

**LA MORPHOLOGIE EXTERNE ET INTERNE DE LA RÉGION SUPRA-ORBITAIRE
EST-ELLE CORRÉLÉE À DES CONTRAINTES BIOMÉCANIQUES ?
ANALYSES STRUCTURALES DES POPULATIONS D'*HOMO SAPIENS*
D'AFALOU BOU RHUMMEL (ALGÉRIE) ET DE TAFORALT (MAROC)**

**IS THE INTERNAL AND EXTERNAL MORPHOLOGY OF THE SUPRAORBITAL AREA
RELATED TO BIOMECHANICAL STRESS? STRUCTURAL ANALYSIS OF THE AFALOU
BOU RHUMMEL (ALGERIA) AND TAFORALT (MOROCCO) POPULATIONS**

Antoine BALZEAU ¹, Jackie BADAWI-FAYAD ^{1,2}

RÉSUMÉ

Une analyse comparative et complémentaire est menée sur la morphologie externe des régions péri-orbitaires et maxillaires et sur la variabilité de la pneumatisation frontale chez des Hommes anatomiquement modernes du Paléolithique supérieur d'Afalou Bou Rhummel (Algérie) et de Taforalt (Maroc) ayant subi un nombre variable d'avulsions dentaires. Les résultats obtenus montrent que les conséquences de ces mutilations sont limitées à l'os pré-maxillaire. La morphologie adulte de l'os maxillaire n'a pas de modification en fonction du nombre d'incisives ôtées durant l'enfance. De même, celle des régions supra-orbitaires est homogène alors que la pneumatisation frontale, très variable dans son extension, montre une relation dans sa forme avec celle des structures osseuses. Les implications mécaniques liées à l'incision devaient être très variables selon le nombre d'avulsions. Les contraintes correspondantes n'ont pas eu d'influence sur la morphologie de la partie postérieure de l'os maxillaire, ni sur les superstructures de l'os frontal. La pneumatisation est aussi indépendante de ces caractéristiques dentaires et probablement de leurs implications fonctionnelles. Cette approche permet d'argumenter que les contraintes masticatoires ont une influence très limitée sur le développement des superstructures supra-orbitaires et qu'elles n'en sont aucunement la cause principale, au moins chez l'Homme moderne.

Mots-clés : région supra-orbitaire, pneumatisation frontale, contraintes biomécaniques, *Homo sapiens*, Afalou Bou Rhummel, Taforalt, avulsions dentaires.

ABSTRACT

The purpose of this study was to analyse and compare the external morphology of the supraorbital and maxillary regions as well as the variability of frontal pneumatization in a sample of anatomically modern humans of the upper Palaeolithic of Afalou Bou Rhummel (Algeria) and Taforalt (Morocco), who underwent extraction of upper incisors. The results of the study show that the consequences of such mutilations are limited to the premaxilla and have no effect on the maxilla or the cranial superstructures. The supraorbital regions are homogeneous. However, the frontal pneumatization, which is variable in its extension, has a similar morphology to the bone structures. Biomechanical stress has very limited influence on the development of the supraorbital structures, at least in modern humans.

Keywords: supraorbital region, frontal pneumatization, biomechanical stress, *Homo sapiens*, Afalou Bou Rhummel, Taforalt, dental extraction.

1. Département de Préhistoire du Muséum national d'Histoire naturelle, Musée de l'Homme, 17 place du Trocadéro, 75016 Paris, France, e-mail : abalzeau@mnhn.fr
2. Centre Hospitalier national d'Ophtalmologie des Quinze-Vingts, Service de Neuro-Imagerie, Paris, France.

INTRODUCTION

Chez les Hommes modernes, les causes de l'extension des composantes de la région supra-orbitaire (RSO) sont largement discutées (par exemple : Koppe, Nagai 1999). Deux modèles principaux sont proposés quant à l'origine des superstructures frontales et de leur pneumatisation. Une première hypothèse préconise que les variations dans les relations spatiales ou structurales entre les lobes frontaux et les cavités orbitaires déterminent le degré de formation du torus supra-orbitaire (par exemple : Moss, Young 1960 ; Shea 1986, 1987 ; Lieberman 1996 ; Ravosa *et al.* 2000). Ce modèle est supporté par des études morphométriques sur des crânes actuels (Ravosa 1988, 1991) et des analyses expérimentales des déformations *in vivo* (Picq, Hylander 1989 ; Hylander *et al.* 1991 ; Ross, Hylander 1996). La seconde hypothèse relie le développement des superstructures frontales et de leur pneumatisation aux contraintes masticatoires, et en particulier aux conséquences de l'action mécanique des dents antérieures. Les possibles relations entre des phénomènes mécaniques et le développement du complexe supra-orbitaire chez les primates actuels, dont l'Homme moderne, ont ainsi été largement analysées. Endo (1965, 1966, 1970) montre expérimentalement que la région supra-orbitaire est mécaniquement déformée lors de l'incision³. Il propose un modèle où le squelette facial réagit comme une trame rigide à travers laquelle les forces verticales générées pendant l'utilisation des dents antérieures sont transférées à la région supra-orbitaire. Cette dernière reçoit de plus la traction bilatérale et descendante des muscles temporaux (c'est l'« *anterior dental loading model* », Endo 1965, 1966, 1970). D'autres travaux (Hillowala, Trent 1988), mettent en évidence la participation de la dentition postérieure (bloc molaire). Russell (1983, 1985) montre une corrélation entre le développement des structures supra-orbitaires et l'angle facial, l'augmentation de la largeur faciale supérieure et le prognathisme, tout en reliant ces caractéristiques à l'influence de la mastication.

L'anatomie des régions péri-orbitaires n'est pas directement définie par des insertions musculaires ou ligamentaires spécifiques et est liée à de nombreux facteurs dont les implications respectives sont très discutées. Elles font, de plus, l'objet d'une pneumatisation

présentant des caractéristiques complexes. Les cavités sinusales frontales chez l'homme moderne montrent une grande variabilité morphologique et dimensionnelle au cours de la croissance ainsi qu'au stade adulte, alors que la compréhension de leur rôle physiologique est encore limitée (par exemple : Weidenreich 1934 ; Tillier 1977 ; Szilvassy 1982 ; Prossinger 2001). En parallèle, l'existence et l'extension du torus supra-orbitaire chez les hominidés fossiles ont été reliées au développement des sinus frontaux (Seidler *et al.* 1997 ; Rightmire 1998) et aux contraintes masticatoires (Bookstein *et al.* 1999 ; Prossinger *et al.* 2003).

Ce travail propose une approche originale afin de tester les éventuelles relations entre les caractéristiques fonctionnelles de la mastication et la morphologie de l'étage dentaire supérieur⁴, des structures osseuses localisées dans la région supra-orbitaire et des cavités sinusales frontales qu'elles abritent. Nous analysons deux populations fossiles d'Hommes anatomiquement modernes du Paléolithique supérieur, provenant des sites d'Afalou Bou Rhummel, en Algérie, et de Taforalt, au Maroc. Celles-ci pratiquaient des coutumes mutilatrices qui reposaient sur l'avulsion d'un nombre variable d'incisives supérieures. L'enlèvement de ces dents, durant l'enfance, a probablement eu des conséquences sur la mastication pendant la croissance et au stade adulte et donc sur les implications mécaniques et bio-fonctionnelles de cette activité.

