

Article original

L'architecture de l'épaule au sein du genre *Homo* : nouvelles interprétations

Shoulder architecture within genus Homo: New interpretations

Jean-Luc Voisin ^{a,*},^b

^a *USM 103, UMR 7194 du CNRS, Institut de Paléontologie Humaine, 1, rue René-Panhard,
75013 Paris, France*

^b *UMR 6578, faculté de médecine La Timone, université de la Méditerranée Aix-Marseille 2,
27, boulevard Jean-Moulin, 13385 Marseille cedex 05, France*

Disponible sur Internet le 17 juin 2010

Résumé

La morphologie claviculaire peut être estimée à partir des courbures projetées sur deux plans perpendiculaires, dorsal et crânial. En vue crâniale il n'existe pas de différences au sein du genre *Homo*, ce qui traduit des capacités d'élévation du bras identiques entre les différentes espèces. Au contraire, deux groupes de clavicules peuvent être définis en vue dorsale. Le premier est caractérisé par des clavicules présentant une double courbure et comprend toutes les clavicules du genre *Homo*, d'*Homo habilis* jusqu'à Néanderthal inclus, en passant par *Homo ergaster*. Le second groupe est caractérisé par des clavicules ne présentant qu'une courbure en vue dorsale, ou alors deux faiblement prononcées, et comprend uniquement les clavicules modernes, les restes du Paléolithique supérieur et ceux des hommes anatomiquement modernes. Les clavicules présentant une double courbure en vue dorsale sont associées à des scapulas situées hautes sur le thorax par rapport à celles de l'homme moderne. Cependant, les épaules avec une scapula haute par rapport au thorax présentent deux types d'architectures : (i) des épaules à clavicules courtes, associées à des scapulas situées plus latéralement sur le thorax que celles de l'homme moderne ; ce groupe comprend les premiers représentants du genre *Homo*, tels que *Homo habilis* et *Homo ergaster* ; (ii) des épaules à clavicules longues, propres aux néandertaliens et aux *Homo antecessor*, associées à une scapula située bien dorsalement, comme chez l'homme moderne. En d'autres termes, le genre *Homo* présente trois architectures différentes de l'épaule. L'évolution de l'épaule est donc bien plus complexe que ce qui était communément admis et la mise en place d'une bipédie moderne n'est pas associée à une mise en place d'une épaule moderne.

© 2010 Elsevier Masson SAS. Tous droits réservés.

Mots clés : Clavicule ; *Homo habilis* ; *Homo ergaster* ; *Homo antecessor* ; Néanderthal ; Épaule ; Locomotion

* Auteur correspondant.

Adresses e-mail: jeanlucv@mnhn.fr, jeanlucvoisin2004@yahoo.fr.

Abstract

The morphology of human clavicles can be estimated by projecting them on two perpendicular planes in order to assess the shapes of their cranial and dorsal primary curvatures. In cranial view no differences in curvature appear within the genus *Homo*, which means the different species had similar arms elevation capacity, especially in protraction. On the contrary, in dorsal view two clavicles morphologies could be defined. The first one is characterized by two curvatures in dorsal view and is possessed by all *Homo* species, from *Homo habilis* to Neanderthal, including *Homo ergaster*, but not modern human, Upper Paleolithic and anatomically modern human remains, who possess clavicles of the second type, characterized by either one curvature, or two slightly pronounced ones in dorsal view. Clavicles displaying two pronounced curvatures in dorsal view are associated with scapula sitting high on the thorax in regard to modern human. However, shoulder with high scapula on the thorax displays two different kinds of architectures: (i) shoulder with short clavicles associated to scapulas sitting more laterally than those of modern human. This group includes earlier *Homo* like *Homo habilis* and *Homo ergaster* and (ii) shoulder with long clavicles associated to scapulas sitting more dorsally on the thorax, like those of modern human. This group includes *Homo antecessor* and Neanderthals. In other words, within the genus *Homo*, three shoulders would have existed. Evolution of the shoulder complex is far more complex than previously thought and the arrival of modern bipedalism was not associated to modern shoulder.

© 2010 Elsevier Masson SAS. All rights reserved.

Keywords: Clavicle; *Homo habilis*; *Homo ergaster*; *Homo antecessor*; Neanderthal; Shoulder; Locomotion

1. Introduction

L'évolution des hominins présente de nombreuses étapes aussi bien du point de vue anatomique que culturel. L'apparition des premiers représentants du genre *Homo*, avec *Homo habilis* et *Homo rudolfensis*, caractérisés par une petite taille correspond à une de ces étapes. Une autre étape est définie par un accroissement important en taille des hominins, comme le montre le squelette de l'enfant de Nariokotome (KNM-WT 15 000), associée à une morphologie générale beaucoup plus moderne.

L'architecture de l'épaule, au sein du genre *Homo*, suit-elle une évolution régulière et linéaire ou bien est-elle caractérisée elle aussi par des étapes ? Afin de répondre à cette question nous nous intéresserons, en plus des autres représentants du genre *Homo*, en particulier à l'individu KNM-WT 15 000 et à un os très souvent négligé : la clavicule. En effet, bien qu'elle soit cruciale pour les mouvements des membres supérieurs ainsi que pour l'architecture de l'épaule (Voisin, 2006b), peu d'études ont été réalisées sur cet os. La plupart des travaux sont uniquement anthropologiques et détaillent précisément la variabilité de cet os au sein des hommes modernes (i.e., Broca, 1869 ; Parson, 1917 ; Kleiweg de Zwaan, 1931 ; Terry, 1932 ; Apostolakis, 1934 ; Olivier, 1951b, c, 1954a, b, c, 1955a, b ; Olivier et Carrère, 1953 ; Olivier et al., 1954 ; Olivier et Capliez, 1957 ; Ray, 1959 ; Longia et al., 1982 ; Jit et Kaur, 1986 ; Murphy, 1994). Au contraire, très peu d'études fonctionnelles ou d'anatomies comparées ont été réalisées et la plupart d'entre elles sont récentes (Schultz, 1930 ; Olivier, 1953 ; Cave, 1961 ; Jenkins, 1974 ; Jenkins et al., 1978 ; Ljunggren, 1979 ; Harrington et al., 1993 ; Voisin, 2000, 2006b ; Voisin et Balzeau, 2004). Ainsi, cela explique, en partie, pourquoi les clavicules fossiles ont été aussi négligées, même si certains auteurs ont tenté d'aller plus loin avec des interprétations fonctionnelles (Heim, 1982a, b ; Vandermeersch et Trinkaus, 1995 ; Sankhyan, 1997, 2005 ; Voisin, 2000, 2001, 2004, 2006a).

Le but de cette étude est de comparer les clavicules de différents hominés, comme cela a déjà été fait auparavant, mais en tenant compte des dernières études et découvertes (Voisin, 2001, 2004, 2006a, b, 2008 ; Larson, 2007 ; Larson et al., 2009) et tenter d'interpréter les différences et les similitudes selon des perspectives adaptatives et évolutionnistes.

