

MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Année 2000

N°

THÈSE

pour obtenir le grade de

DOCTEUR DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Discipline : Paléontologie Humaine

présentée et soutenue publiquement

par

Jean-Luc VOISIN

le 18 avril 2000

TITRE

L'épaule des hominidés. Aspects architecturaux et fonctionnels, références particulières à la clavicule

Tome I : texte

Directeur de thèse : Pr. Henry de Lumley

JURY

M. Pr. Henry de Lumley

M. Pr. Juan-Luis Arsuaga

M. Pr. Giacomo Giacobini

M. Pr. Yves Coppens

Mme Dominique Grimaud-Hervé

M. Pr. Jean-Louis Heim

Mme Françoise Kyou Jouffroy

Mme Marie-Antoinette de Lumley

Président

Rapporteur

Rapporteur

A la mémoire de mon grand-père
qui a su me transmettre sa passion pour la Paléontologie.

REMERCIEMENTS

Je tiens à rendre hommage à toutes les personnes qui m'ont aidé et soutenu au cours des trois années pendant lesquelles j'ai préparé ce travail, ainsi que celles qui ont bien voulu le juger.

La première est Monsieur le Professeur Henry de Lumley, qui m'a accueilli au sein de l'Institut de Paléontologie humaine dont il est le Directeur. Par sa volonté de me faire participer à la vie du laboratoire, tant au sein des locaux parisiens que sur le terrain, il m'a permis d'acquérir une expérience importante, indispensable pour affronter ma vie future de chercheur. La présidence de ce jury par le Professeur Henry de Lumley concrétise ces années d'apprentissage.

Je tiens à remercier également Madame Marie-Antoinette de Lumley, Directeur de Recherches, qui a accepté de diriger mon travail qu'elle a suivi avec intérêt, me prodiguant patiemment ses conseils. Ses encouragements à travailler « quoi qu'il arrive » poussent à réaliser ce que l'on croyait impossible.

Monsieur le Professeur Juan-Luis Arsuaga a bien voulu distraire un peu de son temps précieux pour faire un des rapports de ce mémoire et venir d'Espagne à Paris pour me faire l'honneur d'être membre de ce jury.

Monsieur le Professeur Giacomo Giacobini a lui aussi pris sur son emploi du temps chargé pour écrire l'autre rapport de ce mémoire et venir d'Italie pour siéger à ce jury où sa présence m'honore.

Je tiens aussi à remercier les autres membres de ce jury :

Monsieur le Professeur Yves Coppens, de l'Institut, dont les vastes connaissances sur les premières étapes de l'évolution humaine et la grande expérience rendent le jugement très précieux ;

Madame Dominique Grimaud-Hervé, Maître de Conférences du Muséum d'Histoire Naturelle, qui, en plus de suivre mon travail, a eu la lourde responsabilité d'en relire le manuscrit, qui doit beaucoup à sa patience et ses remarques ;

Monsieur le Professeur Jean-Louis Heim qui, par ses vastes connaissances sur les néandertaliens et l'intérêt qu'il porte à mon travail, l'a enrichi de ses remarques ;

Madame Françoise Kyou Jouffroy, Directeur de Recherches, qui, avec gentillesse, a consacré beaucoup de son temps pour en suivre l'avancement. Ses connaissances sur l'anatomie et la zoologie en général, et sur le complexe de l'épaule chez les primates en particulier, m'ont été indispensables, et j'espère aujourd'hui être à la hauteur de son enseignement.

Je voudrais exprimer ici ma gratitude à Madame Brigitte Senut, Maître de Conférences du Muséum d'Histoire Naturelle, qui a eu la gentillesse de me consacrer de son temps pour me dispenser nombre de conseils utiles et instructifs ;

Ma gratitude va aussi tout naturellement aux Anthropologues de l'Institut de Paléontologie Humaine que je n'ai pas encore nommés, Madame Silvana Condemi, Chargé de Recherches, Madame Anne Dambricourt-Malassé, Chargé de Recherches, et Madame Frédérique, qui, par leurs conseils scientifiques et amicaux ont toujours su me guider dans mes recherches et m'ont assuré une formation sans failles. Que tous ceux qui travaillent à l'Institut de Paléontologie Humaine, chercheurs, enseignants, post-doctorants et doctorants et l'ensemble du personnel soient ici remerciés pour leur aide et leurs conseils.

Au cours de ce travail, j'ai été amené à me déplacer afin de consulter des collections au sein de plusieurs laboratoires et musées où j'ai toujours été chaleureusement accueilli. J'exprime donc toute ma reconnaissance à Monsieur le Professeur André Langaney, du Laboratoire d'Anthropologie Biologique du Musée de l'Homme (Paris), à Monsieur le Professeur Chris Stringer, Directeur du *Human Origin Group* et à Madame le Professeur Paula Jenkins, Directrice du *Department of Mammalogy*, tous deux au Natural History Museum (Londres), à Monsieur le Professeur Daniel Robineau, responsable des collections du Laboratoire d'Anatomie Comparée du Muséum National d'Histoire Naturelle (Paris), à Monsieur le Professeur Wim van Neer, responsable de la Section des Vertébrés du Musée Royal d'Afrique Centrale (Tervuren), ainsi qu'à leurs collaborateurs qui ont toujours fait de leur mieux pour m'assurer les meilleures conditions de travail.

Monsieur Mario Chech m'a toujours accueilli très aimablement et à consacré beaucoup de son temps pour me permettre d'étudier les pièces originales des collections du Musée de l'Homme. Qu'il en soit chaleureusement remercié.

Je voudrais aussi avoir une pensée pour tous mes amis qui ne m'ont pas beaucoup vu ces derniers mois, mais n'ont jamais perdu le contact et m'ont toujours encouragé de leur mieux - un coup de téléphone peut être un fameux soutien.

Un immense merci à celle qui a toujours été à mes côtés, m'apportant un soutien sans faille, partageant heurs et malheurs de ma vie de chercheur.

Enfin, je voudrais remercier ma famille, et tout particulièrement mes parents, qui m'ont toujours laissé une liberté totale dans le choix de mes études.

TABLE DES MATIÈRES

INTRODUCTION

15

BASE DE L'ÉTUDE

CHAPITRE I : MATÉRIELS ET MÉTHODES	21
1 . QUELQUES DÉFINITIONS	21
2 . MATÉRIÉL ÉTUDIÉ	22
A . PIÈCES ACTUELLES	22
B . PIÈCES FOSSILES	23
1) <i>Les fossiles humains ou presque</i>	25
2) <i>Les primates non humains</i>	26
3 . MÉTHODE	26
A . ANALYSES STATISTIQUES	26
B . LES CARACTÈRES CLAVICULAIRES	28
1) <i>Les plans</i>	28
2) <i>Les variables</i>	28
3) <i>Tableau récapitulatif des variables claviculaires</i>	32
C . LES CARACTÈRES HUMÉRAUX	32
1) <i>Les caractères mesurés</i>	33
2) <i>Les variables</i>	35
D . LES CARACTÈRES SCAPULAIRES	36
1) <i>Les plans</i>	36
2) <i>Les points et les axes définis sur la scapula</i>	36
3) <i>Les variables</i>	38
CHAPITRE II : RAPPELS ANATOMIQUES	47
1 . GÉNÉRALITÉS	47
A . APERÇU ÉVOLUTIF	47
B . LES DIFFÉRENTS MOUVEMENTS RÉALISABLES PAR L'ÉPAULE	48
1) <i>La flexion-extension</i>	49

2) L'adduction	49
3) L'abduction	50
4) La flexion extension horizontale	51
2 . OSTÉOLOGIE	51
A . LA SCAPULA	51
1) Position de la scapula le long du thorax	53
2) La face antérieure ou costale	54
3) La face postérieure ou dorsale	54
4) L'épine de la scapula	54
5) La cavité glénoïdale	55
6) Le processus coracoïde	55
7) La voute acromio-coracoïdienne	56
B . LA CLAVICULE	56
1) Morphologie	57
2) Caractères ostéologiques	58
C . L'HUMÉRUS	59
1) Extrémité supérieure	61
2) Corps de l'humérus	63
3 . MYOLOGIE	64
A . LES MUSCLES EXTRINSÈQUES DORSAUX	65
1) Trapezius (trapèze)	65
2) Rhomboideus (rhomboïde)	70
3) Omocervicalis (acromio-trachélien)	74
4) Serratus anterior (grand dentelé) et le levator scapulae (élevateur de la scapula)	76
B . MUSCLES EXTRINSÈQUES VENTRAUX	79
1) Subclavius (subclavier)	79
2) Pectoralis major (grand pectoral)	81
3) Pectoralis minor (petit pectoral)	84
C . MUSCLES INTRINSÈQUES EXTENSEURS	86
1) Deltoideus (deltoïde)	86
2) Subscapularis (subscapulaire)	90
3) Latissimus dorsi (grand dorsal)	91
4) Teres major (grand rond)	94
5) Teres minor (petit rond)	95
6) Dorsoepitrochlearis (dorso-épitrochléo-oléocranien)	96
7) Supraspinatus (le supra-épineux)	96
8) Infraspinatus (l'infra-épineux)	97

D . MUSCLES INTRINSÈQUES FLÉCHISSEURS	99
1) Triceps brachii (triceps)	99
2) Biceps brachii (biceps)	100
3) Coracobrachialis (coraco-brachial)	101
E . MUSCLES PARTICULIERS	101
1) Panniculus carnosus (dorso-humérien)	101
2) Omohyoideus	102
3) Sternocleidomastoïdeus (le sterno-cleido-mastoïdien)	102
4 . LES LIGAMENTS	102
A . LIGAMENT COSTO-CLAVICULAIRE (COSTOCLAVICULAIRE)	102
B . LES LIGAMENTS CORACO-CLAVICULAIRES	103
1) Ligaments conoïde (conoïdeum) et trapézoïde (trapezoideum)	103
2) Les ligaments coraco-claviculaires interne et externe (Ligamentum claviculare)	105
C . LES LIGAMENTS PROPRES À LA SCAPULA	105
1) Ligamentum coracoacromiale (lig. coraco-acromial)	106
2) Ligamentum transversum scapulae superius (lig. transverse supérieur de la scapula)	107
3) Ligamentum transversum scapulae inferius (lig. transverse inférieur de la scapula)	107
D . LIGAMENTS SCAPULO-HUMÉRAUX	107
1) Le ligament coraco-glénoïdien	107
2) Ligamentum coracohumeral (ligament coraco-huméral)	108
3) Capsule fibreuse et lig. glenohumeralia (ligaments gléno-huméraux)	108
5 . CONCLUSION	109

LES PRIMATES ACTUELS

CHAPITRE III : LA CLAVICULE	112
1. COURBURES EN VUE SUPÉRIEURE (CRÂNIALE)	113
A. RÉSULTATS	113
1) <i>Hylobates et Ateles</i>	114
2) <i>Homo, Pan, Gorilla, Pongo, Colobus, Procolobus & Papio.</i>	117
B. INTERPRÉTATIONS	124
2. LES COURBURES EN VUE POSTÉRIEURE (DORSALE)	132
A. RÉSULTATS	132
B. INTERPRÉTATIONS	138
C. CONCLUSION SUR LES COURBURES	144
3. ANGLE @	150

4. TYPE DE LA FACETTE ARTICULAIRE ACROMIALE	151
A. RÉSULTATS	151
B. INTERPRÉTATIONS	152
5. ROBUSTESSE CLAVICULAIRE	154
6. LONGUEUR DE LA CLAVICULE	155
A. RÉSULTATS	155
1) <i>Longueur absolue</i>	155
2) <i>Indice claviculo-huméral</i>	157
3) <i>Indice claviculo-scapulaire</i>	159
4) <i>Indice claviculo-coracoïdien</i>	161
B. INTERPRÉTATIONS	162
7. EMPREINTE DE L'INSERTION DU LIGAMENT COSTO-CLAVICULAIRE	164
A. RÉSULTATS	164
B. INTERPRÉTATIONS	166
8. LA GOUTTIÈRE DU SUBCLAVIER	168
A. RÉSULTATS	168
B. INTERPRÉTATIONS	170
9. CONCLUSION	171
CHAPITRE IV : L'HUMÉRUS	176
1. DIAPHYSE HUMÉRALE	176
A. HAUTEUR DE LA TUBÉROSITÉ DELTOÏDIENNE	176
1) <i>Résultats</i>	176
2) <i>Interprétations</i>	178
B. ANGULATION DE LA DIAPHYSE HUMÉRALE	180
1) <i>Résultats</i>	180
2) <i>Interprétations</i>	181
C. LA ROBUSTESSE AU COL DE L'HUMÉRUS	185
2. TÊTE HUMÉRALE	186
A. RÉSULTATS	186
1) <i>Longueur et largeur de la tête humérale</i>	186
2) <i>Longueur et hauteur de la tête humérale</i>	187
3) <i>Largeur et hauteur de la tête humérale</i>	189
4) <i>Extension de la surface articulaire entre les tubérosités</i>	190
B. INTERPRÉTATIONS	191

3 . LES TUBERCULES	197
A . RÉSULTATS	197
1) <i>La taille du tubercule majeur</i>	197
2) <i>La hauteur du tubercule majeur par rapport à la tête humérale</i>	198
3) <i>La taille du tubercule mineur</i>	199
4) <i>La hauteur du tubercule mineur par rapport à la tête humérale</i>	201
5) <i>Orientation de l'empreinte de l'insertion du subscapulaire</i>	202
6) <i>Largeur intertuberculaire maximale</i>	204
B . INTERPRÉTATIONS	205
1) <i>Les tubercules majeur et mineur</i>	205
2) <i>Extension de la tête humérale entre les tubercules et la largeur intertuberculaire</i>	206
3) <i>La gouttière bicipitale</i>	207
4) <i>Hauteur du tubercule mineur</i>	208
5) <i>Orientation de l'empreinte du subscapulaire par rapport à la diaphyse humérale</i>	210
6) <i>Hauteur du tubercule majeur</i>	212
4 . CONCLUSION	214
A . ANALYSE EN COMPOSANTES PRINCIPALES	214
1) <i>Sur toutes les espèces</i>	214
2) <i>Sur les Hominoidea et Ateles</i>	217
3) <i>Sur Colobus, Procolobus et Papio</i>	220
B . CONCLUSION	224
CHAPITRE V : LA SCAPULA	226
1 . LA CAVITÉ GLÉNOÏDALE	226
A . L'INDICE GLÉNOÏDIEN	226
1) <i>Résultats</i>	226
2) <i>Interprétations</i>	228
B . LE TYPE GLÉNOÏDIEN	228
1) <i>Résultats</i>	228
2) <i>Interprétations</i>	228
C . ORIENTATION DE LA CAVITÉ GLÉNOÏDALE	229
1) <i>Résultats</i>	229
2) <i>Interprétations</i>	232
2 . LES CARACTÉRISTIQUES DE LA SCAPULA ASSOCIÉES À L'INSERTION DU TRAPÈZE	236
A . RÉSULTATS	236
B . INTERPRÉTATIONS	239

3 . PROCESSUS CORACOÏDE	242
A . ORIENTATION DE L'EXTRÉMITÉ DISTALE DU PROCESSUS CORACOÏDE	242
1) <i>Résultats</i>	242
2) <i>Interprétations</i>	245
B . ORIENTATION DE L'EXTRÉMITÉ PROXIMALE DU PROCESSUS CORACOÏDE	248
1) <i>Résultats</i>	248
2) <i>Interprétations</i>	251
C . LONGUEUR ET ROBUSTESSE DU PROCESSUS CORACOÏDE	251
1) <i>Résultats</i>	251
2) <i>Interprétations</i>	254
4 . L'ÉPINE	259
A . LES ANGLES	259
1) <i>Résultats</i>	259
2) <i>Interprétations</i>	263
B . LES INDICES	264
1) <i>Résultats</i>	264
2) <i>Interprétations</i>	269
5 . MORPHOLOGIE GÉNÉRALE DE LA SCAPULA	271
A . LES ANGLES	271
1) <i>Résultats</i>	271
2) <i>Interprétations</i>	275
B . LES INDICES	277
1) <i>Indice scapulaire</i>	277
2) <i>Indice rapfosse et indice infra-épineux</i>	280
3) <i>Indice col-scapula</i>	284
6 . CONCLUSION	287
CHAPITRE VI : CONCLUSION SUR L'ÉPAULE MODERNE	297

LES FOSSILES

CHAPITRE VII : LES CLAVICULES FOSSILES	308
1. HOMMES ANATOMIQUEMENT MODERNES	308
A . EN VUE SUPÉRIEURE (CRÂNIALE)	308
1) <i>Abri Pataud</i>	308
2) <i>Omo I KSH</i>	309

B. EN VUE POSTÉRIEURE (DORSALE)	310
1) <i>Abri Pataud</i>	310
2) <i>Omo I KSH</i>	310
C. LONGUEUR ET ROBUSTESSE CLAVICULAIRES, EMPREINTE DU LIGAMENT COSTO-CLAVICULAIRE ET GOUTTIÈRE DU SUBCLAVIER	311
1) <i>Abri Pataud</i>	311
2) <i>Omo I KSH</i>	311
D. CONCLUSION	312
2. NÉANDERTALIENS	312
A. COURBURES EN VUE SUPÉRIEURE	312
1) <i>Résultats</i>	312
2) <i>Interprétation</i>	316
B. COURBURES EN VUE POSTÉRIEURE (DORSALE)	317
1) <i>Résultats</i>	317
2) <i>Interprétations</i>	320
C. TYPE DE LA FACETTE ARTICULAIRE ACROMIALE	322
D. ROBUSTESSE CLAVICULAIRE	322
E. LONGUEUR DE LA CLAVICULE	322
1) <i>Résultats</i>	322
2) <i>Interprétations</i>	324
F. INSERTION DU LIGAMENT COSTO-CLAVICULAIRE	324
G. GOUTTIÈRE DU SUB-CLAVIER	325
H. CONCLUSION SUR LA CLAVICULE DES NÉANDERTALIENS	325
3. HOMME DU PLÉISTOCÈNE INFÉRIEUR ET MOYEN	326
A. ARAGO 63	327
B. CHK-B-2-81	327
C. KNM-WT 15 000 ET ATD6-50 (GRAN DOLINA)	328
1) <i>Courbures en vue supérieure (crâniale)</i>	329
2) <i>Courbure en vue postérieure (dorsale)</i>	331
3) <i>Longueur claviculaire, robustesse, angle @, fosse du sub-clavier et empreinte du ligament costo-claviculaire</i>	332
4) <i>Conclusion sur KNM-WT 15000 et ADT6-50</i>	334
D. CONCLUSION SUR LES CLAVICULES DES HOMMES DU PLÉISTOCÈNE	334
4. HOMO HABILIS	336
A. COURBURES EN VUE SUPÉRIEURE (CRÂNIALE)	336
B. COURBURES EN VUE POSTÉRIEURE (DORSALE)	337
C. LONGUEUR ET ROBUSTESSE CLAVICULAIRES	338
D. EMPREINTE DU LIGAMENT COSTO-CLAVICULAIRE	338

E. CONCLUSION SUR LA CLAVICULE OH 48	339
5. AUSTRALOPITHÈQUES	339
6. KNM-BC 3J : <i>PARACOLOBUS CHEMERONI</i>	340
A. COURBURES EN VUE SUPÉRIEURE (CRÂNIALE)	340
B. COURBURES EN VUE POSTÉRIEURE (DORSALE)	341
C. LONGUEUR CLAVICULAIRE ET ROBUSTESSE	341
D. LIGAMENT COSTO-CLAVICULAIRE ET GOUSSIÈRE DU SUBCLAVIER	342
E. CONCLUSION SUR LA CLAVICULE KNM-BC 3J	343
7. <i>PROCONSUL SP.</i>	343
A. RÉSULTATS	343
B. CONCLUSION	345
8. CONCLUSION GÉNÉRALE	345
CHAPITRE VIII : LES HUMÉRUS FOSSILES	348
1. TOUS LES PRIMATES	348
2. LES PRIMATES QUADRUPÈDES	352
A. <i>AEGYPTOPITHECUS ZEUXIS</i>	352
1) <i>Tête humérale</i>	353
2) <i>Les tubercules</i>	354
3) <i>Robustesse de l'humérus sous la tête humérale</i>	354
4) <i>Conclusion</i>	356
B. <i>PLIOPITHECUS VINDOBONENSIS</i>	357
1) <i>Les tubercules</i>	358
2) <i>La tête humérale</i>	359
3) <i>Conclusion</i>	360
C. <i>PARACOLOBUS CHEMERONI</i>	361
1) <i>La tête humérale</i>	361
2) <i>Les tubercules</i>	362
3) <i>Conclusion</i>	363
3. LES PRIMATES NON QUADRUPÈDES (<i>HOMINOIDEA</i>)	363
A. LES AUSTRALOPITHÈQUES	364
1) <i>La tête humérale</i>	364
2) <i>Les tubercules</i>	366
B. KNMER-1473	374
1) <i>La tête humérale</i>	377

2) <i>Les tubercules</i>	377
3) <i>Conclusion</i>	379
C. LES NÉANDERTALIENS	380
1) <i>La tête humérale</i>	380
2) <i>Les tubercules</i>	382
3) <i>Conclusion</i>	383
D. LES HOMMES ANATOMIQUEMENTS MODERNES	385
4. CONCLUSION	386
CHAPITRE IX : SCAPULAS FOSSILES	388
1 . LES HOMMES MODERNES	388
2 . LES NÉANDERTALIENS	389
A . LA CAVITÉ GLÉNOÏDALE	389
1) <i>Indice glénoïdien et type glénoïdien</i>	389
2) <i>Angles d'orientation de la cavité glénoïdale</i>	390
B . LES CARACTÉRISTIQUES DE L'INSERTION DU TRAPÈZE SUR LA SCAPULA	391
C . PROCESSUS CORACOÏDE	392
1) <i>Angle gléno-coracoïde-p et p', angle gléno-coracoïde-3, angle coraco-scapulaire et angle coracoïde proximo-distal</i>	392
2) <i>Indice coracoïdien et indice de robustesse du processus coracoïde</i>	393
3) <i>L'épine de la scapula</i>	394
4) <i>Indices scapulaire, raphosse & infra-épineux</i>	395
5) <i>Angles inférieur, supérieur, médial et latéral</i>	397
6) <i>Indice col-scapula</i>	397
D . CONCLUSION ET REMARQUES SUR LES SCAPULAS NÉANDERTALIENNES	398
3 . LES HOMMES DU PLÉISTOCÈNE	400
4 . AUSTRALOPITHECUS	405
A . LA CAVITÉ GLÉNOÏDALE	405
B . EPINE ET FOSSE INFRA-ÉPINEUSE	406
5 . PARACOLOBUS CHEMERONI	407
6 . PLIOPITHECUS VINDOBONENSIS	408
A . LA CAVITÉ GLÉNOÏDALE	409
B . L'ÉPINE	409
CONCLUSION	414

BIBLIOGRAPHIQUE

429

TABLES DES ILLUSTRATIONS

ANNEXES

INTRODUCTION

INTRODUCTION

INTRODUCTION

INTRODUCTION

Lorsque l'on évoque les origines de l'Homme, on pense en premier lieu aux magnifiques crânes fossiles illustrant les ouvrages de paléontologie humaine et on ne pense pas à tout le squelette qui supporte cette tête. Les restes post-crâniens, bien que beaucoup moins spectaculaires que les crânes, sont tout aussi importants pour comprendre l'histoire de l'Homme et les relations qu'il pouvait entretenir avec le monde extérieur. L'étude systématique du squelette post-crânien des hominidés fossiles a débuté dans les années 80, notamment avec les travaux de Ciochon et *al.* (1976) Senut (1978 ; 1980 a & b ; 1981 ; 1983 ; 1989 a), Stern et *al.* (1983), Tardieu (1983).

Même au sein du squelette post-crânien, certaines régions anatomiques restent peu étudiées. C'est le cas de l'épaule. Cet état de fait est dû à trois facteurs :

- ◆ Les restes fossiles sont peu nombreux, la plupart du temps en mauvais état et d'attribution spécifique douteuse.
- ◆ Les capacités fonctionnelles de l'épaule ne sont pas toujours liées au développement de la bipédie.
- ◆ L'épaule est un complexe plus musculaire qu'osseux. Elle est en effet constituée de plus de vingt muscles et de seulement trois os : clavicule, partie proximale de l'humérus et scapula, que nous allons étudier.

Le connu et l'inconnu de l'épaule : bilan des recherches

L'épaule est un complexe anatomique important dans l'histoire des primates en général et des hominidés en particulier. En effet, ce complexe est le premier maillon de la chaîne articulaire que constitue le membre supérieur, et les capacités de ce dernier dépendent directement de la constitution de l'épaule. L'épaule est donc à l'interface de la locomotion et de la manipulation, car c'est l'articulation qui permet de lier le squelette axial au squelette chiridien.

Au sein des primates actuels, le complexe de l'épaule est connu de façon très inégale en fonction des espèces, notamment du point de vue de l'anatomie comparée. Par ailleurs, les

relations entre morphologie et fonction de la scapula et de la partie proximale de l'humérus ont nettement progressé, notamment de la fin dans les années 70 au début des années 90 avec le développement des études électromyographiques (Larson, 1988 ; Larson *et al.*, 1986, 1987, 1989, 1991, 1992 ; Stern *et al.*, 1976, 1980 a & b ; Tuttle *et al.*, 1974, 1977, 1978 ; Whitehead *et al.*, 1994). Ces travaux montrent l'extrême plasticité fonctionnelle de l'épaule lors de la locomotion chez les primates. Le résultat majeur pouvant être dégagé de ces électromyographies est l'absence de schéma global de l'épaule au sein des primates, comme cela est classiquement admis depuis les travaux d'Inman *et al.* (1944). En d'autres termes il n'est pas possible de déterminer les fonctions possibles des différentes structures de l'épaule chez un primate connaissant précisément celles de l'Homme. L'étude d'Inman *et al.* (1944) sur l'épaule humaine a servi, et sert encore, de fondement à de nombreux travaux sur la fonction des constituants osseux de l'épaule, et particulièrement de la scapula. Ainsi, beaucoup d'interprétations réalisées à partir des structures osseuses de l'épaule, notamment les travaux d'Asthon *et al.* (1964 ; 1965 a & b), Oxnard (1968 c) et Oxnard *et al.* (1969), doivent être reconsidérées. Les études électromyographiques ont amené différents auteurs, notamment Larson (1988) et Larson *et al.* (1986 ; 1987 ; 1989 ; 1992 et 1991) à revoir certaines interprétations fonctionnelles. Cependant, beaucoup de travail reste à faire car la majeure partie de ces révisions ne concernent que des « morceaux » de la scapula et de la partie proximale de l'humérus. En dehors du travail de Rose (1989) il n'existe pas, à notre connaissance, d'étude récente considérant l'épaule dans sa globalité. Ce dernier auteur s'est focalisé sur la morphologie de la tête humérale et de ses relations avec la cavité glénoïdale. La morphologie claviculaire et ses fonctions probables restent peu ou pas connues. Il existe peu de travaux dans la littérature concernant, soit l'anatomie comparée de la clavicule des primates (Schultz, 1930 ; Olivier, 1954), soit sa fonction (Jenkins, 1974 ; Jenkins *et al.*, 1978). Il y a donc une disparité importante dans la connaissance des différentes parties du complexe de l'épaule chez les primates actuels.

Chez les primates fossiles le complexe de l'épaule est encore plus mal connu et le plus souvent considéré comme identique à celui des primates actuels les plus proches morphologiquement. La méconnaissance de ce complexe chez les fossiles vient des lacunes importantes qui subsistent chez les primates modernes et de la pauvreté des restes fossiles. En outre, la plupart des travaux portant sur l'épaule des hominidés fossiles concernent la scapula

ou l'humérus et plus rarement les deux considéré en un ensemble. La clavicule n'est que rarement associée à ces études (Heim, 1982 a, Vandermeersch et *al.*, 1995). Il n'existe pas de travaux sur les clavicules fossiles, en dehors de leurs descriptions, qui sont le plus souvent sommaires. Par ailleurs, les quelques travaux portant sur le membre supérieur fossile sont pratiquement toujours associés à un groupe précis d'hominidés, tels que les néandertaliens (Churchill et *al.* 1990 ; Heim, 1982 a & b ; Trinkaus, 1977 & 1989 ; Trinkaus & *al.*, 1991) ou les australopithèques (Senut, 1978, 1981). Peu de travaux considèrent une structure anatomique dans son ensemble, telle que l'épaule, à travers une vision « chronologique » comme cela est présentée ici. Notre étude porte sur des restes fossiles allant d'*Aegyptopithecus zeuxis* aux néandertaliens, ce qui permet d'apprécier l'évolution des différentes structures osseuses au sein de notre ordre.

L'étendue chronologique des pièces fossiles étudiées est grande, étant donné la pauvreté et l'état fragmentaire des restes concernant l'épaule. A cela s'ajoute la difficulté de consulter les pièces fossiles ou leurs moulages ce qui diminue d'autant les pièces pouvant être étudiées. Les restes les plus nombreux sont évidemment ceux des néandertaliens et des hommes anatomiquement modernes.

Objectifs

Le but de ce travail est donc de déterminer, à partir de variables préalablement définies, quelles sont les différences et les similitudes, pour chaque os, entre les espèces de notre échantillon. Des interprétations fonctionnelles, architecturales et diagnostiques sont alors envisagées et discutées en fonction des résultats issus de la littérature. L'épaule étant à l'interface entre la locomotion et la manipulation, elle est indispensable à la compréhension de notre histoire et de l'acquisition de la bipédie. Nous insisterons plus particulièrement sur la clavicule, car c'est l'os de l'épaule qui a été le moins étudié. Il existe, à notre connaissance, peu de travaux de synthèse sur l'épaule et aucune ne sont récentes (Schultz, 1930 ; Miller, 1932 ; Asthon et *al.*, 1963, Oxnard et *al.*, 1969 ; Corruccini et *al.*, 1976 a). Les études actuelles ne concernent à chaque fois que quelques structures sur l'un des trois os de l'épaule. Notre étude est une tentative de synthèse, dont le but est de mieux appréhender la position des trois os les uns par rapport aux autres et ainsi proposer, dans certains cas, de nouvelles interprétations fonctionnelles.

Ce travail se divise en deux grandes parties :

- ◆ Les primates actuels
- ◆ Les fossiles

Chacune de ces deux parties se décompose en plusieurs chapitres, correspondant à l'analyse des trois os de l'épaule.

Afin que le travail que nous proposons sur le complexe de l'épaule soit complet, il nous a semblé nécessaire de réaliser une synthèse bibliographique (non exhaustive) sur ce complexe. Cela permet entre autres de :

- ◆ Mettre en évidence les lacunes concernant cette région anatomique et présenter une vue d'ensemble de ce complexe au sein de notre ordre.
- ◆ Alléger la lecture du manuscrit. En effet, au cours de ce travail les renvois au chapitre II « Rappels Anatomiques » seront fréquents.

Par ailleurs, une telle synthèse ne présente pas, à notre connaissance, d'équivalent actuel. Dans ce chapitre, l'anatomie musculaire des callitrichidés sera aussi présentée, car ils permettent d'éviter bien souvent, par leurs caractères, des raccourcis trop rapides lorsque l'étude se limite aux cercopithécidés et aux hominidés.

Quelques remarques

Les variables seront toujours présentées, dans le texte, sous leur nom complet. Dans certains tableaux, le manque de place nécessite l'utilisation des abréviations. Afin que le texte reste clair, sans avoir toujours à revenir au chapitre I « Matériels et Méthodes », une feuille de format A3, à la fin du volume, permet de retrouver la signification des différentes abréviations ainsi que les principales définitions.

La nomenclature des australopithèques est complexe et de nombreuses divergences existent entre les auteurs. Par ailleurs, il existe aussi un problème de priorité des noms (Senut, 1995). Nous ne distinguerons pas les formes robustes car aucun reste scapulaire ne leur est attribué. Au sein des formes graciles nous distinguerons *Australopithecus afarensis* et

Australopithecus africanus. Les premiers, plus anciens, proviennent d'Afrique de l'Est et les seconds, plus récents d'Afrique du Sud. Il faut cependant garder présent à l'esprit que l'espèce *Australopithecus afarensis* n'est sans doute pas valide et semble être constituée de deux espèces distinctes (Bacon, 1995 ; Senut, 1978, 1981 ; 1996 ; Senut et *al.*, 1985), bien que certains auteurs, tel que Mc Henry (1986), attribuent ces différences à un dimorphisme sexuel très important.

De même, nous regrouperons sous l'appellation hommes du Pléistocène tous les restes attribués au genre *Homo* daté du Pléistocène Moyen et Inférieur sans faire de distinction entre les différentes espèces. Les néandertaliens ne sont pas inclus dans cette définition. Les restes scapulaires du Pléistocène Inférieure et Moyen sont très pauvres et ne permettent pas de différencier les groupes humains.

Il est difficile de trouver, dans les collections, des épaules désarticulées complètes de primates. Ainsi, dans la mesure du possible l'échantillon de chacun des trois os a été augmenté par l'apport de pièces isolées. En outre, le nombre élevé de taxons étudiés dans ce travail (dix précisément), associé au fait que tous les os de l'épaule sont analysés, limite le nombre d'individus présentés dans l'échantillon. Dans la mesure du possible, une trentaine d'individus ont été choisis pour chaque espèce. Cependant, le faible nombre d'individus existant dans les collections pour certaines espèces, en limite la représentation.

BASE DE L'ÉTUDE

CHAPITRE I

CHAPITRE II

CHAPITRE I : MATÉRIELS ET MÉTHODES

Ce travail repose sur l'étude morphométrique des trois structures osseuses constituant l'épaule : clavicule, scapula et extrémité proximale de l'humérus. Les résultats obtenus seront ensuite analysés et des interprétations fonctionnelles et architecturales seront proposées.

1. QUELQUES DÉFINITIONS

Dans ce mémoire quelques termes sont empruntés directement à l'anglais car ils ne présentent pas d'équivalent français, d'autres sont fréquemment employés, mais leur définition est variable selon les auteurs. Ainsi, ces termes sont utilisés dans ce mémoire avec les définitions ci-dessous.

- ◆ **Angulation** : Néologisme qui, dans ce travail, est défini comme étant la mesure de l'angle entre deux droites, ou segments de droites, préalablement définis.
- ◆ **Bonobo ou chimpanzé nain** : *Pan paniscus*
- ◆ **Brachiation** : Anglicisme qui décrit les déplacements suspendus, associés à un balancement alterné des membres supérieurs afin de saisir un nouveau support. C'est le mode de déplacement caractéristique des gibbons. La brachiation du gibbon, lorsqu'elle est très rapide, peut présenter une phase où l'animal n'est plus en contact avec le moindre support.
- ◆ **Chimpanzé commun** : *Pan troglodytes*
- ◆ **Grand singe** : Groupe constitué par les gorilles, les deux espèces de chimpanzés et les orangs-outans.
- ◆ **Fist walking** : Terme anglo-saxon définissant le déplacement des orangs-outans au sol. C'est un déplacement quadrupède sur les poings, qui ne correspond pas au knuckle walking.
- ◆ **Knuckle walking** : Terme anglo-saxon définissant le déplacement au sol des gorilles et des chimpanzés. C'est une marche quadrupède sur l'articulation des phalanges antérieures repliées (Tuttle, 1969).

2. MATÉRIÉL ÉTUDIÉ

A. PIÈCES ACTUELLES

L'étude de l'épaule ne porte que sur un nombre limité de primates actuels, choisis pour leur place dans la phylogénie ainsi que pour leur mode locomoteur dominant. Le choix des espèces en fonction de leur mode de locomotion est toujours sujet à caution car tous les individus d'une espèce donnée de primates peuvent se déplacer de manières très diverses en fonction des facteurs environnementaux et des préférences individuelles (Stern et al. 1973). De même Senut (1989 b; p 117) fait remarquer que « la variété des types de locomotion, que ce soit au sein de l'ordre ou que ce soit au sein de la même espèce, est unique chez les Mammifères ». Cependant il est possible de constater des différences entre les espèces ci-dessous (Tableau I-1).

Tableau I-1: Effectif du matériel ostéologique étudié

	Scapula	Clavicule	Humérus	Epaule complète
<i>Homo sapiens sapiens</i> (1)	29	33	25	24
<i>Pan troglodytes</i> (2 ; 3 ; 4)	30	26	33	23
<i>Pan paniscus</i> (3)	19	19	18	18
<i>Gorilla gorilla</i> (2 ; 4)	38	33	37	24
<i>Pongo pygmaeus</i> (2 ; 4)	23	24	20	17
<i>Hylobates lar</i> (2 ; 4)	8	10	7	6
<i>Hylobates concolor</i> (2 ; 4)	7	8	7	7
<i>Hylobates sp.</i> (2 ; 4)	18	22	17	14
<i>Papio hamadryas</i> (2 ; 3 ; 4)	25	28	29	23
<i>Colobus sp.</i> (2 ; 3 ; 4)	25	25	21	20
<i>Procolobus sp.</i> (2 ; 3 ; 4)	19	19	19	19
<i>Ateles sp</i> (2 ; 4)	12	9	12	9

Les numéros indiquent les laboratoires où ce matériel a été étudié : (1) Laboratoire d'Anthropologie Biologique du Musée de L'Homme, (2) Laboratoires d'Anatomie Comparée, des Mammifères et Oiseaux du Muséum National d'Histoire Naturelle, (3) Musée Royal d'Afrique Centrale de Tervuren et (4) Mammals Group, Natural History Museum de Londres.

La classification des primates pose encore un certain nombre de problèmes. J'utilise ici la classification établie par Groves (1993 a) dans *Mammal species of the World*. Certains

points de cette classification, sujets à discussion, seront examinés au cours des chapitres qui suivent.

Le faible nombre d'individus disponibles dans certains genres nous a amené à regrouper différentes espèces. C'est le cas chez *Colobus*, *Procolobus*, *Ateles*, *Papio* et *Hylobates*. Actuellement les gibbons sont regroupés en un seul genre : *Hylobates*, qui se divise en trois sous-genres *Hylobates s. str.*, *Nomascus* et *Symphalangus*. Au sein de chacun des deux premiers sous-genres, les seuls dont nous ayons des spécimens, les espèces présentent un taux d'hybridation élevé avec descendance viable et fertile (Groves, 1993 b). Il est cependant impossible de regrouper ces trois sous-genres en trois espèces, car l'hybridation n'a lieu qu'aux frontières géographiques des aires de répartition de chacune des espèces (Groves, 1993 b) et n'affecte jamais une population dans son ensemble. Aussi, dans cette étude, nous ne distinguerons pas les différentes espèces d'*Hylobates Nomascus* et d'*Hylobates Hylobates*, qui seront regroupées sous les nominations respectives d'*Hylobates (Nomascus) concolor* et d'*Hylobates (Hylobates) lar*. Le nombre de pièces correspondant à ces deux espèces est supérieur à celui attribué à *Hylobates (Hylobates) lar* et à *Hylobates (Nomascus) concolor*, car certains individus n'ont été déterminés qu'au genre.

Groves (1993 a) regroupe tous les *Papio* en une seule espèce : *Papio hamadryas*, ce qui est actuellement très critiqué. Cependant le faible nombre d'individus disponibles, ainsi que les problèmes de nomenclature associés à ce taxon, font que le regroupement en une seule espèce est nécessaire.

Dans la mesure du possible, les pièces étudiées proviennent d'individus sauvages. Des pièces provenant d'individus captifs n'ont été utilisées que dans le cas où le nombre de spécimens était faible.

Dans ce travail la nomenclature anatomique internationale (*Nomina Anatomica*, 1977) est utilisée.

B . PIÈCES FOSSILES

Les pièces fossiles sont présentées selon leur appartenance taxonomique. Pour chaque taxon, les pièces étudiées sont classées chronologiquement.

Les sites où ces pièces ont été découvertes, sont reportés sur la carte ci-dessous (Figure I-1).

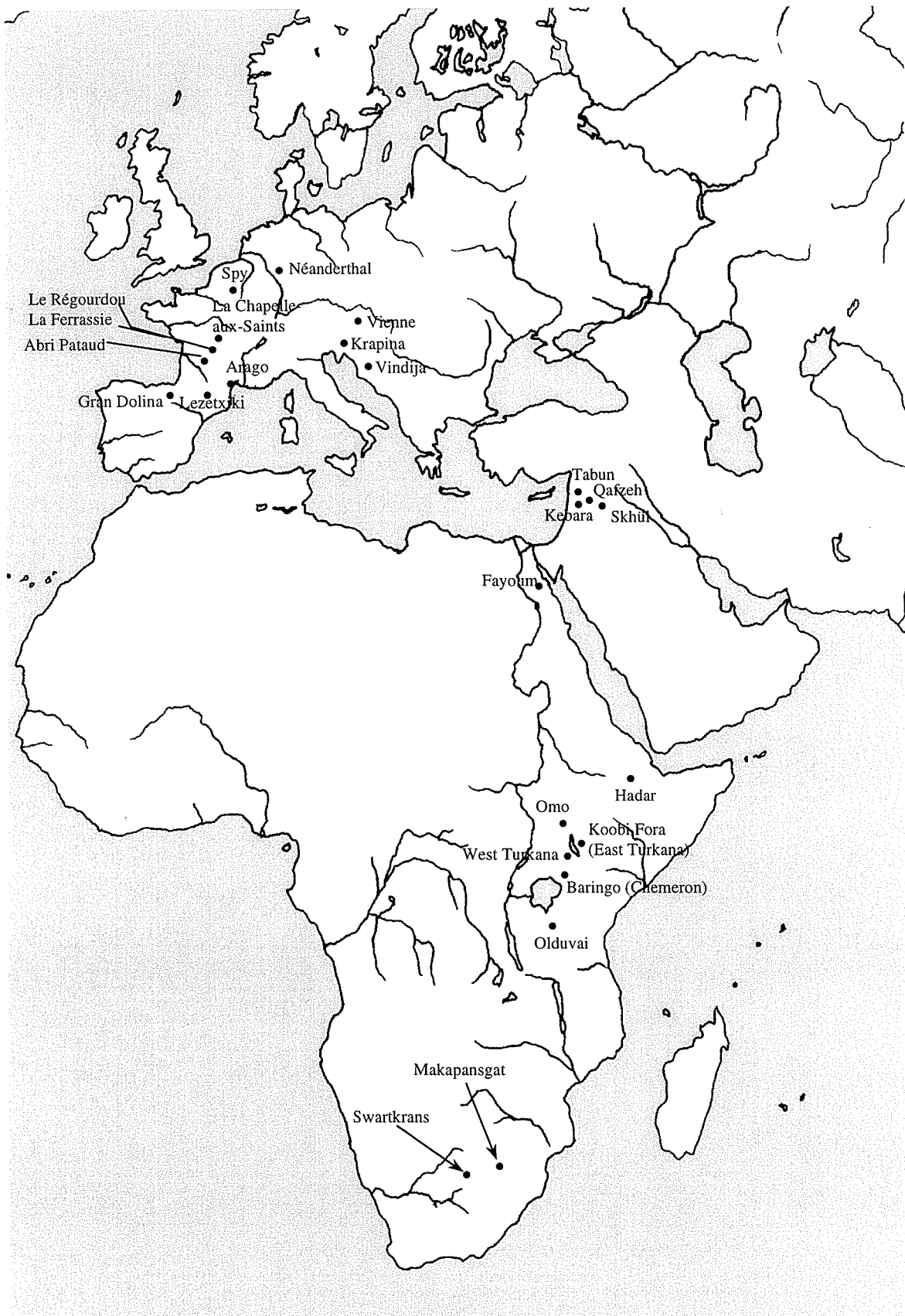


Figure I-1: Localisation géographique des sites ayant fourni les pièces étudiées dans ce travail. Seul le site de Zhoukoudian (Chine) n'est pas représenté

1) Les fossiles humains ou presque

Tableau I-2 : Pièces fossiles étudiées ainsi que leur âge probable et leur lieu de découverte. Les pièces suivies du symbole « • » correspondent aux originaux.

<i>Espèce / n° d'inventaire</i>	Nature des pièces	Datation	Aires géographiques
<i>Homo sapiens sapiens</i>			
- Abri Pataud	clavicule •		Europe occidentale (France)
- Cro-Magnon n°1	humérus gauche •		Europe occidentale (France)
- Combe-Capelle	humérus gauche •		Europe occidentale (France)
	humérus droit	Pléistocène supérieur	
	scapula gauche		
- Qafzeh 9	clavicule gauche		Proche-Orient (Israël)
	humérus droit		
- Qafzeh 8	humérus droit		Proche-Orient (Israël)
- Skhul IV	humérus gauche		Proche-Orient (Israël)
- Omo I KSH	clavicule gauche		Vallée de l'Omo (Ethiopie)
néandertaliens			
- Régourdou	clavicules droite et gauche humérus droit		Europe occidentale (France)
- Kebara	clavicules droite et gauche scapulas droite et gauche		Proche-Orient (Israël)
- La Ferrassie I	clavicules droite et gauche • humérus droit et gauche • scapulas droite et gauche •		Europe occidentale (France)
- Krapina 4	clavicule gauche	Pléistocène supérieur	Europe centrale
- Néanderthal	clavicule droite humérus droit scapula droite		Europe occidentale (Allemagne)
- La Chapelle-aux-Saints	humérus • clavicule gauche •		Europe occidentale (France)
- Tabun I	humérus droit et gauche • scapula gauche •		Proche-Orient (Israël)
- Spy	humérus • scapulas droite et gauche •		Europe occidentale (Belgique)
- Lezetxiki	humérus droit		Europe occidentale (Espagne)
- Vindija	scapula gauche		Europe centrale
<i>Homo erectus</i>			
- Arago 63	clavicule droite •	Pléistocène inférieur et moyen	Europe (France)
- Gran Dolina ATD6-50	clavicule droite		Europe (Espagne)
- Zhoukoudian : Chk-B-2-81	clavicule gauche		Asie (Chine)
- KNM-WT 15 000	clavicules droite et gauche humérus droit scapulas droite et gauche		Afrique (Kenya)
<i>Homo habilis</i> :		Limite Pliocène / Pléistocène	
- OH 48	clavicule gauche		Afrique (Tanzanie)
<i>Australopithecus africanus</i>			
- Sts7	humérus droit	Pliocène supérieur	Afrique (Afrique du Sud)
- Omo 119-2710	humérus gauche		Afrique (Ethiopie)
- Omo 119-2718	humérus gauche		
- MLD 20	clavicule droite		
<i>Australopithecus afarensis</i>			
- AI-333-107	humérus droit	Pliocène supérieur	
- AI-333-87	humérus gauche		
- AI-288-1	humérus droit et gauche scapula droite		Afrique (Ethiopie)

2) Les primates non humains

Tableau I-3 : Pièces fossiles non humaines étudiées ainsi que leur âge probable et leur lieu de découverte. Les pièces suivies du symbole « • » correspondent aux originaux.

<i>Espèce / n° d'inventaire</i>	nature des pièces	datation	aires géographiques
<i>Aegyptopithecus zeuxis</i>	humérus gauche	30 Ma (Oligocène inférieur)	Afrique (Egypte, Fayoum)
<i>Proconsul sp.</i> - Omo B-216 - M.19535	clavicule droite clavicule droite	23-17 Ma (Miocène inférieur)	Afrique de l'Est
<i>Pliopithecus vindobonensis</i> - Individu II	humérus droit scapula droite	10 à 17 Ma (Miocène moyen et supérieur)	Eurasie (Bassin de Vienne)
Hominoïde sp. - KNMER 1473	humérus droit	2,44 Ma (Pliocène supérieur)	Afrique de l'Est (Lac Turkana, Kenya)
<i>Paracolobus chemeroni</i> - KNM-BC 3	clavicule gauche humérus gauche scapula droite	1,88 Ma (Limite Pliocène / Pléistocène)	Afrique de l'Est (Kenya, Lac Baringo)

3 . MÉTHODE

Pour réaliser cette étude, une analyse métrique a été effectuée en utilisant une approche géométrique. Chaque os est mesuré avec un pied à coulisse et / ou un dioptographe. Certaines de ces valeurs sont ensuite regroupées afin de calculer des indices. La plupart des fossiles étudiés, moulages ou originaux, proviennent des collections de l'Institut de Paléontologie Humaine, du Laboratoire d'Anthropologie du Musée de l'homme et du Laboratoire d'Anthropologie de la Faculté Nord de Marseille. Les autres proviennent du Musée Royal de Sciences Naturelles de Bruxelles (Belgique) et du « Paleontological Group, Natural History Museum » (Londres).

Tous les indices calculés ont été saisis dans une base de données de type « Excel » présentée en annexe III.

A . ANALYSES STATISTIQUES

Les analyses statistiques sont réalisées avec l'aide du logiciel S.A.S. 6.11[®] (Statistical Analysis System) pour WINDOWS[®], et les résultats exportés dans EXCEL 6[®], par l'intermédiaire de fichiers de type « text », pour l'analyse graphique. Les graphiques obtenus sont « collés » dans POWERPOINT[®] afin de pouvoir y insérer des annotations.

Les paramètres statistiques classiques (moyenne, écart-type) sont regroupés par espèce et présentés dans le texte.

Deux types d'analyses statistiques sont utilisées dans ce travail :

- des analyses univariées : ANOVA et tests de Student (test-t), afin de tester la répartition des données pour chaque variable (Tableaux en annexe).
- des analyses multivariées : Analyse en Composantes Principales (ACP)

Analyse en Composantes Principales

L'ACP est calculée à partir des matrices de covariances des variables utilisées pour l'analyse. Elle permet, pour un ensemble important de données, d'en résumer l'information et de définir des ressemblances entre individus ou de représenter des corrélations entre variables. Dans ce dernier cas, ce sont des matrices de corrélation qui sont utilisées. Ces résultats sont traduits sous forme graphique et correspondent à des projections dans des plans particuliers. Les graphiques sont réalisés dans EXCEL[®] après exportation des matrices de projection obtenues dans S.A.S.[®]. Les valeurs et les vecteurs propres sont donnés en annexe.

Lors des analyses multivariées, des variables quantitatives (d'unités différentes) et des variables qualitatives sont utilisées. Pour palier ce problème, chaque variable est divisée en un nombre égal de sous-variables (modalités) selon la formule de Sturge :

$$M = 1 + 3,3 \cdot \text{Log } n \quad \text{avec } n : \text{nombre d'individus}$$

$$M : \text{nombre de modalités}$$

Puis, avec la procédure RANKE du Logiciel SAS[®] chaque individu est, pour chaque variable, placé dans la modalité qui lui correspond, de telle manière que chaque modalité contienne à peu près le même nombre d'individus. Cela permet de limiter l'effet des valeurs aberrantes qui pourraient perturber les analyses statistiques.

Graphiques

Deux types de graphiques seront systématiquement utilisés : les diagrammes à moustaches (Figure I-2) et les projections dans des plans appropriés des résultats des analyses multivariées. En fonction des nécessités, d'autres graphiques, comme les diagrammes de fréquences, seront aussi utilisés.

Valeur de la variable

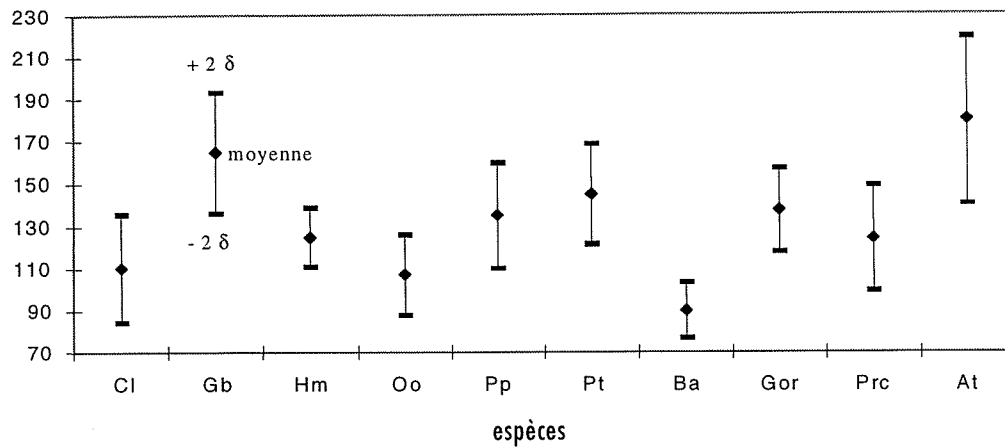


Figure I-2 : Exemple de diagramme à moustaches, Cl : Colobe ; Gb : Gibbon ; Hm : Homme ; Oo : Orang-outan ; Pp : Bonobo ; Pt : Chimpanzé commun ; Ba : Babouin ; Gor : Gorille ; Prc : Procolobe et At : Atèle ; δ : Ecart-type

B . LES CARACTÈRES CLAVICULAIRES

La clavicule est un os de morphologie très variable au sein d'une même espèce. Cependant certains critères fournissent des informations importantes sur la ceinture scapulaire ainsi que sur la locomotion. La majorité des mesures ne se fait pas directement sur l'os, mais après projection sur deux plans perpendiculaires à l'aide d'un dioptographe.

1) Les plans

Le premier plan peut être assimilé à la vue supérieure, ou vue crâniale¹ (**plan 1**). Pour cela la clavicule est posée sur sa face inférieure (caudale) de telle manière que la courbure externe soit maximale.

Le second plan peut être assimilé à la vue postérieure, ou vue dorsale (**plan 2**). Il est perpendiculaire au premier.

2) Les variables

Les variables claviculaires sont décrites une à une, avant d'être regroupées dans un tableau synthétique (Tableau I-4, p. 32).

¹ Le terme « supérieur » correspond à une définition liée à l'anatomie humaine. Au contraire le terme « crânial » est plus une définition en rapport avec l'anatomie comparée. Ce travail étant en rapport avec l'homme, les termes définissant les orientations seront pris par rapport à l'anatomie humaine. Cependant, les termes liés à l'anatomie comparée seront rappelés régulièrement entre parenthèses.

➤ Les courbures

Les courbures claviculaires projetées dans deux plans perpendiculaires se décomposent en quatre courbures élémentaires, soit deux par plan (Figure I-3).

Vue supérieure (crâniale) :

- la courbure acromiale correspond à la **courbure externe** (CBEXT).
- la courbure sternale correspond à la **courbure interne** (CBINT).

Vue postérieure (dorsale) :

- la courbure acromiale correspond à la **courbure inférieure** (CBINF),
- la courbure sternale correspond à la **courbure supérieure** (CBSUP).

Les courbures sont calculées d'après la méthode d'Olivier (1951 a). Cette méthode estime l'arc de courbure moyen en calculant le rapport entre la corde de la courbure et sa hauteur. L'arc de la courbure externe moyen, par exemple, est déterminé ainsi : $e / h \times 100$ (Figure I-3).

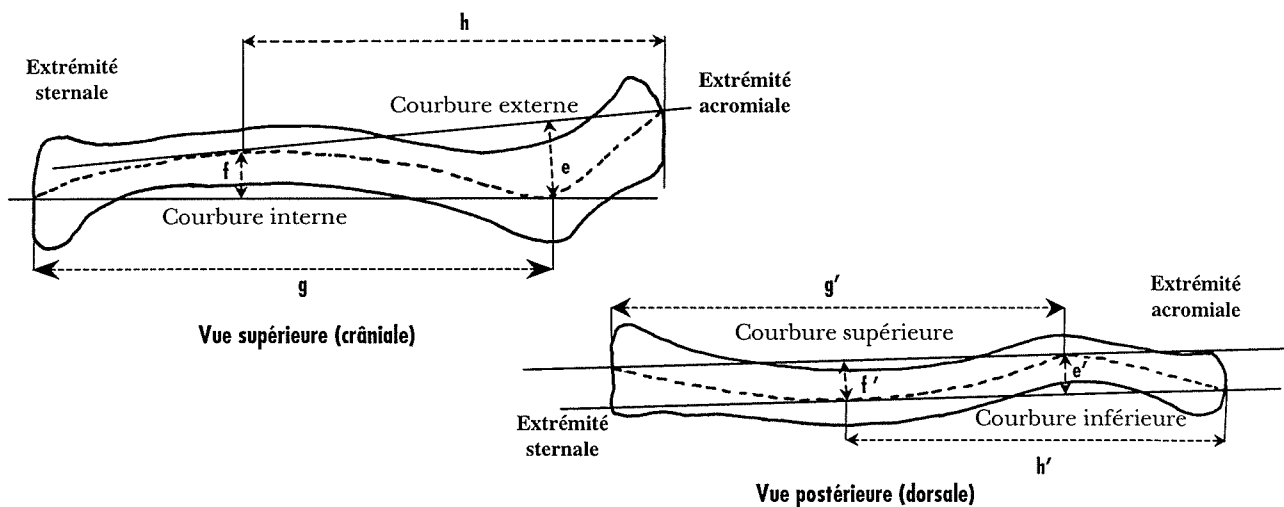


Figure I-3 : Détermination des arcs de courbures. Clavicule droite de *Pan troglodytes*.

➤ Angle entre l'articulation acromiale et le grand axe claviculaire (ANGLE @)

C'est l'angle (Figure I-4) entre :

- le grand axe de la facette articulaire acromiale

- l'axe passant par l'extrémité sternale et par le milieu de la facette articulaire acromiale.

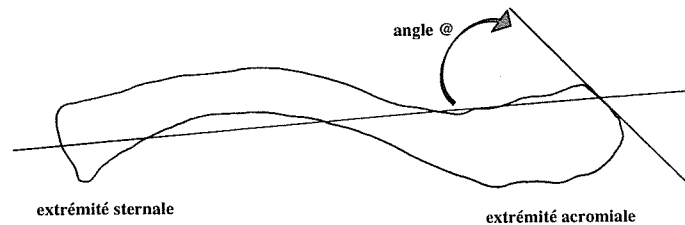


Figure I-4 : Mesure de l'angle @

Cet angle est déterminé, après projection dans le plan 1, à l'aide d'un rapporteur d'angle.

➤ **La robustesse claviculaire (RB)**

Cette variable est calculée en utilisant le périmètre (P) de la clavicle en son milieu.

$$RB \equiv P / \text{longueur totale de la clavicle}$$

Le périmètre central (P) est calculé, en estimant qu'il se rapproche d'une ellipse. Les axes **El** et **Em** de cette ellipse sont mesurés respectivement dans les plans 1 et 2, comme étant les segments de droites passant par le centre de la clavicle et perpendiculaires à la tangente de l'arc de courbure. L'unique intérêt de cette méthode est de diminuer le nombre de manipulations lors des mesures.

Le périmètre d'une ellipse est : $P \equiv 2\pi\sqrt{((a^2 + b^2) / 2)}$ où a et b sont les demi-grands axes.

➤ **La longueur claviculaire**

La longueur claviculaire peut être estimée de quatre manières différentes : la longueur absolue, les indices claviculo-huméral, claviculo-scapulaire et coraco-claviculaire.

***Longueur claviculaire absolue (LGTOTAL)**

Cette variable se mesure directement sur la clavicle. La longueur claviculaire est la longueur maximale de la clavicle, mesurée avec un pied à coulisse, entre ses extrémités sternale et acromiale, à la manière de Schultz (1937),

Trois indices peuvent être calculés avec cette variable afin de limiter l'effet de taille : l'indice claviculo-huméral, l'indice claviculo-scapulaire et l'indice claviculo-coracoïdien.

***Indice claviculo-huméral (CLHUM)**

hm : longueur de l'humérus
(voir paragraphe C-1 ; p. 33)

$$\text{CLHUM} = \text{LGTOTAL} / \text{hm} \times 100$$

(Broca, 1862)

***Indice claviculo-scapulaire (CLAB)**

(AB) : longueur scapulaire
(voir paragraphe D-2 ; p. 36)

$$\text{CLAB} = \text{LGTOTAL} / (\text{AB}) \times 100$$

(Asthon et al., 1964)

***Indice claviculo-coracoïdien (RUCL)**

(RU) : longueur du
processus coracoïde (voir
paragraphe D-2 ; p. 36).

$$\text{RUCL} = (\text{RU}) / \text{LGTOTAL} \times 100$$

(Martin et al., 1939)

➤ **Type d'articulation acromiale (TYPACR)**

C'est la position de la facette articulaire acromiale par rapport à l'extrémité latérale de la clavicule (Figure I-5). Il existe trois types distincts :

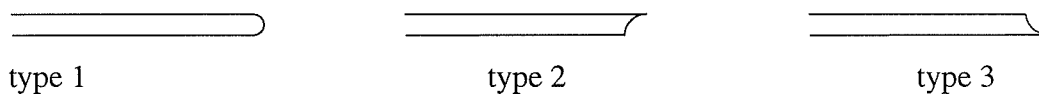


Figure I-5 : Schéma des trois types d'articulation acromiale

- type 1 : la facette est perpendiculaire à l'extrémité acromiale. Les faces inférieure et supérieure sont de même longueur.

- type 2 : la facette est oblique et regarde vers le bas. La face supérieure est plus longue que la face inférieure.

- type 3 : la facette est oblique et regarde vers le haut. La face supérieure est plus courte que la face inférieure.

➤ **Gouttière du subclavier (SSCL)**

Cette variable ainsi que la suivante sont qualitatives. La variable SSCL prend en compte la présence ou l'absence de cette gouttière sur la face inférieure de la clavicule.

➤ **Empreinte de l'insertion du ligament costo-claviculaire (LGRHOM)**

Cette variable traduit la présence ou l'absence de l'empreinte du ligament costo-claviculaire à l'extrémité sternale de la clavicule.

3) Tableau récapitulatif des variables claviculaires

Tableau I-4 : Synthèse des variables claviculaires.

Nom de la variable	Méthode de calcul	Auteur
QUANTITATIVES		
Courbure externe : CBEXT	Hauteur de la corde / longueur de la corde : $e / h \times 100$	Olivier, 1951 a
Courbure interne : CBINT	Hauteur de la corde / longueur de la corde : $f / h \times 100$	Olivier, 1951 a
Courbure inférieure CBINF	Hauteur de la corde / longueur de la corde : $e' / h' \times 100$	Olivier, 1951 a
Courbure supérieure : CBSUP	Hauteur de la corde / longueur de la corde : $f' / g' \times 100$	Olivier, 1951 a
Angle @	Angle entre l'articulation acromiale et le grand axe claviculaire	
Robustesse claviculaire : RB	Périmètre au milieu / longueur totale	
Longueur claviculaire absolue : LGTOT	Longueur maximale entre les extrémités acromiale et sternale	Schultz, 1930
Indice claviculo-huméral : CLHUM	Longueur claviculaire / longueur humérale $\times 100$	Broca, 1862
Indice claviculo scapulaire : CLAB	Longueur claviculaire / longueur scapulaire $\times 100$	Asthan et al., 1964
Indice coraco-claviculaire : RUCL	Longueur coracoïde / longueur claviculaire $\times 100$	Martin et al., 1939
QUALITATIVES		
Type acromial : TYPACR	Type I, type II, type III	
Gouttière du subclavier : SSCL	Présence / absence	
Empreinte lig. costo-claviculaire : LGRHOM	Présence / absence	

C . LES CARACTÈRES HUMÉRAUX

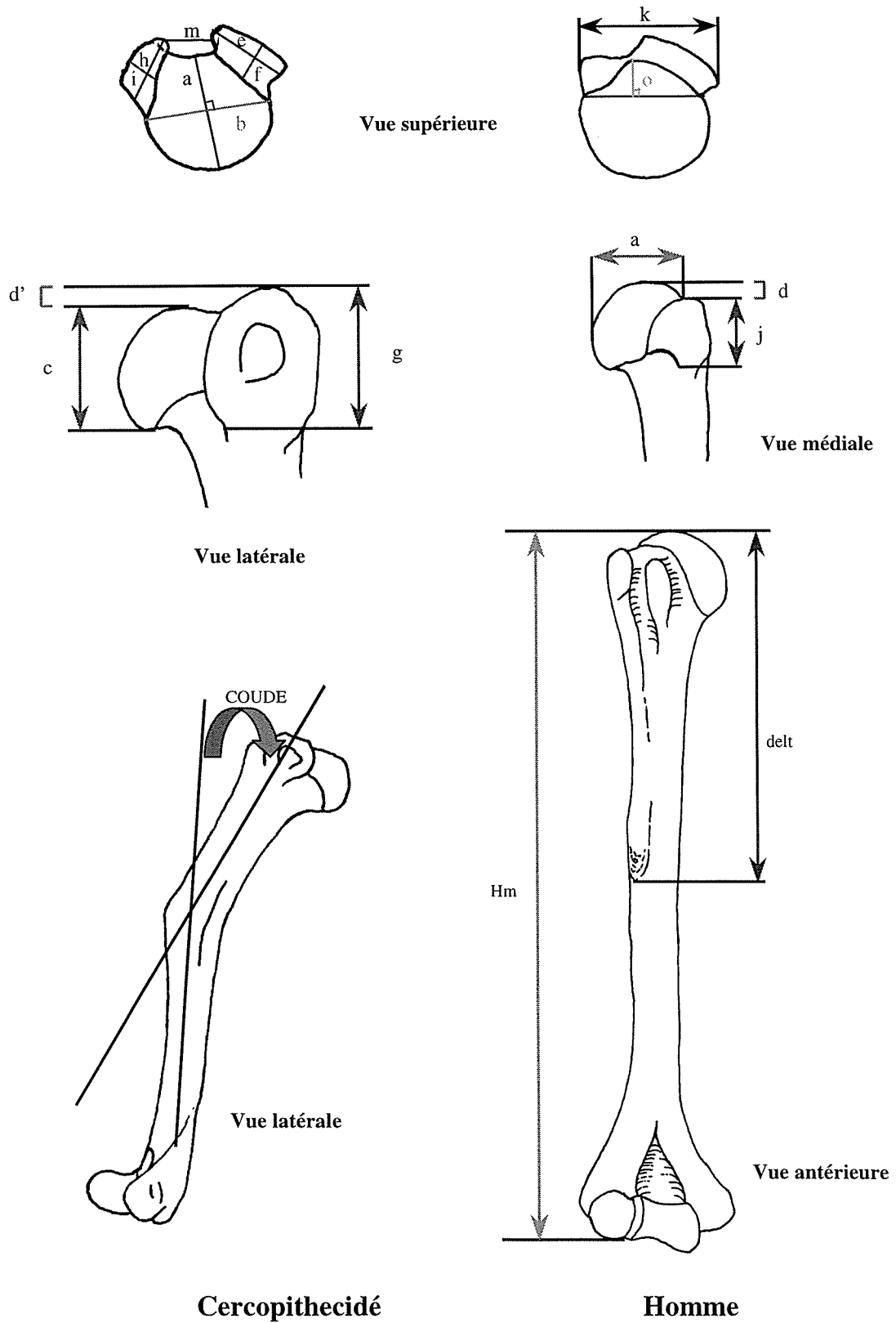
Contrairement à la scapula et à la clavicule, les mesures sur cet os sont réalisées directement, soit avec un pied à coulisse, soit à l'aide d'un goniomètre dont la précision est respectivement de 0,5 mm et de 0,5°.

1) Les caractères mesurés

Les caractères mesurés seront ensuite intégrés dans des indices avant d'être analysés afin d'éliminer le facteur taille (Tableau I-5 ; Figure I-6 ; p. 34).

Tableau I-5 : Caractères mesurés sur l'extrémité proximale et sur la diaphyse humérale.

Caractères	Définitions
Tête humérale	
Longueur a	axe d'allongement maximum passant par le sillon intertuberculaire. Par convention il sera nommé : diamètre antéro-postérieur maximum
Longueur b	axe d'allongement maximum perpendiculaire à l'axe précédent. Par convention il sera nommé : diamètre médio-latéral maximum
Longueur c	diamètre proximo-distal maximum
Longueur o	de la gouttière bicipitale à une ligne imaginaire joignant les extensions maximales des tubercules. Longueur O est perpendiculaire à cette ligne imaginaire (Corruccini et al., 1976 a)
Tubercule majeur	
Longueur e	longueur maximale du tubercule
Longueur f	largeur maximale, perpendiculaire à e.
Longueur g	hauteur maximale du tubercule
longueur d'	hauteur entre le point le plus élevé du tubercule et la tête humérale. Cette mesure est négative si le tubercule est en-dessous de la tête humérale et positive dans le cas contraire (Rose, 1989)
Tubercule mineur	
Longueur h	longueur maximale du tubercule
Longueur i	largeur maximale, perpendiculaire à h
Longueur j	hauteur maximale du tubercule
Longueur d	hauteur entre le point le plus élevé du tubercule et la tête humérale. Cette mesure est négative si le tubercule est en-dessous de la tête humérale et positive dans le cas contraire (Rose, 1989)
Longueur h'	longueur maximale de l'empreinte de l'insertion du subscapulaire sur ce tubercule
Longueur j'	hauteur entre les deux points extrêmes de l'empreinte du subscapulaire sur ce tubercule
----- Chez les hominoïdes et les atèles la morphologie du petit tubercule entraîne $h' = h$ et $j' = j$	
Tubercules majeur et mineur	
Longueur k	distance maximale entre les tubercules majeur et mineur, de telle manière que les branches du pied à coulisse soient parallèles au plan défini par la vue proximale
Longueur m	largeur minimale du sillon intertuberculaire
Diaphyse humérale	
Longueur diam	diamètre le plus petit de la diaphyse humérale au col de l'humérus
Longueur hm	longueur humérale totale, les mesures sont prises entre le sommet de la tête humérale et la zone capitulo-trochléaire
Longueur delt	longueur entre le sommet de la tête humérale et le point le plus distal de l'empreinte de l'insertion du deltoïde



Cercopithecidé

Homme

Figure I-6 : Schéma représentant les mesures humérales

La longueur humérale n'est pas mesurée classiquement (Martin et *al.*, 1928). Elle est déterminée entre le sommet de la tête humérale et la zone capitulo-trochléaire (Figure I-6). La longueur humérale ainsi mesurée a plus de probabilités de pouvoir être réalisée chez un fossile, car il est plus fréquent qu'une fosse soit conservée qu'un relief.

2) Les variables

Afin de limiter les effets de la taille lors des analyses statistiques, les caractères métriques sont regroupés en indices. Associés à ces indices d'autres variables sont utilisées, tels les angles par exemple.

Les variables sont toutes regroupées dans le tableau ci-dessous (Figure I-5).

Tableau I-6 : Les variables décrivant l'extrémité proximale de l'humérus.

Variable	Calcul	Auteurs
TÊTE HUMÉRALE		
Rapport entre les diamètres antéro-postérieur et médio-latéral	$INDTET1 = a / b \times 100$	Rose, 1989
Rapport entre les diamètres antéro-postérieur et proximo-distal	$INDTET2 = a / c \times 100$	Rose, 1989
Rapport entre les diamètres proximo-distal et médio-latéral	$INDTET3 = c / b \times 100$	Rose, 1989
Extension de la surface articulaire entre les tubercules	$(INDO) = o / a \times 100$	
LES TUBERCULES		
Taille du grand tubercule	$INDGRTB = (e + f + g) / (a + b + c) \times 100$	Rose, 1989
Taille du petit tubercule	$INDPTTB = (h + i + j) / (a + b + c) \times 100$	Rose, 1989
Hauteur du grand tubercule	$INDHGRTB = d' / c \times 100$	Rose, 1989
Hauteur du petit tubercule	$INDHPTTB = d / c \times 100$	Rose, 1989
Largeur intertuberculaire	$INDLRGTB = k / b \times 100$	
Largeur de la gouttière bicipitale	$INDGOUTM = m / k \times 100$	
Angle entre la surface d'insertion du subscapulaire et la diaphyse humérale	$ANGLE = \text{ArcCos}(j' / h')$	
LA DIAPHYSE HUMÉRALE		
Hauteur de l'insertion du deltoïde par rapport à la diaphyse	$INDDELT = \text{delt} / \text{hm} \times 100$	
Diamètre de la diaphyse au niveau du col	$INDDCOL = \text{diam} / (a + b + c) \times 100$	
Angulation de la diaphyse humérale	$COUDE = \text{angle entre les extrémités distale et proximale de l'humérus (Figure I-6)}$	

L'angulation entre les parties distale et proximale en vue latérale de l'humérus n'existe que chez les *Cercopithecoidea* et les *Ceboidea* (Chapitre II ; Olivier, 1954)

D . LES CARACTÈRES SCAPULAIRES

Les points et les axes définis sur la scapula sont projetés dans deux plans orthogonaux, **P** et **P'**, ce qui permet d'aborder la morphologie 3D de cet os. La très grande majorité des travaux antérieurs considéraient la scapula comme une structure à deux dimensions, en estimant implicitement que l'échelle de la scapula était contenue dans un plan.

1) *Les plans*

Le plan **P** est défini par les points E, F & Q (Figure I-7) qui sont caractérisés ainsi :

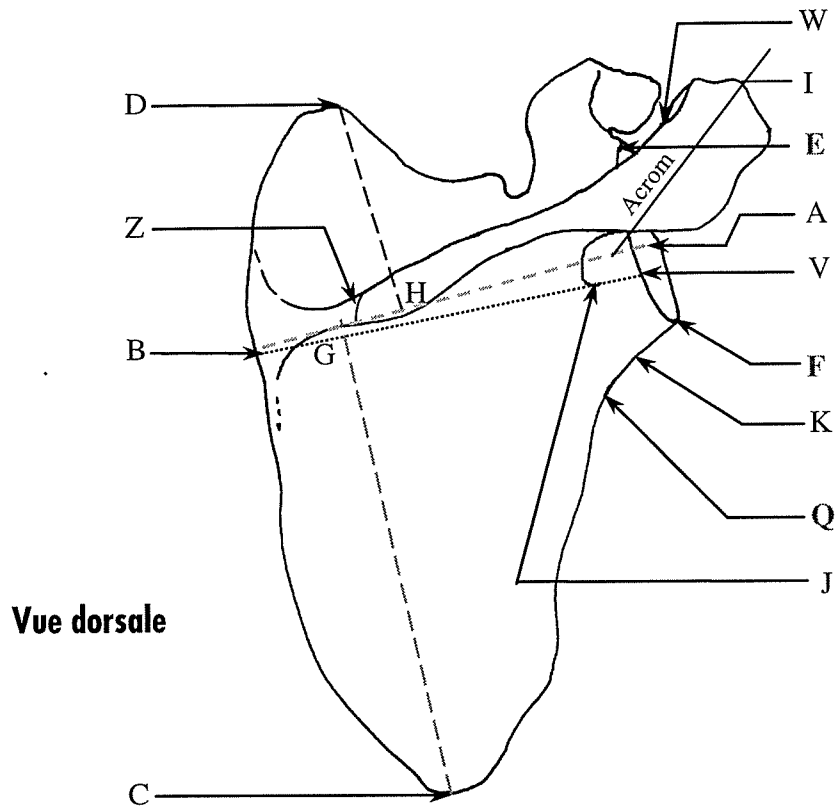
- Le point E : c'est le point le plus saillant de la cavité glénoïdale, formé par la partie supérieure du sourcil glénoïdien (Vallois, 1932).
- Le point F : c'est le point le plus éloigné du point E sur le rebord glénoïdien (Vallois, 1932).
- Le point Q : c'est le point, situé sur le bord latéral, qui correspond à l'extension maximale du tubercule infra-glénoïdal.

Ce plan **P** peut être assimilé, en première approximation, à l'échelle de la scapula. En outre ces trois points sont fréquemment présents simultanément sur les scapulas fossiles.

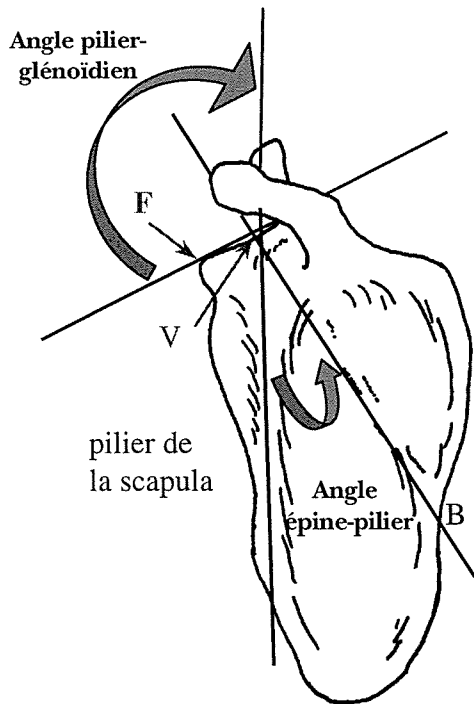
Le plan **P'** est orthogonal au plan **P** et passe par les points E & F.

2) *Les points et les axes définis sur la scapula*

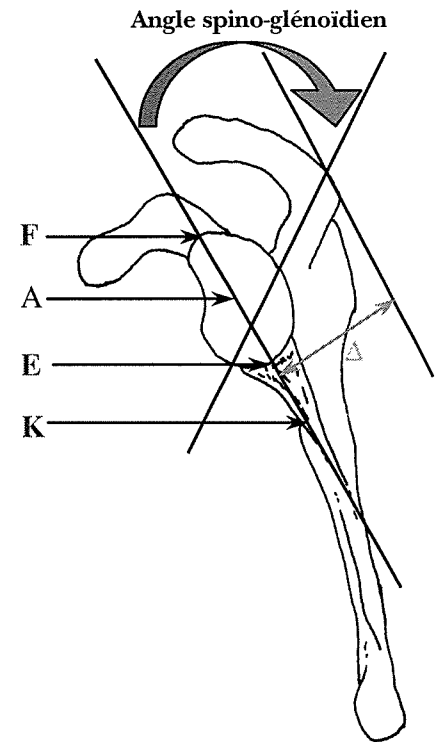
Des points homologues ont été définis sur la scapula afin de mesurer des angles et des longueurs (Figure I-7). Ces dernières sont ensuite regroupées, comme nous l'avons fait pour l'humérus, sous forme d'indices afin de limiter les effets de taille. Les points et les axes sont définis comme suit (Tableau I-7) :



Vue dorsale



Vue ventrale



Vue glénoïdienne

Figure I-7 : Les points et les plans de la scapula. Les points en gras définissent le plan P.

Tableau I-7 : Points et axes définis sur la scapula

Points	Définitions	Auteurs
Point A	centre de la cavité glénoïdale, soit milieu du segment [EF]	Schultz, 1930
Point B	intersection du bord médial avec l'épine de la scapula	Schultz, 1930
Point C	point le plus distal de la fosse infra-épineuse	Schultz, 1930
Point D	point le plus proximal de la fosse supra-épineuse	Schultz, 1930
Point G	projection orthogonale du point C sur la droite (AB)	Schultz, 1930
Point H	projection orthogonale du point D sur la droite (AB)	Schultz, 1930
Point I	point situé sur l'acromion tel que la longueur (BI) soit maximale	Schultz, 1930
Point J	point situé sur le col de la scapula, à l'extrémité latérale de la base de l'épine	Larson, 1995
Point K	point situé sur le bord latéral de la scapula tel que la longueur (KJ) soit minimale	Larson, 1995
Point V	intersection du bord de la cavité glénoïdale avec la prolongation latérale de la base de l'épine	Asthan et al., 1964
Point W	point le plus médial de la facette articulaire acromiale	Asthan et al., 1964
Point Z	extension médiale maximale de l'insertion du trapèze sur l'épine de la scapula	Asthan et al., 1964
Axe Acrom	grand axe de l'acromion	
Axe RU	grand axe du processus coracoïde, avec U à l'extrémité la plus distale du processus. R, situé à l'extrémité proximale, peut être assimilé à l'insertion du ligament conoïde lorsqu'il existe	Voisin, 1996

3) Les variables

Les variables scapulaires sont décrites une à une, avant d'être regroupées dans un tableau synthétique (Tableau I-8).

LA CAVITÉ GLÉNOÏDALE

Angle axillo-glénoïdien (angle a)

L'angle axillo-glénoïdien caractérise l'angle que fait la cavité glénoïdale avec le bord latéral de la scapula (Schultz, 1930). Il correspond à l'angle entre les droites (EF) et (FC), et se mesure dans le plan **P**.

Angle pilier-glénoïdien (angle l).

L'angle pilier-glénoïdien représente l'angle que fait le grand axe (EF) de la cavité glénoïdale avec le pilier de la scapula (Stern et al., 1983). Son intérêt est d'être très fréquemment mesurable chez les fossiles contrairement à l'angle axillo-glénoïdien, qui nécessite une scapula pratiquement entière. La mesure de ces deux angles permet aussi

d'établir la corrélation qui existe entre eux et ainsi retrouver la valeur de l'angle axillo-glénoïdein chez les fossiles. Cela permet de comparer plus facilement les valeurs des fossiles avec celles des primates actuels. L'angle pilier-glénoïdien se mesure dans le plan **P**.

Indice glénoïdien (indice 1)

Indice glénoïdien = largeur la cavité glénoïdale / longueur de la cavité glénoïdale $\times 100$

(Schultz 1930)

La largeur de la cavité glénoïdale est la largeur maximale perpendiculaire à la longueur (EF) de la cavité glénoïdale, de telle manière que les branches du pied à coulisse soient appliquées en dehors du rebord articulaire (Vallois, 1932).

Le type glénoïdien : Deux types de cavité glénoïdale peuvent être définis (Aiello et *al.*, 1990). Le premier, noté \ominus , correspond à une cavité glénoïdale de type humain, où le tubercule supra-glénoïdal n'est que peu développé (Figure I-8). Le deuxième, noté \oplus correspond à une cavité glénoïdale où ce tubercule est considérablement développé, entraînant vers l'avant le sommet de cette articulation.

