



JEAN-JACQUES MILLET

MODÉLISER L'ONTOGENÈSE DES HOMINOÏDES: APPROCHE DE LA STRATÉGIE DE CROISSANCE DE *PAN TROGLODYTES* PAR LES MÉTHODES PROCRUSTES

RÉSUMÉ: *Le but de cette étude est de traiter une série ontogénétique de crânes afin de reconstituer la dynamique de croissance d'une espèce par les méthodes procrustes, reconnues pour leur rigueur et leur potentialité descriptive. Il s'agit de mesurer la pertinence d'un modèle obtenu sur crânes secs avec des données issues de travaux pluridisciplinaires sur le développement somatique et psychomoteur. L'exemple d'une série ontogénétique de Pan troglodytes montre une succession de champs morphologiques typiques pour chaque phase de développement décrivant bien l'ontogenèse. Ainsi l'analyse des conformations infantile, juvénile, adolescente et adulte permet de visualiser les changements architecturaux au cours de la croissance. Nous pouvons alors, en connaissant la mécanique cranio-faciale et la dynamique de croissance d'une espèce considérée, évaluer les problèmes de dimorphisme sexuel et de trajectoires de croissance et ainsi reconstituer l'histoire de vie de l'espèce.*

MOTS CLÉS: Pan troglodytes – Ontogenèse – Stratégie de croissance – Méthodes procrustes

ENGLISH TITLE: *Hominoids Ontogeny Pattern: Life History of Pan troglodytes Approached Using Procrustes Methods.*

SUMMARY: *The aim of the study is to build a biodynamic pattern of the skull ontogeny. Using procrustes methods well known for their relevance, skulls are measured and superimposed in three dimensions. The results are compared with somatic and behavioural data in a pluridisciplinary approach. The example of an ontogenetic Pan troglodytes set shows characteristic morphological fields: Infantile, juvenile, adolescent and adult. Shape analysis allows to visualise morphological changes during the growth. Now, we can assess to sexual dimorphism and ontogenetic trajectory. The main conclusion is that by these methods, the relative correlation between skull ontogeny, specific growth trajectory and life history can be evaluated.*

KEYS WORDS: Pan troglodytes – Ontogeny – Life history – Procrustes methods

INTRODUCTION

Une modélisation exhaustive de la croissance postnatale demande à ce que le support de l'étude comporte une somme suffisante d'informations pour synthétiser l'ensemble des paramètres intervenant au cours du développement. Lors

de son ontogenèse, le crâne subit de nombreuses modifications morphologiques. Les mécanismes morphogénétiques impliqués sont de deux natures: le phénomène d'apposition/résorption (Moss, Young 1960, Enlow 1966) et le roulement osseux ou biodynamique (Dambricourt-Malassé, Deshayes 1992, Deshayes 1998).

La mise en évidence d'un processus commun de croissance chez les primates (Heintz 1970) donne une unité à la mécanique cranio-faciale ; unité qui permet de déduire les morphogénèses fossiles à partir des espèces actuelles (Bromage 1989, 1992, O'Higgins 2000). Or, le crâne (la voûte, la base du crâne et la face) est un ensemble dont les parties se développent différemment chronologiquement et cinétiquement (Siriani, Newell-Morris 1980, Ross, Ravosa 1993, Ross, Henneberg 1995). Nous retrouvons ces décalages avec d'autres parties du squelette comme par exemple le bassin (Berge 1998, Marchal 1999). Il apparaît alors que c'est justement les divers degrés de variabilité de ce processus commun qui permettent de cerner la diversité et la disparité des modalités ontogénétiques d'un groupe tel que les Hominoïdes actuels et fossiles (Chaline *et al.* 1998, Millet 2003).

Les études sur les prises de poids corporels de populations de *Pan troglodytes* (Gavan 1953, Tanner 1962, Pusey 1978, Smith *et al.* 1975, Uehara, Nishida 1987, Leigh, Shea 1995, 1996, Hamada *et al.* 1996) ont montré des changements de vitesses, des taux et de temps de croissance suivant les phases et les sexes. Les processus hormonaux sont fortement impliqués dans le déroulement chronologique de la maturation morphologique (Maggioncalda *et al.* 1999, Stechell, Dixson 2001) enfin l'environnement et la socio-écologie sont des facteurs stimulant l'ontogénèse à chaque phase de croissance (Goodall 1986, Dixson 1998).

La compréhension de ces facteurs tient à la finesse de description des phases de développement au niveau des

individus, du dimorphisme sexuel donc de l'histoire individuelle ou de l'histoire de vie (Lele 1991, Richtsmeier, Lele 1993, Corner, Richtsmeier 1993, Millet 2000a, 2000b, Millet *et al.* 2001). Cette démarche tient surtout à la mise en évidence chronologique des différentes étapes de développement des caractères morphologiques, autrement dit du lien entre la conformation, la taille et le temps (Millet *et al.* 2001, Millet 2000a, 2003).

Le but de cette étude est de déterminer dans quelle mesure le crâne reflète l'état de maturation (général) d'un organisme et d'estimer si la modélisation ontogénétique à partir de données de morphologie osseuse est pertinente.

Le deuxième objectif est de comparer, puis de discuter l'implication de ces résultats sur la compréhension du vivant, la stratégie de croissance d'une espèce et de son dimorphisme sexuel.

MATÉRIEL

Notre série ontogénétique est constituée de 224 crânes (*Tableau 1A*) qui se répartissent en 8 classes d'après les stades d'éruptions dentaires (*Tableau 2* et *Figure 1*) dans quatre phases de croissance.

La population de chimpanzés est composée de 198 individus sauvages et de 26 individus élevés en captivité. Les trois sous-espèces sont présentes (*Tableau 1B*). La constitution de cet échantillon caractérise plusieurs sources de potentielle variabilité.

TABLEAU 1A. Effectifs de *Pan troglodytes* par stades dentaires et sexes. Sample by dental stages and sex.

Stade dentaire	O	A	B	C	D	E	F1	F2	G	Total
Mâles	0	7	4	10	6	16	15	20	4	82
Femelles	0	4	11	9	10	14	6	21	5	80
Indéterminés	2	15	14	19	9	3	0	0	0	62
Total	2	26	29	38	25	33	21	41	9	224

TABLEAU 1B. Effectifs par phases et sous-espèces. Sample by phases and subspecies.

<i>Pan troglodytes</i>	Fœtale	Infantile	Juvenile	Adolescent	Adulte	Total
<i>P. t. troglodytes</i>	0	6	5	6	21	38
<i>P. t. verus</i>	0	3	5	8	11	27
<i>P. t. schweinfurthi</i>	0	18	25	20	11	74
Indéterminés	2	28	28	20	7	85
Total	2	55	63	54	50	224

TABLEAU 1C. Effectifs par phases et environnements de croissance. Sample by phases and growth environment.

<i>Pan troglodytes</i>	Fœtale	Infantile	Juvenile	Adolescent	Adulte	Total
Sauvages	0	26	35	34	43	139
Captifs	0	6	9	10	3	28
Indéterminés	2	23	19	10	4	57
Total	2	55	63	54	50	224

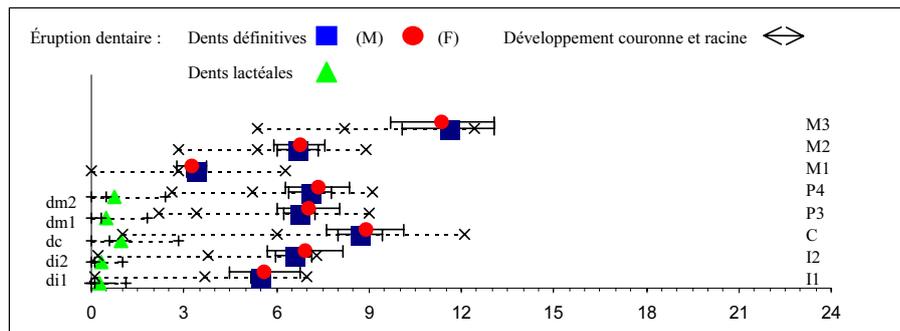


FIGURE 1. Chronologie des émergences dentaires chez *Pan troglodytes*. Ce tableau est une synthèse des travaux effectués sur les émergences et âges d'éruptions dentaires, d'après Nissen, Riessen 1945, 1964, Swindler 1985, Smith 1994, Kuykendall 1992, 1996, Anemone *et al.* 1991, 1996, Reid *et al.* 1998. Tooth emergence chronology of *Pan troglodytes*.

TABLEAU 2. Tableau des événements du développement dentaire, synthèse des travaux effectués sur les émergences et âges d'éruptions dentaires, d'après Nissen, Riessen 1964, Dean, Wood 1981, Swindler 1985, Smith 1994, Kuykendall 1996, Anemone *et al.* 1996, Winkler 1995. Dental development table.