2. Matériel et méthodes

2.1. Matériel

L'échantillon étudié comprend les taxons fossiles suivants : *Homo habilis*, *Homo ergaster*, *Homo antecessor*, Néanderthal (Nd) et des restes du Paléolithique supérieur (PS) (Tableau 1) ainsi que 33 clavicules d'hommes modernes (MH) provenant de différentes régions du monde. Ces spécimens proviennent des collections du Département « Hommes, Natures, Sociétés » du Musée de l'Homme, Paris (France), de l'Institut de Paléontologie Humaine, Paris (France) et du Muséum d'Histoire Naturelle Croate, Zagreb (Croatie).

La majorité des clavicules fossiles étudiées ici sont bien préservées même si certaines ont des extrémités érodées. Seules les pièces provenant de La Chapelle-aux-Saints, Krapina 149 droite, 145 droite, 144 droite, 155 gauche, 156 gauche et Qafzeh 9 gauche ne sont pas complètes (Boule, 1911-1913 ; Vandermeersch, 1981 ; Radović et al., 1988).

Tableau 1
Clavicules fossiles étudiées.
Fossil clavicles studied.

Paléolithique moyen (PM)	Paléolithique supérieur (PS)	Paléolithique inférieur (PI)
<i>Anatomically modern human</i>	Abri Pataud (D)*	<i>Homo antecessor</i>
Omo I KHS (G)	Qafzeh 9 (G)	Gran Dolina ATD6-50 (D)
<i>Néanderthal (Nd)</i>	<i>Taforal (Taf)</i>	<i>Homo habilis</i>
Régourdou (D)	Taf V-6* (D)	OH 48 (G)
Régourdou (G)	Taf XXIII* (G)	<i>Homo ergaster</i>
Kebara 2 (D)	Taf XIX-3a* (G)	KNM-WT 15000 (D & G)
Kebara 2 (G)	Taf V-24* (G)	
La Ferrassie I (D)*	Taf XI-AR* (D)	
La Ferrassie I (G)*	Taf XVa* (G)	
Krapina 142 (D)*	Taf XVc* (G)	
Krapina 143 (D)*	Taf XVII-26* (D)	
Krapina 144 (D)*	Taf XVIII-6* (D)	
Krapina 145 (D)*	Taf XIIIa* (G)	
Krapina 149 (D)*	Taf VIII-3bis* (G)	
Krapina 153 (G)*	Taf XXVa* (D)	
Krapina 154 (G)*	Taf IX-39*	
Krapina 155 (G)*	Taf XIIIb* (D)	
Krapina 156 (G)*	Taf XVIIa* (D)	
La Chapelle-aux-Saints (G)*	Taf XVI-15* (D)	
	Taf XVI* (D)	
	Taf XIV* (G)	
	Taf 24-5* (D)	
	Taf XIX-3* (D)	
	Taf XXVc* (G)	

* Pièces originales ; D : droite ; G : gauche.

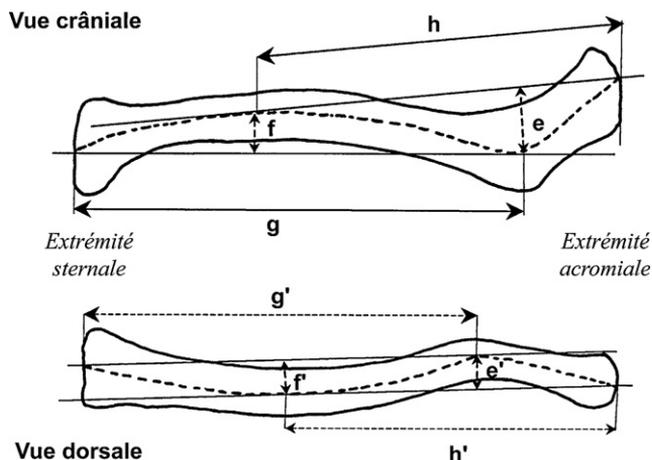


Fig. 1. Détermination des courbures claviculaires sur une clavicule droite de *Pan troglodytes* (Olivier, 1951a).
 Determination of clavicle curvatures on a right clavicle of *Pan troglodytes* (Olivier, 1951a).

2.2. Méthodes

Suite à la géométrie complexe de la clavicule, seules les courbures seront étudiées. Ces dernières, projetées dans deux plans perpendiculaires, crânial (supérieur) et dorsal (postérieur), à l'aide d'un pantographe (dioptrigraph), se décomposent en quatre courbures élémentaires, soit deux par plan. L'arc de courbure moyen est estimé, selon la méthode d'Olivier, 1951a, en calculant le rapport entre la longueur de la corde (h ou h' , g ou g') et sa hauteur maximale (e ou e' , f ou f') (Fig. 1) :

- vue crâniale :
 - la courbure acromiale correspond à la courbure externe : e/h 100,
 - la courbure sternale correspond à la courbure interne : f/g 100 ;
- vue dorsale :
 - la courbure acromiale correspond à la courbure inférieure : e'/h' 100,
 - la courbure sternale correspond à la courbure supérieure : f'/g' 100.

La description et la distribution des variables ont été analysées à l'aide du logiciel ViStat 6,4[®] (Young, 2001). Les représentations graphiques de l'amplitude de variation pour chaque variable sont données par un diagramme représentant la valeur moyenne et \pm deux fois l'écart type.

3. Résultats

3.1. Courbures en vue crâniale

En vue crâniale, toutes les clavicules fossiles étudiées dans ce travail, notamment les deux clavicules de KNM-WT 15 000, sont comprises dans l'amplitude de variation de l'homme moderne (Fig. 2 et 3 ; Tableaux 2 et 3). Cela est vrai en particulier pour les clavicules néandertaliennes, comme des travaux ultérieurs l'ont déjà démontré (Voisin, 2004, 2006b). Cependant, les clavicules OH 48, KNM-WT 15 000 (gauche) et Kebara (droite) présentent