Les impacts de ces avulsions sur la morphologie du complexe maxillaire, d'une part, et sur celle de la partie supérieure de la face, d'autre part, sont étudiés. En effet, une analyse comparative est menée sur les données métriques et morphologiques des os pré-maxillaire et maxillaire, ainsi que sur celles des superstructures et des sinus frontaux, en fonction du nombre d'avulsions. Il s'agit d'observer les conséquences de ces mutilations sur ces différentes régions anatomiques. Les résultats obtenus permettront de mettre en évidence les éventuelles relations entre les activités de mastication, les contraintes ainsi générées, et la formation des superstructures osseuses frontales et de leur pneumatisation chez ces Hommes modernes. Cette approche offre ainsi la possibilité de tester l'hypothèse d'une relation entre les contraintes fonctionnelles de la mastication et le développement des superstructures frontales.

3. Dans le sens de l'utilisation des incisives.

4. Lors de cette étude, les os pré-maxillaire et maxillaire ont été considérés isolément.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Matériel

L'étude a été menée sur un échantillon total de 42 individus, dont 24 d'Afalou Bou Rhummel et 18 provenant de Taforalt (*tabl. I*). Ces crânes ont été sélectionnés en fonction de leur état de conservation et de l'absence d'influence de la taphonomie sur les caractères étudiés. Les gisements d'Afalou Bou Rhummel et de Taforalt ont livré les plus importantes séries attribuées au type morphologique Mechta-Afalou (par exemple : Ferembach 1962). L'abri d'Afalou Bou Rhummel a été identifié en 1927 par Arambourg et fouillé de 1928 à 1930 (Arambourg *et al.* 1934). Il appartient à une série de sept abris situés à l'Est d'Alger, entre les villes de Bedjaïa et de Jidjel. 40 squelettes d'adultes et 10 de juvéniles ont été découverts en contexte sépulcral. Les résultats des travaux de datation proposent des âges compris entre $11\,450 \pm 230$ B.P. et $13\,120 \pm 370$ B.P. (Hachi 1996). Le gisement de Taforalt est situé dans le massif montagneux des Beni-Snassen à 55 km au Nord-Ouest d'Oujda, Maroc oriental (Roche 1953). La grotte a été fouillée par l'Abbé Roche durant cinq campagnes de 1951 à 1955 et 185 individus y ont été découverts. La première occupation de la grotte remonterait à près de 22 000 ans B.P., alors que les sépultures ont été datées entre 10 800 et 11 900 B.P. (Roche 1959). De précédents travaux ont traité de la description anatomique de ces restes fossiles et des lésions d'origine pathologique ou traumatique qu'ils présentent (par exemple : Ferembach 1962 ; Dastugue 1975 ; Hadjouis 2002, 2003 ; Bonfiglioli *et al.* 2004).

Méthodes

Les analyses anthropologiques ont été menées directement sur les fossiles originaux, ainsi que sur leurs données scanographiques. Les crânes étudiés sont entreposés au département de Préhistoire du Muséum national d'Histoire naturelle. L'acquisition des données numériques a été effectuée au service de neuro-imagerie du Centre Hospitalier national d'Ophtalmologie des quinze-Vingts à Paris, par la technique hélicoïdale avec l'appareil Light Speed¹⁶ (General Electric Medical Systems, Waukesha, Wis) et selon le même protocole pour tous les individus considérés (Badawi-Fayad *et al.* 2005). L'épaisseur de coupe est de 0,625 mm avec comme intervalle 0,3 mm. La dimension du champ de vue est de 25 cm avec une matrice de 512 x 512 pixels, offrant ainsi

une résolution spatiale optimale. Le filtre de reconstruction est adapté à l'étude des structures osseuses (Bone Plus), l'épaisseur de reconstruction est de 0,4 mm, le nombre d'images est en moyenne de 600. La valeur de haute tension est de 120 kV et l'intensité du rayonnement est de 300 mA. Le temps d'acquisition moyen est de 20 secondes. Aucun artefact d'imagerie n'apparaît sur ces données scanographiques.

Les méthodes analytiques ont été adaptées aux différentes régions anatomiques considérées. En ce qui concerne la morphologie de l'os et des sinus frontaux, les données numériques ont été analysées par le biais du protocole que nous avons développé pour nos travaux paléanthropologiques, le SMM (Balzeau *et al.* 2002, 2003, 2005 ; Voisin, Balzeau 2004 ; Balzeau 2005). Cette méthodologie consiste en l'utilisation de seuillages multiples, en fonction des variations de minéralisation, afin de déterminer précisément les interfaces entre les différents composants des données numériques bidimensionnelles. Ces traitements ont été effectués en utilisant les logiciels Mimics 7.1 et eFilm 1.8.1.

Les coupes ont ainsi été exploitées pour décrire et quantifier précisément les dimensions et la disposition des cavités sinusales dans les trois dimensions de l'espace et relativement aux structures osseuses (N = 13). Nous avons aussi observé les fossiles originaux pour discuter de l'extension des sinus frontaux (N = 25) sur un plus large échantillon (soit un total de 38 individus pour ces caractères, *tabl. I*) et pour définir les caractéristiques de la morphologie péri-orbitaire sur la surface crânienne externe.

En fonction de l'état de conservation des différentes parties anatomiques des crânes étudiés, les dimensions du complexe maxillaire (os pré-maxillaire et maxillaire) ont pu être quantifiées sur un total de 23 individus (*tabl. I*). Le traitement d'image a été réalisé sur des stations de traitement d'images hyperstables (Advantage Window). Des coupes axiales épaisses faites à partir de reconstructions multiplanaires 2D ont été utilisées. Ces dernières permettent la visualisation dans un plan différent de l'acquisition et conservent les informations en densité des coupes axiales. Des mesures linéaires ont été calculées au niveau du complexe maxillaire sur ces données numériques ainsi que directement sur les fossiles originaux afin que l'échantillon d'étude soit le plus large possible. Les définitions anthropologiques classiques (par exemple : Martin 1928) n'ont pas été utilisées car elles ne dissocient pas les os maxillaire et pré-maxillaire comme il était nécessaire pour cette analyse. Les dimensions

Individu	Dents extraites (N = 31)	Nombre d'avulsions (N = 31)	Sinus droit (N = 35)	Sinus gauche (N = 37)	Lo pmax/La pmax (N = 23)	Lo max/La max (N = 23)
Taf VIII	21	1	-	-		
Taf XCA			x	++		
Taf XIC1	aucune	0	x	x	24,26	58,38
Taf XIIC1	11	1 ou 2	-	-		
Taf XIIC3	aucune	0	-	-	27,91	66,94
Taf XIIC4	21	1	x	x	26,29	65,66
Taf XIIIC	21	1			20,00	62,63
Taf XVC2	11 ; 21	2	+++	x	13,22	63,52
Taf XVC4	11 ; 21	2	x	+	7,50	61,21
Taf XVC5			+++	+++		
Taf XVnord			x	x		
Taf XVIIC1	11	1	x	x	16,27	56,02
Taf XIX			-	-		
Taf XXC1			x	x		
Taf XXC2			+	+		
Taf XXVC1	11 ; 21	2		+	11,02	63,47
Taf XXVC3	11 ; 21	2			10,70	57,46
Taf XXVIIC1	11 ; 21	2			9,86	63,31
Af 1	11 ; 21	2	-	-		
Af 2	11 ; 21 ; 22	3	-	++	1,35	56,54
Af 5	11 ; 21	2	+++	-	8,16	61,40
Af 8	11 ; 21	2	+	+	10,92	64,10
Af 9	11 ; 21	2			9,62	58,69
Af 12	aucune	0	++	-	29,84	56,90
Af 13	11 ; 21	2	x	x	8,49	54,48
Af 20	11 ; 21	2	++	++	11,26	63,06
Af 23	21	1 ou 2	+	+		
Af 24	11 ; 21	2	++	++		
Af 25	21	1 ou 2	x	+		
Af 27	21	1 ou 2	++			
Af 28	11	1	x	x	15,14	64,96
Af 30	11 ; 21	2	+++	++	11,16	59,11
Af 31	11 ; 21	2	+	++	12,21	66,15
Af 32	21	1	++	++	16,13	61,15
Af 33			++	++		
Af 34	11 ; 21	2	++	+++	11,85	71,17
Af 34a				+++		
Af 36			++	+		
Af 38	aucune	0	-	-	24,56	67,62
Af 42			+	+		
Af 43			+	+		
Af 49	11 ; 21	2		+++		

