caractéristiques

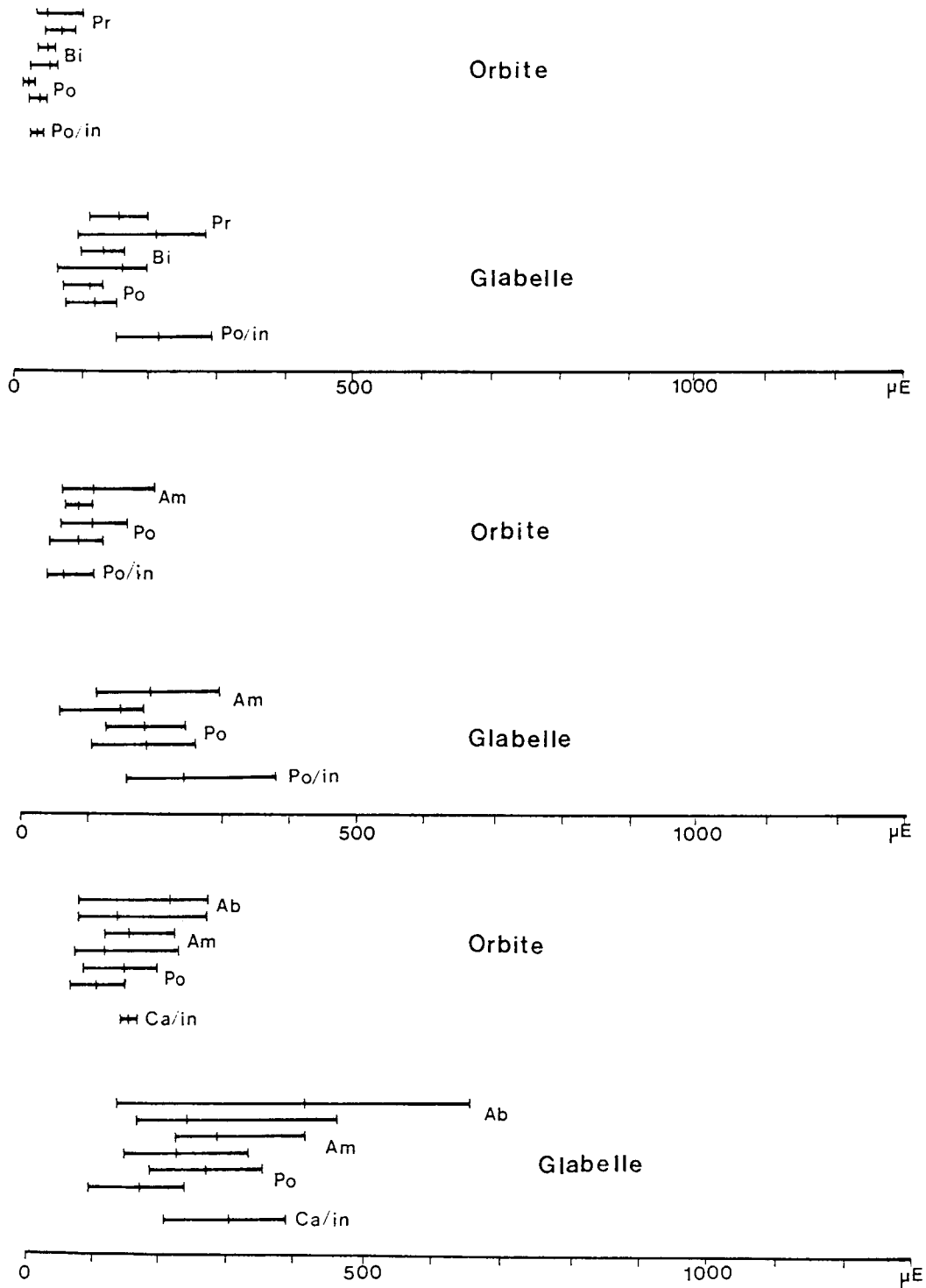


Fig. 9 Représentation schématique des intensités des déformations principales de cisaillement enregistrées simultanément au-dessus de la glabella et de l'orbite en microdéformation (μE ; voir la figure 11). Les traits indiquent le domaine des valeurs enregistrées et la moyenne pour chaque nourriture mastiquée et/ou incisée est repérée par un tiret situé entre les valeurs extrêmes. Ab : abricot sec; Am : amande; Bi : biscuit pour singes; Ca : carotte; Po : pomme; Pr : prune avec noyau. Les données pour l'incision sont repérées par le type de nourriture et la mention /in. Pour la mastication unilatérale, les nourritures sont alternativement mastiquées du côté gauche et du côté droit de l'arcade dentaire, ce qui explique que chaque nourriture est souvent représentée par deux domaines de données. Les données de la figure du haut sont pour le babouin femelle, celles du milieu pour un macaque mâle, celles du bas pour un macaque femelle (d'après Hylander *et al.*, 1991a, 1991b).