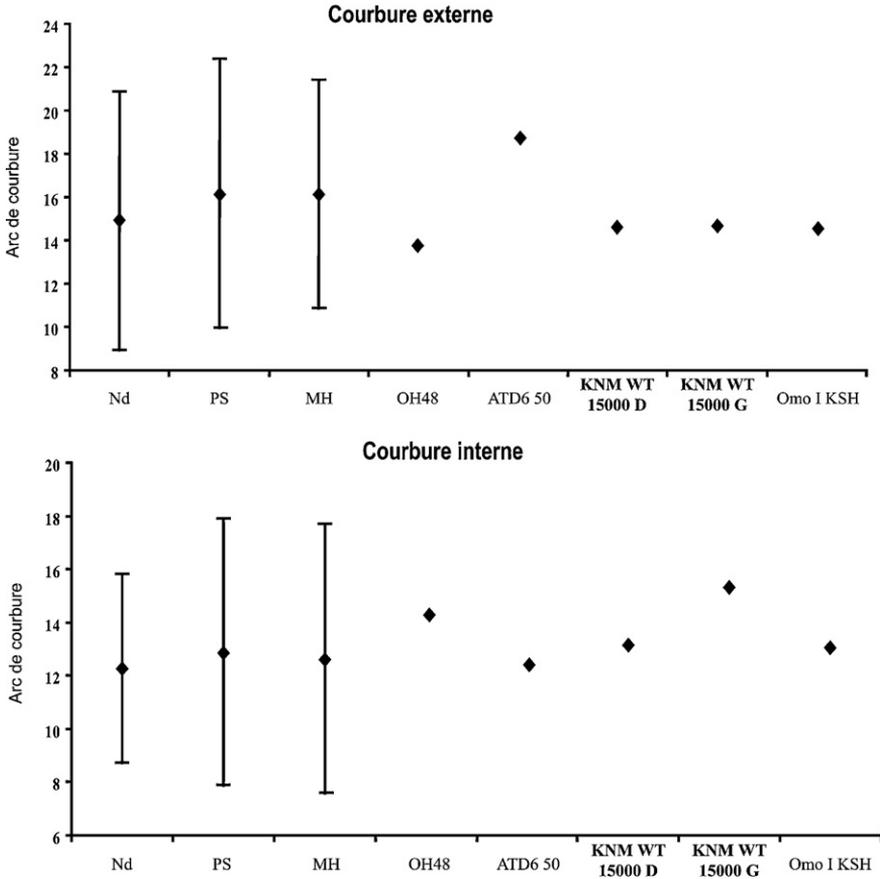


Fig. 2. Moyenne et amplitude de variation des courbures claviculaires en vue crâniale chez *Homo habilis*, *Homo ergaster*, *Homo antecessor*, Néanderthal, fossiles du Paléolithique supérieur et l’homme moderne.
 Mean and range of variation of clavicle curvatures in cranial view in *Homo habilis*, *Homo ergaster*, *Homo antecessor*, Neanderthal, Upper Palaeolithic remains and modern humans.

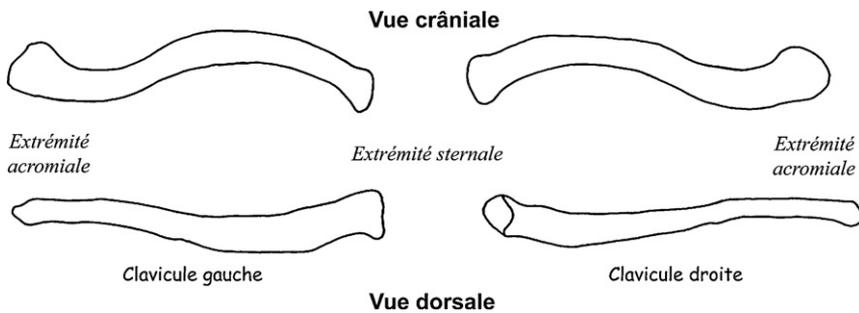


Fig. 3. Vue crâniale et dorsale des clavicules de KNM-WT 15 000.
 Cranial en dorsal view of the KNM-WT 15,000 clavicles.

Tableau 2

Valeurs des courbures inférieure et supérieure des clavicules de différentes espèces du genre *Homo*.*Values of the external and internal clavicular curvatures in Upper Palaeolithic and other hominid remains.*

	Individu	Courbure interne	Courbure externe
Homme anatomiquement moderne Paléolithique supérieur	Omo I KHS (G)	13,1	14,6
	Abri Pataud	9,7	12,1
	Qafzeh 9 (G)	10,7	/
	Taf V-6 (D)	16,3	19,1
	Taf XXIII (G)	9,9	10,9
	Taf XIX-3a (G)	10,6	14,0
	Taf V-24 (G)	13,2	16,3
	Taf XI-AR (D)	11,2	13,4
	Taf XVa (G)	13,8	18,0
	Taf XVc (G)	16,5	18,9
	Taf XVII-26 (D)	12,7	19,3
	Taf XVIII-6 (D)	15,0	16,3
	Taf XIIIa (G)	11,4	11,9
	Taf VIII-3bis (G)	13,2	16,5
	Taf XXVa (D)	10,5	17,1
	Taf IX-39 (G)	10,5	17,0
	Taf XIIIb (D)	12,8	16,5
	Taf XVIIa (D)	14,4	14,3
	Taf XVI-15 (D)	8,2	13,1
	Taf XVI (D)	16,8	20,8
	Taf XIV (G)	12,2	16,2
	Taf 24-5 (D)	11,6	14,7
	Taf XIX-3 (D)	18,2	20,5
Taf XXVc (G)	14,0	20,2	
	Moyenne	12,9	16,1
	Écart-type	2,5	3,1
Néanderthal	Régourdou (D)	10,0	14,5
	Régourdou (G)	11,9	13,2
	Kebara (G)	11,1	16,5
	Kebara (D)	11,3	9,5
	La Ferrassie 1 (D)	13,2	14,2
	La Ferrassie 1 (G)	12,3	17,7
	Néanderthal (D)	13,2	16,7
	Krapina 153 (G)	10,8	10,3
	Krapina 142 (D)	17,4	16,7
	Krapina 143 (D)	13,9	12,1
	Krapina 154 (G)	14,1	11,4
	Krapina 149 (D)	20,0	/
	Krapina 145 (D)	/	11,3
	Krapina 144 (D)	12,0	/
	Krapina 155 (G)	18,1	/
	Krapina 156 (G)	/	14,7
	La Chapelle-aux-Saints (G)	/	12,2
	Moyenne	13,5	13,6
	Écart-type	3,0	2,6
<i>Homo ergaster</i>	KNM-WT 15 000 (D)	13,1	14,6
	KNM-WT 15 000 (G)	15,3	14,7
<i>Homo antecessor</i>	ATD-6 50 (D)	12,4	18,7
<i>Homo habilis</i>	OH48 (G)	14,3	13,8

/ : impossible de déterminer la présence d'une courbure suite à l'état de la pièce.

Tableau 3

Test-T comparant les courbures externe et interne des clavicules néandertaliennes, des hommes modernes et des hommes du Paléolithique supérieur pour un intervalle de confiance de 95 %.

T-test comparing the external and internal curvatures of Neanderthal, modern human and Upper Palaeolithic clavicles for a confidence interval level of 95 %.