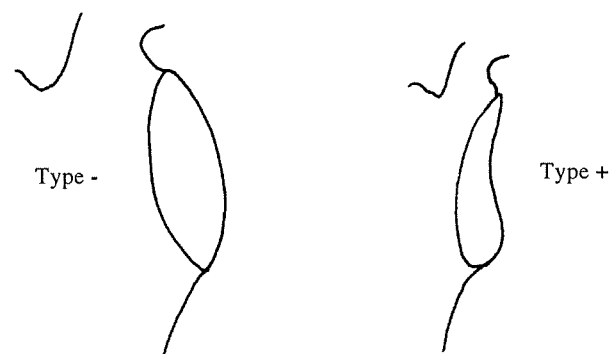


Figure I-8 : les types d'articulations glénoïdiennes

CARACTÉRISTIQUES DE L'INSERTION DU TRAPÈZE SUR LA SCAPULA

Angle spino-trapézien (Angle b)

L'angle spino-trapézien représente, selon Asthon et *al.* (1964), l'angle entre l'insertion de la partie crâniale du trapèze et la base de l'épine. C'est l'angle entre les droites (ZW) et (BV) D'après Asthon et *al.* (1964) l'angle spino-trapézien refléterait les capacités d'adduction

et d'abduction. Le travail de Larson et *al.* (1991) montre qu'il n'en est rien. Cet angle, mesuré dans le plan **P**.

Angle trapézo-dentelé (angle c)

L'angle trapézo-dentelé reflète l'orientation relative du *m. serratus magnus* (grand dentelé) avec le *m. trapezius* (Asthon et *al.*, 1964). Il se traduit par la divergence entre les droites (ZW) et (DC). Les différences de mesures de cet angle entre deux groupes de primates traduit une morphologie scapulaire différente. En effet, plus cet angle est proche de zéro, plus la largeur scapulaire (DC) tend à être parallèle à l'insertion du trapèze, qui est alors assimilable à l'orientation générale de l'épine. Cet angle se mesure dans le plan **P**.

Indice d'extension du trapèze (indice 2)

Indice d'extension du trapèze \equiv longueur de l'insertion spinale du trapèze / longueur de l'épine.

Soit longueur (ZW) / (longueur (ZW) + longueur (ZB)) \times 100

(Asthon et *al.*, 1964)

Cet indice représente l'extension maximale du trapèze sur l'épine.

LE PROCESSUS CORACOÏDE

◆ Orientation du processus coracoïde

L'orientation de la partie distale (dite horizontale chez l'homme) du processus coracoïde par rapport à la partie proximale est traduite, entre autres, par l'angle gléno-coracoïde. Cet angle se décompose en deux sous-angles (angle gléno-coracoïde-P et gléno-coracoïde-P') projetés dans les plans **P** et **P'**.

Angle gléno-coracoïde-p (angle h)

L'angle gléno-coracoïde-p est la projection de l'angle gléno-coracoïdien dans le plan **P**. L'angle gléno-coracoïde-p est représenté par l'angle que font les droites (RU) et (EF)

Angle gléno-coracoïde-p' (angle i)

L'angle gléno-coracoïde-p' est la projection de l'angle gléno-coracoïdien dans le plan **P'**. C'est donc l'angle entre les droites (RU) et (EF) dans le plan **P'**.

Angle gléno-coracoïde-3 (angle j)

L'angle gléno-coracoïde-3 traduit l'orientation de la partie proximale (dite verticale chez l'homme) du processus coracoïde par rapport au grand axe (EF) de la cavité glénoïdale. Il correspond à l'angle fait par les droites (EF) et (RE). L'orientation de cette portion du processus coracoïde dans l'espace est telle que la valeur de l'angle gléno-coracoïde-3 projetée dans le plan **P** est nulle. Cet angle est donc mesuré uniquement dans le plan **P'**.

Angle coraco-scapulaire (angle k) :

C'est l'angle que fait la partie distale du processus coracoïde par rapport au plan **P**.

$$\text{Angle coraco-scapulaire} \equiv \text{ArcCos} (R'U' / RU)$$

R' et U' sont respectivement les projections orthogonales sur le plan **P** des points R et U

Angle coracoïde-proximo-distal (angle β) :

C'est l'angle entre la partie proximale et la partie distale du processus coracoïde, dans le plan **P'**.

$$\text{Angle coracoïde-proximo-distal} \equiv \text{angle gléno-coracoïde-P}' \div \text{angle gléno-coracoïde-3}$$

Indice coracoïdien (indice 10)

L'indice coracoïdien permet d'estimer la longueur du processus coracoïde.

$$\text{Indice coracoïdien} \equiv \text{longueur du processus coracoïde} / \text{longueur de la cavité glénoïdale} \times 100$$

Indice robustesse maximale du processus coracoïde (indice 11)

Cet indice de robustesse est calculé avec la largeur maximale du processus coracoïde, prise perpendiculairement à la longueur (RU).

$$\text{Indice robustesse maximale du processus coracoïde} \equiv \text{largeur maximale} / \text{longueur} \times 100$$

Indice robustesse minimale du processus coracoïde (indice 12)

Cet indice est calculé de la même manière que le précédent mais avec la largeur minimale du processus coracoïde.

$$\text{Indice robustesse minimale du processus coracoïde} \equiv \text{largeur minimale} / \text{longueur} \times 100$$
L'ÉPINE**Angle épine-pilier (angle m), entre la base de l'épine et le pilier de la scapula**

L'angle épine-pilier correspond à l'angle entre la base de l'épine (BV) et le pilier de la scapula. Les valeurs de cet angle, chez deux groupes de primates distincts, traduisent des utilisations différentes des membres supérieurs (Larson, 1995). Plus précisément, l'orientation de la base de l'épine aurait une relation étroite avec le mode d'action du muscle infra-épineux. Cet angle est mesuré uniquement dans le plan **P**.

Angle spino-glénoïdien (angle EPI)

L'angle spino-glénoïdien, défini par Etter (1984), traduit l'orientation plus ou moins crâniale de l'épine au niveau du col de la scapula (Figure I-7). En effet, au sein des mammifères, peu de taxons en dehors des primates, présentent une épine orientée vers le bord crânial (Lessertisseur et *al.*, 1967). Cet angle se mesure dans le plan **P'** (Etter, 1984) et traduit la divergence entre la base de l'épine et la hauteur (EF) de la cavité glénoïdale.

Angle acromio-spinal (angle X)

L'angle acromio-spinal mesure la déviation entre le grand axe de l'acromion (Acrom) et la base de l'épine (BV). Il se mesure dans le plan **P**.

Angle acromio-trapézoïdal (angle Z)

C'est l'angle qui existe entre le grand axe de l'acromion (Acrom) et l'insertion spinale du trapèze (ZW). Il se mesure dans le plan **P**.

Indice longueur de l'épine (indice 6)

L'indice longueur de l'épine permet d'estimer l'importance de l'avancée de l'acromion au dessus de la cavité glénoïdale, ce qui donne des informations sur la présence ou l'absence de la voûte coraco-coracoïdienne.

$$\text{Indice longueur de l'épine} \equiv \text{longueur (BI)} / \text{longueur (AB)} \times 100$$

(Schultz, 1930)

Indice épineux (indice 7)

La largeur de l'acromion est mesurée perpendiculairement à l'axe d'allongement de cette structure en passant par le point W.

$$\text{Indice épineux} = \text{largeur de l'acromion} / \text{longueur (BI)} \times 100$$

(Schultz, 1930)

Indice hauteur acromiale (indice 9)

Cet indice quantifie la hauteur du point médian de la surface articulaire acromiale (W) par rapport à l'écaille de la scapula, assimilée au plan P. W' est la projection orthogonale du point W sur le plan P.

$$\text{Indice hauteur acromiale} = \text{hauteur WW}' / \text{longueur (AB)} \times 100$$

Indice hauteur épineuse (indice 13) :

Cet indice permet de déterminer la hauteur maximale de l'épine par rapport au plan du scapulum. Dans le plan P' on mesure la distance maximale (Δ) entre la droite (EF), perpendiculairement à celle-ci, et la droite passant par le point le plus éloigné de l'épine (Etter, 1984).

$$\text{Indice hauteur épineuse} = \text{largeur } \Delta / \text{longueur (AB)} \times 100$$

Type acromial : C'est la morphologie de la facette articulaire acromiale. Deux types sont définis : le type I et le type II.

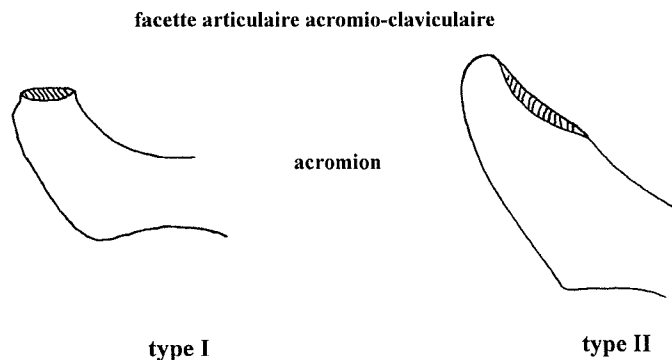


Figure I-9 : Morphologie des facettes articulaires acromio-claviculaires

Le type I correspond à une articulation qui se trouve à l'extrémité de l'acromion et perpendiculaire à celui-ci. Le type II correspond à une articulation qui se trouve sur le bord supérieur de l'acromion, donc presque parallèle au grand axe de l'acromion et très rarement à l'extrémité de celui-ci (Figure I-9)

MORPHOLOGIE GÉNÉRALE DE LA SCAPULA

Angle supérieur (angle SUP) :

L'angle supérieur se mesure dans le plan **P**. C'est l'angle entre les droites (BD) et (DE).

Angle médial (angle DBC)

L'angle médial se mesure dans le plan **P**. C'est l'angle entre les droites (DB) et (BC).

Angle inférieur (angle INF)

L'angle inférieur se mesure dans le plan **P**. C'est l'angle entre les droites (BC) et (CF)

Angle latéral (angle EXT)

L'angle latéral se mesure dans le plan **P**. C'est l'angle entre les droites (DE) et (FC).

Indice scapulaire (indice 3)

L'indice scapulaire permet d'estimer la largeur relative (AB) de la scapula par rapport à sa hauteur.

$$\text{Indice scapulaire} \equiv \text{longueur (AB)} / (\text{hauteur (DH)} + \text{hauteur (CG)}) \times 100$$

(Schultz, 1930)

Indice rappfosse (indice 4)

L'indice rappfosse permet d'estimer l'importance relative d'une fosse par rapport à l'autre, en considérant que leurs formes sont proches d'un triangle quelconque. Ainsi, cela permet de visualiser les différences de taille entre les muscles infra-épineux et supra-épineux. Cependant, il faut garder présent à l'esprit que la croissance de ces deux fosses ne dépend pas uniquement des muscles infra et supra-épineux, mais aussi du développement du subscapulaire (Wolffson, 1950 ; Larson, 1993).

$$\text{Indice rappfosse} \equiv \text{hauteur (DH)} / \text{hauteur (CG)} \times 100$$

(Schultz, 1930)

Indice infra-épineux (indice 5)

Selon Schultz (1930), seule la fosse infra-épineuse évolue de manière notable d'une espèce à l'autre. Les variations de la fosse supra-épineuse sont beaucoup moins nettes.

$$\text{Indice infra-épineux} \equiv \text{hauteur (CG)} / \text{longueur (AB)} \times 100$$

(Schultz, 1930)

Indice col-scapula (indice 8)

L'indice col-scapula quantifie la hauteur de la fosse infra-épineuse au niveau du col de la scapula. En effet, la position de la base de l'épine par rapport au bord latéral est variable selon les espèces de primates (Senut, 1981 ; Larson, 1995). Ce caractère refléterait l'importance des comportements de suspension et de brachiation (Larson, 1995).

$$\text{Indice col-scapula} \equiv \text{longueur (KJ)} / \text{taille de la cavité glénoïdale} \times 100$$

(Larson, 1995)

Taille de la cavité glénoïdale : $\sqrt{(\text{longueur glénoïdienne (EF)} \times \text{largeur de la cavité glénoïdale})}$
(Larson, 1995).

Larson (1995) ne tient pas compte de la crête axillaire, quand elle existe. Nos mesures sont toutes prises sur le bord axillaire, en présence ou non, de la crête de l'insertion de la longue portion du triceps.

Tableau I-8 : Variables scapulaires. Les noms entre parenthèses dans la colonne variable sont les noms abrégés.

Variables	Définitions	Auteurs
Cavité glénoïdale		
Angle axillo-glénoïdien (angle a)	Angle entre (EF) et (FC), dans le plan P	Schultz, 1930
Angle pilier-glénoïdien (angle l)	Angle entre (EF) et le pilier de la scapula, dans le plan P	Stern et al., 1983
Indice glénoïdien (indice 1)	Largeur maximale / longueur maximale $\times 100$	Schultz, 1930
Type glénoïdien	Type + ou type -	
Caractéristique du trapèze		
Angle spino-trapézien (angle b)	Angle entre (ZW) et (BV), dans le plan P	Asthon et al., 1964
Angle trapézo-dentelé (angle c)	Angle entre (ZW) et (DC), dans le plan P	Asthon et al., 1964
Indice d'extension du trapèze (indice 2)	$(ZW) / (ZW + ZB) \times 100$	Asthon et al., 1964
Processus coracoïde		
Angle-gléno-coracoïde-P (angle h)	Angle entre (EF) et (RU), dans le plan P	Voisin, 1996
Angle-gléno-coracoïde-P' (angle i)	Angle entre (EF) et (RU), dans le plan P'	Voisin, 1996
Angle gléno-coracoïde-3 (angle j)	Angle entre (EF) et (RE), dans le plan P'	Voisin, 1996
Angle coraco-scapulaire (angle k)	$\text{ArcCos}(R'U' / RU)$	
Angle coracoïde proximo-distal angle β	Angle-gléno-coracoïde-P + angle-gléno-coracoïde-P'	
Indice coracoïdien	Longueur (RU) / (EF) $\times 100$	
Indice robustesse maximale	Largeur maximale du processus / (RU) $\times 100$	
Indice robustesse minimale	Largeur minimale du processus / (RU) $\times 100$	
Épine		
Angle épine-pilier (angle m)	Angle entre (BV) et le pilier de la scapula, dans le plan P	
Angle spino-glénoïdien (angle EPI)	Angle entre (EF) et base de l'épine, dans P'	Etter, 1984
Angle acromio-spinal (angle X)	Angle entre (Acrom) et (BV) dans le plan P	
Angle acromio-trapézoïdal (angle Z)	Angle entre (Acrom) et (ZW) dans le plan P	
Indice longueur de l'épine (indice 6)	$(BI) / (AB) \times 100$	Schultz, 1930
Indice épineux (indice 7)	Largeur de l'acromion / (BI) $\times 100$	Schultz, 1930
Indice hauteur acromiale (indice 9)	$(WW') / (AB) \times 100$	
Indice hauteur épineuse (Indice 13)	$D / (AB) \times 100$	Etter, 1984
Type acromial	Type I ou II	
Morphologie générale de la scapula		
Angle supérieur (angle sup)	Angle entre (BD) et (DE), dans le plan P	
Angle médial (angle DBC)	Angle entre (DB) et (BC), dans le plan P	
Angle inférieur (angle INF)	Angle entre (BC) et (CF), dans le plan P	
Angle latéral (angle EXT)	Angle entre (DE) et (CF), dans le plan P	
Indice scapulaire (indice 3)	$(AB) / ((DH) + (CG)) \times 100$	Schultz, 1930
Indice rappfosse (indice 4)	$(DH) / (CG) \times 100$	Schultz, 1930
Indice infra-épineux (indice 5)	$(CG) / (AB) \times 100$	Schultz, 1930
Indice col-scapula (indice 8)	$(KJ) / \sqrt{((EF) \times \text{largeur de la cavité glénoïdale})} \times 100$	Larson (1995)

CHAPITRE II : RAPPELS ANATOMIQUES

L'épaule est un complexe articulaire constitué de la ceinture scapulaire (scapula et clavicule) et de la partie proximale de l'humérus. Les muscles meuvent chaque partie de cet ensemble et les ligaments en maintiennent la cohérence. L'épaule est un ensemble essentiellement musculaire et tendineux. Bien que les primates présentent une variabilité morphologique et adaptative importante, le système scapulaire reste relativement stable au sein de cet ordre. Cependant, dans le travail qui va suivre nous allons nous attacher à faire ressortir les différences qui existent entre les espèces de primates.

Si l'anatomie des primates est généralement bien connue dans ses grandes lignes, des zones d'ombre importantes subsistent chez les primates non humains. Au contraire, celle de l'homme, et plus particulièrement celle du système scapulaire, est très bien connue grâce aux études médicales.

1. GÉNÉRALITÉS

A. APERÇU ÉVOLUTIF

La ceinture scapulaire des mammifères est constituée de deux héli-ceintures, comprenant chacune une scapula et une clavicule. Nous résumerons très brièvement l'évolution de cette structure car cela nous permettra de mieux appréhender la particularité de l'épaule des primates. En effet, les premiers tétrapodes, tels que *Ichthyostega* ou *Eryops*,

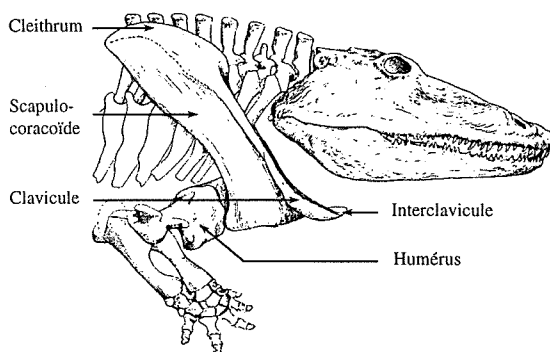


Figure II-1 : Ceinture scapulaire d'*Eryops*, Permien du Texas (Devilleers et *al.*, 1976).

possédaient une ceinture scapulaire constituée d'un complexe osseux qui se soude au squelette axial, sur le sternum (Figure II-1). La ceinture scapulaire était alors très rigide et rappelait en cela la ceinture pelvienne. L'évolution fut différente selon les groupes zoologiques, et chez les mammifères, elle favorisa le développement d'un os : la scapula. Cet os est devenu, chez la majorité des mammifères actuels, le seul qui constitue la ceinture

scapulaire. Au cours de l'évolution, cette ceinture a perdu de sa rigidité et s'est totalement désolidarisée du reste du squelette. Chez les mammifères actuels, la clavicule, quand elle existe, est alors le seul os à réaliser la liaison de la ceinture scapulaire avec le squelette axial. La scapula donne alors l'impression de flotter dans la masse musculaire. Autant le devenir de beaucoup d'os, comme la scapula peut être suivi au cours de l'évolution des mammifères, autant l'origine de la clavicule est beaucoup plus discutée. En effet beaucoup d'incertitudes demeurent quant à son origine embryologique. La clavicule des reptiles est un os dermique comme cela semble être aussi le cas chez les monotrèmes et les marsupiaux. Chez les thériens, la clavicule peut être considérée comme un os dermique ou comme un os enchondral ou encore comme un os mixte selon les critères retenus (Lessertisseur et *al.*, 1967). Parmi les thériens actuels, seuls les chiroptères, les primates, les insectivores (sauf le genre *Potamogale*), les dermoptères et les tubilidentés possèdent une clavicule complète. Parmi les édentés, les lagomorphes et les rongeurs, il existe des espèces ayant une clavicule plus ou moins développée. Les carnivores présentent une clavicule qui se limite à un ligament plus ou moins ossifié. La clavicule existe chez toutes les espèces réalisant des mouvements importants en dehors du plan sagittal.

L'humérus n'appartient pas à la ceinture pectorale, mais entre dans la constitution de l'épaule. Au cours de l'évolution, cet os a toujours eu la même importance car il est nécessaire au déplacement de l'individu, sauf bien sûr chez les espèces devenant apodes. Cependant, il est dépendant de l'évolution de la ceinture pectorale et réciproquement. « L'allégement » de la ceinture pectorale, qui s'est réalisé lors du passage des membres transversaux aux membres parasagittaux, a aussi imposé des transformations importantes à l'humérus.

B . LES DIFFÉRENTS MOUVEMENTS RÉALISABLES PAR L'ÉPAULE

L'épaule constitue, chez l'homme tout au moins, l'articulation la plus mobile du corps puisqu'elle possède trois degrés de liberté, ce qui lui permet de réaliser des mouvements dans les trois plans de l'espace. Un mouvement donné peut être décomposé en un nombre limité de mouvements élémentaires, chacun défini dans un des trois plans de l'espace et ayant un rôle plus ou moins important dans le mouvement global. Ces mouvements sont les suivants :

- la flexion-extension
- l'adduction
- l'abduction

- la flexion-extension horizontale

Les valeurs des amplitudes, principalement inspirées de Kapandji (1994) et données ici à titre d'exemple, correspondent à des mouvements humains. Les informations concernant les singes sont aussi citées quand elles existent.

1) LA FLEXION-EXTENSION¹

Ces mouvements sont exécutés dans le plan sagittal (Figure II-2a & 2b) autour de l'axe transversal, ce qui correspond au balancement du bras d'avant en arrière.

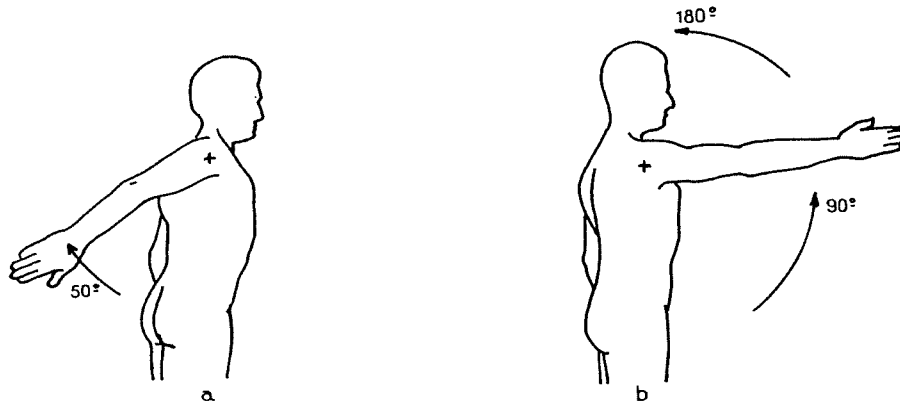


Figure II-2: Mouvement d'extension et de flexion (D'après Kapandji, 1994).

- a) le mouvement extension est de faible amplitude : 45 à 50°
- b) le mouvement de flexion est de forte amplitude : 180°

Chez *Macaca* l'extension ne dépasse pas 45° ce qui est à peu près identique à ce qui existe chez l'homme ; au contraire la flexion atteint difficilement 90° (Hill, 1974).

2) L'ADDUCTION

Ce mouvement se fait dans le plan frontal (Figure II-3a & 3b). Cependant, ce mouvement « à partir de la position de référence (adduction absolue) est mécaniquement impossible en raison de la présence du tronc. » (Kapandji, 1994 ; p 12). L'adduction n'est donc possible que combinée à :

- a) une extension, l'adduction est alors très faible

¹Flexion = protraction, le premier terme est utilisé pour décrire les mouvements chez l'homme, et l'autre pour le reste du règne animal et de même extension = rétraction (Tuttle et al., 1978).

ou b) une flexion, l'adduction atteint alors 30 à 45°

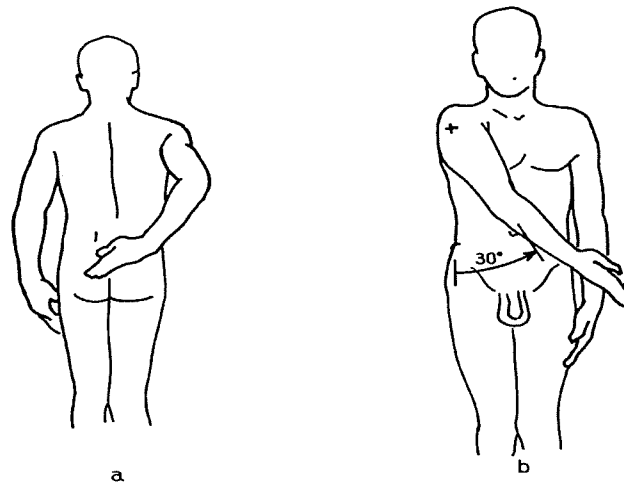


Figure II-3 : Le mouvement d'adduction (D'après Kapandji, 1994)

3) L'ABDUCTION

Ce mouvement écarte le membre supérieur du tronc autour d'un axe antéro-postérieur et son amplitude est importante puisqu'elle atteint 180° (Figure II-4). Cependant, entre 120 et 180°, l'inclinaison du tronc du côté opposé est nécessaire pour terminer le mouvement.

Chez *Macaca*, l'abduction a une amplitude moindre et ne dépasse pas 80° (Hill, 1974).

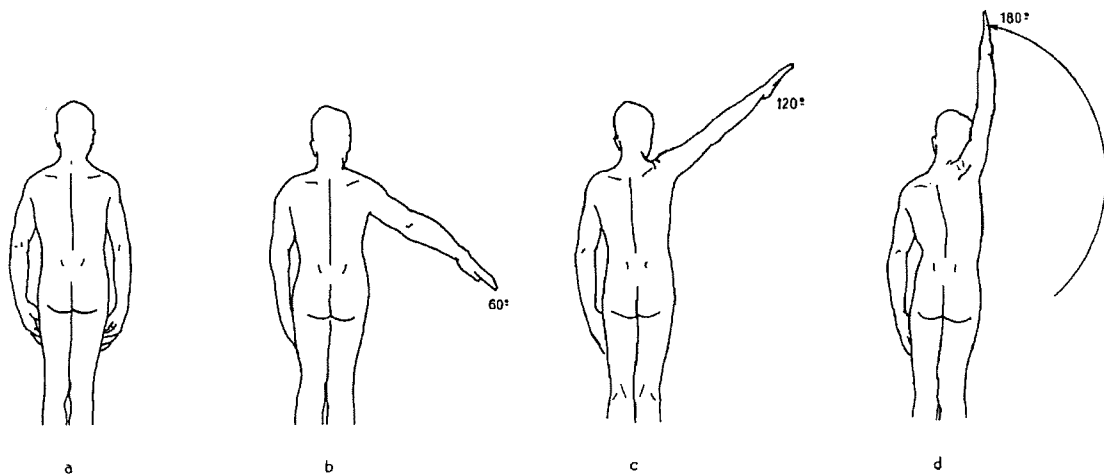


Figure II-4 : Le mouvement d'abduction (D'après Kapandji, 1994)

4) LA FLEXION EXTENSION HORIZONTALE

Ce mouvement s'effectue dans le plan horizontal autour d'un axe vertical. La position de référence correspond à une abduction à 90° (Figure II-5a).

La flexion horizontale est un mouvement combinant la flexion et l'adduction (Figure II-5b). Elle atteint une amplitude de 140° .

L'extension horizontale est un mouvement combinant l'extension et l'adduction (Figure II-5c). Elle ne dépasse pas 40° d'amplitude.

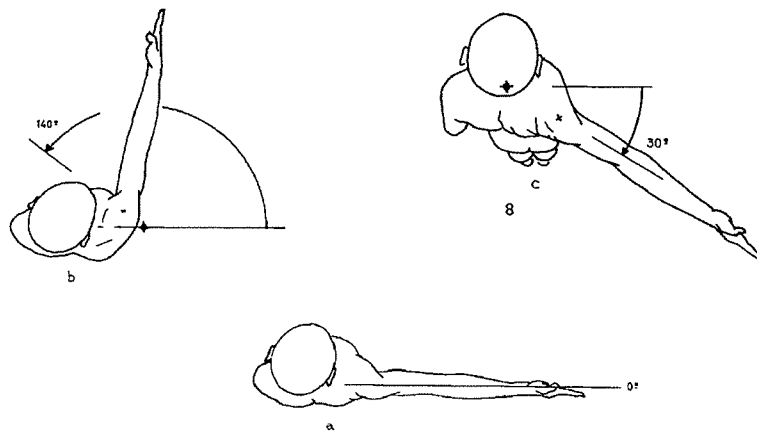


Figure II-5 : La flexion extension horizontale (D'après Kapandji, 1994)

2. OSTÉOLOGIE

L'épaule est constituée de trois os : la scapula, la clavicule et la partie proximale de l'humérus. C'est un complexe articulaire possédant un grand degré de liberté dont les structures osseuses (toujours paires chez les mammifères) sont noyées dans la masse musculaire.

A. LA SCAPULA

La scapula est un os aplati, plus ou moins triangulaire, qui tend vers une forme beaucoup plus quadrangulaire chez les primates terrestres à locomotion essentiellement quadrupède comme les babouins.

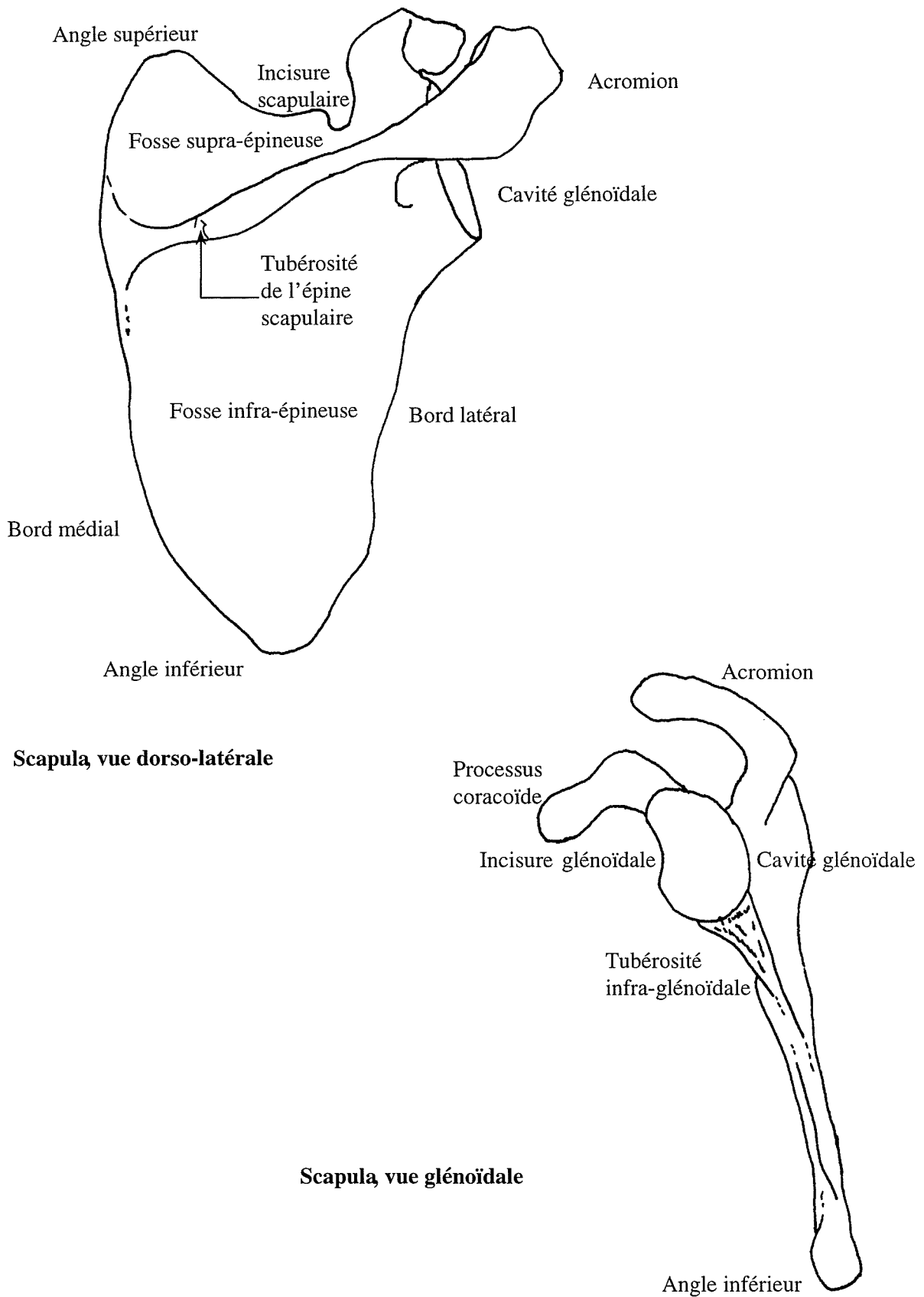


Figure II-6 : Scapula droite, vue dorso-latérale & vue glénoïdale (échelle : x 2 / 3)

La scapula se forme comme tous les os plats, par ossification dermique. Chez les primates, hormis les *Hominoidea*, cette ossification n'est pas complète. En effet, la partie inférieure du bord médial (vertébral) ainsi que l'angle inférieur ne s'ossifient pas et restent cartilagineux : c'est le suprascapulum (Vallois, 1932 ; Schultz, 1930 ; Olivier et *al.*, 1954 a ; Aiello et *al.*, 1990). Il arrive cependant qu'il s'ossifie, surtout chez les sujets âgés.

La scapula est formée d'un corps, le scapulum, plus ou moins triangulaire duquel se détachent :

- l'épine de la scapula, terminée par l'acromion
- le processus coracoïde.

Elle présente, chez les primates, deux faces, trois bords et trois angles (Figure II-6), ainsi que deux surfaces articulaires : la cavité glénoïdale et la facette articulaire acromiale.

1) POSITION DE LA SCAPULA LE LONG DU THORAX

La scapula peut évidemment se déplacer autour du thorax. Cependant la position de repos n'est pas identique chez tous les primates. Elle peut être :

- ◆ située sur la partie supérieure et latérale de la cage thoracique (Figure II-7). C'est la disposition des cercopithécoïdes et la majorité des céboïdes
- ◆ localisée sur la partie supérieure et postérieure du thorax. C'est la disposition des *Hominoidea* et des *Atelinae* (Jenkins, 1978 ; Larson, 1988 ; Yioulatos, 1994).
- ◆

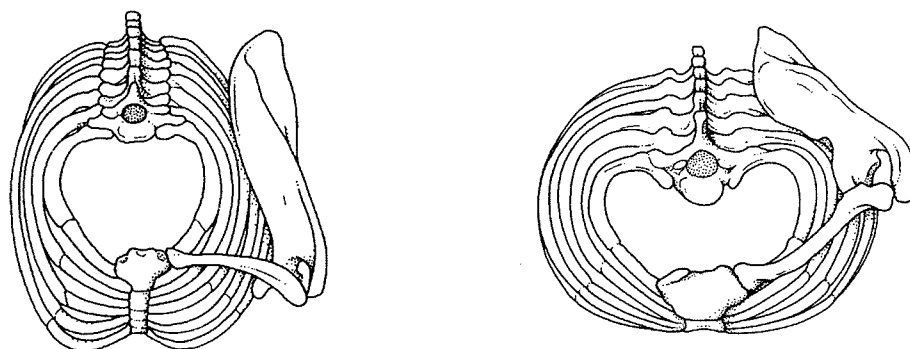


Figure II-7 : Position de la scapula par rapport au thorax. Chez un homme (à droite) et un Macaque (à gauche) (D'après Schultz, 1972).

Chez l'homme, le chimpanzé et le gorille, l'angle supérieur se trouve au niveau de la première ou deuxième côte. Chez l'orang-outan cet angle est situé beaucoup plus haut : au niveau de la sixième cervicale (Vallois, 1932). Nous n'avons guère d'informations à ce sujet chez les *Cercopithecoidea*. Pour les platyrhiniens, Yioulatos (1994) mentionne qu'elle se situe entre les vertèbres C4 et Th4 chez *Alouatta* et entre C6-7 et Th6-7 chez *Cebus*.

2) LA FACE ANTÉRIEURE OU COSTALE

Elle constitue la fosse subscapulaire, et elle est identique, à peu de chose près, chez tous les primates. Cependant chez certains, tel que l'homme, elle est plus haute que longue alors que chez les primates quadrupèdes terrestres, comme les babouins, elle est beaucoup plus longue que haute.

3) LA FACE POSTÉRIEURE OU DORSALE

Elle est divisée plus ou moins nettement en deux fosses, supra et infra-épineuse par l'épine de la scapula (Figure II-6).

L'infra-épineuse est la plus développée, sauf chez les gibbons où les deux fosses peuvent avoir la même taille. La fosse infra-épineuse a toujours une forme triangulaire, alors que la fosse supra-épineuse tend à devenir de plus en plus quadrangulaire au fur et à mesure que la scapula s'allonge.

Le bord supérieur de la scapula, au niveau du processus coracoïde, peut présenter une échancrure plus ou moins marquée : l'incisure scapulaire². Sa fréquence varie selon les espèces. Chez l'homme, elle est absente chez quelques individus alors que chez d'autres elle peut même prendre l'aspect d'un foramen : le foramen coracoïdien. Chez certains primates, comme les atèles, l'incisure scapulaire évolue systématiquement en foramen coracoïdien.

4) L'ÉPINE DE LA SCAPULA

« L'épine de l'omoplate est une lame osseuse implantée sur la face dorsale de l'os » (Olivier et *al.*, 1954 a ; p 191) et qui surplombe la cavité glénoïdale. Elle est implantée sur toute la longueur de la face dorsale de la scapula chez l'homme, les *Cercopithecoidea*, les

²Elle est aussi connue sous le nom d'échancrure coracoïdienne.

Ceboidea sauf chez *Ateles* et *Pongo*. Chez *Ateles*, *Pan*, *Gorilla* et *Hylobates*, l'épine n'est implantée que sur la partie latérale de cette face.

De plus, l'orientation de l'épine par rapport au bord médial varie suivant les genres. En effet, chez la plupart des primates, dont l'homme, l'épine est à peu près perpendiculaire au bord vertébral. Par contre chez les gibbons, les atèles, les grands singes, sauf les orangs-outans, elle est oblique par rapport à ce bord.

L'épine se termine par l'acromion, très développé chez les hominoïdes, et présente une surface articulaire avec la clavicule. « Il arrive parfois, chez l'homme, qu'un segment plus ou moins considérable de l'acromion s'isole en une pièce osseuse indépendante qui n'est reliée au reste de l'omoplate que par un pont cartilagineux, ou même une véritable articulation » (Vallois, 1925). C'est l'os acromial. Il existe dans 4% des scapulas humaines (Vallois, 1925). Il n'existe pas de données chez les autres primates.

5) LA CAVITÉ GLÉNOÏDALE

La cavité glénoïdale réalise l'articulation avec la tête humérale. Chez les hominoïdes elle est relativement large, arrondie et peu profonde, alors qu'elle est beaucoup plus longue, étroite et concave chez les cercopithécoïdes et les céboïdes (Aiello et *al.*, 1990). En particulier chez les hominoïdes il manque la projection du tubercule supra-glénoïdal qui forme chez les petits singes une véritable bosse au-dessus de la cavité glénoïdale (Aiello et *al.*, 1990).

La cavité glénoïdale est associée au reste de la scapula par l'intermédiaire d'un col épais et court : le col de la scapula (Rouvière, 1982).

6) LE PROCESSUS CORACOÏDE³

C'est une petite structure qui « s'implante sur la face supérieure du col, en-dedans de la tubérosité sus-glénoïdienne » (Rouvière, 1982 ; p 9). Elle est formée de deux parties : l'une proximale et l'autre distale. La première est toujours plus ou moins verticale chez tous les primates, alors que la deuxième prend une orientation qui varie beaucoup entre les différents groupes. Toutefois l'orientation humaine est unique parmi les primates (Voisin, 1996).

³Elle est aussi connue sous le nom d'apophyse coracoïde.

7) LA VOUTE ACROMIO-CORACOÏDIENNE

La voûte acromio-coracoïdienne est une structure ostéo-ligamentaire, formée par l'acromion, le processus coracoïde et le ligament acromo-coracoïdien. Cette structure existe uniquement chez les *Hominoidea* car ce sont les seuls à posséder le ligament acromio-coracoïdien (Ciochon et *al.*, 1977).

La fonction de cette structure est toujours discutée, d'autant plus que son ablation ne présente pas de problèmes chez l'homme (voir, le ligament coraco-acromial, p 106 et le chapitre V).

B . LA CLAVICULE

La clavicule est un os extrêmement important, qui existe uniquement chez les mammifères réalisant d'amples mouvements en-dehors du plan sagittal. La clavicule est l'os qui permet de développer :

- **une locomotion arboricole**
- **des fonctions des membres supérieurs autres que la locomotion, comme le transport d'objets volumineux, la saisie de proies ou de matériel dans des situations complexes ainsi que le jet d'objets.**

«La clavicule est un os allongé, pair, situé latéralement à la partie supérieure et antérieure du thorax, à la limite du cou et de la région pectorale ; elle représente le squelette antérieur de la ceinture thoracique » (Paturet, 1951 ; p 3).

L'extrémité latérale (acromiale) est aplatie de haut en bas et présente une facette d'articulation avec l'acromion. A l'exception des gibbons, cette articulation est la seule qui existe entre la clavicule et la scapula chez les primates. Chez les *Hylobatidae* il existe en plus une articulation entre la clavicule et le processus coracoïde (Köhler, 1935 ; Lessertisseur et *al.*, 1967). Chez les autres primates cette seconde articulation est une anomalie, sauf peut-être chez les gorilles (Kölher, 1935). Chez l'homme, où elle est la mieux connue, elle est extrêmement rare, et fréquemment due à une ossification des ligaments conoïde et trapézoïde. Cependant, il existe des cas où des individus possèdent une réelle facette articulaire sur la

clavicule (Crubezy, 1985) qui peut rappeler ce qui existe chez le gibbon⁴. L'origine de ce type d'articulation chez l'homme est toujours discutée, ainsi que les problèmes fonctionnels que cette pathologie peut entraîner (Crubezy, 1985).

L'extrémité médiale (sternale) de la clavicule correspond à sa partie la plus volumineuse, sauf chez l'orang-outan où elle est à peu près aussi mince que l'extrémité acromiale (Mivart, 1867). Elle possède une facette d'articulation avec le sternum. Cette articulation est la seule, on le rappelle, qui unit la ceinture scapulaire au squelette axial.

1) MORPHOLOGIE

La clavicule a une morphologie sinueuse. Elle peut présenter jusqu'à quatre courbures différentes, mais leurs importances relatives sont variables selon les primates. En effet, on

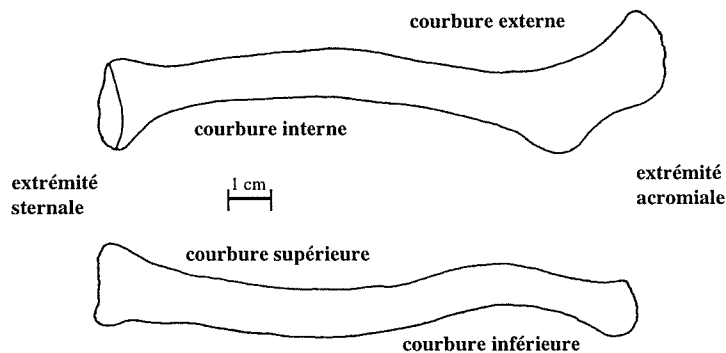


Figure II-8 : Clavicule droite de *Pan troglodytes*, vue supérieure en haut, et postérieure en bas.

peut distinguer les courbures du plan dorso-ventral (horizontal chez l'homme) des courbures du plan crânio-caudal (frontal chez l'homme ou encore déflexion) (Matiegka, 1937, 1938 ; Olivier, 1951 a) (Figure II-8).

Les rares études sur les clavicules donnent les descriptions suivantes :

En vue supérieure

◆ La clavicule de l'homme « se distingue de celle des autres primates par ses plus fortes courbures dans le plan horizontal et par son très faible degré de déflexion » (Olivier, 1951 a ; p 753). En effet, la clavicule humaine est habituellement décrite comme un « S italique

⁴Dans la description de Crubezy (1985), nous ne sommes pas en présence d'une véritable diarthrose car sur le processus coracoïde, il n'existe pas de facette articulaire bien délimitée.

couché » (Paturet, 1951 ; Rouvière, 1982), et possède donc deux courbures dans le plan horizontal : « une interne concave en arrière et une externe, moins étendue que la précédente, concave en avant » (Rouvière, 1982 ; p 1).

- ◆ Les clavicules des gibbons possèdent une courbure interne très développée alors que la courbure externe est faible voire inexistante (Olivier, 1951 a ; Schultz, 1930).
- ◆ Les clavicules des orangs-outans sont pratiquement rectilignes et sont les plus longues des primates (Schultz, 1930).
- ◆ Les clavicules de chimpanzés ont une forme en S très marquée (Schultz, 1930), cependant moins que chez l'homme (Chapitre III).
- ◆ Au contraire, toujours selon cet auteur, les gorilles ont une clavicule qui est relativement rectiligne, sauf dans sa partie latérale (acromiale) où elle se courbe brusquement.
- ◆ Chez *Trachypithecus germaini*, il existe une forte courbure externe et une faible courbure interne (Olivier, 1953). Chez les *Cercopithecoidea* la courbure externe est toujours présente, et les variations affectent essentiellement la courbure interne (Chapitre III).

En vue postérieure

- ◆ La déflexion se décompose en deux courbures distinctes : une supérieure concave dans le sens caudal et une inférieure concave dans le sens crânial.
- ◆ Chez l'homme, seule la supérieure existe mais elle est très peu marquée. Elle n'est jamais mentionnée dans les traités d'anatomie humaine.
- ◆ *Trachypithecus germaini* possède une courbure supérieure importante et une inférieure relativement faible (Olivier, 1953).

En dehors de ces quelques observations il n'existe rien d'autre sur les clavicules. Mon travail va donc consister, en partie, à étudier plus précisément cet os méconnu.

2) CARACTÈRES OSTÉOLOGIQUES

Le tubercule conoïde, situé sur la face inférieure de la clavicule, existe chez les hominoïdes, sauf chez l'orang-outan où il est remplacé par une crête comme chez les cercopithécoïdes et les céboïdes (Olivier, 1953).

L'empreinte de l'insertion du deltoïde, située sur la face crâniale (supérieure) et le bord antérieur de la clavicule, présente un aspect différent selon les taxons (Olivier, 1953) :

- chez les cercopithécoïdes, les céboïdes et les orangs-outans c'est une crête.
- chez les gorilles, c'est une gouttière mousse.
- chez les chimpanzés, c'est un tubercule.
- chez l'homme, c'est une zone de rugosités.

Il existe deux structures particulières, très souvent présentes chez l'homme actuel, qui sont le sillon du subclavier (*sulcus subclavius*)⁵ et l'empreinte du ligament costo-claviculaire (Figure II-9). L'un et l'autre sont présents chez l'homme, et les individus ne présentant pas au moins l'un de ces caractères sont rares. Au contraire, leur existence chez les primates non humains est controversée. En effet, Olivier (1953) considère que ces deux structures sont toujours absentes chez les petits singes, alors que Lessertisseur et *al.* (1967) affirment exactement le contraire. Nous verrons précisément ce qu'il en est lors de l'étude de la clavicule.

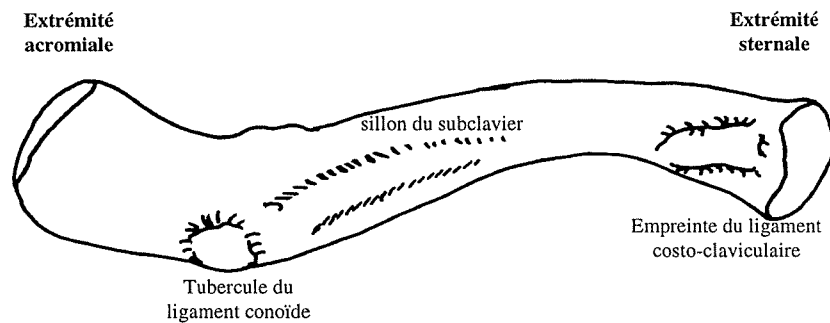


Figure II-9 : Clavicule droite, structure de la face inférieure chez l'homme

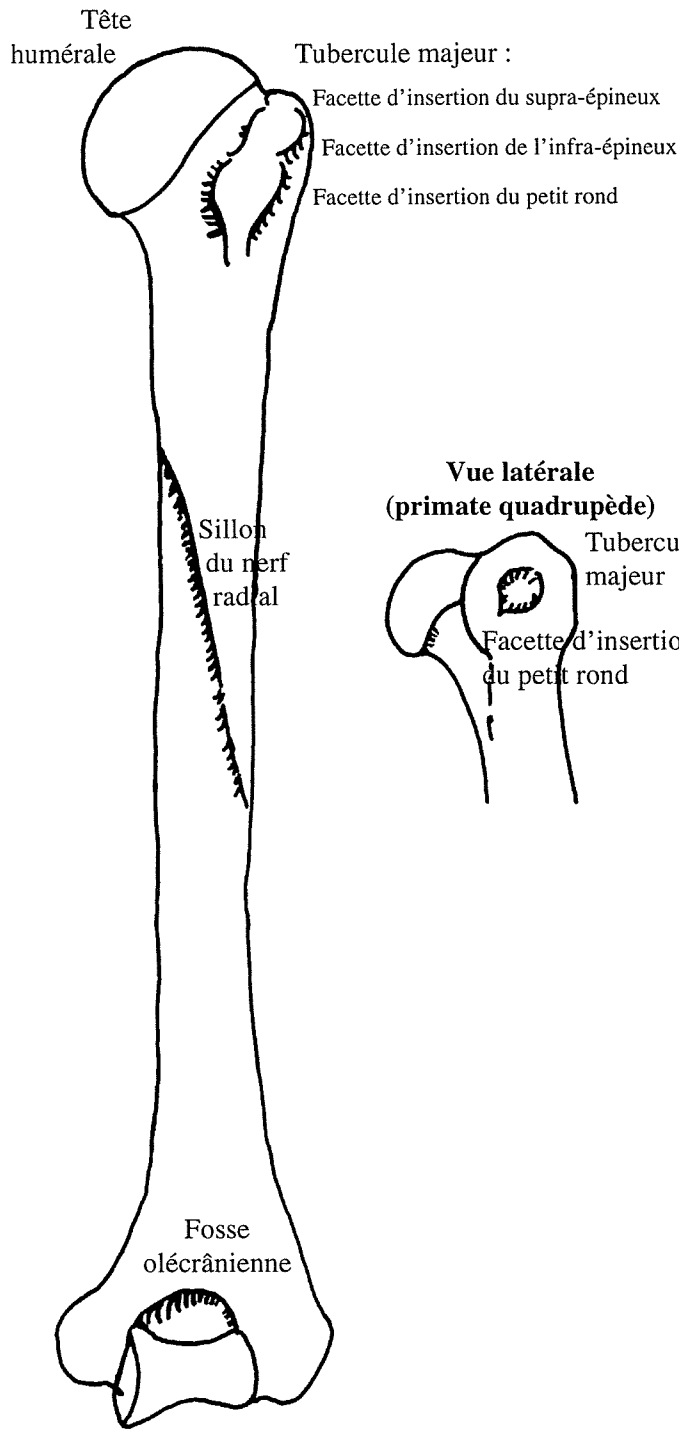
C . L'HUMÉRUS

Dans cette partie, seule l'extrémité proximale de l'humérus sera présentée (Figure II-10), le reste sortant du contexte de l'épaule.

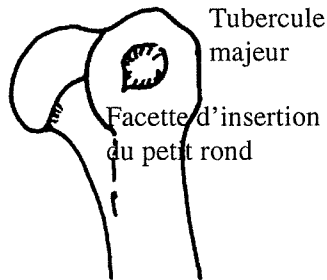
« L'humérus constitue le squelette du bras. C'est un os long articulé avec l'omoplate en haut, avec le cubitus et le radius en bas. Il présente comme tous les os longs, un corps et deux extrémités » (Rouvière, 1982 ; p 10).

⁵Il est aussi nommé : gouttière du sous clavier.

**Vue postérieure
(primate suspenseur ou bipède)**



**Vue latérale
(primate quadrupède)**



**Vue antérieure
(primate suspenseur ou bipède)**

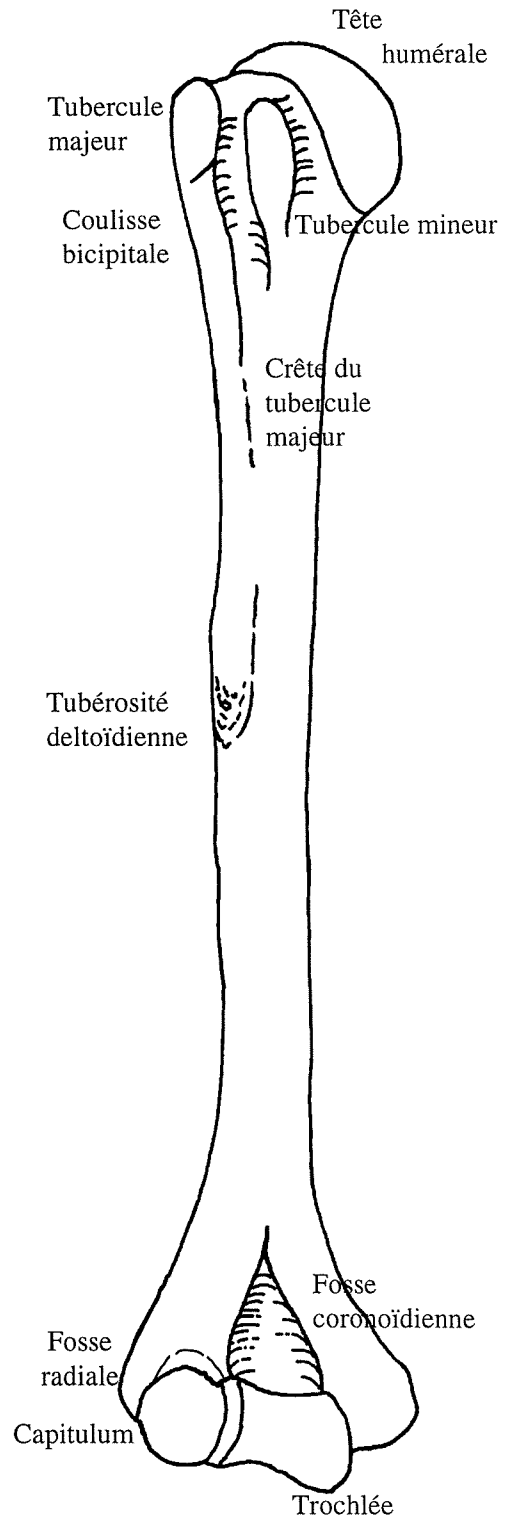


Figure II-10 : Localisation des structures humérales majeures

I) EXTRÉMITÉ SUPÉRIEURE

A l'extrémité supérieure de l'humérus, il existe quatre structures : la tête humérale, les tubercules majeur et mineur ainsi que la gouttière bicipitale (Figure II-10).

La tête humérale (*Caput humeri*)

La tête humérale est une surface articulaire séparée des deux tubérosités par le col anatomique (*collum anatomicum*). Elle est située à l'extrémité proximale de l'humérus et s'articule avec la cavité glénoïdale de la scapula.

La tête humérale n'est pas une structure figée au sein des primates, car sa taille relative, ainsi que sa morphologie sont très variables. Sa morphologie permet de différencier deux groupes de primates.

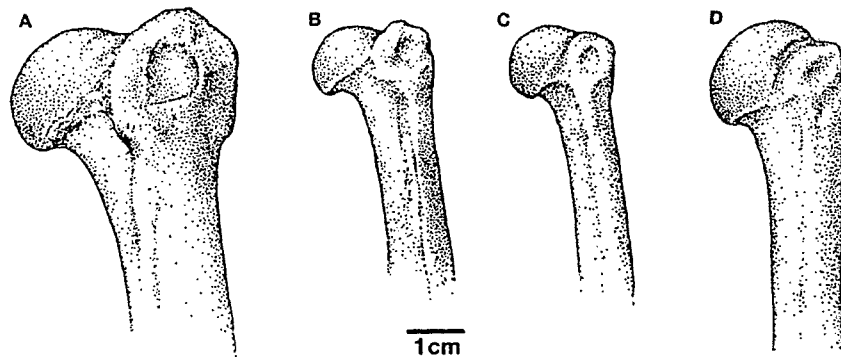


Figure II-11 : Extrémités proximales d'humérus, vue latérale. A : *Papio*; B : *Cercopithecus*; C : *Presbytis*; D: *Ateles* (D'après Larson et al., 1989)

1°) Le premier de ces groupes comprend tous les primates, exceptés les hominoïdes et les *Atelinae*. La tête humérale est divisée en deux parties, l'une proximale et l'autre distale. La partie proximale est presque plane, alors que la partie distale est franchement arrondie (Rose, 1989 ; Larson, 1993) (Figure II-11). La partie proximale rejette alors la tête humérale vers l'arrière, réalisant ainsi un crochet en surplomb au-dessus de la face postérieure de l'humérus (Olivier et al., 1959).

2°) Le deuxième groupe de primates possède, au contraire, une tête humérale qui tend à être sphérique dans sa globalité (Rose, 1989 ; Larson, 1993).

Le tubercule majeur⁶ (*Tuberculum majus*)

Cette tubérosité permet l'insertion de trois muscles :

- le sus-épineux
- le sous-épineux
- le petit rond

Ces trois muscles s'insèrent sur deux facettes distinctes. Selon les primates la disposition de ces facettes n'est pas identique. En effet, chez les *Hominoidea* les deux facettes sont visibles en vue proximale, alors que ce n'est le cas que d'une seule chez les autres primates. La seconde est alors latérale « ce qui donne l'impression d'un aplatissement de la tubérosité contre la *caput humeri* » (Senut, 1981 ; p 58).

La taille relative du tubercule majeur varie peu d'un primate à l'autre (Rose, 1989). Au contraire, sa position par rapport à la tête humérale présente une variabilité importante. Chez les *Hominoidea* ainsi que chez les *Atelinae*, le tubercule majeur est toujours en-dessous de la tête humérale, alors que chez les autres primates il la surmonte (Figure II-11).

Le tubercule mineur⁷ (*tuberculum minus*)

Le tubercule mineur, sur lequel s'insère uniquement le sous-scapulaire, est plus petit que le précédent. Contrairement au tubercule majeur, il ne surmonte jamais la tête humérale et il en est séparé par le sillon intertuberculaire (*sulcus intertubercularis*).

Au contraire, sa position ainsi que sa taille relative par rapport au tubercule majeur peuvent varier selon les primates. En effet, le tubercule mineur est « placé plutôt antérieurement et paraît relativement gros par rapport au *tuberculum majus* (*Presbytis*, *Nasalis*, *Alouatta*, *Cebus*, *Papio*, *Macaca*) ou être plus latéral et plus petit que l'autre tubérosité (*Ateles* et les *Hominoidea*) » (Senut, 1981 ; p 58).

De même sa morphologie est relativement variable selon les espèces, car « il peut être bas et proéminent (*Cebus*, *Ateles*), aplati (*Alouatta*), globuleux (*Presbytis*) ou plutôt allongé et

⁶Il est aussi appelé grande tubérosité ou encore trochiter.

⁷Il est aussi appelé : petite tubérosité ou trochin

étroit (*Pan, Pongo, Hylobates, Gorilla, Homo*). Il peut être très saillant au-dessus du *sulcus intertubercularis* (*Pan, Gorilla, Hylobates, Ateles*) ou non (*Homo, Macaca, Papio, Cebus, Alouatta*) » (Senut, 1981 ; p 58).

Le sillon intertuberculaire⁸ (*sulcus intertubercularis*)

Le sillon intertuberculaire sépare les tubercules majeur et mineur et permet le passage du tendon de la grande portion du biceps ainsi que d'une branche de l'artère circonflexe antérieure. Cependant, la forme de cette gouttière varie considérablement selon les groupes de primates. Il est étroit et profond chez *Pan, Hylobates, Ateles, Gorilla* et *Pongo*, bien que chez les deux derniers sa profondeur diminue considérablement (Senut, 1981). Au contraire, il est large et peu profond chez les primates quadrupèdes. Ce dernier cas de figure se retrouve aussi chez l'homme (Senut, 1981).

2) CORPS DE L'HUMÉRUS

Il est séparé de l'extrémité supérieure par le col chirurgical.

Courbure de la diaphyse

Chez les hominoïdes, la diaphyse peut être considérée comme rectiligne, malgré la faible sinuosité qui affecte les humérus de tous les primates dans le plan frontal (Botez, 1926). Au contraire, chez les cercopithécoïdes et les céboïdes il existe une angulation de la diaphyse dans le plan sagittal entre les parties distale et proximale (Botez, 1926 ; Hill, 1959, 1962 ; Olivier et *al.*, 1959).

Caractères ostéologiques

Les deux tubercules se poursuivent chacun par une crête qui descend le long de la diaphyse. La crête⁹ du tubercule mineur, qui est issue du tubercule du même nom, est relativement courte et ne présente pas de différences nettes entre les primates (Senut, 1981). Au contraire, la crête¹⁰ du tubercule majeur, qui est la plus longue, varie nettement entre les primates. Elle peut être longue et étroite (*Pan* et *Gorilla*), ou encore longue et large (*Homo*).

⁸ Elle est aussi appelée : gouttière bicipitale ou coulisse bicipitale.

⁹ Elle est aussi appelée : *crista tuberculi minoris* ou crête sous-trochinienne.

¹⁰ Elle est aussi appelée : *crista tuberculi majoris* ou crête sous-trochitérienne.

Chez *Presbytis*, *Cebus*, *Nasalis*, et *Ateles*, au contraire elle est courte et sinueuse (Senut, 1981). De plus cette crête participe à la formation de la tubérosité deltoïdienne.

La tubérosité deltoïdienne¹¹ (*tuberositas deltoidea*), en forme de V, se situe sur le bord antérieur de l'humérus. Elle est toujours bien marquée chez les grands singes et chez l'homme. Chez la majorité des *Cercopithecoidea* et des *Ceboidea*, seule la branche postérieure du V est visible (Olivier et *al.*, 1959). La position de cette tubérosité le long de la diaphyse est variable selon les primates. Chez les singes quadrupèdes, tels que *Papio* ou *Macaca*, elle est située dans la moitié proximale de la diaphyse. Au contraire, chez des singes beaucoup plus arboricoles, comme *Pongo* ou *Pan*, elle est localisée dans la moitié distale de la diaphyse (Figure II-12).

La gouttière radiale, située sur la face postérieure de l'humérus, est nette chez

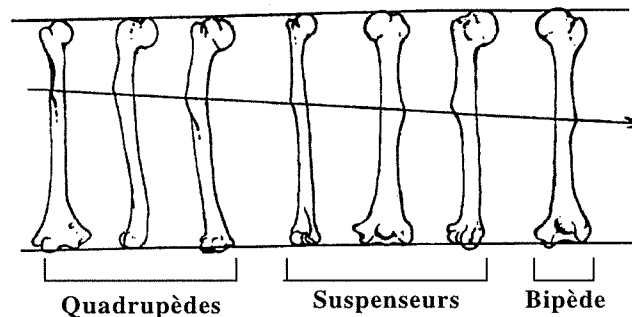


Figure II-12 : Position de la tubérosité deltoïdienne en fonction du mode locomoteur, schématisée par la flèche (D'après Inman et *al.*, 1944).

l'homme et les grands singes. Chez les autres primates, elle est moins marquée, voire absente (Botez, 1926 ; Olivier et *al.*, 1959). C'est le passage des vaisseaux huméraux profonds et du nerf radial.

3. MYOLOGIE

Le système musculaire de l'épaule est constitué par un grand nombre de muscles (plus de 20), ce qui rend son étude fonctionnelle difficile. Dans cette partie, nous nous attacherons à décrire l'anatomie de chacun des muscles, ainsi que leurs fonctions, grâce aux nombreuses études anatomiques et électromyographiques qui existent dans la littérature. Chez l'homme,

¹¹ Elle est plus connue sous le nom de V deltoïdien.

l'anatomie et le rôle de chaque muscle sont bien connus (Paturet 1951 ; Rouvière 1982 ; Kapandji 1994 ; Kamina, 1995). Chez les autres primates, l'anatomie de l'épaule présente des zones d'ombre plus ou moins importantes selon les groupes, et l'aspect fonctionnel de chaque muscle est en règle générale beaucoup moins bien compris. De plus, il faut garder à l'esprit qu'un muscle n'agit jamais seul mais toujours en synergie ou par antagonisme avec d'autres muscles.

Depuis le siècle dernier, les nomenclatures ont beaucoup évolué et il est parfois difficile de retrouver les différentes nominations d'un muscle. Dans ce travail, seules quelques synonymies seront citées. Pour plus d'informations il est nécessaire de se reporter aux travaux de Jouffroy (1962, 1971).

Deux types de muscles se distinguent, avec chacun deux subdivisions :

- Les muscles qui relient la scapula au squelette axial (muscles extrinsèques)

Ils se divisent en :

* muscles ventraux

* muscles dorsaux

- Les muscles qui meuvent l'humérus (muscles intrinsèques)

Ils se divisent en :

* muscles extenseurs de l'humérus

* muscles fléchisseurs de l'humérus

A . LES MUSCLES EXTRINSÈQUES DORSAUX

I) *TRAPEZIUS (TRAPÈZE)*¹²

« Il s'étend de chaque côté de la colonne vertébrale, de l'os occipital aux lombes, du rachis aux épaules. Il a la forme d'un triangle à base rachidienne ...» (Sakka, 1985 ; p 39). C'est le muscle le plus superficiel du dos (Figure II-13).

¹²Il est aussi appelé dorso-sus-acromien (Duvernoy, 1855), *cucullaris* (Testut, 1884).

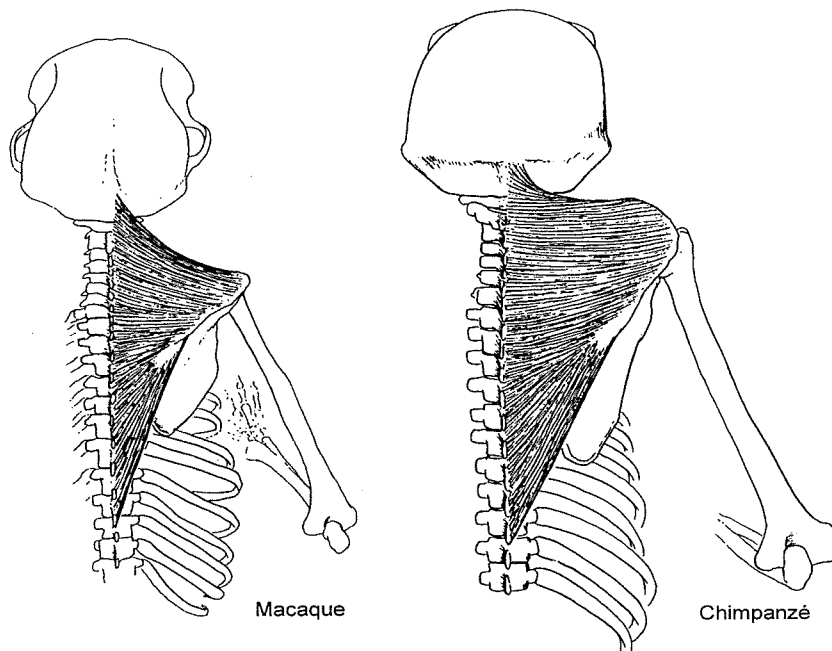


Figure II-13 : Disposition du muscle trapèze, exemples d'un Macaque à gauche et d'un chimpanzé à droite (D'après Larson et al., 1991).

Il est classiquement décrit comme constitué de **trois** faisceaux : supérieur, moyen et inférieur. Cependant, seul le faisceau inférieur est réellement distinct chez les *Anthropoidea* (Hill, 1974 ; Sakka, 1985), *Callithricidae* inclus (Beattie, 1927). Chez certains *Colobinae* il n'existe, cependant, pas de faisceaux individualisés (Ayer, 1948). En outre, il existe une fusion importante de ce muscle avec le grand dorsal chez les *Colobinae* et quelques autres cercopithécoïdes (Polak, 1908).

Les origines

Les insertions rachidiennes

Les insertions rachidiennes, chez l'homme et les grands singes, s'étendent de la dixième vertèbre thoracique à la protubérance occipitale externe. Entre cette protubérance et la cinquième vertèbre cervicale, le muscle prend une origine qui lui est commune avec celle du muscle du côté opposé, formant ainsi un raphé médian cervical postérieur¹³ (Sakka, 1985) qui recouvre totalement ces vertèbres. Au contraire, entre la sixième cervicale et la dixième

¹³Il est aussi appelé ligament cervical postérieur ou *ligamentum nuchae* mais ces termes sont erronés au moins pour l'homme et les grands singes. Pour plus de précisions voir le travail de Sakka (1985, p.78).

vertèbre thoracique les trapèzes des deux cotés opposés ne recouvrent pas les vertèbres. Le trapèze s'insère parfois sur la crête iliaque et le rachis par l'intermédiaire de l'aponévrose lombo-sacrée chez les gorilles et les orangs-outans (Duvernoy, 1855 ; Miller, 1932 ; Raven, 1950 ; Sakka, 1973 ; Sullivan et *al.*, 1927).

Les mêmes zones d'insertions se retrouvent, à peu de choses près, chez les *Callithricidae* (Beattie, 1927 ; Hill, 1957, 1959 ; Dunlap et *al.*, 1985), les *Cebidae* (Hill, 1960, 1962 ; Dunlap et *al.*, 1985 ; Yioulatos, 1994), les *Cercopithecinae* (Sonntag, 1922 ; Swindler et *al.*, 1973 ; Hill, 1974), et chez les *Colobinae* (Ayer, 1948).

L'insertion céphalique

Chez l'homme ainsi que chez les grands singes, le muscle du trapèze s'insère sur l'écaille de l'occipital au niveau de la *linea nuchea superior*. Cependant, cette insertion est plus réduite chez l'homme que chez les grands singes (Sakka, 1973).

Chez *Hylobates* l'insertion céphalique du trapèze est très peu développée et peut parfois même être manquante (Deniker, 1885 ; Polak, 1908 ; Miller, 1932 ; Donisch, 1973).

Cette insertion est très variable chez les *Cebidae*. En effet, elle est inexistante chez *Ateles* et *Lagothrix* alors qu'elle est étendue chez *Saimirii*, *Aotus*, *Cebus*, *Alouatta* et *Brachyteles* (Miller, 1932 ; Campbell, 1937 ; Hill, 1962 ; Dunlap et *al.*, 1985). *Brachyteles* est différent d'*Ateles* pour ce caractère, alors qu'ils sont très proches du point de vue systématique et locomoteur.

Chez les *Callithricidae* la présence ou l'absence de cette insertion occipitale dépend des espèces et même des individus, à l'exception de *Callimico* et de *Saguinus* où elle est systématiquement absente (Beattie, 1927 ; Campbell, 1937 ; Hill, 1957, 1959 ; Dunlap et *al.*, 1985).

Chez les *Cercopithecoidea* une insertion crâniale relativement bien développée est toujours présente (Ashton et *al.*, 1963).

Terminaison.

Il existe une terminaison claviculaire et une terminaison scapulaire.

La terminaison claviculaire

Ce sont les parties supérieures et moyennes du *m. trapezius* qui se fixent sur le bord postérieur et supérieur de la clavicule.

Les Céboïdes

L'insertion claviculaire du trapèze existe chez tous les platyrrhiniens à queue préhensile (*Alouattinae*, *Atelinae*) alors qu'elle est absente chez les autres platyrrhiniens (Campbell, 1937). Chez les *Alouattinae* et *Atelinae* l'insertion se fait entre le quart latéral et la moitié de la clavicule (Campbell, 1937 ; Hill, 1962 ; Yioulatos, 1994).

Les Cercopithécoïdes

Chez les *Cercopithecinae*, cette insertion est le plus souvent présente mais est relativement peu développée en regard de ce qui existe chez les grands singes (Duvernoy, 1855 ; Swindler et al., 1973).

Aucun *Colobinae* ne présente d'insertion claviculaire (Polak, 1908 ; Ayer, 1948).

Hominoïdes

L'insertion claviculaire a une grande extension chez les grands singes et elle est maximale chez l'homme (Miller, 1932). Elle s'étend entre le tiers latéral et la moitié de la clavicule (Paturet, 1951).

La terminaison scapulaire.

Les trois unités qui constituent le trapèze s'insèrent sur l'épine entre le tubercule du trapèze, dont la position est variable selon les espèces, et l'articulation claviculaire sur l'acromion.

Le corps musculaire.

Chez l'homme et les cercopithécoïdes, les faisceaux supérieurs et inférieurs de ce muscle sont minces. En revanche, la partie moyenne est, elle, très épaisse.

Chez les grands singes, les gibbons, les Atélinés et les Alouattinés la partie supérieure est plus mince que l'inférieure (Ashton et *al.*, 1963).

L'orientation des fibres musculaires est différente selon les faisceaux, mais au sein de chaque faisceau, cette orientation est à peu près constante d'une espèce à l'autre. En effet, toutes les fibres convergent vers l'épine de la scapula et la clavicule. Ainsi, les fibres les plus crânielles sont dirigées caudalement et latéralement alors que les plus caudales sont dirigées crânialement.

Fonction

Contrairement à une idée encore très répandue, chaque partie du *m. trapezius* n'a pas un rôle identique chez toutes les espèces.

Chez le chimpanzé, comme chez l'homme, la partie caudale du trapèze possède un rôle important pour contrôler le déplacement de la scapula lors des mouvements des membres supérieurs au-dessus de la tête (Larson et *al.*, 1991). Mais contrairement à l'homme, la partie crâniale du trapèze possède essentiellement une fonction de contrôle des mouvements de la tête chez le chimpanzé et l'orang-outan (Tuttle et *al.*, 1988 ; Larson et *al.*, 1991). Ainsi l'importante insertion nucale du trapèze chez les chimpanzés et les grands singes en général, serait due au développement important de leur face (Larson et *al.*, 1991). Chez l'homme la partie crâniale de ce muscle peut intervenir aussi bien pour la rotation de la tête que pour l'élévation du moignon de l'épaule (Paturet, 1951).

Chez *Cercopithecus aethiops* les deux faisceaux, crânial et caudal, qui constituent le muscle du trapèze sont activés lors du déplacement quadrupède. Cela est déjà en soi une particularité qui isole cette espèce des autres mammifères quadrupèdes (Whitehead et *al.*, 1994). Ce muscle est responsable, avec le *m. omocervicalis*, du mouvement de rétraction de la scapula. Chez l'homme et chez les mammifères quadrupèdes, la flexion (rétraction) fait aussi intervenir toutes les parties du trapèze (Kapandji, 1994). Cependant, chez ces derniers le grand dentelé est lui aussi actif, alors que chez *Cercopithecus aethiops* il est inactif.

2) *RHOMBOIDEUS (RHOMBOÏDE)*¹⁴

Le rhomboïde (Figure II-14) est « un plan musculaire sous-jacent au trapèze qui unit la tête et le rachis à l'omoplate » (Jouffroy, 1971 ; p 43). Il est possible de différencier trois parties, plus ou moins distinctes selon les groupes, qui sont :

- le *rhomboideus capitis*
- le *rhomboideus cervicis*
- le *rhomboideus dorsi*

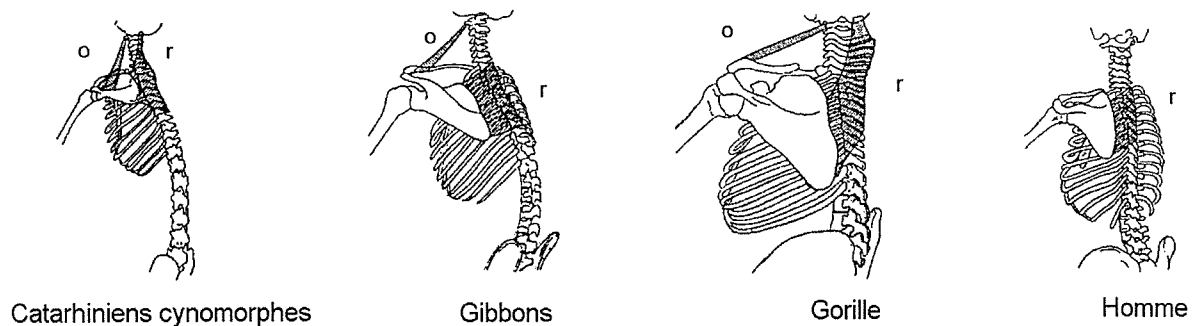


Figure II-14 : Localisation schématique des muscles rhomboïdes et *omocervicalis* chez différents primates.

o : *omocervicalis*, r : rhomboïde. (D'après Miller, 1932)

Chez les mammifères, les trois parties peuvent être soit totalement isolées, soit disposées en une nappe unique, soit seule une des trois est individualisée. Quoiqu'il en soit, les insertions vertébrales se font toujours sur les apophyses épineuses et les ligaments inter-épineux.

Origine

*Le rhomboideus capitis*¹⁵

Lorsque le rhomboïde de la tête existe, il est très souvent distinct des deux autres parties du rhomboïde. En outre, il est systématiquement absent chez les *Hominoidea*.

Il s'insère sur la *linea nuchae superior*, sous l'insertion du trapèze, et son extension est variable selon les groupes. Le Tarsier est un cas à part, car le rhomboïde de la tête ne s'insère

¹⁴Il est aussi appelé dorso-scapulier (Duvernoy, 1855).

¹⁵Pour les synonymes voir Jouffroy (1962).

pas sur l'occipital, mais uniquement sur le *ligamentum nuchae* (Woollard, 1925 ; Jouffroy, 1962).

Ce sont les *Cercopithecoidea* qui présentent l'insertion occipitale la plus développée et les *Callithricidae* la moins étendue¹⁶. Les *Cebidae*, *Atelinae* compris (Hill, 1962), sont intermédiaires (Campbell, 1937 ; Ashton et al., 1963).

Le rhomboïde de la tête est distinct de la nappe formée par les parties cervicale et dorsale chez les *Cercopithecoidea* et les *Ceboidea*. Cependant, il arrive parfois chez *Cebus* et *Ateles* que ces trois parties fusionnent totalement (Campbell, 1937 ; Hill, 1962). En outre, *Cerocebus*, *Mandrillus*, *Semnopithecus* et *Alouatta* présentent un rhomboïde dont les trois faisceaux sont normalement fusionnés (Sonntag, 1922 ; Campbell, 1937 ; Ayer, 1948 ; Hill, 1962, 1970, 1974).

***Les m. rhomboideus cervicis et dorsi*¹⁷**

Ces deux parties sont plus ou moins confondues chez la majorité des primates, sauf chez l'homme où elles portent respectivement les noms de petit rhomboïde et de grand rhomboïde (Hill, 1970). Il arrive parfois que, chez l'homme, ces deux muscles fusionnent (Kahle et al., 1995).

Chez les *Ceboidea* et les *Cercopithecoidea* les fibres les plus crânielles s'insèrent systématiquement sur le *ligamentum nuchae*. Au contraire, les insertions rachidiennes les plus caudales ne sont pas constantes. Ces dernières s'échelonnent entre la quatrième et la huitième vertèbre thoracique en fonction des individus (Campbell, 1937 ; Ashton et al., 1963 ; Swindler et al., 1973 ; Sakka, 1985).

Chez les grands singes et les gibbons, les insertions rachidiennes sont aussi très variables selon les taxons. Autant les insertions les plus crânielles sont relativement constantes, sur la troisième ou la quatrième vertèbre cervicale, autant les insertions des fibres les plus

¹⁶ Chez les *Callithricidae* c'est une lame musculaire très mince bien distincte (Beattie, 1927 ; Jouffroy, 1962).

¹⁷ L'ensemble formé par les deux muscles est aussi appelé *m. rhomboideus proprius* (Hill, 1959).

caudales sont plus variables. Elles s'échelonnent entre la troisième et la septième vertèbre dorsale (Sullivan *et al.*, 1927 ; Raven, 1950 ; Sakka, 1973).

Chez l'homme, l'ensemble formé par le petit et le grand rhomboïde s'insère sur le raphe médian cervical postérieur puis « sur le sommet des apophyses épineuses de la septième vertèbre cervicale et des quatre premières dorsales (exceptionnellement sur la cinquième) » (Paturet, 1951 ; p 847).

Les terminaisons

Les trois parties du rhomboïde s'insèrent sur la face dorsale du bord médial de la scapula par l'intermédiaire d'une aponévrose, qui parfois ne se fixe pas de manière continue le long de ce bord. Les différents modes de fixation de cette aponévrose seraient responsables de la morphologie du bord médial, et expliqueraient ainsi le développement des « omoplates scaphoïdes » chez l'homme (Vallois, 1974).

Chez les *Cercopithecoidea* et les *Ceboidea*, le *rhomboideus capitis* s'insère sur le bord médial, juste sous l'angle supérieur de la scapula. Les *rhomboideus cervicis* et *dorsi* s'insèrent entre la base de l'épine et l'angle inférieur (Beattie 1927 ; Hill, 1962, 1970, 1974 ; Robertson, 1944 ; Swindler *et al.* 1973).

Chez les grands singes et les gibbons les insertions scapulaires sont très développées et le *rhomboideus capitis* a disparu. Chez les orangs-outans, les gibbons et les gorilles l'insertion se fait sur pratiquement toute la longueur du bord médial, voire sur toute la longueur entre l'angle inférieur et supérieur (Donisch, 1973 ; Polak, 1908 ; Sakka, 1973 ; Sullivan *et al.*, 1927). Chez les chimpanzés l'insertion du rhomboïde ne dépasse pas la moitié inférieure du bord médial et est ainsi moins étendue que chez les orangs-outans et les gorilles (Sakka, 1973). Elle est, au contraire, proche de ce qui existe chez l'homme.