Phases de développement – Stades	Description des événements
<i>Phase fœtale</i> Stade: O	– Formation des couronnes des dents lactéales, au cours du dernier mois de gestation et de la première molaire vers les dernières semaines.
<i>Phase lactéale</i> Stade: A 1 ^{ère} période infantile (les nourrissons)	– Émergence des dents lactéales jusqu'à leur occlusion ou éruption dans l'arcade alvéolaire. Début de la formation des racines. – La couronne de la M1 continue de se former. Cette phase se termine avec l'éruption de la dc ou de la dm2.
Stade: B 2 ^{ème} période infantile (petite enfance)	– Occlusion des dents lactéales et fin de la formation des racines. – Émergence de la M1, avec début de la formation des racines.
<i>Phase de substitution</i> Stade: C 1 ^{ère} période juvénile (Seconde enfance)	– Occlusion M1 et formation des racines. Formation de la couronne de M2. – Formation et émergence des couronnes des incisives définitives. – Résorption des racines jusqu'à la perte des incisives déciduales.
Stade: D 2 ^{ème} période juvénile	– Émergence des I1 et I2 (fin de leur éruption). Formation de la couronne de la M3. – Perte des dernières déciduales. – Émergence de la M2 et des prémolaires.
<i>Phase définitive</i> Stade: E Adolescence	– Occlusion de la M2 (et des prémolaires). – Éruption de la canine. – Émergence de la M3.
Stade: F 1 Subadulte 2 Adulte	– Éruption de la M3, et occlusion complète de toutes les dents sur l'arcade alvéolaire. – Fin de formation des racines. – Début de l'usure de la M1.
Stade: G Sénile	– Usure significative et importante du plan occlusal.

MÉTHODES

La morphométrie géométrique, et particulièrement les méthodes procrustes, permettent de décrire, de comparer objectivement des objets en trois dimensions et de mesurer les paramètres qui permettent de passer d'une forme à

l'autre (Bookstein 1989, 1991, 1996, Rohlf, Marcus 1993, Penin 1999a, 1999b, Slice 2001). La forme originelle est égale à la conformation plus le paramètre de taille.

La quantification des distances morphologiques sur la totalité des individus d'un échantillon permet d'en apprécier la variabilité. Ces méthodes sont utilisées en systématique

TABLEAU 3A. Liste de points homologues. Points repères sagittaux, d'après Martin et Saller 1957. Sagittal landmarks.

Nomenclature	Code	Description anatomique
Plan sagittal		
1-Prosthion	Pr	Point médian et inférieur du maxillaire situé entre les deux incisives sur le bord externe de l'arcade alvéolaire.
2-Nasospinal	Ns	Point virtuel médian situé sur la tangente aux bords inférieurs de l'échancrure nasale.
3-Nasion	Na	Point médian de la suture naso-frontale.
4-Glabelle	Gl	Point médian le plus saillant au-dessus de la suture naso-frontale entre les arcades orbitaires.
5-Bregma	Br	Point supérieur médian du frontal, situé à la jonction des sutures coronale et pariétale.
6-Lambda	La	Point supérieur et médian de l'occipital situé à la jonction des sutures pariétale et lambdoïde; s'il y a des osselets supplémentaires, on utilisera le prolongement des lignes de sutures.
7-Opisthocranion	On	Point médian du crâne le plus éloigné de la glabelle.
8-Inion	In	Point médian situé soit sur la tangente aux lignes nucales supérieures, soit au centre de la protubérance occipitale externe.
9-Opisthion	Op	Point médian postérieur au foramen magnum.
10-Basion	Ba	Point médian antérieur du foramen magnum.
11-LBOS	Os	Point médian situé sur la synchondrose sphéno-occipitale.
12-Hormion	O	Point médian situé sur la tangente des ailes du vomer.
13-Staphylion	Sa	Point médian situé sur la tangente aux échancrures postérieures de la lame horizontale du palatin.
14-LPPMX	Pp	Point médian situé sur la ligne de suture du processus palatin du maxillaire et du palatin.
15-Trou incisif	Ti	Point médian de la suture prémaxillaire et du maxillaire le plus postérieur au trou incisif.

TABLEAU 3B. Liste de points homologues. Points repères latéraux, d'après Martin et Saller 1957. Lateral landmarks.

Nomenclature	Code	Description anatomique
Plan sagittal		
16-Post canin	Pc	Point situé sur le rebord externe de l'arcade alvéolaire, postérieur à la canine.
17-LPACA	Pm	Point situé à la jonction entre la ligne de l'arcade alvéolaire du maxillaire et la suture du maxillaire et du palatin.
18-Trou déchiré antérieur	Dd	Point situé sur le bord le plus antérieur du trou déchiré antérieur.
19-Trou déchiré postérieur	Dp	Point situé sur le rebord antérieur du trou déchiré postérieur, à la limite de la suture occipital-rocher.
20-Astériion	As	Point de rencontre du pariétal, du temporal et de l'occipital, S'il existe un osselet astérisque, on situe le point à la rencontre des prolongements des sutures.
21-Mastoïdal	Ma	Point le plus inférieur de la mastoïde.
22-Porion	Po	Point du méat auditif externe, situé à l'extrémité supérieure du grand axe du méat.
23-Post fenêtre zygomatique	Fz	Point maximum de courbure, situé sur le bord postérieur de la fenêtre zygomatique.
24-Zygion	Zy	Point maximum de courbure, situé sur le rebord inférieur de la suture de l'arcade zygomatique.
25-Zygo-maxillaire	Zm	Point inférieur et antérieur de la suture zygo-maxillaire.
26-Orbital	Or	Point situé le plus bas sur le rebord orbitaire inférieur.
27-Fronto-zygomatique	Fm	Point situé sur le rebord orbitaire et la ligne de suture fronto-zygomatique.
28-Dacryon	Da	Point situé à l'union du frontal, du lacrymal, et du maxillaire.
29-LTS	Ts	Point triple supérieur à la jonction du sphénoïde et du temporal.
30-Stéphanion	St	Point situé à la jonction de la ligne temporale supérieure et la suture coronale.
31-Fronto-temporal	Ft	Point situé sur la ligne temporale supérieure : là où le frontal est le plus étroit.
32-Trou ovale	To	Point le plus antérieur du foramen ovale.
33-Canal carotidien	Cc	Point le plus antérieur du canal carotidien.

et en phylogénie (Baylac 1996, Bookstein *et al.* 1999) et sont particulièrement adaptées pour décrire l'ontogénèse (David, Laurin 1989, 1991). Leurs principes reposent sur la prise de coordonnées (X, Y, Z) avec un numériseur 3 D, de points repères crâniens ici au nombre de 33 (Tableau 3).

Les comparaisons se font par le biais de superposition des formes sur leur centre de gravité. Ces superpositions sont obtenues après une rotation, une translation et une mise à l'échelle ou normalisation. L'ajustement de chaque conformation est réalisé selon les critères des moindres carrés (Sneath 1967).

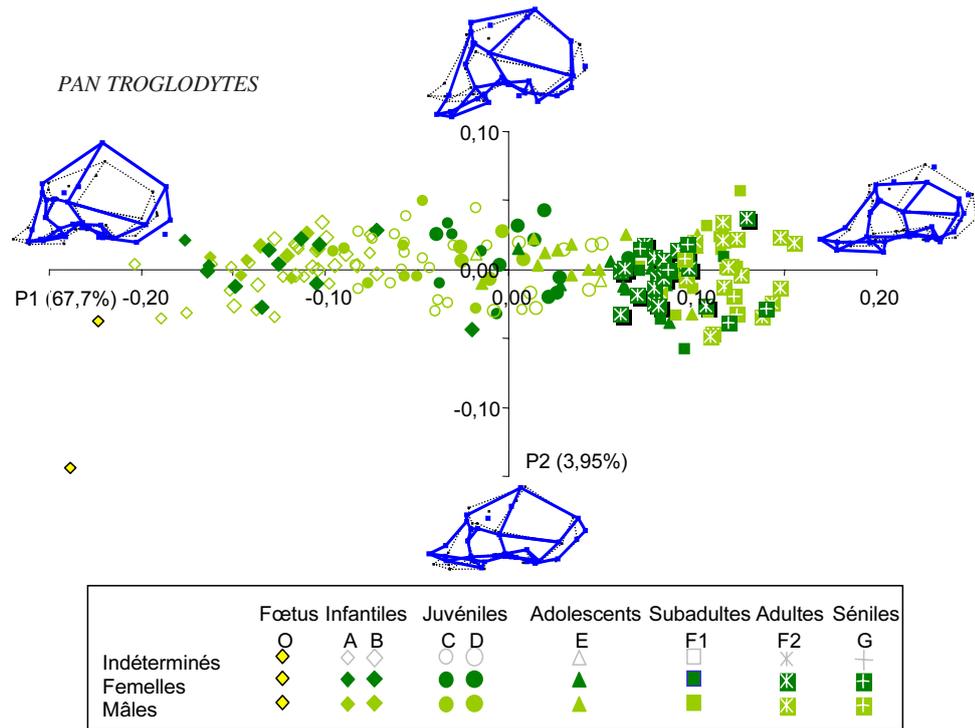


FIGURE 2. Premier plan principal de l'ACP. First principal plan.