Tabl. I - Données sur les avulsions dentaires (dents extraites et nombre d'avulsions), l'extension bilatérale de la pneumatisation frontale (x pas de cavité sinusale, - limitée au sommet des cellules ethmoïdo-frontales, + limitée à la région glabellaire, ++ développée, +++ extensive) et les dimensions relatives de l'os pré-maxillaire (Lo pmax/La pmax) et de l'os maxillaire (Lo max/La max) chez les populations d'Afalou Bou Rhummel et de Taforalt, ainsi que nombre d'individus pour chacune des variables.

Table I—Data on the number and type of extraction, bilateral extension of the frontal pneumatization (x no sinus cavity, —limited to the top of the ethmoido-frontal cells, + limited to the glabella, ++ developed, +++ extensive), and the dimensions of the premaxilla (Lo pmax/La pmax) and the maxilla (Lo max/La max) in the individuals of Afalou Bou Rhummel and Taforalt, as well as the number of individuals for each variable.

quantifiées (fig. 1) ont la définition suivante : la largeur de l'os maxillaire est mesurée entre les points de contact internes droit et gauche des deuxième et troisième molaires maxillaires (La max) ; la longueur de l'os maxillaire entre, d'une part, la droite joignant les points de contact droit et gauche de la canine et de la première prémolaire et, d'autre part, la droite joignant les points de contact droit et gauche des deuxième et troisième molaires maxillaires (Lo max) ; la largeur de l'os pré-maxillaire est

la distance entre les points de contact internes droit et gauche de l'incisive latérale et de la canine (La pmax) ; la longueur de l'os pré-maxillaire est la distance entre le bord alvéolaire antérieur médian et la droite joignant les points de contact droit et gauche de l'incisive latérale et de la canine (Lo pmax). Les traitements statistiques et Analyses en Composantes Principales ont été effectués grâce au logiciel Past 1.34 (Hammer *et al.* 2001).

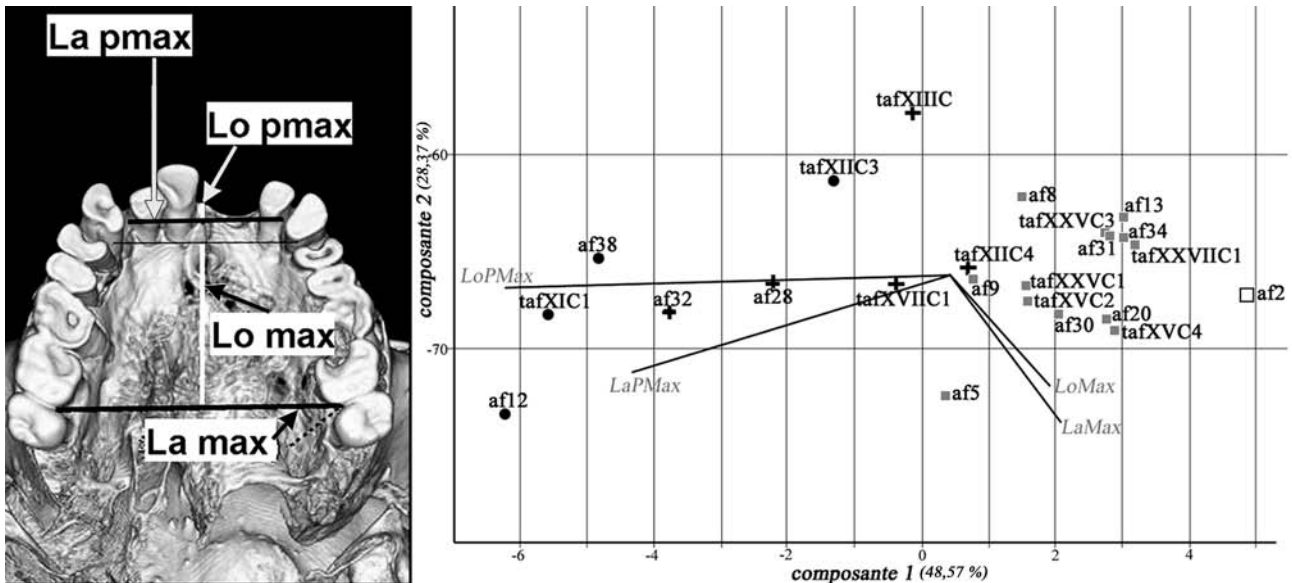


Fig. 1 - Situation des dimensions quantifiées sur le complexe maxillaire et analyse en composantes principales portant sur 23 individus. Les variables de l'ACP, dont le poids et l'orientation sont illustrés sur ce graphique, sont : la longueur du pré-maxillaire (Lo pmax) et sa largeur (La pmax), la longueur du maxillaire (Lo max) et sa largeur (La max) et le nombre d'avulsion des incisives. Rond noir = 0 avulsion, croix noire = 1 avulsion, carré gris = 2 avulsions, carré vide = 3 avulsions.

Fig. 1 – Measurements of the maxillary complex and PCA of 23 individuals. Variables: length of the premaxilla (Lo pmax), width of the premaxilla (La pmax), length of the maxilla (Lo max), width of the maxilla (La max) and the number of extractions. Black circle = 0 extraction, black cross = 1 extraction, gray square = 2 extractions, white square = 3 extractions.

RÉSULTATS

Sur l'ensemble des individus d'Afalou Bou Rhummel et de Taforalt s'observe une grande variation quant à l'expression de la pneumatisation frontale (tabl. 1, fig. 2). Elle peut être absente mais peut aussi représenter un volume très important (jusqu'à près de 12 cm³) et s'étendre latéralement au-dessus du plafond des orbites et en arrière au-delà des superstructures osseuses dans l'écaïlle de l'os frontal. Dans le détail, 10 individus de

Taforalt présentent une absence de cavité sinusale ou une extension restreinte aux sommets des cellules ethmoïdales, alors que cinq possèdent des sinus frontaux étendus uni – ou bilatéralement. Chez les fossiles d'Afalou Bou Rhummel, cinq sont caractérisés par un développement nul ou très limité de la pneumatisation alors que 17 ont des cavités de dimensions plus importantes. La pneumatisation frontale chez les sujets d'Afalou Bou Rhummel apparaît significativement plus importante comparativement à ceux de Taforalt (10/5

contre 5/17, $\chi^2 = 7,14$, ddl = 1, $p = 0,007$). Par ailleurs, le développement des sinus montre une asymétrie pour la plupart des fossiles, toutefois aucune prédominance latérale significative d'un des deux sinus n'apparaît au sein de l'échantillon étudié. Enfin, lorsque sont considérés les individus pour lesquels la pneumatisation frontale et le nombre d'avulsions effectuées ont pu être observés (tabl. I, $N = 26$), cette variabilité dans le développement des sinus frontaux s'observe parmi les individus ayant subi une avulsion dentaire double ou triple ($N = 18$), mais aussi chez ceux ayant une incisive centrale de moins ($N = 4$) ou ceux présentant toutes leurs dents ($N = 4$). Ces caractères apparaissent indépendants l'un de l'autre.