Chez l'homme, le muscle rhomboïde s'insère sur le bord médial de la scapula entre l'angle inférieur et la surface triangulaire de l'épine, juste en-dessous des insertions du *m. levator scapulae* (Paturet, 1951). Le petit rhomboïde est situé au niveau de la surface triangulaire de l'épine, alors que le grand rhomboïde s'insère juste en-dessous et ce jusqu'à l'angle inférieur de la scapula (Kamina, 1995).

Le rhomboïde de la tête s'insère, chez tous les primates, sous l'angle supérieur de la scapula pour continuer dorsalement sur le bord supérieur par rapport au grand dentelé. La partie crâniale du rhomboïde est bien différenciée lorsque l'élévateur de la scapula (*levator scapulae*) est inexistant en tant qu'unité musculaire distincte. De plus, les insertions scapulaires de ces deux muscles sont pratiquement identiques, contrairement à leurs insertions sur le squelette axial. Autrement dit « un même processus morpho-fonctionnel global aboutit à la disparition du muscle *rhomboideus capitis*, à la différenciation entre le muscle *levator scapulae* et le muscle *serratus anterior*, en même temps qu'à la disparition des insertions inférieures cervicales du muscle *levator scapulae*. » (Sakka, 1985 ; 117)

Corps musculaire

Chez *Pongo*, le muscle est plus développé dans sa partie inférieure que dans sa partie supérieure (Sakka, 1973), rappelant ce qui existe chez l'homme. Les fibres musculaires sont obliques vers le bas. Chez le gorille, elles sont insérées tellement haut sur le rachis que les fibres les plus élevées sont presque verticales (Sakka, 1973).

Chez les *Cercopithecidae* et les *Cebidae* les fibres les plus crânielles sont orientées longitudinalement et plus elles sont caudales plus elles sont orientées obliquement vers le bas (Hill, 1974).

Fonction

La fonction précise de ce muscle chez les primates est toujours discutée. Campbell (1937) ainsi que Ashton et al. (1963) considèrent que ces variations n'ont aucun rapport avec la locomotion. Au contraire, Sakka (1985) voit en la présence du *rhomboideus capitis* un témoignage d'une fonction moins spécialisée. Pour cet auteur, la disparition de ce muscle résulterait « d'un processus adaptatif spécialisé divergeant d'une forme de quadrupédie vers des fonctions plus « engagées » dans un mode donné qu'il s'agisse, à titre d'exemple, de la course (le cheval n'a pas de muscle *rhomboideus capitis*), de la brachiation, les pongidés n'en possèdent pas, de la bipédie vraie (celle de l'homme) » (Sakka, 1985 ; p 117). Selon cet auteur, il existe une rotation musculaire du rhomboïde lorsque l'on compare la série morphologique primates quadrupèdes, primates suspendus et primates bipèdes. Cette rotation se traduit par une descente des insertions vertébrales entre le premier et le dernier groupe.

Cela influencerait sur « l'émergence cervico-céphalique » et sur la morphologie de la ceinture scapulaire (Sakka, 1985).

Chez l'homme, le rhomboïde a trois fonctions principales (Paturet, 1951) :

- maintien de la scapula par sa tonicité.
- élévateur et adducteur de la scapula
- bascule de la scapula et ainsi abaissement de l'épaule. Ce mouvement est réalisé uniquement par des contractions des faisceaux inférieurs.

Ce muscle présente les mêmes fonctions chez le gorille, l'orang-outan et l'homme (Tuttle et *al.*, 1978).

Le grand dentelé est l'antagoniste principal du rhomboïde. Il y a alors co-évolution entre ces deux muscles.

3) *OMOCERVICALIS*¹⁸ (*ACROMIO-TRACHÉLIEN*)

Le *m. omocervicalis* est long et rubané (Jouffroy, 1962). Il est très bien différencié chez la majorité des mammifères et chez tous les primates sauf l'homme, où il est totalement associé au trapèze (Figure II-14). Chez les grands singes, il tend à perdre son individualité, notamment chez les chimpanzés (Miller, 1932).

Origine

Le *m. omocervicalis* s'insère uniquement sur l'apophyse transverse de l'atlas (Ashton et *al.*, 1963 ; Miller, 1932 ; Jouffroy, 1962), et seules quelques insertions surnuméraires sur le basi-occipital et / ou sur l'axis ont été observées (Dunlap et *al.*, 1985 ; Hill, 1959). L'origine de ce muscle est étonnamment stable au sein des primates, *Prosimii* compris (Jouffroy, 1962).

Terminaisons

Les insertions scapulaires sont, elles, beaucoup plus variables (Figure II-15).

Chez les *Ceboidea*, à l'exception des *Atelinae* et des *Alouatinae*, et chez les *Cercopithecoidea*, ce muscle s'insère sur l'épine de la scapula, à la base de l'acromion entre les faisceaux acromial et spinal du deltoïde (Polak, 1908 ; Miller, 1932 ; Campbell, 1937 ;

¹⁸ Pour les synonymes (nombreux) se reporter à Jouffroy (1962, 1971).

Ayer, 1948 ; Jouffroy, 1962). Chez certains mammifères une excroissance osseuse peut se développer à ce niveau : le métacromion. Cette structure ne se développe pas, ou alors exceptionnellement, chez les primates.

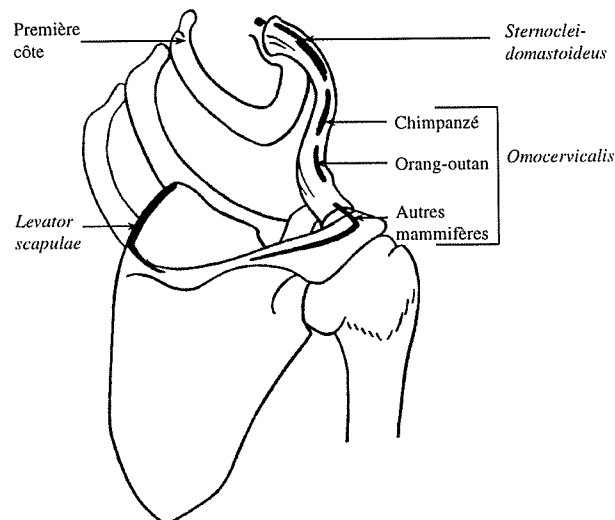


Figure II-15 : Insertion claviculaire du muscle *omocervicalis* chez les orang-outans, les chimpanzés et les autres mammifères (D'après McKenzie, 1955)

Chez les *Atelinae* et les *Alouatinae*, une partie du *m. omocervicalis* s'insère sur l'extrémité latérale de la clavicule et l'autre sur l'extrémité supérieure de l'acromion (Robertson, 1944 ; Ashton *et al.*, 1963 ; Grand, 1968 ; Yioulatos, 1994).

Chez les *Pongidae* et les *Hylobatidae* ce muscle s'insère totalement sur la clavicule à côté des fibres les plus crânielles du trapèze. Cette disposition favorise la fusion du *m. omocervicalis* avec le trapèze, qui est pratiquement totale chez les chimpanzés (Miller, 1932).

Chez l'homme ce muscle est complètement intégré à la masse du trapèze, bien que moins de 3% des individus présentent un muscle surnuméraire qui pourrait être le *m. omocervicalis*, plus ou moins bien différencié (Testut, 1884).

Morphologie et fonction

Ce muscle, en forme de cône ouvert latéralement, est constitué de fibres orientées latéralement et caudalement. Il est toujours constitué par un seul faisceau sauf chez *Alouatta*, *Ateles* et *Brachyteles*, où il se divise en deux parties dont l'une s'insère sur la clavicule et l'autre sur l'acromion (Campbell, 1937).

L'insertion proximale peut se faire superficiellement par rapport au trapèze ou bien en profondeur. En règle générale, l'insertion cervicale est profonde chez les cathariniens alors qu'elle est superficielle chez les platyrrhiniens avec cependant l'exception de *Cebus* et de *Saimiri* (Campbell, 1937 ; Ashton et al., 1963).

Le rôle de ce muscle est encore mal compris. Le déplacement de la scapula, lors de la locomotion quadrupède chez *Cercopithecus aethiops*, serait essentiellement dû à l'action des *m. omocervicalis* et *trapezius* (Whitehead et al., 1994). Cette fonction doit certainement se retrouver chez les singes ayant une anatomie proche de *Cercopithecus aethiops* comme les babouins. Au contraire, les insertions du *m. omocervicalis* étant différentes chez les *Atelinae*, les grands singes et les gibbons, ces fonctions doivent être différentes chez ces derniers.

4) *SERRATUS ANTERIOR*¹⁹ (GRAND DENTELÉ) ET LE *LEVATOR SCAPULAE*²⁰ (ÉLÉVATEUR DE LA SCAPULA)

Ces deux muscles appartiennent au même plan musculaire et ne peuvent être distingués l'un de l'autre chez la plupart des mammifères, parmi lesquels un nombre important de primates (*Prosimii* et *Anthropoidea*). « Le *serratus anterior s.l.* forme une vaste nappe en éventail qui unit le squelette axial, rachis et cage thoracique, à la ceinture pectorale. (...) elle s'insère sur toute la longueur de la face profonde du bord vertébral de l'omoplate » (Jouffroy, 1971 ; p 52). C'est uniquement chez les *Hominoidea* et les Lémuriformes, y compris *Daubentonia* (Aye-aye), que le grand dentelé est constitué de deux unités distinctes : la partie cervicale (*m. levator scapulae*) et la partie costale (*m. serratus anterior s.str.*) (Jouffroy, 1962, 1971).

Dans ce qui suit le *m. serratus anterior s.str.* correspondra uniquement à la partie costale du *m. serratus anterior s.l.* pour les groupes n'ayant pas de *m. levator scapulae* distinct.

Le *m. serratus anterior s. s.*

¹⁹Pour les synonymes voir Jouffroy (1971)

²⁰Pour les synonymes voir Jouffroy (1962, 1971). On peut aussi trouver : *Atlantoscapularis posterior* (Campbell, 1937), releveur de l'omoplate, trachléo-scapulien (Duvernoy, 1855), angulaire de l'omoplate.

Origine

« Les insertions costales du grand dentelé se font par des digitations distinctes » (Rouvière, 1982 ; p 84) qui ne sont pas identiques selon les groupes.

Les insertions costales sont extrêmement variables. Elles se font entre la première et la dixième côte chez l'homme (Ashton et *al.*, 1963 ; Miller, 1932 ; Paturet, 1951 ; Rouvière, 1982 ; Testut, 1911). Chez les grands singes et les gibbons, les insertions affectent les côtes trois à treize (Ashton et *al.*, 1963 ; Duvernoy, 1855 ; Stern et *al.*, 1980 a).

Chez les *Ceboidae* et les *Cercopithecoidea* les insertions costales se font de la deuxième ou troisième côte jusqu'à la huitième ou neuvième côte (Ashton et *al.*, 1963 ; Ayer, 1948 ; Dunlap et *al.*, 1985 ; Grand, 1968 ; Hill, 1957, 1970, 1974 ; Sonntag, 1922 ; Stern et *al.*, 1980 a ; Swindler et *al.*, 1973 ; Yioulatos, 1994).

Terminaisons

Chez tous les primates, ce muscle s'insère sur toute la longueur du bord médial et interne de la scapula. Le muscle tend à s'épaissir sur ses bords et à s'amincir au centre (Jouffroy, 1971).

Corps musculaire et fonctions

La constitution de ce muscle est peu différente d'une espèce à l'autre. C'est un muscle « large, aplati, mince, quadrilatère, plus large en avant qu'en arrière, appliqué sur la paroi latérale du thorax » (Rouvière, 1982 ; p 84), où les différentes digitations se soudent rapidement afin de constituer une véritable nappe musculaire. Cependant chez les *Callithricidae* et certains *Cebidae*, le *m. serratus anterior s.s.* est constitué par un grand nombre de petites bandes étroites bien distinctes les unes des autres et qui ne fusionnent jamais (Beattie, 1927 ; Campbell, 1937 ; Hill, 1957, 1959).

Le *m. serratus anterior* possède trois fonctions (Rouvière, 1982) :

- il maintient la scapula appliquée contre le thorax.
- il attire la scapula en avant et en dehors en lui imprimant un mouvement de rotation qui porte l'angle latéral vers le haut, lorsqu'il prend appui sur le thorax.
- lorsque ce muscle prend son point fixe sur la scapula, il élève les côtes et devient alors un muscle inspirateur.

Plus précisément, les parties supérieures et moyennes du *m. serratus anterior* servent effectivement à réaliser la rotation de la scapula chez l'ensemble des primates. Au contraire, l'action des faisceaux les plus caudaux dépendent de leur angulation par rapport au grand axe du tronc (Figure II-16). En effet, plus ceux-ci sont parallèles au grand axe du tronc, plus ils possèdent un rôle propulsif et perdent leur rôle rotateur de la scapula (Larson et *al.*, 1991 ; Stern et *al.* 1980 a). Finalement, ce n'est pas le nombre de côtes servant à l'insertion de ce muscle qui est important, mais l'orientation des fibres les plus caudales (Stern et *al.*, 1980 a ; Larson et *al.*, 1991).

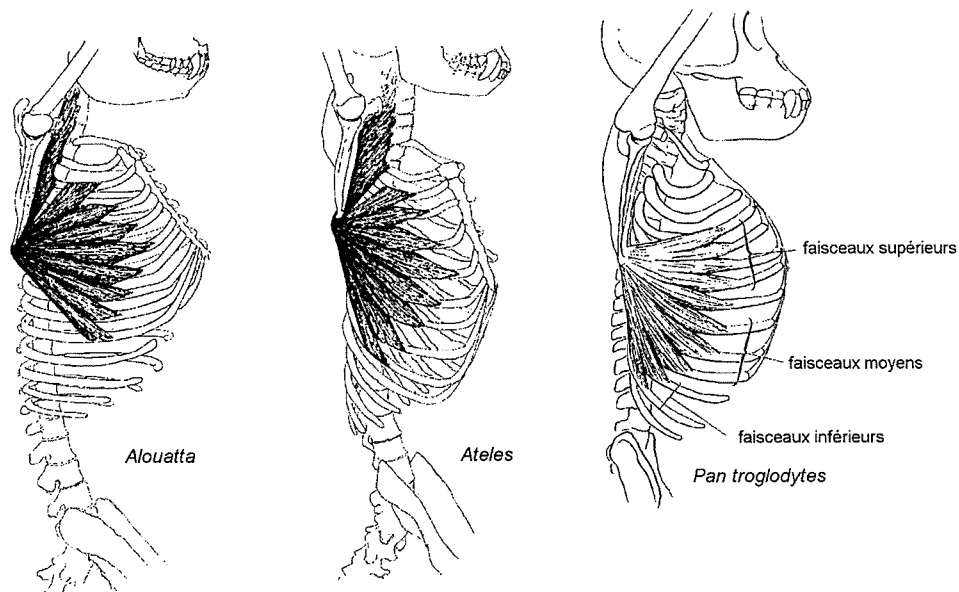


Figure II-16 : Insertion costale du grand dentelé (D'après Stern et *al.*, 1980 a et Larson et *al.*, 1991).

Le *m. levator scapulae*

Origine

Le *m. levator scapulae* se fixe sur les apophyses transverses des vertèbres cervicales.

Chez les *Hominoidea*, qui sont les seuls *Anthropoidea* chez qui ce muscle est nettement différencié, il s'insère toujours de l'atlas à la quatrième cervicale (Sakka, 1985).

Chez les autres primates la partie crâniale du grand dentelé s'insère sur un nombre relativement variable de vertèbres cervicales et parfois même sur la première côte. Seuls les *Callithricidae* sont un peu à part car l'insertion sur l'atlas est fréquemment absente (Dunlap et *al.*, 1985).

Terminaison

Chez tous les primates dont le *m levator scapulae* est différencié, celui-ci s'insère sur la face externe du bord médial de la scapula, au niveau de l'angle supérieur.

Fonction

Ce muscle possède trois fonctions distinctes (Paturet, 1951) :

- en prenant son point fixe sur le rachis, il élève la scapula en lui imposant un mouvement de bascule ce qui abaisse le moignon de l'épaule.

- si la scapula est immobilisée par les différents muscles scapulaires, il incline la tête et le cou du côté de la contraction.

- « par sa tonicité il contribue à la fixation et au maintien de l'omoplate et des muscles périscapulaires » (Paturet, 1951 ; p 719).

B . MUSCLES EXTRINSÈQUES VENTRAUX

I) SUBCLAVIUS (SUBCLAVIER)²¹

Constitution, origine et terminaison.

C'est un petit muscle qui naît par un tendon de la face supérieure du premier cartilage costal ainsi que sur la partie voisine supérieure de la première côte. Il se termine sur la face inférieure et latérale de la clavicule. Les différences entre espèces affectent essentiellement l'insertion claviculaire alors que l'insertion costale est très stable. Seuls les gibbons font exception, puisque chez eux l'insertion du subclavier s'étend sur les trois premières côtes (Deniker, 1885 ; Polak, 1908 ; Miller, 1932 ; Ashton et *al.*, 1963). Chez *Ateles* et *Brachyteles*, comme chez tous les autres primates, ce muscle s'insère uniquement sur la première côte. Cependant chez ces deux genres le *m. subclavius* est extrêmement puissant et développé (Hill, 1962).

L'insertion claviculaire est située en position relativement centrale sur la clavicule de la majorité des primates. Chez les espèces dont la locomotion quadrupède n'est plus, ou alors

²¹On trouve encore fréquemment : sous-clavier.

faiblement, dominante, l'insertion claviculaire tend à se déporter de plus en plus latéralement (Ashton et *al.*, 1963).

Chez *Ateles* l'insertion se fait aussi sur le ligament coraco-claviculaire (Miller, 1932 ; Ashton et *al.*, 1963), le ligament trapézoïde, ainsi que parfois sur le processus coracoïde (Hill, 1962 ; Konstant et *al.*, 1982) et sur une partie du bord supérieur de la scapula (Konstant et *al.*, 1982).

Chez les grands singes l'insertion se fait sur l'extrémité la plus latérale de la clavicule (Miller, 1952 ; Raven, 1950 ; Sullivan et *al.*, 1927) et parfois sur le processus coracoïde (Miller, 1932; Jouffroy, 1962). Chez le gorille, le muscle subclavier peut être absent et remplacé par un ligament fortement développé (Duvernoy, 1855).

Chez l'homme cette insertion se fait vers le milieu de la diaphyse claviculaire, au niveau du sillon du subclavier.

Fonction

Le muscle subclavier possède deux rôles (Konstant et *al.*, 1982 ; Rouvière, 1982) :

- **abaisser la clavicule et par conséquent l'épaule.**
- **élever la première côte, en prenant appui sur la clavicule. Il est alors un muscle inspireur.**

Son développement important chez les gibbons a amené Jouffroy (1962) à supposer qu'il était lié à la brachiation. Chez *Ateles* ce muscle ne semble pas spécifiquement lié à la brachiation, mais plutôt aux mouvements du membre supérieur entraînant un déplacement crânial important de la ceinture scapulaire (Konstant et *al.*, 1982). Le rôle du subclavier est plus dynamique que statique, contrairement à ce qui est fréquemment admis (Konstant et *al.*, 1982).

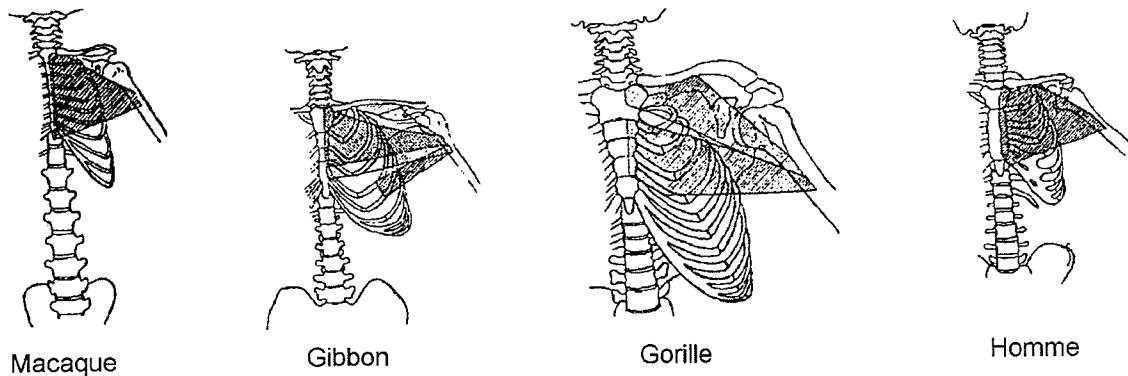
2) *PECTORALIS MAJOR (GRAND PECTORAL)*

Figure II-17 : Représentation schématique du grand pectoral et de ses insertions costales, sternales, claviculaires et humérales (D'après Miller, 1932).

C'est le plus superficiel des muscles scapulaires de la face ventrale (Figure II-17). Ce muscle peut être divisé en trois faisceaux plus ou moins distincts :

- Le faisceau claviculaire (*pars clavicularis*)²²
- Le faisceau sternal (*pars sternalis*)
- Le pectoral abdominal (*pectoralis abdominalis*), qui peut être considéré soit comme un muscle à part entière, soit comme un faisceau du grand pectoral.

Les faisceaux sternaux et claviculaires sont toujours plus ou moins distincts, et le sont toujours totalement chez les *Hominoidea*, sauf chez les chimpanzés et l'homme où ils ont fusionné (Miller, 1932 ; Jouffroy, 1962).

Grand pectoral s.str.²³

Origine

Le grand pectoral s'insère sur la clavicule (*pars clavicularis*) et sur le sternum (*pars sternalis*) et parfois aussi sur les cartilages costaux.

◆ *Pars clavicularis*

Chez *Alouatta* et *Lagothrix*, l'insertion claviculaire du grand pectoral est étendue alors qu'elle est absente chez *Ateles* et *Brachyteles* (Campbell, 1937 ; Dunlap et al., 1985 ; Grand,

²²Voir Jouffroy (1962) pour d'autres synonymes.

²³Il est aussi appelé sterno-humérien (Duvernoy, 1855).

1968 ; Hill, 1962 ; Yioulatos, 1994). En règle générale elle est peu développée voir absente chez les platyrrhiniens et les cercopithecoïdes (Ashton et *al.* 1963 ; Ayer, 1948 ; Hill, 1957, 1959, 1970, 1974 ; Polak, 1908 ; Swindler et *al.*, 1973).

Chez les gorilles, les chimpanzés et les gibbons, cette insertion est très développée et peut atteindre les deux tiers médiaux de la clavicule chez les gibbons (Deniker, 1885 ; Ashton et *al.*, 1963). Au contraire, les orangs-outans ont une insertion claviculaire peu développée, qui peut fréquemment manquer (Jouffroy, 1962 ; Sullivan et *al.*, 1927). Chez l'homme l'insertion claviculaire est identique à celle du chimpanzé (Swindler et *al.*, 1973).

◆ *Pars sternalis*

L'insertion sternale naît du bord antérieur du sternum ainsi que sur les premiers cartilages costaux jusqu'à la septième ou la huitième côte et il existe peu de variations interspécifiques. C'est la structure pectorale la plus stable chez les primates (Jouffroy, 1962).

Terminaison

Le grand pectoral s'insère, chez tous les groupes, sur l'humérus en-dessous du tubercule majeur, sur la lèvre externe de la coulisse bicipitale par l'intermédiaire de deux lames tendineuses plus ou moins distinctes qui peuvent, comme chez l'homme, former un tendon unique. Ces deux lames tendineuses proviennent de la convergence en dehors des faisceaux musculaires claviculaires et sternaux.

Constitution et fonction

Chez les platyrrhiniens et les catarrhiniens le faisceau sternal est bien individualisé de la masse des muscles pectoraux. Ce sont les Hominoïdes qui présentent l'individualisation la plus poussée, à l'exception des chimpanzés et de l'homme. Chez ces deux derniers genres les deux faisceaux sont totalement fusionnés.

Seuls *Alouatta*, *Lagothrix*, *Hylobates*, *Pan*, *Gorilla* et *Homo* possèdent une insertion claviculaire qui soit significativement développée (Stern et *al.*, 1980 b). Ces différences s'expliquent par des modes locomoteurs variés (Stern et *al.*, 1980 b) et par une action globale des muscles de l'épaule différente entre les taxons (Chapitre III). La présence d'une insertion claviculaire importante chez les lémuriformes et les loridés, alors qu'elle est absente chez les

autres prosimiens est un argument supplémentaire en faveur du rapport qui existe entre ce caractère et la locomotion (Jouffroy, 1962).

Le grand pectoral possède deux fonctions principales (Rouvière, 1982) :

- **C'est un adducteur et rotateur médial du bras.**
- **C'est un muscle respiratoire accessoire, car il soulève tout le thorax si le point fixe est l'humérus**

Chez l'homme, l'insertion claviculaire est importante et permet de garder les avant-bras fléchis, ce qui autorise le transport d'objets volumineux. De plus, elle permet de développer une adduction puissante sans extension concomitante, ce qui est important lors du jet (Stern et *al.*, 1980 b).

Le pectoral abdominal (*Pectoralis abdominalis*)²⁴

Le pectoral abdominal est un muscle qui est bien développé chez les primates, sauf chez *Alouatta*, *Ateles Brachyteles* et les *Hominoidea* où il tend à disparaître (Figure II-18). Chez l'homme ce muscle n'existe pas sauf à l'état d'anomalie. Ce muscle est cependant présent chez 20% des individus, mais il est moins nettement différencié que chez les autres primates (Testut, 1884).

Le pectoral abdominal est peu développé et tend à fusionner avec le petit pectoral chez *Ateles* et *Brachyteles* (Campbell, 1937 ; Hill, 1962) alors que chez les *Hominoidea* il perd son unité en fusionnant avec le grand pectoral.

Ce muscle est absent chez les mammifères quadrupèdes, tel que le chien, mais existe, bien différencié, chez les primates les plus primitifs (Miller, 1932).

Origine

Chez la majorité des singes, sauf les *Hominoidea*, les insertions costales se font le plus souvent entre la huitième et la onzième côte (Ashton et *al.*, 1963). Cependant chez les *Alouattinae* (Hill, 1962 ; Grand, 1968) ainsi que chez les *Atelinae* (Robertson, 1944 ; Hill, 1962) le pectoral abdominal diminue en taille et ne s'insère plus que sur deux côtes, voire sur

²⁴Il est aussi appelé sterno-huméral (Duvernoy, 1855), et pour d'autres synonymes voir Jouffroy (1962).

une seule, qui sont les cinquième, sixième ou septième (Ashton et *al.*, 1963 ; Grand, 1968 ; Hill, 1962). La diminution du nombre de côtes affectées par les insertions de ce muscle reflète sa perte de fonction et sa résorption.

Terminaison et constitution

Chez tous les primates qui possèdent le *m. pectoralis abdominis*, celui-ci s'insère soit sur la lèvre de la coulisse bicipitale, en-dessous de l'insertion du grand pectoral (Robertson, 1944 ; Swindler et *al.*, 1973), soit sur la capsule articulaire gléno-humérale (Ashton et *al.*, 1963 ; Hill, 1962, 1974 ; Grand, 1968). Dans les deux cas, l'insertion se fait par l'intermédiaire d'un tendon.

Les fibres du muscle pectoral abdominal sont orientées crânio-latéralement et il existe peu de variations morphologiques entre les différentes espèces de primates.

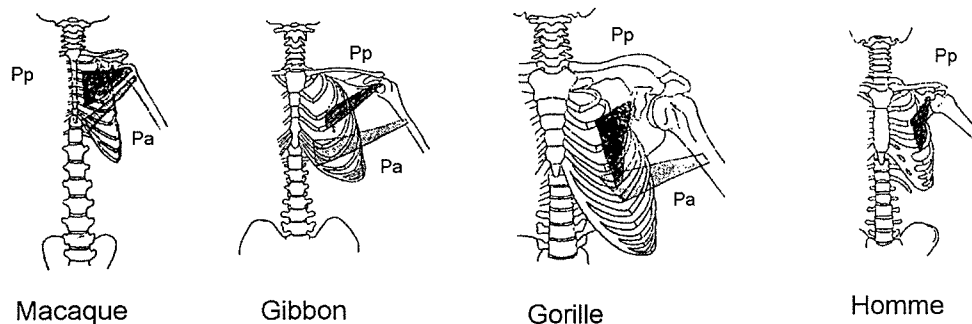


Figure II-18 : Représentation schématique du petit pectoral (Pp) et du pectoral abdominal (Pa) et de leurs insertions costales et humérales (D'après Miller, 1932).

3) *PECTORALIS MINOR (PETIT PECTORAL)*²⁵

Le petit pectoral est situé sous le muscle subclavier, séparé de celui-ci par un espace triangulaire, l'espace clavi-pectoral, et totalement recouvert par le faisceau sternal du grand pectoral. Chez les *Prosimii* ce muscle n'est pas toujours bien individualisé de la masse musculaire pectorale, contrairement à ce qui existe chez les *Anthropoidea* (Jouffroy, 1962). Les insertions latérales et médiales de ce muscle diffèrent nettement selon les groupes (Figure II-18).

²⁵Il est aussi appelé costo-coracoïdien (Duvernoy, 1855), et voir Jouffroy (1962) pour les synonymes.

Origine

Le petit pectoral s'insère sur le sternum et sur les premiers cartilages costaux par l'intermédiaire de faisceaux distincts chez les *Ceboidea* (sauf chez les *Alouattinae* et les *Atelinae*) et les *Cercopithecoidea* (Jouffroy, 1962 ; Ashton et *al.*, 1963). Chez les *Atelinae* et les *Alouattinae* les insertions sternales disparaissent, ce qui rappelle les *Hominoidea*, mais contrairement à ces derniers, les insertions costales se font encore sur les cartilages costaux (Campbell, 1937), essentiellement sur les côtes deux à six (Ashton et *al.*, 1963).

Chez les *Hominoidea* l'insertion sternale disparaît et les faisceaux s'insèrent directement sur le bord supérieur et la face externe des côtes, et non plus sur les cartilages costaux (Ashton et *al.*, 1963 ; Kahle et *al.*, 1995). Les côtes sur lesquelles s'insère le petit pectoral sont essentiellement les côtes deux à cinq (Broca, 1869 ; Duvernoy, 1855 ; Miller, 1932 ; Rouvière, 1982 ; Sullivan et *al.*, 1927 ; Swindler et *al.*, 1973).

Terminaison

Les différents faisceaux sternaux et costaux, qui constituent le petit pectoral se réunissent en une lame musculaire qui se termine par un tendon dont l'insertion se fait soit, sur la capsule articulaire gléno-humérale, soit sur le processus coracoïde.

Chez les *Ceboidea* et les *Cercopithecoidea* ce tendon s'insère sur la capsule articulaire gléno-humérale et en partie sur les ligaments coracoïdiens. Des insertions secondaires, par l'intermédiaire de fibres musculaires, peuvent se développer sur le tubercule majeur ou sur le processus coracoïde (Ashton et *al.*, 1963 ; Ayer, 1948 ; Campbell, 1937 ; Fleagle, 1977).

Chez les *Hominoidea*, à l'exception des chimpanzés, l'insertion terminale du petit pectoral se fait sur le bord médial du processus coracoïde par l'intermédiaire d'un tendon (Duvernoy, 1855 ; Kamina, 1995 ; Miller, 1932 ; Raven, 1950 ; Rouvière, 1982). Parfois des fibres musculaires s'insèrent en plus, sur d'autres structures comme le ligament coraco-acromial ou la partie claviculaire proche de cette apophyse (Sullivan et *al.*, 1927).

Chez le chimpanzé il n'existe pas de zones d'insertions bien définies pour l'insertion du tendon du muscle petit pectoral (Miller, 1932). En effet, selon les auteurs, ce tendon s'insère soit sur le processus coracoïde soit sur la capsule articulaire gléno-humérale et il n'y a

pas forcément symétrie de l'insertion entre les petits pectoraux droit et le gauche (Broca, 1869 ; Miller, 1952 ; Sakka, 1985 ; Swindler et *al.*, 1973 ; Ziegler, 1964).

Constitution et fonction

Les fibres musculaires ont une orientation convergente crânio-latérale chez tous les primates. Chez les singes les plus quadrupèdes, l'orientation de ces fibres tend à être encore plus crâniale.

Le petit pectoral a deux fonctions proches de celles du subclavier (Rouvière, 1982). Quand le point fixe est pris sur les côtes **il abaisse le moignon de l'épaule**. Lorsque le point fixe est pris sur la scapula ou sur la capsule articulaire, **il devient inspireur** car il élève les côtes. Ces deux rôles semblent exister chez les primates mais leur importance relative doit varier selon les groupes.

L'insertion coracoïdienne du petit pectoral, caractéristique des *Hominoidea*, est exceptionnelle chez les autres mammifères (Jouffroy, 1962). Ce changement de point d'insertion a entraîné une modification du rôle de ce muscle, qui chez l'homme est devenu un muscle moteur de la ceinture (Jouffroy, 1962).

C . MUSCLES INTRINSÈQUES EXTENSEURS

1) *DELTOIDEUS (DELTOÏDE)*²⁶

Le *m. deltoideus* « unit la ceinture scapulaire à la face externe de l'humérus » (Rouvière, 1982 ; p 92). Chez beaucoup de mammifères, tels que les *Tupaiaidae*, il est formé de trois faisceaux distincts et indépendants : les deltoïdes claviculaire, acromial et scapulaire. Cette structure tripartite se retrouve toujours chez les *Prosimii* et chez les *Callithricidae*. « Chez les Cébides et les Catarhiniens, les deux faisceaux postérieurs, acromial et spinal, sont confondus et plus ou moins unis en outre à la portion claviculaire. » (Jouffroy, 1962 ; p 72). Chez les *Hominoidea* les trois parties ont complètement fusionné et ne forment plus qu'un

²⁶Il est aussi appelé sous-acromio-humérien (Duvernoy, 1855) et voir Jouffroy (1962) pour d'autres synonymes.

seul muscle. « C'est le muscle le plus volumineux et le plus important de l'épaule » chez l'homme (Testut, 1884).

Origines

Chez tous les groupes, ce muscle s'insère, par l'intermédiaire des trois faisceaux, sur la clavicule (*pars clavicularis* ou faisceau antérieur), l'acromion (*pars acromialis* ou faisceau moyen) et l'épine (*pars spinalis* ou faisceau postérieur). Les différences entre les groupes résident essentiellement dans l'importance des zones d'insertions de chaque partie.

◆ *Pars clavicularis* :

L'extension de l'insertion claviculaire est très variable au sein même d'une espèce donnée. Elle s'étend entre le premier tiers latéral et la moitié de la clavicule chez les *Hominoidea* (Ashton et al., 1963 ; Paturet, 1951). De même chez les platyrhiniens l'insertion claviculaire est toujours très importante et dépasse nettement la moitié de la clavicule (Campbell, 1937 ; Yioulatos, 1994). La variabilité inter-spécifique de l'extension de l'insertion claviculaire du deltoïde est très importante chez les *Cercopithecidae*. Elle s'étend sur la quasi totalité de la longueur claviculaire chez certaines espèces (Ayer, 1948 ; Sonntag, 1922 ; Swindler et al. 1973), alors que chez d'autres elle atteint difficilement la moitié latérale de la clavicule (Polak, 1908 ; Ashton et al., 1963).

◆ *Pars acromialis* :

Cette partie « s'insère sur le sommet et sur le bord externe de cette apophyse ainsi que sur le ligament acromio-claviculaire » (Paturet, 1951 ; p 213). Ce faisceau s'insère de manière identique chez les différents primates.

◆ *Pars spinalis* :

Le deltoïde s'insère, chez tous les *Anthropoidea*, jusqu'au tubercule du trapèze, dont la position est variable selon les groupes, par l'intermédiaire d'une lame aponévrotique très courte (Paturet, 1951 ; Ashton et al., 1963).

Terminaisons

Quel que soit le groupe considéré, le deltoïde s'insère toujours sur le corps de l'humérus au niveau de la tubérosité deltoïdienne, mais la position de cette insertion par

rapport à la tête humérale est variable comme nous l'avons vu précédemment. C'est la seule variation des insertions de ce muscle qui semble effectivement posséder une relation avec la locomotion.

Corps musculaire

Chez les *Hominoidea* le deltoïde « est volumineux, épais, en forme de demi-cône ou d'un demi-cornet dont la base est en haut et le sommet en bas. Il est situé à la partie externe de l'épaule » (Rouvière, 1982 ; p 92). Cependant, chez l'homme ce muscle atteint un moindre degré de développement par rapport à ce qui est observé chez les grands singes (Miller, 1932). Chez les autres singes ce muscle est moins développé et ne forme pas une masse unique comme nous l'avons vu, mais il est constitué de trois unités plus ou moins distinctes. Chez les *Atelinae* ces trois unités tendent à s'unifier (Ashton et al., 1963).

Fonction

L'HOMME

Les différentes parties du deltoïde participent pour une grande part à la réalisation de trois mouvements qui sont : l'abduction, la flexion et l'extension.

◆ **Faisceau antérieur :**

Il intervient préférentiellement lors de la flexion, entre 0° et 60° (Kapandji, 1994).

◆ **Faisceau moyen :**

Il intervient préférentiellement lors de l'abduction, entre 0° et 90°. Ensuite son action décroît progressivement (Kapandji, 1994).

◆ **Faisceau postérieur :**

Il intervient préférentiellement lors de l'extension (Kapandji, 1994).

Autant il n'est plus possible de distinguer morphologiquement les trois faisceaux du deltoïde chez l'homme, autant ils sont encore bien individualisés du point de vue fonctionnel.

PRIMATES À LOCOMOTION SUSPENDUE PRÉPONDÉRANTE (GRANDS SINGES, ATELINES)

Chez ces primates, les trois faisceaux présentent des fonctions bien spécifiques, mais il est nécessaire de différencier la locomotion arboricole (grimper, brachiation, ...) de la locomotion au sol.

Déplacements arboricoles

◆ **Faisceaux antérieur et moyen :**

- Ces faisceaux présentent une activité importante lors de la flexion, notamment le faisceau moyen (Tuttle et *al.*, 1978 ; Larson et *al.* 1986 ; Stern et *al.*, 1976).

◆ **Faisceau postérieur :**

- Il est totalement inactif lors de la flexion (Tuttle et *al.*, 1978 ; Larson et *al.* 1986 ; Stern et *al.*, 1976).

- Il est actif, lors du grimper ou de la brachiation, pendant la phase d'appui. C'est alors un rétracteur de l'humérus. La partie postérieure du deltoïde est donc totalement déphasée par rapport aux deux autres parties (Larson et *al.* 1986 ; Tuttle et *al.*, 1978 ; Stern et *al.*, 1976).

Déplacements au sol

Ces études n'ont été réalisées que chez le chimpanzé

◆ **Faisceaux antérieur et moyen :**

Ils sont actifs quand la main prend appui sur le sol pour rétracter l'humérus (Larson et *al.*, 1987).

◆ **Faisceau postérieur :**

- Il n'est actif que lors de la flexion du bras lors du knuckle walking, et possède alors une action protractrice (Larson et *al.*, 1987).

- Il participe aussi, à un degré moindre, au début de la rétraction de l'humérus.

La fonction des différentes parties du deltoïde s'inverse chez le chimpanzé, entre le déplacement arboricole et le déplacement terrestre.

PRIMATES QUADRUPÈDES

Chez les primates essentiellement quadrupèdes, comme *Cercopithecus aethiops*, le recrutement des différentes parties du deltoïde est particulier. Lorsque l'animal pratique une locomotion quadrupède, ce qui peut se schématiser par une succession de cycles comprenant chacun une phase de protraction et une phase de rétraction, le supra-épineux et la partie antérieure du deltoïde sont toujours inactifs. Ceci est très différent de ce qui se passe chez l'homme et les grands singes (Whitehead et *al.*, 1994). Chez les primates quadrupèdes le deltoïde possède plus un rôle de contrôle de la position de l'humérus dans le plan médio-latéral qu'un rôle protracteur. Ce muscle possède cependant, toujours une place prépondérante

dans l'abduction, mouvement assuré par les faisceaux moyen et postérieur, comme chez les autres primates (Whitehead et *al.*, 1994).

2) *SUBSCAPULARIS (SUBSCAPULAIRE)*²⁷

Origine et terminaison

Ce muscle très épais, et plus ou moins triangulaire, est identique chez tous les primates y compris l'homme. C'est un muscle qui s'insère sur la plus grande partie de la face ventrale de la scapula par des lames aponévrotiques sur les crêtes de la fosse subscapulaire et par implantation directe de fibres charnues dans l'intervalle de ces crêtes (Rouvière, 1982). L'espace laissé libre par ce muscle correspond à la zone d'insertion du grand dentelé.

« Les faisceaux musculaires se dirigent en convergeant vers l'angle externe de l'omoplate. Ils se rassemblent en une masse de plus en plus étroite et épaisse qui s'applique sur la face antérieure de la capsule de l'articulation scapulo-humérale » (Rouvière, 1982 ; p 86).

Ce muscle se termine sur le tubercule mineur par un fort tendon et par de courtes fibres tendineuses sur la partie supérieure de la crête du tubercule mineur. Chez les chimpanzés il existe parfois un faisceau accessoire qui provient du bord axillaire et qui s'insère sur l'humérus, distalement par rapport au tubercule mineur (Ziegler, 1964).

Fonction

Ce muscle possède deux rôles fondamentaux (Rouvière, 1982) :

- Il maintient en contact les surfaces articulaires de l'articulation scapulo-humérale.
- Il permet la rotation médiale du bras.

Cependant, dans le détail, l'action de ce muscle est complexe (Larson et *al.*, 1986 ; Larson, 1988). En effet, chez les chimpanzés le muscle subscapulaire, bien que constituant une seule unité morphologique, peut être considéré comme deux unités myologiques distinctes (Larson et *al.*, 1986) :

²⁷Il est aussi appelé scapulo-trochitérien (Duvernoy, 1855), et pour d'autres synonymes voir Jouffroy (1962).

- ◆ Le tiers supérieur est abducteur et rotateur médial. Il assiste le deltoïde lors de l'élévation du bras.
- ◆ Les deux-tiers inférieurs n'ont aucun rôle dans l'élévation du bras et n'interviennent que pour réaliser la rotation de l'humérus sur son axe.

Par ailleurs, ces deux parties sont fortement sollicitées chez les chimpanzés (Larson et *al.*, 1986), plus que les autres muscles de l'épaule, lorsque l'animal est suspendu par les bras. Il intervient aussi lors des déplacements par knuckle walking, mais sa fonction reste inexpliquée (Larson et *al.*, 1987).

Cependant l'étude fonctionnelle du subscapulaire est délicate car il présente des activations différentes en fonction des espèces. En effet, il est beaucoup plus sollicité chez les gibbons que chez les chimpanzés lors de la brachiation ou du grimper vertical, bien que leur morphologie scapulaire soit proche. Cela serait dû à un angle de torsion humérale différent entre ces deux taxons (Larson, 1988).

3) *LATISSIMUS DORSI (GRAND DORSAL)*²⁸

Ce muscle relie le squelette axial à l'humérus (Figure II-19)

Origine

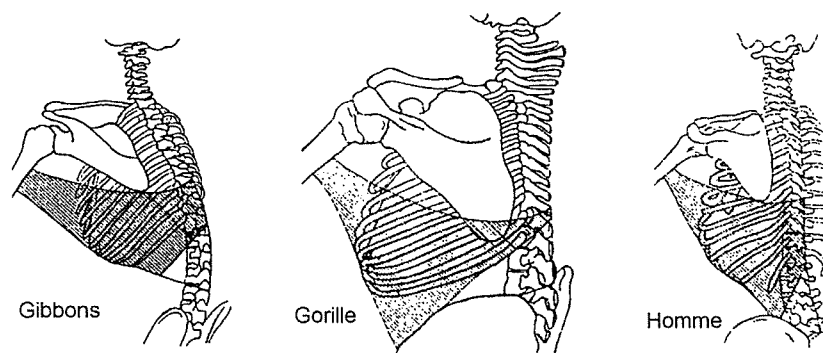


Figure II-19 : Représentation schématique des zones d'insertion du grand dorsal chez le gibbon, le gorille et l'homme (D'après Miller, 1932).

²⁸Il est aussi appelé dorso-humérien (Duvernoy, 1855), voir Jouffroy (1962) pour d'autres synonymes.

Il s'insère sur quatre parties distinctes du squelette qui sont : les apophyses épineuses des dernières vertèbres thoraciques et lombaires, les ligaments inter-épineux correspondants, le bassin, les côtes ainsi que la scapula. Cependant ces trois dernières insertions n'existent pas chez tous les singes.

Insertion scapulaire

Cette insertion se fait sur l'angle inférieur :

- chez l'homme et les grands singes elle est inconstante (Testut, 1911 ; Paturet, 1951 ; Rouvière, 1974 ; Kamina, 1995)
- chez les *Cercopithecidae* elle est systématiquement absente (Hill, 1966)

Insertion sur le bassin

Cette insertion se fait sur l'aile iliaque :

- chez l'homme et les grands singes elle est étendue et se fait par l'intermédiaire de l'aponévrose lombaire (Duvernoy, 1855 ; Ashton et al., 1963 ; Rouvière, 1974 ; Tuttle et al., 1988)
- chez les gibbons et les platyrrhiniens elle est absente (Hill, 1960 ; Donisch, 1973)
- chez les *Cercopithecidae* elle est inconstante (Sonntag, 1922 ; Hill, 1974).

Insertion vertébrale

- chez les *Hominoidea* les insertions vertébrales se font sur les six à huit dernières vertèbres dorsales ainsi que sur les vertèbres lombaires par l'intermédiaire de l'aponévrose lombo-dorsale (Paturet, 1951 ; Rouvière, 1974)

- chez les *Cebidae* et les *Cercopithecidae* le nombre de vertèbres affectées par les insertions du grand pectoral varie selon les espèces, mais elles s'insèrent toujours sur les vertèbres dorsales et lombaires

Insertion costale

- chez les *Hominoidea*, les insertions costales sont constantes et leur nombre exact est variable selon les individus, mais elles affectent environ les six dernières côtes (Ashton et al., 1963)

- chez les *Cercopithecidae*, les insertions costales du grand dorsal sont normalement absentes (Ayer, 1948 ; Hill, 1966, 1970, 1974 ; Miller, 1932 ; Sonntag, 1922).

- Chez les *Colobinae*, tout du moins chez *Colobus* et *Semnopithecus*, il existe une insertion constante sur les deux dernières côtes (Ayer, 1948 ; Polak, 1908).

- Tous les *Cebidae*, ou presque, possèdent des insertions costales du *m. latissimus dorsi* et ce sont *Brachyteles* et *Ateles* qui en possèdent le plus grand nombre, jusqu'à six (Ashton et al., 1963 ; Dunlap et al., 1985 ; Hill, 1960, 1962). Les autres *Cebidae* et les *Callithricidae* présentent cependant un nombre plus restreint d'insertions costales, qui rappelle ce qui existe chez *Colobus* (Campbell, 1937 ; Hill, 1957, 1960).

Chez les colobes le grand dorsal est fortement uni au trapèze et forme ainsi une couche musculaire uniforme qui recouvre tout le dos. Chez *Ateles* et *Alouatta* le grand dorsal (Figure II-20) est plus étendu ventralement que chez *Cebus* (Yioulatos, 1994), et chez les *Hominoidea* le grand dorsal atteint son développement maximum (Miller, 1932).

Terminaison

Le grand dorsal s'insère sur l'humérus au fond de la coulisse bicapitale, entre les insertions du grand pectoral et du grand rond, par l'intermédiaire d'un court tendon.

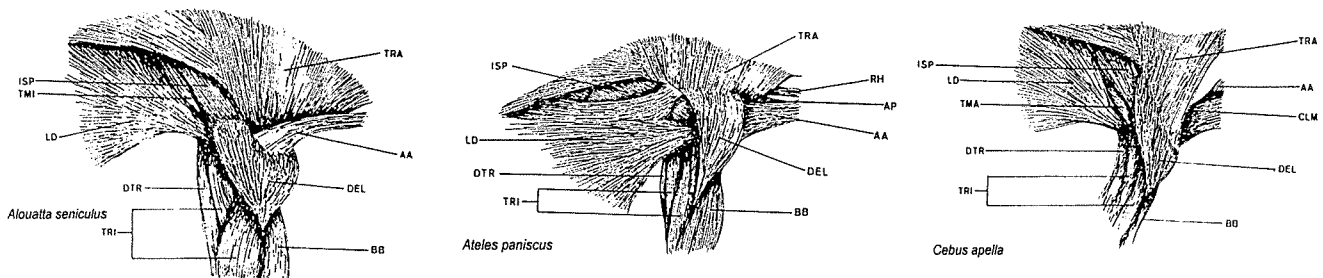


Figure II-20 : Noter le développement ventral du grand dorsal. AA : *Atlanto-scapularis anterior*, AP : *Atlanto-scapularis posterior*, BB : Biceps, CLM : *Cleido-mastoidien*, DEL : *Deltoïde*, DTR : *Dorso-epitroclearis*, ISP : *Infra-épineux*, LD : *Grand dorsal*, RH : *Rhomboïde*, TMA : *Grand rond*, TRA : *trapèze*, TMI : *Petit rond*, TRI : *Triceps* (Yioulatos, 1994).

Fonction

Le grand dorsal présente trois fonctions :

- un rôle **adducteur et rotateur médial du bras** (Paturet, 1951).
- il **soulève le tronc** lorsque le point fixe est sur l'humérus. Il intervient donc dans l'acte de grimper. Ce muscle est très sollicité, au moins chez *Ateles* et *Lagothrix*, lors du grimper ou des déplacements suspendus (Stern et al., 1976).
- « Il soulève également les côtes inférieures et devient ainsi un muscle inspireur accessoire » (Paturet, 1951 ; p 847). Cette dernière fonction n'est possible que chez les primates présentant des insertions costales du grand dorsal.

4) *TERES MAJOR (GRAND ROND)*²⁹

Origine et terminaison

La morphologie du grand rond est stable au sein des primates. C'est un muscle allongé, aplati et épais. En proportion, il est plus volumineux chez les *Hominoidea* que chez les autres singes (Miller, 1932).

Le grand rond s'insère sur l'angle inférieur de la scapula, et remonte le long de la face dorsale jusqu'aux deux-tiers inférieurs de l'épine du même nom. Il s'insère aussi sur l'aponévrose qui le recouvre. Contrairement à de nombreux muscles, cette insertion n'est pas secondaire.

Il se termine par un tendon sur la lèvre interne de la coulisse bicipitale de l'humérus en arrière du tendon du grand dorsal (séparé l'un de l'autre par une bourse séreuse) qui se fixe au fond de la gouttière.

Les fibres musculaires sont orientées vers le haut, en dehors et en avant et passent au-dessous du triceps et au-dessus du grand dorsal.

Chez l'homme et le gorille, ce muscle est parfaitement distinct du grand dorsal (Raven, 1950). Cependant, chez eux la fusion entre le grand dorsal et le grand rond est parfois complète (Kahle et *al.*, 1995). Au contraire, chez les chimpanzés et les orangs-outans, les tendons des muscles grand rond et grand dorsal ne sont pas totalement indépendants (Miller, 1952 ; Sullivan et *al.*, 1927).

Chez les platyrrhiniens il n'existe pas de fusion, même partielle, entre le grand rond et le grand dorsal (Beatties, 1927 ; Campbell, 1937). Au contraire, chez les *Cercopithecidae* il existe tous les stades, entre la fusion totale (Mandrills) et l'absence de fusion (Macaque) de ces deux muscles (Ayer, 1948 ; Fleagle, 1977 ; Hill, 1970 ; Polak, 1908 ; Sonntag, 1922).

Fonction

²⁹Il est aussi appelé scapulo-humérien (Duvernoy, 1855), pour d'autres synonymes voir Jouffroy (1962).

Le grand rond est un **rotateur médial et adducteur du bras**. De plus, quand l'humérus est le point fixe, **il élève l'angle inférieur de la scapula et ainsi le moignon de l'épaule** (Rouvière, 1982).

Le *m. teres major*, bien qu'étant toujours un rotateur médial et un adducteur du bras, peut présenter, en plus, des spécificités fonctionnelles différentes selon les espèces. Chez le chimpanzé, il est inactif lors des mouvements du bras pour attraper un objet. Au contraire, il est actif lorsque l'animal grimpe le long d'un tronc vertical, mais n'intervient que comme rétracteur propulsif de l'humérus (Larson et *al.*, 1986). Lors du knuckle walking, il n'est que modérément actif. Il permet la descente du membre, à la fin de la pro-traction (Larson et *al.*, 1987). Le schéma est différent chez de nombreux mammifères quadrupèdes comme les chats par exemple, où le *m. teres major* a aussi un rôle important dans la propulsion du corps (Larson et *al.*, 1987).

5) *TERES MINOR (PETIT ROND)*³⁰

Le petit rond présente une morphologie stable au sein des primates, bien qu'il soit plus ou moins confondu avec le muscle infra-épineux. En effet, il n'est pas, ou très peu, différencié chez les *Hylobatidae* ainsi que chez les *Cercopithecoidea* et la majorité des *Ceboidea*. Chez les *Atelinae* il est, au contraire, relativement bien différencié de l'infra-épineux (Hill, 1962). C'est chez les grands singes et l'homme que la différenciation des deux muscles est la plus poussée, mais elle est rarement totale (Ashton et *al.*, 1963 ; Raven, 1950 ; Rouvière, 1982 ; Kahle et *al.*, 1995).

Insertion et morphologie

C'est un muscle aplati et allongé, situé sur la partie supérieure du bord latéral de la scapula au-dessus du grand rond. Il se termine, après être passé en arrière de l'articulation scapulo-humérale, par un tendon qui se fixe sur la facette inférieure du tubercule majeur (Rouvière, 1982).

Chez les *Anthropoidea*, les différences portent essentiellement sur la taille de l'insertion scapulaire. En règle générale, les grands singes et l'homme présentent l'insertion scapulaire la plus développée.

³⁰Duvernoy (1855) le nomme : scapulo-sous-trochitérien et voir Jouffroy (1962) pour d'autres synonymes.

Fonction

La fonction du muscle petit rond est presque identique à celle de l'infra-épineux (Larson et *al.*, 1986, 1987 ; Rouvière, 1982), elle correspond à une **fonction de rotateur latéral importante**. Cependant, il se rapproche aussi par son rôle, du grand rond ou de la partie inférieure du deltoïde.

Le petit rond est totalement inactif lors de l'élévation du bras chez l'orang-outan, ce qui est différent de ce qui se passe chez l'homme et le chimpanzé (Tuttle et *al.*, 1978).

6) *DORSOEPITROCHLEARIS*³¹ (*DORSO-ÉPITROCHLÉO-OLÉOCRANIEN*)

Le muscle dorso-épitrochléo-oléocrânien, qui n'existe normalement pas chez l'homme, sauf chez moins de 5 % des individus (Testut, 1884), appartient au complexe tricipital. Il naît du muscle grand dorsal, par des fibres charnues qui se détachent de celui-ci avant qu'il ne croise le chef scapulaire du triceps (Jouffroy, 1962). Il forme un long ruban qui se termine sur la partie distale de l'humérus, accolé au triceps. Ce muscle ne peut être considéré comme un faisceau du grand dorsal car il est innervé par le nerf radial comme les éléments fondamentaux du triceps.

Ce muscle existe chez tous les primates non humains mais il est fréquemment absent chez les grands singes et les gibbons (Jouffroy, 1962). Les différences portent essentiellement sur l'emplacement exact de son insertion au niveau de l'articulation du coude, car son origine est constante chez les *Anthropoidea*. Les *Atelinae* et les *Alouattinae* présentent en plus une insertion sur le bord latéral de la scapula entre le petit rond et le subscapulaire (Campbell, 1937 ; Ashton et *al.*, 1963 ; Turnquist, 1983).

7) *SUPRASPINATUS* (*LE SUPRA-ÉPINEUX*)³²

« La morphologie du sus-épineux est très constante chez les Lémuriformes, comme dans l'ensemble des primates » (Jouffroy, 1962 ; p 77).

Origines, terminaisons et morphologie

Le muscle supra-épineux, épais et plus ou moins triangulaire, recouvre pratiquement toute la fosse supra-épineuse sur laquelle il s'insère. Sa morphologie dépend donc de la forme de cette dernière. Chez les espèces ayant une scapula plus longue que haute avec une fosse

³¹Voir Jouffroy (1962) pour les synonymes.

³²Il est aussi appelé sus-scapulo-trochitérien (Duvernoy, 1855), ou sus-épineux, et voir Jouffroy (1962).

supra-épineuse peu développée par rapport à l'infra-épineuse, comme chez les primates quadrupèdes tels que les babouins, macaques, mandrills, etc, le muscle est long et étroit, alors que chez les *Atelinae*, les *Alouattinae* et les *Hominoidea*, excepté *Pongo pygmaeus*, il est court et augmente en hauteur, il devient plus carré. Chez l'orang-outan il est court, mais n'augmente pas en hauteur.

Les fibres musculaires convergent en un tendon qui passe en-dessous de l'articulation acromio-claviculaire ainsi que sous le ligament acromio-coracoïdien, et au-dessus de l'articulation scapulo-humérale pour aller s'insérer sur la capsule articulaire gléno-humérale et sur la partie la plus proximale du tubercule majeur.

Fonction

Homme

Chez l'homme, le muscle supra-épineux est abducteur du bras et possède aussi le rôle de ligament actif de l'articulation de l'épaule (Rouvière, 1982).

Grands Singes

Chez les chimpanzés, le muscle supra-épineux est aussi un abducteur du bras, dont le rôle essentiel est l'initiation du lever du bras en tant qu'antagoniste du deltoïde qui déplace l'humérus vers le haut (Larson et *al.*, 1986). Ce rôle se retrouve aussi chez l'homme (Kapandji, 1994) et les orangs-outans (Tuttle et *al.*, 1978).

Cercopithecoïdes

Le muscle supra-épineux sert de stabilisateur de l'articulation gléno-humérale lors des déplacements quadrupèdes et contrôle la rétraction de l'humérus chez les cercopithèques, les babouins, les macaques, les chimpanzés (qui pourtant possèdent une quadrupédie très différente de celle pratiquée par les *Cercopithecoidea*) et sans doute chez beaucoup d'autres primates (Larson et *al.*, 1989, 1992).

8) *INFRASPINATUS (L'INFRA-ÉPINEUX)*³³

Le muscle infra-épineux est plus ou moins confondu avec le muscle petit rond (*Teres minor*) chez les *Anthropoidea* sauf chez les *Hominoidea*.

³³Il est aussi appelé sous-scapulo-trochitérien (Duvernoy, 1855), sous-épineux et voir Jouffroy (1962).

Les insertions et la morphologie de ce muscle sont peu variables chez les primates.

Insertions et constitution

Le muscle infra-épineux, de forme plus ou moins triangulaire, naît par des fibres charnues et de courtes lames aponévrotiques de la fosse infra-épineuse en arrière de la zone d'insertion des muscles ronds, sauf au voisinage du col de la scapula où il n'y a aucune insertion (Rouvière, 1982).

Les fibres convergent vers l'extrémité proximale de l'humérus et passent en arrière de l'articulation scapulo-humérale (Rouvière, 1982). Elles se fixent sur la facette moyenne du tubercule majeur de l'humérus par un tendon aplati.

La forme de ce muscle varie en fonction de la morphologie de la fosse infra-épineuse. Le muscle peut donc être plus long que haut, ce qui est le cas des babouins, macaques, etc, ou alors au contraire être plus haut que long comme dans le cas des atélinés, des grands singes, de l'homme ...

Fonction

L'infra-épineux est **abducteur et rotateur latéral du bras**. Avec le petit rond, ce muscle est le seul rotateur latéral du bras et son rôle est donc primordial dans les mouvements de l'épaule. **Il contribue aussi à maintenir en contact les surfaces articulaires de l'épaule.**

Chez les chimpanzés le muscle infra-épineux assiste le deltoïde lors de l'élévation du bras, surtout lorsque le mouvement est couplé à une abduction // rotation latérale. Ce type d'action est très fréquent pendant la phase de balancement du bras, lors de la brachiation, et lorsque l'animal grimpe le long d'un tronc vertical (Larson et *al.*, 1986).

D . MUSCLES INTRINSÈQUES FLÉCHISSEURS

I) *TRICEPS BRACHII (TRICEPS)*³⁴

Le triceps s'insère sur le corps de l'humérus jusqu'à l'oléocrâne pour sa partie distale. La partie proximale, au contraire, se divise chez les *Anthropoidea* en trois parties qui sont :

- le *caput longum triceps brachii* (chef long)³⁵
- le *caput laterale triceps brachii* (chef latéral)³⁶
- le *caput mediale triceps brachii* (chef médial)³⁷

Le chef long s'insère sur la scapula et les deux autres sur la diaphyse humérale. Les insertions des chefs latéral et médial présentent peu de différences chez les primates, homme compris (Ayer, 1948 ; Swindler et *al.*, 1973 ; Fleagle, 1977).

L'insertion de la longue portion se fait toujours par un tendon sur le tubercule infra-glénoïdal et par des fibres charnues le long du bord latéral de la scapula. L'extension de l'insertion des fibres charnues le long de ce bord varie selon les espèces. En effet, chez l'homme elle est limitée à quelques fibres autour du tendon, alors que chez les autres primates ces fibres s'étendent entre le premier tiers et la moitié du bord latéral (Ayer, 1948 ; Campbell, 1937 ; Sullivan et *al.*, 1927 ; Turnquist, 1983 ; Ziegler, 1964).

Chez les platyrrhiniens, le chef long du triceps possède en plus une insertion sur l'épine par l'intermédiaire d'un orifice au travers de l'aponévrose de l'infra-épineux, ou directement sur cette aponévrose (Campbell, 1937 ; Grand, 1968 ; Hill, 1960, 1962).

Le développement important de l'insertion scapulaire du chef long du triceps, entraîne la disparition de l'espace omo-tricipital qui permet le passage de la branche scapulaire de l'artère scapulaire inférieure chez l'homme (Rouvière, 1982). Cette disparition est compensée,

³⁴Voir Jouffroy (1962) pour les synonymes.

³⁵On trouve encore fréquemment : longue portion du triceps.

³⁶On trouve encore fréquemment : vaste externe.

³⁷On trouve encore fréquemment : vaste interne.

chez le chimpanzé, par la formation d'une voûte au-dessus de l'artère scapulaire, par le chef long du triceps (Ziegler, 1964).

Le triceps étend l'avant-bras sur le bras (Rouvière, 1982), ce qui est important lors de la marche ou de la course quadrupède, et pourrait avoir aussi un rôle lors de la réception au saut (Fleagle, 1977). La perte du rôle locomoteur des membres supérieurs chez l'homme peut expliquer les différences observées entre ce dernier et les autres primates.

2) *BICEPS BRACHII (BICEPS)*³⁸

Le biceps est un muscle allongé et fusiforme qui se fixe sur la scapula par deux faisceaux distincts :

- *m. biceps brachii caput breve* (le chef court)
- *m. biceps brachii caput longum* (le chef long)

Il se termine, après fusion des deux faisceaux, sur l'extrémité proximale du radius. Chez les mammifères quadrupèdes autres que les primates, ce muscle n'est pas divisé en deux faisceaux dans sa partie proximale et ainsi ne possède qu'une seule insertion scapulaire (Miller, 1932). La fusion des chefs long et court est moins complète chez les *Pongidae* et les *Hylobatidae* que chez les autres *Anthropoidea* (Jouffroy, 1962). Ce muscle recouvre les muscles brachial et coraco-brachial (Rouvière, 1982).

Chez tous les primates, y compris les *Prosimii*, le chef long du biceps s'insère sur le tubercule supra-glénoïdal par l'intermédiaire d'un tendon. Ce dernier longe la coulisse bicapitale, traverse la capsule articulaire et, au moins chez l'homme, est recouvert par le ligament huméral transverse en haut et par le tendon du grand pectoral en bas (Rouvière, 1982). Le chef court du biceps s'insère chez tous les primates, à l'exception des gibbons (Miller, 1932; Jouffroy, 1962), sur le processus coracoïde par l'intermédiaire d'un tendon qui, chez l'homme, est uni à celui du coraco-brachial (Rouvière, 1982). Chez le gibbon l'insertion du chef court du biceps a migré vers la partie proximale de l'humérus ce qui est unique au sein des primates (Miller, 1932 ; Jouffroy, 1962).

³⁸Voir Jouffroy (1962) pour les synonymes.

Le biceps a pour fonction de fléchir l'avant-bras sur le bras ainsi que de réaliser, en partie, la supination (Turnquist, 1983).

3) *CORACOBRACHIALIS (CORACO-BRACHIAL)*³⁹

Le *m. coracobrachialis* est un complexe initialement constitué de trois parties distinctes. Cependant, chez tous les primates, sauf chez les *Hominoidea* il est constitué de deux faisceaux distincts :

- le *coracobrachialis profundus*⁴⁰ (le court coraco-brachial)
- le *coracobrachialis medius*⁴¹ (le moyen coraco-brachial)

Chez les *Hominoidea* seul le moyen coraco-brachial existe (Jouffroy, 1962).

Le *m. coracobrachialis profundus* est un petit muscle qui naît de la face inférieure du processus coracoïde et qui vient s'insérer sur le col chirurgical de l'humérus entre le subscapulaire et le grand rond (Jouffroy, 1962 ; Swindler et *al.*, 1973).

Le *m. coracobrachialis medius* naît de la pointe du processus coracoïde par un tendon commun avec le chef court du biceps (Duvernoy, 1855 ; Jouffroy, 1962) ; il se termine par un tendon un peu avant le milieu de la face antéro-médiale de l'humérus entre le triceps et le brachial. **Ce faisceau porte le bras en-dedans et en avant** (Rouvière, 1982).

E . MUSCLES PARTICULIERS

1) *Panniculus carnosus (dorso-humérien)*⁴²

Le dorso-humérien est un muscle particulier qui existe chez la majorité des mammifères mais qui a disparu chez tous les *Hominoidea* sans exception. Il est bien développé chez beaucoup de *Cercopithecidae* (Ayer, 1948 ; Swindler et *al.*, 1973). Chez les platyrhiniens il n'existe, plus ou moins développé, que chez les espèces ne possédant pas de

³⁹Il est aussi appelé : coraco-humérien (Duvernoy, 1855).

⁴⁰Voir Jouffroy (1962) pour les synonymes.

⁴¹Voir Jouffroy (1962) pour les synonymes.

⁴²Voir Jouffroy (1962, 1971) pour les synonymes.

queue préhensile y compris le genre *Cebus* (Campbell, 1937). Il est donc absent chez les *Atelinae* et *Alouatta*.

Le *m. panniculus carnosus* est un muscle peaucier qui constitue une véritable doublure de la peau sur toute la surface du corps, à tel point qu'il est impossible de les séparer. Ces fibres convergent vers l'aisselle et forment une lame aponévrotique qui se fixe soit à la partie antérieure du tubercule majeur, soit au tendon d'insertion du grand dorsal. Dans les groupes où il est bien développé il recouvre la partie inférieure du grand dorsal et s'étend sur les flancs entre la colonne vertébrale et le niveau des muscles abdominaux (Jouffroy, 1962).

2) *Omohyoideus*

L'omohyoïdien ne possède aucune fonction locomotrice car il se fixe sur la scapula et sur l'os hyoïdien situé dans la gorge.

3) *Sternocleidomastoïdeus (le sterno-cleido-mastoïdien)*⁴³

Le muscle sterno-cleido-mastoïdien s'insère sur les mastoïdes et la crête occipitale. Il se termine sur le manubrium sternal et sur la face supérieure de la clavicule par une mince lame tendineuse. Il n'intervient pas dans la locomotion.

4 . LES LIGAMENTS

Les ligaments, bien que moins nombreux que les muscles, n'ont pourtant pas moins d'importance pour le bon fonctionnement de l'épaule. Ils ont été, cependant, beaucoup moins étudiés.

A . LIGAMENT COSTO-CLAVICULAIRE (COSTOCLAVICULAIRE)⁴⁴

Le ligament costo-claviculaire s'insère sur la clavicule à son extrémité distale et se termine sur le sternum. Chez un grand nombre de primates, dont l'homme, il est distinct de la capsule articulaire sterno-claviculaire. Cependant ce n'est pas le cas chez *Tarsius* (Figure II-21), *Galago*, *Lori*, *Saimiri* et *Colobus*.

⁴³Il est aussi appelé : occipitien (Duvernoy, 1855).

⁴⁴Il est aussi appelé ligament rhomboïde.

Chez *Hylobates*, *Pongo* et *Pan* ce ligament est particulièrement large (Figure II-21), alors que chez *Callithrix* et *Alouatta* il est bifaciculé (Cave, 1961). Chez l'homme il est aussi très large et possède une forme plutôt cylindrique, ce qui l'oppose aux autres primates où il est disposé en nappe (Cave, 1961).

Ce ligament limite, avec l'intervention du muscle subclavier, l'amplitude des mouvements horizontaux et verticaux que peut réaliser l'extrémité sternale de la clavicule (Kapandji, 1994).

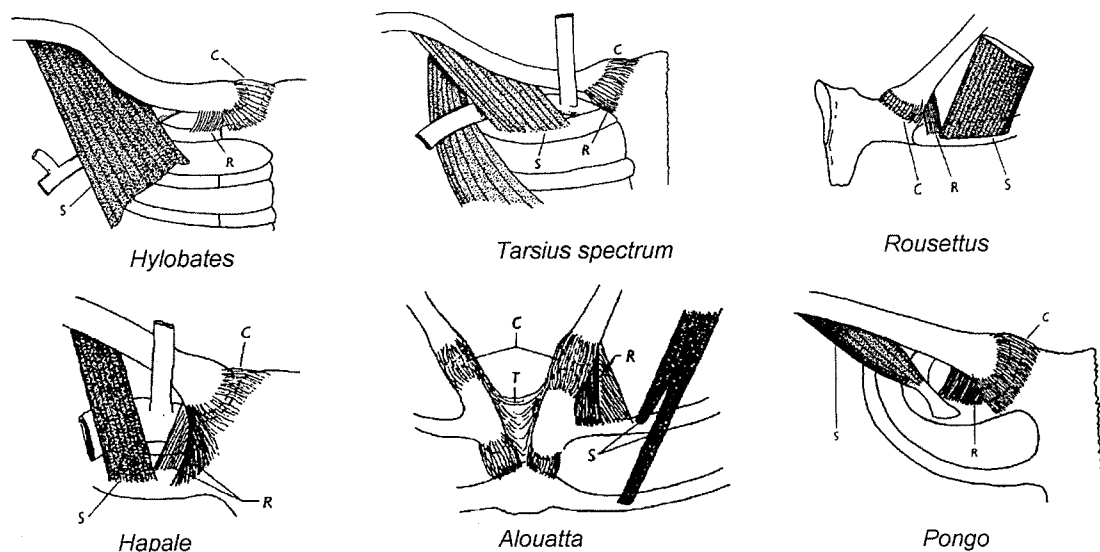


Figure II-21 : Morphologie du ligament costo-claviculaire chez la Roussette et différents primates. C : Capsule articulaire sterno-claviculaire, R : Ligament costo-claviculaire, S : Muscle sub-clavier, d'après Cave (1961).

B . LES LIGAMENTS CORACO-CLAVICULAIRES

Quatre ligaments unissent la clavicule au processus coracoïde. Ce sont les ligaments : conoïde, trapézoïde et coraco-claviculaires interne et externe (Rouvière, 1982).

1) *LIGAMENTS CONOÏDE (CONOIDEUM) ET TRAPÉZOÏDE (TRAPEZOIDEUM)*

Ce sont les plus importants et les plus étudiés des ligaments coraco-claviculaires.

DESCRIPTION

Les ligaments conoïde et trapézoïde partent de la face supérieure de la base du processus coracoïde pour aller se fixer sur la face inférieure de la clavicule. Le ligament conoïde s'insère sur la clavicule, au niveau du tubercule conoïde, près du bord postérieur, et le ligament trapézoïde sur un champ rugueux qui prolonge le tubercule conoïde en avant et en

dehors (Kapandji, 1994). Ces deux ligaments présentent un contact physique, et sont disposés dans deux plans perpendiculaires (Figure II-22).

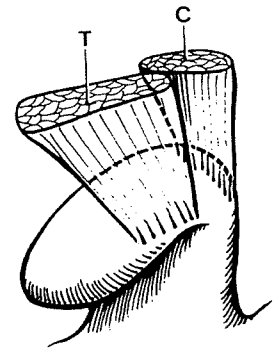


Figure II-22 : Insertion des ligaments conoïde et trapézoïde sur le processus coracoïde (D'après Kapandji, 1994)

Chez les *Cercopithecinae*, souvent un seul ligament coraco-claviculaire existe (Hill, 1970 ; Keith, 1894). Lorsque les deux ligaments sont individualisés (*Cerocebus*), le trapézoïde reste dominant (Hill, 1974).

Chez les *Colobinae* les deux ligaments sont différenciés (Ayer, 1948).

Chez les *Cebidae* les deux ligaments sont confondus (Hill, 1960 ; Yioulatos, 1994), bien que parfois un début de différenciation des ligaments conoïde et trapézoïde apparaît (Ziemer, 1978).

Chez les *Hominoidea* les deux ligaments sont nettement distincts (Duvernoy, 1855 ; Khale et *al.*, 1995 ; Paturet, 1951 ; Rouvière, 1982 ; Testut, 1911).

FONCTION

Les ligaments conoïde et trapézoïde contrôlent et limitent les mouvements de l'articulation acromio-claviculaire.

- le ligament conoïde (Figure II-23 a) limite le mouvement d'ouverture de l'angle entre la clavicule et la scapula.
- le ligament trapézoïde (Figure II-23 b) limite le mouvement de fermeture de cet angle (Kapandji, 1994).

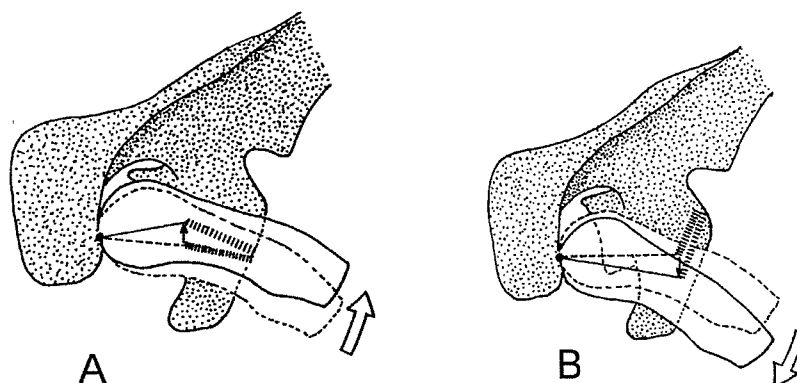


Figure II-23 : Amplitude du mouvement d'ouverture (A) et de fermeture (B) de l'angle entre la clavicule et la scapula. Les pointillés représentent la position où aucun des deux ligaments (conoïde et trapézoïde) n'est en tension (D'après Kapandji, 1994).

Si la clavicule est considérée comme point fixe, la scapula peut réaliser une rotation autour de l'articulation acromio-claviculaire. Cette rotation ne peut dépasser une amplitude de 30° chez l'homme (Kapandji, 1994). Cependant sur le vivant s'ajoute une rotation de 30° dans l'articulation sterno-costoclaviculaire qui implique que l'amplitude du mouvement de sonnette de la scapula peut atteindre 60° chez l'homme (Kapandji, 1994). Il existe peu d'études sur ce sujet chez les singes. Cependant chez *Macaca* l'articulation acromio-claviculaire permet de réaliser facilement la rotation alors que les mouvements d'adduction et d'abduction sont plus limités (Hill, 1974).

2) LES LIGAMENTS CORACO-CLAVICULAIRES INTERNE⁴⁵ ET EXTERNE (*LIGAMENTUM CLAVICULARE*)

Le ligament coraco-claviculaire interne « est une lame fibreuse qui naît du bord interne de la coracoïde en avant du ligament trapézoïde, en arrière de l'insertion du petit pectoral », et se « termine sur la face inférieure de la clavicule, le long de la lèvre antérieure du sous-clavier » (Rouvière, 1982 ; p 38).

Ce ligament n'existe que chez les *Hominoidea*. Il est absent chez d'autres primates et les mammifères claviculés en général (Deniker, 1885 ; Souteyrand-Boulenger, 1966), bien qu'une formation ligamentaire de ce type ait été observée chez certains *Cebidae* (Yioulatos, 1994 ; Ziemer, 1978).

Les ligaments coraco-claviculaires interne et externe apparaissent comme un épaississement de l'aponévrose clavi-pectorale (Souteyrand-Boulenger, 1966).

C . LES LIGAMENTS PROPRES À LA SCAPULA

Il existe trois ligaments qui s'étendent entre deux parties de la scapula qui sont : le ligament acromio-coracoïdien, le ligament coracoïdien et le ligament spino-glénoïdien (Figure II-24).

⁴⁵Synonymes : ventral coracoclavicular ligament (Ziemer, 1978), et voir Souteyrand-Boulenger (1966).

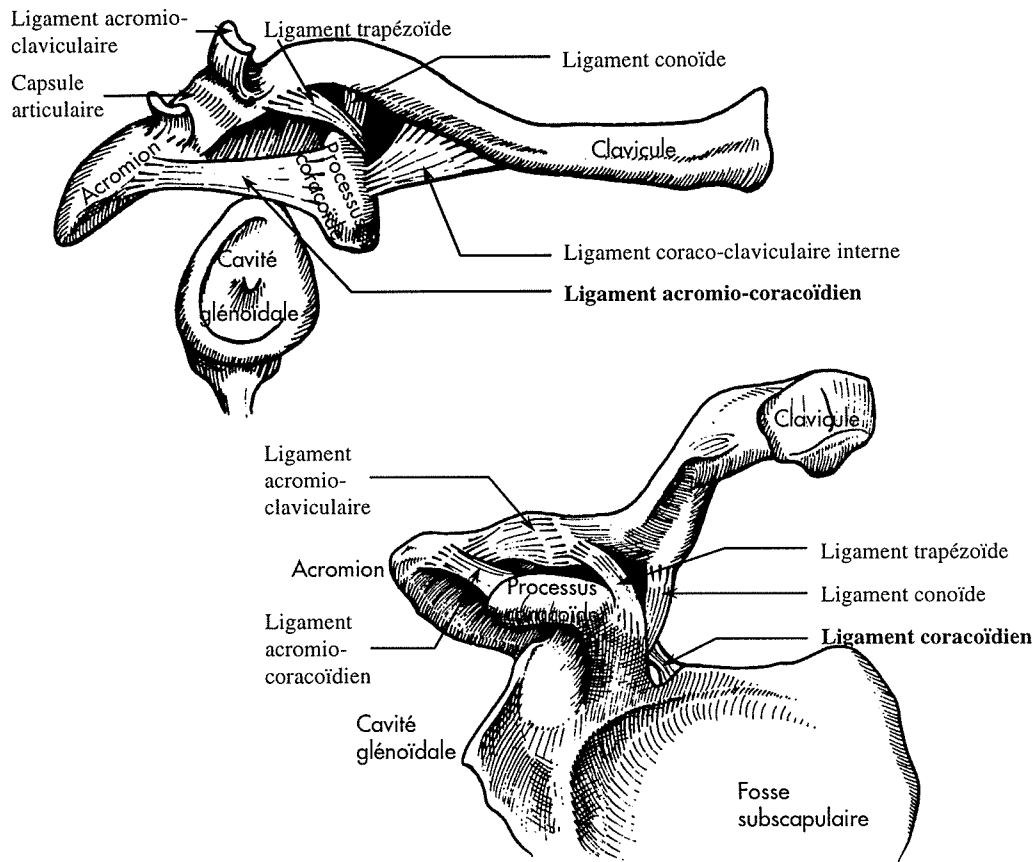


Figure II-24 : Ligaments scapulo-claviculaires et scapulo-scapulaires (en gras) chez l'homme, vue glénoïdale en haut et vue costale en bas (D'après Kapandji, 1994).

I) **LIGAMENTUM CORACOACROMIALE (LIG. CORACO-ACROMIAL)**⁴⁶

« C'est une lame fibreuse triangulaire, fixée par son sommet au sommet de l'acromion et par sa base à tout le bord externe de l'apophyse coracoïde » (Rouvière, 1982 ; p 39). La face supérieure de ce ligament est en contact avec la face profonde du deltoïde, et sa face inférieure est en rapport avec l'articulation scapulo-humérale et les muscles périarticulaires dont elle est séparée par une bourse séreuse (Rouvière, 1982). Ce ligament participe à la constitution de la voûte acromio-coracoïdienne (Figure II-24).

Ce ligament existe chez tous les *Hominoidea* alors qu'il est systématiquement absent chez les *Cercopithecoidea* et les *Ceboidea* y compris les *Atelinae* (Duvernoy, 1855 ; Ciochon et al., 1977).

⁴⁶ Il est aussi appelé ligament acromio-coracoïdien (Rouvière, 1982).

La fonction du ligament coraco-acromial n'est pas claire et sera discutée au chapitre V.

2) LIGAMENTUM TRANSVERSUM SCAPULAE SUPERIUS (LIG. TRANSVERSE SUPÉRIEUR DE LA SCAPULA)⁴⁷

Le ligament transverse supérieur (Figure II-24) de la scapula s'étend d'une extrémité à l'autre de l'incisure scapulaire (échancrure coracoïdienne). Il arrive parfois qu'il s'ossifie chez l'homme et transforme ainsi l'incisure scapulaire en foramen coracoïdien. Chez certains primates, comme *Ateles* par exemple, l'ossification est systématique entraînant la présence constante du foramen coracoïdien chez l'adulte.