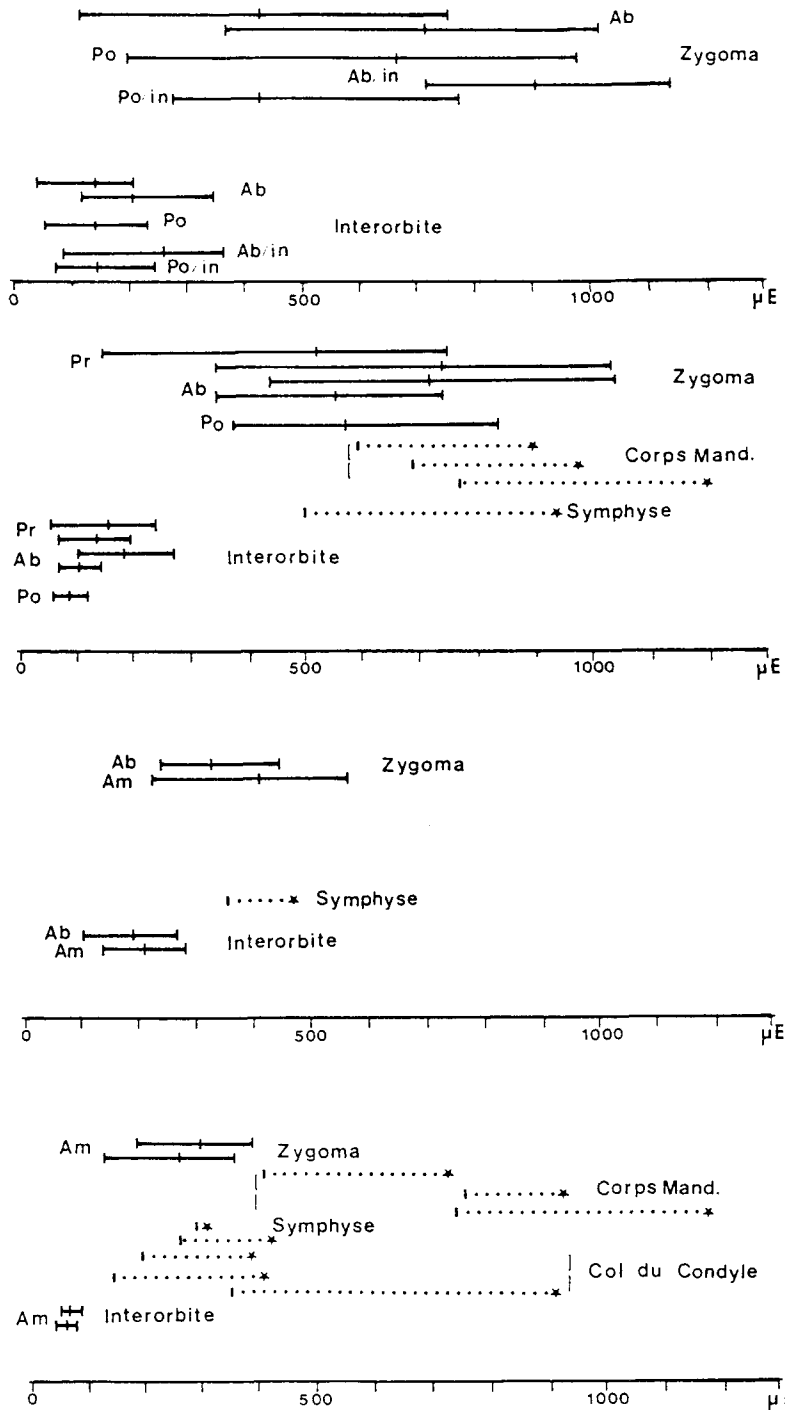


Fig. 10 Comparaison des intensités des déformations de cisaillement entre la région sus-orbitaire et d'autres parties de la face. Cette figure réunit deux types de données. Celles représentées par des traits continus pour la région au-dessus de la glabre (Interorbite) et la racine antérieure de l'arcade zygomatique (Zygoma) furent enregistrées simultanément, c'est-à-dire pour la mastication et l'incision des mêmes nourritures. Les tirets et les abréviations utilisées ont les mêmes significations que pour la figure 9. Les données pour les différentes parties de la mandibule pour la mastication de la pomme sont représentées par leur moyenne (tiret à gauche des pointillés) et leur valeur maximale (astérisque). Ces données expérimentales sont d'après Hylander (1979, 1981, 1984). Les différentes parties de la mandibule étudiées sont le col du condyle articulaire (Col du Condyle), la branche horizontale (Corps Mand.) et la symphyse. Les quatre ensembles de données correspondent à des macaques des deux sexes. On remarque que les intensités des déformations sont comparables pour l'arcade zygomatique et les différentes parties de la mandibule. Par contre, les intensités des contraintes au-dessus de la région interorbitaire, la plus sollicitée de toute la région sus-orbitaire, apparaissent nettement plus faibles.

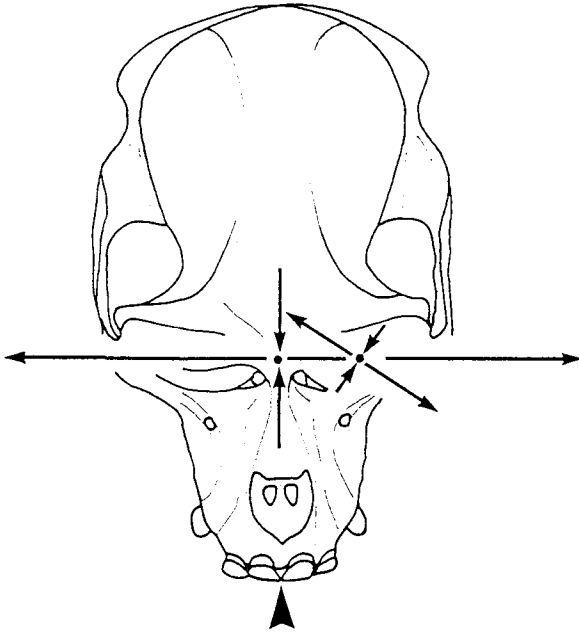


Fig. 11 Caractéristiques et intensités des déformations principales pendant l'incision. Ces déformations sont enregistrées simultanément et les emplacements des deux rosettes sont repérés par les cercles pleins. Les déformations sont nettement plus grandes au-dessus de la région sus-orbitaire et décroissent vers ses extrémités latérales. Au-dessus de la glabella, les déformations principales de tension sont très supérieures à celles de compression et sont orientées dans un plan frontal. Il en est de même au-dessus de l'orbite, mais la direction des tensions s'écarte du plan frontal en raison de la présence de cisaillements. Toutes ces caractéristiques montrent que la région sus-orbitaire est sollicitée par une flexion dans le plan frontal pendant l'incision. Echelle pour les flèches indiquant les intensités et les directions des déformations : 1 cm = 20 $\mu\epsilon$.

des contraintes pendant la mastication suggère l'existence de torsions altérant la direction des déformations principales. Cette hypothèse est corroborée par les plus petites valeurs des rapports t/c pendant la mastication. Il reste que les contraintes de flexion dominent largement celles de torsion, notamment quand les contraintes atteignent leurs intensités maximales au cours de chaque cycle masticateur (les rapports t/c croissent et la direction des déformations principales se rapproche du plan frontal).

La région au-dessus de l'orbite. Les intensités moyennes des déformations principales au-dessus de l'orbite sont très faibles et n'excèdent

pas 159 $\mu\epsilon$ pour les tensions et -119 $\mu\epsilon$ pour les compressions pour l'incision et la mastication (fig. 9). Les valeurs maximales respectives sont 201 $\mu\epsilon$ et -173 $\mu\epsilon$. Les valeurs moyennes pour les cisaillements sont comprises entre 22 $\mu\epsilon$ et 213 $\mu\epsilon$, avec une valeur maximale de 372 $\mu\epsilon$. Les rapports t/c prennent des valeurs très variables. La grande moyenne vaut 0,7 au-dessus de l'orbite du côté mastiquant, 1,9 pour l'orbite du côté non-mastiquant et 1,2 pour l'incision. Les directions des tensions varient de plusieurs dizaines de degrés au cours de chaque cycle masticateur et ne révèlent aucun régime de déformation particulier. L'incohérence des résultats obtenus est liée au très faible niveau des déformations. A cet endroit, les contraintes de flexion dans le plan frontal sont très faibles et celles dues à toutes les autres sollicitations possibles deviennent relativement plus importantes, notamment celles de torsion et de cisaillement, ce qui explique les fortes variations angulaires et les valeurs erratiques des rapports (fig. 11).