Tous les individus fossiles considérés ($N = 42$) partagent une morphologie de la partie supérieure de la face très homogène (fig. 2, 3). Elle est caractérisée par des arcades sourcilières saillantes réunies vers l'avant et le bas en une région glabellaire plus ou moins proéminente et séparées en arrière par une dépression post-glabellaire relativement marquée, l'espace inter-orbitaire est important, les orbites ont une forme plutôt rectangulaire, les arcades zygomatiques sont développées (par exemple : Ferembach 1962 ; Dastugue 1975 ; Hadjouis 2002, 2003). Dans l'ensemble, ces caractères sont à mettre en relation avec une robustesse généralisée du crâne (Lahr, Wright 1996). La constance dans leur expression apparaît

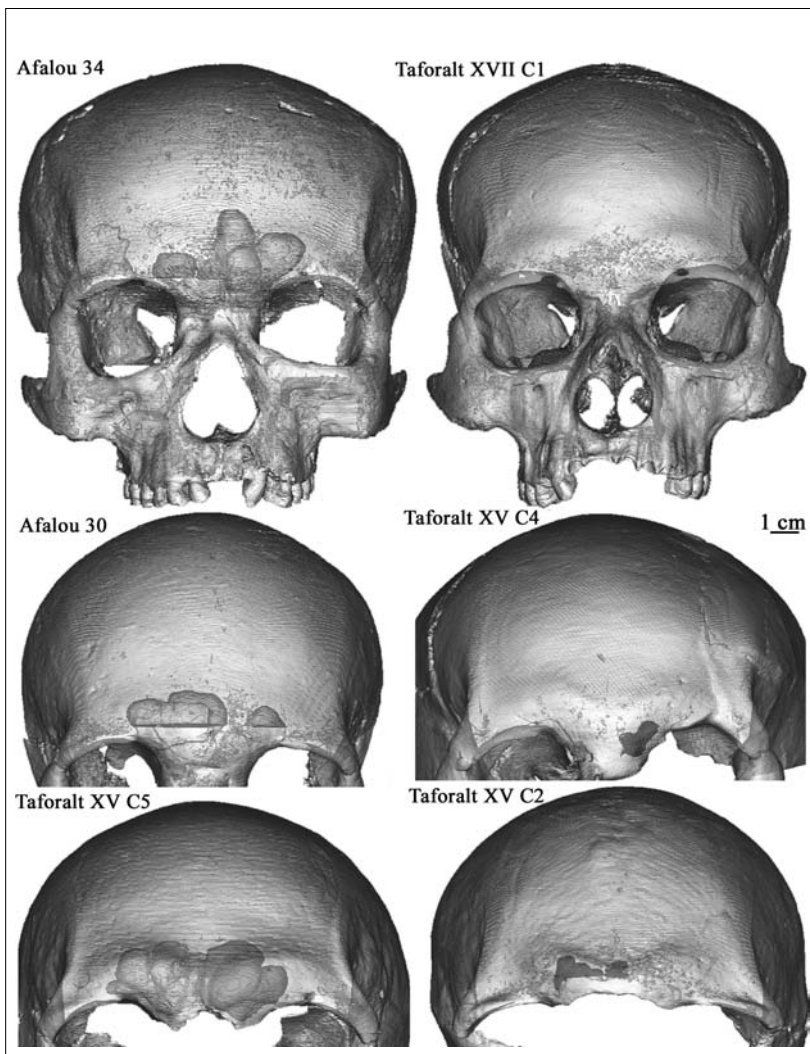


Fig. 2 - Reconstitutions en vue antérieure et pneumatisation frontale par transparence des structures osseuses de la région supra-orbitaire chez Afalou 30 et 34 et Taforalt XV C2, XV C4, XV C5 et XVII C1.

Fig. 2—Reconstructions (anterior view) showing the frontal pneumatization in Afalou 30, 34 and Taforalt XV C2, XV C4, XV C5, XVII C1.

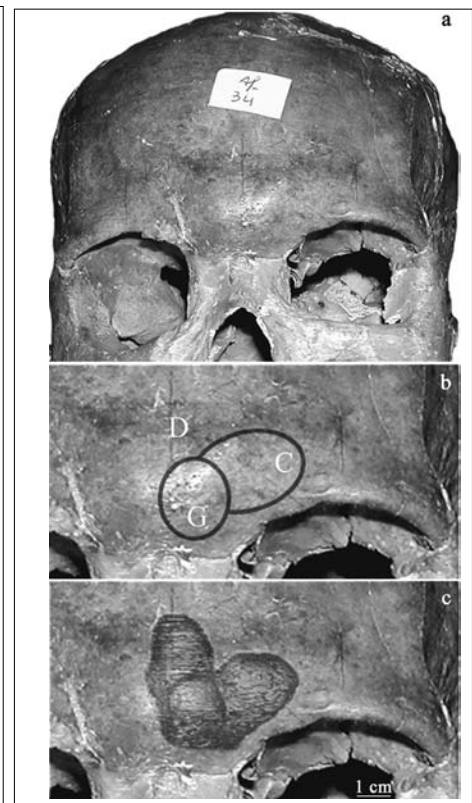


Fig. 3 - Vue antérieure de la partie supérieure de la face d'Afalou 34 (a), détails des superstructures osseuses péri-orbitaires (b ; avec G : bombement osseux de la région glabellaire, C : arcade sourcilière et D : dépression) et de la pneumatisation frontale (c ; reconstruction 3D à partir des données scanographiques).

Fig. 3—Anterior view of the upper part of the face of Afalou 34 (a) showing in detail the orbital superstructures (b) and the frontal pneumatization (c).

indépendante de la variation observée pour le nombre d'avulsions effectuées et pour l'extension de la pneumatisation frontale.

L'étude du complexe maxillaire (os pré-maxillaire et maxillaire) concerne 13 individus d'Afalou Bou Rhummel et 10 de Taforalt. L'avulsion dentaire a touché les deux incisives centrales sur la majorité des crânes (*tabl. I, II*). Cependant, seule l'incisive centrale droite chez Afalou 28 et Taforalt XVII C1, et l'incisive centrale gauche chez Afalou 32, Taforalt XIII C et Taforalt XII C4 sont arrachées. Il n'y a eu aucune avulsion dentaire chez Afalou 38, Afalou 12, Taforalt XI C1 et Taforalt XII C3 (*fig. 4*).