3) LIGAMENTUM TRANSVERSUM SCAPULAE INFERIUS (LIG. TRANSVERSE INFÉRIEUR DE LA SCAPULA)⁴⁸

Chez l'homme le ligament spino-glénoïdien est un petit ligament « qui s'étend du bord externe de l'épine de la scapula au rebord postérieur de la cavité glénoïdale » (Rouvière, 1982 ; p 40). Il limite ainsi un orifice, au niveau du col de la scapula, qui livre passage aux vaisseaux et aux nerfs supra-scapulaires. Il n'existe aucune description de ce ligament chez d'autres primates.

D . LIGAMENTS SCAPULO-HUMÉRAUX

Les ligaments scapulo-huméraux relient le processus coracoïde à l'humérus et renforcent la capsule articulaire, qui possède ses propres ligaments appelés ligaments gléno-huméraux, dont nous parlerons plus loin. Les ligaments scapulo-huméraux sont au nombre de deux : le ligament coraco-huméral et le ligament coraco-glénoïdien.

1) LE LIGAMENT CORACO-GLÉNOÏDIEN

Chez l'homme le ligament coraco-glénoïdien « naît de la partie postérieure du bord externe de l'apophyse coracoïde et du coude formé par cette apophyse » (Rouvière, 1982 ; p 46). Il se termine sur le bourrelet glénoïdien et sur une faible partie de la capsule articulaire. Il ne semble pas avoir été décrit chez les autres primates.

⁴⁷On trouve fréquemment : ligament coracoïdien.

⁴⁸On trouve fréquemment : ligament glénoïdien ou spino-glénoïdien.

2) LIGAMENTUM CORACOHUMERAL (*LIGAMENT CORACO-HUMÉRAL*)

Le ligament coraco-huméral est une lame fibreuse épaisse, qui s'attache en-dedans sur toute la longueur du bord externe du processus coracoïde, en-dessous du ligament coraco-acromial (Rouvière, 1982). Il se termine par deux faisceaux qui s'insèrent sur les tubercules majeur et mineur de l'humérus. Autant ce ligament est indépendant de la capsule articulaire au voisinage du processus coracoïde, autant il fusionne avec la capsule sur le reste de son étendue (Rouvière, 1982). On retrouve le même schéma chez *Pan troglodytes* (Souteyrand-Boulenger, 1971).

3) CAPSULE FIBREUSE ET LIG. GLENOHUMERALIA (*LIGAMENTS GLÉNO-HUMÉRAUX*)

Comme pour toutes les articulations, il existe un manchon fibreux qui entoure l'articulation gléno-humérale. Cette articulation est une des rares à posséder un manchon pratiquement complet et constant chez tous les individus (Souteyrand-Boulenger, 1971).

Le ligament gléno-huméral est un ligament périphérique, c'est-à-dire qu'il renforce la capsule articulaire.

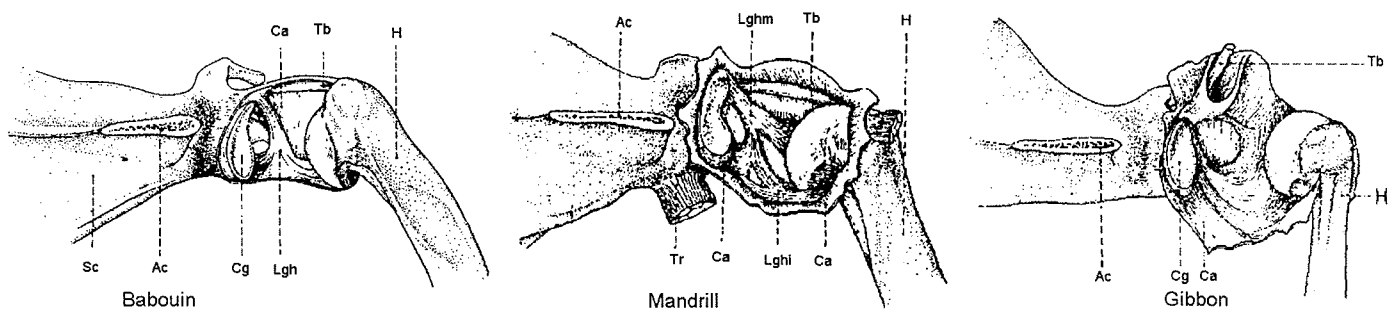


Figure II-25 : Ligaments gléno-huméraux chez *Papio*, *Mandrillus* et *Hylobates*. Ac : acromion, Ca : capsule articulaire, Cg : cavité glénoïdale, H : humérus, Lgh : ligament gléno-huméral, Lghi : ligament gléno-huméral inférieur, Lghm : ligament gléno-huméral moyen, Sc : scapula, Tb : tendon du biceps, Tr : triceps (D'après Souteyrand-Boulenger, 1971).

Chez *Papio* il est unique, très puissant et bifurque au niveau des tiers moyen et inférieur (Figure II-25). Une partie des fibres continue dans la direction initiale et va s'attacher au bord inférieur du tubercule mineur et sur le col huméral. Le reste des fibres revient sur le bourrelet glénoïdien (Souteyrand-Boulenger, 1971). Ce ligament sert ici à renforcer la capsule articulaire qui est très mince.

Chez *Mandrillus* et *Alouatta* la disposition est différente, mais le ligament est toujours bien différencié (Figure II-25). La capsule fibreuse n'est plus renforcée par un ligament gléno-huméral unique mais par un faisceau de ligaments gléno-huméraux (Souteyrand-Boulenger, 1971 ; Yioulatos, 1994).

Au contraire, chez *Hylobates* ce ligament a totalement disparu (Figure II-25), mais la capsule fibreuse est très épaisse (Souteyrand-Boulenger, 1971).

Chez l'homme trois ligaments gléno-huméraux ont été décrits, un inférieur⁴⁹, un moyen et un supérieur, mais ils sont beaucoup moins nets que chez *Papio* car il ne s'agit que d'épaississements de la capsule sous forme de bandes tendineuses tendues entre la glène et l'humérus (Rouvière, 1982).

5. CONCLUSION

Cette synthèse sur l'ostéologie, la myologie et l'arthrologie de l'épaule chez les primates montre une grande diversité au sein de ce groupe zoologique. Elle permet aussi de mettre en évidence :

- des lacunes importantes concernant l'anatomie de cette articulation chez les primates, qui affectent essentiellement les structures ligamentaires,
- qu'un certain nombre de structures possèdent des fonctions encore incomprises. Des études ultérieures, anatomiques et électromyographiques, pourraient se révéler riches en informations et compléter ainsi les travaux de Larson par exemple.

De surcroît, il serait très intéressant de comparer la disposition des fibres musculaires (blanches et rouges) entre les différents primates. Ce type d'étude, très rare (McKenzie, 1955 ; Kimura et *al.*, 1985), pourrait apporter des résultats importants quant à la fonction de certains muscles. Des études biochimiques sur la composition des fibres musculaires pourrait aussi montrer des différences et ainsi apporter de nouvelles informations sur le fonctionnement de l'épaule chez les différents primates.

⁴⁹Il est aussi appelé : ligament de Schlemm (Gagey, 1985).

La compréhension de la fonctionnalité de ce complexe chez les espèces fossiles, passe par une très bonne connaissance de l'anatomie des primates actuels, et dans ce domaine beaucoup de travail reste encore à faire.

LES PRIMATES ACTUELS

CHAPITRE III

CHAPITRE IV

CHAPITRE V

CHAPITRE VI

CHAPITRE III : LA CLAVICULE

Des trois os constituant l'épaule (clavicule, scapula et humérus), la clavicule est l'os qui a été le moins étudié. Les premières études étaient essentiellement anthropologiques et avaient pour but de déterminer les différences et les similitudes entre les groupes humains (Parson, 1917 ; Kleiweg de Zwaan, 1931 ; Terry, 1932 ; Apostolakis, 1934 ; Olivier, 1951 b, 1951 c, 1954, 1955 ; Olivier *et al.*, 1954 b ; 1957 ; Ray, 1959 ; Jit *et al.*, 1986). Ces études, portant sur un nombre important d'individus, permettent d'appréhender statistiquement la variabilité de cet os au sein de l'espèce humaine. Par ailleurs, d'autres travaux portent sur l'étude des critères de détermination de l'âge de l'individu au décès (Stout *et al.*, 1992 ; Szilvássy, 1980 ; Walker *et al.*, 1985 ; Webb *et al.*, 1985) ainsi que son sexe (Yoldi *et al.*, 1991). En effet, « c'est le premier os à commencer l'ossification (30e jour in utero) et le dernier à la terminer » (Kamina, 1995 ; p 20). L'ossification se termine vers vingt cinq ans chez l'homme (Lessertiseur *et al.*, 1967 ; Ljunggren, 1979 ; Bass, 1995). Au contraire, l'anatomie comparée des clavicules des différents primates a été peu étudiée (Schultz, 1930 ; Olivier, 1953). Quelques travaux ont été effectués sur la fonction de cet os (Cave, 1961 ; Jenkins, 1974 ; Jenkins *et al.*, 1978 ; Ljunggren, 1979 ; Harrington *et al.*, 1993).

La très grande variabilité de cet os au sein d'une même espèce explique, en grande partie, le faible nombre d'études morphologiques et morphométriques qui lui ont été consacrées du point de vue de l'anatomie comparée. L'absence de données comparatives limitait les études des rares pièces fossiles aux seules descriptions, en dehors des travaux de Heim (1974, 1982 a, 1982 b) et de Vandermeersch *et al.* (1995) sur les néandertaliens.

Des variables qualitatives et quantitatives seront utilisées dans ce chapitre.

L'orientation des structures osseuses est faite d'après l'anatomie humaine et non d'après l'anatomie comparée. Ainsi, supérieur correspond à crânial, inférieur à caudal et postérieur à dorsal.

1. COURBURES EN VUE SUPÉRIEURE (CRÂNIALE)

A. RÉSULTATS

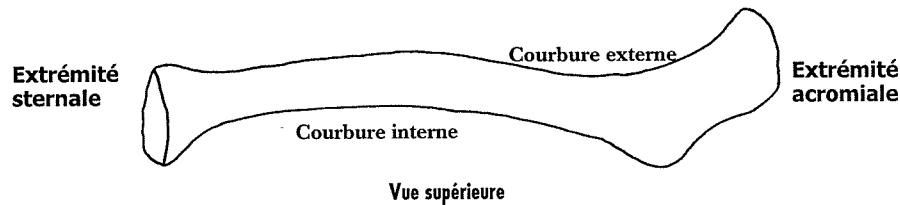


Figure III-1 : Clavicule droite en vue supérieure afin de rappeler la position des courbures externe et interne.

Lors de l'étude des courbures en vue supérieure, il faut dissocier deux notions :

- ◆ les rayons des courbures, plus ces derniers sont élevés, plus les courbures sont marquées, ou prononcées ou encore fortement développées
- ◆ la longueur relative de l'os affecté par chacune des courbures, qui sera appelée par convention : l'extension.

Selon les espèces étudiées, les courbures interne et externe sont plus ou moins marquées. Deux groupes peuvent être distingués :

1°) Le premier est caractérisé par une courbure externe beaucoup plus marquée que l'interne. Cela se retrouve chez :

Hominoidea :

Homo, Pongo, Gorilla, Pan

Cercopithecoidea :

Colobus, Papio, certains Procolobus

Cependant, des différences existent au sein de ce premier groupe comme nous allons le voir rapidement.

2°) Le deuxième groupe est caractérisé par une courbure interne, toujours plus marquée que l'externe. C'est-à-dire que la mesure de la courbure interne est supérieure à celle de la courbure externe. Cela se retrouve chez :

- *Hylobates* et *Ateles*,

- certains *Procolobus*

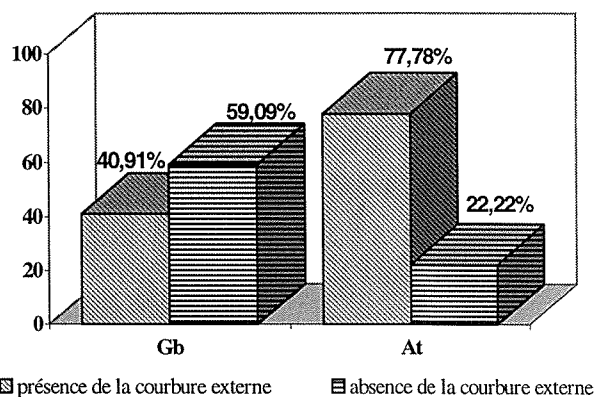
Chez *Procolobus*, la courbure interne peut effectivement être plus marquée que l'externe, mais cela n'atteint jamais ce que l'on trouve chez *Ateles* et *Hylobates* (Tableau III-1, Graphique III-2 & Figure III-2).

Tableau III-1 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation des courbures en vue supérieure.

espèce (nombre de pièces)	Courbure externe			Courbure interne		
	-2 δ	moyenne	+2 δ	-2 δ	moyenne	+2 δ
<i>Homo sapiens sapiens</i> (33)	10,8	16,1	21,4	7,6	12,6	17,7
<i>Pan troglodytes</i> (26)	9,5	15,4	21,4	2,5	8,1	13,7
<i>Pan paniscus</i> (19)	9,5	14,8	20,1	3,4	7,5	11,5
<i>Gorilla gorilla</i> (33)	6,5	12,6	18,8	0,0	2,6	5,16
<i>Pongo pygmaeus</i> (24)	4,4	9,1	13,8	1,6	5,8	10,1
<i>Papio hamadryas</i> (28)	8,5	14,1	19,6	0,0	2,2	4,6
<i>Procolobus</i> (19)	5,4	9,9	14,2	2,0	7,4	12,9
<i>Colobus</i> (25)	6,9	9,3	12,2	0,0	5,3	11,0
<i>H. (Hylobates) lar</i> (10)	0,0	1,9	3,8	6,0	11,2	16,4
<i>H. (Nomascus) concolor</i> (8)	0,0	3,5	7,0	11,0	15,0	19,0
<i>Hylobates sp.</i> (22)	0,6	5,3	9,8	7,0	12,6	18,2
<i>Ateles sp.</i> (9)	0,9	10,1	19,1	13,2	16,9	20,6

1) *Hylobates* et *Ateles*

Chez les gibbons, les valeurs de la courbure interne sont élevées et toujours supérieures à celles de la courbure externe, quand elle existe. En effet, presque 60% des clavicules ne la possèdent pas (Graphique III-1). La courbure interne la plus faible est de 5,9 chez un *Hylobates lar* (l'individu n° 1880-1169) mais, bien que cette valeur soit très inférieure à ce que l'on trouve chez les autres gibbons en général, c'est la seule courbure qui existe chez cet individu en vue supérieure.



Graphique III-1 : Proportion de clavicules présentant une courbure externe chez *Ateles* et *Hylobates*

Les clavicules de *Hylobates (Nomascus) concolor* présentent une courbure interne plus développée que celles des *Hylobates (Hylobates) lar* (test-t). Au contraire, la courbure externe ne présente pas de différences significatives entre les deux groupes, pas plus que les courbures en vue postérieure, comme nous le verrons. Cette différence, difficile à expliquer, ne pourrait-elle pas être liée à des adaptations locomotrices ? Peu d'atèles ont été étudiés, mais dans tous les cas, la courbure interne est, comme chez les gibbons, toujours plus développée que

l'externe (Annexe III). La courbure interne est cependant, plus développée chez *Ateles* que chez *Hylobates* (test-t). Par ailleurs 77,8% des clavicules d'atèles possèdent une courbure externe contre 40,9% chez les gibbons (Graphique III-1), et cette dernière est plus prononcée chez les atèles que chez les gibbons (test-t). Malheureusement, notre échantillon d'*Ateles* très faible, ne nous permet pas de déterminer s'il existe des différences significatives du développement de ces courbures entre les différentes espèces qui constituent ce genre.

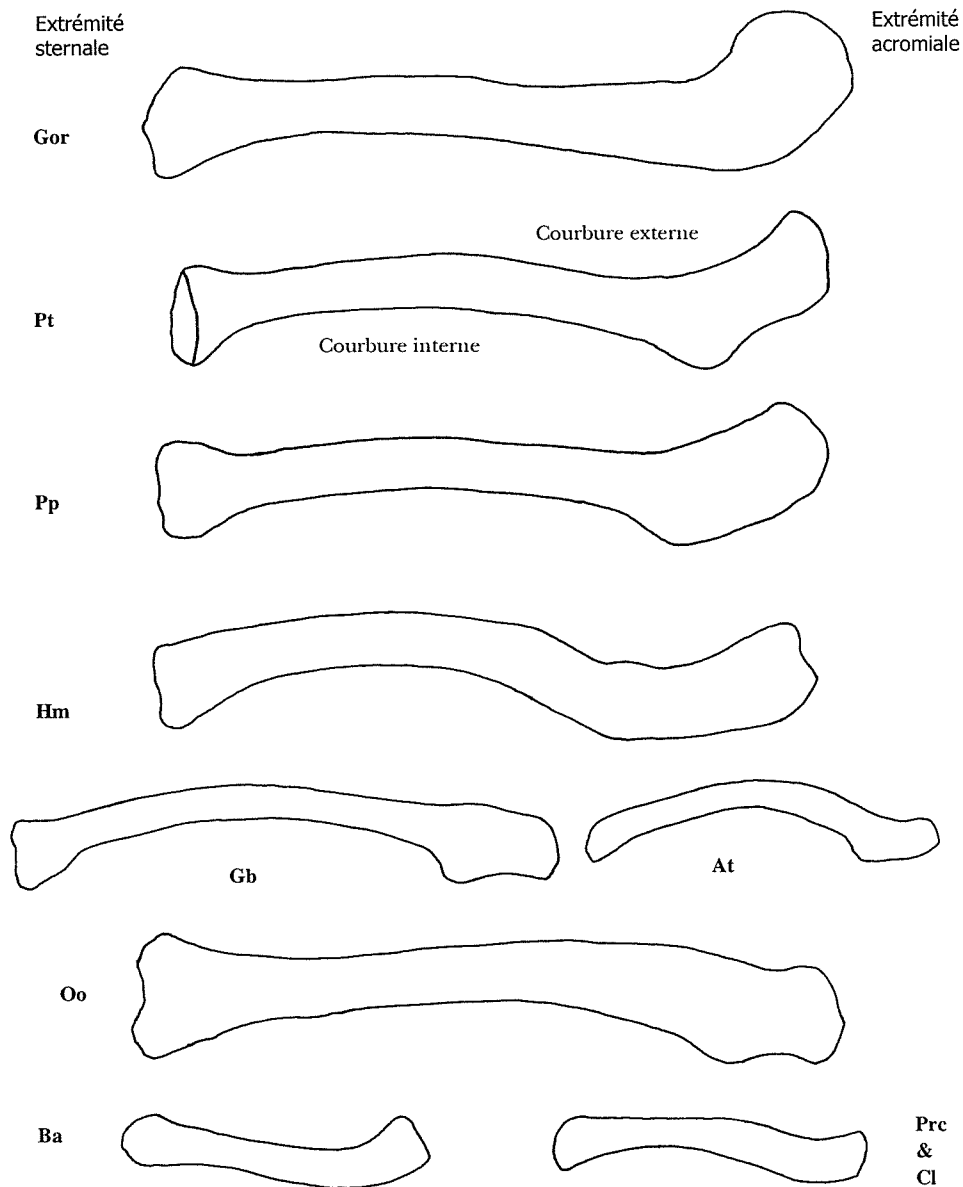
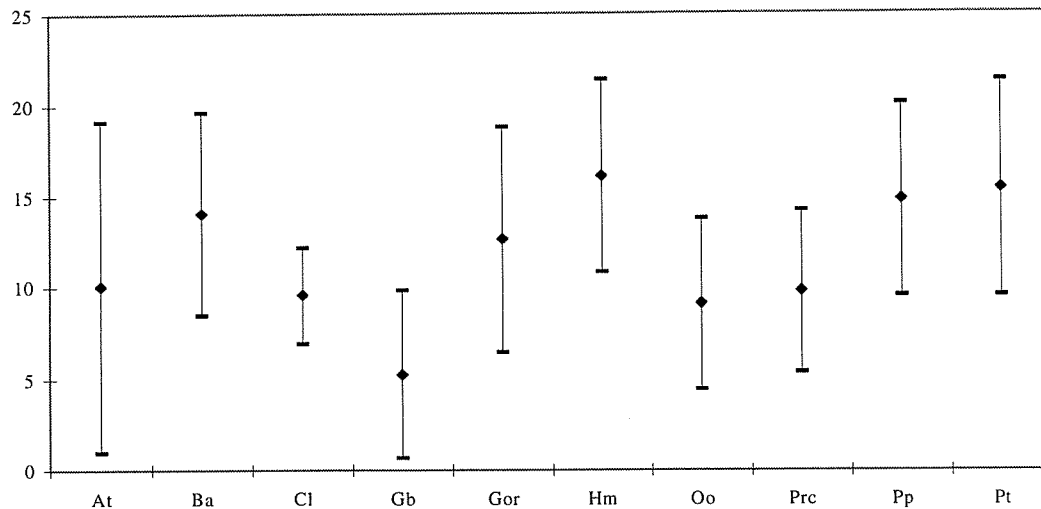


Figure III-2 : Clavicules droites en vue supérieure.



Graphique III-2 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de la courbure externe¹. Chez *Hylobates* et *Ateles*, elle a été déterminée avec les rares clavicules présentant cette courbure afin d'avoir un aperçu correct de leurs variations.

Les courbures en vue supérieure des gibbons et des atèles, bien que ces deux groupes soient très éloignés d'un point de vue phylogénique, présentent une courbure interne beaucoup plus extensive que la courbure externe (Figure III-1). Cette morphologie ne se retrouve, comme nous le verrons ensuite, que chez les orangs-outans. En effet, chez tous les autres primates où les deux courbures existent, le contraire est observé. Chez *Ateles* et *Hylobates*, la courbure externe représente en moyenne respectivement 37,2% et 17,3% de la longueur de la courbure interne (Tableau III-2).

Tableau III-2 : Extension de la courbure externe par rapport à celle de la courbure interne sur la diaphyse claviculaire.

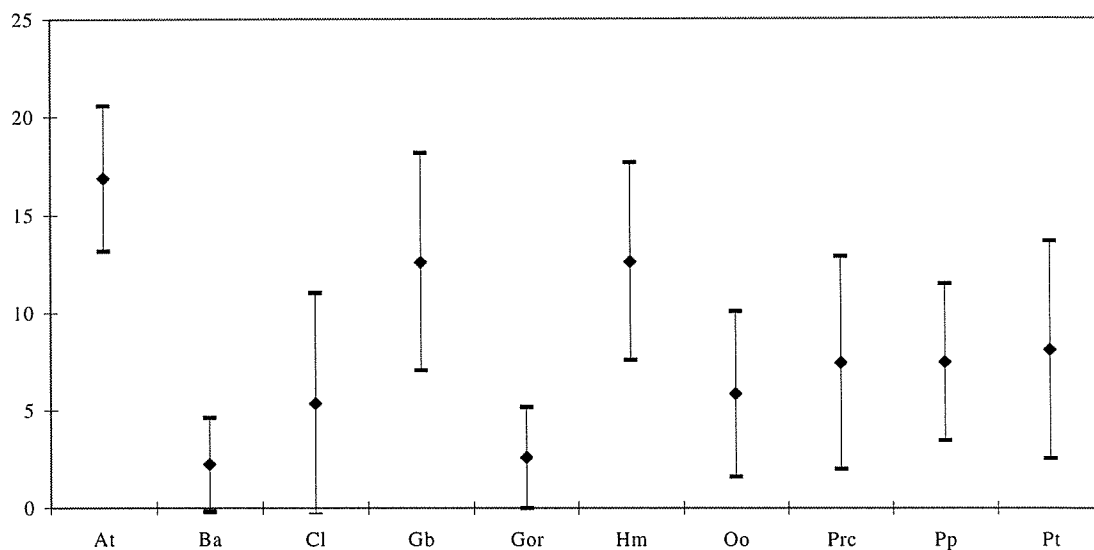
Espèce (nombre de pièces)	minimum	moyenne	maximum
<i>Pan troglodytes</i> (24)	69,2	89,6	113,0
<i>Pan paniscus</i> (19)	76,7	89,1	117,6
<i>Pongo pygmaeus</i> (24)	27,7	63,5	134,1
<i>Homo sapiens sapiens</i> (33)	68,9	86,7	100,0
<i>Hylobates</i> sp. (22)	0,0	17,3	50,0
<i>Ateles</i> sp. (9)	0,0	37,2	58,1

Chez ces deux genres, on constate donc une réduction de la courbure externe au profit de l'interne. Ce phénomène est particulièrement visible chez les gibbons, puisque la courbure externe y est souvent absente. Chez *Ateles* celle-ci est souvent présente, mais réduite à un

¹ L'amplitude de variations de l'arc de courbure externe ne présente pas d'unité car il est déterminé sous forme d'un indice (Chapitre I).

« crochet » du fait de l'extension de la courbure interne. Il n'existe pas de différences significatives (test-t) de l'extension de la courbure interne entre *Hylobates* et *Ateles*. Cependant, le faible nombre d'atèles étudiés par rapport au nombre de gibbons dans ce travail incite à la prudence. Ce déséquilibre peut masquer un certain nombre de différences. De surcroît, le risque $\alpha = 2\%$ de ce test de Student, bien que faible, n'est pas toujours suffisant pour que l'hypothèse nulle soit constamment vérifiée, surtout avec un faible nombre d'individus (Falissard, 1996).

Les gibbons et les atèles sont les seuls *Anthropoidea* à présenter une courbure sternale plus développée que l'acromiale. Au contraire, chez les *Prosimii* la clavicule possède une courbure interne beaucoup plus développée que l'externe (Olivier, 1951 a). Autrement dit, sur une clavicule fossile, il faut être prudent quant aux interprétations en terme de locomotion.



Graphique III-3 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de la courbure interne. Chez *Gorilla* et *Papio* elle a été calculée avec les rares clavicules présentant cette courbure afin d'avoir un aperçu correct de leurs variations

2) *Homo, Pan, Gorilla, Pongo, Colobus, Procolobus & Papio.*

En dehors des atèles et des gibbons, la courbure externe est toujours plus prononcée que l'interne². Mais cette dernière ne présente pas le même développement entre les espèces (Graphique III-3). En effet, chez certains primates tels que l'homme ou les chimpanzés, la

² Tout du moins parmi les espèces présentes dans l'échantillon. Cependant, la littérature (Chapitre II) et des observations personnelles montrent que les clavicules possédant une courbure externe plus prononcée que l'interne est généralisable à beaucoup d'*Anthropoidea*, voire à tous, en dehors d'*Ateles* et d'*Hylobates*.

courbure interne, bien que moins marquée que l'externe, est toujours présente. Seule la clavicule n° 24-982 g (*Homo sapiens sapiens*) fait exception dans la mesure où elle possède une courbure interne pratiquement aussi prononcée que l'externe (Annexe III). En

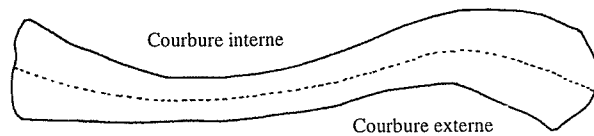


Figure III-3 : Clavicule de l'individu 24-982 g (*Homo sapiens sapiens*)

effet, la différence entre les rayons de courbure interne et externe, de 0,6, est très faible, car la courbure externe est peu marquée par rapport à ce qui est fréquemment observée au sein de notre espèce. La faible valeur de la courbure externe peut s'expliquer par la morphologie particulière de l'extrémité acromiale. En effet, chez cet individu (Figure III-3) l'extrémité acromiale est très large à cause du bord postérieur qui ne reste pas parallèle au bord antérieur, mais qui, au contraire, diverge. Or, la courbure générale de la clavicule est estimée à partir de la ligne médiane, équidistante aux deux bords. Dans ce cas, cela donne une courbure moyenne peu prononcée.

Au contraire, chez d'autres primates, comme les babouins ou les gorilles, la courbure interne est le plus souvent peu marquée, voire absente. Chez les babouins, 46,4% des clavicules ne possèdent pas de courbure interne. Chez les gorilles la proportion est de 21,2%.

Ainsi, en fonction des relations qui existent entre les deux courbures, en vue supérieure (crâniale), et le développement relatif de la courbure interne par rapport à l'externe, deux groupes se distinguent (Figure III-4) :

- les hommes, les chimpanzés et les orangs-outans,
- les gorilles, les babouins, les colobes et les procolobes

1er groupe : Il est constitué des hommes, des chimpanzés et des orangs-outans (Figure III-4). Ce groupe est caractérisé par des clavicules en vue supérieure (crâniale) présentant toujours deux courbures : l'interne et l'externe. Les valeurs de l'arc de courbure externe ne présentent pas de différences significatives entre les chimpanzés et l'homme (test-t). Au contraire, les orangs-outans présentent une courbure externe nettement moins développée que celles des hommes et des chimpanzés (test-t).

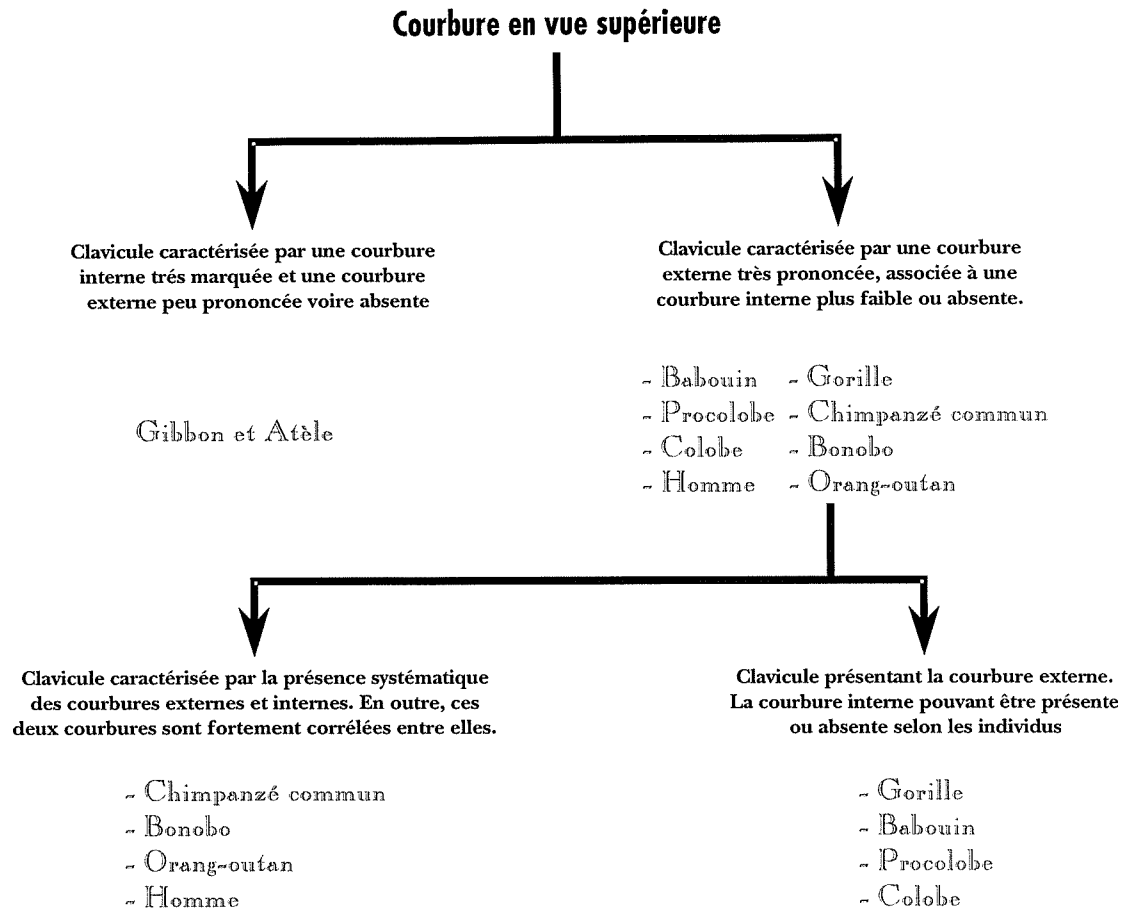


Figure III-4 : Regroupement des espèces en fonction de leur morphologie clavulaire en vue supérieure.

En ce qui concerne la courbure interne, les valeurs obtenues sont relativement proches entre les deux espèces de chimpanzés et ne présentent pas de différences significatives de leur moyenne (test-t). Au contraire, elles sont nettement plus faibles que chez l'homme moderne (test-t). La courbure interne est donc moins développée chez les chimpanzés que chez l'homme. Le développement de cette courbure chez ce dernier est suffisamment important pour qu'il n'existe pas de différences significatives avec les courbures internes des gibbons (test-t).

Les orangs-outans présentent une courbure interne beaucoup moins développée que celle des chimpanzés et des hommes (test-t & Graphique III-3). Les faibles courbures clavulaires des orangs-outans leurs confèrent un aspect particulier. Elles ont par ailleurs été décrites comme rectilignes (Schultz, 1930). Cependant, les jeunes orangs-outans présentent des courbures clavulaires prononcées, mais qui s'atténuent au cours de la croissance

(Schultz, 1930). Chez l'homme, il existe aussi une diminution des valeurs des courbures claviculaires au cours de la petite enfance, entre 0 et 5 ans. Puis, à partir de 5 ans, les courbures s'accroissent à nouveau et atteignent pratiquement les valeurs des nouveaux-nés à l'âge adulte (Olivier et *al.*, 1957).

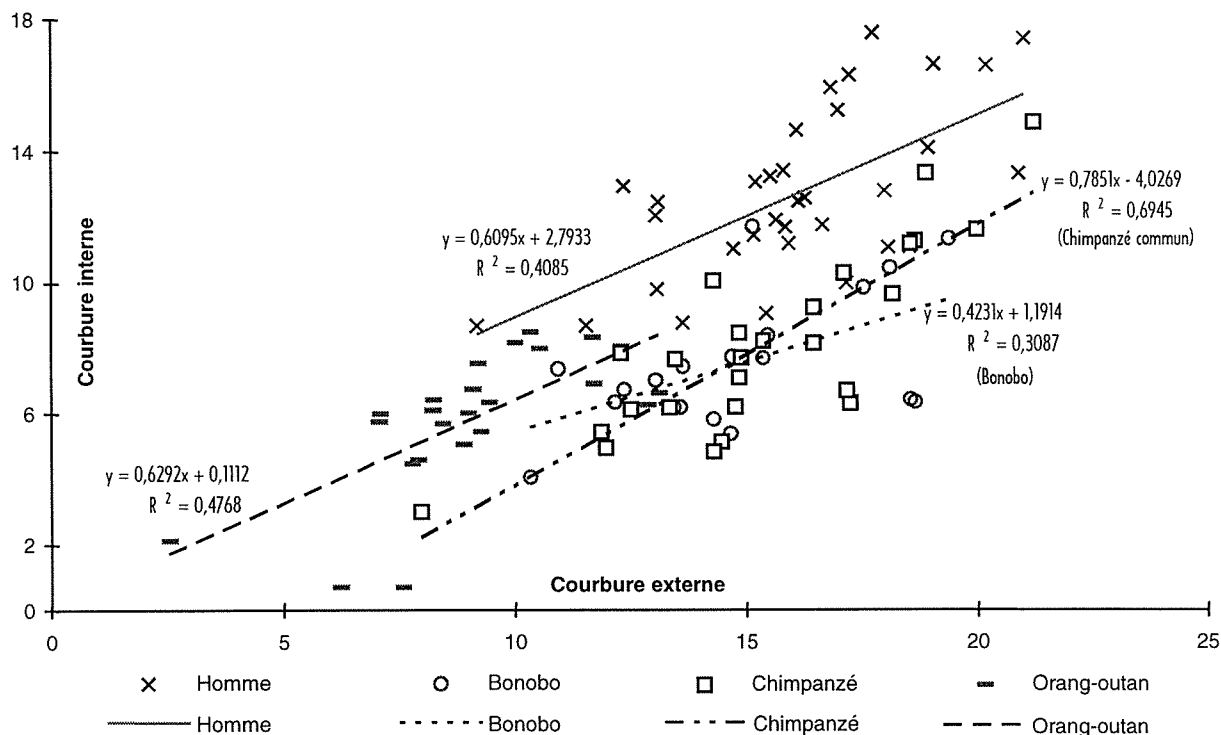
De surcroît, les clavicules d'orangs-outans sont caractérisées par une courbure interne très extensive³ (Mivart, 1867). En effet, le rapport de la longueur claviculaire affectée par chacune des courbures est beaucoup plus faible que ce chez l'homme ou les chimpanzés (Tableau III-2, p. 116 & Figure III-2, p. 115). Chez ces derniers, le rapport est à peu près identique entre les deux courbures (test-t). Comme nous venons de le voir, la grande extensibilité de la courbure interne ne se retrouve que chez les gibbons et les atèles. Les orangs-outans présentent aussi une courbure interne plus extensive que l'externe, bien que celle-ci montre un arc de courbure moins important que celui de la courbure externe. Chez tous les primates présentant les deux courbures, la plus développée présente toujours la plus grande extension. De plus, chez les orangs-outans, cette extension est très variable selon les individus, bien plus que chez n'importe quel autre primate.

Chez les trois genres (*Homo*, *Pan* et *Pongo*) qui constituent ce premier groupe, la clavicule possède un caractère très particulier que l'on ne retrouve chez aucun autre primate. En effet, les courbures interne et externe sont corrélées positivement entre elles (Tableau III-3 ; Graphique III-4). Autrement dit, plus la courbure externe est développée, plus l'interne l'est aussi. Ce résultat, confirmé chez l'homme par l'étude d'Olivier (1951 a) et Olivier et *al.* (1953), est très important car il implique des capacités mécaniques propres à ces primates comme nous allons le voir un peu plus loin.

Tableau III-3 : Valeurs du coefficient de corrélation de Pearson r entre les courbures externe et interne chez l'homme, les chimpanzés et les orangs-outans

<i>Espèce</i>	r	r ²	p
<i>Pan troglodytes</i>	0,8	0,7	0,00
<i>Pan paniscus</i>	0,6	0,3	0,01
<i>Pongo pygmaeus</i>	0,7	0,5	0,00
<i>Homo sapiens sapiens</i>	0,6	0,4	0,00

³ L'extension d'une courbure traduit la longueur relative de la diaphyse claviculaire affectée par cette courbure (voir p. 113)



Graphique III-4 : Droites de régressions entre courbures externe et interne chez l'homme, les bonobos, les chimpanzés communs et les orangs-outans.

2e groupe : Dans le deuxième groupe (*Papio*, *Colobus*, *Procolobus* et *Gorilla*), il n'existe, au contraire, aucune corrélation entre les courbures.

Papio et *Gorilla* se caractérisent de surcroît, par une courbure interne faiblement marquée et qui peut même manquer. La clavicle présente alors un aspect pratiquement rectiligne, sauf à l'extrémité acromiale où elle se courbe à des degrés divers. *Papio* et *Gorilla*, présentent la courbure externe la plus prononcée au sein de ce groupe. Par ailleurs, les valeurs de cette courbure ne présentent pas de différences significatives (test-t) entre ces deux derniers genres, qui sont essentiellement des quadrupèdes terrestres, le premier pratiquant la semidigitigradie et le second le knuckle walking.

Chez les babouins, les valeurs de la courbure interne sont comprises entre 0 et 8,5 avec une grande dominante de courbure nulle comme nous l'avons vu. De plus, 88% des clavicles ne présentent pas un arc de courbure supérieur à 5. Cependant, la courbure interne, telle qu'elle existe chez les babouins, est différente de celle des chimpanzés, des colobes ou de l'homme. En effet, chez ces derniers, la courbure correspond à une incurvation de toute la

moitié médiale de la diaphyse de la clavicule, alors que chez les babouins, la courbure interne correspond plutôt à une torsion brusque de l'extrémité sternale (Figure III-5). La courbure interne des clavicules des babouins n'est pas toujours symétrique entre les deux côtés. En effet, l'individu A.3204 présente une clavicule gauche avec une courbure interne très marquée (6,5), alors que cette courbure est absente sur la clavicule droite. La courbure interne des clavicules de babouins donne ainsi l'impression d'être une courbure « d'ajustement » afin que la scapula se positionne correctement par rapport au thorax.

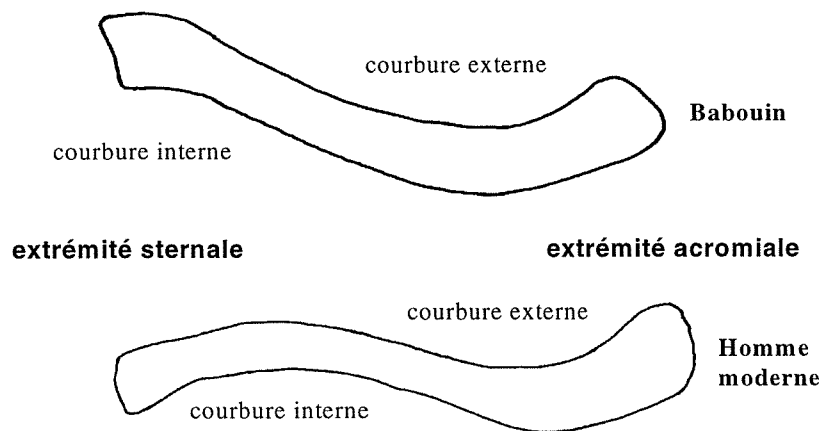


Figure III-5 : Courbure interne chez le babouin et l'homme.

Chez *Gorilla gorilla*, l'amplitude de variation de la courbure interne est comprise entre 0 et 9,6. En outre, 85% des courbures internes présentent un arc de courbure inférieur à 5. Mais, quand cette courbure existe, elle présente une morphologie qui est plus proche de celle de *Pan troglodytes* que de *Papio* car elle affecte toute la diaphyse.

Chez les procolobes et les colobes, la courbure interne est toujours présente mais contrairement à l'homme, aux chimpanzés et aux orangs-outans, les courbures externe et interne ne sont pas corrélées. Un seul colobe (5886d) ne présente pas de courbure interne. Olivier (1953) a décrit cette morphologie légèrement sinueuse chez un autre *Colobinae* : *Trachypithecus germaini*, avec une valeur moyenne de 16,3 pour la courbure externe et une valeur moyenne de 6,0 pour la courbure interne. Cependant, il ne précise pas si, sur les 23 clavicules étudiées, certaines ne possédaient pas de courbure interne. Entre les colobes et les procolobes il n'existe pas de réelles différences quant au développement de la courbure interne (test-t). Toutefois, 32% des clavicules de procolobes et 12% de celles de colobes

présentent une courbure interne plus importante que l'externe. En outre, l'extension de la courbure interne n'est pas identique entre les colobes et les procolobes. Chez ces derniers, la courbure interne est beaucoup plus extensive que chez les colobes, où l'extension des deux courbures est à peu près semblable (test-t).

Au contraire, la courbure externe est pratiquement identique entre les procolobes et les colobes (test-t). Les moyennes de ces deux genres (respectivement 9,7 et 9,2) sont nettement inférieures à la moyenne de la courbure externe (16,3) des clavicules de *Trachypithecus germaini* (Olivier, 1953). De même, les clavicules de *Colobus* et de *Procolobus* diffèrent également par les valeurs de la courbure externe de celles de *Papio* (test-t, Tableau III-1, Graphique III-2). De plus, chez les procolobes, l'individu n°1963-78 g possède une courbure externe qui est accentuée car il possède une insertion du trapèze proéminente qui accentue artificiellement la courbure.

Groves (1991, 1993 a) a divisé le genre *Colobus* en deux genres distincts : *Colobus* et *Procolobus*. Cette division se base essentiellement sur des critères éthologiques et plus particulièrement sur les relations mère-enfant qui placent *Procolobus* totalement à part des autres *Colobinae*. Ils présentent également quelques différences anatomiques avec les espèces du genre *Colobus*, entre autres la structure du larynx ainsi que celle des organes sexuels. Or, il semble apparaître ici, qu'il existe aussi des différences entre ces deux genres dans le squelette locomoteur.

Le développement de la courbure interne de la clavicle semble donc être une particularité des clavicules de *Colobinae* en regard de celles des *Cercopithecinae*. Cela est confirmé par les descriptions de clavicules. Elles montrent que chez les macaques (*Macaca*), les mandrills (*Mandrillus*) les théropithèques (*Theropithecus*) et les cérocèbes (*Cerocebus*) (Hill, 1970, 1974) les clavicules sont rectilignes dans leur partie médiale et ne se courbent que dans leur partie acromiale. Seules les clavicules de *Cercopithecus* présentent une légère forme sigmoïde, mais la courbure est faible dans sa partie médiale et très accentuée dans sa partie latérale (Hill, 1966).

En conclusion, en vue supérieure (crâniale), il existe deux grands types de clavicule :

- ◆ Les clavicules présentant un développement important de la courbure interne. L'externe est faible, voire absente. Ce sont les clavicules des gibbons et des atèles.
- ◆ Les clavicules présentant un développement important de la courbure externe. La courbure interne est toujours moins développée que l'externe et son développement est variable selon les groupes. Ce sont les clavicules de tous les *Anthropoidea* de l'échantillon (*Homo*, *Pan*, *Gorilla*, *Pongo*, *Papio*, *Colobus* et *Procolobus*) en dehors des *Hylobates* et des *Ateles*.

B. INTERPRÉTATIONS

Un premier résultat important est la corrélation entre les deux courbures chez l'homme, les chimpanzés et les orangs-outans. Selon Ljunggren (1979) la forme de la clavicule humaine sert à stabiliser l'épaule, sans effort, lors de la position de repos, bras pendant. La somme des moments des forces, exercées principalement sur les ligaments costo-claviculaire et coraco-claviculaire, serait alors nulle. En d'autres termes les forces s'équilibrent et évitent à la clavicule de pivoter autour de son axe (Figure III-6). La corrélation entre les deux courbures permet alors aux moments des forces de présenter une orientation optimale.

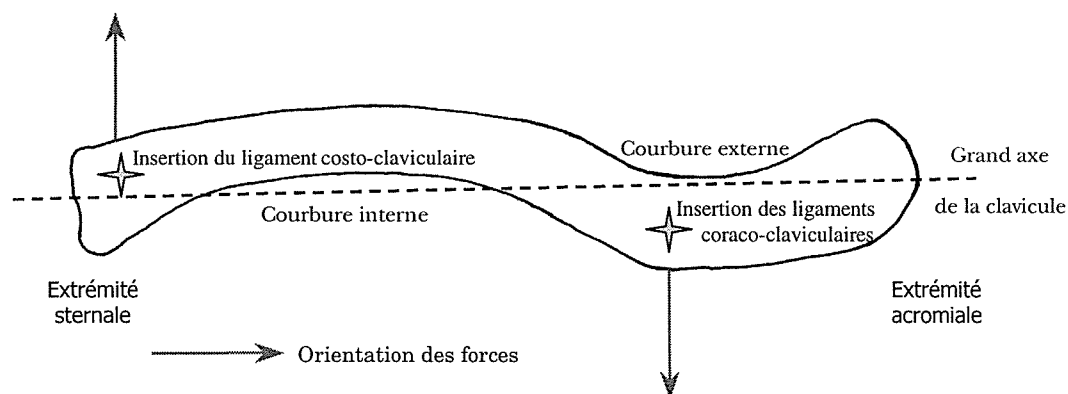


Figure III-6 : Orientation des résultantes des forces s'exerçant sur les ligaments coraco et costo-claviculaires, clavicule en vue supérieure (crâniale), d'après Ljunggren (1979).

La clavicule permet de transmettre la charge des membres supérieurs au sternum et ainsi au squelette axial par l'intermédiaire de son grand axe (Harrington et *al.*, 1993 ; Mays et *al.*, 1999). Ces contraintes de compression, caractéristiques des forces exercées sur cet os (Badoux, 1974 ; Jenkins, 1974) et associées à sa forme en S, imposent des contraintes de torsion et de flexion à la jonction des deux courbures (Harrington et *al.*, 1993). Par ailleurs,

chez l'homme la fracture claviculaire la plus fréquente (75-80% des cas) a lieu dans le tiers central de la clavicule, ce qui correspond à la zone la plus fragile de cet os (Harrington et *al.*, 1993). Chez l'homme, la latéralité des individus impose à l'une des clavicules d'être plus sollicitée que l'autre. Cela se traduit par des contraintes de compression plus fréquentes et plus fortes, sur celle-ci. Cette clavicule, présente une plus faible longueur et surtout des courbures en vue supérieure, moins prononcées que sur la clavicule du côté opposé. L'atténuation des courbures entraîne une augmentation à la résistance aux contraintes de torsion et de flexion et réduit ainsi les risques de fractures (Mays et *al.*, 1999), notamment en cas de choc. La morphologie particulière de la clavicule humaine en vue supérieure est le résultat d'un équilibre entre deux contraintes opposées :

- ◆ **La première, dont le rôle est de stabiliser l'épaule, nécessite un développement important des courbures, afin que les moments des forces, s'exerçant sur les ligaments costo-claviculaire et coraco-claviculaire, soient toujours orientés à environ 90°.**
- ◆ **La deuxième tend à diminuer l'importance des courbures, notamment l'interne, afin de diminuer les risques de fractures.**

La morphologie des courbures claviculaires des deux espèces de chimpanzés et des orangs-outans traduit une cohésion moindre du mécanisme de maintien de l'épaule en position érigée, car les moments des forces ne sont plus voisins de 90°. La diminution de la courbure interne chez ces primates peut s'expliquer par un équilibre différent de ce qui existe chez l'homme, entre les contraintes de stabilisation de l'épaule et la sensibilité aux forces de torsion. Autrement dit, chez les chimpanzés et les orangs-outans le seuil de résistance aux forces de torsion et de flexion, qu'elles soient ou non associées à des chocs, est augmenté au dépend de la stabilisation mécanique de l'épaule en position bipède.

Chez l'homme, la forme sigmoïde de la clavicule, associée à la différenciation des ligaments costo-claviculaire et coraco-claviculaire⁴, ainsi que l'étendue importante de l'insertion claviculaire du trapèze, peuvent être interprétées comme une adaptation à la bipédie, tout en conservant des membres supérieurs puissants pour le transport d'objets volumineux et / ou lourds. En effet, comme nous l'avons constaté (Figure III-6 ; p. 124), l'homme n'a besoin que d'un léger contrôle musculaire pour stabiliser l'épaule lorsqu'il est en position érigée contrairement aux autres primates. Inuzuka (1992) propose de considérer

⁴ Ces ligaments n'existent bien différenciés que chez les hominoïdes (Chapitre II).

l'ensemble clavicle plus faisceau supérieur du trapèze, comme une potence avec son câble sustentateur (Figure III-7) à laquelle est suspendu le membre supérieur. L'insertion claviculaire du trapèze existe essentiellement chez les grands singes et l'homme. C'est chez ce dernier qu'elle est le plus développée, entre autres par la fusion du trapèze avec l'*omocervicalis* (Chapitre II). C'est aussi chez l'homme que le besoin d'un soutien efficace du membre supérieur en position bras pendante, est le plus nécessaire. La fonction différente du faisceau supérieur du trapèze, entre le chimpanzé et l'homme (Chapitre II ; Larson et al., 1991) résulterait alors des transformations liées à la bipédie.

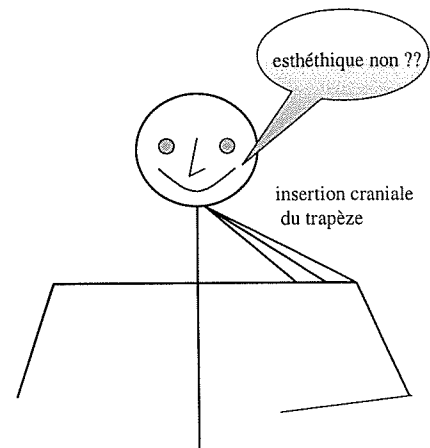


Figure III-7 : Schéma du système clavicle / trapèze assimilé à une potence (D'après Inuzuka, 1992).

Chez l'homme la stabilisation de l'épaule lors de la station érigée est assurée :

- ◆ dans le plan transversal par les ligaments costo-claviculaire et coraco-claviculaire
- ◆ dans les plans sagittaux et frontaux par la structure en potence créée par le trapèze

Cette forme en S en vue supérieure offre aussi un bras de levier efficace au faisceau claviculaire du grand pectoral par effet de manivelle (Gagey, 1985). Chez l'homme, ce faisceau possède un rôle bien plus important que le deltoïde antérieur pour le démarrage de la flexion (Gagey, 1985).

Chez les chimpanzés, le moindre développement de la courbure interne entraîne une moindre efficacité du faisceau claviculaire du grand pectoral lors de la flexion et doit donc être compensée.

Chez l'orang-outan, où il est fréquent que l'insertion claviculaire du grand pectoral soit absente (Chapitre II), la courbure interne est peu développée, et son rôle de manivelle est nul ou presque.

Chez les gibbons, au contraire, l'insertion claviculaire du grand pectoral présente la plus grande extension parmi les *Hominoidea* (Chapitre II), associée à un développement très important de la courbure interne. Le bras de levier offert à ce faisceau est alors très long, ce

qui augmente l'efficacité du muscle lors de l'élévation du bras et plus particulièrement lors de la flexion (mouvement indispensable pour la brachiation). Par ailleurs, l'action du faisceau claviculaire du grand pectoral est, chez le gibbon, très proche de celle qui existe chez l'homme. En effet, il présente une activité importante lors de l'initiation du mouvement de lever du bras (Stern et *al.*, 1980 b ; Jungers et *al.*, 1981).

Les atèles ne possèdent pas de faisceau claviculaire du grand pectoral bien que la courbure interne soit très développée (Chapitre II) ; mais ils présentent une insertion du faisceau claviculaire du deltoïde très développée puisqu'elle dépasse la moitié de la clavicule (Chapitre II). Les atèles compensent le défaut de faisceau claviculaire du grand pectoral par l'action du deltoïde, dont l'insertion claviculaire est ici particulièrement étendue. En outre, Stern et *al.* (1976) ont montré que le faisceau moyen du deltoïde (le seul à avoir été étudié par électromyographie) présente, chez *Ateles*, un rôle important dans l'élévation du bras (Chapitre II).

La présence du faisceau claviculaire du grand pectoral associée à l'absence du faisceau claviculaire du deltoïde ne refléteraient pas une différence locomotrice majeure, comme le considèrent Stern et *al.* (1980 b). Pour ces auteurs, l'insertion claviculaire du grand pectoral est nécessaire pour une grande vitesse d'exécution des mouvements, comme c'est le cas pour la brachiation des gibbons, contrairement aux atèles qui présentent une brachiation plus lente. Nous pensons plutôt qu'il peut s'agir d'une adaptation différente à un même ensemble de contraintes. En d'autres termes, les atèles et les gibbons auraient développé tous deux la brachiation, mais par des voies évolutives différentes. Il serait nécessaire de faire des études électromyographiques afin de comparer l'action du faisceau claviculaire du deltoïde chez *Ateles* avec celui du grand pectoral chez *Hylobates*.

Quoi qu'il en soit, il faut être prudent lors des interprétations des pièces fossiles. En effet, une clavicule présentant une forte courbure interne associée à une courbure externe faible suggère une espèce ayant pratiqué la brachiation. Mais il est impossible de savoir si le muscle associé au développement de la courbure interne était le deltoïde ou le grand pectoral.

Le développement de la courbure interne chez les colobes et procolobes, ainsi que chez les *Colobinae* en général, est plus difficile à interpréter. En effet, chez ce groupe, les insertions claviculaires du grand pectoral sont très limitées. Celles du deltoïde, bien que plus développées que celles du grand pectoral, restent relativement réduites, notamment comparées à *Ateles* (Chapitre II). Cependant, trop peu de travaux aussi bien anatomiques qu'électromyographiques existent encore sur ces primates. Les colobes africains, *Colobus* et *Procolobus*, sont connus pour être des primates essentiellement arboricoles et quadrupèdes. Ils sont capables, cependant, de se balancer au bout d'un bras afin d'attraper une branche avec l'autre, alors que les babouins en sont incapables. De plus, ils se réceptionnent souvent en se rattrapant aux branches uniquement avec leurs membres supérieurs. Ils ne se réceptionnent donc pas systématiquement sur leurs quatre membres, contrairement à d'autres espèces comme les macaques (Ashton et al., 1964). La différence de courbure observée sur les clavicles de *Trachypithecus germaini* (Olivier, 1953) et les *Colobinae* étudiés dans ce travail peuvent peut-être s'expliquer par des modes locomoteurs différents. Effectivement *Trachypithecus* et *Presbytis* tendent à être plus quadrupèdes que *Colobus* (Ashton et al., 1964). Dans ce cas, les quelques différences observées entre *Colobus* et *Procolobus* doivent aussi refléter des différences de locomotion entre ces deux genres. Néanmoins, la faible importance de ces différences pourrait ne correspondre qu'à des variations de fréquence de certains mouvements entre ces deux genres.

Nous venons de voir que la présence d'une courbure interne est associée à des mouvements puissants d'élévation du bras. Ainsi, une courbure interne marquée semble indispensable pour les déplacements arboricoles et le transport d'objets. Au contraire, une clavicle présentant cette courbure associée à une courbure externe marquée, est peu adaptée à supporter de fortes contraintes de flexion et de torsion. En effet, les primates pratiquant essentiellement la quadrupédie terrestre ne présentent pas de développement significatif de la courbure interne. Les gorilles et les babouins, bien que ne présentant pas le même type de quadrupédie, possèdent des clavicles morphologiquement très proches en vue supérieure. L'existence d'une courbure interne importante est, dans ce cas de figure, un handicap car elle augmente le risque de fractures alors que le maintien mécanique de la cohésion de l'épaule en position bipède n'est pas nécessaire. De même les mouvements de flexion n'ont pas l'importance qu'ils représentent chez d'autres primates tels que les chimpanzés par exemple.

Les chimpanzés se déplacent par knuckle walking dès qu'ils sont au sol bien qu'ils possèdent une clavicule dont la courbure interne est très prononcée. Cependant, en comparaison des gorilles, ils sont beaucoup plus arboricoles et ont un répertoire locomoteur, de par les supports utilisés, plus varié. Par ailleurs, la courbure interne de la clavicule du chimpanzé est moins prononcée que chez les primates strictement brachiateurs (gibbons) ou bipèdes (homme). La clavicule des chimpanzés doit répondre à des contraintes liées aux déplacements arboricoles, avec une part importante de brachiation, et à des contraintes de déplacements quadrupèdes terrestres. Autrement dit, les clavicules de chimpanzés doivent répondre à des contraintes très différentes en fonction du mode de locomotion. Leurs morphologies, en vue supérieure, reflètent alors cette polyvalence.

Le développement de la courbure interne et l'augmentation des déplacements en milieu arboricole sont donc corrélés. Plus exactement, le développement de cette courbure permet une élévation du bras plus efficace, tout en conservant les avants-bras fléchis (Chapitre II). Cela implique des capacités de traction ou, dans le cas de l'homme, de transport d'objets lourds et / ou volumineux. D'un point de vue paléontologique, cette remarque est importante car nous pouvons alors savoir si l'individu était capable d'un grimper et / ou de porter des charges sur des distances relativement longues. Dans le cas des premiers représentants de l'humanité, cela peut signifier créer un camp de base et y ramener les résultats de la chasse par exemple.

Olivier (1951 a, 1953, 1962 a, 1965) a proposé une autre interprétation quant au développement de la courbure interne. Selon cet auteur, la présence ou l'absence de l'insertion du grand pectoral sur la clavicule serait responsable de l'existence ou non de la courbure interne de cet os. Chez l'embryon humain la clavicule est rectiligne, et les courbures apparaissent à la fin de l'embryogenèse (Olivier, 1965). Elles seraient dues, au moins l'interne, à la traction du grand pectoral lors du développement de l'individu. Cette argumentation n'est pas valable car :

◆ La clavicule des jeunes orangs-outans est sinusoïdale (Schultz, 1930), alors que chez cette espèce l'insertion claviculaire du grand pectoral est très petite et fréquemment absente (Chapitre II).

◆ Les gorilles, les alouattes et les lagothrix présentent une insertion claviculaire du grand pectoral relativement étendue (Chapitre II), et la courbure interne est très peu développée, voire absente.

Par ailleurs, certains primates ne possèdent pas de chef claviculaire du grand pectoral et présentent une courbure interne très développée : c'est le cas des *Ateles* par exemple. Chez ce dernier, la présence d'une courbure interne marquée ne peut pas non plus être associée à une action du faisceau claviculaire du deltoïde lors du développement de l'individu. En effet, *Papio* présente une insertion claviculaire de ce faisceau aussi importante qu'*Ateles*, et ne possède pas de courbure interne (Chapitre II). En outre, nous avons montré que les courbures interne et externe sont fortement corrélées chez les chimpanzés et chez l'homme. Si l'augmentation de l'arc de courbure était essentiellement dû au développement du grand pectoral, il n'y aurait pas de corrélation entre ces deux courbures. De surcroît, la croissance de la clavicule et son ossification sont toujours discutées (Lessertisseur et *al.*, 1967 ; Rønning et *al.*, 1988 ; Inuzuka, 1992). On notera que chez le rat, la croissance en longueur de la clavicule est due au cartilage médial. Selon Rønning et *al.*, (1988) l'orientation de ce dernier changerait au cours du temps et serait responsable de la formation des courbures.

Jenkins et *al.* (1978) proposent une autre interprétation de la forme sigmoïde de la clavicule et du développement de la courbure interne. La morphologie en S de la clavicule, avec une courbure interne médiale en vue supérieure, permettrait à cet os de relier le manubrium à l'acromion, sans avoir à passer au-dessus de l'orifice de la cage thoracique, chez les primates ayant une scapula disposée dorsalement tels que les hominoïdes. Au contraire, lorsque la scapula est latérale (cercopithécoïde), la courbure interne ne devient plus indispensable. Mais cette interprétation se heurte à trois objections. Comment expliquer alors :

- ◆ L'absence de courbure interne chez les gorilles ?
- ◆ Le développement plus important de la courbure interne chez les gibbons, les atèles et les prosimiens ?
- ◆ La présence d'une courbure interne chez certains *Cercopithecoidea* tels que les procolobes ?

La morphologie claviculaire, en vue supérieure, reflète surtout le type locomoteur dominant. En effet, si les deux courbures sont présentes et fortement marquées, la clavicle appartient à un primate arboricole et présentant dans son répertoire une composante importante de quadrupédie (knuckle walking ou quadrupédie arboricole) ou alors elle appartient à un primate bipède. Si la courbure interne est nettement plus développée que l'externe, l'animal présente une composante brachiatrice importante dans son répertoire locomoteur. Au contraire, si la courbure externe est nettement plus développée que l'interne, voire la seule présente, l'individu a une locomotion essentiellement quadrupède non arboricole, knuckle walking inclus.

Le ligament costo-claviculaire, ou rhomboïde, est très développé chez les orangs-outans, les chimpanzés, les gibbons, les hommes, les roussettes (Cave, 1961) et les gorilles (p. 140 & surtout p. 164) alors qu'il est absent chez les cercopithécidés et les cébidés (Chapitre II ; Cave, 1961). Chez ces deux dernières familles, la présence du ligament costo-claviculaire n'est pas indispensable, puisque la cohésion mécanique⁵ de l'épaule en position érigée n'est pas nécessaire. Mais alors comment expliquer son existence chez les gorilles et les gibbons ? Les facteurs responsables de l'individualisation du ligament costo-claviculaire sont, d'après Cave (1961), au nombre de trois :

- ◆ Un grand répertoire de mouvements claviculaires.
- ◆ La nécessité de renforcer inférieurement l'articulation sterno-claviculaire
- ◆ La posture naturelle du tronc.

La présence de ce ligament chez *Gorilla* n'aurait pas pour fonction d'augmenter la cohésion de l'épaule lors de la station érigée mais traduirait plutôt une plus grande mobilité de l'épaule en comparaison avec les *Cercopithecoidea*. Il est fort probable que la différenciation de ce ligament soit d'abord le fait de l'augmentation des mouvements claviculaires. Ce n'est que lorsque la bipédie est devenu prépondérante qu'il a acquis ce rôle de cohésion mécanique de l'épaule, ainsi que la morphologie particulière caractéristique de l'homme. Cela est confirmé par la faible, mais nette différenciation de ce ligament chez *Colobus* (Chapitre II).

⁵ La cohésion mécanique, s'oppose ici à une cohésion « musculaire ». La première signifie que la cohésion est maintenue avec un faible contrôle musculaire, contrairement à la seconde, qui est alors plus coûteuse en énergie.

2. LES COURBURES EN VUE POSTÉRIEURE (DORSALE)

A. RÉSULTATS

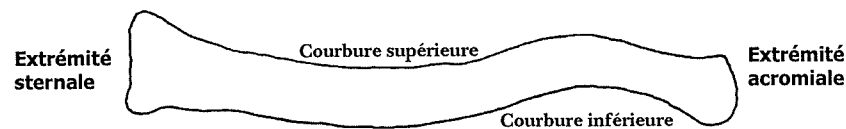


Figure III-8 : Clavicule droite en vue postérieure (dorsale), afin de mettre en évidence les courbures inférieure et supérieure.

Lorsque l'on considère la clavicule en vue postérieure (dorsale), on distingue deux types de courbures (Figure III-8) formant la « déflexion » (Matiegka, 1938) :

- ◆ Une inférieure, ou caudale (concavité caudale ou « vers le bas »)
- ◆ Une supérieure, ou crâniale (concavité crâniale ou « vers le haut »)

Tableau III-4 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation des courbures en vue postérieure (dorsale)

espèce (nombre de pièces)	Courbure inférieure			Courbure supérieure		
	-2δ	moyenne	+2δ	-2δ	moyenne	+2δ
<i>Homo sapiens sapiens</i> (33)	0,7	5,1	9,6	0,0	1,1	4,5
<i>Pan troglodytes</i> (26)	4,1	10,7	17,2	1,2	7,6	14,0
<i>Pan paniscus</i> (19)	7,4	12,7	18,0	6,7	10,4	14,1
<i>Gorilla gorilla</i> (33)	3,0	7,2	11,5	1,2	3,4	5,5
<i>Pongo pygmaeus</i> (24)	5,4	9,2	13,0	0,6	5,6	10,6
<i>Papio hamadryas</i> (28)	1,5	9,2	16,8	0,0	0,8	4,4
<i>Procolobus</i> (19)	4,8	8,6	12,4	0,0	0,2	1,5
<i>Colobus</i> (25)	4,8	10,9	17,0	0,0	0,3	2,1
<i>Hylobates lar</i> (10)	0,0	2,7	8,70	3,5	7,1	10,1
<i>Hylobates concolor</i> (8)	0,0	2,4	5,13	2,5	5,9	8,9
<i>Hylobates sp.</i> (22)	0,0	3,8	7,5	2,6	6,9	11,1
<i>Ateles sp</i> (9)	6,5	13,3	20,1	0,0	8,9	18,1

De ce point de vue, les espèces étudiées se répartissent en trois groupes : (Tableau III-4, Figure III-10 ; p 134) :

* **Premier groupe** : Il comprend *Papio*, *Colobus*, *Procolobus* et *Homo*. Les trois premiers sont caractérisés par une courbure inférieure prononcée et qui existe le plus souvent seule (Figure III-10). Une courbure supérieure est parfois présente. La proportion de clavicules ayant une courbure supérieure n'est pas identique selon les espèces. En effet, chez *Procolobus* le taux de clavicules possédant une courbure supérieure est de 10%, alors que chez *Colobus* il est de 25% et de 21,4% chez *Papio* (Graphique III-5). Cependant, la courbure supérieure, quand elle existe, est toujours peu marquée (Tableau III-4). Elle est essentiellement localisée à

l'extrémité sternale de la clavicule et n'affecte pas toute la moitié médiale comme chez les grands singes (Figure III-9). La clavicule forme, chez les cercopithécidés, un arc-boutant⁶ entre le sternum et l'acromion (Figure III-15 ; p. 142).

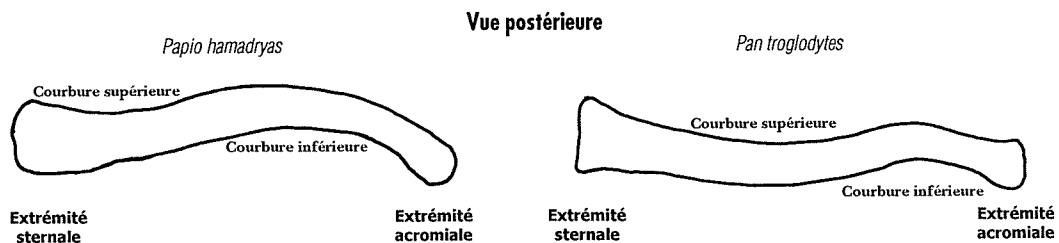
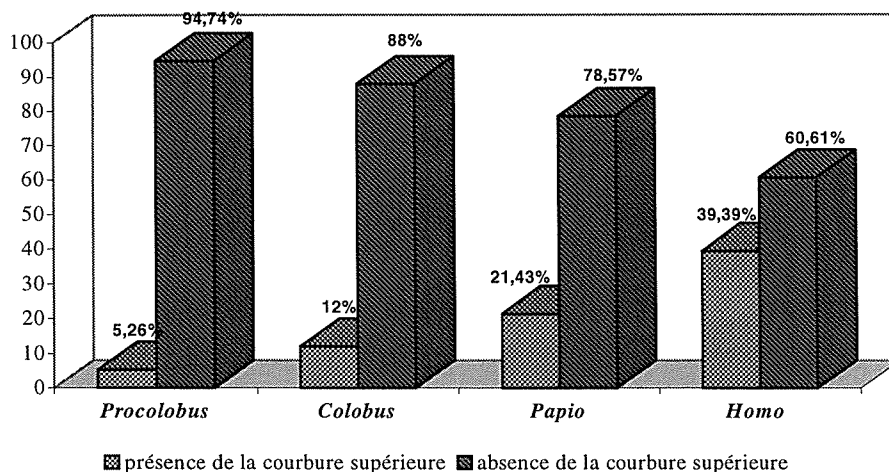


Figure III-9 : Morphologie de la courbure supérieure chez *Pan* et *Papio*.

Cette morphologie se retrouve chez tous les *Cercopithecinae* (Hill, 1966, 1970, 1974). Selon Olivier (1953) l'arc de courbure inférieure moyenne est très élevé, et associé à une courbure supérieure faible et fréquemment présente, mais nettement plus prononcée que chez les *Colobinae* étudiés ici. Cette morphologie, caractérisée par une courbure inférieure unique, se retrouve aussi chez les platyrrhiniens, à l'exception des *Atelinae*.



Graphique III-5 : Proportion de clavicules présentant une courbure supérieure chez les *Cercopithecidae* et l'homme. Chez ce dernier, la forte proportion de clavicules possédant une courbure supérieure s'explique par la présence de clavicules de type II et de type III (Graphique III-9)

⁶ Quelle que soit l'espèce étudiée, la clavicule présente toujours un rôle de résistance aux contraintes de compression. Cependant, chez les primates quadrupèdes cet effet d'arc-boutant doit permettre de résister plus particulièrement à des contraintes orientées crânio-caudalement.

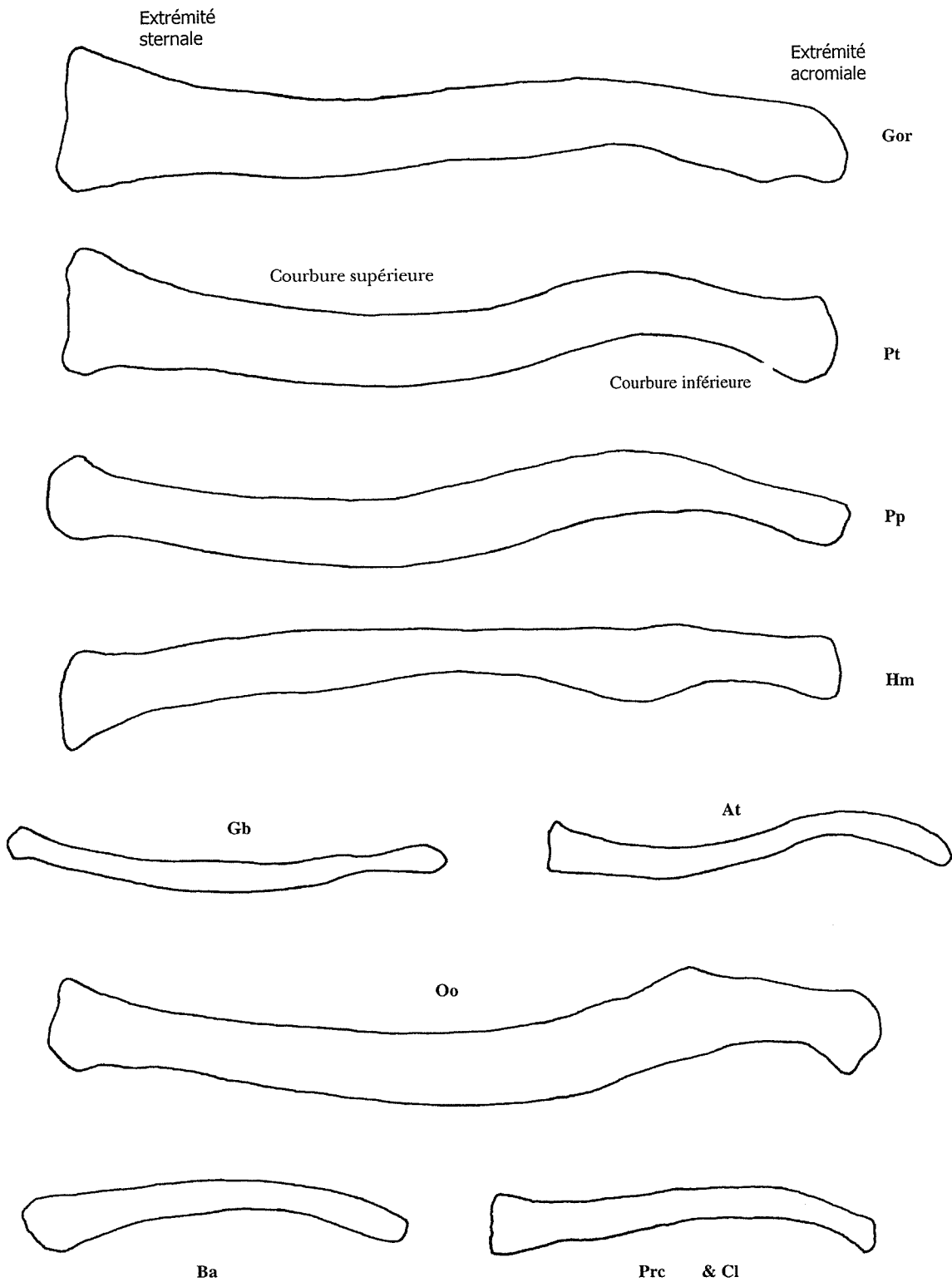


Figure III-10 : Clavicules droites en vue postérieure

Chez l'homme, la clavicle, bien que montrant essentiellement une courbure unique (l'inférieure), n'est pas identique à celle des *Cercopithecoidea*. En effet, la courbure inférieure est en moyenne moins développée chez l'homme que chez les autres primates, malgré le recouvrement important des valeurs (Graphique III-6). La clavicle humaine est habituellement décrite comme ayant uniquement la courbure inférieure, mais 42,3% des clavicles de notre échantillon présentent une courbure supérieure. Cependant, il faut distinguer deux types de courbure supérieure chez ce primate. La première, qui correspond au type II défini par Matiekg (1938), est identique à ce qui existe chez les grands singes, c'est-à-dire que la courbure supérieure affecte l'extrémité sternale de la clavicle. Cette morphologie affecte environ 15% des clavicles de l'échantillon. La seconde morphologie, définie par Olivier comme le type III, est caractéristique de l'espèce humaine, bien qu'elle ne soit jamais décrite dans les traités d'anatomie humaine. Elle existe sur presque 27% des clavicles (Tableau III-6, p. 138, Graphique III-9, p. 133 & Figure III-11).

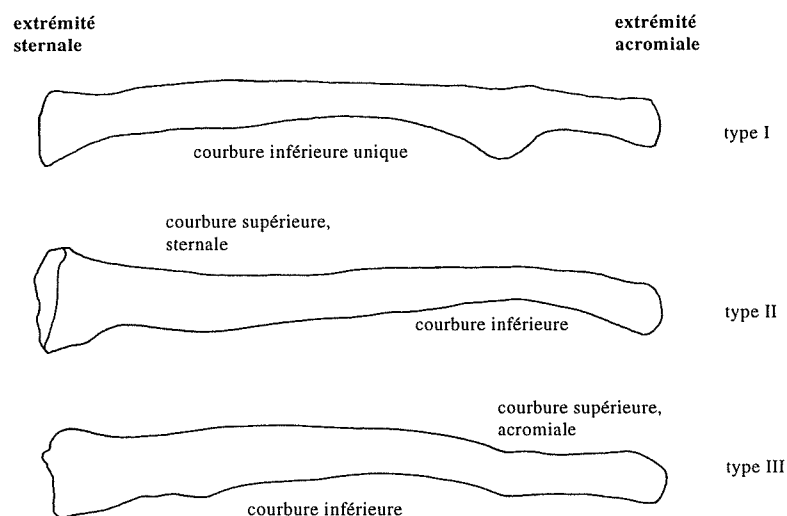


Figure III-11 : Les trois types de courbures supérieures chez l'homme

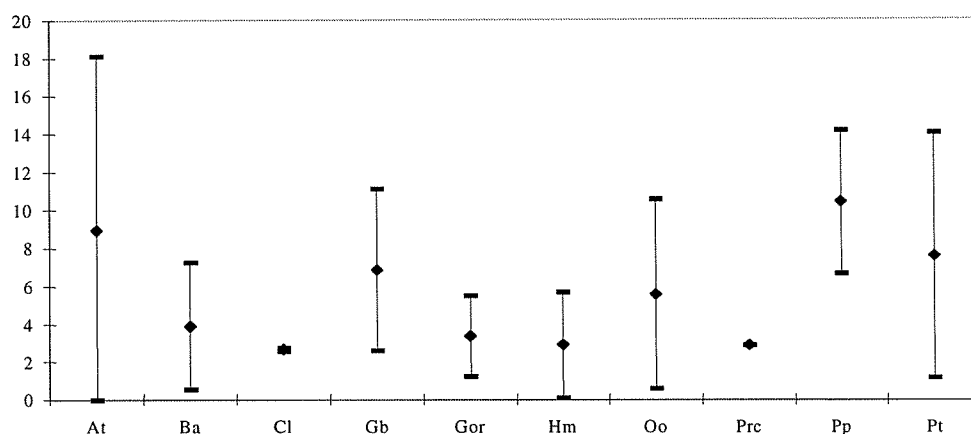
Deuxième groupe : Il correspond aux grands singes et aux atèles. La clavicle de ces espèces, dans le plan frontal, possède une forme en S très marquée.

Chez les atèles, les orangs-outans et les chimpanzés, les courbures inférieure et supérieure sont corrélées positivement entre elles (Tableau III-5, Graphique III-8, Graphique III-7, Figure III-10).

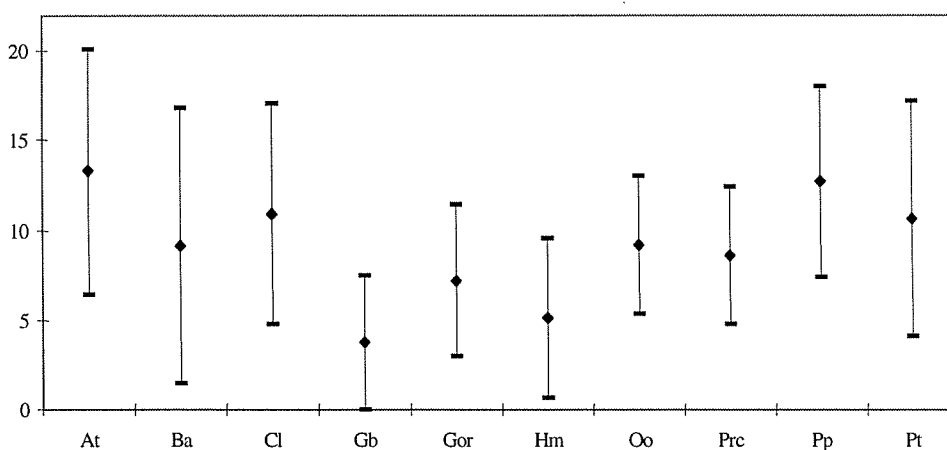
Tableau III-5 : Valeurs du coefficient de corrélation de Pearson r entre les courbures inférieure et supérieure.