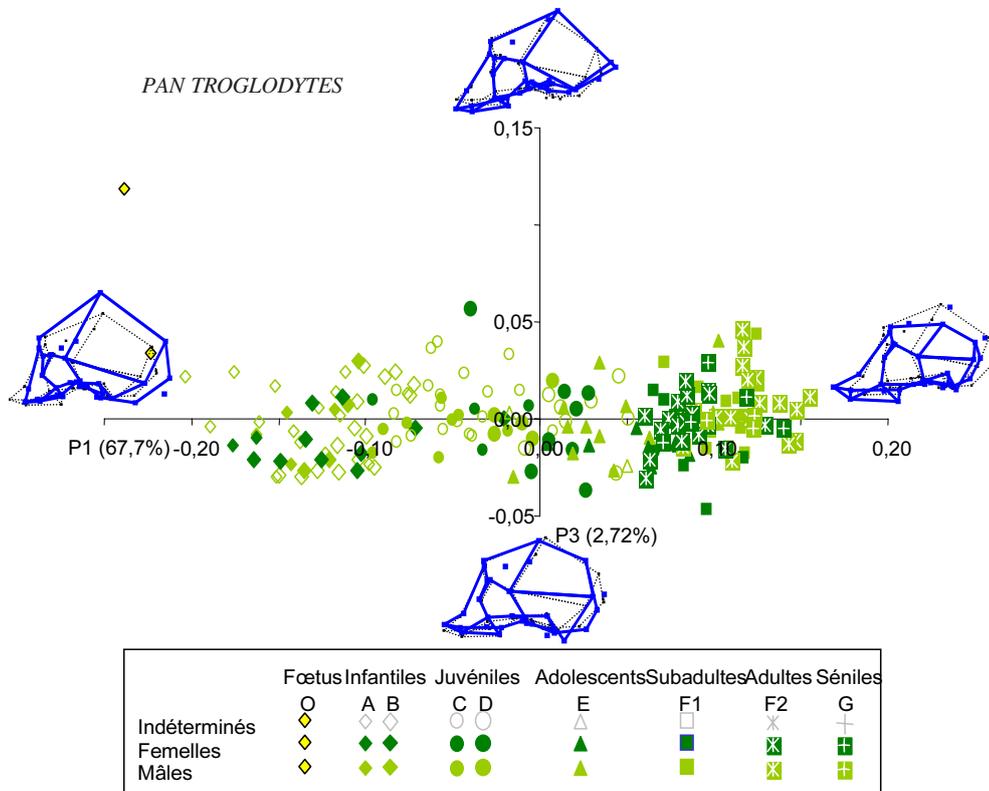


FIGURE 3. Deuxième plan principal de l'ACP. Second principal plan.

Les superpositions généralisées permettent de visualiser les différences morphologiques entre chaque individu. L'amplitude des vecteurs exprime la différence morphologique entre chaque conformation comparée et le consensus ou conformation moyenne. Une analyse en composantes principales est réalisée sur les résidus procrustes pour obtenir les composantes de conformations. Elles permettent de quantifier la variabilité de l'échantillon par rapport au consensus, exprimant ainsi les différences de conformations. Une régression multiple des axes principaux sur le facteur de taille permettra de souligner la variabilité des conformations par les allométries. De la même manière, une analyse de variance réalisée sur chaque composante principale ainsi que le paramètre de taille autorisera la mesure des différences entre chaque stade de croissance et permettra d'appréhender l'impact du facteur sexuel.

RÉSULTATS

L'analyse en composantes principales effectuée sur les résidus procrustes issus de la superposition généralisée, montre une très forte concentration de la variabilité sur le premier axe (*Tableau 4, Figures 2 et 3*) qui représente 68.9% de l'inertie. Les trois composantes suivantes ne représentent plus que 9.47% de la variabilité.

L'axe 1 présente une large répartition des diverses phases de croissance (*Figure 2*). Cette caractéristique impute au facteur ontogénétique l'origine des changements morphologiques majeurs. L'axe 1 est l'axe de l'ontogenèse. Les extrêmes morphologiques sont du côté négatif avec les infantiles de conformation globuleuse. Leur crâne a une base contractée et courte, leur face est faiblement prognathe et de faible volume, la voûte est haute, comme le front et le neurocrâne est imposant. A l'opposé, corrélés négativement, les adultes ont une face volumineuse et fortement prognathe, la base de leur crâne est longue et

TABLEAU 4. Pourcentages de variance des huit premières composantes principales. Weight of the eight first eigenvectors.

Axes	Inertie totale	Inertie cumulée
P1	68.90%	68.90%
P2	3.97%	72.87%
P3	2.77%	75.64%
P4	2.73%	78.38%
P5	1.71%	80.08%
P6	1.56%	81.65%
P7	1.22%	82.86%
P8	1.09%	83.95%

étirée avec un neurocrâne proportionnellement réduit. Cet axe montre aussi une distinction sexuelle au niveau des phases adultes.

L'axe 2 présente les différences de développement au niveau de la face et du neurocrâne (*Figure 2*). Le maximum de valeurs négatives est atteint par un fœtus. Ce pôle morphologique se caractérise par une face peu volumineuse, mais sa projection vers l'avant est importante. Le neurocrâne est très allongé, comme la base du crâne, l'écaïlle occipitale est oblique. Inversement, les conformations de valeurs positives sont plus contractées avec une base du crâne courte. La voûte est haute et globuleuse. La face est très haute, prognathe ou oblique. Cet axe montre des oscillations des conformations autour de l'axe 1, mais ne semble pas discriminer une phase. Seules les fortes variabilités inter-individuelles au sein de chaque phase sont observables.

L'axe 3 confirme la tendance de l'axe 1 en discriminant les sexes (*Figure 3*). Les scores des fœtus sont de nouveau caractéristiques sur cet axe. L'opposition des morphologies s'effectue autour d'un crâne étiré longitudinalement, mais avec une base de crâne courte, une face prognathe et un neurocrâne égal en volume à la face. A l'opposé, les conformations présentent une face réduite, avec un prognathisme alvéolaire, la base est étirée, le neurocrâne haut et court. Ces distinctions morphologiques permettent une plus nette différenciation des phases de croissance.

Le taux de régression de la taille sur les trois premières composantes de l'échantillon, de 92% est hautement significatif (*Tableau 5, Figure 4*). Il y a une forte corrélation entre les paramètres de taille et de conformation. Les modifications de conformation des fœtus vers les adultes montrent (*Figure 5*):

Proportion: La réduction importante du volume céphalique par rapport au volume facial. Le crâne infantile est globuleux. La face est droite sous le front. Les variations latérales des proportions sont dues au développement des superstructures.

Facialisation: Le massif facial est projeté vers l'avant dans un mouvement de rotation horaire. Cette projection est très forte au niveau alvéolaire, tandis que la capsule olfactive semble moins soumise à ce mouvement. Le maxillaire se développe vers le bas, induisant une faible rotation du palais. Le prémaxillaire est dans la même dynamique et poursuit cette rotation à l'origine du prognathisme. Un torus sus-orbitaire est présent, les orbites sont frontalisées.

Extension: Le recul du *foramen magnum* est fort. Il effectue une rotation anti-horaire associée au mouvement de l'écaïlle occipitale. Il y a un étirement du basilaire sphéno-occipital correspondant à un aplatissement de la ligne basicrânienne. Ces déplacements de la base du crâne sont corrélés avec les mouvements des étages inférieur et

TABLEAU 5. Régression multiple de la taille sur les trois premières composantes. Multiple regression.