Courbure externe					Courbure interne				
Statistique de l'échantillon					Statistique de l'échantillon				
	N	Moy	δ	δ^2		N	Moy	δ	δ^2
MH	33	16,115	2,645	6,995	MH	33	12,616	2,522	6,362
PS	23	16,055	3,053	9,320	PS	24	12,866	2,446	5,985
Différences entre les échantillons					Différences entre les échantillons				
DiffMoy = 0,060		StErr = 0,765		$\delta^2 = 7,942$ (Regroupé)	DiffMoy = -0,250		StErr = 0,668		$\delta^2 = 6,205$ (Regroupé)
Validité du test					Validité du test				
Résultat du test		$T = 0,078$	Df = 54,0	$P = 0,9381$	Résultat du test		$T = -0,374$	Df = 55,0	$P = 0,7097$
Statistique de l'échantillon					Statistique de l'échantillon				
	N	Moy	δ	δ^2		N	Moy	δ	δ^2
Nd	17	14,798	2,698	7,281	Nd	17	12,614	1,812	3,282
MH	33	16,115	2,645	6,995	MH	33	12,616	2,522	6,362
Différences entre les échantillons					Différences entre les échantillons				
DiffMoy = -1,317		StErr = 0,795		$\delta^2 = 7,091$ (Regroupé)	DiffMoy = -0,002		StErr = 0,690		$\delta^2 = 5,335$ (Regroupé)
Validité du test					Validité du test				
Résultat du test		$T = -1,657$	Df = 48,0	$P = 0,1041$	Résultat du test		$T = -0,002$	Df = 48,0	$P = 0,9981$

N : nombre d'individu ; Moy : moyenne ; δ : écart-type ; δ^2 : variance ; DiffMoy : différence entre les moyennes ; StErr : erreur standard Df : degré de liberté.

quelques différences avec celles de l'homme moderne. En particulier, leur courbure interne est plus prononcée que l'externe. Concernant les clavicules OH 48 et Kebara droite, cette morphologie particulière semble due à une destruction importante de leur extrémité acromiale (Napier, 1965 ; Vandermeersch, 1991) entraînant une sous-estimation de la courbure externe.

Au contraire, la clavicule KNM-WT 15 000 gauche est pratiquement complète (Walker et Leakey, 1993) et pourrait refléter une morphologie particulière. Cependant, plus de clavicules attribuées à *Homo ergaster* sont nécessaires pour affirmer si cette morphologie caractérise réellement cette espèce, d'autant plus que la clavicule droite de KNM-WT 15 000 présente une morphologie classique. Ainsi, il semble plus correct de relier cette morphologie particulière à la croissance de l'individu. En effet, les courbures claviculaires, chez l'homme moderne, varient grandement au cours du développement de l'individu et les courbures interne et externe ne varient pas au même rythme (Olivier et Capliez, 1957). Il est fort probable que le même modèle de croissance ait existé chez les *Homo ergaster*.

3.2. Courbures en vue dorsale

En vue dorsale, les clavicules modernes peuvent être classées en trois groupes morphologiques, ou types (Fig. 4). D'après Oliver (1951b, 1951c, 1954a, 1954b, 1954c, 1955a, 1955b ; Olivier et al., 1954), sur une étude portant sur plus de 800 clavicules de différentes origines, le type I, qui présente uniquement la courbure inférieure, est le plus commun. Le type II présente deux courbures en vue dorsale, une supérieure à l'extrémité sternale et une inférieure à l'extrémité acromiale (Olivier, 1951b, c, 1954a, b, c, 1955a, b ; Olivier et al., 1954). Le type III, qui est caractérisé par une courbure supérieure de l'extrémité acromiale (quels que soient les autres courbures présentés sur la clavicule), est de loin le type le plus rare (Olivier, 1951b, c, 1954a, b, c, 1955a, b ; Olivier et al., 1954).

Les clavicules de KNM-WT 15 000 possèdent une courbure sternale supérieure et une acromiale inférieure (Fig. 5 ; Tableaux 4 et 5), comme celles des néandertaliens, de l'homme de Flores (Larson et al., 2009) ainsi que tous les autres représentants plus anciens du genre *Homo* et des *Australopithecus* (Larson, 2007). Elles correspondent au type II. Cependant, la morphologie

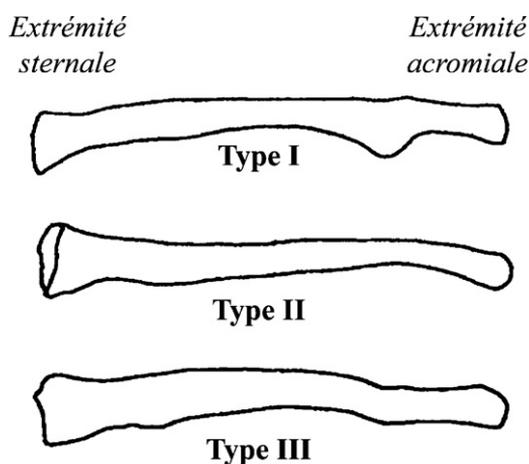


Fig. 4. Les trois types de clavicules chez l'homme moderne (pour une définition, voir le texte).
The three type of modern human clavicle (for a definition see text).

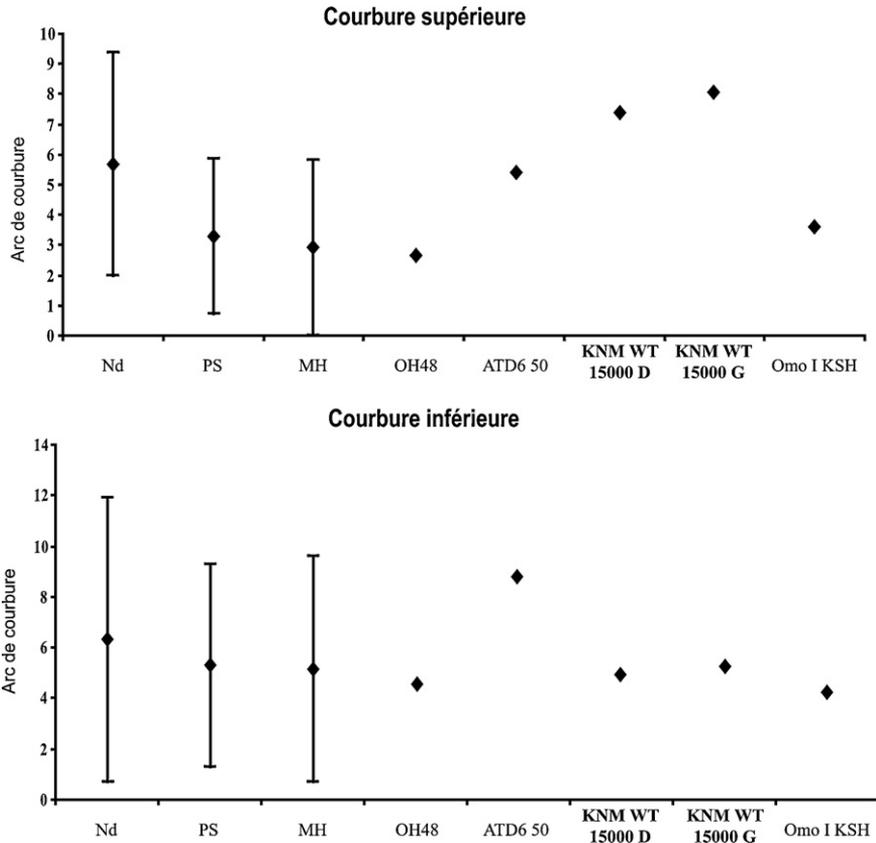


Fig. 5. Moyenne et amplitude de variation des courbures claviculaires en vue dorsale chez *Homo habilis*, *Homo ergaster*, *Homo antecessor*, Néandertal, fossiles du Paléolithique supérieur et l'homme moderne. Seules les clavicules présentant une courbure supérieure ont été prises en compte pour déterminer les moyennes et les écarts-types chez l'homme moderne et les restes du Paléolithique supérieur.