Espèce	r	r ²	ddl	P en %
<i>Pan troglodytes</i>	0,8	0,6	24	0,0
<i>Pan paniscus</i>	0,8	0,6	17	0,0
<i>Pongo pygmaeus</i>	0,6	0,4	22	0,2
<i>Ateles sp.</i>	0,9	0,8	7	0,0

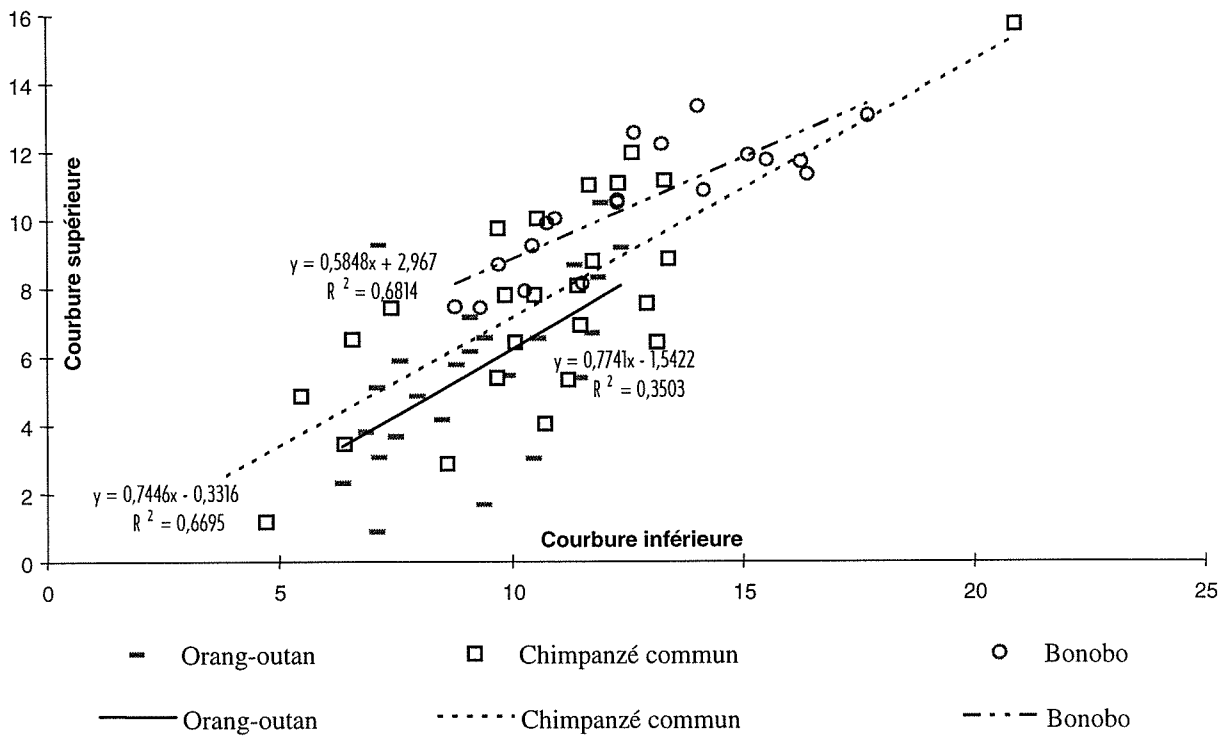
Chez les gorilles, cette morphologie est cependant moins nette car la courbure inférieure tend à être beaucoup plus développée que la courbure supérieure. Cette dernière est cependant toujours présente.



Graphique III-7 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de la courbure supérieure. Chez *Papio*, *Colobus*, *Homo* et *Procolobus* elle a été déterminée avec les rares clavicles présentant cette courbure.

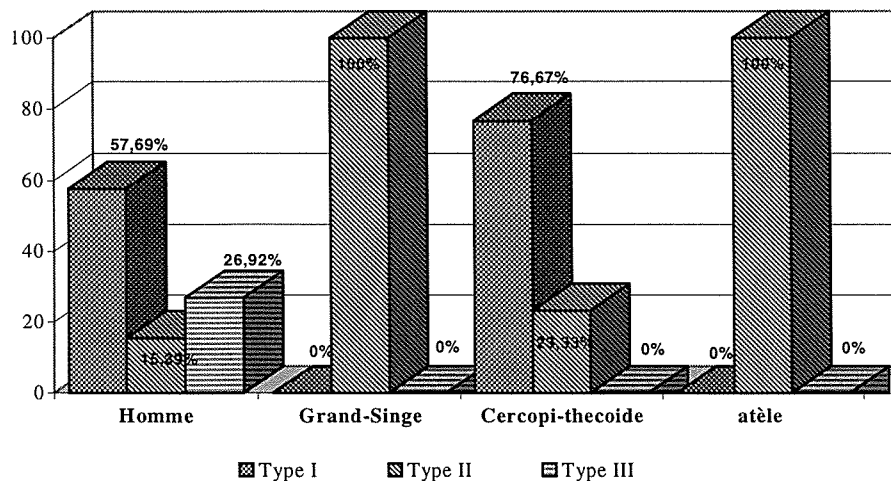


Graphique III-6 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de la courbure inférieure. Chez *Hylobates* elle a été déterminée avec les rares clavicles présentant cette courbure.



Graphique III-8 : Droites de régression pour les courbures supérieure et inférieure chez *Pongo pygmaeus*, *Pan paniscus* et *Pan troglodytes*.

Troisième groupe : Il comprend uniquement les *Hylobatidae*. Cette famille se différencie de tous les autres primates par une inversion des courbures. C'est-à-dire que la courbure supérieure est plus développée que l'inférieure, qui peut même être absente chez certains individus (Figure III-10 ; p. 134).



Graphique III-9 : Proportion de clavicules de type I, II et III chez différents primates.

Tableau III-6 : Proportion (en %) des trois types de courbures supérieures chez les différents groupes taxonomiques.

Groupes zoologiques	Type I	Type II	Type III
<i>Homo sapiens sapiens</i>	57,7	15,4	26,9
Grands-Singes	0,0	100,0	0,0
<i>Cercopithecidae</i>	76,7	23,3	0,0
<i>Ateles</i>	0,0	100,0	0,0

En conclusion, en vue postérieure (dorsale), on peut distinguer chez les primates trois types de morphologies claviculaires :

- ◆ Les clavicules possédant une courbure inférieure prononcée et une courbure supérieure faible qui peut être fréquemment absente. Ce sont les babouins, les colobes, les procolobes et les hommes.
- ◆ Les clavicules possédant une courbure inférieure, toujours la plus développée, associée à une courbure supérieure toujours présente. Ce sont les grands singes et les atèles.
- ◆ Les clavicules possédant une courbure supérieure, toujours la plus importante, associée à une courbure inférieure peu développée et parfois même absente. Ce sont les gibbons.

B. INTERPRÉTATIONS

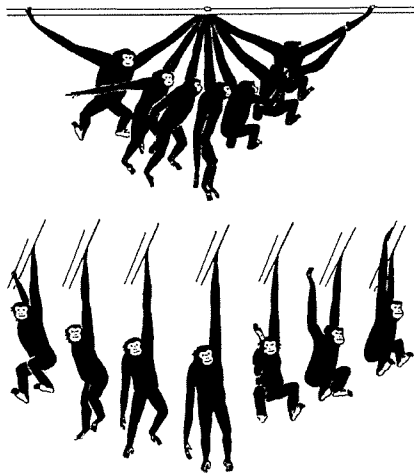


Figure III-12 : Le mouvement de brachiation chez le gibbon. En haut mouvement vu de profil, en bas vu de face (Fleagle, 1974). Noter la position du buste par rapport au bras porteur.

La clavicle travaille essentiellement en compression chez les mammifères claviculés (Jenkins, 1974 ; Fleagle, 1978 ; Mays *et al.*, 1999). Elle transmet la charge des membres supérieurs au squelette axial par l'intermédiaire de son grand axe. La clavicle maintient ainsi constante la distance acromio-manubrium ce qui évite à la scapula de s'écraser sur le thorax lors de mouvement rapprochant les membres supérieurs du plan sagittal. Le fait de maintenir fixe la distance acromio-manubrium lors des mouvements antéro-postérieurs de la scapula le long du thorax impose à celle-ci un trajet le long d'un arc de cercle de rayon égal à la longueur claviculaire. Plus la clavicle est grande, plus l'arc de cercle parcouru est grand pour un même déplacement antéro-postérieur (Jenkins, 1974).

La brachiation chez le gibbon est un mouvement pendulaire qui nécessite le pivotement du corps autour d'un point fixe, à savoir : la main et l'alternance des mouvements de balancement des bras gauche et droit (Figure III-12). Le corps effectue à chaque fois une rotation de 180° vers le côté opposé au bras qui accomplit le balancement (Preuschoff et *al.*, 1985 ; Renous, 1994). Afin que la brachiation soit efficace et peu coûteuse en énergie, le mouvement doit répondre à un certain nombre de contraintes. Plus particulièrement, le centre d'inertie de l'individu doit toujours rester dans un plan vertical passant par le centre de rotation du pendule (Figure III-12) (Fleagle, 1974). Pour contrôler cette contrainte, le gibbon peut uniquement jouer sur les articulations du poignet, du coude et de l'épaule.

Lorsque l'animal lâche le support (Figure III-12), afin de penduler, la clavicule impose au thorax, par l'intermédiaire du bras d'appui, un mouvement de rotation qui permet à l'animal de se positionner correctement afin de pouvoir agripper un nouveau support, et ceci avec un coût énergétique minimum. Sans clavicule, ce mouvement de rotation du thorax pendant le balancement de l'individu sous le support serait impossible. L'épaule ne serait pas assez rigide pour contrôler les différentes forces qui s'exercent à ce niveau. La forme particulière de cet os permet d'optimiser le mouvement de pendule chez le gibbon par l'intermédiaire de deux facteurs distincts qui sont :

- ◆ L'existence d'une courbure supérieure (crâniale) bien développée permet à l'extrémité sternale de la clavicule d'être à peu près tangente au manubrium, tout en permettant à la scapula de rester en position haute par rapport au thorax (Figure III-13). Le ligament costo-claviculaire, ainsi que le muscle subclavier conservent ainsi leurs fonctions (Voisin, in prep. a). En effet, le ligament costo-claviculaire limite les mouvements verticaux et horizontaux de l'extrémité sternale de la clavicule (Chapitre II ; Kapandji, 1994). Un allongement de ce ligament augmenterait la mobilité de cette extrémité qui, nécessairement, devrait être compensée par l'action de différents muscles tel que le subclavier. Cela entraînerait un coût énergétique plus élevé du mouvement, ainsi qu'un risque important de luxation de l'articulation sterno-claviculaire. Le muscle subclavier n'est que très faiblement sollicité lors de la brachiation chez *Ateles* (Konstant et *al.*, 1982) et il est fort probable que ce résultat soit transposable aux *Hylobatidae*. Ce muscle ne présente qu'une légère activité au début et à la fin de la phase de balancement du bras. Il est actif surtout lorsque l'épaule est abaissée ou

encore en protraction. Ces positions se présentent essentiellement lors du grimper sur des structures verticales (Konstant et *al.*, 1982).

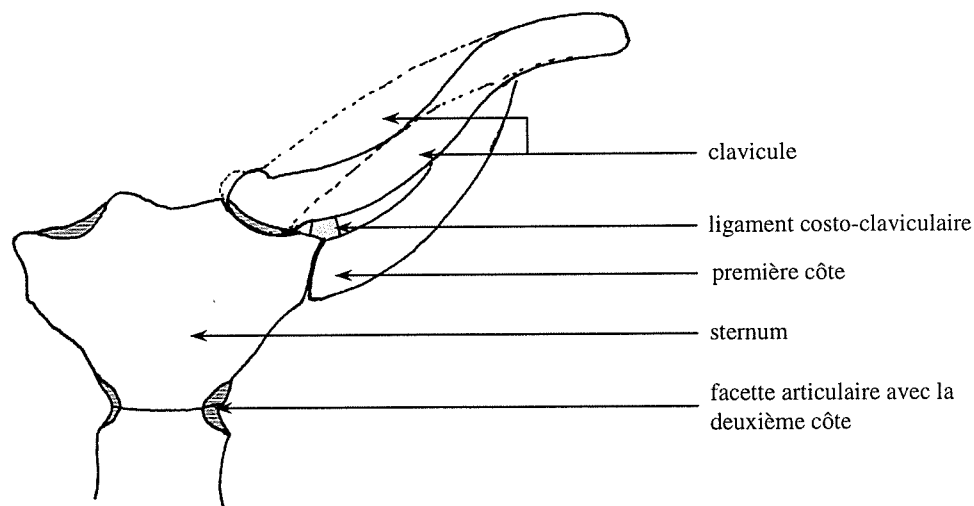


Figure III-13 : Clavicules associées à une scapula disposée haute par rapport au thorax. En pointillés **clavicule humaine** (courbure inférieure unique). En traits pleins **clavicule de grand singe** (deux courbures). Noter la différence de hauteur, par rapport au manubrium, qui existe entre ces deux morphologies claviculaires (D'après Voisin, in prep. a).

◆ Le développement de la courbure supérieure (crâniale) et la disparition de la courbure inférieure (caudale) s'accompagnent nécessairement d'une articulation avec le processus coracoïde (Figure III-14). Cette articulation, bien qu'étant la conséquence du développement particulier des courbures en vue postérieure, accroît la rigidité de l'ensemble clavicule / scapula en augmentant la solidarité entre ces deux os. Chez les autres primates, un ou deux ligaments (Chapitre II) réalisent cette liaison. L'ensemble formé par la clavicule et la scapula présente alors une structure moins rigide. La forte cohésion de l'ensemble claviculo-scapulaire chez les gibbons améliore-t-elle la diffusion des forces lors du mouvement de pendule en favorisant un blocage mécanique de l'épaule ? Cette articulation claviculo-scapulaire propre aux gibbons serait alors une adaptation à la brachiation, tout comme les particularités du poignet.

Le type d'articulation coraco-claviculaire des gibbons n'entraînerait-elle pas, cependant, une diminution de la liberté de mouvements du bras par rapport à ce qui existe

chez l'homme ? Des études comparatives sur les mouvements des membres supérieurs chez les gibbons et les autres primates pourraient se révéler riches en informations.

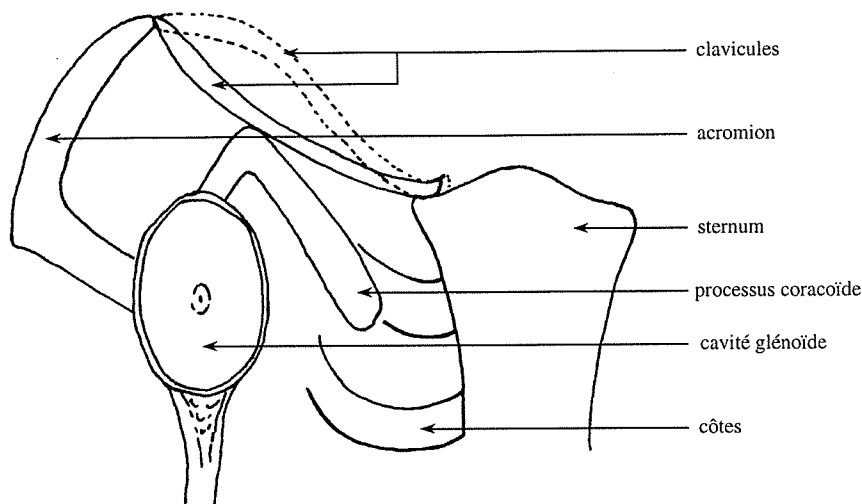


Figure III-14 : Relations entre la scapula, la clavicule et le sternum pour une clavicule de type gibbon (lignes pleines) et de type grand singe (pointillés).

Chez les primates dont la scapula est disposée parasagittalement par rapport au thorax, comme *Colobus* et *Papio*, la clavicule, caractérisée par un développement important de la courbure inférieure (Figure III-15), arrive au-dessus de la scapula (qui présente alors un acromion à facette articulaire de type I, voir Chapitre V). Lors du déplacement quadrupède, le rôle de la clavicule est limité, car les mouvements des membres supérieurs se font essentiellement dans un plan parasagittal. L'humérus ainsi que la scapula présentent une morphologie générale qui se rapprochent de ce qui existe chez les mammifères aclaviculés (Chapitre II ; Rose, 1989). Au contraire, lors de la saisie d'objets ou de déplacements en milieu arboricole, les membres supérieurs présentent des mouvements variés en dehors du plan parasagittal, et la clavicule devient nécessaire. Celle-ci doit donc répondre à deux contraintes opposées :

- ◆ La première consiste à ne pas gêner les mouvements lors des déplacements quadrupèdes. Autrement dit la scapula, et plus particulièrement l'angle latéral, doit pouvoir aller loin en arrière lors de la phase d'appui. Si la clavicule ne possédait pas une forte courbure inférieure, les mouvements scapulaires seraient limités, car la clavicule buterait rapidement contre la première côte.

◆ La deuxième contrainte apparaît lors des mouvements en dehors du plan parasagittal, et notamment lors des mouvements d'abduction // d'adduction et de flexion horizontale. Les contraintes s'exerçant sur la chaîne articulaire étant augmentées lors de la saisie d'objets pesants. La forme en arc-boutant de la clavicule est une réponse aux contraintes exercées par une scapula latérale. Lors de l'utilisation des membres supérieurs en position haute, pour des déplacements en suspension par les membres supérieurs uniquement, la clavicule joue évidemment son rôle ; elle évite à l'épaule de s'effondrer sur le thorax lors des mouvements en dehors du plan parasagittal. Dans ce cas de figure, la cohésion mécanique de l'épaule est en partie assurée par un contrôle musculaire coûteux en énergie. Effectivement, les cercopithécoïdes ne pratiquent jamais la locomotion suspendue sur de grandes distances (Ashton et *al.*, 1964). La clavicule des *Cercopithecidae* et des *Cebidae*, à l'exception des *Atelinae*, est donc adaptée à un déplacement quadrupède, arboricole ou non, associé à la préhension d'objets disposés dans l'environnement immédiat de l'animal.

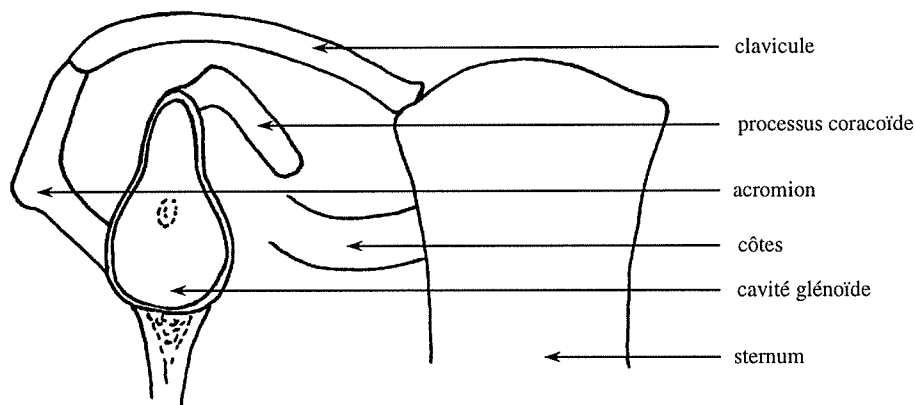


Figure III-15 : Position de la clavicule par rapport à la scapula chez les cercopithécoïdes

Les chimpanzés, les gorilles et les orangs-outans se déplacent dans les arbres par suspension et au sol par knuckle walking et fist walking (Ashton et *al.*, 1964 ; Grassé, 1977). Les atèles progressent par suspension // brachiation et utilisent fréquemment la quadrupédie pour se déplacer le long des branches (Ashton et *al.*, 1964). Ces primates sont donc très polyvalents, ce qui impose à la clavicule de répondre à deux grands types de contraintes opposées : celles liées à la locomotion quadrupède et celles liées à la locomotion par suspension, associée à une scapula dorsale et haute par rapport au thorax. Nous allons montrer

que la morphologie sigmoïde caractéristique de ces clavicules en vue postérieure est une réponse à ces contraintes opposées :

- ◆ L'existence d'une courbure supérieure médiale permet, nous l'avons vu chez le gibbon, de présenter une surface claviculaire à peu près parallèle à celle du manubrium et ainsi de conserver un ligament costo-claviculaire et / ou une capsule articulaire puissante, tout en maintenant la scapula élevée par rapport au thorax.
- ◆ La courbure inférieure, chez les grands singes, est toujours bien développée car elle est nécessaire à un bon fonctionnement de l'épaule lors du déplacement quadrupède. On retrouve en quelque sorte le schéma des primates quadrupèdes tels que les *Cercopithecidae* pour l'extrémité acromiale.

La morphologie scapulaire des gibbons n'est pas adaptée à la quadrupédie, car l'articulation coraco-claviculaire limiterait les mouvements de la scapula lors des déplacements quadrupèdes. L'absence de quadrupédie chez *Hylobates* et la place importante que présente ce mode de déplacement chez *Ateles* expliquent pourquoi chez ce dernier la morphologie en vue postérieure (crâniale) est si différente de celle des *Hylobatidae*. De fait, le mécanisme de la brachiation des atèles ne peut pas être identique à celui des gibbons. Pour réaliser correctement la brachiation, Fleagle (1974) a montré que le centre de gravité de l'individu doit toujours rester dans le plan vertical passant par le point de suspension, en l'occurrence la main. Pour cela, l'épaule des *Hylobates* est très rigide ce qui évite au centre d'inertie de se déplacer en dehors de ce plan. La structure scapulaire des *Ateles* est moins rigide, ce qui nécessite l'intervention d'une « cinquième main », la queue, afin que le centre d'inertie ne change pas de plan. Ce mécanisme ne permet pas des mouvements aussi rapides que chez les gibbons. La nécessité d'une courbure inférieure sur les clavicules pour les déplacements quadrupèdes chez les primates est confirmée par la morphologie de la clavicle du gorille. En effet, chez ce dernier, qui est le plus quadrupède des grands singes, la courbure supérieure est nettement moins développée que l'inférieure. Chez les atèles, et les grands singes, à l'exception des gorilles, la forte corrélation qui existe entre les courbures inférieure et supérieure suggère que pour réaliser de tels compromis locomoteurs (suspension et appui quadrupède), la scapula doit être située très précisément par rapport au thorax.

L'homme est caractérisé par « l'émergence cervico-céphalique » (Sakka, 1985) en regard des grands singes. Chez l'homme, le cou se développe en hauteur, ce qui entraîne la sortie de la tête hors des épaules et « l'externation » crânienne (Sakka, 1985 ; p. 109). Selon cet auteur, ce phénomène est associé à une descente de la ceinture scapulaire le long du thorax. Les mouvements de ces structures anatomiques au cours de l'évolution entre l'homme et les grands singes font « songer à l'éclosion d'une fleur dont les pétales seraient les os du crâne, et les sépales, les muscles » (Sakka, 1985 ; p 109). La position haute de la scapula chez les grands singes (Martin et *al.*, 1939 ; Schultz, 1950 ; Sakka, 1985) a été relativement peu évoquée dans la littérature et concerne le plus souvent l'orang-outan (Vallois, 1928 ; Schultz, 1930). Selon Vallois (1928) la clavicule de ce dernier réalise un angle compris entre 30° et 50° par rapport au plan transversal. La clavicule est toujours orientée plus crânialement chez les grands singes que chez l'homme (Hill, 1957 ; Olivier, 1965 ; Sakka, 1985). Les différences affectant les courbures frontales de ces deux derniers groupes doivent donc être associées à la hauteur générale du système scapulaire par rapport au thorax. En effet, la clavicule est pratiquement horizontale chez l'homme, et l'on comprend aisément que la présence d'une courbure supérieure (crâniale) peut poser des problèmes fonctionnels en réalisant des frottements sur la première côte. De surcroît, pratiquement toutes les différences morphologiques de la scapula entre l'homme et les grands singes seraient dues à l'abaissement de la ceinture scapulaire chez le premier et à son élévation chez les seconds (Sakka, 1985). Ainsi, les différences morphologiques en vue postérieure entre les clavicules de grands singes et d'hommes sont peut-être dues au même processus.

La fréquence élevée de courbure supérieure (crâniale) à l'extrémité acromiale (clavicule de type III) chez l'homme est difficile à interpréter.

C. CONCLUSION SUR LES COURBURES

Les courbures en vue supérieure montrent surtout les capacités à réaliser des mouvements d'élévation du bras. Les courbures en vue postérieure reflètent essentiellement la position de la scapula par rapport au squelette axial (haute ou basse) ainsi que les capacités potentielles au déplacement quadrupède.

L'analyse des courbures dans les deux plans permet de différencier quatre grands groupes.

- Le 1^{er} groupe est caractérisé :

*en **vue supérieure (crâniale)** une forme en S avec une courbure interne presque aussi développée que l'externe. De surcroît, les deux courbures sont corrélées entre elles.

*en **vue postérieure (dorsale)** une courbure inférieure relativement faible, accompagnée, parfois, par une courbure supérieure toujours moins développée que la courbure inférieure. Cette courbure supérieure peut être de deux types. Soit elle affecte l'extrémité acromiale, ce qui est spécifique à ce premier groupe, soit elle affecte la partie sternale de la clavicule, comme chez les autres primates mais cette morphologie reste rare. Dans ce cas elle est toujours peu développée.

Ce groupe correspond à l'homme : un primate avec une scapula positionnée dorsalement par rapport au thorax. Cela implique pour le thorax d'être plus large que profond. De plus, l'homme est caractérisé par la bipédie et la perte de la fonction locomotrice des membres supérieurs.

- Le 2^{ème} groupe est caractérisé par :

*en **vue supérieure (crâniale)** une courbure interne très développée et une courbure externe peu développée, voire absente.

*en **vue postérieure (dorsale)** une courbure supérieure importante, beaucoup plus que l'inférieure qui elle aussi peut être absente.

Ce groupe correspond aux *Hylobatidae*. Il est caractérisé par des clavicles dont les courbures dominantes sont inversées par rapport aux autres singes. Cette morphologie claviculaire est en relation avec une scapula positionnée dorsalement par rapport au thorax qui est plus large que profond. En outre, ces primates sont des brachiateurs stricts.

- Le 3^{ème} groupe est caractérisé par :

*en **vue supérieure (crâniale)** toutes les morphologies sont possibles entre la présence de l'une des deux courbures, interne ou externe uniquement, ou les deux à la fois.

*en **vue postérieure (dorsale)** une forme en S avec la courbure inférieure plus marquée que la supérieure.

La scapula des grands singes et des atèles est située dorsalement par rapport au thorax. Ceux-ci pratiquent tous une locomotion arboricole suspendue. Ce sont essentiellement les courbures en vue supérieure qui permettent de différencier les grandes tendances

locomotrices au sein de ce groupe. Effectivement, on distingue aisément *Ateles* des grands singes qui se rapproche des *Hylobatidae*. Cette disposition, caractérisée par une courbure interne beaucoup plus importante et plus extensive que l'externe, différencie les individus brachiateurs au sein des *Anthropoidea*. De même, *Gorilla* se caractérise par des courbures en vue supérieure rappelant *Papio*.

- Le 4^{ème} groupe est caractérisé par :

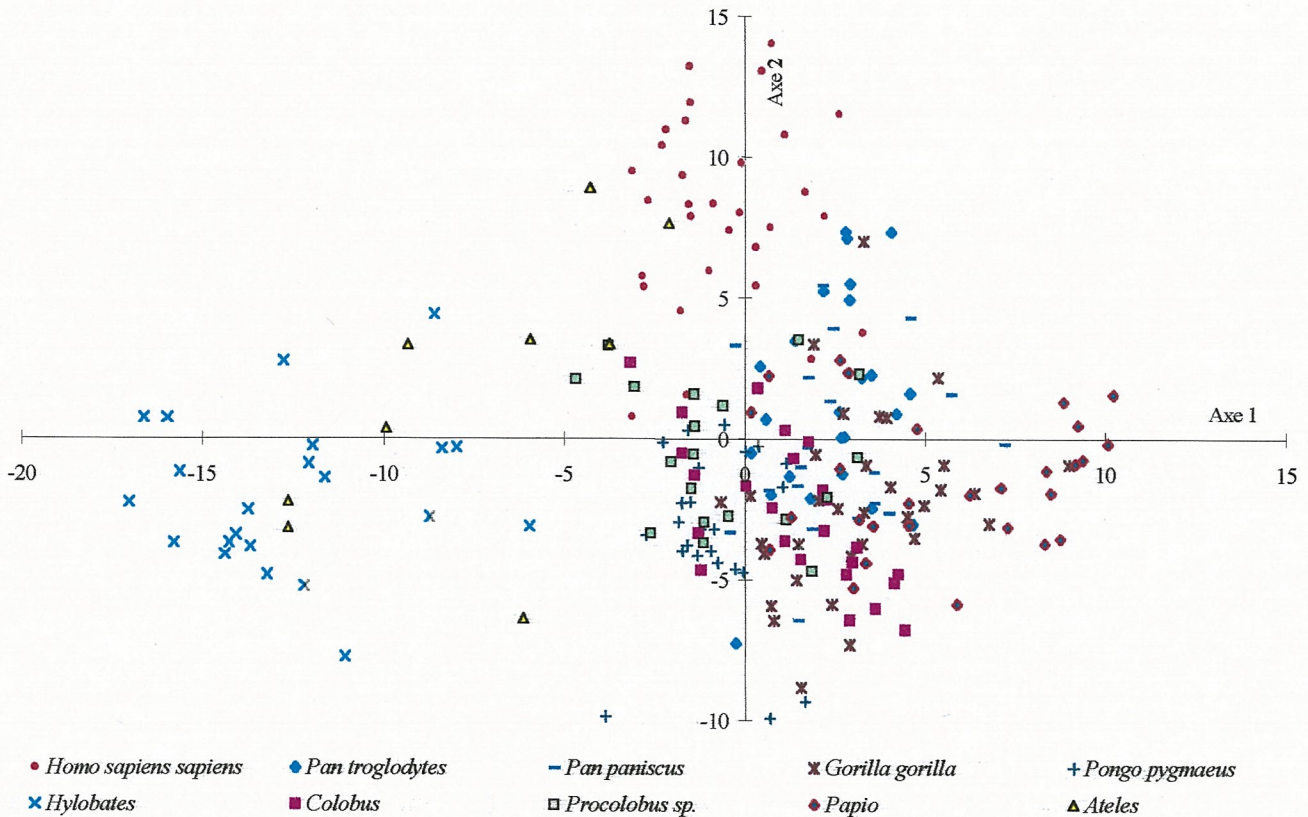
*en **vue supérieure (crâniale)** la présence soit d'une courbure externe unique, soit de deux courbures (externe et interne).

*en **vue postérieure (dorsale)** une courbure inférieure très développée et associée à une courbure supérieure très faible ou absente.

Cela correspond à des primates tels que *Papio*, *Colobus* et *Procolobus* qui sont tous quadrupèdes. Le développement relatif des courbures en vue supérieure permet de différencier les quadrupèdes terrestres des arboricoles. Ces primates sont caractérisés par une scapula située latéralement par rapport au thorax qui est plus profond que large.

Il ressort de cette étude sur les courbures claviculaires que tous les primates ayant une scapula dorsale, possèdent une clavicle présentant toujours deux courbures en vue postérieure : une supérieure et une inférieure, à l'exception du gibbon et de l'homme. Les clavicles de ces deux derniers primates sont particulières. Elles présentent des adaptations particulières liées à l'hyper spécialisation des membres supérieurs à la locomotion suspendue chez le premier, et à la manipulation associée à « l'émergence cervico-céphalique » (Sakka, 1985) chez le deuxième. Chez l'homme, la forme sigmoïde de la clavicle en vue supérieure (crâniale) associée à la présence des ligaments costo-claviculaire et coraco-claviculaires, ainsi qu'un développement important de l'insertion claviculaire du trapèze sont des adaptations qui caractérisent la bipédie, liées au développement de membres supérieurs exclus de la fonction locomotrice et servant au transport d'objets et // ou à la manipulation.

Une ACP ne tenant compte que des courbures claviculaires confirme ces résultats et permet quelques remarques supplémentaires. Sur les cinq axes que comporte cette analyse, les trois premiers représentent 88,6% de la variance totale.



Graphique III-10 : ACP ne tenant compte que des courbures claviculaires, projection sur les axes 1 et 2. Au sein des gibbons *Hylobates (Nosmacus) concolor* (en haut) se différencie d'*Hylobates hylobates lar* (en bas).

Le premier plan, constitué des axes 1 et 2 représentant respectivement 35,4% et 27,7% de la variance totale, est une projection des clavicules essentiellement selon leur morphologie en vue supérieure. Trois groupes se distinguent :

- ◆ **Groupe 1 :** est constitué par les gibbons et les atèles. Il regroupe les espèces où la brachiation est un mode locomoteur fréquemment utilisé. En vue supérieure ces clavicules sont « inversées » par rapport à celles des autres primates, comme cela a déjà été signalé, et leur individualisation est donc logique. Cependant, ce groupe est hétérogène et nous observons un recouvrement relativement important entre *Ateles* et *Hylobates*. Les premiers sont caractérisés par une dispersion importante des individus. Ceci peut être dû au fait que plusieurs espèces sont représentées dans l'échantillon étudié. Les gibbons présentent une moins grande dispersion. Cependant, nous pouvons distinguer deux groupes correspondant aux sous-genres *Nomascus* et *Hylobates s. str.* comme nous l'avons vu précédemment. Cela permet de préciser le taxon des individus uniquement spécifiés *Hylobates sp.*, car ils se situent

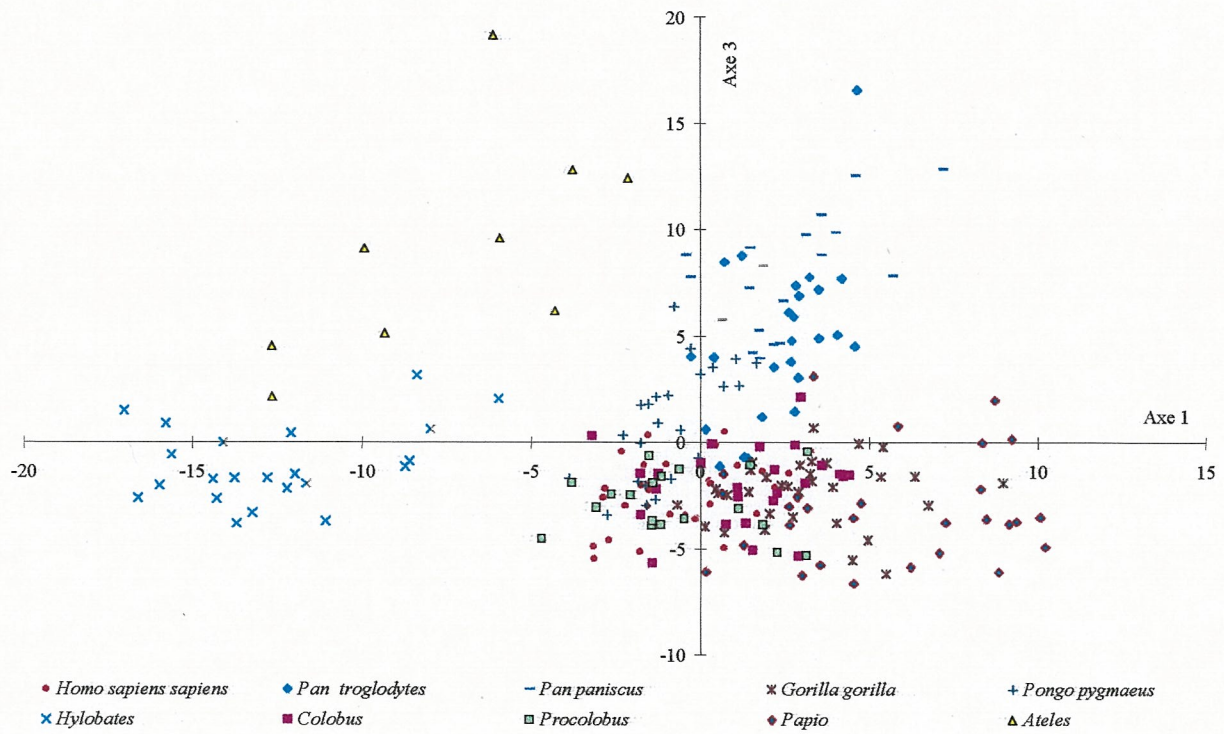
tous dans le nuage de points des *Hylobates s. str.* Cependant, le faible nombre d'individus étudiés dans chacun de ces sous-genres incite à la prudence.

- ◆ **Groupe 2** : rassemble les individus de l'espèce humaine, ce qui confirme sa singularité au sein de cet ordre.
- ◆ **Groupe 3** : comprend tous les grands singes et tous les cercopithécoïdes avec une certaine différenciation des babouins.

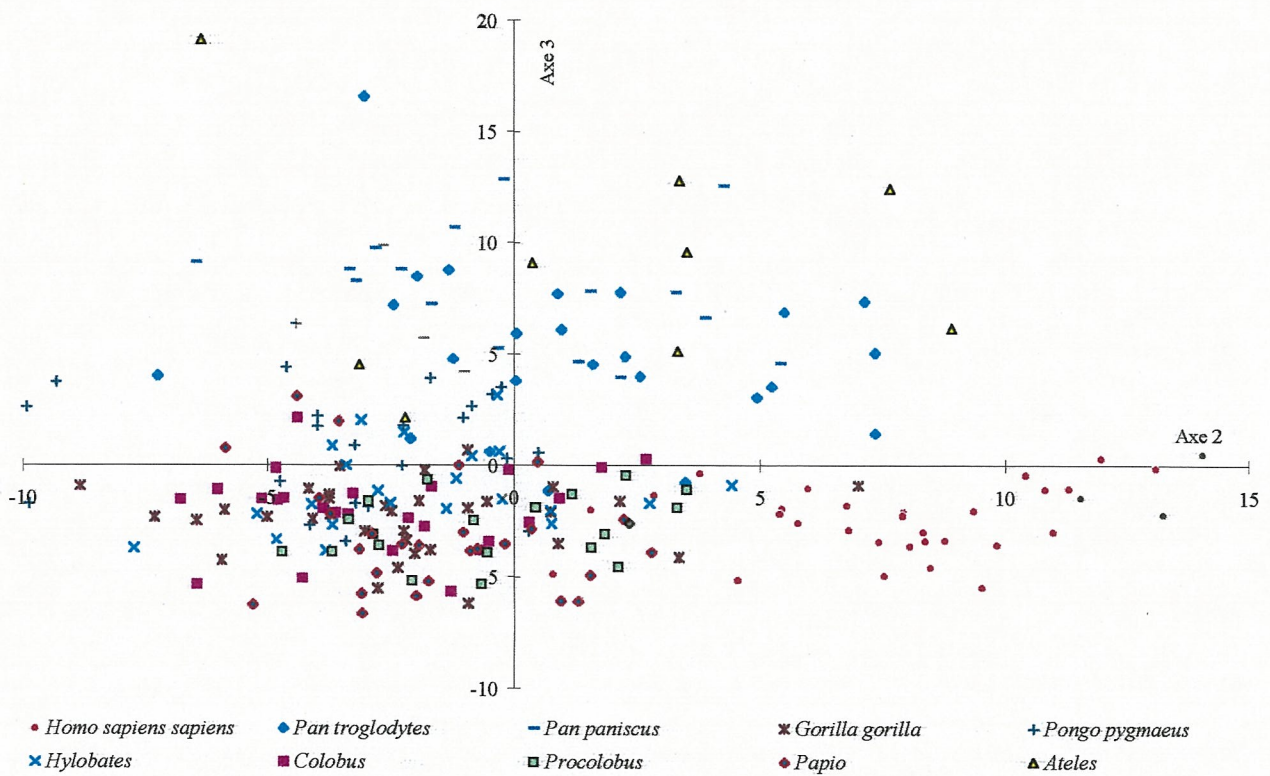
Ce résultat montre qu'en vue supérieure, malgré les différences observées, il existe une unité claviculaire primate. Seules les espèces présentant une très forte spécialisation locomotrice (*Hylobates & Homo*) perdent cette unité claviculaire. Par ailleurs, dans ce troisième groupe, *Papio* tend à se différencier des autres primates car son adaptation à la quadrupédie terrestre est importante. La mise en place des morphologies claviculaires semble due à des contraintes de croissance essentiellement pré-natales. En effet, la clavicule humaine présente sa morphologie adulte dès le 4^{ème} mois de gestation (Olivier, 1962 b). Ce qui change ensuite ce n'est que l'importance de la sinuosité claviculaire (Olivier et al. , 1957 a)

Le deuxième plan, constitué par les axes 1 et 3 représentant respectivement 35,4% et 25,5% de la variance totale, est une projection selon les relations qui existent entre les courbures supérieures (axe 1) et inférieures (axe 3). Cela permet de distinguer quatre groupes d'après leur mode locomoteur dominant (Graphique III-11).

- ◆ **Groupe 1** : comprend les gibbons
- ◆ **Groupe 2** : comprend les atèles.
- ◆ **Groupe 3** : comprend les grands singes sauf les gorilles. Le recouvrement entre les valeurs des chimpanzés communs et des bonobos n'est pas total. Ce sont les bonobos qui sont les plus éloignés des gibbons sur le graphique.
- ◆ **Groupe 4** : comprend l'homme, les gorilles, les colobes, les procolobes et les babouins. A l'exception de l'homme, tous ces primates sont quadrupèdes, arboricoles ou non. A l'intérieur de ce groupe nous pouvons distinguer deux sous-groupes :
 - Le premier : les singes quadrupèdes non arboricoles (en ne considérant que le mode locomoteur dominant). Ce sont les babouins et les gorilles.
 - Le deuxième sous-groupe correspond aux primates quadrupèdes arboricoles, colobes et procolobes, et à l'homme.



Graphique III-11 : ACP ne tenant compte que des courbures claviculaires, projection sur les axes 1 et 3.



Graphique III-12 : ACP ne tenant compte que des courbures claviculaires, projection sur les axes 2 et 3.

Aussi bien dans la projection précédente que dans la suivante, l'homme et les primates quadrupèdes sont nettement distincts. Il n'y a donc pas de relations morphologiques entre ces deux groupes.

La projection sur les axes 2 et 3, qui correspond à 53,3% de la variance totale, trois groupes se différencient. Le premier regroupe les chimpanzés et les atèles, le second ne contient que l'espèce humaine et le troisième regroupe toutes les autres espèces dont les gibbons. L'intérêt de cette projection est de souligner la particularité de la clavicule humaine.

3. ANGLE @

L'angle @ est compris entre les grands axes de la clavicule et de la facette articulaire de l'extrémité acromiale (Chapitre I).

Tableau III-7 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de l'angle @.

<i>Espèces (nombre de pièces)</i>	-2 δ	moyenne	2 δ
<i>Homo sapiens sapiens</i> (33)	45,4	59,8	74,3
<i>Pan troglodytes</i> (26)	33,6	59,4	85,3
<i>Pan paniscus</i> (19)	32,4	58,7	84,9
<i>Gorilla gorilla</i> (33)	9,2	47,4	85,5
<i>Pongo pygmaeus</i> (24)	58,1	78,4	98,6
<i>Hylobates sp.</i> (19)	52,3	86,8	121,3
<i>Procolobus</i> (19)	53,0	77,7	102,5
<i>Colobus</i> (25)	36,3	63,0	89,7
<i>Papio hamadryas</i> (27)	32,8	56,3	79,8
<i>Ateles sp</i> (7)	76,4	89,1	101,9

Le recouvrement des valeurs de l'angle @ entre les espèces est très important et aucun groupe ne s'individualise nettement. Bien au contraire, les relations que présente cet angle avec d'autres caractères claviculaires sont différentes selon les espèces et deux groupes peuvent alors être distingués :

- ◆ *Homo*, *Pongo* et *Ateles* ne présentent aucune corrélation entre cet angle et d'autres caractères claviculaires. Pour *Ateles*, cette absence de corrélation peut être due à la petite taille de l'échantillon étudié dans ce travail. présentent La plus faible amplitude de variations des valeurs de l'angle@ a été observée chez les orangs-outans et les hommes(Tableau III-7).
- ◆ *Gorilla*, *Pan*, *Hylobates*, *Colobus*, *Procolobus* et *Papio* montrent un certain nombre de corrélations entre l'angle @ et au moins une structure claviculaire.

Tableau III-8 : Valeurs du facteur de corrélation de Pearson r, et la probabilité (p) associée, entre l'angle @ et d'autres variables claviculaires pour différentes espèces. Seuls les corrélations significatives ont été signalés.

Espèce	Cbext	Cbint	Cbinf	Cbsup	Lgtot
Gorille	r = -0,5 (0,008)			r = 0,4 (0,02)	
Chimpanzé commun	r = -0,5 (0,02)				
Bonobo	r = -0,5 (0,03)		r = -0,6 (0,004)		
Gibbon		r = -0,5 (0,06)			
Babouins	r = -0,5 (0,06)				
Colobe		r = 0,5 (0,006)			r = -0,5 (0,01)
Procolobe		r = 0,07 (0,07)			r = -0,6 (0,01)

Cette absence de corrélation, ou plutôt la très faible corrélation entre l'angle @ et les autres structures claviculaires chez l'homme et les orangs-outans, est surprenante. En effet, cela signifie que l'orientation de la facette articulaire acromiale est totalement indépendante des autres caractères claviculaires. Mais pourquoi ces deux primates, relativement éloignés d'un point de vue phylogénétique, sont-ils si différents des autres ?

4. TYPE DE LA FACETTE ARTICULAIRE ACROMIALE

A. RÉSULTATS

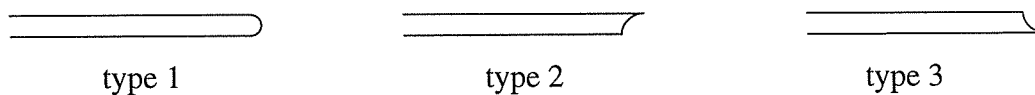
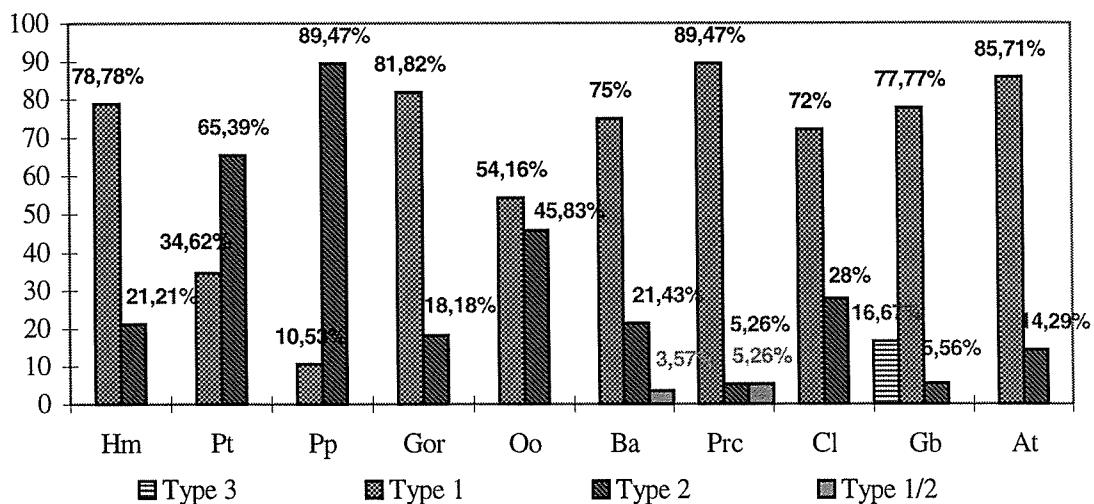


Figure III-16 : Les types d'extrémités claviculaires acromiales (latérales).



Graphique III-13 : Proportion des différents types d'articulations claviculaires acromiales (latérales).

Trois types de facettes articulaires acromiales sont définis, en fonction de l'orientation de cette facette par rapport à l'extrémité acromiale de la clavicule : le type 1, le type 2 et le type 3 (Figure III-16). Il existe parfois un type 1/2, intermédiaire entre le type 1 et 2. Dans ce cas, la surface articulaire est de type 1 à l'une de ses extrémités et 2 à l'autre.

Le type 1 est la morphologie la plus fréquente chez tous les primates, à l'exception des chimpanzés et des orangs-outans (Tableau III-9 ; Graphique III-13). Chez les premiers, le type 2 est très nettement prépondérant, chez les seconds la proportion est à peu près identique entre les deux types. Le type 3 n'apparaît que chez les gibbons et y est plus fréquent que le type 2.

Tableau III-9 : Proportion des différents types d'articulations acromiales.

Les gibbons et les atèles ont respectivement 4 et 2 individus qui ne présentent pas de surfaces articulaires distinctes

<i>Espèce</i> (nombre de pièces)	Type 1	Type 2	Type 1/2	Type 3
<i>Homo sapiens sapiens</i> (33)	78,8	21,2	0,0	0,0
<i>Pan troglodytes</i> (26)	34,6	65,4	0,0	0,0
<i>Pan paniscus</i> (19)	10,5	89,5	0,0	0,0
<i>Gorilla gorilla</i> (33)	81,8	18,2	0,0	0,0
<i>Pongo pygmaeus</i> (24)	54,2	45,8	0,0	0,0
<i>Papio hamadryas</i> (28)	75,0	21,4	3,6	0,0
<i>Procolobus</i> (19)	89,5	5,3	5,3	0,0
<i>Colobus</i> (25)	72,0	0,0	0,0	0,0
<i>Hylobates lar</i> (8)	62,5	12,5	0,0	25,0
<i>Hylobates concolor</i> (8)	87,5	0,0	0,0	12,5
<i>Hylobates sp.</i> (18)	77,8	5,6	0,0	16,7
<i>Ateles sp.</i> (7)	85,7	14,3	0,0	0,0

B. INTERPRÉTATIONS

La coexistence des deux types de facettes articulaires chez l'homme s'explique par la présence d'un fibro-cartilage inter-articulaire, qui rétablit la congruence articulaire entre l'acromion et la clavicule. Ce fibro-cartilage est présent dans 1/3 des cas chez l'homme (Kapandji, 1994), ce qui se rapproche des 21,2% de clavicules type 2 observées (Tableau III-9). Ce fibro-cartilage en rétablissant la congruence articulaire transformerait une articulation de type 2 en type 1.

Les différences observées chez les autres primates doivent aussi s'expliquer par la présence d'un fibro-cartilage inter-articulaire. De même, on peut supposer que les proportions de types articulaires au sein d'une espèce donnée reflètent la proportion d'individus présentant ce ménisque. Plus précisément, la fréquence de la présence du fibro-cartilage intra-articulaire

doit être représentée par les proportions du type de facettes articulaires acromiales les plus faibles au sein d'une espèce donnée. Par exemple, chez les chimpanzés communs, l'articulation acromiale minoritaire est le type 1, puisqu'il représente 34,6% des clavicules. Ainsi, on peut penser que la fréquence d'articulation acromio-claviculaire présentant un ménisque intra-articulaire doit être proche de 30% chez les chimpanzés communs.

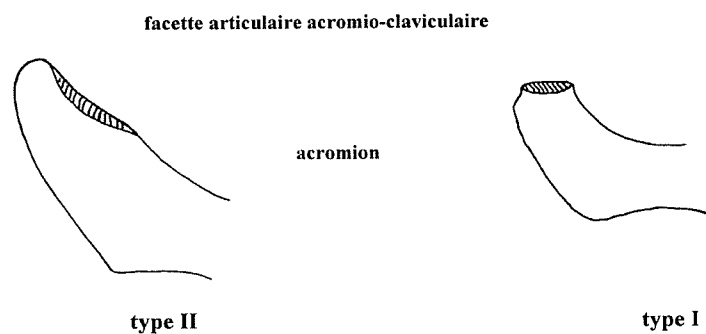


Figure III-17 : Morphologie des facettes articulaires acromio-claviculaires. La morphologie de l'acromion est en chiffre romain, et celle de l'extrémité acromiale (latérale) de la clavicule en chiffre arabe.

Au sein de toutes les clavicules de primates quadrupèdes étudiées ici, à l'exception des atèles, la courbure inférieure est très développée alors que la supérieure est pratiquement inexistante. Cela permet à la clavicule de former un arc-boutant entre le sternum et l'acromion (Figure III-15 ; p. 142). De plus, chez ces primates, la position latérale de la scapula par rapport au thorax fait que la surface articulaire de l'acromion, qui est de type I (Figure III-17), est dans le plan transversal. La forte courbure inférieure de la clavicule permet à la facette articulaire de la clavicule d'être parallèle et au-dessus de celle de l'acromion (Figure III-15). Cette disposition des deux os entraîne nécessairement une surface articulaire de type 1 sur la clavicule. Les rares types 2 observés s'expliquent alors par la présence d'un fibro-cartilage inter-articulaire qui rétablit la congruence articulaire.

La surface articulaire de l'acromion chez les hominoïdes et les atèles est de type II (Chapitre V) et la surface articulaire de la clavicule est très majoritairement de type 1, sauf chez *Pan*, où le type 2 est dominant (Tableau III-9). La position de la clavicule par rapport à la scapula chez ces derniers est donc différente de ce qui existe chez les autres hominoïdes. Un acromion de type II associé à une fréquence élevée de clavicule de type 1 signifie que la partie latérale de la clavicule est au même niveau que l'acromion. Au contraire, chez les deux

espèces de chimpanzés, la partie latérale de la clavicule doit être située au-dessus de l'acromion.

5. ROBUSTESSE CLAVICULAIRE

Ce caractère est calculé comme étant le rapport du périmètre au milieu de la clavicule par la longueur de celle-ci (Tableau III-10). La circonférence claviculaire n'est pas mesurée ici, mais calculée (Chapitre I).

La robustesse claviculaire est variable selon les espèces. Ce sont les babouins qui ont les valeurs les plus élevées, alors que les gibbons sont à l'opposé. La moyenne de l'homme est proche de celle des gibbons, mais son amplitude est unique. Elle ne se retrouve que chez l'orang-outan. En effet, l'homme, aussi bien que l'orang-outan, présente une amplitude de variations de la robustesse très importante. Elle recouvre pratiquement tous les intervalles de valeurs.

Tableau III-10 : Valeurs moyennes et amplitudes de variations de la robustesse claviculaire chez différents taxons.

<i>Espèce</i> (nombre de pièces)	-2 δ	moyenne	+2 δ
<i>Pongo pygmaeus</i> (24)	18,6	25,1	31,6
<i>Hylobates sp.</i> (22)	17,2	22,2	27,1
<i>Homo sapiens sapiens</i> (33)	18,5	23,8	29,2
<i>Colobus</i> (25)	20,0	25,6	31,2
<i>Ateles sp.</i> (9)	19,0	25,0	30,9
<i>Pan troglodytes</i> (26)	21,0	26,4	31,7
<i>Procolobus</i> (19)	20,7	29,4	38,7
<i>Gorilla gorilla</i> (33)	24,3	28,5	32,8
<i>Pan paniscus</i> (19)	24,7	28,4	32,0
<i>Papio hamadryas</i> (28)	24,2	30,2	36,3

Il n'apparaît pas de relations entre la robustesse claviculaire et un autre caractère claviculaire.

Les espèces dont l'indice est le plus élevé possèdent une composante importante de quadrupédie dans leur répertoire locomoteur. A l'opposé, les espèces, dont les membres supérieurs n'ont plus à supporter des contraintes de pression, montrent les clavicules les moins robustes. Autrement dit l'évolution vers la brachiation ou la bipédie stricte s'accompagne d'une gracilisation de la clavicule.

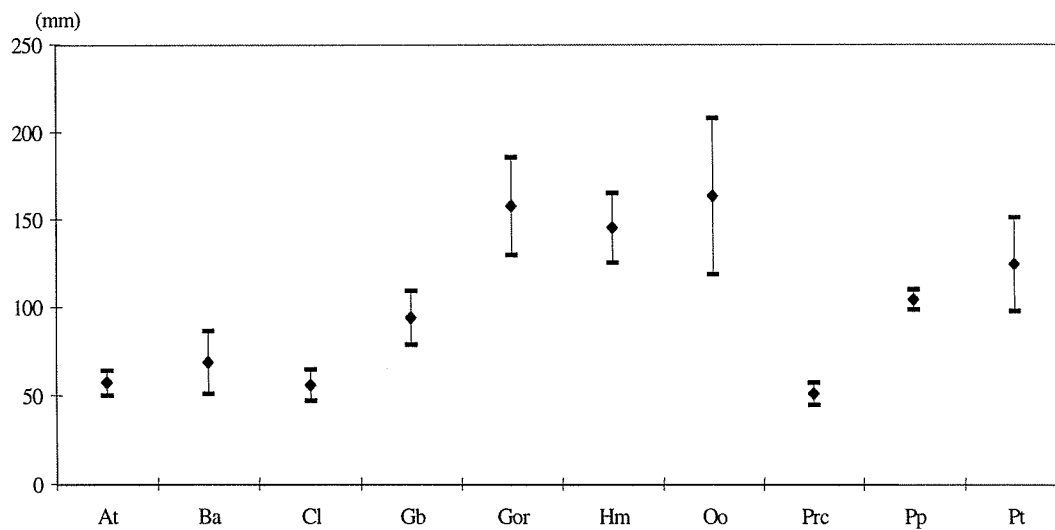
6. LONGUEUR DE LA CLAVICULE

A. RÉSULTATS

1) *Longueur absolue*

Ce caractère n'est qu'exceptionnellement étudié seul. Les longueurs absolues ne peuvent être comparées qu'au sein d'une même espèce, car elles dépendent de la taille de l'individu. Les comparaisons intra-spécifiques de la longueur clavriculaire absolue ont permis de mettre en évidence des différences entre groupes humains (Olivier, 1951 b & c, 1954 ; Olivier *et al.*, 1957 ; Ray, 1959).

Les plus grandes clavicules sont celles des gorilles, des orangs-outans et de l'homme. Les deux premières espèces présentent les intervalles de valeurs les plus grands car le dimorphisme sexuel est très marqué ; les clavicules des mâles sont toujours beaucoup plus longues que celles des femelles. Chez les chimpanzés et les gibbons où le dimorphisme est beaucoup moins marqué, il n'existe pas de différences significatives entre les mâles et les femelles. La petite taille du bonobo par rapport au chimpanzé commun se retrouve aussi sur la clavicule puisque il existe une réelle différence de leur moyenne (test-t).



Graphique III-14 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de la longueur totale.

Bien que les gibbons soient beaucoup plus petits (5 à 11 Kg, (Fleagle, 1998)) que les chimpanzés communs (poids moyen : 40 Kg pour les femelles et 54 Kg pour les mâles (Lewin, 1998)), les longueurs claviculaires ne présentent pas un écart aussi important. Chez les derniers, la longueur est comprise entre 103 et 145 mm, alors que chez les gibbons elle est

comprise entre 85 et 111,5 mm. Cela traduit l'important développement relatif de la clavicule chez les *Hylobatidae*.

Les longueurs des clavicules humaines sont toutes comprises dans l'intervalle des valeurs du gorille, bien qu'elles tendent à être plus courtes chez l'homme (test-t).

La variabilité de la longueur absolue n'est pas identique entre les primates (Annexe III). Les deux espèces présentant la plus grande amplitude de variations des longueurs claviculaires sont des espèces caractérisées par un fort dimorphisme sexuel : l'orang-outan et le gorille⁷. Cependant, en troisième position arrive le chimpanzé commun avec un écart proche des deux espèces précédentes, bien que le dimorphisme sexuel soit moins marqué. A l'opposé, le bonobo correspond au plus faible intervalle de variation des primates étudiés ici. Bien que le dimorphisme sexuel de cette espèce soit peu marqué, cette amplitude reste cependant très faible. Le chimpanzé commun se subdivise en trois sous-espèces : *Pan t. troglodytes*, *Pan t. schweinfurthi*, *Pan t. verus* qui montrent quelques différences, bien que cette subdivision soit essentiellement géographique (Fernandez et al., 1990). Cependant, la plupart du temps, il nous a été impossible de déterminer les différentes sous-espèces, et finalement il est fort possible que ces trois sous-espèces soient présentes dans l'échantillon. En ce qui concerne les bonobos, la population naturelle est beaucoup plus petite et donc la variabilité nécessairement moins importante. Quoiqu'il en soit, il est peu probable que la variation de la longueur claviculaire du bonobo soit aussi importante que son frère, le chimpanzé commun. La variation de la longueur de la clavicule de l'homme est relativement faible. Il est intéressant de remarquer l'amplitude de variation des valeurs de la longueur claviculaire des gibbons est relativement faible, alors que l'échantillon étudié ici est composé de deux sous-genres. Certains auteurs les considèrent comme étant deux genres distincts. Ce caractère semble donc être important chez les espèces strictement brachiatriques.

L'intérêt de la longueur claviculaire absolue est principalement de visualiser l'existence de corrélations entre ce caractère et d'autres caractères claviculaires, ce qui pourrait être très intéressant pour les reconstitutions. Aucune corrélation entre la longueur claviculaire et d'autres structures de la clavicule n'a été mise en évidence chez la majorité des

⁷ Il faut garder présent à l'esprit que chez les gorilles de nombreuses sous espèces sont définies.

primates étudiés ici. Par ailleurs, quand les corrélations existent, leur facteur r est très peu élevé (Tableau III-11).

Tableau III-11 : Corrélation entre la longueur absolue et différentes structures claviculaires. Seules les corrélations significatives ont été mentionnées.

	Courbure externe		Courbure inférieure		Courbure supérieure		Angle @	
	r	p	r	p	r	p	r	p
<i>Pan paniscus</i>	X	X	-0,6	0,01	-0,6	0,01	X	X
<i>Pongo pygmaeus</i>	X	X	0,7	0,00	X	X	X	X
<i>Procolobus sp.</i>	X	X	0,6	0,01	X	X	0,6	0,01
<i>Papio hamadryas</i>	0,5	0,0	X	X	-0,5	0,00	X	X

Afin de palier ce problème de variation de taille, différents indices ont été proposés. L'indice claviculo-huméral, qui est le rapport entre les longueurs claviculaire et humérale, est le plus fréquemment utilisé pour comparer les longueurs claviculaires aussi bien chez l'homme actuel (Broca, 1862 ; Terry, 1932 ; Schultz, 1930, 1937 ; Martin et *al.*, 1939 ; Olivier, 1953 ; Ray, 1959) que chez les fossiles (Heim, 1974, 1982 a ; Nara, 1994 ; Vandermeersch et *al.*, 1995). Cependant, d'autres indices ont été définis. Ainsi, Martin et *al.* (1939) ont proposé de calculer l'indice claviculo-coracoïdien qui est le rapport de la longueur du processus coracoïde à la longueur de la clavicule. Ils considèrent, à juste titre, que les résultats de l'indice précédent sont en partie faussés par le développement de l'humérus, qui est essentiellement fonction du répertoire locomoteur. L'indice claviculo-coracoïdien n'est pourtant pas idéal, car la longueur du processus coracoïde dépend, lui aussi, plus de la locomotion que de la taille des primates (Chapitre V). Ashton et *al.* (1964) ont déterminé le rapport entre la longueur [AB]⁸ de la scapula et celle de la clavicule. Le problème est toujours le même, à savoir la difficulté qui réside à comparer la longueur de la clavicule à une structure qui est plus dépendante de la taille de l'individu que de sa locomotion. Comme aucun de ces trois indices n'est vraiment satisfaisant isolément, nous les avons tous utilisés afin de comparer les résultats obtenus.

2) *Indice claviculo-huméral*

L'indice claviculo-huméral, défini par Broca en 1862, montre le développement relatif de la clavicule par rapport à l'humérus (Tableau III-12 ; Graphique III-15) ; plus la valeur de l'indice est élevée, plus la clavicule est grande en regard de l'humérus. Mais il ne faut pas

⁸ La longueur [AB] de la scapula est la distance entre le centre de la cavité glénoïdale et le point d'intersection entre le bord médial et l'épine (Chapitre I ou feuille A3 en fin de volume).

perdre de vue que le développement important de l'humérus peut masquer celui de la clavicule.

L'indice le plus élevé, qui correspond aux orangs-outans, est dû à l'extrême longueur de la clavicule malgré le développement important de l'humérus. Cette extrême longueur claviculaire est la conséquence de la position très haute de la scapula par rapport au thorax, et n'est pas le fait d'une largeur d'épaule exceptionnelle (Schultz, 1930, 1937). Cependant, les valeurs des orangs-outans sont entièrement comprises dans l'intervalle des valeurs humaines. Cela montre les limites de cet indice.

Tableau III-12 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de l'indice claviculo-huméral

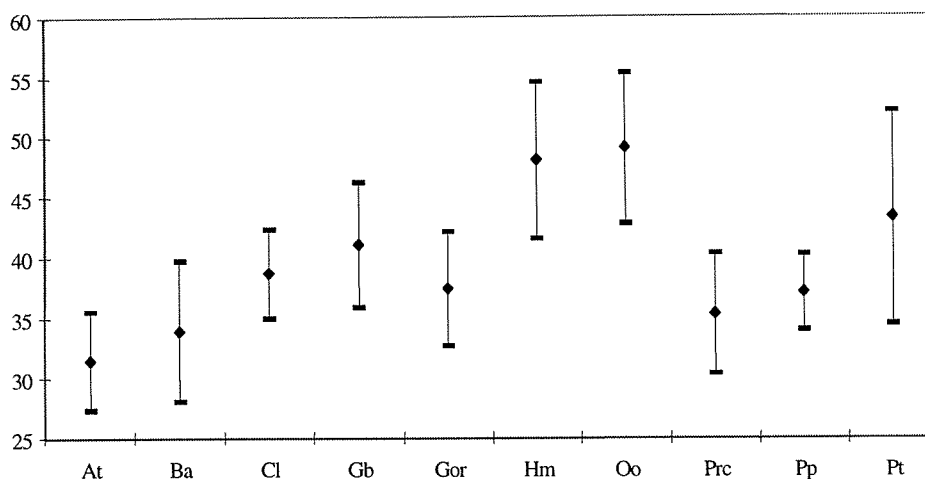
<i>Espèce</i> (nombre de pièces)	-2 δ	moyenne	+2 δ
<i>Homo sapiens sapiens</i> (24)	41,6	48,1	54,6
<i>Pan troglodytes</i> (24)	34,5	43,3	52,1
<i>Pan paniscus</i> (18)	34,0	37,1	40,2
<i>Gorilla gorilla</i> (27)	32,7	37,4	42,1
<i>Pongo pygmaeus</i> (18)	42,8	49,1	55,4
<i>Papio hamadryas</i> (26)	28,1	33,9	39,8
<i>Procolobus sp.</i> (19)	30,4	35,3	40,3
<i>Colobus sp.</i> (15)	35,0	38,8	42,3
<i>Hylobates sp.</i> (13)	35,9	41,2	46,2
<i>Ateles sp.</i> (9)	27,4	32,3	35,6

Au contraire, ce rapport est très différent entre les bonobos et les chimpanzés communs (test-t). Cette différence semble due à une longueur plus courte de la clavicule chez les bonobos, plus qu'à un allongement de l'humérus. Ce résultat sera confirmé par l'indice claviculo-scapulaire comme nous le verrons. L'intervalle de valeurs ainsi que la moyenne de l'indice claviculo-huméral du bonobo sont très proches de ceux du gorille.

présente Les valeurs de l'atèle sont les plus faibles parmi les primates de notre échantillon, bien qu'il ne présente pas une hypotrophie de la clavicule. Nous verrons que l'indice claviculo-scapulaire montre que la longueur claviculaire des atèles est normale. Ces derniers ont donc plus subi un allongement de l'humérus que de la clavicule.

Chez les gibbons, la très grande longueur des clavicules est aussi masquée par le développement très important de l'humérus. L'élongation humérale, caractéristique des

espèces brachiatrices, semble être plus importante pour la brachiation que l'élongation claviculaire.



Graphique III-15 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de l'indice claviculo-huméral.

Cet indice sépare essentiellement les *Hominoidea* des *Cercopithecoidea*, tout du moins de ceux présents dans l'échantillon. Cet indice est donc peu efficace pour séparer les grands modes locomoteurs, alors qu'il est relativement performant pour distinguer les primates à scapula latérale par rapport au thorax des primates à scapula dorsale.

3) *Indice claviculo-scapulaire*

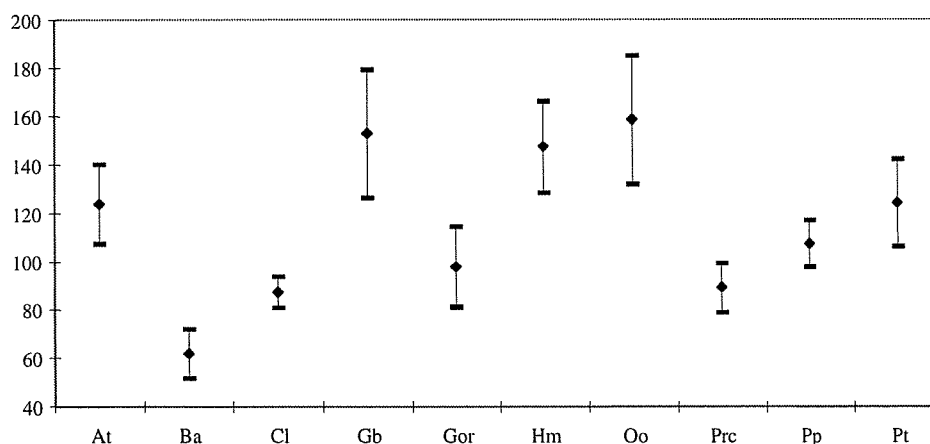
Les intervalles de valeurs de l'indice claviculo-scapulaire (rapport entre la longueur claviculaire et la longueur scapulaire [AB]) sont donnés dans le tableau et le graphique ci-dessous (Tableau III-13 ; Graphique III-16).

Les hommes et les orangs-outans présentent les valeurs les plus élevées de cet indice, les babouins les plus faibles. Cet indice fait ressortir la grande longueur claviculaire des gibbons, qui dépasse nettement celle des chimpanzés. De même, les valeurs des atèles se situent entre les valeurs des deux espèces de chimpanzés (test-t), celle des bonobos étant la plus faible. La petite taille des clavicules gorilles se retrouve ici.

Tableau III-13 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de l'indice claviculo-scapulaire.

Espèce (nombre de pièces)	-2 δ	moyenne	+2 δ
<i>Homo sapiens sapiens</i> (28)	128,6	147,5	166,3
<i>Pan troglodytes</i> (24)	106,4	124,5	142,5
<i>Pan paniscus</i> (19)	97,9	107,6	117,3
<i>Gorilla gorilla</i> (28)	81,3	97,7	114,6
<i>Pongo pygmaeus</i> (19)	132,3	158,7	185,1
<i>Papio hamadryas</i> (24)	51,8	61,9	72,0
<i>Procolobus sp.</i> (19)	79,0	89,3	99,6
<i>Colobus sp.</i> (21)	81,0	87,4	94,0
<i>Hylobates lar</i> (7)	114,1	143,8	162,3
<i>Hylobates concolor</i> (5)	123,5	149,2	161,4
<i>Hylobates sp.</i> (17)	126,7	153,0	179,2
<i>Ateles sp.</i> (9)	107,5	124,0	140,3

L'indice claviculo-scapulaire reflète mieux les différences de longueur clavulaire entre les espèces que le précédent. En effet, la longueur de l'humérus peut varier dans des proportions très importantes, sans qu'il y ait de réel rapport avec la taille de l'espèce. Les gibbons présentent un allongement très important de l'humérus, puisque celui-ci est pratiquement aussi long que celui des bonobos. Au contraire, les primates essentiellement quadrupèdes tels que les babouins, présentent un humérus relativement court. La longueur [AB]⁹ de la scapula est moins variable car elle est beaucoup plus limitée par la taille de l'individu pour des raisons mécaniques.



Graphique III-16 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de l'indice claviculo-scapulaire.

Cet indice permet de distinguer deux groupes de primates en fonction de leur taille clavulaire relative et nous indique la position de la scapula par rapport au thorax et donc sa

⁹ voir note n°8 p. 157 pour un rappel de la longueur [AB] ou le chapitre I.

forme. Tous les primates présentant une scapula située dorsalement par rapport au thorax (*Hominoidea* et *Ateles*) montrent une valeur moyenne supérieure à 100, à l'exception du gorille (97,7). Tous les autres primates, dont la scapula est positionnée latéralement par rapport au thorax ont une moyenne inférieure à 90. Ainsi tout individu ayant un indice supérieur à 100 possède vraisemblablement une scapula dorsale, et au contraire si l'indice est inférieur à 75, une scapula latérale.

Ces résultats corroborent ceux de Jenkins et *al.* (1978) qui associent la taille de la clavicule à la position de la scapula sur le thorax. En effet, la clavicule permet de maintenir constante la distance acromion-manubrium lors des mouvements en dehors du plan sagittal (Jenkins, 1974 ; Ljunggren, 1979). Cette distance est d'autant plus importante que la scapula est située dorsalement. Le passage de la position latérale de la scapula à la position dorsale a donc entraîné un allongement relatif de la clavicule. Par ailleurs, selon Ljunggren (1979) les petites clavicules sont toujours associées à des scapulas plus longues que hautes, c'est-à-dire étirées selon l'axe de l'épine.

4) *Indice claviculo-coracoïdien*

Les intervalles de valeurs de l'indice claviculo-coracoïdien, défini par Martin et *al.* en 1939, sont donnée dans le tableau ci-dessous (Tableau III-14).

Tableau III-14 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de l'indice coraco-claviculaire.

<i>Espèce</i> (nombre de pièces)	-2 δ	moyenne	+2 δ
<i>Homo sapiens sapiens</i> (28)	23,6	28,9	34,1
<i>Pan troglodytes</i> (24)	26,7	33,0	39,2
<i>Pan paniscus</i> (19)	31,3	36,0	40,7
<i>Gorilla gorilla</i> (n)	30,5	41,9	53,4
<i>Pongo pygmaeus</i> (19)	18,9	23,2	27,5
<i>Papio hamadryas</i> (23)	24,6	29,0	33,3
<i>Procolobus</i> (19)	27,0	32,1	37,2
<i>Colobus</i> (21)	23,3	28,8	33,7
<i>Hylobates sp.</i> (15)	18,6	23,5	28,5
<i>Ateles sp.</i> (9)	29,3	38,2	47,0

Cet indice ne permet pas de distinguer les différents groupes de primates. Le tableau montre une variabilité très importante de l'indice coraco-claviculaire chez les *Hominoidea*, alors qu'il semble nettement plus stable chez les *Cercopithecoidea*. Les modes locomoteurs très variés développés par les premiers s'accompagnent de modifications considérables de la

ceinture scapulaire. Les *Cercopithecoidea*, plus semblables du point de vue de la locomotion, présentent donc une ceinture scapulaire beaucoup moins modifiée les uns par rapport aux autres. Chez *Ateles* les valeurs de l'indice coraco-claviculaire sont beaucoup plus proches de celles de *Pan paniscus* que de celles d'*Hylobates*. Or le développement relatif du processus coracoïde est pratiquement identique entre *Ateles* et *Hylobates* (Chapitre V), ce qui confirme la plus petite taille de la clavicule chez *Ateles*.

B. INTERPRÉTATIONS

Les clavicules les plus longues se trouvent donc chez les animaux les plus arboricoles et pratiquant essentiellement la locomotion suspendue. Ce sont les espèces nécessitant des mouvements fréquents en dehors du plan parasagittal. En effet, les primates quadrupèdes, arboricoles ou non, réalisent principalement des mouvements dans un plan parasagittal. La présence d'une clavicule impose un mouvement circulaire à la scapula lors de la marche, car elle maintient constante la distance manubrio-acromiale (Jenkins, 1974), comme nous l'avons vu plus haut. Plus la clavicule est longue et plus ce mouvement circulaire est important. Le déplacement quadrupède est plus efficace, car moins coûteux en énergie, lorsque la scapula se déplace parallèlement au plan sagittal et non selon un arc de cercle. De surcroît, la quadrupédie est plus performante lorsque les membres sont situés sous le corps que s'ils sont situés plus ou moins latéralement. Une clavicule courte rapproche le moignon de l'épaule du tronc, et par la même occasion les membres supérieurs, tout en diminuant le mouvement de rotation de la scapula. Cela accroît l'efficacité de ce type de déplacement.

Les espèces ne pratiquant plus la quadrupédie, tels que les gibbons, peuvent développer de très longues clavicules car le déplacement de la scapula dans un plan proche du plan parasagittal n'est plus nécessaire. Les orangs-outans, qui possèdent des clavicules extrêmement longues, pratiquent toujours la quadrupédie sous forme d'un fist walking. Cependant, l'orang-outan est le plus arboricole des grands singes (Ashton et *al.*, 1964 ; Grassé, 1977 ; Fleagle, 1998) et ne pratique ce mode de déplacement qu'exceptionnellement. Il est à noter que chez les *Hominoidea*, l'arboricolisme implique essentiellement des contraintes en tension sur les membres supérieurs. Cela est évident lorsqu'ils pratiquent la brachiation. Cependant, dans les autres cas le corps est tiré par les membres supérieurs et poussé par les inférieurs (Ashton et *al.*, 1964 ; Grassé, 1977 ; Senut, 1981).

De même, l'importance du déplacement quadrupède chez les *Atelinae* en général et *Ateles* en particulier (Ashton et al., 1964), explique la différence de longueur claviculaire observée chez ces primates par rapport à celle des gibbons. Cela explique pourquoi les valeurs claviculaires relatives des atèles se rapprochent plutôt de celles des chimpanzés, qui se déplacent, malgré tout, beaucoup par knuckle walking. Ainsi, la faible longueur de la clavicle des gorilles par rapport à celle des clavicles des autres grands singes s'explique par le fait qu'il est le plus terrestre de tous.

En proportion, les clavicles des gorilles sont plus longues que celles des autres primates quadrupèdes terrestres (babouins) ou arboricoles (colobes). Cela est dû au fait que chez les premiers la scapula est dorsale par rapport au thorax alors que chez les seconds elle est latérale. Cette différence de disposition scapulaire modifie la longueur claviculaire, comme nous l'avons vu.

Au contraire, pour les primates dont les membres supérieurs doivent réaliser des mouvements importants en dehors du plan parasagittal, que ce soit pour la locomotion (majorité des primates) ou pour la manipulation (homme), une clavicle de grande taille présente des avantages. Elle permet à la scapula une amplitude de déplacement importante autour de la cage thoracique. Indirectement, elle permet à la main d'avoir une course maximale dans l'espace.

Nous venons de voir que plus la longueur claviculaire est importante, plus le moignon de l'épaule se trouve éloigné du tronc. Cette remarque, loin d'être anodine, présente une grande importance dans le jet d'objets (Gagey, 1985). La forme du thorax humain et la présence de la clavicle imposent au scapulum un mouvement de rotation, qui lors du lancé est transformé en mouvement linéaire. Or, pour une vitesse angulaire ω donnée, plus la distance R , par rapport au centre de rotation, augmente, plus la vitesse linéaire V s'accroît (Gagey, 1985) car :

$$V \equiv R \cdot \omega$$

L'homme se place parmi les espèces ayant les plus grandes clavicles, bien que sa stature ne soit pas exceptionnelle par rapport aux autres primates. Nous verrons ce que cela entraîne chez les fossiles et plus particulièrement chez les néandertaliens.

Les corrélations entre la longueur claviculaire et d'autres caractères claviculaires sont délicates à interpréter, et présentent peu d'intérêt vu les faibles valeurs des coefficients de corrélation. Il est étonnant qu'aucun caractère ne présente une forte corrélation avec cette longueur.

7. EMPREINTE DE L'INSERTION DU LIGAMENT COSTO-CLAVICULAIRE

A. RÉSULTATS

Ce ligament n'existe que chez quelques animaux claviculés tels que la Roussette (Chiroptère) ou certains primates. Parmi les primates, il a été décrit chez les *Hominoidea*, *Alouatta*, et *Callithrix* (Chapitre II ; Cave, 1961).

L'homme se différencie très nettement des autres primates par la fréquence très élevée de cette empreinte (Tableau III-15 ; Graphique III-17). Cependant, cette fréquence varie selon les populations humaines, entre 70% et 98,5% (Jit et al., 1986 ; Olivier, 1951 b ; Ray, 1959).

Sur l'ensemble des clavicules étudiées, en dehors de celles de l'homme, la fréquence de l'empreinte de l'insertion du ligament costo-claviculaire est très faible. C'est chez le gorille et le gibbon qu'elle apparaît le plus fréquemment pour atteindre 44% et 50% respectivement. Ces résultats contredisent aussi bien Olivier (1953), pour qui cette empreinte est toujours absente chez tous les catarhiniens, que Lessertisseur et al. (1967) pour qui cette empreinte est présente chez pratiquement tous les mammifères claviculés.

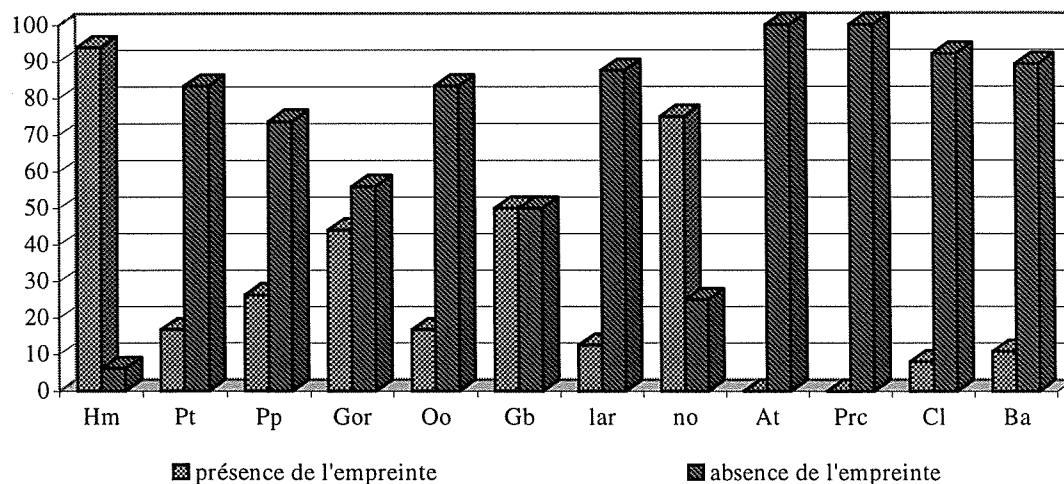
Tableau III-15 : Pourcentage de clavicules présentant une empreinte de l'insertion du ligament costo-claviculaire

<i>Espèce</i> (nombre de pièce)	présence	absence
<i>Homo sapiens sapiens</i> (33)	93,9	6,1
<i>Pan troglodytes</i> (24)	16,7	83,3
<i>Pan paniscus</i> (19)	26,3	73,7
<i>Gorilla gorilla</i> (33)	44,1	55,9
<i>Pongo pygmaeus</i> (24)	16,7	83,3
<i>Hylobates sp.</i> (20)	50,0	50,0
<i>Hylobates lar</i> (8)	12,5	87,5
<i>Hylobates concolor</i> (8)	75,0	25,0
<i>Ateles sp.</i> (9)	0,0	100,0
<i>Procolobus sp.</i> (15)	0,0	100,0
<i>Colobus sp.</i> (21)	8,0	92,0
<i>Papio hamadryas</i> (28)	10,7	89,3

Pour ce caractère il est nécessaire, chez les gibbons, de distinguer les deux sous-genres : *Nomascus* et *Hylobates s str.* Chez *Hylobates (Hylobates) lar*, seule une clavicule (soit une proportion de 12,5%) présente une empreinte probable de ce ligament. Au contraire, chez *Hylobates (Nomascus) concolor*, 75% des clavicules présentent une empreinte correctement individualisée. Cependant, cette constatation porte sur peu d'individus, et des études ultérieures seront nécessaires pour confirmer ce résultat.