Regression multivariée	R ² =0.922673	F=2338.676137	Ddl=196	p<0.000000
-------------------------------	--------------------------	---------------	---------	------------

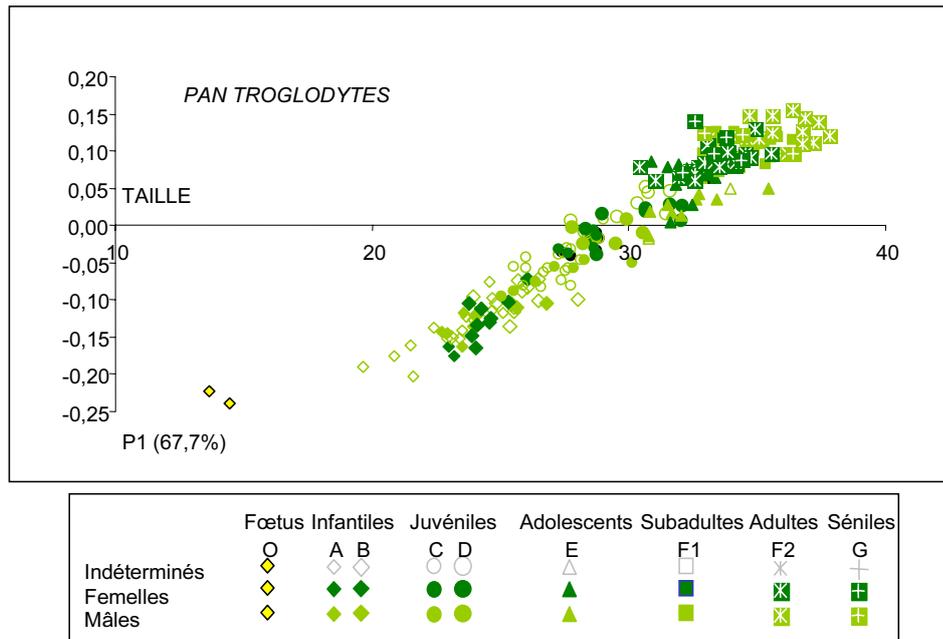


FIGURE 4. Régression de la taille/conformation Axe 1. Regression of size/shape Axis 1.

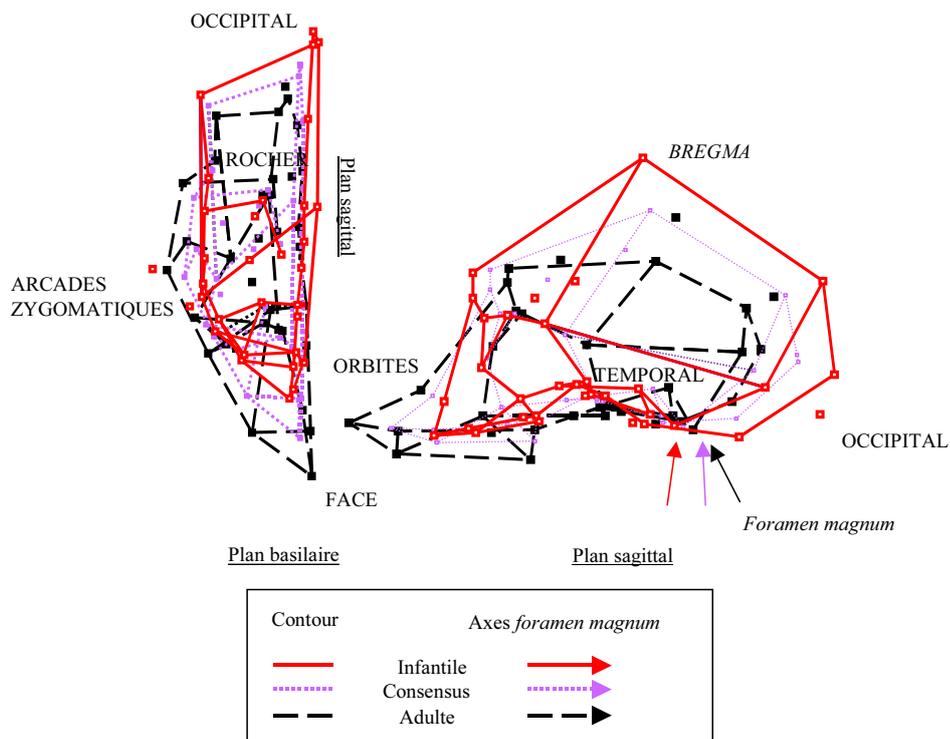


FIGURE 5. Variation de la conformation le long de l'axe de régression et comparaison avec l'individu moyen. Conformation variation along regression axis.

supérieur du torus sus-orbitaire qui est développé. Le temporal effectue une rotation sur lui-même accompagnant l'ensemble des déplacements observés. Le rocher recule. L'axe tympanique est frontalisé sans modifier l'angle pétreux. Les positions du *foramen ovale* et du canal carotidien ne varient pas.

Élargissement: Le développement des insertions musculaires conduit à l'élargissement très significatif des

arcades zygomatiques, contrairement à l'assise nucale qui réduit en proportion. Les orbites sont frontalisées et translattées latéralement. La constriction postorbitaire devient forte. Le maxillaire montre une très faible variation latérale comparativement au développement longitudinal.

Dans son ensemble, le crâne subit préférentiellement des transformations antéro-postérieures. Les mouvements observés sur les parties postérieures et basilaires du crâne

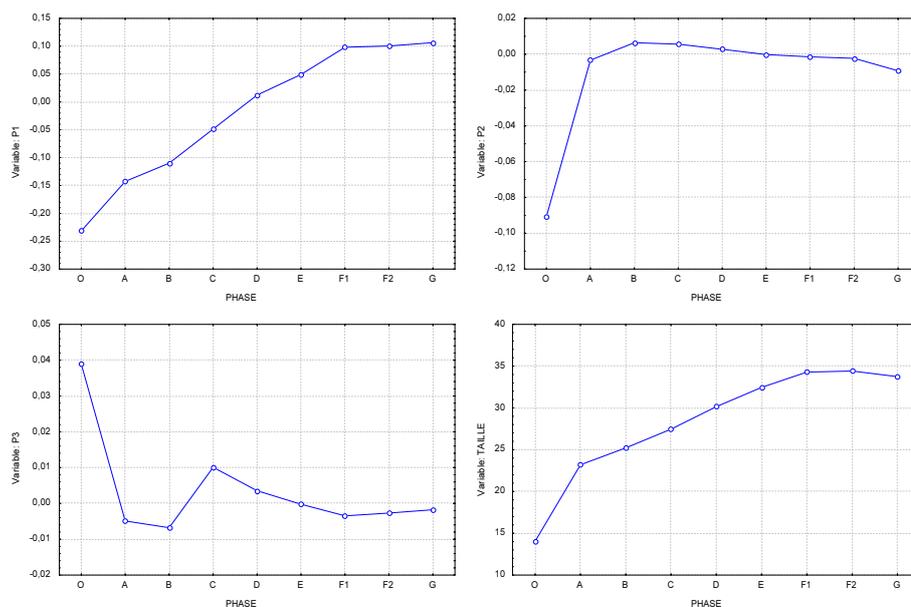


FIGURE 6. ANOVA: Tracé des moyennes des trois premières composantes et de la taille en fonction des stades dentaires. ANOVA: means graphs of three first eigenvectors and size.

TABLEAU 6A. ANOVA: Synthèse de l'effet: Phase sur la taille et les trois premières composantes. ANOVA: Synthesis effect: Phase.

1-PHASE	Lambda de Wilks	R/Rao	dl 1	dl 2	Niveau p
1	0.038112	30.45859	32	683	0.00

TABLEAU 6B. ANOVA: Synthèse des effets: Phase, sexe sur la taille et les trois premières composantes. ANOVA: Synthesis effect: Phase, sex.

1-PHASE, 2-SEXE	Lambda de Wilks	R/Rao	dl 1	dl 2	Niveau p
1	0.070265	47.13261	14	238	0.000000
2	0.965859	2.10320	2	119	0.126580
12	0.698190	3.34520	14	238	0.000064

TABLEAU 6C. Test Scheffé; variable Taille. Scheffé test: variable Size.

Effet princ.: sexe	{1}	{2}
Moyenne	30.3249	29.83774
M {1}		0.026177
F {2}	0.026177	

TABLEAU 6D. Test Scheffé; variable P1. Scheffé test: variable P1.

Effet princ.: sexe	{1}	{2}
Moyenne	0.0058437	0.0047986
M {1}		0.806396
F {2}	0.806396	

sont corrélés avec les développements de l'architecture faciale.

L'analyse de variance de la taille et des trois premières composantes souligne les caractéristiques de la série de croissance (Tableau 6, Figure 6). Une évolution significative des différences entre les stades dentaires est observée notamment sur l'axe 1 et sur le facteur de taille. Les différences sexuelles ne sont pas significatives quand elles sont associées à l'ensemble des stades de développement. Elles le deviennent quand elles sont considérées comme effet principal uniquement. Elles sont alors nettement observables depuis le stade C. Les paramètres de conformation et de taille ont une évolution conjointe et significative. Le dimorphisme des chimpanzés communs se manifeste par des histoires de croissance sexuelle divergentes. Le décalage de rythme de croissance s'observe à différentes phases, ce qui, dans l'acquisition de la morphologie adulte montre des variations chronologiques des rythmes de croissance et développement. Ces points sont importants quant à la détermination des influences hormonales sur les variations de chronologies. Elles impliquent que chaque sexe soit dans une trajectoire de croissance propre. Le couple formé par ces deux histoires ontogénétiques permet de caractériser le dimorphisme.