L'ensemble de la région sus-orbitaire. La forte décroissance des intensités des déformations entre la glabella et l'orbite confirme que le régime de contraintes dominant l'ensemble de la région sus-orbitaire pendant la mastication et l'incision est une flexion dans le plan frontal. Les intensités des déformations de cisaillement sont entre 1,7 et 5,3 fois supérieures au centre de la région sus-orbitaire pendant la mastication et entre 2,0 et 6,9 fois pour l'incision (fig. 9, 10 et 11). A cette flexion vient se superposer des contraintes de torsion pendant la mastication dues à la distribution asymétrique des forces masticatrices. Néanmoins, la région sus-orbitaire apparaît peu sollicitée puisque les intensités des déformations ne dépassent pas 500 $\mu\epsilon$.

3. Comparaison des intensités des déformations entre la région sus-orbitaire et les autres parties de la face

Les comparaisons entre les différentes régions de la face sont établies à partir des intensités des déformations de cisaillement. Dans toutes les expériences, les déformations enregistrées se décomposent en déformations

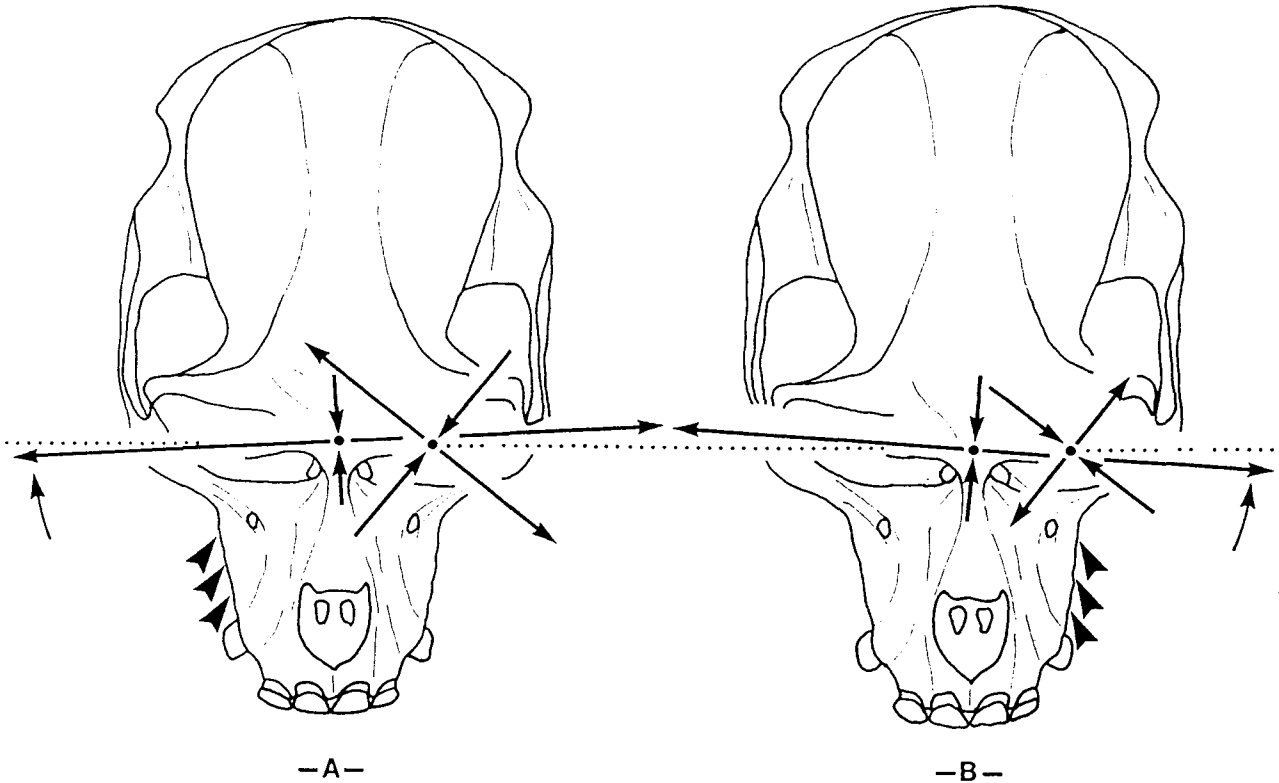


Fig. 12 Caractéristiques et intensités des déformations principales pendant la mastication unilatérale du côté droit (A) et du côté gauche (B). Les caractéristiques des déformations principales ressemblent à celles qui affectent la région sus-orbitaire pendant l'incision, mais avec quelques différences notables. Des contraintes de torsion se superposent à celles de flexion dans le plan frontal. Ainsi, pour la mastication du côté droit (A) la direction des déformations principales subit une rotation dans le sens positif puis, au cours du cycle masticateur, cette direction se rapproche du plan frontal, sens négatif, comme indiqué par la flèche. Ces changements montrent que les contraintes de flexion dans le plan frontal dominent nettement celles de torsion quand les forces masticatrices se font plus intenses. On fait les mêmes observations, mais par symétrie, pour la mastication du côté gauche (B). On remarque aussi que les caractéristiques des déformations principales subissent des changements très marqués au-dessus des orbites en fonction du côté mastiquant. Ces changements plus importants sont dus à la faible intensité des contraintes de flexion dans cette partie de la région sus-orbitaire. Les déformations qui en résultent subissent plus l'influence des contraintes de torsions qui dépendent du côté mastiquant.

principales de tension et de compression. Les intensités relatives des deux types de déformation changent en fonction du régime de contraintes. Une comparaison se basant sur les tensions ou les compressions ne reflèterait que partiellement les intensités des déformations subies respectivement par chacune des régions considérées si les contraintes sont de natures différentes. Les déformations de cisaillement offrent une bonne approximation des intensités des contraintes puisque leur valeur dépend à la fois des tensions et des compressions ($\gamma = t/c$).

Les intensités des déformations étant nettement supérieures au-dessus de la glabelle,

les comparaisons qui suivent ne concernent que cette partie de la région sus-orbitaire et les autres parties de la face. Les données expérimentales pour les autres régions de la face ne sont pas présentées et apparaissent ailleurs (Hylander *et al.*, 1991a, 1991b). Nous nous limiterons aux résultats de l'étude comparée entre les diverses parties de la face.

Comparaison des déformations simultanées entre la glabelle, la racine antérieure de l'arcade zygomatique et la région infra-orbitaire. Même si la région au-dessus de la glabelle est beaucoup plus sollicitée que les autres parties de la région sus-orbitaire, celle-ci

est faiblement contrainte comparée à la racine antérieure de l'arcade zygomatique (fig. 10). Les intensités des déformations de cisaillement sont 2,0 à 6,8 fois supérieures à cet endroit, avec une grande moyenne de 4,3. Ces rapports sont donnés pour des déformations enregistrées simultanément pour la glabellle et l'arcade zygomatique du côté mastiquant. Ils sont sensiblement inférieurs quand il s'agit de l'arcade zygomatique du côté non-mastiquant, entre 2,0 et 4,7 avec une grande moyenne de 3,3. Les valeurs des rapports sont encore plus faibles pour l'incision, entre 1,8 et 4,0 et une grande moyenne égale à 2,8 (Hylander *et al.*, 1991a, 1991b).