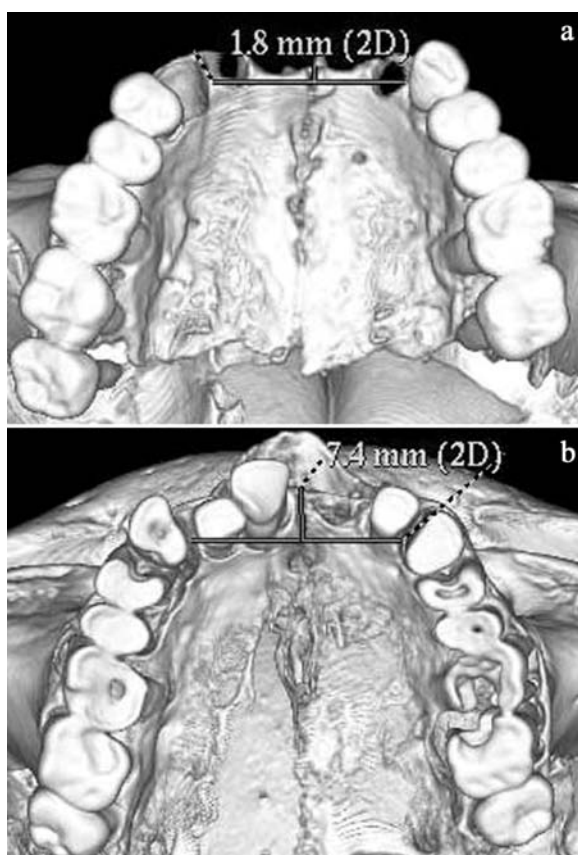


Fig. 4 - Reconstruction en vue inférieure des complexes maxillaires de Taforalt XV C4 avec 2 avulsions (a) et de Taforalt XI C1 avec 0 avulsion (b) et longueur respective de l'os pré-maxillaire.

Fig. 4—3D CT reconstructions of the maxilla of 2 individuals: Taforalt XV C4 (a, 2 extractions) and Taforalt XI C1 (b, 0 extraction) comparing the length of the premaxilla.

Les résultats sont donnés sous le format d'une Analyse en Composantes Principales. Celle-ci a été

effectuée sur la matrice de corrélation obtenue à partir des données brutes, les variables d'origine étaient au nombre de cinq et correspondaient au nombre d'avulsion, à la largeur et à la longueur de l'os pré-maxillaire ainsi qu'à la largeur et à la longueur de l'os maxillaire. La projection des individus sur le plan correspondant aux deux premières composantes (*fig. 1*) illustre la position relative de chacun des individus ainsi que l'orientation et le poids des variables originelles selon ce nouveau référentiel. La composante 1 représente 48,57 % de la variabilité, la seconde 28,36 %. Ce plan exprime ainsi près de 77 % de la variance totale. Les individus sont séparés selon la première composante, qui caractérise principalement les dimensions de l'os pré-maxillaire et, en particulier, sa longueur. Ces dernières, les plus représentées, sont corrélées négativement à cet axe en fonction du nombre d'avulsions subies. Cette dernière donnée est fortement corrélée avec le premier axe, montrant la forte relation négative qui existe entre le nombre d'incisives manquantes et les dimensions de l'os pré-maxillaire, et en particulier sa longueur. À l'opposé, la seconde composante correspond surtout à la variabilité des dimensions de l'os maxillaire. Ces dimensions et le second axe ne permettent pas de dissocier les individus et ne montrent aucune relation avec le nombre d'avulsions. Ces caractères indiquent un effet de taille relatif qui relie les dimensions de l'os maxillaire et de l'ensemble du crâne.

Lorsque sont considérés les indices de longueur/largeur des os pré-maxillaire et maxillaire (*tabl. II*), une analyse de variance (ANOVA) montre que les différents groupes constitués en fonction du nombre d'avulsions ne peuvent être distingués pour le rapport de l'os maxillaire ($p = 0,9494$) alors que les différences sont statistiquement significatives à un seuil très faible pour l'os pré-maxillaire ($p = 3,54 \cdot 10^{-8}$). De plus, le test post-hoc de Tukey indique que les groupes sont tous significativement différents deux à deux (p inférieur au seuil de 0,01).

Le dimorphisme sexuel est un facteur important dans l'expression de la taille et de la robustesse crânienne et pourrait ainsi influencer les résultats obtenus. L'attribution sexuelle n'a pas été effectuée pour les Hommes d'Afalou Bou Rhummel et Taforalt lors de cette étude. En effet, le squelette post-crânien n'était pas toujours associé au crâne, ce qui ne permettait pas d'utiliser les indicateurs correspondant pour déterminer le sexe. Par ailleurs, il ne paraissait pas judicieux de déterminer ce critère sur le crâne puisqu'il est analysé.

Les caractères employés sur celui-ci pour déterminer le sexe résident dans le développement des structures osseuses et tiennent compte de la taille d'ensemble et de la robustesse. Le propos étant d'observer la morphologie externe et interne de la région supra-orbitaire et les dimensions du complexe maxillaire, les facteurs pour définir les deux groupes auraient été redondants avec ceux étudiés. Néanmoins, il semble peu probable que le facteur sexuel puisse être déterminant quant à l'expression des

contraintes biomécaniques liées à l'incision et à la mastication. Même s'il existait un dimorphisme sexuel pour les caractères analysés, cela n'aurait pas de répercussion sur le rejet ou non de l'hypothèse testée. Par ailleurs, les dimensions relatives de l'os maxillaire (*tabl. I*), bien qu'obtenues sur un échantillon relativement restreint (N = 23) ont une distribution normale (coefficient de corrélation du tracé de probabilité = 0,9912) et non bimodale.

	Lo pmax/La pmax			Lo max/La max		
	0	1	2	0	1	2
Nombre d'avulsions	0	1	2	0	1	2
Moyenne	26,64	18,77	9,81	62,46	62,09	61,69
Écart-type	2,70	4,60	2,91	5,61	3,84	4,29
N	4	5	14	4	5	14
(ANOVA) p		3,54*10 ⁻⁸			0,9494	

Tabl. II - Rapports de longueur/largeur pour l'os pré-maxillaire (Lo pmax/La pmax) et l'os maxillaire (Lo max/La max) en fonction du nombre d'avulsions (moyenne, écart-type, nombre d'individus et probabilité que l'hypothèse d'égalité des moyennes des différents groupes se vérifie).

Table II—Length/width ratio of the premaxilla (Lo pmax/La pmax) and maxilla (Lo max/La max) in relation to the number of extractions (mean, standard deviation, number of individuals and ANOVA p).

DISCUSSION

D'après les connaissances actuelles sur le développement de la pneumatisation frontale au cours de la croissance chez l'Homme moderne, les sinus frontaux auraient une expansion corrélée avec l'apparition de l'arcade sourcilière qui se situerait autour de l'âge de 6-7 ans et l'apparition de la première molaire (Weinmann, Sicher 1955 ; Minugh-Purvis 1988 ; Barghouth *et al.* 2002). L'extension en dehors de la région glabellaire aurait lieu vers 8-9 ans (Libersa, Faber 1960).

À travers l'examen de l'ensemble des individus d'Afalou Bou Rhumel et de Taforalt, la morphologie des sinus frontaux montre une relation avec celle, externe, de la région supra-orbitaire. Lorsqu'elles sont présentes, ces cavités se propagent verticalement au-dessus des cellules ethmoïdales. Puis, elles se développent selon une forme en éventail en occupant préférentiellement le volume que constituent les structures osseuses formées par les arcades sourcilières. Enfin, elles peuvent se poursuivre postérieurement dans l'écaille de l'os frontal.