Mean and range of variation of clavicle curvatures in dorsal view in Homo habilis, Homo ergaster, Homo antecessor, Neanderthal, Upper Palaeolithic remains and modern human. We retained only individuals with a superior curvature for estimating means and standard deviations in modern human and Upper Palaeolithic remains.

de type II des clavicules modernes est différente de celle des néandertaliens et des représentants plus anciens du genre *Homo*. La courbure supérieure, quand elle est présente, est moins prononcée et moins fréquente chez l'homme moderne (Fig. 5 et Tableaux 5 et 6). En outre, les clavicules de Nariokotome présentent une courbure supérieure qui est même plus prononcée que l'inférieure. Cette morphologie se retrouve uniquement chez certaines clavicules néandertaliennes (Régourdou gauche et droite, La Ferrassie I droite, Krapina 153 et 154) et n'a jamais été observée ni sur des clavicules modernes, ni sur celles du Paléolithique supérieur. Même la clavicule du représentant le plus ancien des premiers hommes anatomiquement modernes, Omo I KSH, présente une morphologie moderne (Voisin, 2008), bien que rare (type III). Cependant, trois clavicules néandertaliennes (Kebara droite et gauche et Krapina 143) présentent une morphologie moderne, caractérisée par une unique courbure inférieure (Tableau 4). La morphologie particulière de ces trois clavicules pourrait être expliquée par un gradient morphologique Est-Ouest ; dans la partie occidentale de l'aire de distribution des néandertaliens,

Tableau 4

Valeurs des courbures inférieure et supérieure des clavicules de différentes espèces du genre *Homo*.*Values of the inferior and superior clavicular curvatures within different Homo species.*

	Individu	Courbure inférieure	Courbure supérieur
Homme anatomiquement moderne Paléolithique supérieur	Omo I KHS (G)	4,3	3,6
	Abri Pataud	6,9	0
	Qafzeh 9 (G)	8,6	/
	Taf V-6 (D)	5,8	0
	Taf XXIII (G)	5,1	0
	Taf XIX-3a (G)	3,7	3,5
	Taf V-24 (G)	3,4	0
	Taf XI-AR (D)	5,7	0
	Taf XVa (G)	5,3	0
	Taf XVc (G)	0	0
	Taf XVII-26 (D)	6	0
	Taf XVIII-6 (D)	4,6	0
	Taf XIIIa (G)	3,9	0
	Taf VIII-3bis (G)	10,7	0
	Taf XXVa (D)	3,5	2,7
	Taf IX-39 (G)	6,6	0
	Taf XIIIb (D)	3,3	3,6
	Taf XVIIa (D)	0	2,5
	Taf XVI-15 (D)	4,5	3,1
	Taf XVI (D)	6,3	3,3
	Taf XIV (G)	0	0
	Taf 24-5 (D)	3,1	0
	Taf XIX-3 (D)	3,4	5,97
	Taf XXVc (G)	0	1,5
	Moyenne	5,3	1,3
	Écart-type	2,0	1,8
	Néanderthal	Régourdou (D)	7,4
Régourdou (G)		3,0	3,2
Kebara (G)		4,9	0,0
Kebara (D)		3,4	0,0
La Ferrassie 1 (D)		5,4	5,8
La Ferrassie 1 (G)		8,2	2,6
Néanderthal (D)		7,4	6,2
Krapina 153 (G)		3,8	3,9
Krapina 142 (D)		6,9	5,9
Krapina 143 (D)		6,3	0
Krapina 154 (G)		6,3	6,6
Krapina 149 (D)		13,3	/
Krapina 145 (D)		/	7,2
Krapina 144 (D)		9,3	/
Krapina 155 (G)		6,8	Présent
Krapina 156 (G)		2,2	/
La Chapelle-aux-Saints (G)		/	7,37
Moyenne	6,3	4,4	
Écart-type	2,8	3,0	
Homo ergaster	KNM-ER15 000 (D)	5,0	7,4
	KNM-ER15 000 (G)	5,3	8,1
Homo antecessor	ATD6-50 (D)	8,8	5,4
Homo habilis	OH48 (G)	4,6	2,7

« Présent » : la courbure existe mais impossible à estimer car l'os est incomplet. / : impossible de déterminer la présence d'une courbure suite à l'état de l'os.

Tableau 5

Test-T comparant les courbures inférieure et supérieure des clavicules néandertaliennes, des hommes modernes et du Paléolithique supérieur pour un intervalle de confiance de 95 %.

T-test comparing the inferior and superior curvatures of Neanderthal, modern human and Upper Palaeolithic clavicles for a confidence interval level of 95 %.

Courbure inférieure					Courbure supérieure				
Statistique de l'échantillon					Statistique de l'échantillon				
	N	Moy	δ	δ^2		N	Moy	δ	δ^2
MH	33	4,982	2,373	5,631	MH	33	1,146	1,698	2,884
PS	24	4,362	2,666	7,109	PS	23	1,295	1,804	3,255
Différences entre les échantillons					Différences entre les échantillons				
DiffMoy = 0,620		StErr = 0,671		$\delta^2 = 6,249$ (Regroupé)	DiffMoy = -0,148		StErr = 0,473		$\delta^2 = 3,035$ (Regroupé)
Validité du test					Validité du test				
Résultat du test		T = 0,924		Df = 55,0	Résultat du test		T = -0,314		Df = 54,0
Statistique de l'échantillon					Statistique de l'échantillon				
	N	Moy	δ	δ^2		N	Moy	δ	δ^2
Nd	18	6,082	2,599	6,755	Nd	16	4,684	2,936	8,617
MH	33	4,982	2,373	5,631	MH	33	1,146	1,698	2,884
Différences entre les échantillons					Différences entre les échantillons				
DiffMoy = 1,100		StErr = 0,719		$\delta^2 = 6,021$ (Regroupé)	DiffMoy = 3,538		StErr = 0,661		$\delta^2 = 4,714$ (Regroupé)
Validité du test					Validité du test				
Résultat du test		T = 1,530		Df = 49,0	Résultat du test		T = 5,349		Df = 47,0
					$P < 0,0001$				

N : nombre d'individu ; Moy : moyenne ; δ : écart-type ; δ^2 : variance ; DiffMoy : différence entre les moyennes ; StErr : erreur standard ; Df : degré de liberté.