Les comparaisons pour les intensités des déformations simultanées entre la glabellle et le région infraorbitale du côté mastiquant montrent que ces dernières sont entre 2,6 et 2,9 fois plus grandes (grande moyenne 2,8). Ces rapports avec le côté non-mastiquant donnent 1,4 et 1,7 pour une grande moyenne de 1,6 (Hylander *et al.*, 1991a, 1991b).

Comparaison des déformations entre la glabellle et la mandibule. Les données servant de base à cette comparaison proviennent d'études antérieures réalisées avec les mêmes macaques à l'exception d'un seul (De telles données n'existent pas pour le babouin, puisque cette étude est la première réalisée avec cette espèce.) La nourriture servant de référence est la pomme. Les comparaisons précédentes regroupaient toutes les nourritures, dont la pomme (fig. 10). Avant d'aller plus loin dans cette partie, il convient de préciser les valeurs des différents rapports pour les déformations de cisaillement pour cette nourriture. Les déformations au-dessus de la glabellle sont environ 2,5 fois plus grandes qu'au-dessus des orbites (fig. 9). D'autre part, la glabellle est 2,9 à 7,6 fois moins contrainte que l'arcade zygomatique (fig. 10). La grande moyenne pour les quatre macaques testés fait 4,3. Enfin, la comparaison avec la branche horizontale de la mandibule produit des différences encore plus notables puisque le rapport des intensités s'élève à 6,2 pour la mastication et 5,2 pour l'incision. Ces résultats montrent que la partie la plus sollicitée de la région sus-orbitaire subit des déformations quatre fois plus faibles qu'au niveau

de l'os malaire et six fois pour la branche horizontale de la mandibule. Ces rapports sont à multiplier par 2 ou 3 pour la région au-dessus de l'orbite, soit un facteur minimal de 10!

Quelles sont les intensités des déformations de cisaillement au niveau de l'os zygomatique et de la branche horizontale de la mandibule pour la mastication de la pomme? Les grandes moyennes pour ces deux régions sont respectivement 595 $\mu\epsilon$ et 644 $\mu\epsilon$, des valeurs très proches. On retrouve cette similarité pour les valeurs maximales respectives qui sont 1115 $\mu\epsilon$ et 1166 $\mu\epsilon$. Il apparaît que les os de la face dont la morphologie est adaptée à la biomécanique de la mastication subissent des déformations d'amplitudes comparables. Les valeurs obtenues peuvent sembler assez petites. Mais il convient de préciser que la pomme n'est pas une nourriture très coriace et que, en ce qui concerne la branche horizontale de la mandibule et l'os malaire, la rosette de déformation n'enregistre pas nécessairement les déformations les plus intenses suivant sa position (Inversement, pour la région sus-orbitaire, la rosette est placée à l'endroit le plus sollicité.) Il est fort probable que les intensités des déformations maximales puissent atteindre les 2000 $\mu\epsilon$ pour la mastication de nourritures très coriaces.

Discussion

1. La signification fonctionnelle de la région sus-orbitaire des primates

Les singes étudiés (macaques et babouins). Notre étude expérimentale confirme l'hypothèse de Endo, à savoir que la région sus-orbitaire des primates avec une écaille du frontal inclinée est sollicitée principalement par des contraintes de flexion dans le plan frontal. Seulement les déformations restent faibles à la fois en valeur absolue (moins de 500 $\mu\epsilon$ pour les moyennes et inférieures à 700 $\mu\epsilon$ pour les valeurs maximales) et comparées aux autres régions de la face. D'autre part, les intensités des déformations n'apparaissent pas plus grandes pendant l'incision. Pour chaque animal, les déformations les plus intenses, en moyenne ou

pour les valeurs maximales, sont observées pour la mastication de nourritures nécessitant une action énergétique. Il apparaît que les intensités des déformations sont tributaires en premier lieu du mode de recrutement musculaire et non pas de la position du point de morsure ou de la résultante des forces occlusales.

Les résultats obtenus pour le babouin et les macaques des deux sexes montrent clairement que le prognathisme et la taille corporelle ne jouent pas de rôle déterminant sur les intensités des déformations.

Les caractéristiques des contraintes pendant la mastication révèlent la présence de torsions. Elles ne correspondent pas à celles proposées par Greaves (1985), puisqu'il suggère que l'orbite du côté mastiquant subit des tensions et celle du côté non-mastiquant des compressions. Nous trouvons l'inverse, mais en plus compliqué (fig. 12). Un fait remarquable est que ces torsions sont très régulières et systématiques, quelque soit le côté mastiquant et la nourriture mastiquée. Elles ne dépendent pas du mode de recrutement des forces musculaires entre le côté mastiquant et le côté non-mastiquant, mais probablement des différences de temps séparant les dates des activités maximales de chacun des muscles masticateurs, des différences de synchronisation probablement associées aux actions qui maintiennent la mandibule en mouvement au cours d'un cycle masticateur.

En résumé, la région sus-orbitaire des macaques et des babouins est sollicitée principalement par une flexion dans le plan frontal. Les intensités des déformations restent très faibles, quelque soit la nourriture mastiquée ou incisée, et quelque soit la taille, le sexe et les proportions métriques du crâne et de la face.

Les primates en général. Les macaques sont des singes de taille moyenne (moins de 10 kg) alors que les babouins sont parmi les plus grands des cercopithécoïdes actuels (15 à 25 kg). Nos résultats expérimentaux peuvent s'appliquer directement à l'ensemble des cercopithécoïdes actuels, d'autant que les macaques et les babouins possèdent des régimes alimentaires

essentiellement frugivores incluant des nourritures coriaces, surtout ces derniers (Les espèces plus folivores comme les colobes et les entelles mastiquent plus, c'est-à-dire engagent plus de cycles masticateurs, pour réduire les feuilles. Toutefois, les feuilles sont cisailées par les dents et non pas broyées, ce qui ne requière pas de forces musculaires considérables). Mais qu'en est-il des grands singes et des hommes qui représentent les plus grands primates actuels? Le bien-fondé de la généralisation des conclusions de cette étude dépend des relations entre les caractéristiques du système masticateur, le régime alimentaire et la taille corporelle. Les régimes alimentaires des hominoïdes ne sont pas spécialisés comparés à ceux des cercopithécoïdes. D'autre part, les proportions métriques du squelette crânio-facial des grands singes ne présentent pas des caractéristiques exceptionnelles pour des catarhiniens de cette taille. Globalement, ils ont une face relativement plus courte et plus large que les cercopithécoïdes africains (Picq, 1990). Ces différences sont très sensibles et bien moins importantes que celles entre les macaques et les babouins, différences qui jouent un rôle biomécanique négligeable pour la région sus-orbitaire, d'après les résultats de cette étude. Enfin, les muscles masticateurs n'apparaissent pas relativement plus développés (Cachel, 1984). Par conséquent, nous ne reconnaissons aucun élément qui limiterait l'application des conclusions de cette étude au cas des grands singes.