La figure 3 illustre cette relation chez l'individu Afalou 34. Les superstructures post-orbitaires ont un bombement dans la région glabellaire (*fig. 3b*, noté G). Ce dernier se poursuit latéralement par l'arcade sourcilière

dont le relief, bien que nettement individualisé, est un peu moins marqué (*fig. 3*, noté C). L'ensemble forme un bombement étiré vers le haut et latéralement, s'atténuant de la région glabellaire jusqu'au milieu de l'orbite. Le trigone orbitaire est marqué à l'extrémité des orbites mais est séparé des arches sourcilières. En arrière de la région glabellaire se trouve une dépression, relativement au relief sous-jacent (*fig. 3*, notée D). La pneumatisation du côté gauche est ici intimement liée à la forme de ces structures osseuses (*fig. 3c*), avec une cavité sinusale séparée en trois grandes cellules. La première est antérieure et correspond exactement à la protubérance externe de la région glabellaire. La seconde lui est latérale et suit l'orientation et l'extension du relief sourcilier. La troisième est plus sagittale et postérieure et se prolonge verticalement dans l'écaille de l'os frontal.

Ces Hommes modernes ont des structures osseuses marquées dans la région supra-orbitaire, en particulier les arcades sourcilières. L'organisation de la pneumatisation s'est effectuée selon la forme de ces reliefs (*fig. 2, 3*). La majeure partie du développement des sinus frontaux s'effectue durant la croissance en même temps que celui des superstructures osseuses, peut-être même ultérieurement (Weinmann, Sicher 1955 ; Libersa, Faber 1960 ; Minugh-Purvis 1988 ; Barghouth *et al.* 2002). Leur

expansion se ferait selon la forme de l'os frontal en utilisant l'espace disponible dans les structures osseuses. Néanmoins, la morphologie et l'extension de la pneumatisation, dont le développement est très variable (*fig. 3, tabl. I*), n'influence pas celles des structures osseuses qui sont très homogènes. En effet, la pneumatisation montre une très grande variabilité chez ces Hommes anatomiquement modernes, depuis l'absence totale jusqu'à un volume très important, alors que la morphologie externe de l'os frontal est très constante. Par ailleurs, d'après l'ensemble de nos résultats, l'expression de ces caractères de la région supra-orbitaire et de la pneumatisation de l'os frontal est indépendante du nombre d'avulsions effectuées.

En ce qui concerne l'os maxillaire, sa croissance transversale se fait jusqu'à l'âge de 5-6 ans par les sutures pré-maxillaire, intermaxillaire et interpalatine. Après 5 ans, ces sutures sont pratiquement inactives. Le palais s'élargit vers l'arrière par l'allongement divergent de l'arcade, au fur et à mesure de l'apparition des dents monophysaires. Après 5-6 ans, la partie antérieure du palais ne s'élargit que faiblement par l'éruption des dents permanentes alors que la suture intermaxillaire se synostose vers l'âge de 25 ans (Melsen 1975 ; Bjork, Skieller 1977 ; Baumrind *et al.* 1987). L'os maxillaire croît en longueur essentiellement par remodelage. Le palais s'allonge antéro-postérieurement grâce à une apposition postérieure permettant la mise en place des deuxièmes et troisièmes molaires (Korn, Baumring 1990).

La mutilation des incisives maxillaires a été une pratique rituelle chez ces populations. Pourtant, elle n'a pas été systématique et n'a pas suivi un modèle régulier et standardisé. D'après l'espace libre, Afalou 2 aurait subi l'avulsion de trois incisives, les centrales et la latérale gauche. Néanmoins, l'analyse par scanner RX révèle la présence de deux dents surnuméraires semi-incluses en position disto-palatine par rapport aux canines, correspondant à des incisives latérales rhiziformes. Une seule avulsion de l'incisive centrale gauche aurait été pratiquée. En raison de l'espace résultant de l'absence de ces dents, cet individu se trouve dans une position particulière lors de l'analyse effectuée (*fig. 1*). Son os pré-maxillaire a eu une croissance restreinte. Il est de faibles dimensions, très inférieures à celles des autres spécimens, alors que celles de l'os maxillaire entrent dans leur variabilité métrique.

Les résultats morphométriques (*fig. 1, tabl. II*) indiquent que la pratique de l'avulsion dentaire a des effets majeurs sur la croissance de l'os pré-maxillaire

(région incisivo-canine) sans toucher celle de l'os maxillaire. En effet, les individus sont dissociés selon les dimensions de l'os pré-maxillaire (ou os incisif), elles-mêmes corrélées au nombre d'avulsions subies, alors que les données concernant l'os maxillaire ont une variabilité indépendante du nombre d'incisives absentes. Chez ces individus, l'avulsion de ces dents n'a pu être effectuée qu'après leur mise en place, vers 8 ou 9 ans. Cette pratique ne pouvait donc pas avoir de conséquences sur la croissance transversale de l'os maxillaire. Dans un tel contexte, la diminution de la largeur de l'os pré-maxillaire observée sur les crânes d'Afalou et de Tavoralt serait due à une mésialisation des dents adjacentes au site d'extraction (*fig. 5*). La diminution en longueur serait liée à une résorption des procès alvéolaires relatifs aux dents extraites (Zachary 1997). Il s'agit de brachyprémaxillie (diminution en longueur de l'os pré-maxillaire).

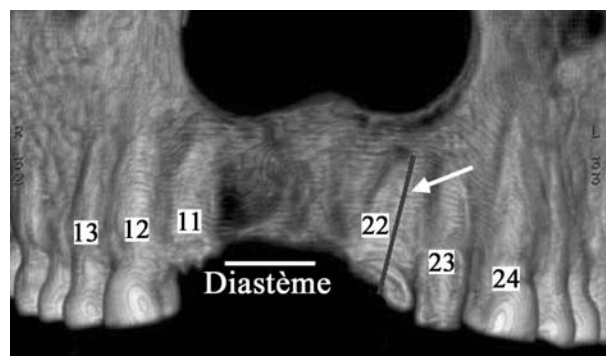


Fig. 5 - Détail de la reconstruction d'Afalou 28 illustrant la présence d'un diastème du côté droit (indiqué par le trait blanc) et la mésialisation de l'incisive latérale gauche (22) suite à l'avulsion de l'incisive centrale gauche (21).

Fig 5—3D CT reconstruction of Afalou 28 showing the mesialisation of the left lateral incisor after the extraction of the adjacent central incisor. The white line shows the diastema adjacent to the right central incisor.

Seul l'os pré-maxillaire a été influencé par l'avulsion des incisives aussi bien en longueur qu'en largeur. Au contraire, la croissance de l'os maxillaire a été normale, indépendante de l'absence de la denture antérieure (*fig. 4, tabl. I, II*). De même, la morphologie de la partie supérieure de la face et en particulier celle des structures osseuses frontales, ne semble pas affectée par ces pratiques de mutilation puisqu'elle montre une grande homogénéité chez tous les individus étudiés. L'absence ou la présence des incisives supérieures et donc les transformations des caractéristiques fonctionnelles de l'incision et de la mastication qui en découlent, n'ont pas

eu de répercussion sur la morphologie des régions supra-orbitaires. Les contraintes liées à l'incision ne semblent ainsi pas être déterminantes quant au développement des structures osseuses de la région supra-orbitaire.