Ainsi, il peut alors être observé plusieurs groupes (Figure 1): Infantiles, Juvéniles, Adolescents et Adultes. Des champs morphologiques peuvent être définis, comme étant caractéristiques d'une conformation, marquant successivement les différents états de la croissance.

Phase infantile: Autour de l'axe 1, deux groupes se distinguent chez ces individus qui n'ont pas encore leurs premières molaires. Deux morphologies, avec un rapport de proportion face/neurocrâne différent, apparaissent. Le premier regroupe les individus de stade A « les nourrissons » (moins de 1.5 ans), la seconde les individus de stade B « première ou petite enfance » (moins de 3 ans). Cette conformation du deuxième groupe définit déjà la lignée des proportions juvéniles avec un crâne encore globuleux, permettant de les distinguer des juvéniles au sens large.

Phase juvénile: Les caractéristiques de cette phase semblent homogènes sur toute sa durée pour des individus de stade C (de 3 à 6–7 ans). L'ensemble des modifications cranio-faciales observées à ce niveau montre une facialisation et une extension. Le grand axe de développement longitudinal est privilégié. Cela donne un rapport face/neurocrâne en faveur du neurocrâne. Un deuxième axe de développement, qui lui est transversal, correspond au développement des superstructures d'origine musculaire. Il masquera dans l'analyse le développement de la face. Il faut noter que le cerveau termine son développement à ce stade C. Le stade D (7–9 ans) montre sous une nouvelle impulsion, de nouvelles modifications des superstructures.

Phase adolescente: Deux groupes se distinguent très nettement. Le premier, très proche des juvéniles, présente

les mêmes proportions cranio-faciales. Il s'agit des jeunes adolescents de stade E (moins de 9–10 ans). Après l'apparition de la canine, il y a un écart net avec les individus suivants dont la forme est beaucoup plus adulte. Les proportions qui avaient tendance à être en faveur de la face basculent vers une nouvelle importance du pôle neural. Mais ce nouveau rapport est dû à l'augmentation en volume des superstructures sexuelles relatives aux insertions musculaires. Leur développement est beaucoup plus transversal que longitudinal, c'est donc surtout l'élargissement de la base du crâne qui est à l'origine de ces nouveaux rapports. Avec l'émergence de la dernière molaire et la mise en place de la canine, les adolescents acquièrent une morphologie plus adulte. Les différences sont importantes suivant les sexes, car les mâles adolescents ont encore une morphologie éloignée des adultes, alors que les femelles adolescentes sont associées aux femelles adultes.

Phase adulte: Cette phase est tout aussi hétérogène que la précédente. Les adultes sont divisés en deux groupes. Les morphologies adultes femelles et mâles sont distinctes. Le premier groupe se situe dans la lignée des proportions cranio-faciales des adolescents. Les mâles à l'extrême droite du graphique ont un rapport face/neurocrâne encore différent des femelles. C'est l'importance des structures secondaires acquises assez tardivement qui les distinguent du reste de l'échantillon.

Les phases apparaissent en succession et doivent leurs différences à la croissance et au développement de la forme (taille + conformation). Il y a une forte relation avec les variables temporelles.

A ce niveau, quel est l'impact de la variabilité issu des différences géographiques (c'est à dire des sous-espèces)? L'impact de la variabilité sous-spécifique est répartie diversement sur les axes de conformation. L'axe 1 ne peut pas permettre de mettre en évidence cet aspect, car il est trop lié à l'ontogenèse (Figure 7). L'axe 2 présente une forte variabilité au niveau de chaque phase, et ne fait pas apparaître de discrimination intraspécifique, ou alors *P. t. schweinfurthii* et *P. t. troglodytes* ont un spectre de variation très large par rapport à *P. t. verus*.

Le troisième axe est plus informatif. Il est difficile de déceler une tendance durant les périodes juvéniles et infantiles. Il apparaît néanmoins que les variétés *P. t. troglodytes* et *P. t. schweinfurthii* ont une forte affinité en se trouvant généralement groupées. Les phases adultes et adolescentes se montrent les plus variables. Les *P. t. schweinfurthii* sont les plus robustes car ils se retrouvent toujours en position extrême, pour les deux sexes. Les *P. t. troglodytes* sont plus graciles et la tendance s'amplifie pour *P. t. verus*.

Au niveau des allométries, les différences sont plus ténues. Les *P. t. schweinfurthii* sont toujours plus grands. Une gradation du facteur de la taille est observée entre les trois variétés. A conformation égale, les individus captifs se distinguent par une taille plus importante alors que pour le même stade, leur conformation est plus gracile.

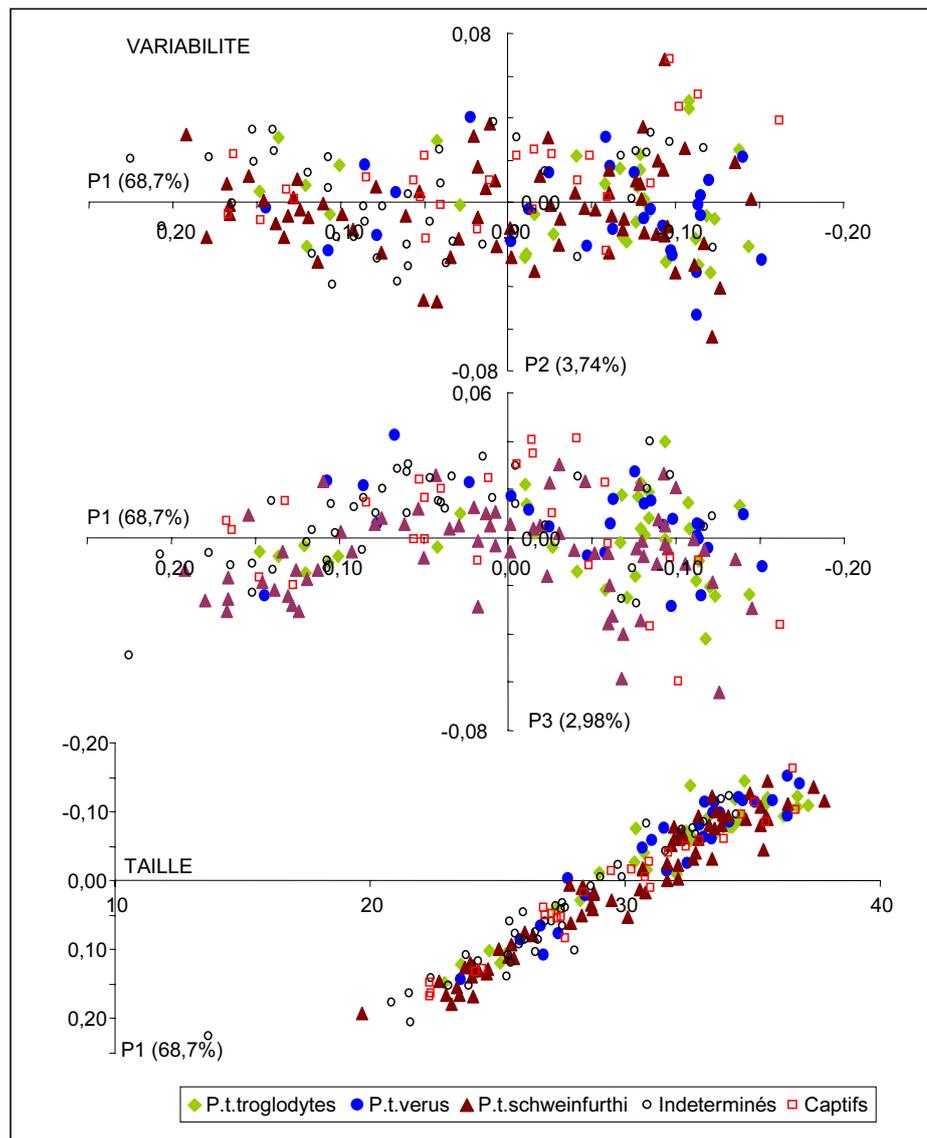


FIGURE 7. Variabilité sous-spécifique observée sur les premier et deuxième plans principaux et au niveau de la régression Taille/P1. Subspecific variability on the first and second plan and regression.

La variabilité ontogénétique issue des différences géographiques se traduit par un parallélisme des trajectoires lié au couple conformation-taille (*Figure 7*). Les individus captifs sont les plus variables. Dans l'ensemble, la série ontogénétique montre une forte cohésion dont témoigne le taux de régression, ce qui minimise la variabilité observée.