Le cas de l'homme moderne est quelque peu particulier. L'homme moderne possède un système masticateur très réduit, que ce soit pour ses dimensions générales comme pour la taille des muscles. De plus, l'écaille du frontal est redressée. Ses grandes dimensions verticales confèrent un second moment d'inertie prodigieux à la région sus-orbitaire, pour contrer les flexions dans le plan frontal. Pour toutes ces raisons, la région sus-orbitaire des hommes actuels, même celle des Aborigènes australiens, subit des contraintes extrêmement faibles et son développement est dû à des facteurs qui sont étrangers à la biomécanique de la mastication. Les orang-outangs confirment pleinement cette réalité. Leur écaille du frontal est peu inclinée et

la région sus-orbitaire possède un fort second moment d'inertie vertical (fig. 13). Ces grands singes asiatiques ont un système masticateur relativement puissant, le plus puissant de tous les hominoïdes, puisqu'ils broient des fruits très durs entre leurs dents (Kay, 1981), un exercice qui met en péril leur survie car le bruit fait par le fruit qui s'écrase se répercute à plusieurs centaines de mètres dans la forêt! (McKinnon, 1977). Or les orang-outangs ne possèdent pas une région sus-orbitaire développée (fig. 13). Le même raisonnement s'applique aux hommes fossiles.

En dernier lieu, on pourrait arguer que les déformations ne sont pas importantes parce que la région sus-orbitaire est hyperrobuste. En fait, il n'en est rien. Les travaux sur l'histologie de cette région par Oyen et ses collaborateurs (travaux cités) le démontrent. Ces chercheurs décrivent la présence d'os consolidé, d'os lamellaire et d'os haversien au niveau de la table interne du frontal en contact avec le cerveau ou juste au niveau du toit de l'orbite et dans les trabécules de l'os spongieux près de la table interne (fig. 3). Si la région sus-orbitaire était soumise à des sollicitations intenses, de tels remaniements devraient s'effectuer au niveau de la table externe, là où les déformations sont les plus fortes et là où la déposition de matière osseuse augmenterait très efficacement le second moment d'inertie vertical. Or l'os formant la table externe au-dessus des orbites n'est pas consolidé ou peu puisqu'il comprend essentiellement de l'os fibreux. C'est ce type d'os qui est responsable de l'aspect vermiculé (fig. 3). De plus, l'os fibreux n'a pas de bonnes propriétés biomécaniques et une surface crévassée ne favorise pas la résistance aux contraintes de flexion et de torsion. Le réseau vermiculé tend à disparaître au centre de la région sus-orbitaire dans la partie renfermant les sinus frontaux, donc sans contribution mécanique de l'os spongieux, et là justement où les contraintes sont les plus intenses. L'os fibreux a fait place à de l'os plus solide sous l'effet de ces déformations. Toutefois, c'est à cet endroit que la table externe du frontal est la plus mince, offrant un second moment d'inertie très petit. Cette observation signifie que, d'une part, les faibles contraintes qui affectent cette région suffisent pour déterminer

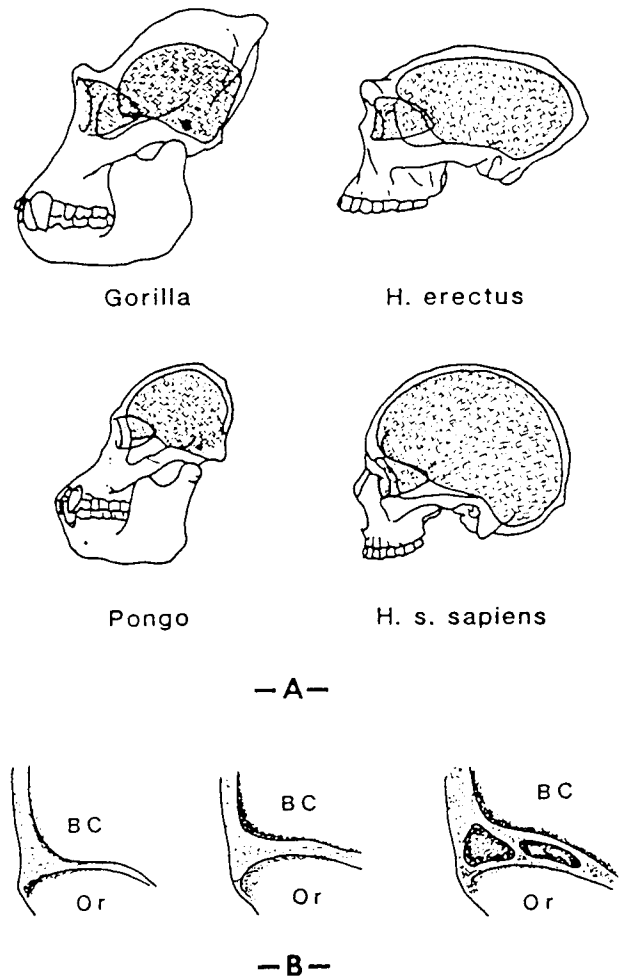


Fig. 13 Schématisation du modèle spatial d'après Moss et Young (1960). Figure A : la position relative de la partie antérieure du cerveau et de l'orbite déterminent la morphologie et la taille de la région sus-orbitaire. On observe les mêmes caractéristiques anatomiques parmi les grands singes (gorilles et orang-outangs) et les hommes actuels et fossiles. Figure B : coupe parasagittale de la partie antérieure de l'os frontal chez des individus d'âges différents. Le développement de la région sus-orbitaire est l'aboutissement de processus ontogénétiques différentiels entre la table interne de l'os frontal, dont le rythme de développement suit celui du cerveau, et la table externe de l'os frontal, dont le développement suit celui de la face. BC : Boîte crânienne; Or : orbite (D'après Picq, 1987).

une partie de son développement et, d'autre part, que les contraintes de flexion sont vraiment faibles pour produire des déformations aussi petites pour une structure possédant un second moment d'inertie aussi insignifiant.