Par ailleurs, ces résultats d'analyses structurales sur un large échantillon apportent de nouvelles informations sur les populations d'Afalou Bou Rhumel et de Tatoralt. Les conclusions obtenues semblent en opposition avec les travaux récents d'Hadjouis (2002, 2003) reliant les dysharmonies cranio-faciales aux mutilations dentaires. Cette contradiction s'explique peut-être par le fait que l'impact de la taphonomie sur la forme de la voûte crânienne n'a pas été considérée par cet auteur et que la méthodologie utilisée, la téléradiographie, biaise l'espace d'examen par aplatissement, nuisant à l'analyse des relations architecturales en trois dimensions.

CONCLUSIONS

L'objectif de cette analyse complémentaire des complexes maxillaire et supra-orbitaire était de discuter de la corrélation proposée entre les contraintes masticatoires et le développement des structures osseuses de la partie supérieure de la face. Par le biais de l'imagerie médicale et l'examen des fossiles originaux, nous avons caractérisé les dimensions du complexe maxillaire, la morphologie externe des régions supra-orbitaires ainsi que la variabilité de la pneumatisation frontale chez deux populations nord-africaines du Paléolithique supérieur d'Afalou Bou Rhumel et de Tatoralt.

Nos résultats indiquent que les conséquences des mutilations dentaires restent limitées à l'os pré-maxillaire. La morphologie de l'os maxillaire ne présenterait pas de modification chez les individus adultes en fonction du nombre d'incisives qui leur avaient été ôtées. De même, la morphologie de la région supra-orbitaire apparaît très

homogène chez tous les individus étudiés alors que la pneumatisation frontale, très variable dans son développement, montre une relation dans sa forme avec celle des structures osseuses.

Les implications mécaniques liées à l'incision, ainsi qu'à la mastication, devaient être très variables chez ces Hommes en fonction du nombre d'avulsions. Il semble que les contraintes correspondantes n'ont eu aucune influence sur la morphologie de la partie postérieure de l'os maxillaire et, à plus forte raison, sur les superstructures de l'os frontal. Cette conclusion aux analyses structurales ici proposées conforte les résultats d'études expérimentales antérieures (par exemple : Picq, Hylander 1989 ; Hylander *et al.* 1991 ; Ross, Hylander 1996) et invalide l'hypothèse corrélant l'extension des structures supra-orbitaires avec les contraintes masticatoires (par exemple : Endo 1965, 1966, 1970 ; Russel 1985 ; Hillowala, Trent 1988 ; Lahr, Wright 1996 ; Bookstein *et al.* 1999 ; Prossinger *et al.* 2003). Par ailleurs, la pneumatisation de l'os frontal apparaît aussi comme indépendante de ces caractéristiques dentaires et probablement de leurs implications fonctionnelles. Son extension et sa disposition sont en rapport avec la morphologie interne et externe de l'os frontal mais, à l'inverse, elle n'est pas un facteur déterminant quant au développement des superstructures dans cette région.

Remerciements

Les auteurs remercient les deux rapporteurs de cet article, ainsi qu'E. Herrscher et C. Simonis-Sueur, pour leurs commentaires constructifs, D. Grimaud-Hervé et E.A. Cabanis pour leur soutien et leurs conseils scientifiques et techniques. Ce travail fait partie des résultats obtenus dans le cadre de la thèse de doctorat du premier auteur.

BIBLIOGRAPHIE

- ARAMBOURG (C.), BOULE (M.), VALLOIS (H.), VERNEAU (R.) 1934, *Les grottes paléolithiques des Beni Segoual (Algérie)*, Archives de l'Institut de Paléontologie Humaine 13, Paris.
- BADAWI-FAYAD (J.), YAZBECK (C.), BALZEAU (A.), NGUYEN (T.H.), GRIMAUD-HERVÉ (D.), CABANIS (E.-A.) 2005, Multi-detector row CT scanning in Paleoanthropology at various tube current settings and scanning mode, *Surgical and Radiological Anatomy* 27: 536-543.
- BALZEAU (A.) 2005, *Spécificités des caractères morphologiques internes du squelette céphalique chez Homo erectus*, Thèse de doctorat, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.
- BALZEAU (A.), GRIMAUD-HERVÉ (D.), JACOB (T.) 2005, Internal cranial features of the Mojokerto child fossil (East Java, Indonesia), *Journal of Human Evolution* 48: 535-553.
- BALZEAU (A.), INDRIATI (E.), GRIMAUD-HERVÉ (D.), JACOB (T.) 2003, Computer tomography scanning of *Homo erectus* crania Ngandong 7 from Java: Internal structure, paleopathology and post-mortem history, *B. I. Ked. (Journal of the Medical Sciences)* 35: 133-140.
- BALZEAU (A.), JACOB (T.), INDRIATI (E.) 2002, Structures crâniennes internes de l'*Homo erectus* Sambungmacan 1 (Java, Indonésie), *Comptes Rendus Palevol* 1: 305-310.
- BARGHOUTH (G.), PRIOR (J.O.), LEPORI (D.), DUVOISIN (B.), SCHNYDER (P.), GUDINCHET (F.) 2002, Paranasal sinuses in children, size evaluation of maxillary, sphenoid, and frontal sinuses by magnetic resonance imaging and proposal of volume index percentile curves, *European Radiology* 12: 1451-1458.
- BAUMRIND (S.), KORN (E.L.), BEN-BASSAT (Y.), WEST (E.E.) 1987, Quantification of maxillary remodeling, 1. A description of osseous changes relative to superimposition on metallic implants, *American Journal of Orthodontics and Dentofacial Orthopedics* 9: 29-41.
- BJORK (A.), SKIELLER (V.) 1977, Growth of the maxilla in three dimensions as revealed radiographically by the implant method, *British Journal of Orthodontics* 4: 53-64.
- BONFIGLIOLI (B.), MARIOTTI (V.), FACCHINI (F.), BELCASTRO (M.G.), CONDEMI (S.) 2004, Masticatory and non-masticatory dental modifications in the Epipalaeolithic necropolis of Tavoralt (Morocco), *International Journal of Osteoarchaeology* 14: 448-456.
- BOOKSTEIN (F.L.), SCHÆFER (K.), PROSSINGER (H.), SEIDLER (H.), FIEDER (M.), STRINGER (C.), WEBER (G.W.), ARSUAGA (J.L.), SLICE (D.E.), ROHLF (F.J.), RECHEIS (W.), MARIAM (A.J.), MARCUS (L.F.) 1999, Comparing frontal cranial profiles in archaic and modern *Homo* by morphometric analysis, *Anatomical Record* 257: 217-224.
- DASTUGUE (J.) 1975, Pathologie des hommes épipaléolithiques d'Afalou-Bou-Rhummel (Algérie), *L'Anthropologie* 79: 483-506.
- ENDO (B.) 1965, Distribution of stress and strain produced in the human face by masticatory forces, *Journal of the Anthropological Society of Nippon* 73: 123-136.
- ENDO (B.) 1966, Experimental studies on the mechanical significance of the form of the human facial skeleton, *Journal of the Faculty of Science, University of Tokyo (Section V, Anthropology)* 3: 1-106.
- ENDO (B.) 1970, Analysis of stress around the orbit due to masseter and temporalis muscles respectively, *Journal of the Anthropological Society of Nippon* 78: 251-266.
- FEREMBACH (D.) 1962, *La nécropole épipaléolithique de Tavoralt (Maroc oriental)*, Edita, Casablanca.
- HACHI (S.) 1996, L'Ibéromaurusien, découvertes des fouilles d'Afalou, *L'Anthropologie* 100 : 55-76.
- HADJOUIS (D.) 2002, Les hommes du Paléolithique supérieur d'Afalou Bou Rhummel (Bedjaia, Algérie), Interprétation nouvelle des cinétiques cranio-faciales et des effets de l'avulsion dentaire, Malformations crâniennes, troubles de la croissance, anomalies alvéolo-dentaires, *L'Anthropologie* 106 : 337-375.
- HADJOUIS (D.) 2003, *Hominidés et grands mammifères dans leur contexte environnemental au cours du Quaternaire maghrébin*, HDR, Université de Perpignan.
- HAMMER (O.), HARPER (D.A.T.), RYAN (P.D.) 2001, PAST 1.23, Paleontological Statistics software package for education and data analysis, http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm, *Palaeontologia Electronica* 4 , 1, 9 p.
- HILLOWALA (R.A.), TRENT (R.B.) 1988, Supraorbital ridge and masticatory apparatus II: humans (Eskimos), *Human Evolution* 3: 351-356.