Tableau 6

Proportions des types claviculaires. Certaines clavicules présentant à la fois le type II et le type III, les sommes peuvent dépasser 100 %. Le terme « homme anatomiquement moderne » inclut ici les clavicules du Paléolithique supérieur ainsi que celle d'Omo I KHS.

Clavicle type proportions. Some clavicles show both type II and III morphologies, and thus the sum can be higher than 100 %. "Anatomical modern human" includes here Upper Palaeolithic clavicles and the Omo I KHS one.

	Type I (%)	Type II (%)	Type III (%)
Homme anatomiquement moderne	60,9	39,1	30,4
Homme moderne	84,9	15,1	24,2
Néanderthal	21,4	78,6	0,0

les clavicules sont caractérisées par une double courbure en vue dorsale, alors que dans la partie orientale de cette aire les clavicules auraient une morphologie moderne. Par ailleurs, les deux formes semblent co-exister en Europe centrale (Voisin, 2004, 2006a, in press). Les clavicules néandertaliennes suffisamment complètes sont peu nombreuses surtout au Levant, mais d'autres caractères, aussi bien crâniens que post-crâniens, présentent un gradient morphologique Est-Ouest (Voisin, 2006c, in press).

4. Discussion

En vue supérieure, les clavicules allant des *Homo habilis* aux hommes modernes ne présentent pas de différences significatives. En particulier, les clavicules néandertaliennes ne présentent pas des courbures plus prononcées que celles de l'homme moderne, contrairement à ce qui a été avancées précédemment (i.e. Boule, 1911-1913 ; Patte, 1955 ; Heim, 1982a, b ; Vandermeersch et Trinkaus, 1995). Comme cela a déjà été démontré (Voisin, 2000, 2004, 2006b), la morphologie claviculaire en vue supérieure est surtout associée aux capacités d'élévation du bras, en particulier pour les mouvements de protraction car la courbure interne agit comme une manivelle, notamment pour le muscle *pectoralis major*. Cette particularité permet aux grands singes et à l'homme non seulement de grimper, mais aussi de jeter, de porter ou de manipuler des objets lourds. En d'autres termes, les capacités de mouvements des membres supérieurs de tous les représentants du genre *Homo*, des plus anciens au plus récents y compris KNM-WT 15 000, ont dû être identiques.

Au contraire, en vue dorsale deux groupes peuvent être reconnus parmi les clavicules du genre *Homo* (Tableau 7). Le premier groupe est caractérisé par des clavicules ayant deux courbures en vue dorsale, et correspond à toutes les espèces du genre *Homo*, y compris KNM-WT 15 000, sauf à l'homme moderne et aux restes du Paléolithique supérieur (voir Voisin, 2004, 2006a pour une discussion). Les clavicules du second groupe présentent uniquement une courbure inférieure, ou deux courbures faiblement prononcées, en vue dorsale et correspondent uniquement aux hommes modernes et à ceux du Paléolithique supérieur (Voisin, 2004, 2006a).

Les clavicules ne présentant qu'une seule courbure en vue dorsale, ou deux faiblement prononcées, sont associées à des scapulas positionnées basses sur le thorax, comme c'est le cas chez l'homme moderne (Voisin, 2004, 2006a, b). Au contraire, les clavicules avec deux courbures prononcées en vue dorsale sont associées à des scapulas positionnées hautes par rapport au thorax, comme celles des néandertaliens (Voisin, 2004, 2006a, b). Les clavicules de KNM-WT 15 000, présentant deux courbures prononcées en vue dorsale, devaient être associées à une architecture de l'épaule différente de celle de l'homme moderne, en regard de la position de la scapula, et similaire à celle des néandertaliens et aux représentants plus anciens du genre *Homo*

Tableau 7

Morphologies claviculaires et architectures de l'épaule au sein du genre *Homo*.*Clavicle morphologies and shoulder architectures within genus Homo.*

	Groupe 1		Groupe 2
Courbures claviculaires	Deux courbures (vue dorsale)		Une courbure ou deux faiblement prononcées (vue dorsale)
	Group 1a	Group 1b	
Longueur claviculaire	Courte	Longue	Longue
Position de la scapula	Haute	Haute	Basse
	Latérale	Dorsale	Dorsale
Espèces <i>Homo</i>	<i>Homo habilis</i> , <i>Homo ergaster</i> <i>Homo georgicus</i> (?)	Néandertal <i>Homo antecessor</i>	Homme moderne, restes du Paléolithique supérieur, Homme anatomiquement moderne

H. georgicus (?) : cette espèce appartiendrait au groupe 1a, voir texte pour plus d'explication ; latéral : la scapula est placée plus latéralement que chez l'homme moderne ; dorsal : la scapula est positionnée dorsalement comme chez l'homme moderne.

(Voisin, 2004, 2006a, b). En d'autres termes, les scapulas de KNM-WT 15 000 devaient être plus hautes par rapport au thorax que chez l'homme moderne. De plus, la très courte longueur des clavicules de cet individu, par rapport à la longueur de l'humérus (qui présente une faible allométrie de croissance avec le corps), a dû placer la scapula plus latéralement par rapport à la cage thoracique que chez l'homme moderne où la scapula est parfaitement dorsale (Larson, 2007). Ainsi, l'architecture de l'épaule de KNM-WT 15 000 devait être caractérisée par une scapula positionnée plus latéralement et plus haute par rapport au thorax que chez l'homme moderne. *Homo habilis* et *Homo floresiensis* appartiennent à ce groupe car leurs clavicules sont courtes et présentent deux courbures en vue dorsale. *Homo georgicus* doit aussi appartenir à ce groupe car leurs clavicules sont courtes mais aucune étude ne donne d'information sur leurs courbures (Lordkipanidze et al., 2007). Comme les clavicules des néandertaliens et d'*Homo antecessor* possèdent elles aussi deux courbures en vue dorsale, leurs épaules sont caractérisées par des scapulas positionnées plus hautes, par rapport au thorax, que chez l'homme moderne et sans doute aussi hautes que celles de KNM-WT 15 000. Cependant, la grande longueur des clavicules néandertaliennes et d'*Homo antecessor* (Carretero et al., 1999) montre que les scapulas étaient positionnées dorsalement, comme chez l'homme moderne (Tableau 7).

En résumé, il est possible de distinguer trois architectures différentes de l'épaule au sein du genre *Homo* en fonction de la longueur de la clavicule et des courbures, en vue dorsale (Tableau 7) :

- la première architecture est caractérisée, par rapport à l'architecture moderne, par une scapula haute et disposée plus latéralement sur la cage thoracique. Cette architecture est associée aux premiers représentants du genre *Homo* tels que *Homo ergaster*, *Homo habilis* ou *Homo floresiensis* et peut être aussi *Homo georgicus* ;
- le second type d'architecture est défini par une scapula haute par rapport au thorax, mais dorsalement positionnée, comme chez l'homme moderne. Cette architecture est spécifique des néandertaliens et des *Homo antecessor* ;
- le troisième type d'architecture, caractérisée par une scapula basse par rapport au thorax et positionnée dorsalement, se retrouve uniquement chez l'homme moderne, y compris les premiers hommes anatomiquement modernes tel que Omo I KHS (Voisin, 2008). Les architectures décrites dans le second et troisième type ont évolué à partir de celle décrite dans la première architecture.