Le dimorphisme des chimpanzés communs se caractérise donc par une histoire de croissance différente entre les mâles et les femelles (*Figure 8*). Les femelles sont plus précoces. On observe ce décalage depuis les stades C et D. Une autre caractéristique de l'ontogenèse féminine des chimpanzés est que les périodes de stase sont courtes, la croissance et le développement étant étalés sur des durées plus longues. Les allomorphoses sont plus instables. Les mâles, par contre, montrent des paliers de plus en plus marqués, avec des accélérations de croissance à l'adolescence plus fortes.

La période de substitution constitue le point de départ de la mise en place du dimorphisme. Il ne cesse de s'amplifier durant l'adolescence et la phase adulte. Les différences portent sur la conformation et la taille. La croissance des mâles est plus longue et le phénotype acquis plus tardivement (*Figure 8*).

DISCUSSION

L'analyse conjointe de la conformation et de la taille permet de distinguer sept sous-groupes: (1) les nourrissons de moins de 1.5 ans, (2) les infantiles de 1.5 à 3 ans, (3) les juvéniles de 3 à 5 ans, (4) les juvéniles et adolescents de 6 à 9–10 ans, (5) les adolescents de plus de 10 ans et les subadultes avec (6) les femelles adultes et enfin (7) les mâles adultes. Ces groupes ont des caractéristiques de croissance et de développement propres. Une influence

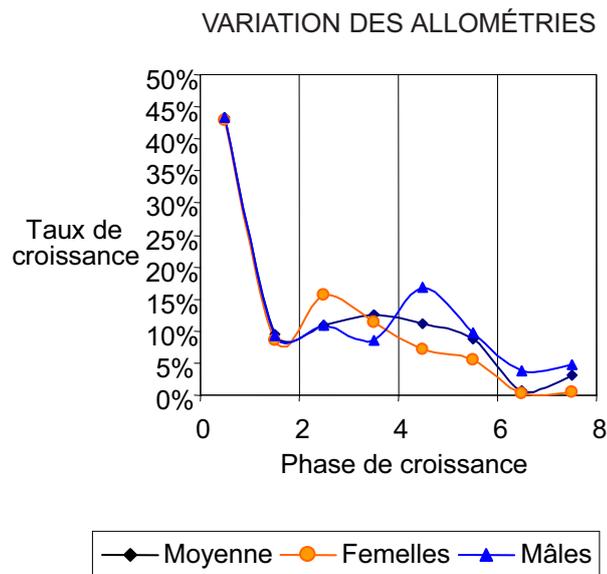


FIGURE 8. Variation du taux de croissance (ratio des distances entre les moyennes de chaque phase d'un sexe et la moyenne de chaque phase de l'échantillon). Growth variation rate.

sexuelle est notée sur les paramètres ontogénétiques. La chronologie dentaire permet de bien déterminer l'ordre de ces événements dans les phases de croissance et d'établir ainsi un modèle de la croissance des chimpanzés à partir d'une série ontogénétique de crânes.

Les résultats sont conformes et complètent ceux obtenus à partir d'études portant sur les prises de poids corporel (Gavan 1953, Tanner 1962, Gavan, Swindler 1966, Laird 1967, Pusey 1978, Watts, Gavan 1982, Smith *et al.* 1975, Leigh 1992, Leigh, Shea 1995, 1996, Hamada *et al.* 1996), le développement psychomoteur et comportemental (Pusey 1978, Horvat, Kramer 1981, Tutin, McGinnis 1981, Goodall 1986, Boesh, Boesh-Achermann 2000), et physiologique (Kingsley 1988, Czekala *et al.* 1988, Robbins, Czekala 1997, Dixson 1998).

Par rapport aux études somatiques, il y a une très grande convergence des résultats et notamment avec celles qui ont été réalisées sur des populations sauvages (Goodall 1986, Uehara, Nishida 1987). La nature de l'environnement de croissance est effectivement un facteur influençant fortement le rythme de croissance et la maturation physiologique.

Gavan (1953) a montré des différences de croissance pubertaire entre les mâles et les femelles. Il se demandait même si les femelles avaient une deuxième vague de croissance. La présente étude souligne ce fait et permet également de visualiser les différences de dynamique de croissance et de développement entre les deux sexes. Les signaux pubertaires sont plus précoces chez les femelles avec une deuxième vague de croissance plus étalée dans le temps. Il y a là un déphasage du signal ontogénétique augmenté d'une différence d'amplitude (Figure 8). Ces

variations relèvent de stimulations physiologiques différentes entre les mâles et les femelles. La nature distincte des dynamiques ontogénétiques de la période pubertaire détermine l'ampleur et les caractéristiques constitutives du dimorphisme sexuel (Millet 2003). (L'émergence de la deuxième molaire fait partie des signaux anatomiques signalant la deuxième vague de croissance.)

Rutenberg et Coelho (1988) ont distingué la nature des paramètres séparant les périodes de croissance infantile et juvénile. Dans l'étude de cette transition, ils montrent que les individus de la phase infantile sont plus sensibles aux conditions environnementales que durant la période juvénile où l'aspect génétique de l'ontogénèse semble être privilégié. Cette transition est mise en évidence dans notre étude. Elle correspond à un ralentissement du rythme de croissance et de développement à la fin de la période infantile et distingue le début d'une période de pallier: la stase juvénile. Hamada et ses collaborateurs (1996) associent ce changement de rythme de prise de poids corporelle au sevrage et donc à un changement sensible du mode d'alimentation. Le sevrage est une période qui se traduit, du point de vue du comportement, par de nombreux stress psycho-physiologiques et cela en raison d'un changement des relations dans le couple mère-enfant (Goodall 1986, Watts, Pusey 1993, Boesh, Boesh-Ackermann 2000). (Il est intéressant de souligner que cette transition correspond à l'âge d'émergence de la première molaire.)

Il apparaît jusqu'à présent que les deux transitions majeures de l'ontogénèse sont bien individualisées et observées dans cette étude. Elles concernent particulièrement le sevrage et la puberté. Ces deux périodes

de croissance sont assorties de comportements et d'états physiologiques caractéristiques (Dixson 1998).

Deux autres transitions sont mises ici en évidence, elles distinguent les passages nourrisson à infantile (ou petite enfance) et subadulte à adulte. Dans ces deux cas, les résultats obtenus ont permis de bien définir ces étapes de croissance.

La transition nourrisson – petite enfance se traduit par une faible variation de rythme de croissance corporelle, alors que les changements morphologiques sont importants. Il y a une modification du port de tête et ceci concerne toute la base du crâne. Le cerveau a acquis sa structure définitive. Cette période de myélinisation s'accompagne d'un changement de comportement, par exemple les petits de un an développent de manière importante le jeu et les activités sociales (Horvat, Kramer 1981, Goodall 1986, Fairbanks 2000). Ces changements d'activités psychomotrices marquent cette étape de développement.

La dernière transition est le résultat d'un bouleversement hormonal intense qui, observé chez *Pongo pygmaeus* (Maggioncalda *et al.* 1999) et chez *Mandrillus sphinx* (Stechell, Dixson 2001), concerne le développement des superstructures sexuelles chez les individus définitivement adultes et ayant alors atteint la maturité sociale. Il y a également une relation directe entre les premières gestations qui ont lieu de 12 à 14 ans chez les chimpanzés (Pusey 1978, Goodall 1986) et le ralentissement de la croissance (Short 1994). Les mâles semblent achever leur croissance plus tardivement et ne sont pleinement matures que vers 15 ans (Tutin, McGinnis 1981, Goodall 1986). (Il faut noter comme Markham et Groves [1990] que cette dernière transition n'est pas en relation avec l'émergence de la troisième molaire.)

La définition de ces quatre transitions permet de constituer un historique fidèle de l'ontogenèse et de caractériser chacune des phases de croissance et de développement par des informations relatives au développement musculaire, hormonal et morphologique.

CONCLUSION

L'étude de la série de croissance de 224 crânes de *Pan troglodytes* a permis de mettre en évidence l'évolution significative de la conformation et de la taille au cours du temps ontogénétique. La croissance et le développement des structures du crâne durant une vie constituent une trame, une histoire contenant des phases ou étapes caractéristiques permettant d'obtenir un modèle fiable de l'ontogenèse. La forte similitude existant entre les résultats obtenus dans ce travail et les données somatiques, comportementales et physiologiques, souligne la cohérence du modèle obtenu.

Les trajectoires de croissance regroupant les données de conformation et de taille ont permis de mesurer la variabilité ontogénétique d'une espèce d'après les variations

géographiques, qui semblent assez faibles, l'ensemble de la population ontogénétique *Pan troglodytes* montrant une forte cohésion. Le maximum de variabilité observée dans la phase adulte est recouvert par les différences sexuelles. Il faut signaler néanmoins que *Pan troglodytes verus* se singularise par rapport aux deux autres sous-espèces (*Pan troglodytes troglodytes* et *Pan troglodytes schweinfurthi*).