Entre *Pongo pygmaeus* et *Pan troglodytes* les proportions de clavicules présentant une empreinte du ligament costo-claviculaire sont identiques. Les orangs-outans, à l'opposé des chimpanzés, ne présentent jamais d'empreinte totalement bien délimitée, et il est délicat de déterminer si elle correspond à l'insertion de ce ligament ou à une extension de la capsule articulaire. Au contraire, chez les chimpanzés, cette empreinte, quand elle existe, est le plus souvent bien distincte de la capsule articulaire et il n'y a aucun doute possible.

Les bonobos présentent une proportion plus élevée d'empreintes du ligament costo-claviculaire que les chimpanzés communs (26,3% et 16,7% respectivement). Cette différence se retrouvera sur le sillon du subclavier.



Graphique III-17 : Proportion de clavicules présentant l'empreinte du ligament costo-claviculaire, lar : *H. (Hylobates) lar* et no : *H. (Nomascus) concolor*.

Tout comme la fréquence d'apparition de cette empreinte, sa morphologie et sa localisation sur la clavicule ne sont pas identiques entre les primates.

Chez l'homme cette empreinte est située sur la face inférieure de la clavicule et se présente comme une tubérosité rugueuse (rare) ou comme une dépression, le plus souvent rugueuse parfois lisse, et ovale à grand axe transversal long d'une vingtaine de millimètres (Paturet, 1951 ; Jit et *al.*, 1986).

Au contraire, chez tous les autres primates, quand cette empreinte existe, elle est toujours située sur le bord postérieur de la clavicule, à la limite de la face inférieure. Elle se présente comme une crête ou une tubérosité très étroite dont le grand axe est parallèle au bord postérieur, lequel se confond très fréquemment, à son extrémité distale, avec l'insertion de la capsule articulaire, même chez les primates où ce ligament est normalement distinct de la capsule articulaire.

B. INTERPRÉTATIONS

L'absence de cette empreinte chez les primates ne possédant pas ce ligament, tels que les colobes (Cave, 1961), se comprend aisément. Parmi ces primates, quelques clavicules présentent cependant, à leur extrémité médiale, une empreinte ligamentaire (8% chez les colobes). Cette dernière n'est pas totalement individualisée par rapport à l'empreinte de la capsule articulaire et peut être considérée comme une extension de cette capsule. Ces empreintes reflèteraient alors un début de différenciation du ligament costo-claviculaire. En effet, ce ligament correspond à une différenciation de la capsule articulaire, tout d'abord comme renforcement de celle-ci puis finalement comme ligament indépendant (Cave, 1961).

Les raisons du développement de cette empreinte sont toujours inexplicables chez l'homme (Jit et *al.*, 1986). De plus, ce caractère n'est lié ni au sexe, ni à la latéralité (Jit et *al.*, 1986). Ces auteurs observent l'absence de cette empreinte chez les nouveaux-nés et son apparition, unilatérale, entre quatre et cinq ans. Elle devient bilatérale entre huit et treize ans. La morphologie de ce ligament chez l'homme, est différente de ce qui existe chez les autres primates (Cave, 1961). En effet, chez l'homme ce ligament très large montre une forme essentiellement cylindrique, alors que chez la majorité des primates, il a une forme en nappe (Chapitre II). Cette diversité morphologique explique la différence d'aspect de cette empreinte entre l'homme et les autres hominoïdes. Il existe sans doute aussi une relation entre la morphologie du ligament et la proportion de clavicules présentant cette empreinte. En effet,

nous avons vu que chez les chimpanzés et les orangs-outans les clavicules présentant ce caractère sont peu nombreuses, alors que chez ces espèces, ce ligament est toujours bien individualisé et puissant (Chapitre II ; Cave, 1961). Bien qu'aucune étude anatomique n'y fasse référence, la fréquence relativement élevée de clavicules possédant cette empreinte chez les gorilles et les bonobos, montre que ce ligament est bien individualisé chez ces deux espèces¹⁰. Chez les gibbons, ce ligament est aussi bien différencié, mais l'hétérogénéité claviculaire observée pour ce caractère entre *H. (Nomascus) concolor* et *H. (Hylobates) lar* est difficile à expliquer, si ce n'est par une morphologie ligamentaire différente entre ces deux sous-genres.

L'augmentation de la fréquence de ce caractère en fonction de l'âge chez l'homme autorise deux hypothèses :

- ◆ La première considère que ce ligament se différencie tardivement au cours de la croissance de l'individu, et l'apparition unilatérale de cette empreinte s'expliquerait par le développement préférentiel du ligament du côté le plus sollicité, c'est-à-dire que la différenciation de ce ligament serait essentiellement mécanique. Cela rejoint les suppositions de Cave (1961) qui considère que l'un des facteurs responsables de l'existence de ce ligament au sein d'une espèce serait le développement d'une amplitude importante des mouvements du bras.
- ◆ La deuxième hypothèse considère que le ligament existe déjà à la naissance, et que ce sont les mouvements du membre supérieur qui seraient responsables de l'apparition de cette empreinte. En effet, des mouvements importants de l'épaule exercent des contraintes qui peuvent modeler l'os. Là encore, la latéralité de l'individu permettrait d'expliquer l'apparition non synchrone de cette empreinte.

L'existence et la morphologie de l'empreinte du ligament costo-claviculaire sont de bons critères pour déterminer l'appartenance zoologique d'un fragment médial de clavicule. En effet, s'il existe une empreinte de l'insertion du ligament costo-claviculaire, de préférence très nette et située sur la face inférieure de la clavicule, alors celle-ci doit appartenir à un *Hominidae*. L'étude paléontologique qui suit va nous à partir de quel groupe d'*Hominidae* ce critère apparaît.

¹⁰ Contrairement aux colobes, chez les bonobos et les gorilles cette empreinte, quand elle existe, est toujours totalement indépendante de la capsule articulaire.

L'apparition de l'empreinte du ligament costo-claviculaire de type humain sur des pièces fossiles, montre une morphologie ligamentaire différente de celle des grands singes et caractéristique de notre genre. Cette nouvelle morphologie peut être liée à la position bras pendant. Autrement dit, cela reflèterait une bipédie qui devient prépondérante dans le répertoire locomoteur de l'individu ainsi que le développement d'une nouvelle fonction des membres supérieurs : la préhension.

8. LA GOUTTIÈRE DU SUBCLAVIER

A. RÉSULTATS

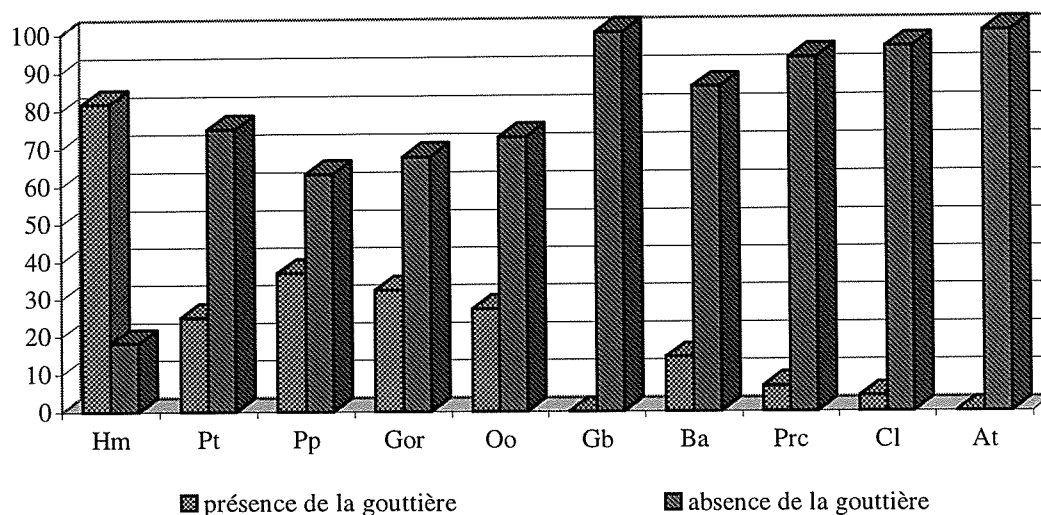
La gouttière du subclavier est une dépression allongée suivant le grand axe de la clavicule sur la face inférieure et localisée dans la partie moyenne de l'os (Rouvière, 1982). Cette gouttière correspond à la zone d'insertion du muscle subclavier. Ce caractère, bien que pas toujours très visible chez l'homme, présente une fréquence d'apparition importante (Tableau III-16). Au contraire, chez les autres primates l'existence de cette gouttière est rare et varie avec les auteurs. Selon Olivier (1953) elle n'existe chez aucun catarhinien alors que Lessertisseur et *al.* (1967) considèrent qu'elle est toujours présente chez tous les primates, surtout chez les *Anthropoidea*. Tous deux sont d'accord pour considérer que cette gouttière n'existe, en dehors des primates, que chez les tubilidentés et quelques rongeurs.

Tableau III-16 : Pourcentage de clavicules possédant une gouttière du subclavier

<i>Espèce</i> (nombre de pièce)	présence	absence
<i>Homo sapiens sapiens</i> (33)	81,8	18,2
<i>Pan troglodytes</i> (24)	25,0	75,0
<i>Pan paniscus</i> (19)	36,8	63,2
<i>Gorilla gorilla</i> (34)	32,4	67,7
<i>Pongo pygmaeus</i> (24)	27,3	72,7
<i>Hylobates sp.</i> (22)	0,0	100,0
<i>Papio hamadryas</i> (28)	14,3	85,7
<i>Procolobus sp.</i> (15)	6,7	93,3
<i>Colobus sp.</i> (25)	4,0	96,0
<i>Ateles sp.</i> (9)	0,0	100,0

Le tableau ci-dessus (Tableau III-16) et le graphique ci-après (Graphique III-18) montrent qu'entre l'homme et les autres primates, la proportion de clavicules présentant cette gouttière est différente.

C'est chez l'homme que ce caractère est le plus fréquent car il est présent dans plus de 80% des cas. Bien que très élevée, cette proportion est moins importante que pour l'empreinte du ligament costo-claviculaire qui est de pratiquement 95%.



Graphique III-18 : Proportions de clavicules (en %) présentant une gouttière du subclavier

Après l'homme, ce sont les bonobos et les gorilles qui présentent la proportion de gouttière du subclavier la plus élevée, avec un peu plus de 30% de leurs clavicules. Les clavicules des gorilles présentent aussi, un pourcentage relativement élevé d'empreintes du ligament costo-claviculaire contrairement aux bonobos.

Les clavicules de gibbons sont le reflet inverse, pour ces deux caractères, de celles des bonobos. En effet, les gibbons présentent une fréquence relativement élevée d'empreintes du ligament costo-claviculaire sur leur clavicule et aucune avec la gouttière du subclavier.

Chez les orangs-outans la proportion de clavicules présentant une gouttière du subclavier est relativement faible (moins de 30%). En outre, ce caractère n'est bien défini que chez un petit nombre d'entre-elles. Sur la majorité des clavicules d'orang-outans, l'intersection entre le bord postérieur et la face inférieure réalise une crête mousse qui induit une dépression plus ou moins longue sur la face inférieure. Au contraire, lorsque cette gouttière est bien délimitée, elle se présente alors sous forme d'une dépression de la face inférieure mais qui n'est pas limitée par des crêtes mousses.

Les deux espèces de chimpanzés ne présentent pas du tout la même fréquence d'apparition de ce caractère (Tableau III-16, Graphique III-18) et, comme pour l'empreinte du ligament costo-claviculaire, la proportion la plus élevée est caractéristique des bonobos.

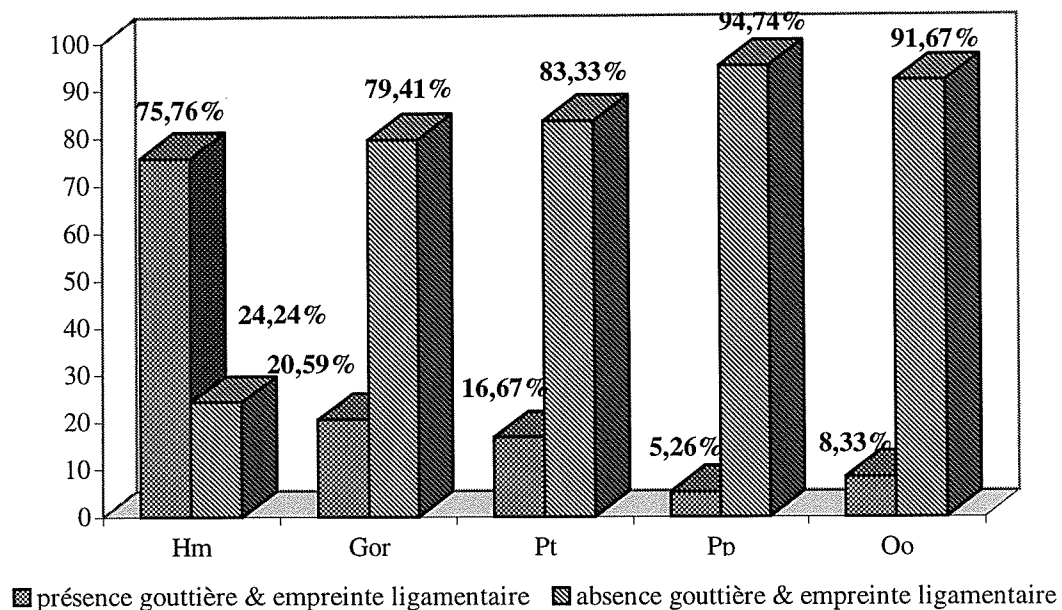
Chez les procolobes, les colobes et les babouins cette gouttière est absente dans la très grande majorité des cas. Cependant, quelques clavicules (Tableau III-16, Graphique III-18) présentent une légère dépression peu marquée et relativement courte sur la face inférieure. Est-ce l'équivalent de la fosse du subclavier chez l'homme ou est-ce une morphologie propre à l'os ? Il est difficile de répondre à cette question. Quoi qu'il en soit, même si cette dépression est l'homologue de celle de l'homme, la très faible fréquence de ce caractère permet de conclure à son absence chez les *Cercopithecidae*, tous du moins chez les espèces présentées dans l'échantillon.

De même *Ateles* ne présente pas ce caractère, comme probablement la majorité des platyrrhiniens.

B. INTERPRÉTATIONS

Ce caractère est indiscutablement typique de l'espèce humaine, même s'il est légèrement moins discriminant que l'empreinte du ligament costo-claviculaire. Cependant, l'aspect le plus distinctif de ce caractère est d'être associé à l'empreinte du ligament costo-claviculaire (Graphique III-19). En effet, chez l'homme, 75,8% des clavicules présentent simultanément les deux caractères. Chez le gorille cette proportion atteint 20,6%, en prenant en compte les deux clavicules dont l'empreinte du ligament costo-claviculaire est mal différenciée. Chez *Pan paniscus* cette proportion tombe à 5,3% (soit une seule clavicle sur les dix-neuf étudiées), alors que chez *Pan troglodytes* elle atteint 16,7%. Chez les orangs-outans elle est de 8,3%, en incluant un certain nombre de fosses du subclavier mal définies. Chez les *Hylobatidae*, les *Colobinae*, les *Cercopithecinae* et les *Atelinae* cette proportion est nulle. Au contraire, Hill (1966) considère que chez *Cercopithecus*, le sillon du subclavier est toujours nettement marqué.

Il est délicat de donner une interprétation de ce caractère, car le muscle subclavier ne montre pas de différences significatives entre les primates (Chapitre II).



Graphique III-19 : Proportions (en %) de clavicles présentant simultanément le sillon du subclavier et l'empreinte du ligament costo-claviculaire.

9. CONCLUSION

Une première remarque peut être notée concernant les différents caractères claviculaires : « beaucoup de caractères sont en corrélation 2 à 2, sans être en rapport en permutation circulaire ; un caractère A est lié à des caractères B, C, D, sans que ceux-ci soient en corrélation entre eux » (Olivier, 1953 ; p 251). Cela est simplement dû au fait qu'aucune corrélation n'est absolue.

En dehors des courbures en vue supérieure (crâniale), la clavicule des atèles ressemble plus à celle des chimpanzés communs qu'à celles des gibbons. En effet, les courbures en vue postérieure présentent la même morphologie et le même type de relations que celles des chimpanzés communs. De même les longueurs claviculaires relatives sont très proches entre les deux genres (sauf pour l'indice claviculo-huméral). Les courbures et la longueur claviculaires sont des caractères essentiels, qui conditionnent l'amplitude et la puissance des mouvements du bras et de l'épaule. Nous avons vu le rôle important du développement de la courbure interne lors de la brachiation, ce qui explique le rapprochement morphologique de la clavicule des gibbons et des atèles en vue supérieure. L'importance du déplacement

quadrupède, associé à une scapula dorsale chez ce dernier, impose une morphologie en vue postérieure proche de celle des chimpanzés.

Les formes en S en vue postérieure (dorsale) sont caractéristiques des clavicules de primates arboricoles, à scapula dorsale et haute par rapport au thorax, présentant une part importante de déplacements quadrupèdes dans leur répertoire locomoteur (knuckle walking, plantigradie et digitigradie).

Le développement d'une courbure interne importante en vue supérieure (crâniale) caractérise les formes qui ont fréquemment besoin d'élever le bras.

La morphologie de la clavicule humaine est une adaptation à la bipédie, associée à des membres supérieurs manipulateurs puissants. Autrement dit, toutes clavicules fossiles présentant simultanément les caractères suivants appartiennent à des individus bipèdes :

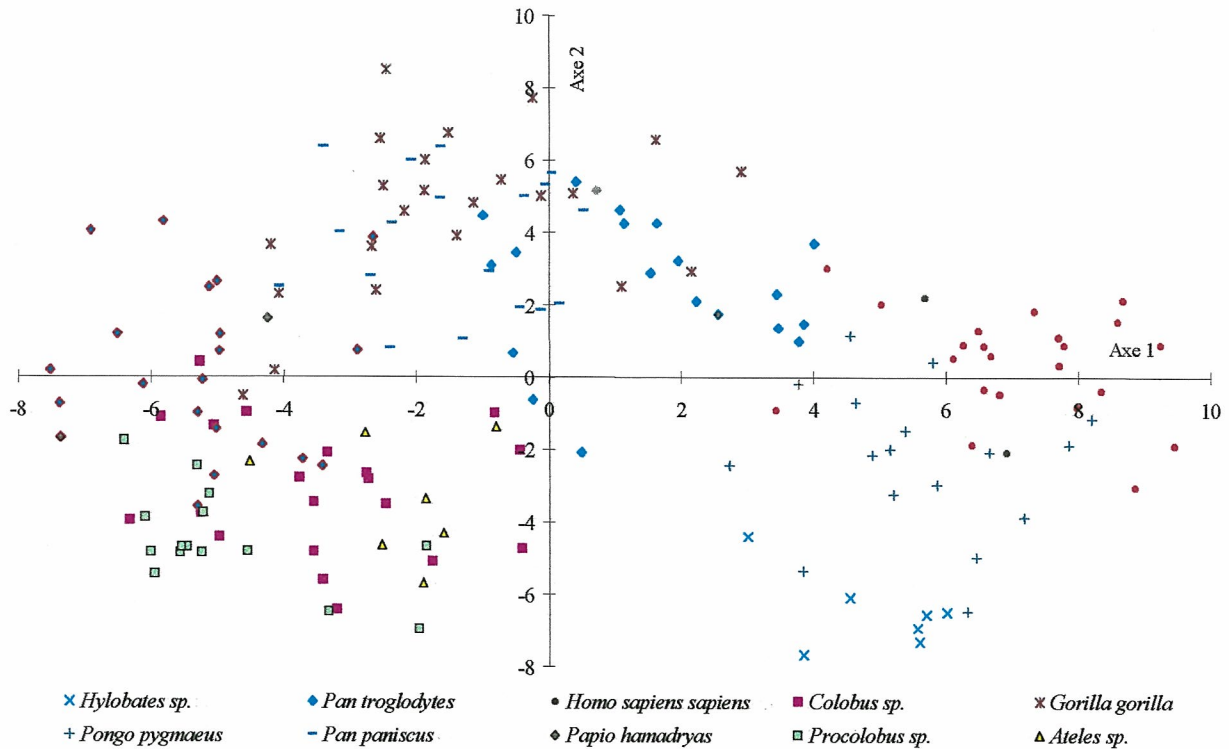
- courbures en vue supérieure (crâniale) très prononcées et corrélées entre elles,
- présence de l'empreinte du ligament costo-claviculaire sur la face inférieure,
- présence d'une insertion du trapèze importante.

La morphologie de la clavicule est extrêmement riche en informations car elle nous permet de connaître la position de la scapula par rapport au thorax, donc de connaître la morphologie de celui-ci, et déterminer l'existence d'un cou bien dégagé ou non. Elle permet aussi de déterminer si un animal est totalement bipède, brachiateur à des degrés divers, ou pratiquant essentiellement la quadrupédie que ce soit sous forme de knuckle walking, de plantigradie ou de digitigradie.

Une ACP intégrant tous les caractères claviculaires traduit la particularité des clavicules humaines par rapport à celles des autres primates (Graphique III-20, Graphique III-22 & Graphique III-21). En effet, les deux premières projections, qui représentent respectivement 46,2% et 42,3% de la variance totale, montrent que les hommes sont à l'écart des autres primates. Le premier plan (Graphique III-20) est représenté, par le rapport clavicule/longueur AB¹¹ de la scapula (axe 1 ; 28,4% de la variance totale) et par le développement de la courbure externe (axe 2 ; 17,8% de la variance totale). Dans ce plan,

¹¹Ce n'est pas la valeur absolue de la longueur claviculaire qui fait la différence, mais le rapport clavicule sur longueur AB de la scapula.

l'homme et les grands singes africains diffèrent entre eux essentiellement par la longueur clavulaire. L'homme se caractérise par sa très grande clavicule, en comparaison des autres structures scapulaires.

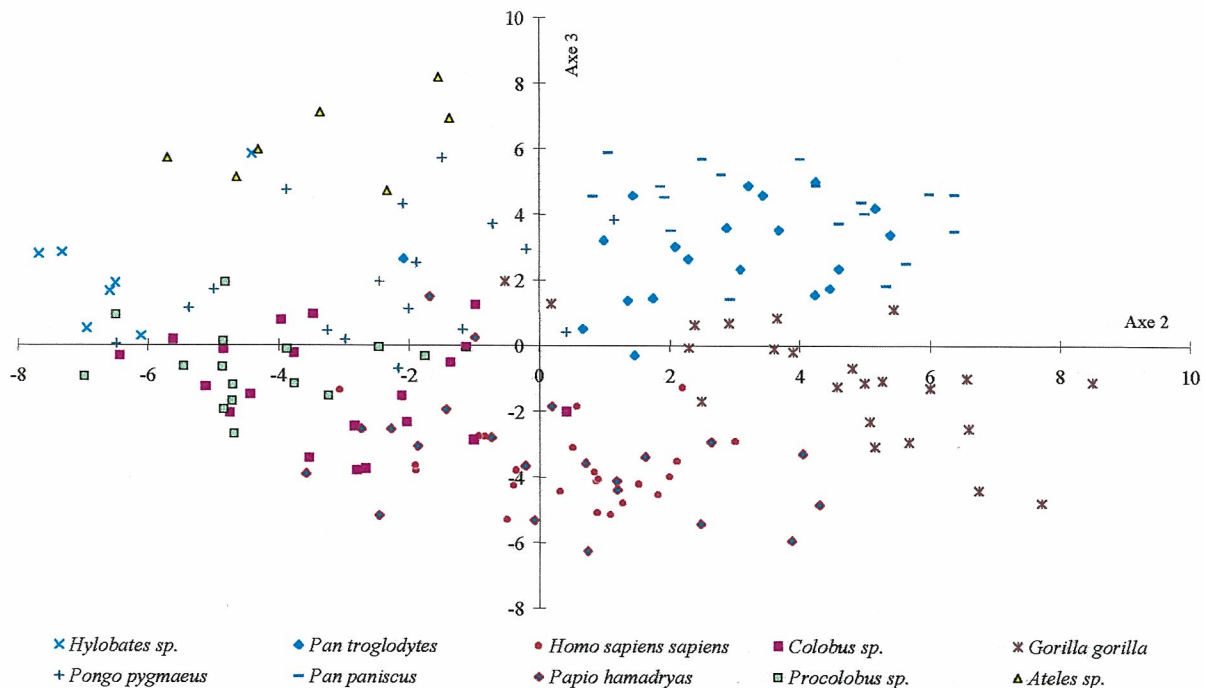


Graphique III-20 : ACP tenant compte de tous les caractères clavulaires, projection sur les axes 1 et 2

La faible longueur clavulaire des bonobos face à celle des chimpanzés communs est ici très nette. La courte taille des clavicules des bonobos est difficile à interpréter, car ceux-ci sont considérés comme étant plus arboricoles que les autres chimpanzés. Nous avons vu que plus une espèce de primates est quadrupède, plus les clavicules se raccourcissent pour des raisons mécaniques. Au contraire, plus un primate est grimpeur et / ou suspenseur, plus les clavicules s'allongent.

Sur les deux premières projections, les atèles et les gibbons sont toujours très éloignés les uns des autres. C'est uniquement sur le troisième plan de projection (Graphique III-20) que ces deux genres sont proches. Cela illustre les différences morphologiques qui existent entre les clavicules de ces deux groupes. Autrement dit, la morphologie clavulaire traduit les différences locomotrices qui existent entre ces deux genres. De surcroît, le deuxième graphique (Graphique III-21) nous montre que les gibbons sont relativement proches de

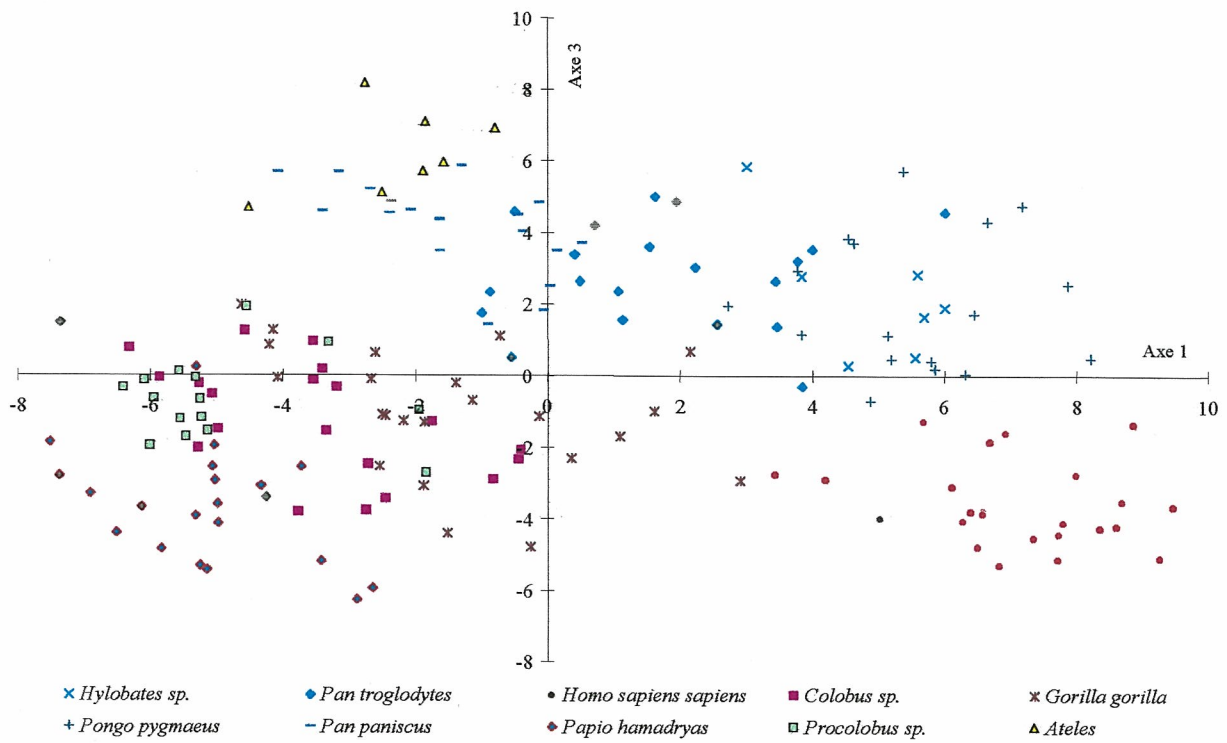
l'homme et très éloignés des chimpanzés. La différence se fait selon l'axe 3 qui représente le développement de la courbure supérieure, qui seule existe chez les gibbons. Cependant, cette courbure est moins prononcée que sur les clavicules des grands singes. Cela peut s'expliquer d'un point de vue géométrique. Une clavicle qui présente une courbure supérieure unique ne peut être très prononcée car, dans le cas contraire, elle n'atteindrait jamais l'acromion. Au contraire, chez les primates présentant les deux courbures, il est nécessaire que la supérieure soit fortement prononcée pour que l'inférieure existe.



Graphique III-21 : ACP tenant compte de tous les caractères claviculaires, projection sur les axes 2 et 3

Quelle que soit la projection choisie, les *Pongidae* et les *Hylobatidae* se divisent en deux groupes : les grands singes africains d'un côté, les orangs-outans et les gibbons de l'autre. Les atèles, au contraire, sont soit proches des gibbons et des orangs-outans, soit proches des grands singes africains en fonction de la projection choisie. Ceci confirme la particularité de ces trois groupes de primates, qui va être confirmée par les résultats de l'étude de l'humérus et de la scapula.

De même, les colobes et les procolobes sont toujours groupés alors que les babouins sont nettement différents. La clavicle d'un primate quadrupède arboricole est donc différente de celle d'un primate quadrupède non arboricole.



Graphique III-22 : ACP tenant compte de tous les caractères claviculaires, projection sur les axes 1 et 3

CHAPITRE IV : L'HUMÉRUS

Contrairement à la clavicule, de nombreuses analyses anatomiques, morphologiques et morphométriques ont été effectuées sur l'humérus (Botez, 1926 ; Senut, 1978 ; 1980 a, 1980 b, 1981, 1989 b ; Rose, 1989 ; Schmitt, 1996). La majorité de ces travaux est consacré à l'étude de l'extrémité distale et ses relations avec les os de l'avant bras. L'extrémité proximale, plus rarement conservée chez les fossiles, a été moins précisément étudiée (Corruccini et *al.*, 1976 a). Contrairement à beaucoup d'études précédentes, l'analyse portera essentiellement sur une analyse globale des variables afin d'appréhender les plus discriminantes pour distinguer les différentes espèces de primates. Ainsi, il sera possible de déterminer les relations qui existent entre les variables et leur importance relative dans la morphologie de l'extrémité proximale de l'humérus.

Nous intégrerons les résultats des ACP et des analyses univariées afin de visualiser les relations entre les structures humérales. En effet, l'association de ces deux types d'analyses permet, soit de préciser des interprétations déjà existantes, soit d'en proposer de nouvelles.

Certains caractères de la tête humérale ne peuvent s'expliquer qu'en se référant aux interprétations des structures diaphysaires. Ainsi ces structures seront étudiées en premier.

1. DIAPHYSE HUMÉRALE

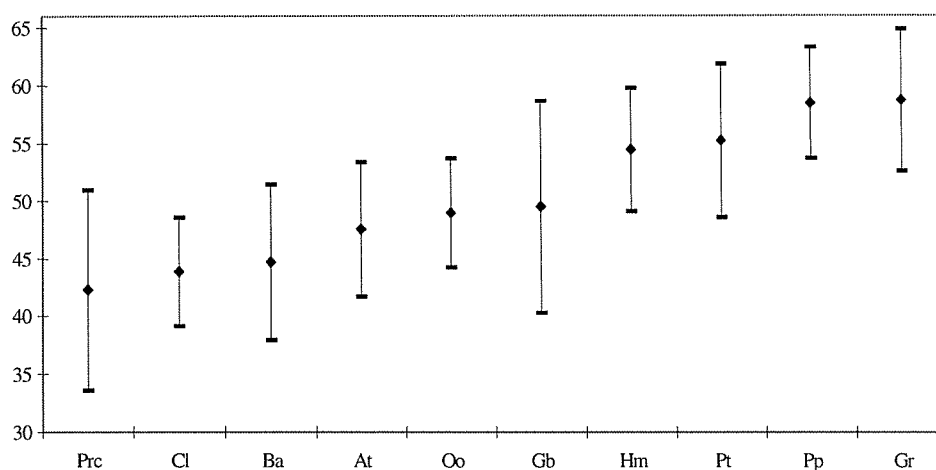
A. HAUTEUR DE LA TUBÉROSITÉ DELTOÏDIENNE

1) *Résultats*

La hauteur de la tubérosité deltoïdienne traduit l'éloignement de cette tubérosité par rapport à l'extrémité proximale de l'humérus. Cette hauteur ne permet pas de différencier nettement des groupes. En règle générale, ce sont les primates quadrupèdes dont l'insertion est la plus proximale et les primates à locomotion suspendue ou bipède chez qui l'insertion est la plus distale (Graphique IV-1 ; Tableau IV-1). Ces résultats sont confirmés par de nombreux travaux antérieurs (Botez, 1926 ; Inman et *al.*, 1944 ; Ashton et *al.*, 1964 ; Aiello et *al.*, 1990).

Cependant, il est classiquement admis que plus un primate est brachiateur, plus son insertion deltoïdienne est distale. Cette conception est beaucoup trop catégorique (Graphique IV-1). Tout d'abord, la variabilité au sein des *Hominoidea* est plus importante (anova) qu'au sein des *Cercopithecidae* (anova). Ensuite, ce ne sont pas les espèces les plus brachiatrices qui présentent les insertions les plus distales, mais l'homme et les grands singes africains, plus particulièrement les gorilles.

Les gibbons, les orangs-outans et les atèles, qui ne présentent pas de différences pour ce caractère (test-t), sont intermédiaires entre les *Hominoidea* et les *Cercopithecoidea* (Graphique IV-1 ; Tableau IV-1).



Graphique IV-1 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de la hauteur de l'insertion de la hauteur de la tubérosité deltoïdienne (INDDELTA).

La distance entre la tête humérale et la tubérosité deltoïdienne est identique chez l'homme moderne et le chimpanzé commun (test-t), alors qu'elle est plus distale chez les bonobos (test-t). Cependant, les valeurs des derniers sont totalement incluses dans l'intervalle des chimpanzés communs.

Autant chez les *Pongidae* et les *Cercopithecidae* la tubérosité deltoïdienne dessine un V très marqué, autant chez les *Hylobatidae* et *Ateles*, ce V est très discret et parfois même invisible. En effet, 18% et 25% des humérus de gibbons et d'atèles respectivement, ne présentent pas de traces de l'insertion du deltoïde. Cette particularité est donc spécifique aux formes brachiatrices.

Tableau IV-1 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de la hauteur de la tubérosité deltoïdienne.

<i>Espèces</i>	moyenne - 2 δ	moyenne	moyenne + 2 δ
<i>Colobus sp.</i>	39,2	43,9	48,6
<i>Ateles sp.</i>	41,7	47,6	53,4
<i>Hylobates sp.</i>	40,3	49,5	58,7
<i>Gorilla gorilla</i>	52,7	58,8	64,9
<i>Homo sapiens sapiens</i>	49,1	54,5	59,8
<i>Pongo pygmaeus</i>	44,3	49,0	53,7
<i>Pan paniscus</i>	53,7	58,5	63,3
<i>Pan troglodytes</i>	48,6	55,3	61,9
<i>Papio hamadryas</i>	38,0	44,7	51,5
<i>Procolobus sp.</i>	33,6	42,3	51,0

2) *Interprétations*

La descente de l'insertion du deltoïde, traduite par la descente du tubercule deltoïdien le long de la diaphyse humérale, est classiquement interprétée comme un avantage mécanique lors de l'abduction, ce qui explique la différence observée entre les *Cercopithecoidea*, hormis *Ateles*, et les *Hominoidea*. Cette interprétation est exacte dans son ensemble, mais les différences observées au sein de chaque groupe méritent d'être expliquées. Nous rappelons ici que ce ne sont pas les espèces les plus brachiatriques qui présentent le tubercule glénoïdien le plus distal. La position de ce tubercule par rapport à la tête humérale est similaire chez les gibbons, les atèles et les orangs-outans (Graphique IV-1; test-t) mais elle est moins distale que chez les chimpanzés et les gorilles.

Sur la face antérieure de la diaphyse humérale, entre la palette humérale et l'extrémité distale du deltoïde, s'insère le brachial antérieur (*brachialis anticus*) dont le rôle est primordial lors de la flexion de l'avant-bras sur le bras (Tuttle et *al.*, 1988). Peu de descriptions de ce muscle existent, et des contradictions entre auteurs subsistent (Jouffroy, 1962 ; Miller, 1932 ; Swindler et *al.*, 1973). Quoiqu'il en soit, le brachial antérieur ne s'étend guère au-dessus de la tubérosité deltoïdienne chez les primates malgré ses insertions sur les cloisons intermusculaires interne et externe (Jouffroy, 1962). La surface d'insertion de ce muscle dépend donc de l'étendue de l'insertion deltoïdienne (Figure IV-1). Le brachial antérieur est le plus actif et le plus sollicité des muscles du bras chez les orangs-outans lorsque l'animal se hisse (Tuttle et *al.*, 1988)¹. Au contraire, lorsque l'animal se déplace par fist walking, ou lors de tout autre déplacement palmigrade dérivé, le brachial antérieur n'est que

¹Il existe peu de données électromyographiques sur le brachial antérieur chez les primates non humains en dehors du travail de Tuttle et *al.* (1988).

faiblement sollicité. De même il est silencieux, ou presque, lors de la suspension passive (Tuttle et *al.*, 1988).

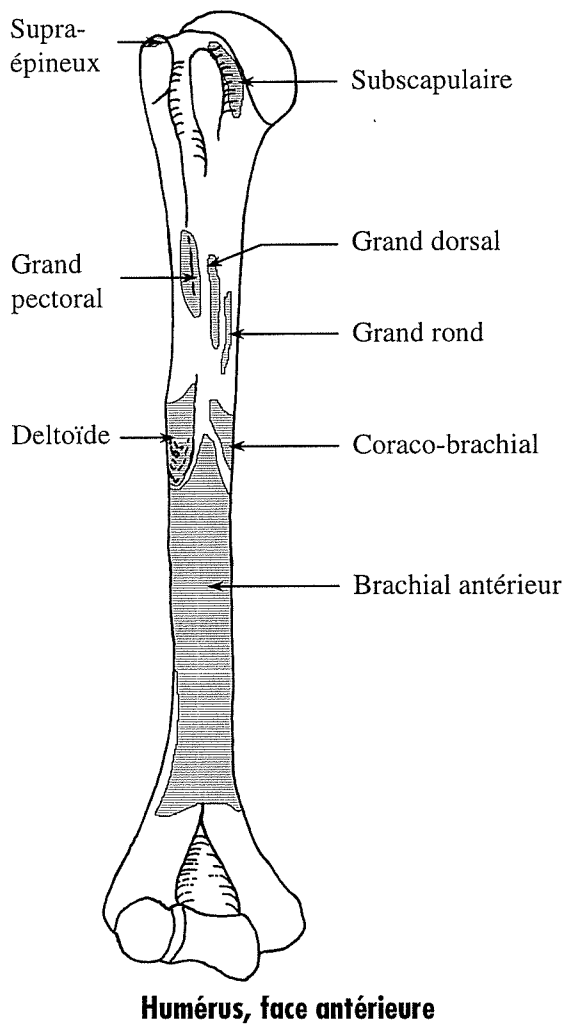


Figure IV-1 : Insertions musculaires sur la diaphyse humérale chez l'homme. Les insertions les plus distales ainsi que les ligaments ne sont pas représentés (D'après Paturet, 1951).

La position du tubercule deltoïdien par rapport à la tête humérale est donc certainement liée à des fonctions particulières, en rapport avec la locomotion, car elle montre le développement relatif du brachial antérieur par rapport au deltoïde. En effet, le tubercule du deltoïde étant plus proximal chez les orangs-outans, les gibbons et les atèles que chez les grands singes africains, cela traduit un développement relatif plus important du brachial antérieur chez les trois premiers que chez les gorilles et les chimpanzés. Or, le brachial antérieur a un rôle majeur dans l'action du grimper (Tuttle et *al.*, 1988), qui est un mode de déplacement très fréquemment utilisé chez les gibbons et surtout chez les orangs-outans et les atèles (Ashton et *al.*, 1964 ; Gebo, 1996). Les gorilles, qui possèdent le

tubercule deltoïdien le plus distal au sein des primates étudiés dans ce travail, grimpent peu comparé aux chimpanzés et aux orangs-outans. Le brachial antérieur des gorilles est donc peu développé contrairement au deltoïde en regard des orangs-outans. Par ailleurs, le deltoïde est très sollicité lors des déplacements par knuckle walking (Larson et *al.*, 1986, 1987 ; Chapitre V). La position dorsale de la scapula nécessite un contrôle musculaire important de l'articulation gléno-humérale lors du knuckle walking. Celui-ci semble être réalisé, en partie, par le deltoïde. Au contraire, les chimpanzés et l'homme présentent une insertion du deltoïde plus développée que celle des gibbons ou des orangs-outans, mais moins que celle des gorilles. Chez les chimpanzés, les déplacements arboricoles représentent une part importante du répertoire locomoteur ce qui nécessite un

brachial antérieur développé. Cependant, les déplacements par knuckle walking sont aussi très fréquemment utilisés. Ce mode de déplacement, relativement proche du fist walking des orangs-outans, nécessite un deltoïde puissant et un moindre développement du brachial antérieur. La morphologie humérale des chimpanzés traduit donc leur plus grande polyvalence locomotrice par rapport aux gorilles. L'homme nécessite un deltoïde relativement puissant afin de réaliser correctement l'élévation du bras, associée à l'orientation nettement latérale de la cavité glénoïdale. Dans le même temps, un brachial antérieur puissant est nécessaire pour que le membre supérieur conserve une fonction d'organe manipulateur et transporteur. Les limites d'insertions du deltoïde et du brachial antérieur, chez les chimpanzés et l'homme, répondent à des équilibres de contraintes différents, qui entraînent une morphologie identique pour ce caractère.

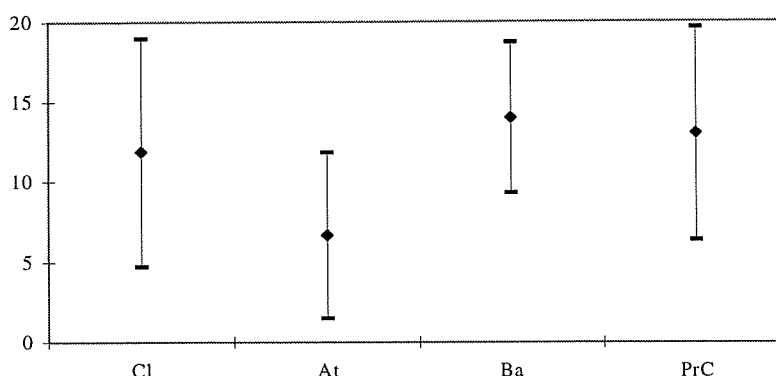
Il faut cependant noter que l'insertion du deltoïde s'étend, en moyenne, plus bas le long de la diaphyse chez les bonobos que chez les chimpanzés communs (test-t). L'amplitude des valeurs des bonobos est moins importante et correspond à la limite supérieure de l'intervalle des chimpanzés communs. En moyenne, le tubercule deltoïdien présente la même position le long de la diaphyse chez les bonobos et les gorilles (test-t). Il existe des différences importantes dans les proportions des divers modes de déplacement entre les deux espèces de chimpanzés. Entre autres, les bonobos pratiquent beaucoup plus fréquemment la quadrupédie plantigrade lors des déplacements arboricoles (Susman *et al.*, 1980 ; Doran, 1993).

Contrairement à ce qui est classiquement admis, les tubérosités deltoïdiennes les plus distales ne sont pas associées à des comportements brachiateurs extrêmes. Au contraire, elles traduisent, au sein des hominoïdes, un mode locomoteur avec une part importante de déplacements quadrupèdes de type knuckle walking. Les espèces les plus brachiatrices montrent une position moins distale de la tubérosité deltoïdienne, et par conséquent un développement plus important du brachial antérieur, indispensable au grimper et à la brachiation.

B . ANGULATION DE LA DIAPHYSE HUMÉRALE

1) Résultats

Chez certains primates, la diaphyse humérale présente une angulation en vue latérale (Figure IV-2). Elle permet de différencier les *Hominoidea* des autres primates car elle existe uniquement chez les *Cercopithecidae* et chez 50% des *Ateles* étudiés dans de ce travail.



Graphique IV-2 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de l'angle diaphysaire (en degrés). Chez *Ateles*, seuls les individus présentant une valeur supérieure à zéro sont représentés.

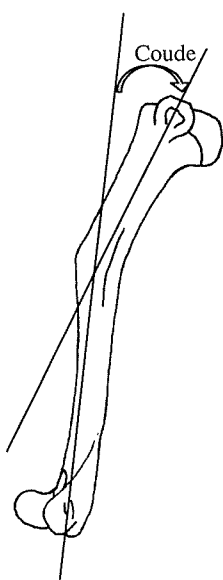


Figure IV-2 :
Humérus vue latérale

En outre, il existe, entre ces primates, des différences de moyenne (anova, test-t). Les atèles présentent la moyenne la plus faible (test-t) et les babouins la plus élevée (test-t) ainsi que l'amplitude la plus faible. Les colobes et les procolobes ne présentent pas de différences significatives de leur moyenne (test-t). Quoiqu'il en soit, le recouvrement des valeurs entre espèces est important (Graphique IV-2 ; Tableau IV-2).

Tableau IV-2 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de l'angle diaphysaire.

Espèces	moyenne - 2 δ	moyenne	moyenne + 2 δ
<i>Colobus sp.</i>	4,7	11,9	19,0
<i>Ateles sp.</i>	1,5	6,7	11,8
<i>Papio hamadryas</i>	9,3	14,0	18,7
<i>Procolobus sp.</i>	6,4	13,0	19,6

2) Interprétations

L'angulation de la diaphyse humérale influe peu pour expliquer les relations entre individus dans les ACP, mais elle présente des corrélations avec plus de 50% des structures humérales utilisées pour cette étude (Tableau IV-3). Cette remarque n'est pas sans conséquences, car parmi les restes fossiles, les diaphyses sont plus souvent conservées que les têtes humérales.

Tableau IV-3 : Variables présentant un coefficient de corrélation de Pearson significatif avec l'angle diaphysaire. Les définitions des variables sont rappelées sur la feuille A3 en fin de volume.

Variabes	r	r ²	p	Variabes	r	r ²	p
INDTET1	0,7	0,5	0,0001	INDHGRTB	0,7	0,5	0,0001
INDTET2	0,7	0,5	0,0001	INDHPTTB	0,7	0,5	0,0001
INDO	0,7	0,5	0,0001	INDLRGBT	0,7	0,6	0,0001
INDEL	-0,7	0,5	0,0001	INDGOUTM	0,8	0,6	0,0001

Pourquoi ce caractère existe-t-il chez les primates quadrupèdes comme chez tous les mammifères quadrupèdes, et disparaît-il chez les autres primates ? Si on considère les deux chaînes articulaires constituées par les membres antérieurs et postérieurs, nous retrouvons les homologues bien connues entre les maillons de la chaîne articulaire (Figure IV-3). Chez les mammifères quadrupèdes (primates compris) les segments des membres antérieurs et postérieurs ne sont pas disposés verticalement mais selon une ligne brisée (Figure IV-3). Cette architecture permet aux membres d'agir comme des ressorts afin d'absorber les chocs lors des déplacements. Cependant, pour chaque segment homologue, tels que le fémur et l'humérus, les orientations sont en opposition. Autrement dit, un segment du membre antérieur incliné vers l'arrière correspond à un segment du membre postérieur incliné vers l'avant (Figure IV-3). Au contraire, si la scapula est considérée comme étant l'analogue du fémur, nous retrouvons une chaîne articulaire identique entre les deux membres (Inuzuka, 1992). Dans ce cas, la cavité glénoïdale de la scapula est orientée ventralement et légèrement vers l'avant. Pour que l'humérus ait une orientation correcte, c'est-à-dire incliné vers l'arrière, il est nécessaire que sa diaphyse présente une angulation d'autant plus prononcée que les membres sont fléchis. L'angulation de la diaphyse doit se faire à un point relativement éloigné de la tête humérale, dans le cas contraire la rétraction de l'humérus serait limitée car la diaphyse buterait rapidement contre le rebord de la cavité glénoïdale. Les grands singes, les gibbons et l'homme ont une scapula dorsale et, bien que certains pratiquent encore une quadrupédie particulière (knuckle et fist walking), cette dernière ne tient plus le rôle du fémur, mais bien celui du pelvis, avec comme ce dernier une articulation latérale avec le stylo-pode. De surcroît, chez les grands singes, la masse corporelle que supportent les membres supérieurs lors du knuckle

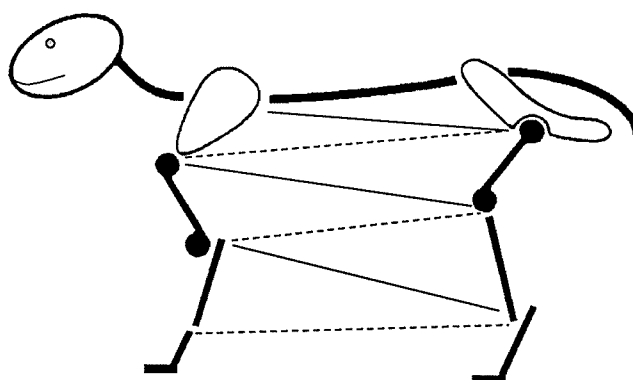


Figure IV-3 : Segments des membres antérieurs et postérieurs chez les mammifères. Lignes pleines : analogies entre les segments. Lignes pointillées : homologues entre les segments (Inuzuka, 1992).

walking est plus faible que chez les primates quadrupèdes tels que les *Papio* ou les autres mammifères quadrupèdes (Reynolds, 1985). La fonction d'amortisseur des membres supérieurs diminue chez les *Hominoidea*, et de même que la disposition en ligne brisée de la chaîne articulaire qui se traduisait, sur l'humérus, par une diaphyse humérale coudée. La perte de cet angle, est associée à une scapula dorsale et à une diminution, voire une disparition, du poids du corps transmis aux membres antérieurs par compression.

Les valeurs de l'angle diaphysaire sont relativement proches chez les espèces quadrupèdes, contrairement à la position du coude de l'humérus par rapport à la tête humérale. En effet, cet angle se rapproche de la tête humérale lorsque l'on passe des babouins aux colobes puis aux atèles. Les valeurs relativement constantes de cet angle chez les primates quadrupèdes expliquent son faible poids pour différencier les individus dans les ACP qui vont suivre.

D'un point de vue mécanique, le recouvrement important des valeurs de l'angle diaphysaire s'explique simplement. Chez les mammifères quadrupèdes, primates compris, plus l'animal est volumineux, donc lourd, plus les membres tendent à se verticaliser, c'est-à-dire que l'on constate une diminution de leur flexion (Jungers et al., 1994). Or, nous avons vu que l'angle diaphysaire est lié à cette flexion et ainsi, plus les membres sont fléchis, plus les valeurs de l'angle diaphysaire augmentent. Les espèces d'*Anthropoidea* les plus petites, tel que *Saimiri* par exemple, doivent alors présenter des valeurs de l'angle diaphysaire plus importantes. Au contraire, les masses corporelles des *Cercopithecinae* et des *Colobinae* sont proches et correspondent au même ordre de grandeur (Jungers et al., 1994). La flexion des membres est donc à peu près identique entre les deux groupes et par conséquent l'angle diaphysaire également.

Chez *Papio*, le point d'angulation de la diaphyse correspond plus ou moins à la pointe du V de la tubérosité deltoïdienne (qui est très bien marquée chez ce genre, contrairement aux affirmations d'Olivier (1954)), alors que chez *Colobus* et *Procolobus* il se situe environ à 1,5 cm au-dessus de l'extension maximale de l'empreinte de l'insertion du deltoïde. Par ailleurs, chez ces deux derniers genres, l'empreinte de l'insertion humérale de ce muscle se limite à une crête comme le faisait remarquer Olivier (1954).

Encore aujourd'hui, la position de la scapula chez les atèles, lors des déplacements quadrupèdes, reste un problème (Larson, 1993). Elle est dorsale au repos (Erikson, 1963 ; Jenkins et *al.*, 1978 ; Larson, 1993 ; Yioulatos, 1994), ce qui est confirmé par les caractéristiques claviculaires (Chapitre III).

Quelques éléments nous permettent de supposer que la scapula doit être latérale par rapport au thorax chez les atèles lors des déplacements quadrupèdes (ce résultat sera confirmé un peu plus loin avec la notion de « position privilégiée » définie par Gagey (1985) et dans le chapitre V) car :

- ◆ 50% des atèles présentent une angulation de la diaphyse humérale, associée à une scapula latérale comme nous l'avons vu.
- ◆ L'insertion deltoïdienne est relativement haute sur la diaphyse humérale chez *Ateles* contrairement aux primates à scapula dorsale se déplaçant fréquemment sur leurs quatre membres (grands singes africains). Chez ces derniers, le deltoïde descend loin le long de la diaphyse car il s'oppose à la dislocation de l'articulation gléno-humérale lors du knuckle walking.

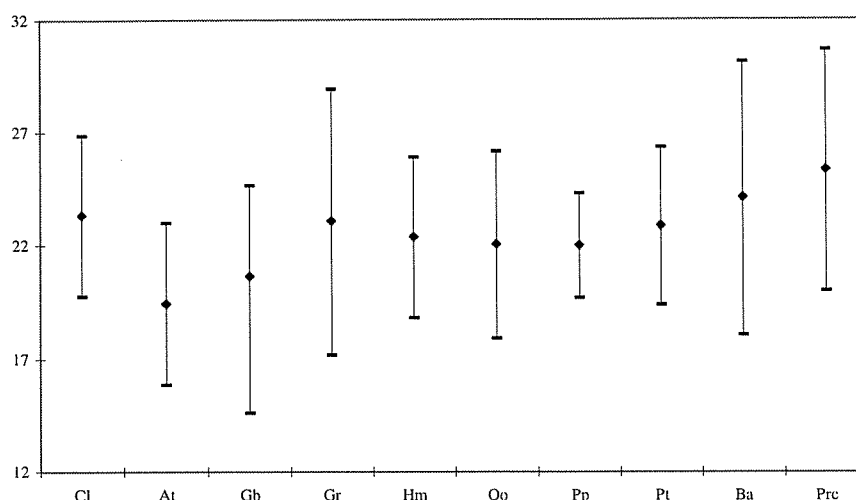
La scapula doit donc, chez ce genre, présenter deux positions « idéales » :

- ◆ **La première, dorsale, correspond à la position de repos et / ou à la position pour la locomotion suspendue.**
- ◆ **La deuxième, latérale, est surtout liée aux déplacements quadrupèdes.**

Ce basculement de la scapula entre deux positions « idéales » autour du thorax chez *Ateles* est possible grâce à la forme de celui-ci. Parmi les primates à scapula dorsale, c'est le taxon qui possède le thorax le moins large. Bien que plus large que celui des primates quadrupèdes comme *Papio* ou *Colobus*, il en est relativement proche (Larson, 1993). L'atèle n'est pas un primate intermédiaire entre les stades quadrupède et brachiateur, mais un primate présentant un répertoire locomoteur très particulier et parfaitement adapté à son environnement.

Ce mouvement de la scapula entre deux positions « idéales » sera important pour la suite et d'autres arguments viendront étayer cette hypothèse.

C. LA ROBUSTESSE AU COL DE L'HUMÉRUS



Graphique IV-3 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de la robustesse au col de l'humérus.

La robustesse de l'humérus sous la tête humérale ne permet pas de distinguer des groupes (Graphique IV-3 ; Tableau IV-4) bien que des petites différences soient remarquées (anova).

Tableau IV-4 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de la robustesse de la diaphyse au col de l'humérus.

Espèces	moyenne - 2 δ	moyenne	moyenne + 2 δ
<i>Colobus sp.</i>	19,8	23,3	26,9
<i>Ateles sp.</i>	15,9	19,4	23,0
<i>Hylobates sp.</i>	14,6	20,6	24,7
<i>Gorilla gorilla</i>	17,2	23,1	28,9
<i>Homo sapiens sapiens</i>	18,8	22,4	25,9
<i>Pongo pygmaeus</i>	17,9	22,0	26,2
<i>Pan paniscus</i>	19,7	22,0	24,3
<i>Pan troglodytes</i>	19,4	22,9	26,3
<i>Papio hamadryas</i>	18,1	24,1	30,1
<i>Procolobus sp.</i>	20,0	25,3	30,7

Ce sont *Ateles* et *Hylobates* qui possèdent, en moyenne, l'indice le plus faible (test-t), alors que *Papio*, *Colobus* et *Procolobus* correspondent aux valeurs les plus élevées. Plus les espèces pratiquent la locomotion quadrupède aux dépens de la suspension, plus la valeur moyenne de l'indice augmente. Les primates présentant les plus importantes variations de cet indice sont des primates essentiellement quadrupèdes tels que les gorilles et les babouins.

Il n'existe pas de différences significatives de la moyenne de la robustesse au col de l'humérus ni chez les grands singes ni chez les *Cercopithecidae* de l'échantillon (anova).

2. TÊTE HUMÉRALE

La tête humérale est décrite par trois indices : INDDET1, INDDET2, INDDET3 et INDO

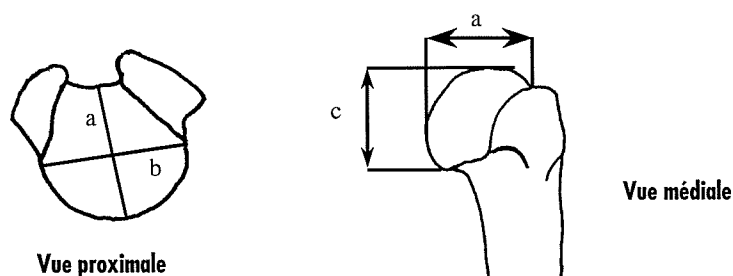
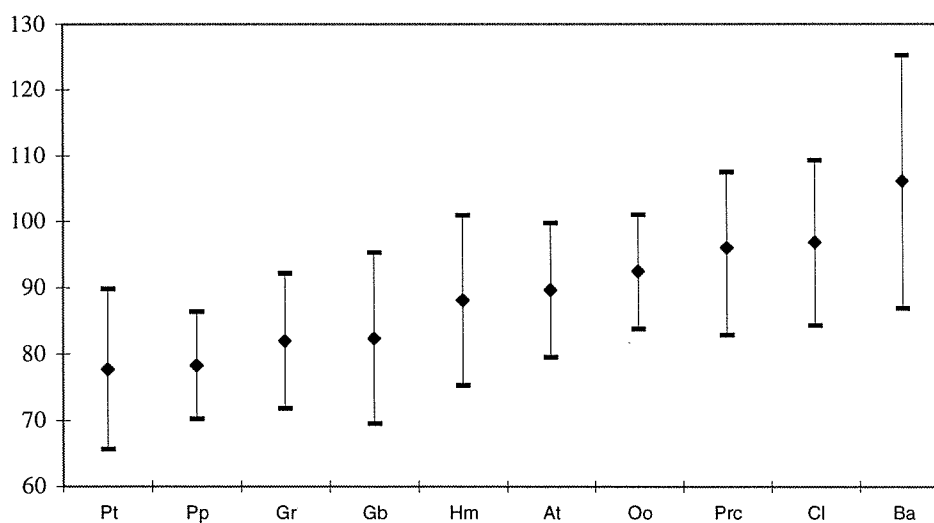


Figure IV-4 : Schéma de tête humérale, a : diamètre antéro-postérieur, b : diamètre médio-latéral, c : diamètre proximo-distal.

A. RÉSULTATS

1) Longueur et largeur de la tête humérale



Graphique IV-4 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation du rapport entre les diamètres antéro-postérieur et médio-latéral.

Le rapport entre les diamètres antéro-postérieur et médio-latéral (Graphique IV-4) ne permet pas de distinguer des ensembles particuliers mais des tendances sont observables (anova ; Figure IV-4). En effet, les singes quadrupèdes présentent des valeurs plus élevées que les *Hominoidea* et *Ateles*. En d'autres termes, les primates quadrupèdes, terrestres ou

arboricoles, ont une tête humérale qui tend à être plus longue que large, alors que chez les *Hominoidea* elle tend à être plus large que longue (Graphique IV-4 ; Tableau IV-5).

Au sein des *Hominoidea*, ce sont les grands singes africains qui possèdent le plus faible rapport : diamètre antéro-postérieur / diamètre médio-latéral. Au contraire, chez les hommes, les orangs-outans et les atèles, ce rapport est plus élevé, proche de 100. En d'autres termes, les diamètres antéro-postérieur et médio-latéral sont pratiquement identiques chez l'homme et les orangs-outans alors que chez les grands singes africains et les gibbons le diamètre antéro-postérieur est plus court que le médio-latéral.

Tableau IV-5 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation du rapport entre les diamètres antéro-postérieur et médio-latéral.

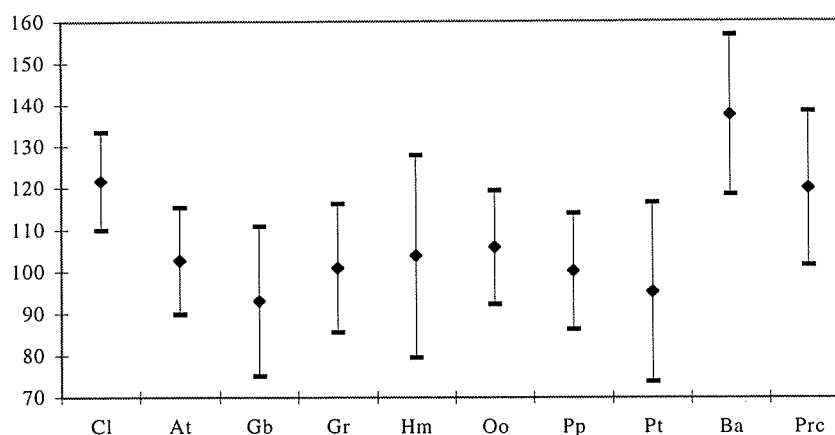
<i>Espèces</i>	moyenne - 2 δ	moyenne	moyenne + 2 δ
<i>Colobus sp.</i>	65,6	77,8	89,9
<i>Ateles sp.</i>	70,2	78,3	86,4
<i>Hylobates sp.</i>	71,8	82,0	92,1
<i>Gorilla gorilla</i>	69,6	82,4	95,3
<i>Homo sapiens sapiens</i>	75,4	88,1	100,9
<i>Pongo pygmaeus</i>	79,6	89,7	99,7
<i>Pan paniscus</i>	83,9	92,5	101,0
<i>Pan troglodytes</i>	83,0	96,0	107,5
<i>Papio hamadryas</i>	84,4	96,8	109,3
<i>Procolobus sp.</i>	86,9	106,1	125,3

Les babouins possèdent la moyenne et les valeurs les plus élevées pour cette variable, ainsi que l'amplitude de variation la plus importante. Les colobes et les procolobes, qui ne montrent pas de différences significatives de leur moyenne (test-t), ont des moyennes significativement plus faibles, que celles des babouins (test-t).

2) *Longueur et hauteur de la tête humérale*

Le rapport entre les diamètres antéro-postérieur et proximo-distal permet de distinguer deux groupes (anova, Graphique IV-5 ; Tableau IV-6) :

- 1°) Les *Hominoidea* et *Ateles*, caractérisés par des valeurs moyennes proches de 100. Le diamètre antéro-postérieur de la tête humérale est donc équivalent à la hauteur.
- 2°) Les *Cercopithecidae*, caractérisés par des valeurs moyennes nettement supérieures à 100. Autrement dit, chez ces derniers le diamètre antéro-postérieur de la tête humérale est bien plus développé que la hauteur. La tête humérale est comme aplatie proximo-distalement. Ce sont les babouins qui présentent l'aplatissement le plus prononcé (Graphique IV-5).



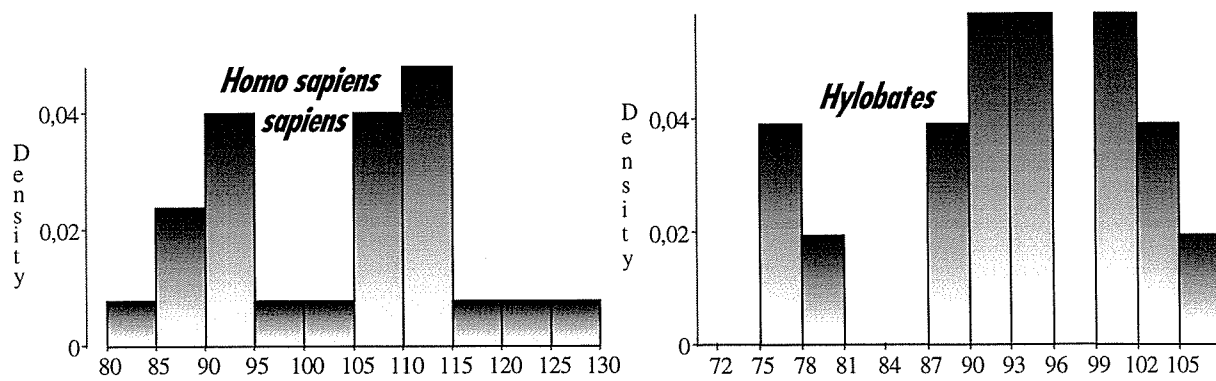
Graphique IV-5 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation du rapport des diamètres antéro-postérieur et proximo-distal.

Ces deux groupes ne sont pas homogènes, et au sein de chacun d'eux, il existe des dissemblances (anova, Graphique IV-5), qui sont masquées par le recouvrement important des intervalles de valeurs.

Tableau IV-6 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation du rapport des diamètres antéro-postérieur et proximo-distal.

Espèces	moyenne - 2 δ	moyenne	moyenne + 2 δ
<i>Colobus sp.</i>	109,9	121,7	133,5
<i>Ateles sp.</i>	89,9	102,6	115,3
<i>Hylobates sp.</i>	75,2	92,9	110,7
<i>Gorilla gorilla</i>	85,6	100,8	116,1
<i>Homo sapiens sapiens</i>	79,6	103,7	127,9
<i>Pongo pygmaeus</i>	92,2	105,8	119,3
<i>Pan paniscus</i>	86,2	100,0	113,8
<i>Pan troglodytes</i>	73,8	95,1	116,3
<i>Papio hamadryas</i>	118,4	137,6	156,7
<i>Procolobus sp.</i>	101,3	119,9	138,4

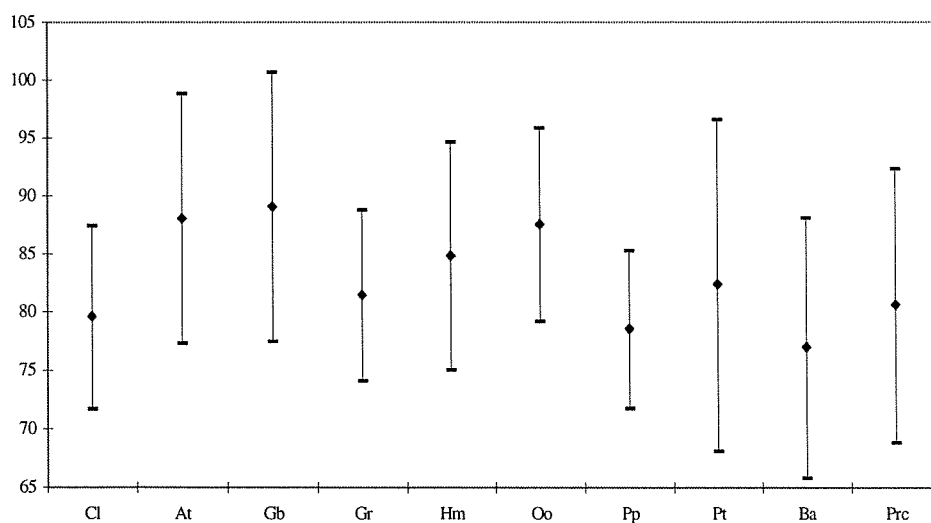
Les hommes, les chimpanzés communs et les gibbons présentent une amplitude importante de leurs valeurs. Seuls l'homme et les gibbons présentent une hétérogénéité de ce caractère, car la distribution des valeurs est bimodale (Graphique IV-6), contrairement aux chimpanzés communs où la distribution est normale. Cette distribution particulière s'explique, chez le gibbon, par la présence d'*Hylobates (Nomascus) concolor* et d'*Hylobates (Hylobates) lar* dans le même échantillon. Au contraire, chez l'homme l'interprétation est plus délicate et reflète peut-être des divergences au sein des populations sans rapports directs avec la fonction.



Graphique IV-6: Distribution de la variable INDDET2 (a / c) chez l'homme et les gibbons.

3) Largeur et hauteur de la tête humérale

Il n'existe pas, pour le rapport entre les diamètres proximo-distal et médio-latéral, de taxon qui s'individualise nettement (Graphique IV-7 ; Tableau IV-7), mais des tendances apparaissent cependant. Les valeurs moyennes les plus élevées sont associées aux primates pratiquant essentiellement la locomotion par suspension tels que les atèles, les orangs-outans et les gibbons (Graphique IV-7). Les primates plus quadrupèdes tels que les babouins, les colobes et les procolobes possèdent les moyennes les plus faibles. En d'autres termes, les primates à locomotion suspendue ont une tête humérale où la hauteur et la largeur présentent des dimensions proches contrairement aux primates plus quadrupèdes.



Graphique IV-7 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation du rapport des diamètres proximo-distal et médio-latéral.

Les bonobos font exception avec des valeurs proches de celles qui définissent les primates quadrupèdes, et plus particulièrement des colobes et des procolobes (Graphique IV-7 ; test-t), et différentes de celles des chimpanzés communs (test-t). Cependant, l'intervalle de variation de *Pan troglodytes* est tel qu'il inclut parfaitement celui de *Pan paniscus* (Graphique IV-7). Les bonobos pratiquent fréquemment la quadrupédie en milieu arboricole, plus que les chimpanzés communs (Susman et al., 1980 ; Doran, 1993). La très grande variabilité de *Pan troglodytes* peut être due à la présence de différentes sous-espèces dans l'échantillon étudié.

Tableau IV-7 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation du rapport des diamètres proximo-distal et médio-latéral.

Espèces	moyenne - 2 δ	moyenne	moyenne + 2 δ
<i>Colobus sp.</i>	71,7	79,6	87,5
<i>Ateles sp.</i>	77,3	88,0	98,8
<i>Hylobates sp.</i>	77,4	89,1	100,7
<i>Gorilla gorilla</i>	74,1	81,4	88,8
<i>Homo sapiens sapiens</i>	75,0	84,9	94,7
<i>Pongo pygmaeus</i>	79,2	87,5	95,9
<i>Pan paniscus</i>	71,8	78,5	85,3
<i>Pan troglodytes</i>	68,1	82,4	96,6
<i>Papio hamadryas</i>	65,8	77,0	88,1
<i>Procolobus sp.</i>	68,9	80,6	92,4

4) Extension de la surface articulaire entre les tubérosités

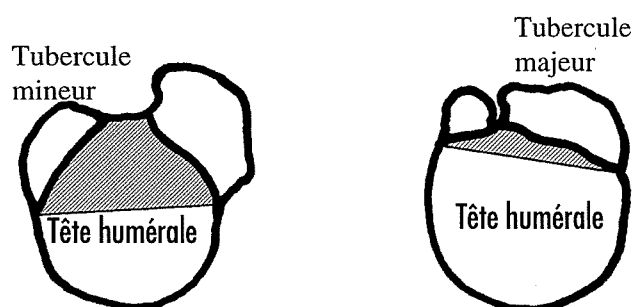
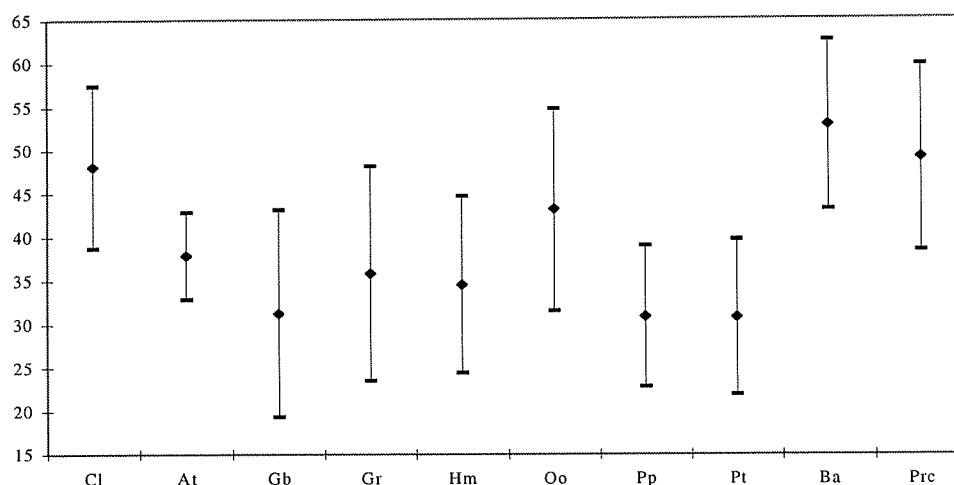


Figure IV-5 : Extension de la surface articulaire entre les tubercules (en grisé), chez un primate quadrupède à gauche et un suspenseur à droite.

L'extension de la surface articulaire entre les tubercules majeur et mineur (Figure IV-5) présente des variations importantes au sein de chaque genre sauf chez *Ateles* (Graphique IV-8 ; Tableau IV-8). En règle générale, ce sont les primates quadrupèdes qui montrent les plus grandes extensions de la surface articulaire entre les tubérosités, et les primates à locomotion suspendue qui possèdent les extensions les plus faibles (Graphique IV-8 ; Tableau IV-8).



Graphique IV-8 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de l'extension de la tête humérale entre les tubercules.

Les valeurs permettent cependant de distinguer les cinq groupes suivants (test-t) :

- 1°) gibbons et chimpanzés
- 2°) gorilles, atèles et homme
- 3°) orangs-outans
- 4°) procolobes et colobes (test-t)
- 5°) babouins (test-t)

Tableau IV-8 : Valeurs moyennes amplitudes de variation de l'extension de la tête humérale entre les tubercules.

<i>Espèces</i>	moyenne - 2 δ	moyenne	moyenne + 2 δ
<i>Colobus sp.</i>	38,8	48,1	57,5
<i>Ateles sp.</i>	32,9	37,9	42,9
<i>Hylobates sp.</i>	19,3	31,2	43,1
<i>Gorilla gorilla</i>	23,5	35,8	48,1
<i>Homo sapiens sapiens</i>	24,4	34,5	44,6
<i>Pongo pygmaeus</i>	31,6	43,1	54,7
<i>Pan paniscus</i>	22,8	30,9	39,0
<i>Pan troglodytes</i>	21,9	30,8	39,6
<i>Papio hamadryas</i>	43,1	52,8	62,6
<i>Procolobus sp.</i>	38,4	49,0	59,7

B. INTERPRÉTATIONS

Les différences morphologiques entre les têtes humérales d'*Hominoidea* et de *Cercopithecoidea* sont bien connues (Botez, 1926 ; Larson, 1993 ; Olivier 1954 ; Rose 1989 ; Senut, 1981). Ces dissemblances ont été précisément interprétées (Rose 1989) et confirmées par des études électromyographiques (Larson et al., 1989, 1992). Au contraire, les morphologies particulières des têtes humérales des *Hominoidea* sont moins connues. Aussi

nous nous attacherons à les étudier plus en détail. Les différences avec les *Cercopithecoidea* ne seront citées que pour illustrer nos propos.

La morphologie de l'extrémité proximale de l'humérus est différente entre les grands singes africains et le groupe constitué par les orangs-outans, l'homme, les gibbons et les atèles. Les têtes articulaires humérales des *Hominoidea* et des *Ateles* sont classiquement décrites comme étant sphériques (Aiello et al., 1990 ; Rose, 1989). Cette approximation est valable lorsqu'on la compare avec les têtes humérales des singes quadrupèdes tels que *Papio* par exemple. La tête humérale chez les grands singes africains² et les gibbons n'est pas sphérique, comme cela est classiquement décrit notamment chez le gibbon, mais présente un raccourcissement du diamètre antéro-postérieur par rapport au diamètre médio-latéral³. Chez les gibbons l'extrémité proximale diffère de celle des grands singes africains par la position du tubercule mineur par rapport à la tête humérale, mais non par la morphologie de cette dernière. Au contraire, ce sont les atèles et les orangs-outans qui ont les têtes humérales les plus sphériques puisque le rapport diamètre antéro-postérieur et diamètre médio-latéral est proche de 100 (Graphique IV-4)⁴. **Ces différences apparaissent nettement sur les ACP (Graphique IV-19, p. 217 ; Graphique IV-20, p. 218), et sont suffisantes pour que les grands singes africains se distinguent totalement des autres hominoïdes et des atèles. Nous reviendrons sur ces analyses dans la conclusion.**

L'atèle, bien que brachiateur, pratique beaucoup les déplacements quadrupèdes. Il est complètement distinct des grands singes africains et notamment du gorille. La quadrupédie des atèles ressemble à celle des colobes et ne correspond pas au knuckle walking des grands singes africains. Les différences morphologiques de la tête humérale, même de faible amplitude, semblent donc traduire des dissemblances entre les répertoires locomoteurs, ce qui est confirmé par des travaux antérieurs (Botez, 1926 ; Rose 1989 ; Schmitt, 1996).

Au sein de l'ensemble constitué par les *Hominoidea* et *Ateles*, ce dernier est le primate qui présente la tête articulaire la plus sphérique bien qu'il soit très quadrupède. Selon Rose (1989), plus un primate pratique la quadrupédie, plus la tête humérale s'allonge dans la

²Elle a par ailleurs été décrite par Senut (1981) comme étant quadrangulaire.

³Les valeurs du rapport diamètre antéro-postérieur / diamètre médio-latéral sont proches entre les gibbons et les gorilles (test-t).

⁴La morphologie de cette articulation dépend essentiellement, chez les *Hominoidea*, du rapport entre les diamètres antéro-postérieur et médio-latéral, car les deux autres indices décrivant la tête humérale sont proches de 100.

direction antéro-postérieure ; et réciproquement, plus l'espèce pratique la locomotion suspendue, plus la tête humérale devient sphérique. Il faut nuancer cette interprétation, car la morphologie de la tête humérale des atèles montre qu'une espèce peut pratiquer fréquemment la quadrupédie sans que la tête humérale ne présente de morphologie particulière dans ce sens.

Une tête humérale sphérique est loin d'être incompatible avec la locomotion quadrupède associée à une scapula latérale⁵. Lors de ce type de déplacement, l'articulation gléno-humérale se trouve dans une position que Gagey (1985) qualifie de privilégiée. Cette situation correspond à « l'optima de stabilité articulaire et d'économie de contraintes » (Gagey, 1985 ; p 61) car d'après cet auteur :

- ◆ La congruence articulaire est maximale, c'est-à-dire qu'elle affecte toute la surface de la cavité glénoïdale de la scapula ce qui entraîne une surface d'appui maximale et normale à l'axe de l'humérus.
- ◆ L'axe de l'humérus est dans le plan de la scapula. D'un point de vue géométrique la « position privilégiée » est définie lorsque l'axe de l'humérus est dans le prolongement de l'épine de la scapula en vue de face et dans le prolongement du bord latéral en vue latérale⁶ (Figure IV-6).