Homo ergaster correspond à une étape importante dans l'évolution humaine car cette espèce présente de nombreux changements par rapport aux hominins plus anciens tels que *Homo habilis* ou *Homo rudolfensis*, notamment par l'accroissement important de la taille et la perte de tout caractères liés à l'arboricolisme alors que ces derniers semblent encore présents chez *Homo habilis*, même si tous les auteurs ne semblent pas d'accord sur ce sujet (Voisin, 2001 ; Larson, 2007). Les membres inférieurs de KNM-WT 15 000 sont indubitablement de type moderne, même si quelques différences existent avec notre espèce et sont totalement adaptés à une bipédie constante. Au contraire, l'architecture de l'épaule des *Homo ergaster*, représenté par KNM-WT 15 000, appartient à un type plus archaïque avec une scapula haute et latérale par rapport au thorax. En d'autres termes, une bipédie apparemment moderne n'est pas nécessairement associée à une architecture moderne de l'épaule comme les *Homo ergaster* nous le montre. Il y a donc une dissociation dans les taux d'évolution des membres supérieurs et inférieurs au sein du genre *Homo*.

5. Conclusion

Les clavicules en vue supérieures sont similaires, au moins en ce qui concerne les courbures, entre les différents représentants du genre *Homo*. Au contraire, en vue dorsale, les clavicules de tous les représentants du genre *Homo* possèdent une double courbure, sauf chez les hommes modernes (y compris les formes les plus anciennes comme Omo I KHS). En d'autres termes, la morphologie claviculaire en vue dorsale est une apomorphie de l'homme moderne.

Deux grands groupes d'architecture de l'épaule peuvent être définis en premier lieu (Tableau 7) :

- la première est caractérisée par des clavicules avec deux courbures prononcées en vue dorsale, associée à une scapula positionnée haute par rapport au thorax ;
- la seconde est caractérisée par des clavicules longues ne présentant que la courbure inférieure (parfois deux courbures, mais faiblement prononcées) associées à des scapula positionnée basse par rapport au thorax. Ce groupe correspond uniquement à l'ensemble des individus allant des Hommes anatomiquement modernes jusqu'aux hommes modernes.

Cependant, une scapula haute par rapport au thorax, caractéristique du premier groupe, n'est pas associée à une architecture mais à deux. La première est caractérisée par une clavicule courte qui place la scapula plus latéralement sur le thorax que chez l'homme moderne. Ce groupe est associé aux premiers représentants du genre *Homo* comme *Homo habilis* et *Homo ergaster* (Tableau 7). La seconde est caractérisée par une clavicule longue qui place la scapula plus dorsalement que chez les premiers représentants du genre *Homo* et proche de ce qui existe chez l'homme moderne. Ce groupe est associé aux *Homo antecessor* et aux néandertaliens (Tableau 7). Ce travail semble montrer que des dissemblances existent entre les taux d'évolution des membres supérieurs et inférieurs, au sein du genre *Homo*.

Cependant, ce travail est, comme le titre l'indique, préliminaire et doit être poursuivi par de nouveaux travaux en particulier avec une base de donnée plus importante.

Remerciements

Je souhaiterais remercier les Professeurs Dominique Grimaud-Hervé, Jakov Radović et Philippe Menecier qui m'ont autorisé respectivement à étudier les collections de l'*Institut de*

Paléontologie Humaine (Paris, France), le Croatian Natural History Museum (Zagreb, Croatie) et le Département « Hommes, Natures, Sociétés » du Musée de l'Homme (Paris, France).

Références

- Apostolakis, G., 1934. La clavicle de l'Homme. *Archive d'Anatomie, d'Histologie et d'Embryologie* 18, 169–180.
- Boule, M., 1911–1913. L'Homme fossile de la Chapelle-aux-Saints. *Annales de Paléontologie* 6, 7 et 8, 111–172, 121–192, 111–170.
- Broca, P., 1869. L'ordre des Primates. Parallèle anatomique de l'Homme et des singes. *Bulletins de la Société d'Anthropologie de Paris* 2^e série, Tome 4, 228–401.
- Carretero, J.M., Lorenzo, C., Arsuaga, J.L., 1999. Axial and appendicular skeleton of *Homo antecessor*. *Journal of Human Evolution* 37, 459–499.
- Cave, A.J.E., 1961. Nature and morphology of the costoclavicular ligament. *Journal of Anatomy* 95, 170–179.
- Harrington, M.A., Keller, T.S., Seiler, J.G., Weikert, D.R., Moeljanto, E., Schwartz, H.S., 1993. Geometric properties and the predicted mechanical behaviour of adult human clavicles. *Journal of Biomechanics* 26, 417–426.
- Heim, J.-L., 1982a. Les enfants néandertaliens de la Ferrassie. Étude anthropologique et analyse ontogénique des hommes de Néandertal. Éditions Masson, Paris.
- Heim, J.-L., 1982b. Les hommes fossiles de la Ferrassie II. *Archives de l'Institut de Paléontologie Humaine* 38, 1–272.
- Jenkins, F.A., 1974. The movement of the shoulder in clavicate and a clavicate Mammals. *Journal of Morphology* 144, 71–84.
- Jenkins, F.A., Dumbrowski, P.J., Gordon, E.P., 1978. Analysis of the shoulder in brachiating spider monkeys (*Ateles geoffroyi*). *American Journal of Physical Anthropology* 48, 65–75.
- Jit, I., Kaur, H., 1986. Rhomboid fossa in the clavicles of North Indians. *American Journal of Physical Anthropology* 70, 97–103.
- Kleiweg de Zwaan, J.P., 1931. La clavicle des javanais de l'est de Java. *L'Anthropologie* 41, 273–287.
- Larson, S.G., 2007. Evolutionary transformation of the hominin shoulder. *Evolutionary Anthropology* 16, 172–187.
- Larson, S.G., Jungers, W.L., Tocheri, M.W., Orr, C.M., Morwood, M.J., Sutikna, T., Rokus Awe Due, Djubiantono, T., 2009. Descriptions of the Upper Limb Skeleton of *Homo floresiensis*. *Journal of Human Evolution* 57, 555–570.
- Ljunggren, A.E., 1979. Clavicular function. *Acta Orthopaedica Scandinavica* 50, 261–268.
- Longia, G.S., Agarwal, A.K., Thomas, R.J., Jain, P.N., Saxena, S.K., 1982. Metrical study of rhomboid fossa of clavicle. *Anthropologischer Anzeiger* 40, 111–115.
- Lordkipanidze, D., Jashashvili, T., Vekua, A., Ponce de Léon, M.C., Zollikofer, C.P.E., Rightmire, G.P., Pontzer, H., Ferring, R., Oms, O., Tappen, M., Bukhsianidze, M., Agustí, J., Kahlke, R., Kiladze, G., Martínez-Navarro, B., Mouskhelishvili, A., Nioradze, M., Rook, L., 2007. Postcranial evidence from early *Homo* from Dmanisi Georgia. *Nature* 449, 305–310.
- Murphy, A.M.C., 1994. Sex determination of prehistoric New Zealand Polynesian Clavicles. *New Zealand Journal of Archaeology* 16, 85–91.
- Napier, J.R., 1965. Reply to Tobias New discoveries in Tanganyika, their bearing on hominid evolution. *Current Anthropology* 6, 402–403.
- Olivier, G., 1951a. Technique de mesure des courbures de la clavicle. *Comptes Rendus de l'Association des Anatomistes, XXXIX^e Réunion (Nancy)* 69, 753–764.
- Olivier, G., 1951b. Anthropologie de la clavicle I – La clavicle de l'australien. *Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris* 10^e série, Tome 2, 67–99.
- Olivier, G., 1951c. Anthropologie de la clavicle III – La clavicle du français. *Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris* 10^e série, Tome 2, 121–157.
- Olivier, G., 1953. La clavicle du Semnopithèque. *Mammalia* 17, 173–186.
- Olivier, G., 1954a. Anthropologie de la clavicle VI – La clavicle des mélano-africains. *Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris* 10^e série, Tome 5, 144–153.
- Olivier, G., 1954b. Anthropologie de la clavicle VII – La clavicle des japonais. *Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris* 10^e série, Tome 5, 47–56.
- Olivier, G., 1954c. Anthropologie de la clavicle VIII – La clavicle des amérindiens. *Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris* 10^e série, Tome 5, 144–153.
- Olivier, G., 1955a. Anthropologie de la clavicle IX – La clavicle des nord africains. *Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris* 10^e série, Tome 6, 282–289.