La reconstitution de l'ontogenèse a permis de mettre en évidence une trajectoire de croissance pour chaque sexe. Les correspondances observées avec les autres disciplines sont:

Au stade A: il y a conservation d'une morphologie aux caractéristiques fœtales durant une période où l'écologie de croissance de l'enfant est centrée sur le corps de sa mère.

Au stade B: l'apprentissage social et le jeu participent à un développement psychomoteur intense et cela en fonction de la qualité du milieu. L'ensemble des caractéristiques fœtales a disparu.

Au stade C: l'émergence de la M1 correspond à la période critique du sevrage.

Au stade D: le bouleversement hormonal généré par la puberté initie la deuxième phase de croissance.

Aux stades E et F1: les individus des deux sexes se rapprochent des morphologies adultes sans avoir pour autant atteint la maturité sociale synonyme d'achèvement du développement.

Aux stades F2 et G: Le développement et la croissance sont faibles. Les caractéristiques morphologiques sont alors pleinement acquises.

Ces caractéristiques permettent de définir un dimorphisme sexuel dans sa constitution, son histoire. *Pan troglodytes* est une espèce pératypique (en terme d'hétérochronies de croissance), car les mâles montrent l'acquisition tardive d'une morphologie hyperadulte et cela en raison d'un décalage de temps et de taux de leur trajectoire ontogénétique par rapport aux femelles. Ces composantes déterminent une stratégie de croissance ou life history (Smith, Tompkins 1995) dans le contexte socio-écologique des chimpanzés communs (multimâles – multifemelles). Ces stratégies de croissance au niveau de chaque sexe permettent de qualifier et de définir un dimorphisme important chez *Pan troglodytes*. L'ontogenèse du dimorphisme sexuel pourrait être le résultat évolutif d'un compromis entre l'environnement (nourriture – prédation), la socio-écologie (structure et organisation sociale) et la sélection sexuelle (Fedigan 1982, Shea 1986a, 1986b, Millet 2003).

REMERCIEMENTS

Au Professeur Henry de Lumley, Directeur du laboratoire de Préhistoire du M.N.H.N. et Marie-Antoinette de Lumley ainsi qu'aux membres de l'unité de Paléanthropologie du laboratoire de Préhistoire où cette étude a été menée, le laboratoire d'Anatomie Comparée, le laboratoire Mammifères et Oiseaux du M.N.H.N et ainsi que le Musée

Royal d'Afrique Centrale de Tervuren pour l'accès aux collections.

RÉFÉRENCES

- ANEMONE R. L., WATTS E. S., SWINDLER D. R., 1991: Dental development of known-age chimpanzee. Pan troglodytes. *Amer. J. of Phys. Anthropol.* 86: 229–241.
- ANEMONE R. L., MOONEY M. P., SIEGAL M. I., 1996: Longitudinal study of dental development in Chimpanzees of known chronological age: Implication for understanding the age of death of plio-pleistocene Hominids. *Amer. J. of Phys. Anthropol.* 99: 119–133.
- BAYLAC M., 1996: Morphométrie géométrique et systématique. *Biosystema systématique et informatique* 14: 73–89.
- BERGE C., 1998: Heterochrony processes in human evolution: an ontogenic analysis of the hominids pelvis. *Amer. J. of Phys. Anthropol.* 105: 441–459.
- BOESH C., BOESH-ACHERMANN H., 2000: *The Chimpanzees of the Taï Forest*. Oxford University Press, Oxford. 316 pp.
- BOOKSTEIN F. L., 1989: Principle warps: thin-plate spline and the decomposition of deformations. *IEEE Trans. Pat. Anal. Mach. Int.* 11, 5: 567–585.
- BOOKSTEIN F. L., 1991: *Morphometric Tool for Landmarks Data*. Cambridge University Press, Cambridge. 435 pp.
- BOOKSTEIN F. L., 1996: Biometrics, biomathematics, and morphometrics synthesis. *Bull. Math. Biol.* 58: 313–365.
- BOOKSTEIN F., SCHAFFER K., PROSSINGER H., SEIDLER H., FIEDER M., STRINGER C., WEBER G. W., ARSUAGA J. L., SLICE M., ROHLF F. J., RECHEIS W., MARIAM A. J., MARCUS L. F., 1999: Comparing frontal cranial profiles in archaic and modern Homo by morphometric analysis. *Anat. Rec.* 257: 217–224.
- BROMAGE T. G., 1989: Ontogeny of the early hominid face. *J. of Hum. Evol.* 18: 751–773.
- BROMAGE T. G., 1992: The ontogeny of Pan troglodytes cranio-facial architectural relationship and implication for early Hominids. *J. of Hum. Evol.* 23: 235–251.
- CHALINE J., DAVID B., MAGNIEZ-JANNIN F., DAMBRICOURT-MALASSÉ A., MARCHAND D., COURANT F., MILLET J. J., 1998: Quantification de l'évolution morphologique du crâne des Hominoïdes et hétérochronies. *C. R. Acad. Sci. Paris, série 2* –326: 291–298.
- CORNER B. D., RICHTSMEIRER J. T., 1993: Cranial growth and growth dimorphism in *Ateles geoffroyi*. *Amer. J. of Phys. Anthropol.* 92: 371–394.
- CZEKALA N. M., SHIDELER S. E., LASLEY B. L., 1988: Comparisons of female reproductive hormone patterns in the hominoids. In: J. H. Schwartz (Ed.): *Orang-utan Biology*. Pp. 117–122. Oxford University Press, Oxford.
- DAMBRICOURT-MALASSÉ A., DESHAYES M. J., 1992: Modeling of the craniofacial architecture during ontogenesis and phylogenesis. In: A. Berthoz, W. Graf, P. P. Vidal (Eds.): *The Head-neck Sensory-motor System*. Pp. 36–46. Oxford University Press, New York.
- DAVID B., LAURIN B., 1989: Déformation ontogénétique et évolutive des organismes: L'approche par la méthode des points homologues. *C. R. Acad. Sci. Paris, série 2*: 309: 1271–1276.
- DAVID B., LAURIN B., 1991: Modèles morphométriques en paléontologie évolutive. *Géobios, MS*, 13: 91–96.
- DEAN M. C., WOOD B. A., 1981: Developing pongid dentition and its use for aging individual crania comparative cross-sectional growth studies. *Folia Primatol.* 36: 111–127.
- DESHAYES M. J., 1998: La morphogénèse cranio-faciale. *Rev. Orthop. Dentofaciale* 32: 299–310.
- DIXSON A. F., 1998: *Primate Sexuality: Comparative Studies of the Prosimians, Monkeys, Apes and Human Beings*. Oxford University Press, New York. 546 pp.
- ENLOW B., 1966: A morphogenetic analysis of facial growth. *Amer. J. Orthod.* 52, 4: 283–299.
- FAIRBANKS L., 2000: The development timing of primate play: a neural selection model. In: S. Taylor-Parker, J. Langer, M. L. McKinney (Eds): *Biology, Brains and Behavior of Human Development*. Pp. 131–158. School of American Research Press. Santa Fe, J. Currey, Oxford.
- FEDIGAN L., 1982: *Primates Paradigms: Sex Roles and Social Bonds*. Eden Press Inc., Montreal. 400 pp.
- GAVAN J. A., 1953: Growth and development of Chimpanzee: a longitudinal and comparative study. *Hum. Biol.* 25: 93–143.
- GAVAN J. A., SWINDLER D. R., 1966: Growth rates and phylogeny in primates. *Amer. J. of Phys. Anthropol.* 24: 181–190.
- GOODALL J., 1986: *The Chimpanzees of Gombe*. Harvard University Press, Cambridge, Mass. 673 pp.
- HAMADA Y., UDONO T., TERAMOTO M., SUGAWARA T., 1996: The growth pattern of Chimpanzees: Somatic growth and reproduction maturation in Pan troglodytes. *Primates* 37, 3: 279–295.
- HEINTZ N., 1970: Morphogénèse du crâne des primates. *L'Anthropologie* 75, 1–2: 85–118.
- HORVAT J. R., KRAMER H. C., 1981: Infant socialisation and maternal influence in Chimpanzees. *Folia Primatol.* 36: 99–110.
- KUYKENDALL K. L., 1992: *Dental development in chimpanzees (Pan troglodytes) and implication for dental development patterns in fossil hominids*. Ph.D. Dissertation, Washington University, Saint Louis Miss. 327 pp.
- KUYKENDALL K. L., 1996: Dental development in Chimpanzees (Pan troglodytes): The timing of tooth calcification stages. *Amer. J. of Phys. Anthropol.* 99: 135–157.
- KINGSLEY S. R., 1988: Physiological development of male Orang-utans and Gorillas. In: J. H. Schwartz (Ed.): *Orang-utan Biology*. Pp. 123–131. Oxford University Press, New York.
- LAIRD A. K., 1967: Evolution of the human growth curve. *Growth* 31: 345–355.
- LEIGH S. R., SHEA B. T., 1995: Ontogeny and evolution of adult body size dimorphism in apes. *Amer. J. of Primatol.* 36: 37–60.
- LEIGH S. R., SHEA B. T., 1996: Ontogeny and body size variation in African apes. *Amer. J. of Phys. Anthropol.* 99: 43–65.
- LEIGH S. R., 1992: Patterns of variation in the ontogeny of primates body size dimorphism. *J. of Hum. Evol.* 23: 27–50.
- LELE S., 1991: Some comments on coordinate-free and scale invariant methods in morphometrics. *Amer. J. of Phys. Anthropol.* 85: 407–417.
- MAGGIONCALDA A. N., SAPOLSKY R. M., CZEKALA N. M., 1999: Reproductive hormone profiles in captive male orang-utans: implication for understanding development arrest. *Amer. J. of Phys. Anthropol.* 109: 19–32.
- MARCHAL F., 1999: Le débat actuel concernant l'évolution des hominoïdes. L'exemple du bassin. *Mésogée* 57: 19–27.
- MARKHAM R., GROVES C. P., 1990: Brief communication: weights of wild Orangutans. *Amer. J. of Phys. Anthropol.* 81: 1–3.
- MARTIN R., SALLER K., 1957: *Lehrbuch der Anthropologie. In Systematischer Darstellung mit Besonderer Berücksichtigung der Anthropologischen Methoden*. Gustav Fisher Verlag, Stuttgart. 661 pp.