2. La signification fonctionnelle de la région sus-orbitaire chez les hommes et leurs ancêtres

Si une région sus-orbitaire développée n'a pas de signification fonctionnelle biomécanique, alors à quoi est dû sa forte expression chez les hommes fossiles et certains primates? Pour de nombreux chercheurs, la taille de la région sus-orbitaire est la conséquence des relations anatomiques entre la partie antérieure du cerveau (le lobe frontal), les orbites et la face : c'est le modèle spatial (Biegert, 1963; Delattre et Fénart, 1956; Enlow et collaborateurs, 1971 à 1975; Fénart, 1978; Moss et Young, 1960; Shea, 1985, 1986; Vogel, 1968; Weidenreich, 1941, parmi d'autres) et sa validité fut confirmée récemment par Ravosa (1988, 1991) sur la base d'une étude biométrique (voir la figure 13). Seulement ce modèle ne peut pas être testé expérimentalement, mais les résultats de notre étude lui donnent plus de crédit (Au demeurant, les deux modèles ne sont pas exclusifs.) Les facteurs qui gouvernent les relations spatiales entre les différentes parties du crâne sont complexes et sont associés aux processus de développement relatif entre la boîte crânienne (le cerveau) et la face (Shea, 1986; Ravosa, 1991). La région sus-orbitaire se trouve justement à la frontière de ces deux grandes parties du crâne qui ont des rythmes de croissance très différents. La table interne de l'os frontal se met en place rapidement au cours de l'ontogénèse puisque le cerveau atteint la quasi-totalité de sa taille adulte dès l'âge de six ans (croissance de type neuronal). La croissance de la table externe de l'os frontal est liée à celle de la face, qui se prolonge jusqu'à l'âge de vingt ans (croissance de type somatique). Suivant les directions des différents vecteurs de croissance, les positions relatives de la partie antérieure du cerveau et de l'orbite varient entre les espèces. Le maintien de la continuité structurelle du crâne au-dessus des orbites aboutit chez quelques espèces à la formation d'une région sus-orbitaire développée. Les variations affectant ces relations spatiales se retrouvent dans différents groupes d'espèces, comme entre les hommes fossiles et l'homme moderne pour les hominidés, ou encore comme entre les gorilles et les orang-outangs pour les

grands singes. Enfin, le développement de la région sus-orbitaire ne présente aucune corrélation avec la taille et l'expansion des sinus frontaux qui sont très variables (Tillier, 1977).

Le fait que le développement de la région sus-orbitaire apparaisse lié aux processus de développement et non pas à des facteurs épigénétiques permet de préciser la signification phylogénétique de ce caractère entre les différents hominidés. Il est maintenant certain que l'hypothèse d'une transition entre les hommes de Neandertal et les hommes de Cro-Magnon se fondant sur l'hypothèse biomécanique n'est plus tenable. Les relations spatiales entre les orbites et le cerveau sont dues, en partie, à des processus ontogénétiques distincts (voir Trinkaus et Tompkins, 1990). Il est tout à fait probable que l'anatomie crânio-faciale de l'homme moderne soit le résultat d'une altération de ces processus de développement conduisant à une anatomie de type juvénile (pédomorphie), soit par un retardement du taux de croissance (néoténie) soit par une croissance ralentie (hypomorphose), soit encore suivant de nouvelles trajectoires ontogénétiques. L'hypothèse faisant intervenir des rythmes et/ou des taux de croissance différents est étayée par le caractère sexuel du développement de la région sus-orbitaire. Diverses études sur l'ontogénie de la région sus-orbitaire soulignent un période de croissance tardive chez les mâles alors qu'il n'en est rien chez les femelles (Young, 1957; Oyen et collaborateurs, 1979-1985). Ces observations indiquent que l'écaille du frontal plus inclinée des mâles comme leur région sus-orbitaire plus développée sont le résultat du prolongement de leur croissance par rapport aux femelles. En d'autres termes, les mâles sont hypermorphiques par rapport aux femelles ou les femelles sont hypomorphiques par rapport aux mâles. Ces termes signifient que la morphologie du frontal des hommes et des femmes correspondent à deux états de la même courbe de croissance, ces premiers étant plus tardifs, ces dernières plus précoces. Cette hypothèse rend compte également du plus fort développement de la région sus-orbitaire chez les mâles, hommes fossiles inclus comme le suggèrent implicitement Smith et Raynard (1980) et Smith *et al.* (1989), mais sans

être obligé de faire intervenir des facteurs biomécaniques qui, en tout état de cause, ne sont pas fondés.

Conclusions

Les résultats de notre étude expérimentale in vivo chez le macaque et le babouin démontrent sans ambiguïté que la région sus-orbitaire des singes n'est pas sollicitée sévèrement pendant l'incision et la mastication. Les intensités des déformations les plus fortes se manifestent au-dessus de la glabella mais sans dépasser 500 $\mu\epsilon$. Ces intensités apparaissent 4 à 6 fois plus faibles que dans les autres parties de la face pour l'incision et la mastication des mêmes nourritures. En d'autres termes, la région sus-orbitaire pourrait supporter ces contraintes tout en étant beaucoup plus gracile, ce qui signifie que son développement résulte de facteurs qui ne sont pas directement associés à la fonction masticatrice.

La morphologie de la région sus-orbitaire n'est pas façonnée par la biomécanique de la

mastication ou l'utilisation des dents dans des tâches culturelles. Le fort développement de la région sus-orbitaire chez *H. erectus* n'est pas associée à l'utilisation intense du système masticateur. D'autre part, l'hypothèse d'une transition entre les hommes de Neandertal et les hommes du Paléolithique supérieur basée sur une gracilisation du squelette facial consécutive à une amélioration technologique de l'outillage n'est pas confirmée. La morphologie de la partie supérieure de la face et le développement de la région sus-orbitaire sont le résultat des relations spatiales entre le cerveau et les orbites. Ces relations spatiales correspondent à des processus de développement distincts entre les Néandertaliens et les hommes modernes, comme l'atteste l'apparition précoce des caractères néandertaliens au cours de l'ontogénèse, notamment pour les reliefs sus-orbitaires (Tillier, 1986). De telles différences affectant les processus ontogénétiques justifient une séparation taxonomique pour le moins d'ordre subsppécifique et soutiennent l'hypothèse phylogénétique écartant les Néandertaliens de la lignée conduisant à l'homme moderne.

Remerciements

Les recherches présentées ici ont été financées par le crédit NIH (DE04531) attribué à W.L. Hylander (Principal investigator) et partiellement soutenues par la Fondation Fyssen, la Fondation pour la Recherche Médicale et le Collège de France (Chaire de Préhistoire et de Paléontologie, Professeur Yves Coppens) pour Pascal Picq.

Bibliographie

- BIEGERT, J., 1963, The Evaluation of the Characteristics of the Skull, Hands and Feet for Primate Taxonomy, in S. WASHBURN and F.C. HOWELL (eds), *Classification and Human Evolution*, London, Methuen.
- BENNINGHOFF, A., 1925, Spaltlinien am Knochen, eine Methode zur Ermittlung der Architektur platter Knochen, *Verh. Anat. Ges.*, 34, pp. 189-206.
- BENNINGHOFF, A. und GORTTLER, K., 1957, *Lehrbuch der Anatomie des Menschen*, Munich.
- BOUVIER, M., 1985, Application of in vivo Bone Strain Measurement Techniques to Problems of Skeletal Adaptation, *Yearb. Phys. Anthropol.*, 28, pp. 237-248.
- BOUVIER, M. and HYLANDER, W.L., 1981, The Relationships between Split-line Orientation and in vivo Bone Strain in Galago (*G. crassicaudatus*) and Macaque (*Macaca mulatta* and *fascicularis*) Mandible, *Am. J. Phys. Anthropol.*, 56, pp. 147-156.