- Olivier, G., 1955b. Anthropologie de la clavicule X – La clavicule des hommes néolithiques ; le problème de la différence sexuelle. *Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris* 10^e série, Tome 6, 290–302.
- Olivier, G., Capliez, S., 1957. Anthropologie de la clavicule XI – La croissance. *Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris* 10^e série, Tome 8, 225–261.
- Olivier, G., Carrère, P., 1953. Types de clavicules Variations et corrélations. *Comptes Rendus de l'Association des Anatomistes (Bordeaux)* 248–254.
- Olivier, G., Chabeuf, M., Lалуque, P., 1954. Anthropologie de la clavicule. *Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris* 10^e série, Tome 5, 35–46.
- Parson, F.G., 1917. On the modern English clavicle. *Journal of Anatomy and Physiology* 51, 71–93.
- Patte, E., 1955. *Les Néanderthaliens*. Éditions Masson, Paris.
- Radović, J., Smith, F.H., Trinkaus, E., Wolpoff, M., 1988. The Krapina hominids an illustrated catalog of skeletal collection. Mladost publishing house and Croatian Natural History Museum, Zagreb, Yugoslavia.
- Ray, L.J., 1959. Metrical and non-metrical features of the clavicle of the Australian Aboriginal. *American Journal of Physical Anthropology* 17, 217–226.
- Sankhyan, A.R., 1997. Fossil clavicle of a middle Pleistocene hominid from the central Narmada valley, India. *Journal of Human Evolution* 32, 3–16.
- Sankhyan, A.R., 2005. New fossils of early stone age man from central Narmada valley. *Current Science* 88, 704–706.
- Schultz, A.H., 1930. The skeleton of the trunk and limbs of higher primates. *Human Biology* 2, 303–438.
- Terry, R.J., 1932. The clavicle of the American Negro. *American Journal of Physical Anthropology* 16, 351–379.
- Vandermeersch, B., 1981. *Les Hommes fossiles de Qafzeh (Israël)*. Cahiers de Paléanthropologie. Édition du CNRS, Paris.
- Vandermeersch, B., 1991. La ceinture scapulaire et les membres supérieurs. In: Bar Yosef, O., Vandermeersch, B. (Eds.), *Le squelette moustérien de Kebara 2*. Cahiers de Paléanthropologie. Édition du CNRS, Paris, pp. 157–178.
- Vandermeersch, B., Trinkaus, E., 1995. The postcranial remains of the Regourdou 1 Neandertal: the shoulder and arm remains. *Journal of Human Evolution* 28, 439–476.
- Voisin, J.-L., 2000. L'épaule des hominidés. Aspects architecturaux et fonctionnels, références particulières à la clavicule. Thèse de doctorat, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.
- Voisin, J.-L., 2001. Évolution de la morphologie claviculaire au sein du genre *Homo*, conséquence architecturale et fonctionnelle sur la ceinture scapulaire. *L'Anthropologie* 105, 449–468.
- Voisin, J.-L., 2004. Clavicule : approche architecturale de l'épaule et réflexions sur le statut systématique des néandertaliens. *Comptes Rendus Palevol* 3, 133–142.
- Voisin, J.-L., 2006a. Krapina and other Neandertal clavicles: a peculiar morphology? *Periodicum Biologorum* 108, 331–339 et Erratum in 2007, *Periodicum Biologorum* 109, 401.
- Voisin, J.-L., 2006b. The clavicle, a neglected bone; morphology and relation to arm movements and shoulder architecture in Primates. *Anatomical Record Part A* 288, 944–953.
- Voisin, J.-L., 2006c. Speciation by distance and temporal overlap: a new approach to understanding neandertal evolution. In: Harvati, K., Harrison, T. (Eds.), *Neanderthals revisited: new approaches and perspectives: Paleontology and Paleoanthropology series*. Springer, Berlin, pp. 299–314.
- Voisin, J.-L., 2008. The Omo I hominin clavicle: archaic or modern? *Journal of Human Evolution* 55, 438–443.
- Voisin, J.-L., in press. A preliminary approach of the Neandertal speciation by distance hypothesis: a view from the shoulder complex. In: Condemi, S., Weniger, G.C. (Eds.), *Early Europeans—continuity and discontinuity, Palaeontology and Palaeoanthropology series*. Springer, Berlin.
- Voisin, J.-L., Balzeau, A., 2004. Structures internes claviculaires chez *Pan*, *Gorilla* et *Homo*. Méthode d'analyse et résultats préliminaires. *Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris* 16, 5–16.
- Walker, A., Leakey, R., 1993. The post cranial bones. In: Walker, A., Leakey, R. (Eds.), *The Nariokotome Homo erectus skeleton*. Springer-Verlag, Berlin, pp. 95–160.
- Young, F., 2001 ViSat 6,4 on <http://www.visualstats.org>.