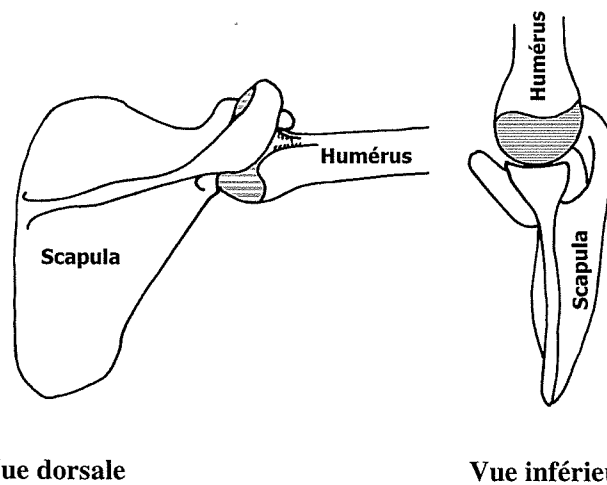


Figure IV-6 : La position privilégiée en vue dorsale et inférieure.

Lors des déplacements quadrupèdes terrestres ou arboricoles, l'articulation gléno-humérale est caractérisée par :

⁵Nous avons vu que la scapula des atèles semble être latérale lors des déplacements quadrupèdes.

⁶Nous retrouvons, d'une certaine manière, l'axe fondamental de Broca (1878).

- ◆ La position privilégiée (Gagey, 1985).
- ◆ Les contraintes de compressions qui sont moindres que chez les mammifères quadrupèdes strictes comme les chevaux. En effet, les primates réduisent les contraintes exercées sur cette articulation en diminuant le poids transmis aux membres supérieurs. Les membres inférieurs sont, au contraire, plus sollicités (Reynolds, 1985).

Parmi les *Anthropoidea*, ce sont les atèles qui présentent les forces de compression les plus faibles au niveau de l'articulation gléno-humérale lors des déplacements quadrupèdes, ensuite viennent les grands singes et finalement les primates quadrupèdes (Reynolds, 1985). Les atèles ont donc une articulation gléno-humérale stable lors des déplacements quadrupèdes. Comme nous le verrons, la scapula des atèles montre, pour certains caractères, des spécificités de primates quadrupèdes (Chapitre V).

La tête humérale des primates quadrupèdes, tels que les babouins et les colobes, est caractérisée par un allongement antéro-postérieur important. Cet allongement est une spécialisation qui augmente l'efficacité de la « position privilégiée » sans entraîner une perte trop importante des capacités de mouvement des membres supérieurs. L'étirement antéro-postérieur de la tête humérale chez les singes quadrupèdes permet de la diviser en deux parties distinctes, l'une proximale et l'autre distale. La première tend vers une surface plane, alors que la partie distale est franchement arrondie (Rose, 1989 ; Larson, 1993). La partie proximale tend alors à rejeter la tête humérale vers l'arrière, en créant ainsi, un crochet en surplomb au-dessus de la face postérieure de l'humérus (Chapitre II ; Olivier et *al.*, 1959). Lors de la locomotion quadrupède, la scapula prend appui sur la partie plane de la tête humérale (Figure IV-7), ce qui tend à stabiliser mécaniquement l'articulation scapulo-humérale, en plus de l'effet dû à la « position privilégiée ». Au contraire, lorsque l'animal élève le membre supérieur, la partie sphérique de la tête humérale est en contact avec la cavité glénoïdale, ce qui permet aux membres supérieurs de réaliser, avec peu d'efforts, un grand nombre de mouvements (Figure IV-7). Cette morphologie limite nécessairement les capacités à réaliser la brachiation chez ces espèces, d'autant plus que l'allongement antéro-postérieur de la tête humérale est associé à la surélévation des tubercules et plus particulièrement du tubercule majeur.

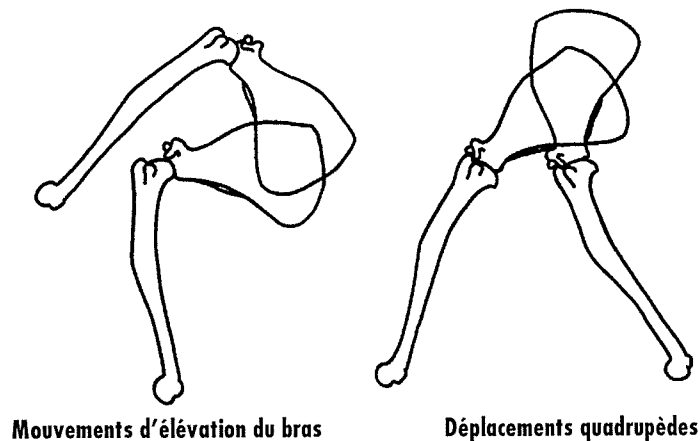


Figure IV-7 : Position de la scapula et de l'humérus chez les primates quadrupèdes, tel que *Papio*. Noter la rigidité de l'ensemble humérus / scapula lors des déplacements quadrupèdes (Rose, 1989).

Autrement dit, les déplacements par suspension et / ou brachiation nécessitent une morphologie particulière de l'extrémité proximale de l'humérus, alors que la quadrupédie autorise une variabilité morphologique beaucoup plus importante de la tête humérale.

Ces résultats sont importants pour les interprétations paléontologiques, car tout humérus fossile se trouvant inclus dans le nuage de points des singes quadrupèdes appartiendrait à un individu qui pratiquait nécessairement et quasi uniquement la quadrupédie comme mode locomoteur. Au contraire, un humérus fossile inclus dans les *Hominoidea* et *Ateles* appartiendrait à un individu qui pratiquait très certainement la suspension et / ou la brachiation. Dans ce dernier cas, il pouvait aussi pratiquer la quadrupédie très fréquemment comme *Ateles* de nos jours, ou ne plus l'utiliser du tout comme c'est le cas chez *Hylobates*.

Par ailleurs, une tête humérale sphérique est d'avantage liée aux activités de grimper (Takahashi, 1990) qu'à la brachiation stricte comme cela est classiquement admis (Erikson, 1963 ; Rose, 1989 ; Larson, 1993). La proposition de Takahashi (1990) apporte un argument supplémentaire pour interpréter la sphéricité de la tête humérale chez *Ateles* et permet également d'expliquer les différences observées entre les orangs-outans et les grands singes africains. La tête humérale des orangs-outans est plus sphérique que celle des grands singes africains qui pratiquent moins le grimper vertical (Ashton et *al.*, 1964 ; Gebo, 1996). Le grimper le long de structures verticales est un comportement peu fréquent chez les

Anthropoidea. C'est uniquement chez les orangs-outans et les atèles qu'il représente plus de 10% du répertoire locomoteur total (Gebo, 1996).

De même, la moindre sphéricité de la tête humérale des gibbons en regard de celle des atèles, s'explique par un comportement brachiateur plus important et un comportement grimpeur vertical moindre chez les premiers que chez les seconds. La morphologie particulière de la tête humérale des gibbons peut aussi s'expliquer par la position privilégiée de l'articulation gléno-humérale, qui est atteinte lorsque l'individu est en suspension (Gagey, 1985). Or, nous avons vu combien il est important que la chaîne articulaire du membre supérieur soit stable lors de la brachiation, alors que dans le même temps l'humérus doit pouvoir pivoter sur son axe. Cette absence de sphéricité de la tête humérale peut être alors interprétée comme étant un compromis entre mobilité autour d'un axe vertical ou subvertical et stabilité selon un axe horizontal lorsque l'animal est en suspension.

La position dorsale de la scapula chez les grands singes fait que la position privilégiée de l'articulation gléno-humérale ne peut se réaliser lors des déplacements par knuckle walking, car il est alors impossible que la scapula et l'humérus soient dans le même plan. La diminution du poids du corps transmis aux membres supérieurs (Reynolds, 1985), associée au développement important du deltoïde, permettrait la locomotion quadrupède chez les grands singes.

Les adaptations aux déplacements sur quatre membres, différentes entre les grands singes et les atèles, sont les suivantes :

- ◆ **Les atèles lors de la progression quadrupède, font basculer leurs scapulas qui deviennent alors latérales tout en minimisant au maximum les contraintes de compressions exercées sur l'articulation gléno-humérale. Ainsi cette articulation peut être dans la position privilégiée aussi bien lors de la locomotion suspendue que lors des déplacements quadrupèdes. Ce mouvement de bascule de la scapula n'est possible que grâce à une clavicule proportionnellement plus courte que celle des espèces brachiatrices strictes comme les gibbons, et à un thorax relativement peu large.**
- ◆ **Les grands singes ne font pas basculer la scapula sur le côté du thorax lors du knuckle walking. La position imposée par ce mode locomoteur entraîne une diminution des forces qui s'exercent sur l'articulation gléno-humérale (Reynolds, 1985) Par ailleurs, il semble que le contrôle musculaire soit augmenté, ce qui se traduirait, entre autres, par une élongation de l'insertion du deltoïde sur l'humérus.**

Nous reviendrons sur la « position privilégiée » de l'articulation gléno-humérale lors de l'étude sur la scapula. Cependant, il est toujours utile de rappeler que cette position est une étape indispensable pour l'accès de l'épaule à l'élévation maximale (Gagey, 1985).

3. LES TUBERCULES

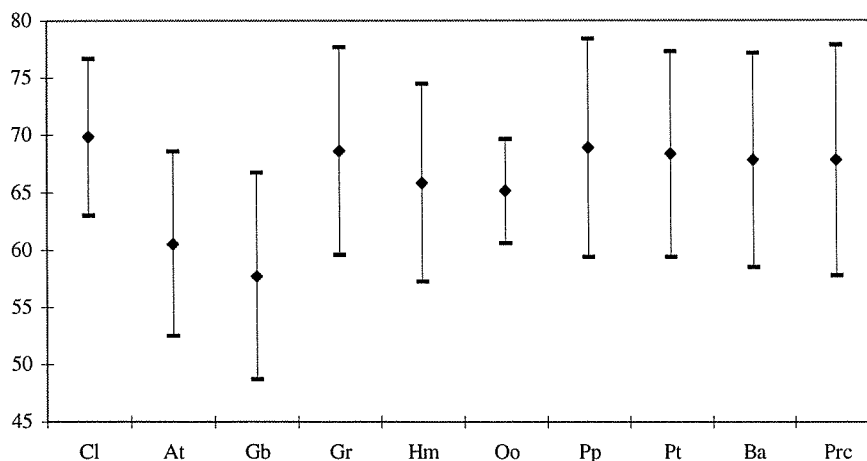
A. RÉSULTATS

1) *La taille du tubercule majeur*

La taille du tubercule majeur est relativement constante au sein des primates (Rose, 1989). Cependant, deux groupes se différencient (Graphique IV-9 ; Tableau IV-9 ; anova, test-t) :

1°) Les grands singes, l'homme et les cercopithécidés caractérisés par les plus grands tubercules majeurs.

2°) Les atèles et les gibbons caractérisés par les tubercules majeurs les plus petits.



Graphique IV-9 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de la taille du tubercule majeur.

Au sein du premier groupe, il existe quelques différences. En effet, les hommes et les orangs-outans possèdent des tubercules majeurs en moyenne plus petits que ceux des autres primates de ce groupe. Cependant, le recouvrement des valeurs est tel que ces différences sont totalement masquées (Graphique IV-9).

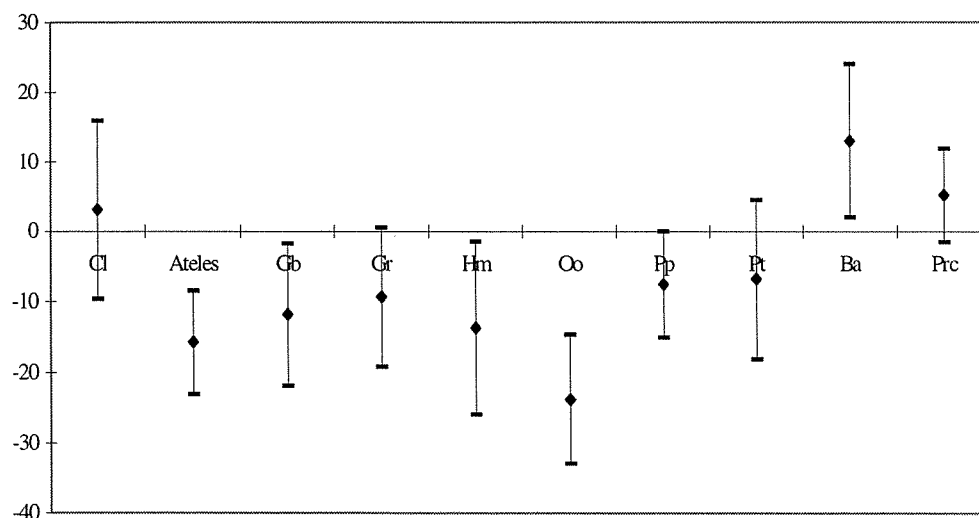
Tableau IV-9 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de la taille du tubercule majeur.

<i>Espèces</i>	moyenne -2 δ	moyenne	moyenne +2 δ
<i>Colobus sp.</i>	63,1	69,8	76,6
<i>Ateles sp.</i>	52,5	60,5	68,6
<i>Hylobates sp.</i>	48,7	57,7	66,7
<i>Gorilla gorilla</i>	59,6	68,6	77,7
<i>Homo sapiens sapiens</i>	57,3	65,9	74,5
<i>Pongo pygmaeus</i>	60,6	65,2	69,6
<i>Pan paniscus</i>	59,4	68,9	78,4
<i>Pan troglodytes</i>	59,4	68,4	77,3
<i>Papio hamadryas</i>	58,5	67,8	77,1
<i>Procolobus sp.</i>	57,8	67,8	77,8

2) *La hauteur du tubercule majeur par rapport à la tête humérale*

La hauteur du tubercule majeur est variable selon les espèces, mais deux groupes peuvent être distingués (Graphique IV-10 ; Tableau IV-10) :

- ◆ Les atèles et les hominoïdes, qui présentent les tubercules majeurs les plus bas par rapport à la tête humérale, ce qui est une caractéristique de ce groupe. Les moyennes fluctuent selon les espèces, mais les amplitudes de variation de la hauteur sont telles que le recouvrement des valeurs est important.
- ◆ Les babouins, les colobes et les procolobes, qui possèdent les tubercules majeurs les plus hauts par rapport à la tête humérale et dépassent celle-ci (Figure IV-8).

**Graphique IV-10** : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de la hauteur du tubercule majeur.

Les primates quadrupèdes sont caractérisés par un tubercule majeur nettement au-dessus de la tête humérale. Au contraire, chez les primates utilisant la locomotion suspendue ce tubercule est en-dessous de la tête humérale.

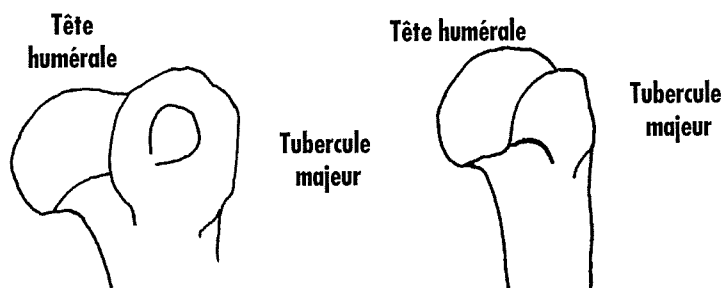


Figure IV-8 : Hauteur relative du tubercule majeur chez *Papio*, à gauche, et *Hylobates*, à droite.

Au sein des *Colobinae* des différences sont observées puisque certains *Colobus* présentent un tubercule majeur nettement au-dessous de la tête humérale, alors que chez *Procolobus* ce n'est pas le cas (Graphique IV-10 ; Tableau IV-10).

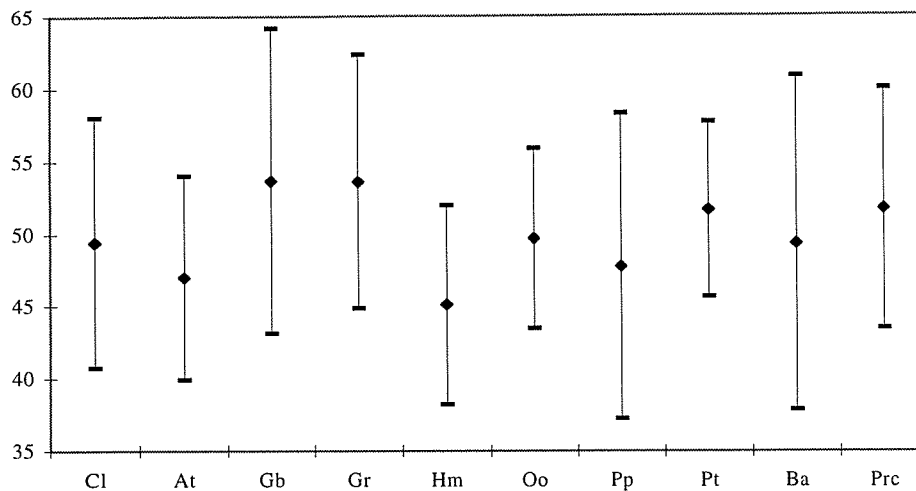
Tableau IV-10 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de la hauteur du tubercule majeur.

Espèces	moyenne -2 σ	moyenne	moyenne +2 σ
<i>Colobus sp.</i>	-9,6	3,1	15,9
<i>Ateles sp.</i>	-23,0	-15,7	-8,5
<i>Hylobates sp.</i>	-21,8	-11,8	-1,7
<i>Gorilla gorilla</i>	-19,1	-9,3	0,6
<i>Homo sapiens sapiens</i>	-25,9	-13,7	-1,5
<i>Pongo pygmaeus</i>	-32,9	-23,8	-14,6
<i>Pan paniscus</i>	-14,9	-7,5	0,0
<i>Pan troglodytes</i>	-18,0	-6,7	5,0
<i>Papio hamadryas</i>	2,0	13,0	24,0
<i>Procolobus sp.</i>	-1,5	5,2	11,9

Chez *Pan troglodytes*, le diagramme à moustaches (Graphique IV-10) montre que le tubercule majeur peut être au-dessus de la tête humérale. Cette particularité est due à la présence, dans l'échantillon, de deux humérus provenant d'un individu captif (1990-24 d et g) dont le tubercule majeur est nettement au-dessus de la tête humérale.

3) La taille du tubercule mineur

Autant la taille du tubercule mineur est relativement peu variable entre les différentes espèces, autant les variations intra-spécifiques sont très importantes et masquent, en partie, les variations interspécifiques (Graphique IV-11 ; Tableau IV-11).



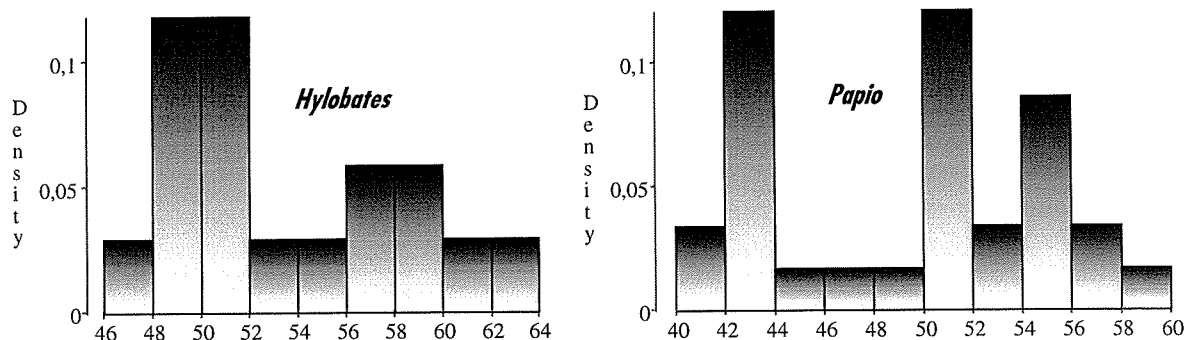
Graphique IV-11 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de la taille du tubercule mineur.

Les gibbons et les gorilles sont caractérisés par les tubercules mineurs les plus grands parmi les primates étudiés, alors que l'homme possède le plus petit (Graphique IV-11 ; Tableau IV-11). L'extrémité proximale des humérus de gibbons associe le plus petit tubercule majeur et le plus grand tubercule mineur. Contrairement aux autres primates, les deux tubercules ne diffèrent guère par leur taille chez les gibbons.

Tableau IV-11 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de la taille du tubercule mineur.

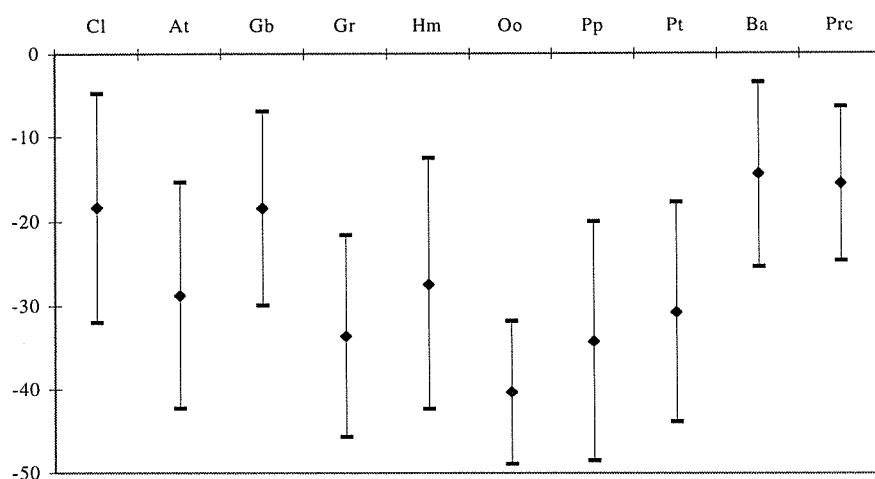
Espèces	moyenne -2δ	moyenne	moyenne +2δ
<i>Colobus sp.</i>	40,8	49,4	58,1
<i>Ateles sp.</i>	39,9	47,0	54,0
<i>Hylobates sp.</i>	43,1	53,7	64,2
<i>Gorilla gorilla</i>	44,9	53,6	62,4
<i>Homo sapiens sapiens</i>	38,2	45,1	52,0
<i>Pongo pygmaeus</i>	43,5	49,7	55,9
<i>Pan paniscus</i>	37,2	47,8	58,3
<i>Pan troglodytes</i>	45,7	51,7	57,7
<i>Papio hamadryas</i>	37,8	49,3	60,8
<i>Procolobus sp.</i>	43,5	51,7	60,0

Les babouins, les bonobos et les gibbons montrent une variation très étendue de la taille du tubercule mineur par rapport à la tête humérale (Graphique IV-11). La population de babouins et de gibbons n'est pas homogène pour ce caractère. En effet, chez ces deux genres, la distribution de cette variable est bimodale (Graphique IV-12).



Graphique IV-12 : Distribution de la taille du tubercule mineur chez *Hylobates* et *Papio*.

4) La hauteur du tubercule mineur par rapport à la tête humérale



Graphique IV-13 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de la hauteur du tubercule mineur.

Le petit tubercule est toujours sous la tête humérale. Il n'est jamais surélevé par rapport à cette dernière (Rose, 1989). Malgré un recouvrement important des intervalles de valeurs, deux groupes se distinguent nettement (Graphique IV-13 ; Tableau IV-12) :

1°) Les *Cercopithecidae* et les *Hylobatidae*, qui se caractérisent par une position haute du tubercule mineur. La hauteur du tubercule mineur est identique chez les gibbons, les colobes et les procolobes (test-t). Les babouins montrent les tubercules mineurs les plus élevés, ce qui les différencie des autres espèces de ce groupe (test-t).

2°) Les hommes, les grands singes et les atèles, qui présentent les tubercules mineurs les plus bas par rapport à la tête humérale. Les atèles possèdent donc un tubercule mineur situé plus bas par rapport à la tête humérale que les gibbons (test-t). Au contraire, il n'existe pas de différences significatives des hauteurs du tubercule mineur entre les atèles et l'homme (test-t).

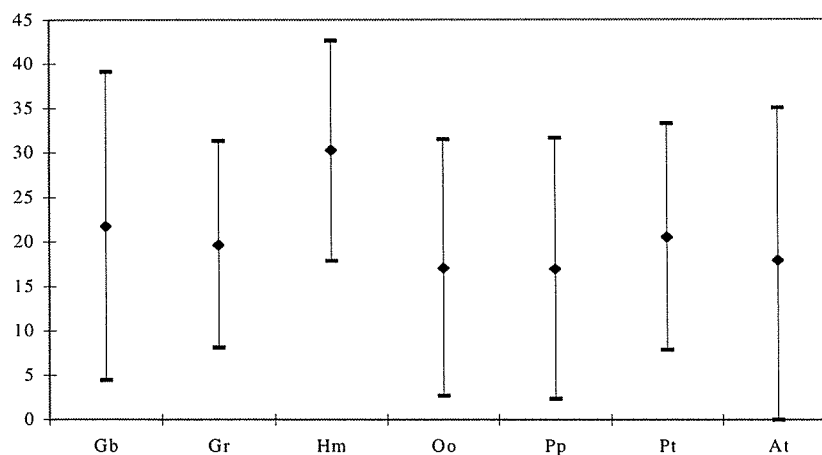
Ces deux groupes ont des valeurs nettement plus élevées que celles de grands singes africains (anova).

Autant chez les *Cercopithecidae* la variabilité interspécifique de la hauteur du tubercule mineur est faible (anova), autant la variabilité est grande au sein des *Hominoidea*.

Tableau IV-12 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de la hauteur du tubercule mineur.

Espèces	moyenne -2 δ	moyenne	moyenne +2 δ
<i>Colobus sp.</i>	-32,0	-18,3	-4,7
<i>Ateles sp.</i>	-42,2	-28,8	-15,3
<i>Hylobates sp.</i>	-29,9	-18,4	-6,9
<i>Gorilla gorilla</i>	-45,7	-33,6	-21,6
<i>Homo sapiens sapiens</i>	-42,3	-27,4	-12,5
<i>Pongo pygmaeus</i>	-48,9	-40,3	-31,8
<i>Pan paniscus</i>	-48,5	-34,2	-20,0
<i>Pan troglodytes</i>	-43,8	-30,7	-17,7
<i>Papio hamadryas</i>	-25,3	-14,4	-3,4
<i>Procolobus sp.</i>	-24,6	-15,5	-6,4

5) Orientation de l'empreinte de l'insertion du subscapulaire



Graphique IV-14 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de l'angle entre l'empreinte du subscapulaire et la diaphyse humérale.

Chez les *Hominoidea* et *Ateles*, c'est-à-dire chez les espèces pratiquant la suspension ou la bipédie stricte, le tubercule mineur a la forme d'une lame plus ou moins oblique par rapport à la diaphyse humérale. Sur cette lame s'insère le tendon du subscapulaire qui y laisse une empreinte relativement nette. Au contraire, chez les *Cercopithecidae*, c'est-à-dire chez les formes essentiellement quadrupèdes, le tubercule est plutôt de forme cubique (Chapitre II) sur lequel s'insère le tendon du subscapulaire (Figure IV-10 ; p. 210), laissant une empreinte dont

il est alors, difficile de préciser l'axe d'allongement. L'orientation de cette empreinte a donc été déterminée uniquement chez les *Hominoidea* et les *Ateles*.

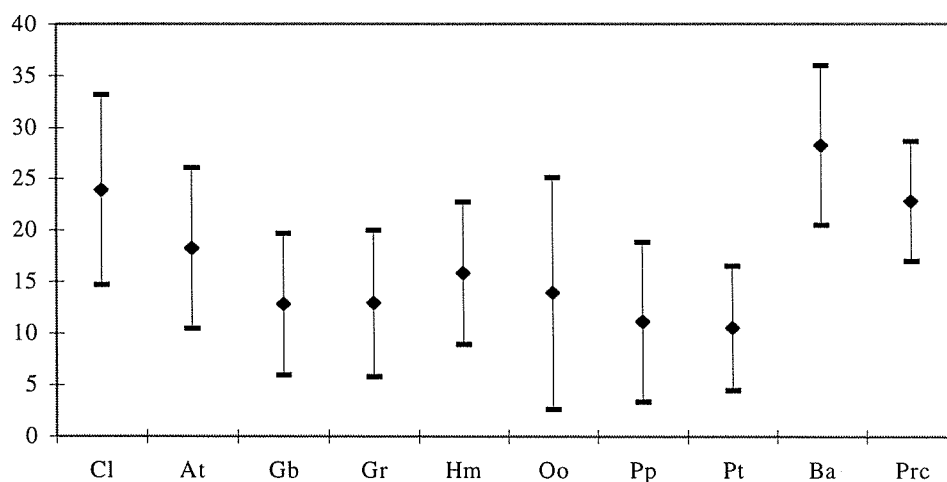
Au sein des *Hominoidea* et des *Ateles*, les valeurs de cet angle sont pratiquement identiques entre les espèces. Seul l'homme présente des valeurs plus élevées que les autres primates étudiés (Graphique IV-14 ; Tableau IV-13, anova). L'homme est aussi caractérisé par la plus faible variation.

Tableau IV-13 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de l'angle entre l'empreinte du subscapulaire et la diaphyse humérale.

Espèces	moyenne -2 δ	moyenne	moyenne +2 δ
<i>Hylobates</i> sp.	4,4	21,8	39,1
<i>Gorilla gorilla</i>	8,1	19,7	31,3
<i>Homo sapiens sapiens</i>	17,9	30,2	42,6
<i>Pongo pygmaeus</i>	2,7	17,1	31,5
<i>Pan paniscus</i>	2,4	17,0	31,6
<i>Pan troglodytes</i>	7,9	20,5	33,2
<i>Ateles</i> sp.	0,0	18,0	35,0

Largeur de la gouttière bicipitale

Il n'existe pas de coupure nette de la largeur de la gouttière bicipitale entre les différentes espèces de primates. Tous les stades existent entre la gouttière très ouverte, très large des babouins, et celle, pratiquement fermée des chimpanzés communs (Graphique IV-15 ; Tableau IV-14).



Graphique IV-15 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de la largeur de la gouttière bicipitale.

Tableau IV-14 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de la largeur de la gouttière bicipitale.

<i>Espèces</i>	moyenne -2 δ	moyenne	moyenne +2 δ
<i>Colobus sp.</i>	14,7	23,9	33,2
<i>Ateles sp.</i>	10,4	18,3	26,1
<i>Hylobates sp.</i>	6,0	12,8	19,7
<i>Gorilla gorilla</i>	5,8	12,9	20,0
<i>Homo sapiens sapiens</i>	8,8	15,8	22,8
<i>Pongo pygmaeus</i>	2,6	13,9	25,2
<i>Pan paniscus</i>	3,3	11,1	18,8
<i>Pan troglodytes</i>	4,5	10,5	16,5
<i>Papio hamadryas</i>	20,5	28,2	36,0
<i>Procolobus sp.</i>	17,0	22,8	28,6

Quoi qu'il en soit, les gouttières les plus larges sont propres aux *Cercopithecidae*, et les plus fermées aux *Hominoidea*, ce qui est en accord avec les résultats de la littérature (Botez, 1926 ; Senut, 1981 ; Rose, 1989).

Ateles présente une largeur bicipitale intermédiaire entre celle des *Hominoidea* et des *Cercopithecoidea*, nettement plus ouverte que chez *Hylobates* (anova et test-t). Cependant, ce ne sont pas les espèces les plus brachiatriques qui possèdent la gouttière la plus étroite. En effet, celle-ci est caractéristique des chimpanzés communs et bonobos (test-t), alors que celle des gibbons est aussi ouverte que celle des gorilles (test-t et anova). Au sein des *Hominoidea*, l'homme présente en moyenne la gouttière la plus large (anova, test-t).

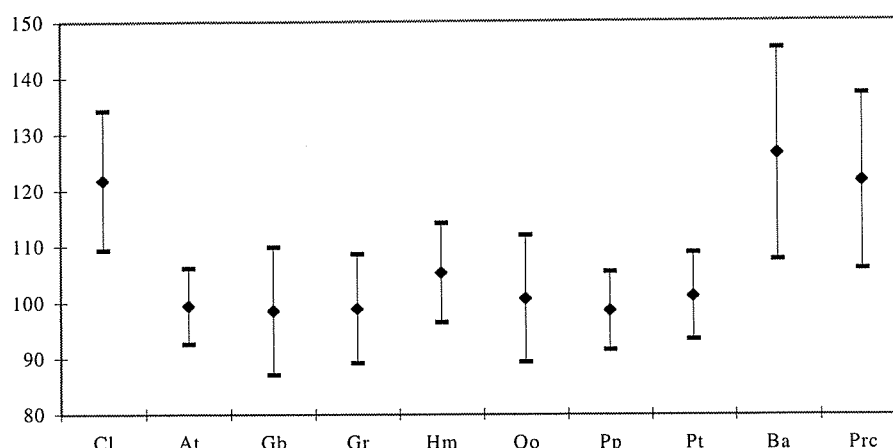
La largeur de la gouttière bicipitale est plus ouverte chez les babouins que chez les procolobes et les colobes (test-t).

6) *Largeur intertuberculaire maximale*

La largeur intertuberculaire traduit l'écartement maximum entre les deux tubercules en vue proximale. Cette largeur permet de différencier deux grands ensembles de primates (Graphique IV-16 ; Tableau IV-15) :

1°) Les *Hominoidea* et *Ateles* qui ont les largeurs intertuberculaires les plus faibles. Seul l'homme présente une largeur significativement plus grande que celle des autres primates de ce groupe (test-t, anova).

2°) Les *Cercopithecidae* se caractérisent par une largeur intertuberculaire nettement supérieure à celle du groupe précédent. Au sein de ce taxon, il existe une grande variabilité inter et intra-spécifique de cette largeur, contrairement au groupe précédent qui est plus stable.



Graphique IV-16 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de la largeur bicipitale.

Tableau IV-15 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de la largeur bicipitale.

Espèces	moyenne -2 δ	moyenne	moyenne +2 δ
<i>Colobus sp.</i>	109,4	121,8	134,2
<i>Ateles sp.</i>	92,7	99,4	106,2
<i>Hylobates sp.</i>	87,1	98,5	110,0
<i>Gorilla gorilla</i>	89,2	98,9	108,7
<i>Homo sapiens sapiens</i>	96,5	105,4	114,1
<i>Pongo pygmaeus</i>	89,4	100,7	112,0
<i>Pan paniscus</i>	91,6	98,5	105,5
<i>Pan troglodytes</i>	93,4	101,2	108,9
<i>Papio hamadryas</i>	107,7	126,4	145,1
<i>Procolobus sp.</i>	106,0	121,5	137,0

B. INTERPRÉTATIONS

1) Les tubercules majeur et mineur

Il n'existe pas de corrélations entre la taille des tubercules mineur et majeur et d'autres structures humérales. La taille de ces tubercules, tous du moins le majeur, dépendrait plutôt de facteurs liés au développement des surfaces d'insertions des muscles. En effet, les tubercules majeurs les plus grands sont caractéristiques des primates dont les déplacements sont quadrupèdes, qu'ils soient de type knuckle walking, plantigrade, etc. Au contraire, ce sont les primates pratiquant essentiellement la suspension qui montrent les tubercules majeurs les plus petits. En outre, le tubercule majeur est plus grand chez *Ateles* que chez *Hylobates*. Or, les premiers pratiquent fréquemment la locomotion quadrupède, ce qui n'est pas le cas d'*Hylobates*.

La taille du tubercule mineur est considérée comme étant très variable chez les primates (Rose, 1989). Il existe des variations de la moyenne de la taille du tubercule mais le recouvrement des valeurs est toujours très important entre les espèces.

Par ailleurs, la distribution bimodale (Graphique IV-12 ; p. 201) de la taille du tubercule mineur montre que les échantillons d'humérus de babouins et de gibbons sont constitués par deux sous-groupes distincts. Ces sous-groupes reflètent-ils des adaptations différentes, ou ne sont-ils que le reflet de populations différentes, sans que cela ait de relation avec la fonction ?

2) *Extension de la tête humérale entre les tubercules et la largeur intertuberculaire*

Plus la surface articulaire entre les tubercules augmente et plus la largeur intertuberculaire s'accroît aussi, car ces deux structures humérales sont corrélées (Tableau IV-16). Ainsi, la plus forte largeur intertuberculaire caractéristique des *Cercopithecidae*, tout du moins ceux présents dans l'échantillon, par rapport aux *Hominoidea* et *Ateles* (Senut, 1981 ; Rose, 1989), est essentiellement due à une disposition plus latérale des tubercules plutôt qu'à une augmentation des volumes tuberculaires (Figure IV-9). Cela est confirmé par :

- ◆ La forte corrélation existant entre la largeur intertuberculaire et la hauteur de chaque tubercule, alors qu'il n'existe aucune corrélation entre cette largeur et la taille des tubercules.
- ◆ La taille des tubercules ne présentant que peu de différences entre les espèces étudiées ici.
- ◆ L'ouverture de l'angle formé par les grands axes de chaque tubercule lorsque l'on passe des *Prosimii* aux *Cercopithecoidea* et aux *Hominoidea* (Rose, 1989).

Tableau IV-16 : Facteurs de corrélation de Pearson entre trois variables de la tête humérale et la largeur intertuberculaire.

Variable	r	r ²	p
INDTET1	0,7	0,4	0,0001
INDTET2	0,6	0,4	0,0001
INDO	0,6	0,3	0,0001

Associée à ce mouvement relatif de rotation des tubercules, la tête humérale devient de plus en plus sphérique. En effet, il y a corrélation entre les variables décrivant la tête humérale et la largeur intertuberculaire (Tableau IV-16).

Les tubercules subissent donc un mouvement circulaire autour de la tête humérale ce qui les rapproche (Figure IV-9) et implique le dégagement de la tête humérale. L'amplitude

importante des mouvements du bras chez les *Hominoidea* est possible grâce à une tête humérale relativement sphérique mais aussi grâce au dégagement de cette dernière par les tubercules.

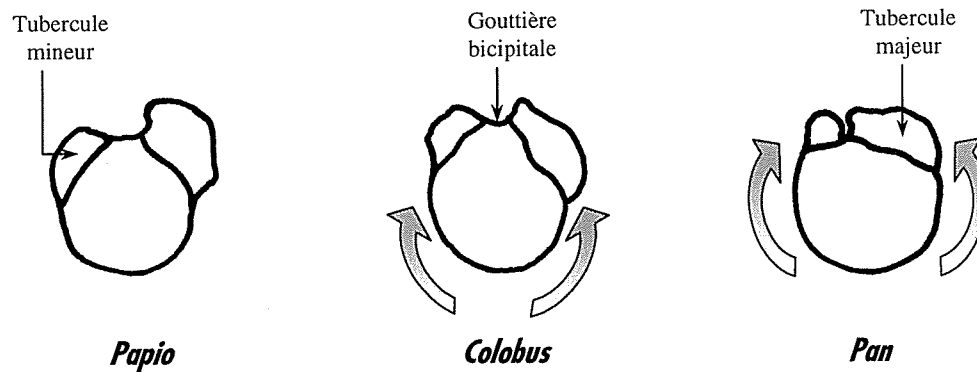


Figure IV-9 : Rotation des tubercules majeur et mineur et dégagement de la tête humérale.

3) La gouttière bicipitale

La gouttière bicipitale est classiquement décrite comme étant plus large chez les *Cercopithecoidea* que chez les *Hominoidea* (Senut, 1981 ; Rose, 1989). En outre, elle est relativement moins profonde chez les primates quadrupèdes (babouins, colobes) et chez l'homme que chez les primates suspenseurs (grands singes, gibbons et atèles) (Senut, 1981).

Tableau IV-17 : Facteurs de corrélation de Pearson entre les variables ci-dessous et la largeur de la gouttière bicipitale.

Variabes	r	r ²	p
INDO	0,6	0,4	0,0001
INDLRGTB	0,7	0,4	0,0001

La largeur de la gouttière bicipitale est positivement corrélée à un certain nombre de structures humérales, dont l'extension de la tête entre les tubercules et la largeur intertuberculaire (Tableau IV-17). Plus ces structures s'agrandissent, plus la gouttière bicipitale s'élargit et réciproquement. Autrement dit, le dégagement de la tête humérale, par la rotation des tubercules vers la face antérieure de l'humérus lors du développement de la suspension et / ou la brachiation, a entraîné une diminution de la largeur de la gouttière bicipitale. Par ailleurs, la surface de l'empreinte de l'insertion du subscapulaire sur le tubercule mineur est, proportionnellement, plus grande chez les gibbons que chez les autres hominoïdes et c'est chez l'homme qu'elle est la plus petite (Larson, 1995). **Or, de cette surface d'insertion dépend la profondeur de la gouttière, car la surface s'accroissant, l'épaisseur du tubercule augmente aussi.**

La morphologie de la gouttière bicipitale chez les *Hominoidea* par rapport à celle des *Cercopithecidae* semble plus répondre à des contraintes évolutives qu'à des contraintes fonctionnelles. La morphologie de la gouttière bicipitale des *Hominoidea* par rapport à celle des *Cercopithecidae* s'explique alors par un rapprochement des deux tubercules par rotation, le long du pourtour de la tête humérale, associé à l'importance du développement de l'insertion du subscapulaire sur le tubercule mineur. Ainsi la morphologie particulière, étroite et relativement peu profonde de cette gouttière chez l'homme en regard des autres *Hominoidea*, trouve ici une explication.

La morphologie de la gouttière bicipitale dépend essentiellement des changements de position des tubercules et du développement du subscapulaire et ne répond pas à un besoin fonctionnel particulier, contrairement à ce qui a été fréquemment avancé (Botez, 1926 ; Ziegler, 1964 ; Senut, 1981). Pour ces auteurs, la profondeur de cette gouttière répond au développement du chef long du biceps brachial. Plus précisément, ce caractère serait caractéristique de la brachiation car il diminuerait les risques de « déraillement » du tendon du biceps et limiterait le jeu que ce dernier pourrait avoir lors des mouvements de balancement du bras (Ziegler, 1964). Ces arguments fonctionnels sont intéressants mais ils n'expliquent pas la morphologie de la gouttière bicipitale. **L'aspect fonctionnel n'est pas la cause de la morphologie de cette gouttière, mais la conséquence.**

4) *Hauteur du tubercule mineur*

La hauteur du tubercule mineur par rapport à la tête humérale est discriminante pour distinguer des ensembles d'individus au sein des *Hominoidea* et *Ateles* lors des ACP (Graphique IV-19 ; Graphique IV-20). Par ailleurs, associé à ces différences de hauteur, ce tubercule présente des variations morphologiques interspécifiques (Senut, 1981) comme nous le verrons. Ces résultats s'opposent à ceux de Rose (1989), pour qui cette structure ne varie pratiquement pas chez les primates tant par la forme que par sa position par rapport à la tête humérale.

Le muscle subscapulaire, qui s'insère sur le tubercule mineur, est un rotateur interne et adducteur important (Chapitre II). Ce muscle présente aussi une fonction, classiquement décrite dans les traités d'anatomie humaine, de stabilisation de l'articulation scapulo-humérale. La morphologie et la position de ce tubercule par rapport à la tête humérale va évidemment avoir une influence sur l'action du subscapulaire et par conséquent sur le contrôle

de l'articulation gléno-humérale. La cohésion de l'ensemble scapula / humérus ne dépend pas uniquement de la morphologie de la tête humérale mais aussi des structures qui l'entourent (Rose, 1989).

Un tubercule mineur haut par rapport à la tête humérale rapproche celui-ci de l'articulation scapulo-humérale. Cela diminue d'autant la longueur du tendon d'insertion du muscle subscapulaire sur le tubercule mineur et permet ainsi à ce muscle d'être plus efficace pour stabiliser l'articulation gléno-humérale car elle est alors nécessairement moins lâche.

Cette articulation se doit d'être mécaniquement stable lors des déplacements quadrupèdes car elle appartient à la chaîne articulaire du membre supérieur sur lequel une partie du poids du corps est transmis. **La position haute du tubercule mineur peut donc être considérée comme étant un facteur supplémentaire de stabilité de l'articulation gléno-humérale, donc de l'épaule chez les singes quadrupèdes tels que les *Cercopithecidae*.**

Chez les grands singes le contrôle de l'articulation gléno-humérale est différent car la scapula est dorsale. Par ailleurs, des déplacements arboricoles variés nécessitent que cette articulation puisse réaliser une grande variété de mouvements, ce qui entraîne une moindre cohésion de l'ensemble scapula / humérus. Chez *Hylobates* cet ensemble est considéré comme présentant une faible cohésion, entraînant à l'instar des autres *Hominoidea*, une épaule moins stable que celle des primates quadrupèdes. La structure de l'extrémité proximale de l'humérus, notamment celle du tubercule mineur, montre que l'articulation gléno-humérale est plus stable, plus « cohésive » chez les gibbons que chez les grands singes. En effet, la brachiation nécessite un humérus capable de réaliser des mouvements de rotation importants autour de son axe, mais l'articulation gléno-humérale doit présenter, au contraire, peu de jeu. La chaîne articulaire constituée par les membres supérieurs doit être stable afin que le mouvement de pendule se réalise dans les meilleures conditions (Chapitre III ; Fleagle, 1974). Ainsi, la position haute de ce tubercule par rapport à la tête humérale chez les gibbons, associée à d'autres critères ostéologiques (morphologie de la clavicule), permet à l'épaule de renforcer sa solidité, son aspect compact, tout en permettant des mouvements de rotation importants de la tête humérale autour du grand axe de l'humérus dans la cavité glénoïdale. Les gibbons et les gorilles présentent les tubercules mineurs les plus volumineux au sein des primates. Cependant, les gorilles ne présentent pas un tubercule mineur qui soit

particulièrement haut par rapport à la tête humérale. La hauteur étonnante du tubercule mineur chez *Hylobates* semble être plutôt due à une surélévation de ce tubercule qu'à une taille importante.

5) Orientation de l'empreinte du subscapulaire par rapport à la diaphyse humérale

L'insertion du subscapulaire sur le tubercule mineur crée une surface longue, étroite et oblique par rapport à la diaphyse humérale chez les *Hominoidea* alors que sa morphologie est beaucoup moins bien définie chez les *Cercopithecoidea*. Elle présente fréquemment une morphologie « en marche » (Figure IV-10), une partie étant perpendiculaire au grand axe de la diaphyse humérale alors que l'autre est plutôt parallèle à ce grand axe. La morphologie du tubercule mineur n'est donc pas identique entre les primates à scapula dorsale et ceux à scapula latérale.

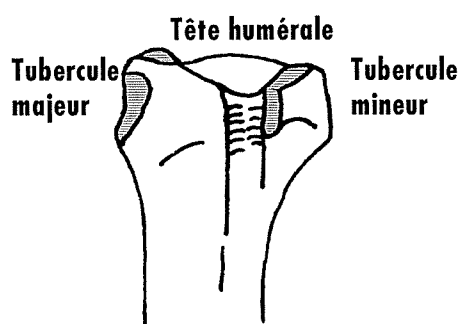


Figure IV-10 : Morphologie de l'empreinte du subscapulaire sur le tubercule mineur chez les *Cercopithecoidea*.

Au sein des *Hominoidea* et des *Ateles*, l'orientation de l'empreinte de l'insertion du subscapulaire est relativement constante. Seul l'homme présente une orientation différente de cette empreinte par rapport au grand axe de la diaphyse humérale. Cette empreinte est beaucoup plus proche du grand axe de l'humérus chez les grands singes, les gibbons et les atèles que chez l'homme (Figure IV-11, test-t et anova). L'orientation particulière de l'empreinte du subscapulaire observée chez l'homme, s'explique sans doute par la position bras pendant qui caractérise ce dernier, associée à l'orientation moins crâniale de la cavité glénoïdale de la scapula. En outre, d'après Larson (1995), la morphologie longue et étroite de l'empreinte d'insertion du subscapulaire sur le tubercule, caractéristique des *Hominoidea*, permet d'atteindre un haut degré de distinction entre les différentes régions du subscapulaire, ce qui entraînerait une plus grande mobilité de la tête humérale (Larson, 1995).

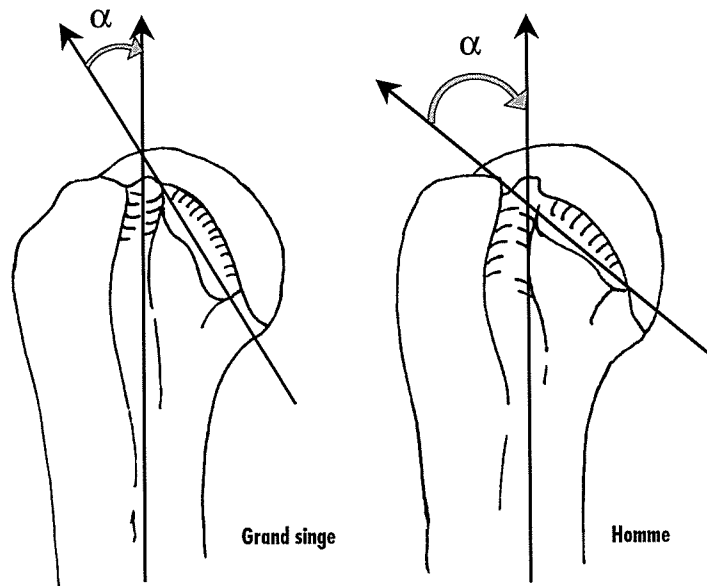


Figure IV-11 : Orientation de l'empreinte du subscapulaire par rapport au grand axe de la diaphyse humérale, grands singes à gauche et homme à droite. Noter que α homme > α grands singes

La différence d'angulation entre les hommes et les autres *Hominoidea* reflète alors un recrutement différent de chaque partie du subscapulaire, entre un individu bipède à membres supérieurs uniquement manipulateurs servant à la locomotion suspendue.

La morphologie « en marche » de l'empreinte de l'insertion du subscapulaire chez les *Cercopithecidae* s'explique certainement aussi par une différence de recrutement des différentes parties du subscapulaire.

Chez les primates quadrupèdes tels que les *Cercopithecidae*, la scapula est latérale par rapport au thorax et pratiquement au-dessus de l'humérus lors de la progression quadrupède. Dans ce cas de figure, seule la partie inférieure du subscapulaire présente un bras de levier efficace, contrairement à la partie supérieure qui n'a alors qu'une fonction limitée. Ainsi, lors des déplacements quadrupèdes, seule la partie inférieure du subscapulaire est primordiale. En outre, la partie inférieure du subscapulaire autorise uniquement les mouvements de rotation de l'humérus sur son axe, mais ne permet pas les mouvements d'adduction (Larson et *al.*, 1986 ; Chapitre II). Lorsque le bras s'élève, la scapula pivote selon un axe horizontal, et ainsi la partie inférieure du subscapulaire perd sa position mécaniquement favorable, aux dépens des

faisceaux supérieurs. Ces derniers sont indispensables pour réaliser l'adduction, contrairement aux faisceaux inférieurs (Chapitre II ; Larson et *al.*, 1986).

6) *Hauteur du tubercule majeur*

La position du tubercule majeur, par rapport à la tête humérale, présente les caractéristiques suivantes :

*Cercopithecidae*⁷

- tubercule majeur au-dessus de la tête humérale
- corrélation positive ($r = 0,48$; $p = 0,0001$) entre la hauteur du tubercule majeur et la morphologie de la tête humérale en vue supérieure (variable INDDET1).

Hominoidea

- tubercule majeur au-dessous de la tête humérale
- corrélation négative ($r = -0,57$; $p = 0,0001$) entre la hauteur du tubercule majeur et la morphologie de la tête humérale en vue supérieure (variable INDDET1).

La corrélation entre la hauteur du tubercule majeur et la morphologie de la tête humérale montre des relations différentes entre ces deux structures chez les *Cercopithecidae* et les *Hominoidea*. En effet, chez les *Cercopithecidae* plus la tête humérale s'allonge antéro-postérieurement et plus le tubercule majeur s'élève par rapport à la tête humérale. Au contraire, chez les *Hominoidea* plus la tête humérale s'allonge et plus le tubercule majeur descend par rapport à la tête humérale.

L'allongement antéro-postérieur de la tête humérale augmente la stabilité de l'articulation scapulo-humérale, donc de l'épaule, lors des déplacements quadrupèdes (Rose, 1989). De même l'élévation du tubercule majeur par rapport à la tête humérale participe à la stabilisation de l'articulation scapulo-humérale en limitant les mouvements possibles de la tête humérale dans la cavité glénoïdale, notamment lors des déplacements quadrupèdes (Rose, 1989 ; Larson et *al.*, 1989, 1992).

Chez les *Hominoidea* la relation inverse qui existe entre la hauteur du tubercule majeur et l'allongement du diamètre antéro-postérieur par rapport au diamètre médio-latéral est plus délicate à interpréter. Lors des mouvements d'élévation du bras chez l'homme, le tubercule majeur passe sous la voûte acromio-coracoïdienne et n'est donc pas responsable de l'arrêt de

⁷Les *Cercopithecidae* sont représentés, dans l'échantillon, par *Papio*, *Colobus* et *Procolobus*.

l'élévation du bras dans l'articulation gléno-humérale (Gagey, 1985). Cette voûte, matérialisée par le ligament acromio-coracoïdien, n'existe que chez les *Hominoidea* (Ciochon et al., 1977). La hauteur du tubercule majeur ne peut pas aller au-delà d'une certaine hauteur, chez les hominoïdes, du fait de la présence du ligament acromio-coracoïdien.

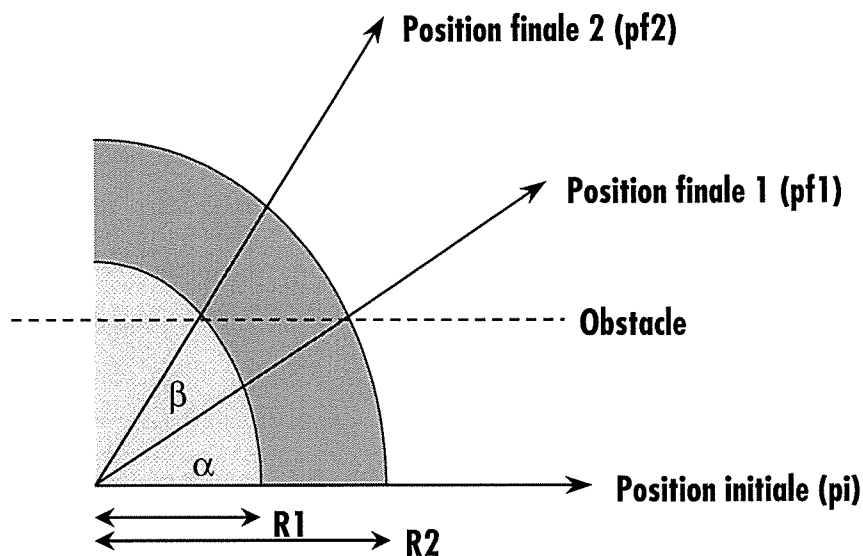


Figure IV-12 : Différence angulaire entre deux positions pour des rayons différents, α = angle entre pi et $pf1$ et β = angle entre pi et $pf2$, $R1 > R2$ et $\alpha < \beta$

En outre, une augmentation du diamètre antéro-postérieur conduit à un éloignement de la trajectoire du tubercule majeur par rapport au centre de rotation de la tête humérale. Pour une même hauteur du tubercule majeur par rapport à la tête humérale, l'allongement du diamètre antéro-postérieur de cette dernière entraîne :

- ◆ Une plus grande probabilité, pour le tubercule majeur de buter contre la voûte acromio-coracoïdienne lors de l'élévation du bras.
- ◆ Une plus faible amplitude de la rotation de la tête humérale dans la cavité glénoïdale. En effet, lors de l'élévation du bras, l'angle parcouru, avant d'être bloqué par la glène de la cavité glénoïdale, sera plus court⁸ (Figure IV-12). Cela est confirmé par la position basse du tubercule majeur chez les atèles et les orangs-outans, associée à un diamètre antéro-postérieur bien plus long que chez les grands singes africains.

Il est donc nécessaire, chez les *Hominoidea*, que le tubercule majeur descende par rapport à la tête humérale lorsque cette dernière s'allonge antéro-postérieurement.

⁸Ce n'est pas le contact glène / tubercule majeur qui stoppe le mouvement d'élévation du bras dans l'articulation gléno-humérale, mais la tension du ligament gléno-huméral inférieur (Gagey, 1985). Dans la cas de notre hypothèse, le ligament gléno-huméral inférieur doit être plus court et donc se mettre en tension plus rapidement. Quoiqu'il en soit, l'amplitude de la rotation est diminuée.

Effectivement, ce sont les primates présentant les têtes humérales les plus courtes antéro-postérieurement (gorille, chimpanzé et gibbon) qui possèdent les tubercules majeurs les plus hauts par rapport à la tête humérale au sein des *Hominoidea* et *Ateles*.

Au contraire, chez les *Cercopithecidae*, le ligament acromio-coracoïdien n'existe pas et ainsi le tubercule majeur ne peut être bloqué quelle que soit sa hauteur par rapport à la tête humérale lors des mouvements d'élévation du bras. Par ailleurs, l'étroitesse de la cavité glénoïdale des *Cercopithecidae* (Chapitre V) permet de limiter les contacts glène / tubercule majeur. Mais les amplitudes des mouvements d'élévation du bras sont plus faibles chez les *Cercopithecidae* que chez les *Hominoidea* (Chapitre II ; Hill, 1970). Cependant, *Ateles* ne possède pas cette voûte (Ciochon et al., 1977) et le tubercule majeur est très bas par rapport à la tête humérale. Il existe donc d'autres facteurs qui interviennent dans la position du tubercule majeur.

4 . CONCLUSION

A . ANALYSE EN COMPOSANTES PRINCIPALES

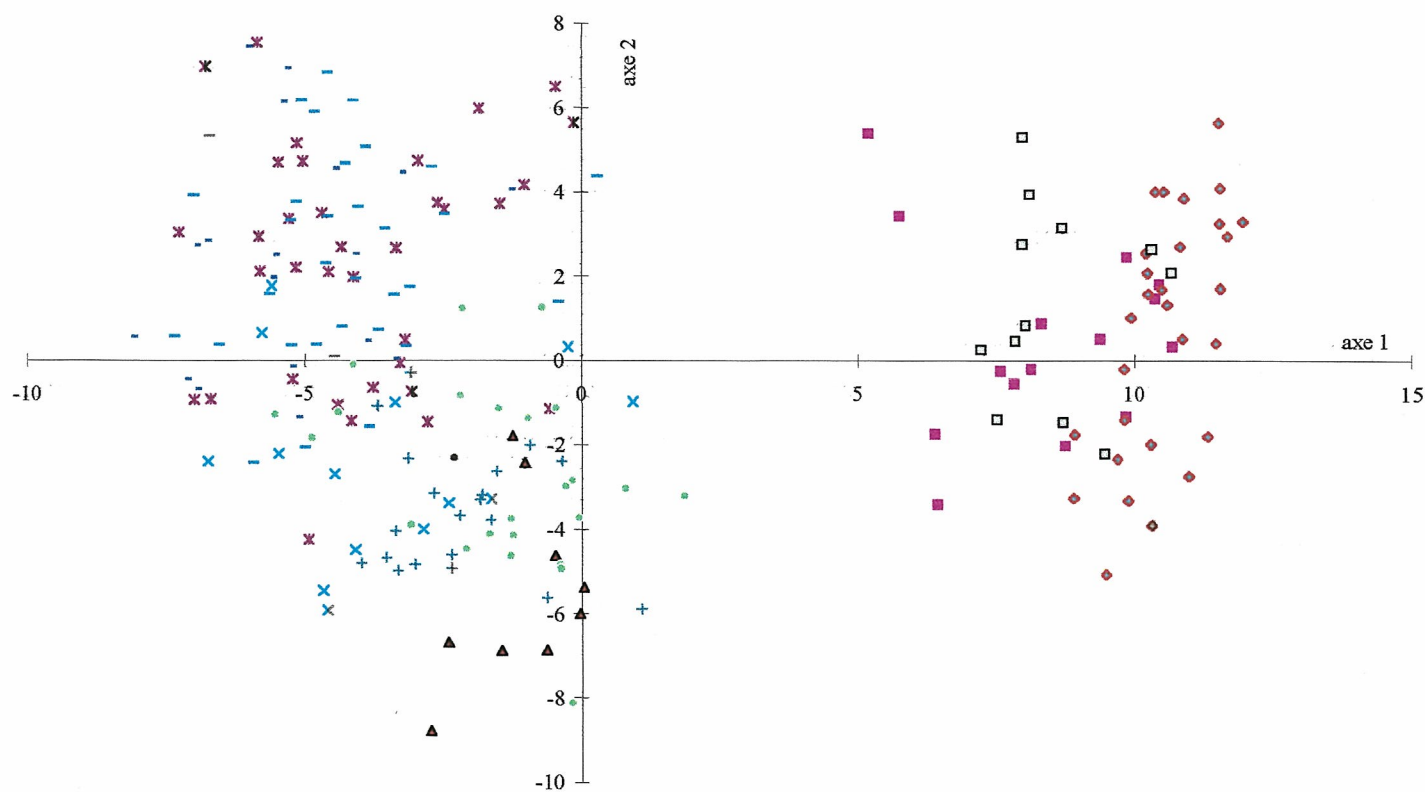
1) *Sur toutes les espèces*

L'analyse en composantes principales sur toutes les espèces étudiées dans ce travail met en évidence deux groupes (Graphique IV-17 ; Graphique IV-18) :

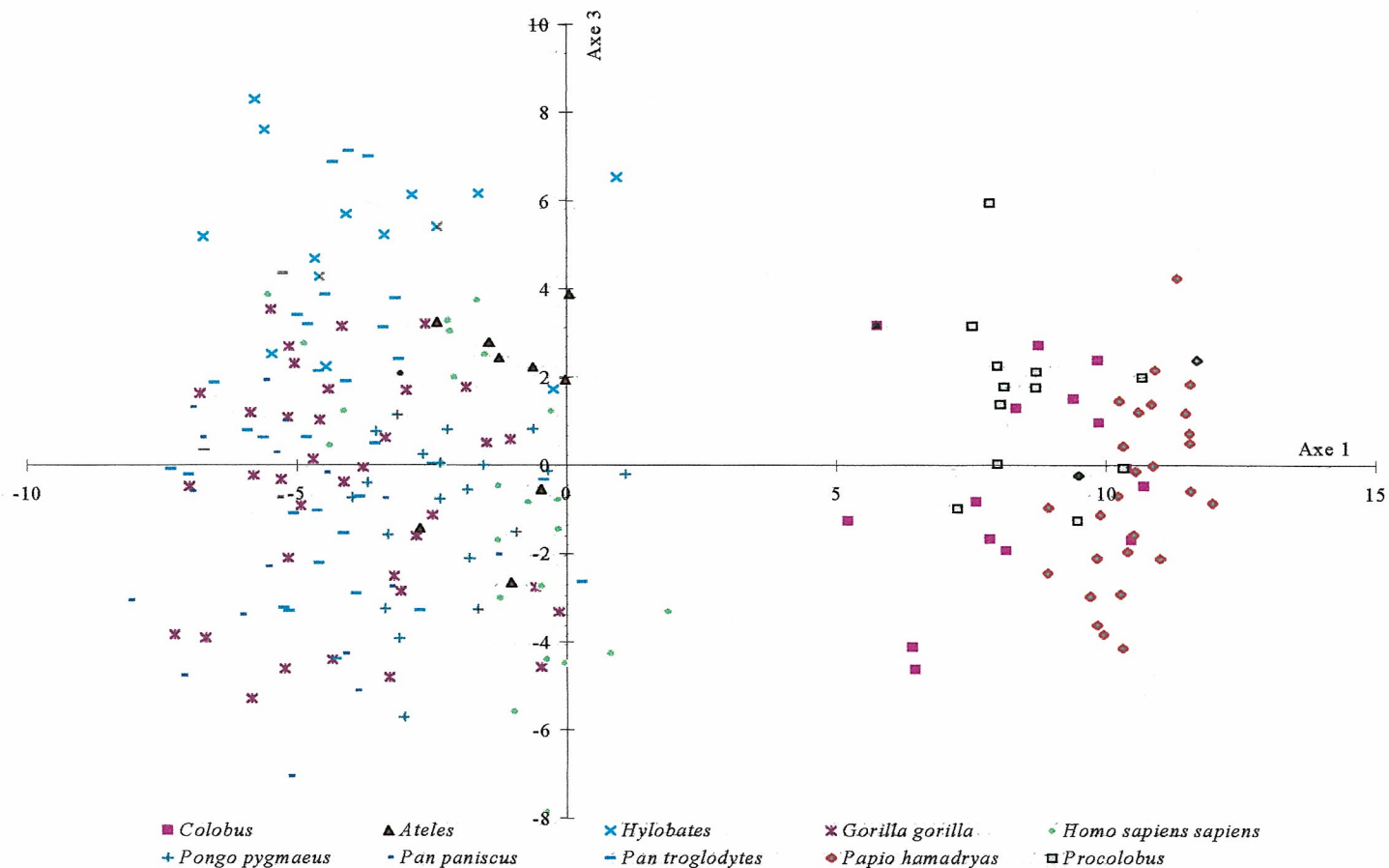
- 1°) Les singes quadrupèdes, arboricoles ou non (*Cercopithecidae*).
- 2°) Les singes non quadrupèdes et l'homme (*Hominoidea* et *Ateles*).

La distinction entre ces deux groupes se fait essentiellement sur trois critères :

- 1°) La divergence entre les tubercules majeur et mineur, représentée par l'axe 1. En effet, les variables qui représentent au mieux ce premier axe, sont respectivement la largeur intertuberculaire et la largeur de la gouttière bicipitale (Annexe II). Ce premier axe représente 45% de la variance totale.
- 2°) La taille plus ou moins importante du tubercule majeur, représenté par l'axe 2 qui correspond à 14% de la variance totale.
- 3°) La relation entre les diamètres médio-latéral et proximo-distal de la tête humérale, représentée par l'axe 3, qui correspond à 10% de la variance totale.

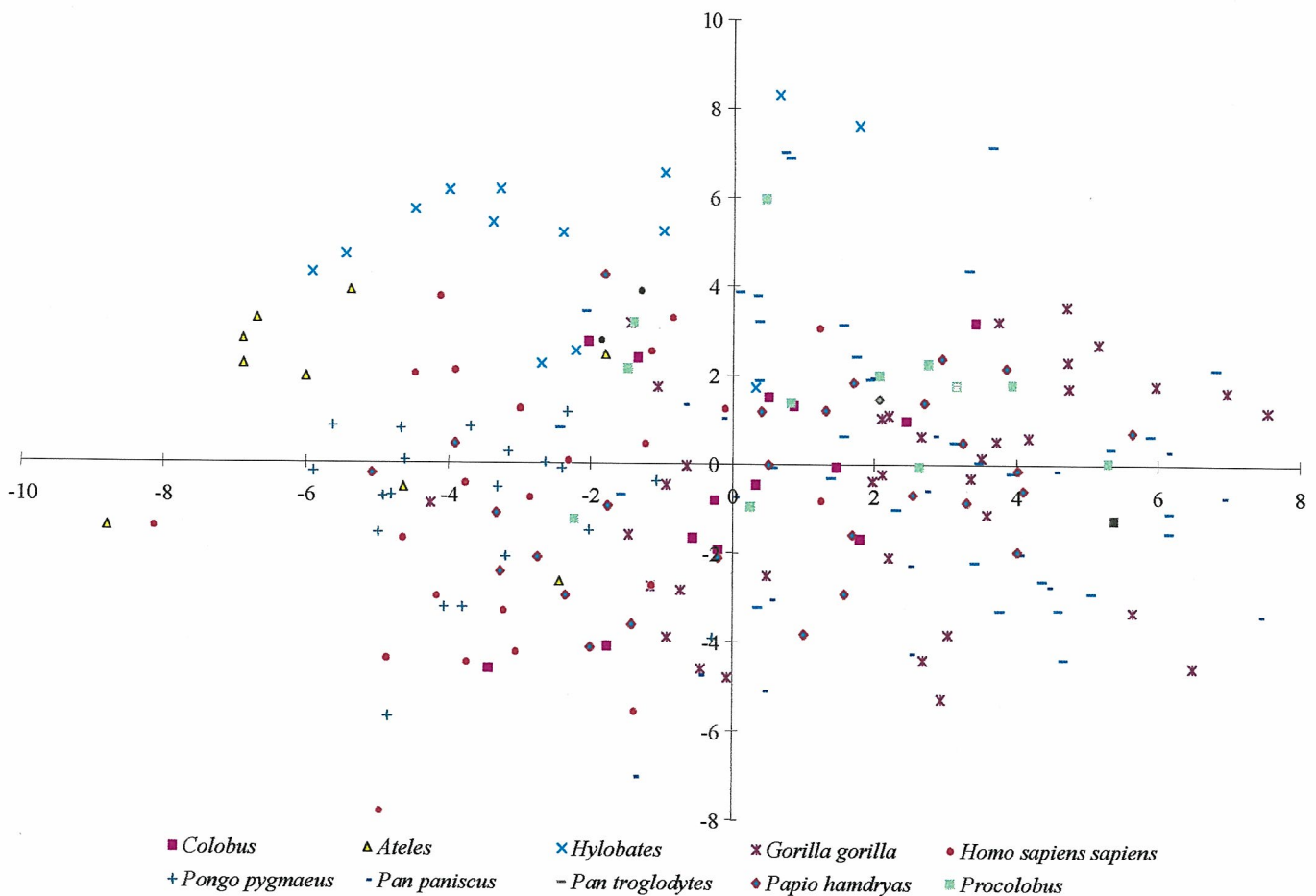


■ *Colobus* ▲ *Ateles* × *Hylobates* ✱ *Gorilla gorilla* ● *Homo sapiens sapiens*
+ *Pongo pygmaeus* - *Pan paniscus* - *Pan troglodytes* ◆ *Papio hamadryas* □ *Procolobus*



■ *Colobus* ▲ *Ateles* × *Hylobates* ✱ *Gorilla gorilla* ● *Homo sapiens sapiens*
+ *Pongo pygmaeus* - *Pan paniscus* - *Pan troglodytes* ◆ *Papio hamadryas* □ *Procolobus*

Graphique IV-17 : ACP avec les variables décrivant l'extrémité proximale de l'humérus, projection sur les axes 1 et 2 en haut et sur les axes 1 et 3 en bas.



Graphique IV-18 : ACP avec les variables décrivant l'extrémité proximale de l'humérus, projection sur les axes 2 et 3

Les projections dans les plans formés par les axes 1 et 3 et par les axes 2 et 3 n'apportent pas d'informations supplémentaires.

La distinction des primates à locomotion quadrupède de ceux pratiquant d'autres modes locomoteurs, ainsi que le nombre important de variables corrélées entre elles, montrent que chacun de ces deux grands groupes de primates (*Hominoidea* et *Ateles* d'une part et *Cercopithecidae* de l'autre) est caractérisé par sa propre unité morphologique humérale.

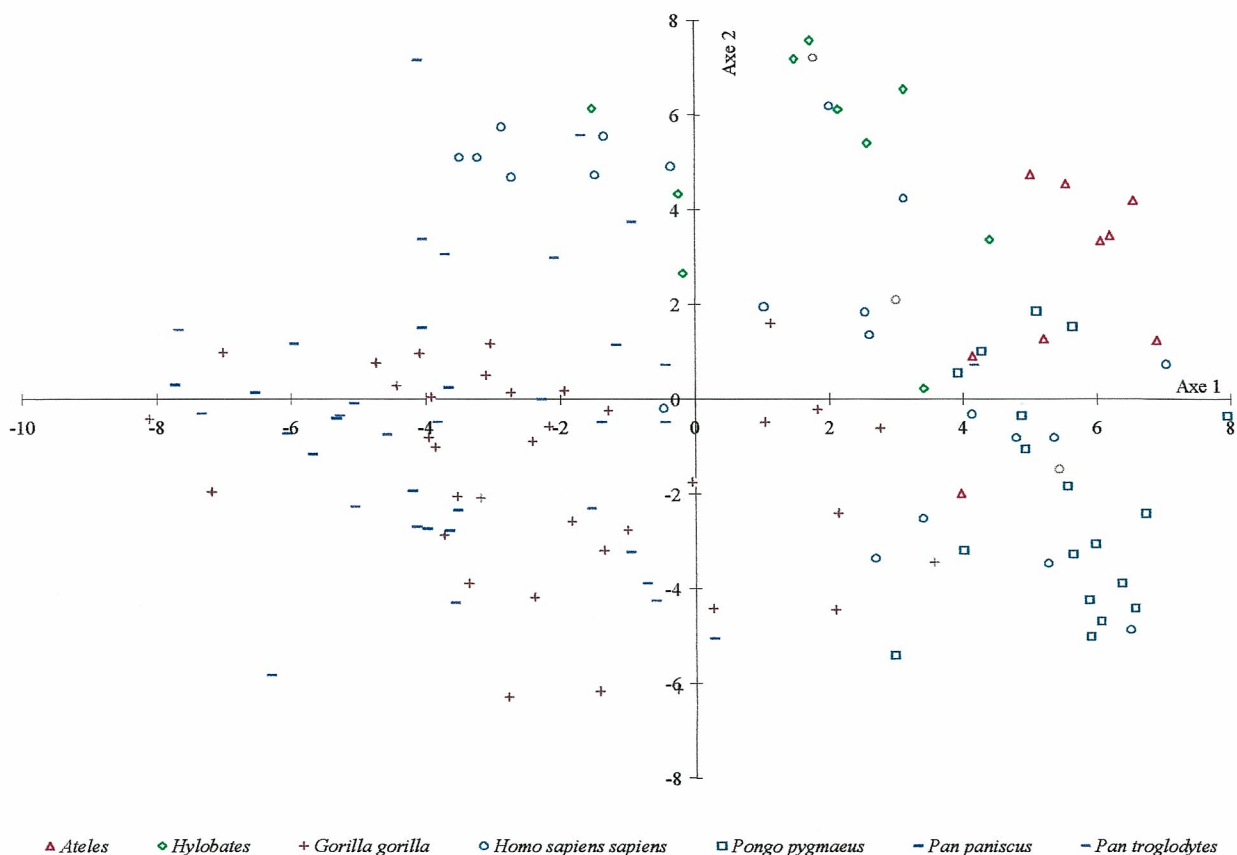
Ces unités reflètent des architectures de l'épaule très différentes. En effet, les *Hominoidea* et *Ateles* présentent une scapula disposée dorsalement par rapport au thorax alors que les *Cercopithecidae* sont caractérisés par une scapula latérale au repos. Cependant, comme nous le verrons, au sein de chacun de ces deux groupes il n'existe pratiquement pas de corrélations entre les différentes structures humérales. Autrement dit, les deux unités

morphologiques humérales définies plus haut se révèlent hétérogènes dès qu'elles sont étudiées plus précisément.

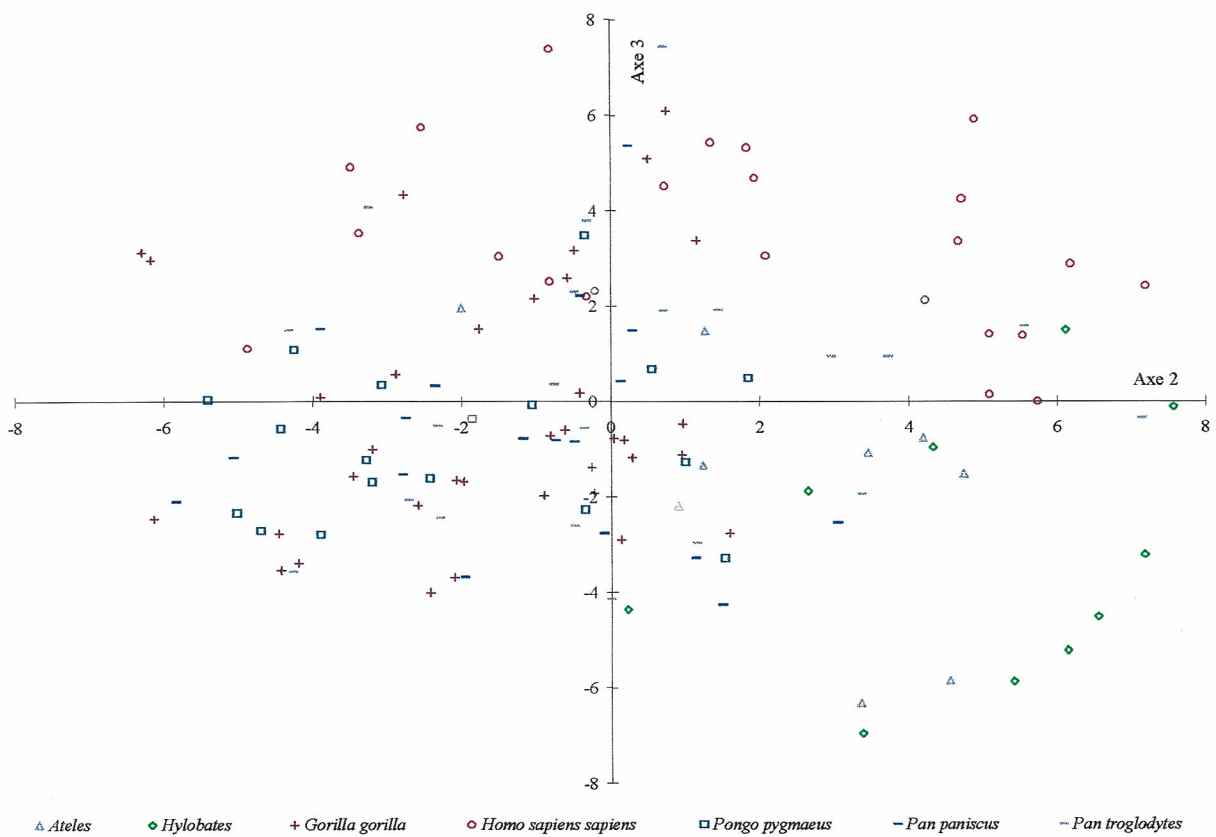
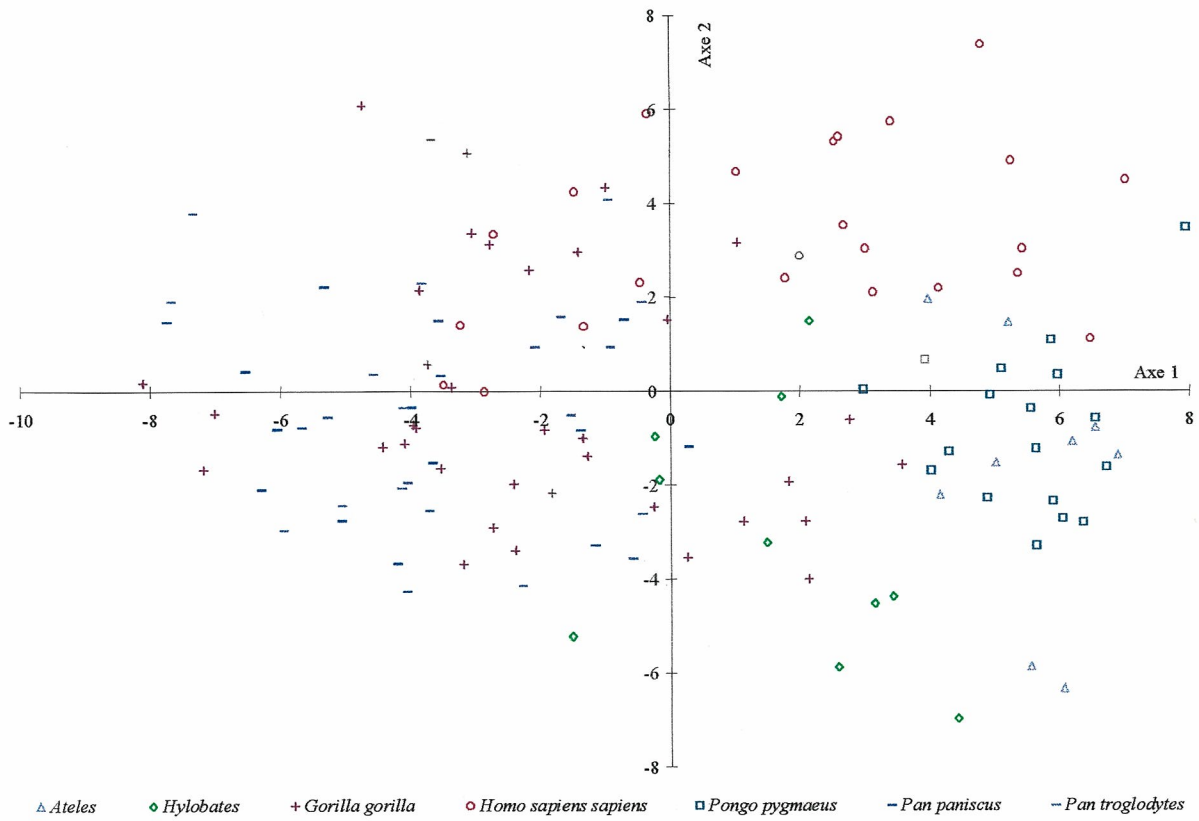
2) Sur les Hominoidea et Ateles

L'ACP (Graphique IV-19) réalisée sur ces individus montre que l'extrémité proximale de l'humérus des grands singes africains est différente de celles de l'homme, des gibbons, des orangs-outans et des atèles. Les orangs-outans et les gibbons sont nettement distincts et les atèles réalisent la jonction entre ces deux groupes. L'homme, quant à lui, s'étend sur l'ensemble du nuage de points formé par les gibbons, les atèles et les orangs-outans.

L'analyse multivariée montre que l'extrémité proximale des humérus de primates pratiquant le knuckle walking (grands singes africains) est différente de celle des autres hominoïdes et des atèles.



Graphique IV-19 : ACP des extrémités proximales d'humérus d'hominoïdes et d'atèles. Projection sur les axes 1 et 2.



Graphique IV-20 : ACP des extrémités proximales d'humérus d'hominoïdes et d'atèles. Projection sur les axes 1 et 3 en haut et sur les axes 2 et 3.