- MILLET J. J., 2000a: Analyse du champ morphologique infantile Pan et Gorilla et comparaison avec l'architecture crânienne de Homo. In: P. Andrieux, D. Hadjouis, A. Dambricourt-Malassé (Eds.): *L'identité humaine en question*. Pp. 67–77. Actes du colloque du 26–28 Mai 1999, Coll. paléontologie et paléopathologie osseuse, Artcom, Paris.
- MILLET J. J., 2000b: Morphometric approach to cranial ontogeny in great apes. *Folia Primatol.* 71: 263.
- MILLET J. J., VIGUIER B., COURANT F., MAGNIEZ-JANNIN F., MARCHANT D., CHALINE J., 2001: Note sur l'ontogénèse crânienne et les hétérochronies chez *Gorilla gorilla* et *Pan troglodytes*. *L'Anthropologie* 105: 317–326.
- MILLET J. J., 2003: *Morphométrie comparée de l'ontogénèse crânienne des Hominoïdes actuels et fossiles*. Thèse de doctorat, Mus. Nat. Hist. Nat., Paris. 508 pp.
- MOSS M. L., YOUNG R. W., 1960: A functional approach to craniology. *Amer. J. of Phys. Anthropol.* 18: 281–292.
- NISSEN H. W., RIESSEN A. H., 1945: The deciduous dentition of Chimpanzee. *Growth*, 6, 9: 265–274.
- NISSEN H. W., RIESSEN A. H., 1964: The eruption of the permanent dentition of chimpanzee. *Amer. J. of Phys. Anthropol.* 22: 285–294.
- O'HIGGINS P., 2000: The study of morphological variation in hominid fossil record: Biology, landmarks and geometry. *J. Anat.* 197: 103–120.
- PENIN X., 1999a: APS (software), version 2.12. <http://www.cpod.com/monoweb/aps>
- PENIN X., 1999b: Comparaison tridimensionnelle des crânes de Pan et Pongo par superposition procrustéennes. *C. R. Acad. Sci. (sc. Vie)*, Paris 322: 1099–1104.
- PUSEY A. E., 1978: *The Physical and Social Development of Wild Adolescent Chimpanzee, Pan troglodytes schweinfurthii*. Ph. D. Diss. Stanford university press, Stanford. 400 pp.
- REID D. J., SCHWARTZ G. T., DEAN C., 1998: A historical reconstruction of dental development in the common chimpanzee, *Pan troglodytes*. *J. of Hum. Evol.* 35: 427–448.
- RICHTSMEIER J. T., LELE S., 1993: A coordinate-free approach to the analysis of growth patterns: models and theoretical considerations. *Biol. Rev.* 68: 382–411.
- ROBBINS M. M., CZEKALA N. H., 1997: A preliminary investigation of urinary testosterone and cortisol levels in wild male mountain gorillas. *Amer. J. of Primatology* 43: 51–64.
- ROHLF J. F., MARCUS L. F., 1993: A revolution in morphometrics. *TREE (Trend Ecol. Evol.)* 8, 4: 129–132.
- ROSS C., HENNEBERG M., 1995: Basicranial flexion, relative brain size, and facial kyphosis in *Homo sapiens* and some fossil Hominids. *Amer. J. of Phys. Anthropol.* 98: 575–593.
- ROSS C. F., RAVOSA M. J., 1993: Basicranial flexion, relative brain size, and facial kyphosis in non human primates. *Amer. J. of Phys. Anthropol.* 91: 305–324.
- RUTENBERG G. W., COELHO A. M., 1988: Neonatal nutrition and longitudinal growth from birth to adolescence in baboons. *Amer. J. of Phys. Anthropol.* 75: 529–539.
- SHEA B. T., 1986a: Ontogenetic approaches to sexual dimorphism in Anthropoids. In: M. Picketford, B. Chiarelli (Eds.): *Sexual Dimorphism in the Living and Fossil Primates*. Pp. 93–111. Il sedicesimo, Firenze.
- SHEA B. T., 1986b: Ontogenetic approach to sexual dimorphism in Anthropoids. *J. of Hum. Evol.* 1: 97–110.
- SHORT R. V., 1994: Why sex? In: R. V. Short, E. Balaban (Eds.): *The Differences between the Sex*. Pp. 3–22. Cambridge University Press, Cambridge.
- SIRIANI J. E., NEWELL-MORRIS L., 1980: Craniofacial growth of foetal *Macaca nemestrina*: a cephalometric roentgen graphic study. *Amer. J. of Phys. Anthropol.* 53: 407–421.
- SLICE D. E., 2001: Landmarks coordinates aligned by procrustes analysis do not lie in Kendall's shape space. *Sys. Biol.* 50, 1: 141–149.
- SMITH A. H., BUTLER T. M., PACE N., 1975: Butler pace weight growth of colony reared Chimpanzees. *Folia Primatol.* 56: 179–201.
- SMITH B. H., 1994: Patterns of dental development in *Homo*, *Australopithecus*, *Pan* and *Gorilla*. *Amer. J. of Phys. Anthropol.* 94: 307–325.
- SMITH B. H., TOMPKINS R. L., 1995: Toward a life history of the *Hominidae*. *Annu. Rev. Anthropol.* 24: 257–279.
- SNEATH P. H. A., 1967: Trend surface analysis of transformation grids. *J. Zool.* 151: 65–122.
- STECHELL J. M., DIXSON A. F., 2001: Circannual changes in the secondary sexual adornments of semifree-ranging male and female *Mandrillus sphinx*. *Hormones and Behavior* 53: 109–121.
- SWINDLER D. R., 1985: Nonhuman primate dental development and its relationships to human dental development. In: E. S. Watts (Ed.): *Non Human Primates Models for Human Growth*. Pp. 67–94. Liss A. R., New York.
- TANNER J. M., 1962: *Growth and Adolescent*. Blackwell, Oxford. 325 pp.
- TUTIN G. E. C., MCGINNIS P. R., 1981: Chimpanzees reproduction in the Wild. In: C. E. Graham (Ed.): *Reproductive Biology of the Great Apes, Comparative and Biomedical Perspectives*. Pp. 239–264. Academic Press, New York.
- UEHARA S., NISHIDA T., 1987: Body weight of wild chimpanzees (*Pan troglodytes schweinfurthii*) of the Mahale mountains National Park, Tanzania. *Amer. J. of Phys. Anthropol.* 72: 315–321.
- WATTS D. P., PUSEY A. E., 1993: Behavior of juvenile and adolescent great apes. In: M. E. Peirera, L. Fairbanks (Eds.): *Juvenile, Primates: Life History, Development and Behavior*. Pp. 148–167. Oxford University Press, New York.
- WATTS E. S., GAVAN J. A., 1982: Postnatal growth of non-human primates: the problem of the adolescent spurt. *Hum. Biol.* 54, 1: 53–70.
- WINKLER L. A., 1995: A comparison of radiographic anatomical evidence of tooth development in infant apes. *Folia Primatol.* 65: 1–13.

Jean-Jacques Millet
 Institut de Paléontologie humaine
 UMR 6569 du CNRS
 1 Rue René Panhard
 75013 Paris, France
 E-mail: jeanjacques.millet@free.fr