- HYLANDER (W.L.), PICQ (P.G.), JOHNSON (K.R.) 1991, Masticatory-stress hypotheses and the supraorbital region of primates, *American Journal of Physical Anthropology* 86: 1-36.
- KOPPE (T.), NAGAI (H.) 1999, Factors in the development of the paranasal sinuses, in T. Koppe, H. Nagai, K.W. Alt (eds), *The paranasal sinuses of higher primates ; development, function and evolution*, Quintessence, Chicago, p. 133-150.
- KORN (E.L.), BAUMRING (S.) 1990, Transverse development of the human jaws between the ages of 8.5 and 15.5 years, studied longitudinally with use of implants, *Journal of Dental Research* 69: 1298-1306.
- LAHR (M.M.), WRIGHT (R.V.S.) 1996, The question of robusticity and the relationship between cranial size and shape in *Homo sapiens*, *Journal of Human Evolution* 31: 157-191.
- LIBERSA (C.), FABER (M.) 1960, Pneumatisation de la tête du cornet moyen, *Journal of Oto-Rhino-Laryngology* 6 : 723-740.
- LIEBERMAN (D.E.) 1996, How and why humans grow thin skulls: experimental evidence for systematic cortical robusticity, *American Journal of Physical Anthropology* 101: 217-236.
- MARTIN (R.) 1928, *Lehrbuch der Anthropologie*, 2^e édition, Fischer Verlag, Jena.
- MELSEN (B.) 1975, Palatal growth studied on human autopsy material: A histological and microradiographic study, *American Journal of Orthodontics and Dentofacial Orthopedics* 68: 42-54.
- MINUGH-PURVIS (N.) 1988, *Patterns of craniofacial growth and development in upper Pleistocene hominids*, PhD dissertation, University of Pennsylvania.
- MOSS (M.L.), YOUNG (R.W.) 1960, A functional approach to craniology, *Acta Physiologica Scandinavica* 69: 1-229.
- PICQ (P.G.), HYLANDER (W.L.) 1989, Endo's stress analysis of the primate skull and the functional significance of the supraorbitals region, *American Journal of Physical Anthropology* 79: 393-398.
- PROSSINGER (H.) 2001, Sexually dimorphic ontogenetic trajectories of frontal sinus cross section, *Collegium Antropologicum* 25: 1-11.
- PROSSINGER (H.), BOOKSTEIN (F.), SCHÄFER (K.), SEIDLER (H.) 2003, Reemerging stress: supraorbital torus morphology in the mid-sagittal plane? *Anatomical Record* 261: 170-172.
- RAVOSA (M.J.) 1988, Browridge development in Cercopithecidae: a test of two models, *American Journal of Physical Anthropology* 76: 535-555.
- RAVOSA (M.J.) 1991, Ontogenetic perspectives on mechanical and nonmechanical models of primate circumorbital morphology, *American Journal of Physical Anthropology* 85: 95-112.
- RAVOSA (M.J.), VINYARD (C.J.), HYLANDER (W.L.) 2000, Stressed out: masticatory forces and primate circumorbital form, *Anatomical record* 261: 173-175.
- RIGHTMIRE (G.P.) 1998, Evidence from facial morphology for similarity of Asian and African representatives of *Homo erectus*, *American Journal of Physical Anthropology* 106: 61-85.
- ROCHE (J.) 1953, La grotte de Taforalt, *l'Anthropologie* 57: 375-380.
- ROCHE (J.) 1959, Nouvelle datation de l'Épipaléolithique marocain par la méthode du carbone 14, *Compte Rendu Hebdomadaire des Séances de l'Académie des Sciences*, 249: 729-730.
- ROSS (C.F.), HYLANDER (W.L.) 1996, In vivo and in vitro bone strain in the owl monkey circumorbital region and the function of the postorbital septum, *American Journal of Physical Anthropology* 101: 183-215.
- RUSSELL (M.D.) 1983, Browridge development as a function of bending stress in the supraorbitals region, *American Journal of Physical Anthropology* 60: 248.
- RUSSELL (M.D.) 1985, The supraorbital torus: a most remarkable peculiarity, *Current Anthropology* 26: 337-350.
- SEIDLER (H.), FALK (D.), STRINGER (C.), WILFING (H.), MÜLLER (G.B.), ZUR NEDDEN (D.), WEBER (G.W.), RECHEIS (W.), ARSUAGA (J.L.) 1997, A comparative study of stereolithographically modelled skulls of Petralona and Broken Hill: implications for future studies of middle Pleistocene hominid evolution, *Journal of Human Evolution* 33: 691-703.
- SHEA (B.T.) 1986, On skull form and the supraorbital torus in primates, *Current Anthropology* 27: 257-260.

- SHEA (B.T.) 1987, Phylogenetic aspects of skull form in hominoids, in J.H. Schwartz (ed.), *The biology of the Orang-Utan*, Oxford University Press, Oxford.
- SZILVASSY (J.) 1982, Zur Variation Entwicklung und Vererbung der Stirnhohlen, *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien* 1: 97-125.
- TILLIER (A.-M.) 1977, La pneumatization du massif cranio-facial chez les hommes actuels et fossiles, *Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris*, XIII^e série, 4 : 177-189.
- VOISIN (J.-L.), BALZEAU (A.) 2004, Structures internes claviculaires chez *Pan*, *Gorilla*, *Homo*, Méthode d'analyse et résultats préliminaires, *Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris*, n.s., 16, 1-2 : 5-16.
- WEIDENREICH (F.) 1934, Das Menschenkinn und seine Entstehung, *Ergeb Anatomie Entwicklungs* 31: 1-124.
- WEINMANN (J.P.), SICHER (H.) 1955, *Bone and bones: Fundamentals of bone biology*, 2nd edition, Kimpton, London.
- ZACHARY (C.A.) 1997, Growth considerations in planning treatment of avulsion in an adolescent, *General Dentistry* 45: 580-583.