- BRACE, C.L., 1979, Kaprina "Classic" Neanderthals and the Evolution of the European Face, *J. Hum. Evol.*, 8, pp. 527-550.
- CACHEL, S.M., 1984, Growth and Allometry in Primate Masticatory Mucles, *Arch. Oral Biol.*, 29, pp. 287-293.
- CARTMILL, M., 1974, *Daubentaunia*, *Dactylopsila* woodpeckers and klinorhynch, in R.D. MARTIN, G.A. DOYLE and A.C. WALKER (eds), *Prosimian Biology*, Gerald Duckworth and Co.
- COULY, G., 1975, La statique osseuse de la face, *Rev. Stomatol.*, 76, pp. 607-619.
- COULY, G., 1980, Biomécanique osseuse maxillo-faciale- Généralités, *Encycl. Méd. Chir.*, Paris, 22001 D-15.
- DELATTRE, A. and FÉNART, R., 1956, Remarques sur le prognathisme : sa mesure, *Bull. Mém. Soc. Anthropol. Paris*, 7, pp. 182-200.
- DEMES, B., 1982, The Resistance of Primate Skulls against Mechanical Stresses, *J. Hum. Evol.* 11, pp. 687-691.
- ENDO, B., 1966, Experimental Studies on the Mechanical Significance of the Form of the Human Skeleton, *J. Fac. Sci. Univ. Tokyo*, Sec. VIII (Part 1), pp. 1-106.
- ENLOW, D.H., 1975, *Handbook of Facial Growth*, Philadelphia, Saunders.
- ENLOW, D.H. and AZUMA, M., 1975, Functional Growth Boundaries in the Human and Mammalian Face, in D. BERGSMAN (ed.), *Morphogenesis and Malformation of Face and Brain*, New York, Alan R. Liss.
- ENLOW, D.H., KURODA, T. and LEWIS, A.B., 1971., The Morphological and Morphogenetic Basis for Craniofacial Form and Pattern, *Angle Orthod.*, 41, pp. 161-188.
- ENLOW, D.H. and McNAMARA, J.A., 1973, The Neurocranial Basis for Facial Form and Pattern, *Angle Orthod.*, 43, pp. 256-270.
- ENLOW, D.H. and MOYERS, R.E., 1971, Growth and Architecture of the Face, *J. Am. Dent. Assoc.*, 82, pp. 763-774.
- FÉNART, R., 1978, Signification topogénique du ptérygoïde de l'homme et des primates, *Orthod. Fr.*, 49, pp. 585-591.
- GÖRKE, O., 1904, Beitrag zur funktionellen Gestaltung des Schädels bei den Anthropomorphen und Menschen durch Untersuchung mit Röntgenstrahlen, *Arch. Anthropol.*, 1, pp. 91-108.
- GREAVES, W.S., 1985, The Mammalian Postorbital Bar as a Torsion-resisting Helical Strut, *J. Zool. Lond.*, 207, pp. 125-136.
- HYLANDER, W.L., 1977, The Adaptive Significance of Eskimo Craniofacial Morphology, in A.A. DAHLBERG and T.M. GRABER (eds), *Oro-facial Growth and Development*, La Hague, Mouton.
- HYLANDER, W.L., 1979, An Experimental Analysis of the Temporomandibular Joint Reaction Forces in Macaques, *Am. J. Phys. Anthropol.*, 51, pp. 433-456.
- HYLANDER, W.L., 1981, Patterns of Stress and Strain in the Macaque Mandible, in D.S. CARLSON (ed.), *Craniofacial Biology (Monograph N° 10. Craniofacial Growth Series)*, Center for Human Growth and Development, Ann Arbor, University of Michigan Press, pp. 1-35.
- HYLANDER, W.L., 1984, Stress and Strain in the Mandibular Symphysis of Primates : a Test of competing Hypothesis, *Am. J. Phys. Anthropol.*, 64, pp. 1-46.
- HYLANDER, W.L., 1986, In vivo Bone Strain as an Indicator of Relative Masticatory Bite Force in *Macaca fascicularis*, *Arch. Oral Biol.*, 31, pp. 149-157.
- HYLANDER, W.L., PICQ, P. and JOHNSON, K.R., 1987a, A Preliminary Stress Analysis of the Circumorbital Region of *Macaca fascicularis*, *Am. J. Phys. Anthropol.*, 72, pp. 214.

- HYLANDER, W.L., PICQ, P. and JOHNSON, K.R., 1987b, Mechanical Stress and the Supraorbital Region, Turin, 2nd. Int. Congr. Human Paleont.
- HYLANDER, W.L., PICQ, P. and JOHNSON, K.R., 1991a, Mechanical Stress and the Supraorbital Region of Primates, *Am. J. Phys. Anthropol.*, 86, pp. 1-36.
- HYLANDER, W.L., PICQ, P. and JOHNSON, K.R., 1991b, Function of the Supraorbital Region of Primates, *Arch. Oral Biol.*, 36, pp. 273-281.
- KAY, R.F., 1981, The Nut-crackers : a New Theory of the Adaptations of the Ramapithecinae, *Am. J. Phys. Anthropol.*, 55, pp. 141-152.
- LANYON, L.E., 1988, Functional Strain in Bone Tissue as an Objective, and controlling Stimulus for Adaptive Bone remodeling, *J. Biomech.*, 20, pp. 1083-1093.
- LANYON, L.E. and RUBIN, C.T., 1985, Functional Adaptation in Skeletal Structures, in M. HILDEBRAND, D.M. BRAMBLE, K.F. LIEM and D.B. WAKE (eds), *Functional Vertebrate Anatomy*, Cambridge, Harvard Univ. Press.
- McKINNON, J., 1977, A Comparative Ecology of the Asian Apes, *Primates*, 18, pp. 747-772.
- MOSS, M. and YOUNG, R., 1960, A Functional Approach to Craniology, *Am. J. Phys. Anthropol.*, 18, pp. 281-292.
- OYEN, O.J., 1982, Masticatory Function and Histogenesis of the Middle and Upper Face in Chimpanzees (*Pan troglodytes*), in A.D. DIXON and B.G. SARNAT (eds), *Factors and Mechanisms Influencing Bone Growth*, New York, Alan R. Liss, pp. 559-568.
- OYEN, O.J. and RICE, R.W., 1980, Supraorbital Development in Chimpanzees, Macaques and Baboons, *J. Med. Primatol.*, 9, pp. 161-168.
- OYEN, O.J., RICE, R.W. and CANNON, S.M., 1979, Browridge Structure and Function in Extant Primates and Neanderthals, *Am. J. Phys. Anthropol.*, 51, pp. 83-96.
- OYEN, O.J., RICE, R.W. and ENLOW, D.H., 1981, Cortical Surface Patterns in Human and Nonhuman Primates, *Am. J. Phys. Anthropol.*, 54, pp. 415-419.
- OYEN, O.J. and RUSSELL, M.D., 1982, Histogenesis of the Craniofacial Skeleton and Models of Facial Growth, in J.A. McNAMARA Jr, D.S. CARLSON and K.A. RIBBENS (eds), *The Effect of Surgical Intervention on Craniofacial Growth*, Monograph N° 12. Craniofacial Growth Series. Center for Human Growth and Development. Ann Arbor, University of Michigan Press, pp. 361-372.
- OYEN, O.J., WALKER, A.C. and RICE, R.W., 1979, Craniofacial Growth in Olive Baboons (*Papio cynocephalus anubis*) : Browridge Formation, *Growth*, 43, p. 174-187.
- PICQ, P., 1987, Les relations biomécaniques la boîte crânienne et la face au cours de l'évolution humaine, *An. Fond. Fyssen*, 3, pp. 37-49.
- PICQ, P., 1990, L'Evolution de l'Articulation Temporomandibulaire des Hominidés : Biomécanique, Allométrie, Anatomie Comparée et Evolution, *Cah. Paléanthropol.*, 7, Paris, C.N.R.S.
- PICQ, P. and HYLANDER, W.L., 1989, Endo's Stress Analysis of the Primate Skull and the Functional Significance of Browridges, *Am. J. Phys. Anthropol.*, 79, pp. 393-398.
- PREUSCHOTT, H., DEMES, B., MEYER, M. and BARR, H.F., 1986, The Biomechanical Principles realised in the Upper Jaw of Long-snouted Primates, in J.G. ELSE and P.C. LEE (eds), *Primate Evolution*, Cambridge, Cambridge University Press.
- RADOVIC, J., 1985, Neanderthals and their Contemporaries, in E. DELSON (ed.), *Ancestors : The Hard Evidence*, New York, Alan R. Liss, pp. 310-318.
- RAK, Y., 1986, The Neanderthal Face : a New Look at an Old Face, *J. Hum. Evol.*, 15, pp. 151-164.

- RANGEL, R.D., OYEN, O.J., and RUSSEL, M.D., 1985, Changes in Masticatory Biomechanics and Stress Magnitude that effect Growth and Development of the Facial Skeleton, in A.D. DIXON and B.G. SARNAT (eds), *Normal and Abnormal Bone Growth : Basic and Clinical Research*, New York, Alan R. Liss, pp. 281-293.
- RAVOSA, M.J., 1988, Browridge Development of Cercopithecidae : A Test of two Models, *Am. J. Phys. Anthropol.*, 76, pp. 535-555.
- RAVOSA, M.J., 1991, Ontogenetic Perspective on Mechanical and non Mechanical Models of Primate Circumorbital Morphology, *Am. J. Phys. Anthropol.*, 85, pp. 95-112.
- RUBIN, C.T., McLEOD, K.J. and BRAIN, S.D., 1991, Functional Strains and Cortical Bone Adaptation : Epigenetic Assurance of Skeletal Integrity, *J. Biomech.*, 23, pp. 43-54.
- RUSSELL, M.D., 1982, Tooth Eruption and Browridge Formation, *Am. J. Phys. Anthropol.*, 58, pp. 59-65.
- RUSSELL, M.D., 1985, The Supraorbital Torus : "A most Remarkable Peculiarity", *Curr. Anthropol.*, 26, pp. 337-360.
- RUSSELL, M.D., 1986a, Commentaire sur l'article de B. Shea : On Skull Form and the Supraorbital Torus in Primates, *Curr. Anthropol.*, 27, pp. 257-260.
- RUSSELL, M.D., 1986b, In-vivo Testing and Refinement of the Frame Model of the Craniofacial Region, *Am. J. Phys. Anthropol.*, 69, pp. 259.
- SHEA, B.T., 1985, On Aspects of Skull Form in African Apes and Orangutans with Implications for Hominid Evolution, *Am. J. Phys. Anthropol.*, 68, pp. 329-342.
- SHEA, B.T., 1986, Skull Form and the Supraorbital Torus in Primates, *Cur. Anthropol.*, 27, pp. 257-260.
- SMITH, F.H., 1983, A Behavioral Interpretation of Changes in Craniofacial Morphology accross the archaic/modern Homo sapiens Transition, in E. TRINKAUS (ed.), *The Mousterian Legacy*, Oxford, British Archaeological Reports S164.
- SMITH, F.H., 1984, Fossil Hominids from the Upper Pleistocene of Central Europe and the Origin of Modern Europeans, in F.H. SMITH and F. SPENCER (eds.), *The Origins of Modern Humans : A World Survey of the Fossil Evidence*, New York, Alan R Liss, pp. 137-209.
- SMITH, F.H., 1985, Commentaire sur l'article de M Russell : The Supraorbital torus : "A most Remarkable Peculiarity", *Curr. Anthropol.*, 27, pp. 354-355.
- SMITH, F.H. and PAQUETTE, S.P., 1989, The Adaptative Basis of Neandertal Facial Form, with some Thoughts on the Nature of Modern Human Origins, in E TRINKAUS (ed.), *The Emergence of Modern Human*, Cambridge, Cambridge University Press.
- SMITH, F.H. and RAYNARD, G.C., 1980, Evolution of the Supraorbital Region in Upper Pleistocene Fossil Hominids from South-Central Europe, *Am. J. Phys. Anthropol.*, 53, pp. 589-610.
- SMITH, F.H., SIMEK, J. and HARRILL, M.S, 1989, Geographic Variation in Supraorbital torus Reduction during the European later Pleistocene, in P Mellars and CB Stringer (eds.), *The Origin and Disperal of Modern Humans : Behaviourial and Biological Perspectives*, Edimburgh, University of Edimburg Press.
- TAPPEN, N., 1953, A Functionaml Analysis of the Human Skeleton with Split-line Technique, *Am. J. Phys. Anthropol.*, 11, p. 503-532.
- TAPPEN, N., 1954, A Comparative Functional Analysis of Primate Skull by the Split-line Technique, *Hum. Biol.*, 26, pp. 210-238.
- TAPPEN, N., 1957, A Comparison of Split-line Patterns in the Skull of Juvenile and an Adult Male Gorilla, *Am. J. Phys. Anthropol.*, 15, pp. 49-57.
- TAPPEN, N., 1964, An Examination of Alternative Explanations of Split-line Orientation in Compact Bone, *Am. J. Phys. Anthropol.*, 22, pp. 423-442.