Ainsi, les grands singes africains sont caractérisés par :

- ◆ Une tête humérale présentant un plus faible développement antéro-postérieur (axe 1)
- ◆ Un tubercule mineur plus bas que chez les autres primates (axe 2).

En effet, l'axe 1, qui représente environ 25% de la variance totale, est essentiellement lié à la morphologie de la tête humérale, et plus particulièrement à celle en vue supérieure, alors que l'axe 2, qui représente 18,1%, est surtout lié à la hauteur du tubercule mineur.

Les gibbons se différencient :

- ◆ Des orangs-outans, par un moindre développement antéro-postérieur de la tête humérale et par la hauteur du petit tubercule.
- ◆ Des grands singes africains, par la hauteur du tubercule mineur qui est beaucoup plus haute chez les gibbons que chez les grands singes africains.

L'homme est caractérisé par un nuage de points présentant une très grande inertie, reflétant la très grande variabilité de notre espèce.

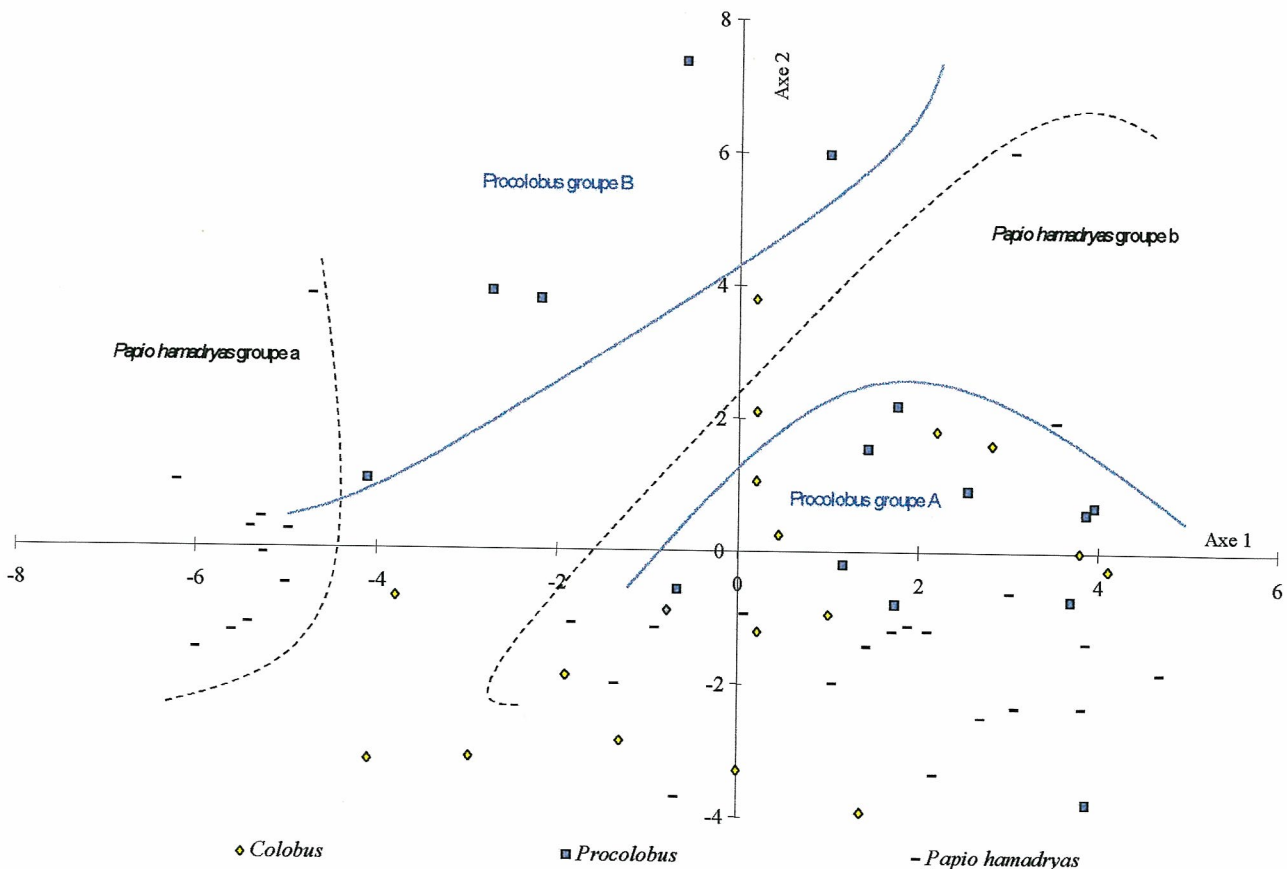
Les variables au sein de l'ensemble hominoïdes et atèles ne sont quasiment pas corrélées entre elles. Il existe donc une hétérogénéité de l'architecture de la tête humérale dans ce groupe. Cette hétérogénéité se retrouve aussi bien au sein des grands singes seuls, que chez les deux espèces de chimpanzés considérées ensemble (Annexe II). Autrement dit, il n'y a pas d'unité morphologique humérale des grands singes, ni même des chimpanzés. Au contraire, chacune des espèces de grand singe étudiée isolément présente un nombre relativement important de corrélations entre les structures humérales, mais elles sont différentes selon les espèces. La tête humérale des bonobos n'est donc pas identique à celle des chimpanzés communs. Les différences entre les deux espèces de chimpanzés se retrouvent aussi sur la clavicule, comme nous l'avons vu. Au contraire, l'échantillon d'*Hylobates* est beaucoup moins hétérogène que celui des chimpanzés ou des grands singes. En effet, ce genre possède, avec l'homme, le plus grand nombre de corrélations entre les différentes structures humérales. Or, l'échantillon de gibbons étudié comprend deux espèces, il existe donc une unité morphologique humérale gibbon, alors qu'il n'existe pas d'unité morphologique chimpanzé.

Nous venons de voir que les deux primates, au sein des *Hominoidea*, qui présentent le plus grand nombre de corrélations entre les variables sont les gibbons et l'homme. Ce sont aussi les primates dont la locomotion est la plus spécialisée, imposant une architecture très précise de l'épaule.

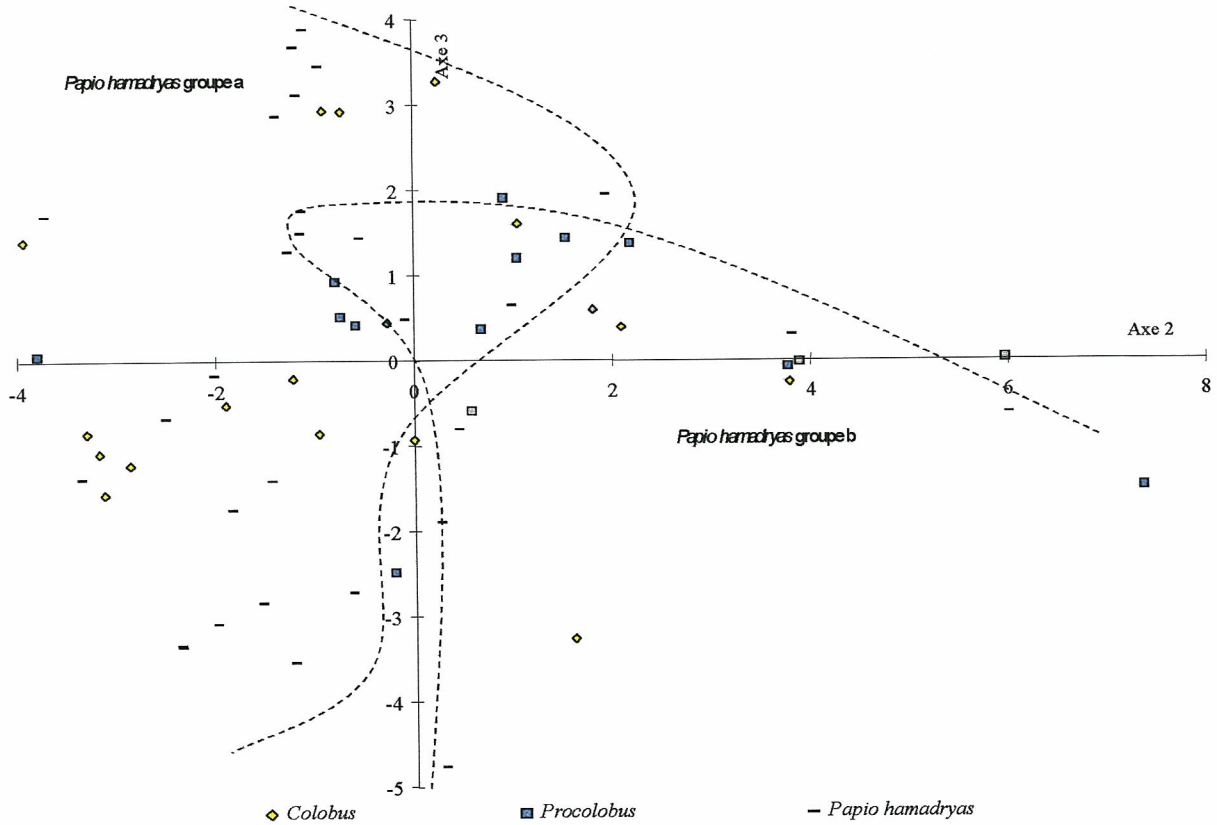
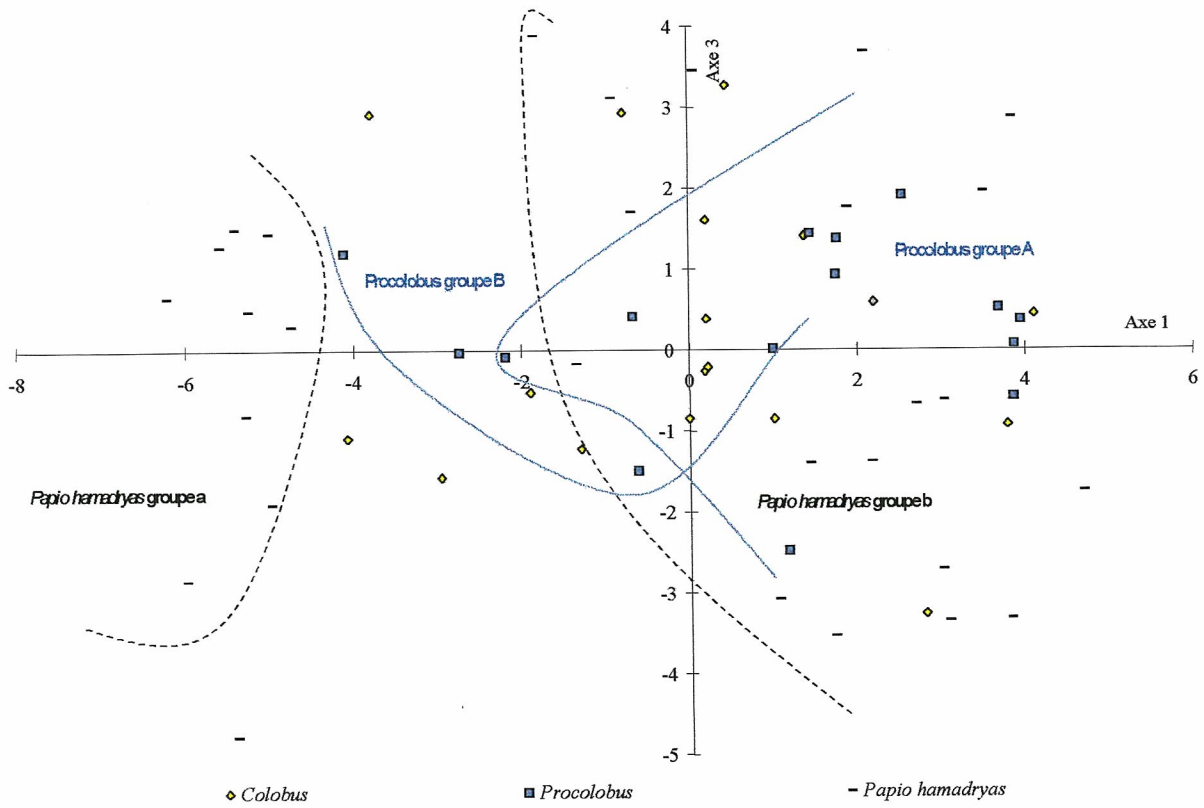
3) Sur *Colobus*, *Procolobus* et *Papio*

L'analyse multivariée (Graphique IV-21 ; Graphique IV-22) ne met pas en évidence des groupes d'individus nettement distincts car :

- ◆ Les nuages de points relatifs à chacun des genres présentent une inertie importante qui s'explique certainement par le fait que chaque genre présent dans cette étude contient au moins deux espèces.
- ◆ Chaque nuage de points recouvre pratiquement totalement les deux autres.



Graphique IV-21 : ACP sur les extrémités proximales d'humérus chez *Colobus*, *Procolobus* et *Papio hamadryas*, projection sur les axes 1 et 2. Les pointillés délimitent les deux ensembles de *Papio* et les lignes pleines les deux ensembles de *Procolobus*



Graphique IV-22 : ACP sur les extrémités proximales d'humérus chez *Colobus*, *Procolobus* et *Papio hamadryas*, projection sur les axes 1 et 3 en haut et sur les axes 2 et 3 en bas. Les pointillés délimitent les deux ensembles de *Papio* et les lignes pleines les deux ensembles de *Procolobus*.

Les nuages de points représentant les babouins et les procolobes se subdivisent chacun en deux groupes distincts, alors que les colobes sont beaucoup plus homogènes (Graphique IV-21 ; Graphique IV-22).

Les deux groupes de babouins se différencient selon l'axe 1, qui représente la taille du tubercule mineur, et traduit 32% de la variance totale. L'inertie des nuages de points entre ces deux groupes n'est pas identique (Graphique IV-21 ; Graphique IV-22). Le nuage de points représentant le groupe de babouins, caractérisé par les plus petits tubercules mineurs (groupe a sur Graphique IV-21 et Graphique IV-22), est beaucoup plus homogène quant à la répartition des individus que l'autre groupe caractérisé par des tubercules mineurs plus grands (groupe b). Par ailleurs, ces deux groupes restent bien différenciés sur les trois premiers plans de projection de l'ACP qui représente 65% de la variance totale.

Chaque ensemble de babouins est constitué indifféremment d'individus captifs et sauvages, de mâles et de femelles. Cette différenciation ne reflète donc pas un dimorphisme sexuel ni une pathologie liée à la captivité, mais un dimorphisme de population, voire spécifique. L'existence de ces deux grandes morphologies humérales au sein des babouins est d'autant plus étrange qu'il n'a pas été observé de différence aussi importante sur la clavicule (Chapitre III). Cela signifie alors que les morphologies humérale et claviculaire ne sont pas totalement dépendantes les unes des autres. En d'autres termes, à l'intérieur du complexe de l'épaule, chaque structure osseuse présente une relative indépendance qui permet à chacune d'elles de répondre au mieux aux contraintes qu'elle subit.

L'existence de deux grands types de morphologie humérale apporte des informations supplémentaires au débat sur la notion d'espèce au sein du genre *Papio*. En effet, ce taxon présente un problème systématique important (Jolly, 1993), et certains auteurs (Groves, 1991, 1993 a) regroupent tous les *Papio* en une seule espèce : *Papio hamadryas*, alors que d'autres les scindent en plusieurs espèces (Hill, 1970 ; Napier, 1981). Les résultats de l'ACP ne vont pas dans le sens d'une espèce unique de *Papio*, bien que les définitions d'espèces ne soient pas basées uniquement sur l'anatomie. Il serait nécessaire de poursuivre cette étude sur un nombre important d'humérus provenant de localités distinctes afin de séparer les variations de populations des variations spécifiques. Il faut, cependant, souligner que dans le cadre d'une

étude paléontologique, une différence anatomique aussi nette permettrait de définir deux espèces.

Les procolobes présentent deux groupes qui se distinguent par leur répartition selon l'axe 1, donc d'après la hauteur du tubercule mineur comme chez les babouins, mais surtout selon l'axe 2. Cet axe, qui traduit 21% de la variance totale, représente essentiellement le rapport entre la hauteur proximo-distale et le diamètre médio-latéral. Le groupe constitué par la majorité des procolobes (groupe B) est caractérisé par des tubercules mineurs de relativement grande taille, associés à des têtes humérales aplaties proximo-distalement en regard du diamètre médio-latéral. Les autres procolobes, le groupe A, se distinguent par des tubercules mineurs plus petits, mais surtout par des têtes humérales beaucoup moins aplaties proximo-distalement. Chez les procolobes les deux ensembles ne sont distincts que sur deux des trois premiers plans (Graphique IV-21 ; Graphique IV-22), contrairement aux babouins.

La différenciation de deux groupes chez les procolobes ne répond pas aux mêmes critères que les babouins. En effet, les deux ensembles de procolobes comprennent des mâles et des femelles ainsi que des individus provenant des deux espèces étudiées (*Procolobus verus* et *Procolobus badius*). Le groupe A ne contient que des individus issus de captivité, contrairement au groupe B constitué à la fois d'individus captifs et sauvages. Il existerait donc des différences entre individus captifs et sauvages, mais il faudrait augmenter l'échantillon pour valider cette hypothèse.

Il existe moins de différences morphologiques de la partie proximale de l'humérus dans l'ensemble formé par *Papio*, *Colobus* et *Procolobus* que dans celui formé par les *Hominoidea* et *Ateles*. Cela reflète certainement au sein des *Cercopithecidae* une plus faible variabilité fonctionnelle que chez les *Hominoidea* et *Ateles*. Chez les derniers, le passage à une bipédie stricte (*Homo*), à une locomotion suspendue associée, soit à une quadrupédie (*Pan*, *Gorilla*, *Pongo* et *Ateles*), soit à une bipédie (*Hylobates*) a engendré une plus grande variabilité de morphologies humérales que chez les primates strictement quadrupèdes arboricoles ou non. Cependant, l'analyse des corrélations chez les primates quadrupèdes montre que ces dernières sont pratiquement aussi inexistantes que chez *Hominoidea* et *Ateles*. Il existe donc une hétérogénéité au sein de l'ensemble procolobes, colobes et babouins qui se

traduit par des corrélations spécifiques à chaque genre entre les différentes structures humérales.

B. CONCLUSION

La morphologie de l'extrémité proximale de l'humérus des primates actuels permet de distinguer ceux à scapula latérale de ceux à scapula dorsale.

Les primates pratiquant la locomotion suspendue sont classiquement décrits comme présentant une morphologie humérale permettant la constitution d'une épaule plus mobile et moins stable que celle des primates quadrupèdes. Ce travail a montré que cette distinction est trop catégorique. Les têtes humérales, en particulier, ont des morphologies spécifiques qui répondent à des contraintes précises sur l'articulation gléno-humérale. Elle n'est réellement sphérique que chez les atèles et les orangs-outans, ce qui est lié à une composante importante de grimper le long d'une structure verticale dans leur répertoire locomoteur. La tête humérale des autres *Hominoidea* n'est pas sphérique, mais raccourcie antéro-postérieurement. Cela correspond à une adaptation à la locomotion suspendue et au knuckle walking.

L'étude que nous venons de réaliser montre, qu'au sein de chacun de ces deux groupes mis en évidence par l'ACP, il existe une hétérogénéité importante, visualisée par l'étude des corrélations. En effet, il n'existe pratiquement pas de relations entre les structures humérales au sein des *Hominoidea* qui n'apparaissent qu'au niveau du genre *Hylobates* et, le plus souvent, au niveau de l'espèce. Il n'existe pas de schéma morphologique de l'humérus dans le genre *Pan*, mais un schéma différent pour chacune des deux espèces.

Pour certaines variables de l'extrémité proximale de l'humérus, les bonobos sont différents des chimpanzés communs. Par ailleurs, nous avons vu, que les clavicules de ces deux espèces ne sont pas identiques, et nous verrons que la scapula présente aussi des différences importantes. L'épaule des bonobos n'est donc pas identique à celle des chimpanzés communs (Roberts, 1974 ; McHenry et al., 1981).

Les différences observées entre les deux espèces de chimpanzés reflètent leurs divergences locomotrices. Certains caractères des bonobos, notamment la position de la tubérosité deltoïdienne, traduisent un déplacement quadrupède plus fréquent. En effet, le bonobo utilise beaucoup plus souvent les déplacements quadrupèdes que le chimpanzé

commun (Dorran, 1993). Par ailleurs, les bonobos sont plus souvent au sol que les chimpanzés communs, à tel point qu'ils font parfois leur nid au sol, ce que ne fait jamais le chimpanzé commun (McHenry et *al.*, 1981).

CHAPITRE V : LA SCAPULA

Des os de l'épaule, c'est la scapula qui a été la plus étudiée (Ashton et *al.* 1964, 1965 ; Hrdlicka, 1942 ; Larson, 1995 ; Ranke, 1904 ; Taylor, 1995, 1997 a & b ; Schultz, 1930, 1934 ; Vallois, 1925, 1932). Sa morphologie, très stable au sein de chaque espèce, associée à une variabilité inter-spécifique importante, explique aisément cet état de fait. De surcroît, c'est l'os de l'épaule qui présente le plus d'insertions musculaires. Son importance dans le fonctionnement des membres supérieurs est « évidente ».

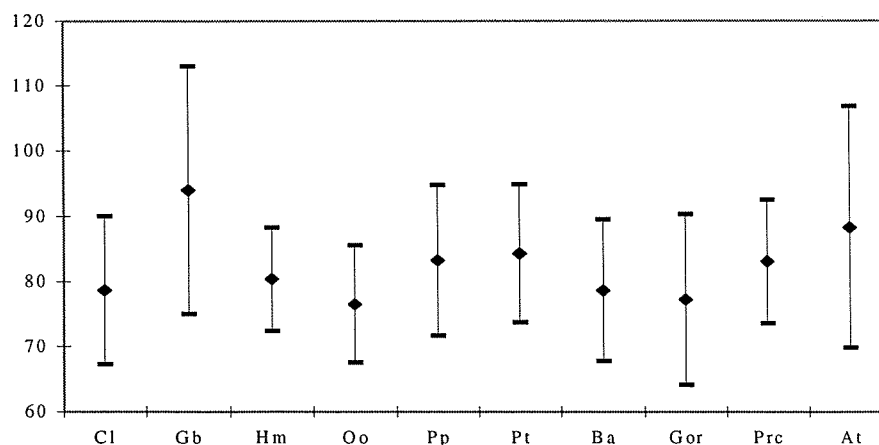
Dans le rappel anatomique (Chapitre II), la morphologie de la scapula ainsi que les différentes structures qui la constituent ont été brièvement décrites et illustrent la complexité de cet os.

1 . LA CAVITÉ GLÉNOÏDALE

A . L'INDICE GLÉNOÏDIEN

1) Résultats

L'indice glénoïdien, qui exprime la forme de la cavité glénoïdale, montre peu de différences entre les primates (Tableau V-1, Graphique V-1).



Graphique V-1 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de l'indice glénoïdien.

Les atèles, et à un plus fort degré les gibbons, se distinguent des autres primates en présentant les valeurs les plus élevées (test-t). En règle générale, ce sont les primates les plus brachiateurs qui présentent les valeurs les plus élevées de l'indice glénoïdien et les primates les plus quadrupèdes (gorilles et babouins) qui présentent les valeurs les plus faibles. En d'autres termes, chez les primates quadrupèdes, la cavité glénoïdale est longue et étroite et chez les primates suspenseurs et brachiateurs elle tend à devenir circulaire. La largeur relative de la cavité glénoïdale augmente avec le degré d'arboricolisme. Chez certains gibbons et atèles cette largeur devient plus grande que la hauteur (EF), ce qui se traduit par la très grande amplitude de variation de cet indice.

Tableau V-1 : Amplitude de variation de l'indice glénoïdien.

<i>Espèces</i> (nombre de pièces)	moyenne - 2 δ	moyenne	moyenne + 2 δ
<i>Colobus sp.</i> (25)	67,3	78,7	90,1
<i>Hylobates sp.</i> (18)	75,0	94,0	113,0
<i>Homo sapiens sapiens</i> (32)	72,4	80,3	88,3
<i>Pongo pygmaeus</i> (23)	67,6	76,6	85,5
<i>Pan paniscus</i> (19)	71,7	83,3	94,8
<i>Pan troglodytes</i> (30)	73,8	84,3	94,9
<i>Papio hamadryas</i> (24)	67,8	78,7	89,6
<i>Gorilla gorilla</i> (38)	64,1	77,2	90,4
<i>Procolobus sp.</i> (19)	73,6	83,1	92,6
<i>Ateles sp.</i> (12)	69,8	88,3	106,8

Mais l'indice glénoïdien, à lui seul, ne traduit pas toutes les caractéristiques de la cavité glénoïdale. Ainsi, la cavité glénoïdale des atèles ne présente pas la même morphologie que celle des gibbons. Chez ces derniers, la largeur maximale passe par le centre de la cavité glénoïdale, ce qui confère un aspect circulaire à cette cavité. Au contraire, chez les atèles, cette largeur maximale est nettement au-dessous du centre de la cavité glénoïdale, ce qui lui confère un aspect en poire (Figure V-1), ou piriforme, très marqué.

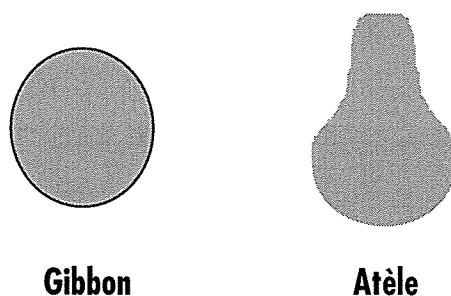


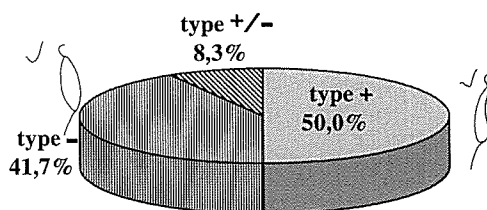
Figure V-1 : Vue glénoïdienne, cavité glénoïdale de gibbons à gauche et d'atèles à droite

2) Interprétations

L'indice glénoïdien montre que la cavité glénoïdale tend à devenir hémisphérique chez les primates les plus suspenseurs. Cette évolution morphologique s'explique simplement par le fait que chez ces derniers le bras réalise un grand nombre de mouvements dans toutes les directions de l'espace. En effet, la tête humérale doit pouvoir pivoter sur son axe, quelle que soit l'orientation de l'humérus par rapport à la cavité glénoïdale. Chez les primates plus quadrupèdes, tels que les babouins, l'humérus réalise des mouvements essentiellement dans un plan parasagittal. L'allongement de la cavité glénoïdale correspond à la direction des mouvements dans ce plan. De surcroît, l'extrémité proximale de l'humérus présente, chez ces derniers, une tête humérale plus plane et dominée par des tubercules saillants (Chapitre IV). Il y a adéquation entre la morphologie humérale et la cavité glénoïdale.

B . LE TYPE GLÉNOÏDIEN

1) Résultats



Graphique V-2: Proportion des différents types glénoïdiens chez *Ateles*

Chez les *Hominoidea*, le tubercule supra-glénoïdal ne se projette pas au-dessus de la cavité glénoïdale (type =), contrairement à ce qui existe chez les *Cercopithecoidea* (type +). Au contraire, les atèles présentent une morphologie particulière, car 50% des scapulas étudiées sont de type +, 42% de type = et 8% de type indéterminé¹ + / = (Graphique V-2).

Autrement dit, le tubercule supra-glénoïdal ne présente pas une morphologie stable au sein des atèles, et chez certains d'entre eux cette morphologie est encore typiquement celle qui se retrouve chez tous les primates quadrupèdes tels que *Papio*, *Cebus*, etc. Le faible nombre de scapulas d'*Ateles* étudié ne permet pas de savoir si cette variabilité correspond à des variations interspécifiques.

2) Interprétations

La présence ou l'absence d'un tubercule supra-glénoïdal permet de distinguer deux types de cavité glénoïdale. Chez tous les primates étudiés, en dehors des *Hominoidea* et de

¹ Le type + / - correspond aux cavités glénoïdales où il est impossible de se prononcer entre les types = et +.

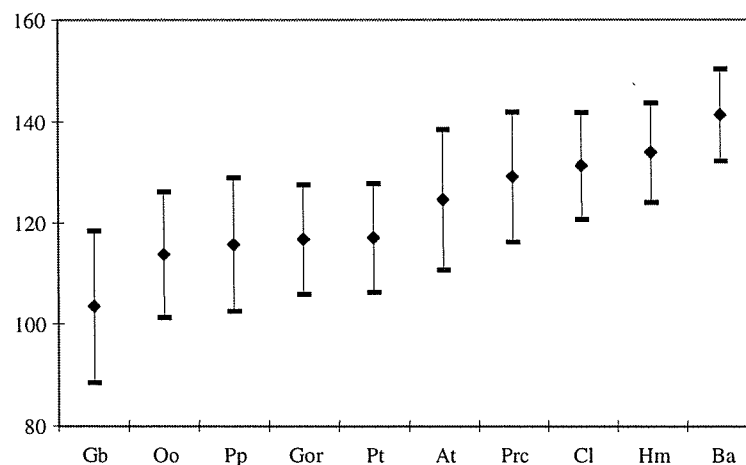
certaines *Ateles*, le tubercule supra-glénoïdal se projette en avant, au-dessus de la cavité glénoïdale. Cette avancée de la partie supérieure de la cavité glénoïdale se produit au cours du développement postnatal (Aiello et *al.*, 1990). La formation de ce tubercule est-elle le reflet d'une sollicitation plus importante du chef long du biceps chez les espèces pratiquant les déplacements quadrupèdes que chez celles pratiquant les déplacements suspendus, ou la formation du tubercule supra-glénoïdal est elle indépendante des contraintes musculaires ?

Ce tubercule, tel qu'il existe chez les *Cercopithecoidea*, limite en amplitude les mouvements de flexion en se coinçant dans la gouttière bicipitale (Aiello et *al.*, 1990). Ainsi, cette structure peut être interprétée comme un facteur supplémentaire de stabilisation mécanique de l'articulation gléno-humérale lors des déplacements quadrupèdes. En effet, la morphologie longue et étroite de la cavité glénoïdale, associée à la présence d'un tubercule supra-glénoïdal saillant limite l'amplitude des mouvements en dehors du plan parasagittal. Par ailleurs, selon Roberts (1974), cette morphologie limite la dislocation de l'articulation gléno-humérale lorsque l'humérus est fortement rétracté.

C . ORIENTATION DE LA CAVITÉ GLÉNOÏDALE

1) Résultats

Angle axillo-glénoïdien



Graphique V-3 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de l'angle axillo-glénoïdien (en degrés).

L'angle axillo-glénoïdien traduit l'orientation de la cavité glénoïdale par rapport au bord latéral. Entre les espèces, les amplitudes de variation sont très proches (Tableau V-2).

Cet angle permet de différencier deux grands groupes (anova, annexe 1) (Graphique V-3 ; Tableau V-2) :

- 1°) les grands singes et les gibbons, caractérisés par des valeurs moyennes inférieures à 120°
- 2°) les *Cercopithecoidea*, les *Atelinae* et l'homme qui sont caractérisés par des valeurs moyennes supérieures à 120°.

Tableau V-2 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de l'angle axillo-glénoïdien.

<i>Espèces</i> (nombre de pièces)	moyenne - 2 δ	moyenne	moyenne + 2 δ
<i>Colobus sp.</i> (25)	120,7	131,3	141,9
<i>Hylobates sp.</i> (18)	88,6	103,5	118,4
<i>Homo sapiens sapiens</i> (32)	124,1	133,9	143,6
<i>Pongo pygmaeus</i> (23)	101,3	113,7	126,1
<i>Pan paniscus</i> (19)	102,5	115,7	128,9
<i>Pan troglodytes</i> (30)	106,3	117,1	127,8
<i>Papio hamadryas</i> (24)	132,3	141,3	150,4
<i>Gorilla gorilla</i> (38)	105,9	116,7	127,6
<i>Procolobus sp.</i> (19)	116,2	129,1	142,0
<i>Ateles sp.</i> (12)	110,7	124,6	138,5

Au sein de chacun de ces deux grands groupes, des sous-classes se distinguent nettement.

*Dans le premier groupe deux subdivisions apparaissent :

- les gibbons, avec les valeurs moyennes de l'angle axillo-glénoïdien les plus faibles (test-t)
- les grands singes, dont les moyennes sont identiques entre les quatre espèces (anova).

*Dans le deuxième groupe trois subdivisions se distinguent :

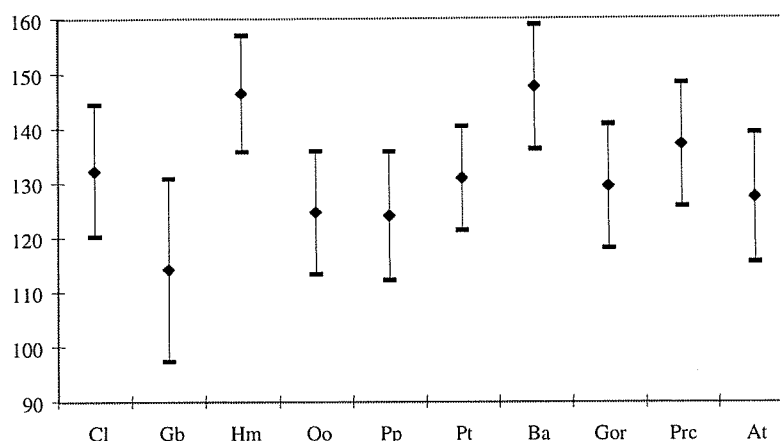
- les atèles, avec les valeurs moyennes les plus faibles au sein de ce groupe (anova et test-t)
- les procolobes, les colobes et les hommes (anova)
- les babouins, avec les valeurs les plus élevées au sein des primates.

Angle pilier-glénoïdien

L'angle pilier-glénoïdien exprime l'angle entre les grands axes de la cavité glénoïdale et du pilier de la scapula. Il traduit donc l'orientation de la cavité glénoïdale. Deux grands groupes² se distinguent nettement (Graphique V-4 ; Tableau V-3) :

²Les valeurs obtenues ici sont très proches de celles de Stern et al. (1983).

- ◆ Les gibbons, avec la valeur moyenne la plus faible malgré une amplitude de variation très importante. Cette amplitude reflète peut-être une différence entre *Hylobates concolor* et *Hylobates lar*, différence toutefois moins prononcée que pour d'autres variables.
- ◆ Les hommes et les babouins présentent des valeurs quasiment identiques (test-t) et les plus élevées parmi les primates étudiés ici.



Graphique V-4 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation (en degrés) de l'angle pilier-glénoïdien.

Contrairement à l'angle axillo-glénoïdien l'angle pilier-glénoïdien, montre une différence importante entre les deux espèces de chimpanzés.

L'angle pilier-glénoïdien ne différencie pas aussi nettement les primates que l'angle axillo-glénoïdien, mais les valeurs de ces deux angles sont, cependant, compatibles car il existe un fort coefficient de corrélation r entre eux : $r = 0,83$ et $p = 0,0001$. Lors de l'étude de scapulas fossiles, il est donc plus judicieux d'utiliser l'angle axillo-glénoïdien, quand celui-ci est mesurable. Cependant, l'état très fragmentaire des pièces fossiles entraîne une utilisation quasi-systématique de l'angle pilier-glénoïdien.

Tableau V-3 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de l'angle pilier-scapula

Espèces (nombre de pièces)	moyenne - 2δ	moyenne	moyenne + 2δ
<i>Colobus sp.</i> (25)	127,2	136,0	144,8
<i>Hylobates sp.</i> (18)	97,4	114,1	130,8
<i>Homo sapiens sapiens</i> (32)	135,7	146,4	157,0
<i>Pongo pygmaeus</i> (23)	113,3	124,6	135,9
<i>Pan paniscus</i> (19)	112,1	124,0	135,8
<i>Pan troglodytes</i> (30)	121,3	130,8	140,4
<i>Papio hamadryas</i> (24)	136,2	147,5	158,8
<i>Gorilla gorilla</i> (38)	118,0	129,4	140,7
<i>Procolobus sp.</i> (19)	125,6	137,0	148,3
<i>Ateles sp.</i> (12)	115,4	127,3	139,1

Autrement dit :

- ◆ La cavité glénoïdale est orientée beaucoup plus crânialement chez les gibbons et les grands singes que chez les atèles.
- ◆ Il existe des différences au sein des *Cercopithecoidea*, car la cavité glénoïdale est orientée plus crânialement chez *Colobus* et *Procolobus* que chez *Papio*.
- ◆ L'orientation de la cavité glénoïdale sur des scapulas humaines est plus proche de celle des colobes que de celle des babouins.
- ◆ L'orientation de la cavité glénoïdale des atèles est plus proche de celle des procolobes que de celle des grands singes.

2) *Interprétations*

La cavité glénoïdale est classiquement décrite comme étant orientée plus crânialement chez les espèces à locomotion suspendue que chez les espèces quadrupèdes (Aiello et *al.*, 1990 ; Erikson, 1963 ; Schultz, 1930, Senut, 1981 ; Stern et *al.*, 1983 ; Vallois, 1932). Effectivement, ce sont les gibbons, suivis des grands singes et des atèles qui présentent les orientations les plus crâniales. Cependant, la cavité glénoïdale des atèles est orientée moins crânialement que celle des chimpanzés et des gorilles (anova et test-t), et se rapproche de celle des *Colobinae*.

Chez les primates pratiquant la quadrupédie, la scapula et l'humérus sont dans la position que Gagey (1985) a qualifiée de privilégiée chez l'homme, lors de la phase d'appui (Chapitre IV, p. 193), afin d'augmenter la stabilisation de l'articulation gléno-humérale. Cette position ne peut être atteinte, lors des déplacements quadrupèdes, que si la cavité glénoïdale n'est pas orientée trop crânialement. Or, l'orientation de la cavité glénoïdale chez *Ateles* est relativement proche de celle qui caractérise les colobes et les procolobes, primates quadrupèdes arboricoles. Par ailleurs, les proportions des membres chez les atèles sont plus proches des colobes que des gibbons ou des grands singes (Erikson, 1963). Ces faits montrent leur grande adaptation à la locomotion quadrupède.

Ces résultats confirment l'hypothèse, développée lors de l'étude de l'humérus, du changement de position de la scapula par rapport au thorax entre les déplacements quadrupèdes et suspenseurs chez les atèles.

Il faut donc être prudent quant aux interprétations paléontologiques. En effet, la morphologie des scapulas ne reflète pas toujours l'importance des déplacements suspendus.

Chez les grands singes se déplaçant au sol, soit par knuckle-walking soit par fist-walking, la scapula reste positionnée dorsalement et une orientation crâniale de la cavité glénoïdale est alors avantageuse. En effet, lors du knuckle walking, l'épaule doit lutter contre des forces qui tendent à faire sortir la tête humérale de la cavité glénoïdale. Ces forces se décomposent en deux composantes essentielles, l'une verticale et l'autre horizontale (Figure V-2) :

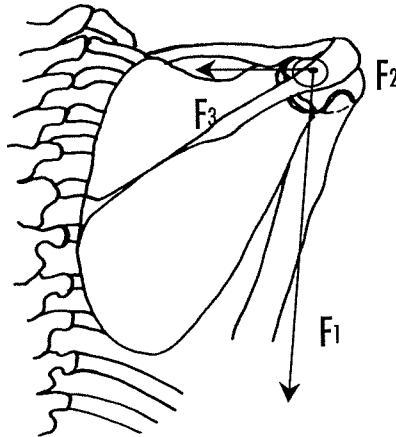


Figure V-2 : Action des forces sur la cavité glénoïdale d'une scapula dorsale lors du knuckle walking. F1 est horizontale vers l'arrière, F2 verticale vers le haut et F3 horizontale vers la colonne vertébrale. Plus la cavité glénoïdale est orientée crânialement et plus celle-ci s'oppose à l'action de F1.

- ◆ Pour s'opposer à la composante verticale F2 (Figure V-2), les grands singes ont développé une puissante musculature scapulaire, notamment la coiffe des rotateurs et le deltoïde (Chapitre II), associée à un développement de la voûte acromio-coracoïdienne (voir plus loin). De plus, le poids transmis aux membres supérieurs chez les grands singes est moindre que chez les primates présentant une scapula latérale (Reynolds, 1985).
- ◆ Les effets des contraintes horizontales orientées vers l'arrière sont limités par une cavité glénoïdale orientée crânialement. Lors du déplacement par knuckle walking, le corps, d'abord en retrait par rapport au membre supérieur qui débute la phase d'appui, passe au-dessus de ce membre. Le déplacement du corps n'est réalisable que si la tête humérale, qui tend à partir en arrière est bloquée. Ce blocage de la tête humérale est réalisé par la cavité glénoïdale qui est orientée crânialement chez les grands singes. En outre, une cavité glénoïdale orientée crânialement est effectivement adaptée à la locomotion suspendue, surtout lors de la brachiation (voir plus bas). Une cavité glénoïdale orientée latéralement comme c'est le cas chez l'homme moderne, n'est adaptée, ni à la suspension, ni au knuckle walking.

L'orientation crâniale de la cavité glénoïdale chez les grands singes et les gibbons fait que la position « privilégiée » (Chapitre IV) est atteinte lorsque le bras est levé au-dessus de la tête. Cela est indispensable pour la locomotion suspendue car cette position entraîne :

◆ une grande stabilité de l'articulation gléno-humérale comme nous l'avons vu dans le chapitre sur l'humérus (Gagey, 1985). En d'autres termes, lors de la brachiation, la relation entre l'humérus et la scapula correspond à une position de stabilité maximale. Or, l'étude sur la clavicule a montré l'importance d'une épaule stable et rigide lors de la brachiation. Cette stabilité est renforcée par deux autres facteurs :

- la mise en tension, quel que soit le mouvement d'élévation du bras, des ligaments coraco-huméral et gléno-huméral inférieur. La mise en tension de ces deux ligaments entraîne un « vissage » de la tête humérale dans la glène (Gagey, 1985).

- la mise en tension du grand dorsal, à la suite à l'élévation du bras au-dessus de la tête. Il participe ainsi à la stabilisation de l'articulation gléno-humérale. En effet, ce muscle est très actif lors du grimper et de la brachiation, au moins chez *Ateles* et *Lagothrix* (Stern et al., 1976). Ainsi, l'insertion du grand dorsal sur la crête iliaque chez les grands singes et l'homme (Chapitre II) trouve ici une interprétation fonctionnelle. Chez les primates quadrupèdes le muscle dorso-humérien (*panniculus carnosus*) est très développé (Chapitre II). Il présente sans doute un rôle lors de l'élévation du bras, car il pourrait seconder le grand dorsal, qui ne présente pas d'insertion sur la crête iliaque chez les primates non hominoïdes, lors de la stabilisation de l'articulation gléno-humérale³. Des études électromyographiques seraient riches en informations.

◆ une très grande résistance aux forces de compression, car elles se répartissent uniformément sur la cavité glénoïdale (Chapitre IV ; Gagey, 1985 ; Hunt, 1991). Cela est indispensable lors de la suspension et surtout lors de la brachiation⁴. En effet, les surfaces articulaires constituant l'articulation gléno-humérale subissent de fortes contraintes de compression lors de la brachiation ; cela est dû aux puissantes contractions des muscles entourant l'articulation gléno-humérale lors de ce mode de déplacement (Rafferty et al., 1994).

³Le muscle dorso-humérien étant très développé chez la grande majorité des mammifères (Jouffroy, 1962), sa fonction première n'est pas la stabilisation de l'articulation gléno-humérale lorsque le bras est en flexion, d'autant plus qu'il est absent chez les platyrrhiniens à queue préhensile (Chapitre II). Cependant, un muscle peut présenter plusieurs fonctions accessoires en plus de sa fonction principale.

⁴Ce dernier point sur la résistance aux forces de compression est évidemment aussi valable pour les déplacements quadrupèdes chez les primates tels que les babouins.

L'orientation crâniale de la cavité glénoïdale permet aussi d'augmenter l'efficacité de la flexion et de l'abduction. En effet, lors de ces mouvements, c'est la mise en tension du ligament gléno-huméral inférieur qui est responsable de l'arrêt du mouvement et non le contact glène / tubercule majeur (Chapitre IV ; Gagey, 1985). Le ligament gléno-huméral inférieur est en tension lorsque l'humérus est dans le plan du scapulum. Il est alors parallèle au grand axe de l'humérus. L'élévation du bras ne peut se poursuivre que si la scapula réalise un mouvement de bascule dans l'articulation scapulo-thoracique chez l'homme (Figure V-3) (Gagey, 1985 ; Kapandji, 1994). Ce mouvement de bascule, ainsi que le maintien de la scapula dans cette position, nécessite un travail musculaire d'autant plus important que le mouvement est ample. Chez les grands singes et les gibbons l'orientation de la cavité glénoïdale, beaucoup plus crâniale que celle de l'homme, permet une mise en tension beaucoup plus tardive du ligament coraco-huméral et surtout du ligament gléno-huméral inférieur. Cela signifie un basculement moindre de la scapula pour une élévation identique du bras. Autrement dit, lors de la suspension par les membres supérieurs, la scapula présente des mouvements de déplacement / basculement par rapport à sa position de repos moindre chez les grands singes que chez l'homme. Chez les grands singes l'intervention musculaire est donc moins importante que chez l'homme lors de la suspension, ce qui signifie un coût énergétique plus faible.

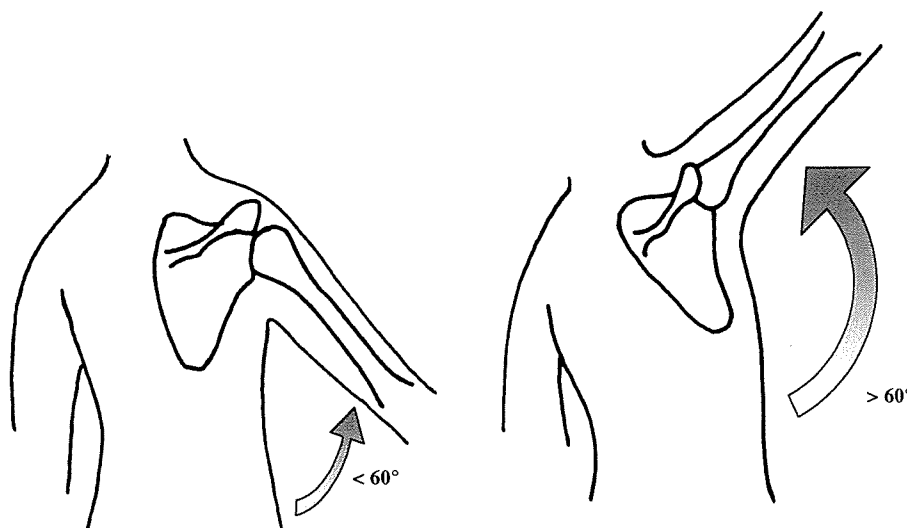


Figure V-3 : Illustration du mouvement de sonnette de la scapula lors de l'abduction. Le mouvement de bascule de la scapula, chez l'homme, commence quand l'abduction a atteint 60°. Noter que lorsque la scapula bascule, cette dernière et l'humérus sont en position « privilégiée ».

Par ailleurs, chez les gibbons, les ligaments gléno-huméraux ne sont pas différenciés, mais la capsule articulaire est beaucoup plus épaisse que chez les autres primates (Chapitre II ; Souteyrand-Boulenger, 1971). Elle renforce la stabilité de l'épaule lors de la brachiation. En effet, cette morphologie aide à la stabilisation de l'humérus, lorsque ce dernier est en position « privilégiée » (Gagey, 1985), mais permettrait aussi de consolider l'articulation gléno-humérale même quand l'humérus n'est pas exactement dans le plan de l'écaille de la scapula.

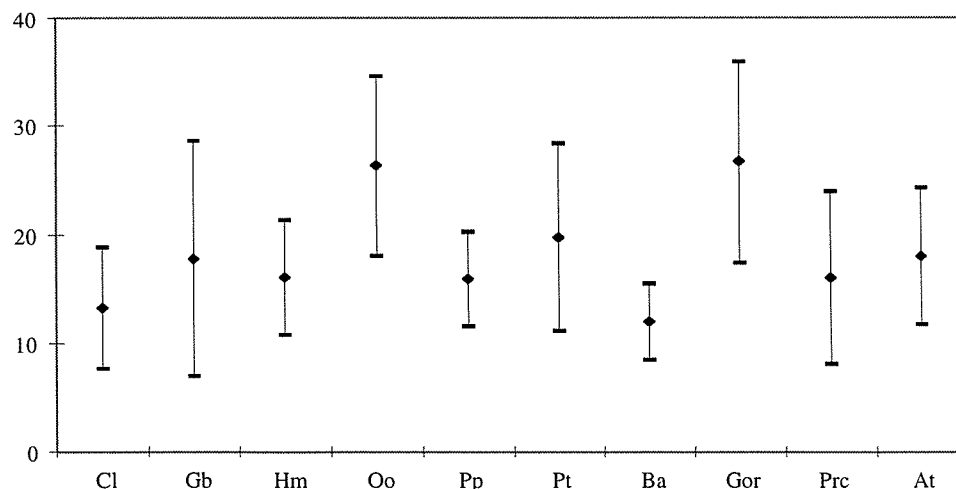
2. LES CARACTÉRISTIQUES DE LA SCAPULA ASSOCIÉES À L'INSERTION DU TRAPÈZE

A. RÉSULTATS

Angle spino-trapèzien

L'angle spino-trapèzien, qui traduit l'écart entre l'insertion du trapèze et la base de l'épine, différencie deux groupes (Graphique V-5 ; Tableau V-4) :

- 1°) les orangs-outans et les gorilles qui présentent les valeurs les plus élevées.
- 2°) tous les autres primates de l'échantillon. Les espèces présentant les valeurs les plus faibles sont les babouins et les colobes.



Graphique V-5 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de l'angle spino-trapèzien (en degrés).

L'amplitude de variation de l'angle spino-trapèzien est très différent selon les espèces. Ce sont les babouins qui présentent les amplitudes les plus faibles et les gibbons la plus

importante. Entre *Pan troglodytes* et *Pan paniscus* il existe une différence de moyenne et d'amplitude (Graphique V-5).

La distinction entre *Hominoidea* et *Cercopithecoidea* n'est pas très nette ici, car les bonobos et les procolobes ne présentent pas de différences significatives de leur moyenne (test-t). En outre, la différence entre les hommes et les grands singes n'est pas aussi tranchée que ce qu'ont avancé certains auteurs (Ashton et *al.*, 1964 ; Voisin, 1996).

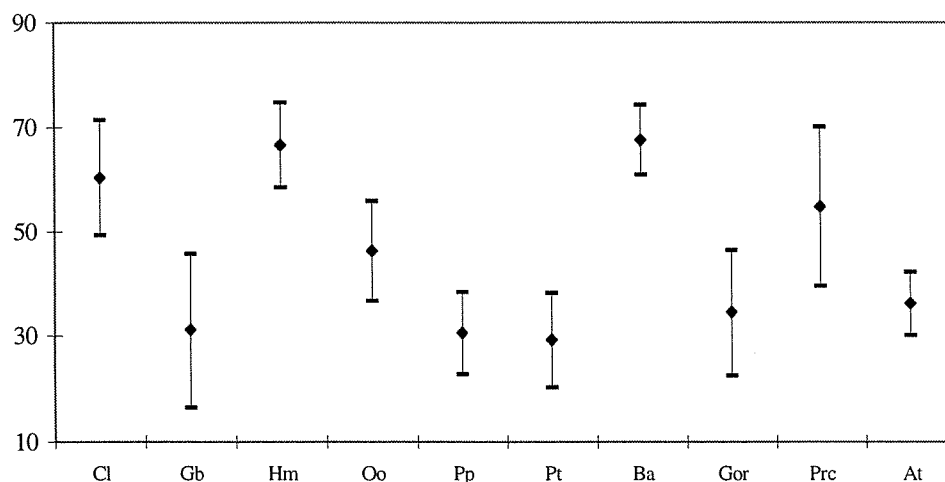
Tableau V-4 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de l'angle spino-trapèzien

Espèces (nombre de pièces)	moyenne - 2 δ	moyenne	moyenne + 2 δ
<i>Colobus sp.</i> (25)	7,7	13,3	18,9
<i>Hylobates sp.</i> (18)	7,0	17,8	28,6
<i>Homo sapiens sapiens</i> (32)	10,8	16,1	21,4
<i>Pongo pygmaeus</i> (23)	18,1	26,3	34,6
<i>Pan paniscus</i> (19)	11,6	16,0	20,3
<i>Pan troglodytes</i> (30)	11,2	19,8	28,3
<i>Papio hamadryas</i> (24)	8,5	12,0	15,5
<i>Gorilla gorilla</i> (38)	17,6	26,7	35,9
<i>Procolobus sp.</i> (19)	8,1	16,1	24,0
<i>Ateles sp.</i> (12)	11,8	18,0	24,3

Angle trapézo-dentelé

L'angle trapézo-dentelé, qui d'après Ashton et *al.* (1964) traduit l'orientation relative du grand dentelé par rapport au trapèze, donne plutôt un aperçu de la morphologie générale de la scapula. Cet angle différencie aussi deux groupes (Graphique V-6 ; Tableau V-5) :

- 1°) les grands singes, les gibbons et les atèles,
- 2°) les procolobes, les colobes, les hommes et les babouins.



Graphique V-6 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation (en degrés) de l'angle trapézo-dentelé.

La transition entre ces deux groupes est relativement progressive. En effet, les valeurs des orangs-outans sont nettement plus élevées que celles d'autres espèces du premier groupe. Elles sont proches de celles des procolobes. Les valeurs de l'angle trapézo-dentelé sont nettement plus faibles chez les procolobes que chez les colobes et les babouins (test-t). Ce sont les espèces les moins arboricoles qui présentent l'angle trapézo-dentelé le plus ouvert.

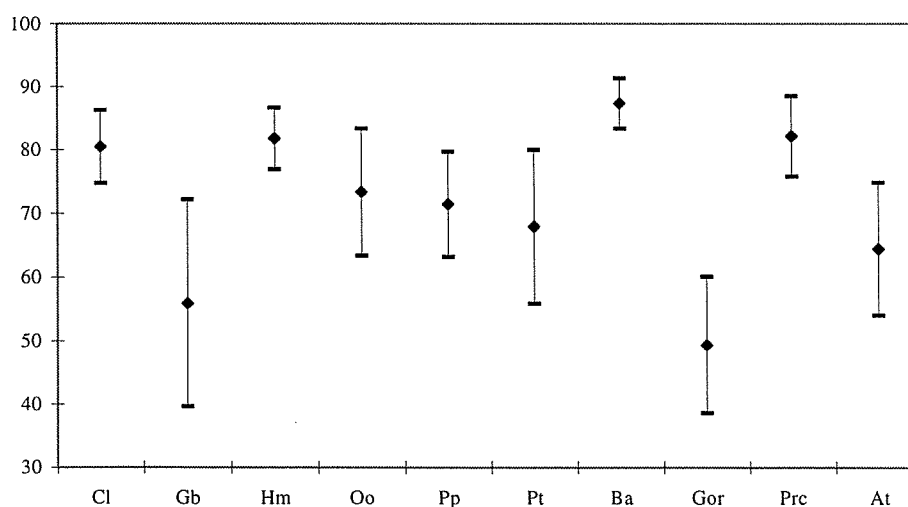
L'intervalle des valeurs du premier groupe ne recouvre jamais celui de l'homme (Graphique V-6 ; Tableau V-5).

Tableau V-5 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de l'angle trapézo-dentelé

Espèces (nombre de pièces)	moyenne - 2 δ	moyenne	moyenne + 2 δ
<i>Colobus sp.</i> (25)	49,4	60,4	71,5
<i>Hylobates sp.</i> (18)	14,7	33,6	52,6
<i>Homo sapiens sapiens</i> (32)	58,6	66,7	74,8
<i>Pongo pygmaeus</i> (23)	36,7	46,3	56,0
<i>Pan paniscus</i> (19)	22,8	30,6	38,4
<i>Pan troglodytes</i> (30)	20,3	29,3	38,2
<i>Papio hamadryas</i> (24)	61,0	67,7	74,4
<i>Gorilla gorilla</i> (38)	22,6	34,5	46,5
<i>Procolobus sp.</i> (19)	39,6	54,9	70,2
<i>Ateles sp.</i> (12)	30,1	36,2	42,3

Indice d'extension du trapéze sur l'épine

Cet indice représente l'extension maximale du trapéze sur l'épine. Cette extension est plus importante chez les primates quadrupèdes que chez ceux pratiquant la locomotion suspendue.



Graphique V-7 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de l'extension du trapéze.

Le babouin présente les valeurs les plus élevées pour cet indice, donc la plus grande extension du trapèze. Ensuite vient le groupe constitué des colobes, des procolobes et des Hommes. Les primates pratiquant la locomotion suspendue présentent une extension du trapèze d'autant plus courte qu'ils sont plus brachiateurs, à l'exception des gorilles qui, bien que faiblement brachiateurs, présentent les valeurs les plus faibles de tous les primates (Graphique V-7 ; Tableau V-6).

Tableau V-6 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de l'extension du trapèze.

<i>Espèces</i> (nombre de pièces)	moyenne - 2 δ	moyenne	moyenne + 2 δ
<i>Colobus sp.</i> (25)	74,7	80,5	86,3
<i>Hylobates sp.</i> (18)	39,7	55,9	72,2
<i>Homo sapiens sapiens</i> (32)	76,9	81,8	86,6
<i>Pongo pygmaeus</i> (23)	63,4	73,4	83,3
<i>Pan paniscus</i> (19)	63,2	71,4	79,7
<i>Pan troglodytes</i> (30)	55,9	67,9	80,0
<i>Papio hamadryas</i> (24)	83,4	87,4	91,3
<i>Gorilla gorilla</i> (38)	38,6	49,4	60,2
<i>Procolobus sp.</i> (19)	75,8	82,2	88,5
<i>Ateles sp.</i> (12)	54,1	64,5	74,9

Parmi les espèces étudiées ce sont les primates quadrupèdes et l'homme qui montrent les plus petites amplitudes de variation de l'insertion du trapèze le long de l'épine. Au sein de ce groupe, l'amplitude la plus faible est caractéristique des babouins (Tableau V-6). Les valeurs de l'indice d'extension maximale du trapèze chez l'homme sont totalement comprises dans l'intervalle des valeurs des colobes (Graphique V-7 ; Tableau V-6).

B. INTERPRÉTATIONS

L'angle spino-trapézien ne représente pas les capacités d'abduction et d'adduction comme l'ont supposé différents auteurs (Ashton et *al.*, 1964, 1965 a), mais plutôt une fonction différente de la partie crâniale du trapèze. En effet, des travaux plus récents ont montré que la partie crâniale du trapèze ne présente pas un rôle identique chez tous les primates (Chapitre II ; Larson et *al.*, 1991) :

- ◆ Chez les grands singes, la partie crâniale du trapèze sert essentiellement aux mouvements de la tête (Larson et *al.*, 1991).
- ◆ Chez l'homme, ce muscle participe surtout à l'élévation du bras et n'intervient que faiblement dans les mouvements de la tête (Rouvière, 1982).

◆ Chez *Cercopithecus*, ce muscle est actif lorsque le bras est ramené vers l'avant après la phase d'appui, c'est-à-dire en flexion (Whitehead et *al.*, 1994).

L'angle entre la base de l'épine et la partie crâniale du trapèze doit alors traduire la fonction de la partie crâniale du trapèze. Les valeurs élevées indiquent un contrôle important des mouvements de la tête par le faisceau crânial, et les valeurs faibles, une prépondérance du contrôle des mouvements des membres supérieurs. Schématiquement, deux groupes de primates se distinguent :

1°) les primates présentant des valeurs de l'angle spino-trapézien supérieures à 20°. Chez ces derniers, la fonction essentielle du faisceau crânial du trapèze est le contrôle des mouvements de la tête.

2°) les primates présentant des valeurs inférieures à 20°. Chez ces derniers, la fonction principale du faisceau supérieur est le contrôle de l'élévation du bras.

Entre les valeurs extrêmes, représentées par les babouins et les gorilles, l'angle spino-trapézien traduit la proportion relative du contrôle des mouvements de la tête et celui des membres supérieurs.

Cette hypothèse est confirmée par :

- ◆ les valeurs les plus élevées de l'angle spino-trapézien, qui sont caractéristiques des scapulas de gorilles et d'orangs-outans. Ces grands singes présentent les crânes dont les superstructures osseuses sont les plus développées.
- ◆ la faible présence, voire l'absence totale, d'insertions crâniales du trapèze chez les gibbons (Chapitre II), associées à une faible valeur de l'angle spino-trapézien.

Les valeurs de l'indice d'extension du trapèze vont dans le sens des résultats de l'angle spino-trapézien. Les primates présentant l'extension la plus étendue sont ceux dont les valeurs de l'angle spino-trapézien sont les moins élevées. Autrement dit, une grande extension du trapèze reflète un faisceau crânial dont la fonction est la levée du bras, et une faible étendue traduit une partie crâniale dont la fonction est le contrôle des mouvements de la tête.

L'indice d'extension maximale du trapèze est la variable qui présente le plus de corrélations avec d'autres variables scapulaires (Tableau V-7). Autrement dit, réussir à déterminer cette variable sur une pièce fossile permet de la « reconstruire » totalement, ou presque.

Tableau V-7 : Coefficient de corrélation de Pearson entre l'indice d'extension maximale du trapèze sur l'épine et les variables⁵ ci-dessous.

Variable	r	r ²	p	Variable	r	r ²	p
angle a	0,7	0,5	0,0001	typacro	-0,6	0,4	0,0001
angle b	-0,7	0,5	0,0001	typglen	0,6	0,4	0,0001
angle c	0,8	0,6	0,0001	indice 4	-0,6	0,4	0,0001
angle h	0,5	0,3	0,0001	indice 8	-0,5	0,3	0,0001
angle j	0,6	0,4	0,0001	indice 10	-0,6	0,4	0,0001
angle EFPS	0,6	0,4	0,0001				
angle SUP	0,6	0,4	0,0001				
angle DBC	-0,6	0,4	0,0001				

L'angle trapézo-dentelé traduit l'orientation de l'épine par rapport au bord médial de la scapula. Cette différence d'orientation de l'épine, entre les grands singes et les gibbons, par rapport aux hommes et aux cercopithèques, reflète une action différente des muscles rotateurs dorsaux de la coiffe (Larson et *al.*, 1991). En effet, plus l'épine est oblique par rapport au bord médial, plus les fibres du muscle supra-épineux sont orientées crânialement. Or, ce muscle est un abducteur du bras tout aussi important que le deltoïde (Larson et *al.*, 1991), et son action, chez l'homme est maximale jusqu'à ce que l'abduction atteigne 90° (Kapandji, 1994). Lorsque l'abduction atteint 90°, l'ensemble humérus / scapula est dans la position « privilégiée » chez l'homme, et les fibres du supra-épineux sont alors parallèles au grand axe de l'humérus. Chez les chimpanzés, l'orientation plus oblique de l'épine s'accompagne d'une action prolongée du supra-épineux au delà de 90° d'abduction. Elle se poursuit jusqu'à ce que les fibres soient parallèles au grand axe de l'humérus, c'est-à-dire quand la position « privilégiée » est atteinte. Autrement dit, plus l'épine est oblique (plus l'angle trapézo-dentelé est aigu), plus le supra-épineux peut participer à l'élévation du bras, et plus la position « privilégiée » est atteinte tardivement.

⁵ Pour la signification des variables présente dans ce tableau, se référer à la feuille A3 en fin de volume.

3 . PROCESSUS CORACOÏDE

A . ORIENTATION DE L'EXTRÉMITÉ DISTALE DU PROCESSUS CORACOÏDE

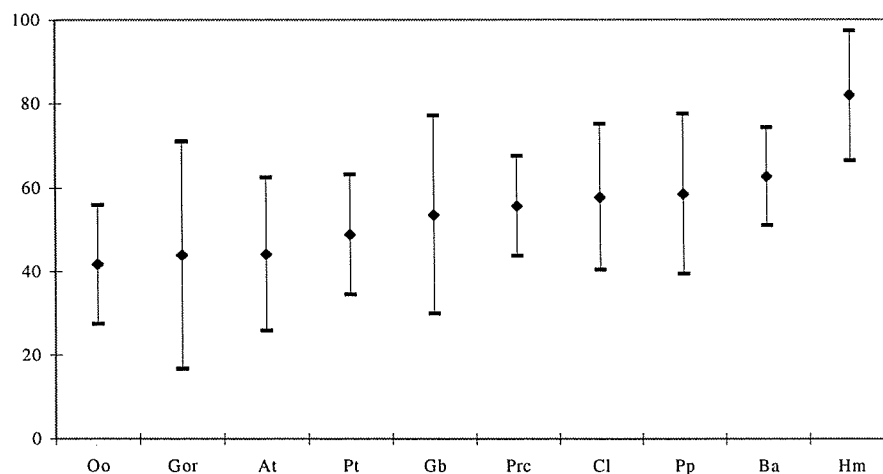
1) Résultats

Angle gléno-coracoïde-p

L'angle gléno-coracoïde-p représente l'angle formé par l'extrémité distale du processus coracoïde par rapport au grand axe de la cavité glénoïdale projetée dans le plan **P** (plan assimilable au plan du scapulum). Les amplitudes de variation sont très variables selon les primates étudiés. Ce sont les gibbons et les gorilles qui présentent les plus grandes amplitudes. Il semble plus constant chez les espèces quadrupèdes tels que les babouins (Graphique V-8 ; Tableau V-8).

Seul l'homme se distingue des autres primates par des valeurs nettement supérieures (Graphique V-8 ; Tableau V-8).

L'angle gléno-coracoïde-p est variable selon les primates étudiés, mais il est impossible de déterminer des groupes quels qu'ils soient. Les valeurs de cet angle augmentent de façon régulière lorsque les primates de notre échantillon sont classés dans l'ordre suivant : orangs-outans, gorilles, atèles, chimpanzés communs, gibbons, procolobes, colobes, bonobos, babouins (Graphique V-8).



Graphique V-8 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation (en degrés) de l'angle gléno-coracoïde-p.

Il faut souligner, cependant, que l'angle gléno-coracoïde-p est significativement différent entre les deux espèces de chimpanzés (test-t). Les babouins présentent pour cet angle une valeur moyenne très élevée, mais la faible amplitude de l'intervalle de valeurs ne permet pas de le distinguer nettement des autres primates. Au contraire, les gorilles avec la plus faible moyenne de l'angle gléno-coracoïde-p, montrent l'amplitude la plus importante (Graphique V-8 ; Tableau V-8).

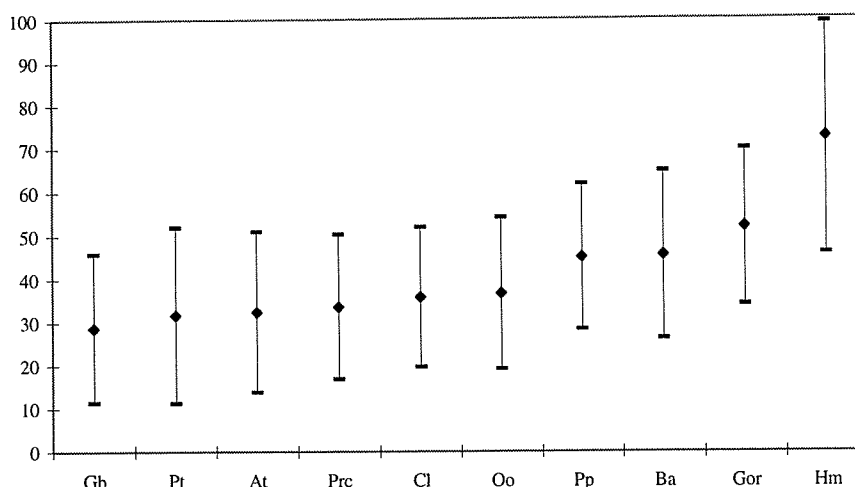
Tableau V-8 : Valeurs moyennes et amplitude de variation de l'angle gléno-coracoïde-p

<i>Espèces</i> (nombre de pièces)	moyenne - 2 δ	moyenne	moyenne + 2 δ
<i>Colobus sp.</i> (25)	40,5	57,8	75,2
<i>Hylobates sp.</i> (18)	30,0	53,6	77,3
<i>Homo sapiens sapiens</i> (32)	66,5	81,9	97,4
<i>Pongo pygmaeus</i> (23)	27,4	41,7	56,0
<i>Pan paniscus</i> (19)	39,5	58,0	77,7
<i>Pan troglodytes</i> (30)	34,5	48,9	63,3
<i>Papio hamadryas</i> (24)	51,2	62,8	74,4
<i>Gorilla gorilla</i> (38)	16,7	43,9	71,1
<i>Procolobus sp.</i> (19)	43,9	55,8	67,7
<i>Ateles sp.</i> (12)	25,8	44,2	62,6

Angle gléno-coracoïde-p'

L'angle gléno-coracoïde-p' est la projection de l'angle précédent dans le plan **P'** (plan perpendiculaire au plan **P**, passant par le grand axe [EF] de la cavité glénoïdale). Cet angle montre peu de différences entre les primates, à l'exception de l'homme (Graphique V-9 ; Tableau V-9). Il est cependant possible, de différencier dans l'ordre décroissant des valeurs de gléno-coracoïde-p' :

- 1°) l'homme.
- 2°) les gorilles.
- 3°) les bonobos et les babouins, dont les valeurs moyennes sont semblables (Graphique V-9 ; Tableau V-9).
- 4°) les orangs-outans, les colobes, les procolobes, les atèles, les chimpanzés communs et les gibbons, avec des valeurs moyennes plus faibles que chez les groupes précédents. Ces derniers, classés dans cet ordre, présentent des valeurs qui décroissent régulièrement (Graphique V-9 ; Tableau V-9).



Graphique V-9 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation (en degrés) de l'angle gléno-coracoïde-p'.

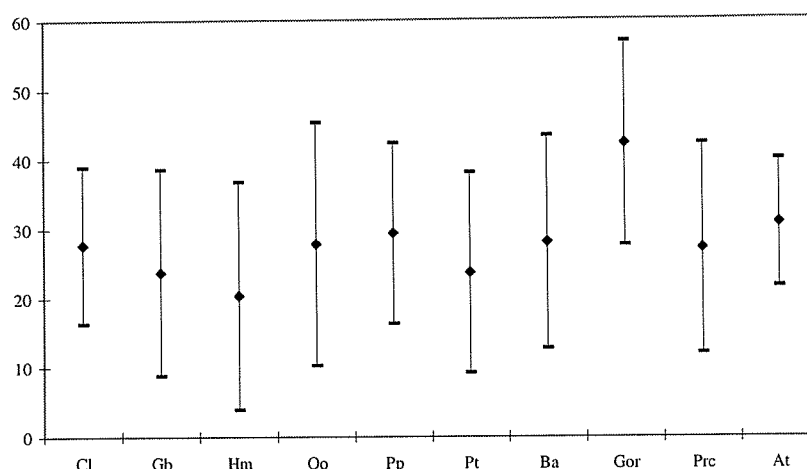
Comme pour l'angle gléno-coracoïde-p, il existe une différence importante entre les chimpanzés communs et les bonobos (test-t). Chez les premiers l'angle gléno-coracoïde-p' est beaucoup plus fermé que chez les seconds.

Tableau V-9 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de l'angle gléno-coracoïde- p'

Espèces (nombre de pièces)	moyenne - 2 δ	moyenne	moyenne + 2 δ
<i>Colobus sp.</i> (25)	19,7	35,8	51,9
<i>Hylobates sp.</i> (18)	11,4	28,7	45,9
<i>Homo sapiens sapiens</i> (32)	45,9	72,5	99,03
<i>Pongo pygmaeus</i> (23)	19,1	36,7	54,2
<i>Pan paniscus</i> (19)	28,3	45,1	61,8
<i>Pan troglodytes</i> (30)	11,3	31,6	52,0
<i>Papio hamadryas</i> (24)	26,2	45,5	64,7
<i>Gorilla gorilla</i> (38)	34,1	51,9	69,8
<i>Procolobus sp.</i> (19)	16,8	33,6	50,4
<i>Ateles sp.</i> (12)	13,8	32,4	51,0

Angle coraco-sacpulaire

L'angle coraco-scapulaire est mesuré entre le processus coracoïde et le plan **P** (Le plan **P** est assimilable en première approximation à l'écaïlle de la scapula). Seuls les gorilles se distinguent nettement des autres espèces. Ces dernières présentent quelques différences de moyenne, mais les intervalles de variation sont tels que toutes les différences sont masquées (Graphique V-10 ; Tableau V-10).



Graphique V-10 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation (en degrés) de l'angle coraco-scapulaire

Tableau V-10 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de l'angle coraco-scapulaire

Espèces (nombre de pièces)	moyenne - 2δ	moyenne	moyenne + 2δ
<i>Colobus sp.</i> (25)	16,4	27,68	39,0
<i>Hylobates sp.</i> (18)	8,8	23,7	38,6
<i>Homo sapiens sapiens</i> (32)	3,9	20,4	36,9
<i>Pongo pygmaeus</i> (23)	10,3	27,8	45,4
<i>Pan paniscus</i> (19)	16,3	29,4	42,4
<i>Pan troglodytes</i> (30)	9,2	23,8	38,1
<i>Papio hamadryas</i> (24)	12,7	28,1	43,4
<i>Gorilla gorilla</i> (38)	27,6	42,3	56,9
<i>Procolobus sp.</i> (19)	12,0	27,8	42,3
<i>Ateles sp.</i> (12)	21,6	30,8	40,0

2) *Interprétations*

L'extrémité distale du processus coracoïde présente une orientation, par rapport à la scapula, qui est très différente entre l'homme et les autres primates (Figure V-4). Au contraire, compte tenu de la différence d'orientation de la scapula, l'orientation du processus coracoïde par rapport au squelette axial est beaucoup plus constante (Figure V-5).

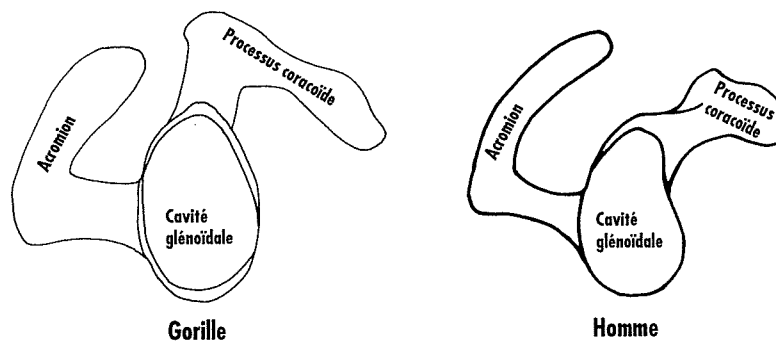


Figure V-4 : Orientation du processus coracoïde par rapport à la cavité glénoïdale. Scapula de gorille (à gauche) et d'homme (à droite) en vue glénoïdale.

Chez l'homme, en position bras pendant, le bord médial de la scapula est approximativement vertical et parallèle à la colonne vertébrale au repos, et le processus coracoïde est alors dans un plan horizontal, perpendiculaire au squelette axial (Figure V-5). Sur l'extrémité distale du processus coracoïde s'insère un nombre important de muscles et de ligaments, dont le coraco-brachial et la courte portion du biceps⁶ (Figure V-6).

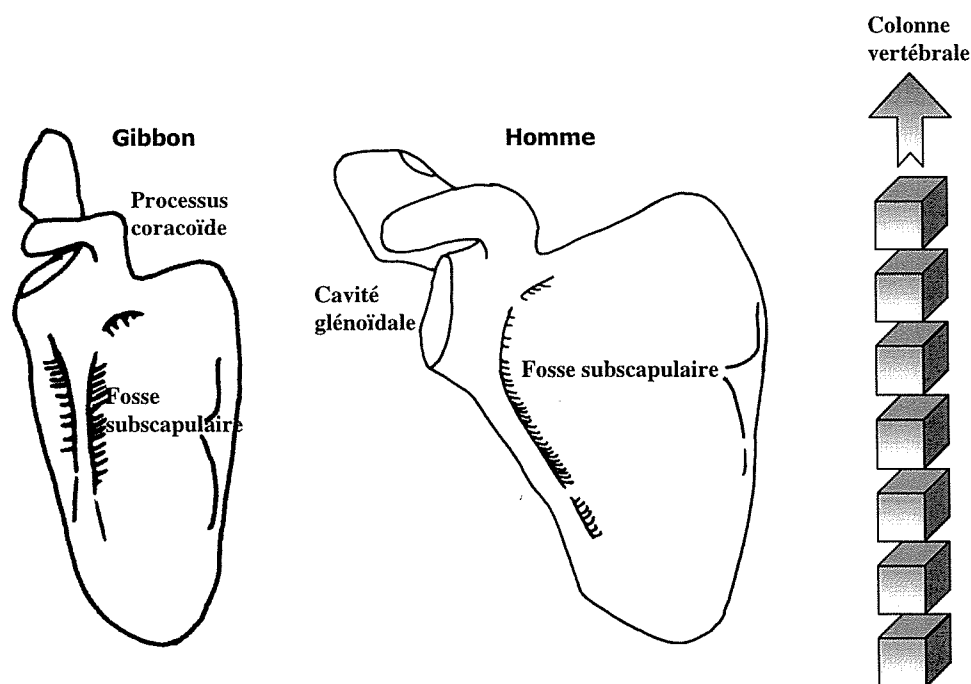


Figure V-5 : Orientation du processus coracoïde par rapport au squelette axial

⁶Les gibbons sont particuliers car ce sont les seuls primates chez qui la longue portion du biceps ne s'insère pas sur le processus coracoïde, mais sur l'humérus (Chapitre II).

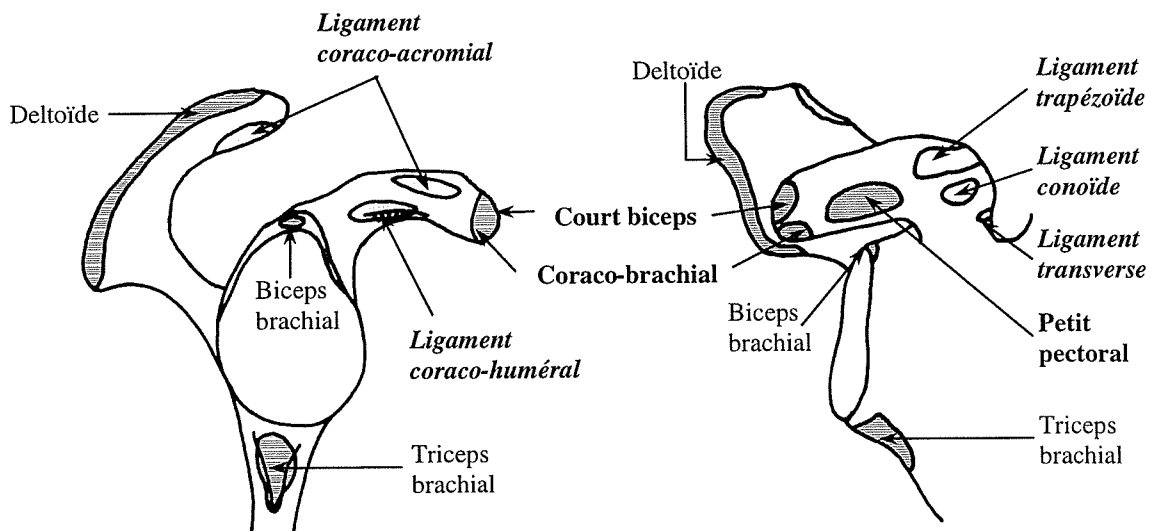


Figure V-6 : Insertions ligamentaires (gras et italique) et musculaires (gras) sur le processus coracoïde, vue glénoïdale à gauche, vue costale à droite (D'après Kamina, 1995).

Le coraco-brachial est un fléchisseur de l'humérus et la courte portion du biceps un fléchisseur de l'avant bras sur le bras (Chapitre II ; Gagey, 1985). Pour que la tête humérale ne soit pas gênée dans ses mouvements, et que les faisceaux musculaires du coraco-brachial et de la courte portion du biceps aient une action efficace, il est nécessaire que le processus coracoïde soit situé au-dessus de la tête humérale et médialement par rapport à celle-ci (Figure V-5). Ainsi, le processus coracoïde ne peut être que perpendiculaire au squelette axial.

Chez les grands singes et les gibbons, le bord médial est lui aussi vertical et parallèle à la colonne vertébrale au repos (Vallois, 1928 ; Schultz, 1950 ; Roberts, 1974 ; Sakka, 1985). Dans cette position le processus coracoïde est alors à peu près horizontal comme chez l'homme. L'orientation différente de la cavité glénoïdale entre l'homme et les grands singes explique alors pourquoi les mesures des angles gléno-coracoïde-p et p' ne sont pas identiques entre ces deux groupes. Bien que l'angle axillo-glénoïdien soit semblable entre les deux espèces de chimpanzés, l'angle pilier-glénoïdien est lui distinct comme nous l'avons vu précédemment. Ainsi l'orientation différente du processus coracoïde entre les deux espèces de chimpanzés peut s'expliquer par une orientation légèrement différente de la scapula entre ces deux espèces.

Ces résultats sont importants pour l'interprétation des fossiles, car l'orientation de l'extrémité médiale du processus coracoïde par rapport à la cavité glénoïdale se constate facilement sur l'os, sans avoir à réaliser des mesures (Figure V-4). En outre, cette structure

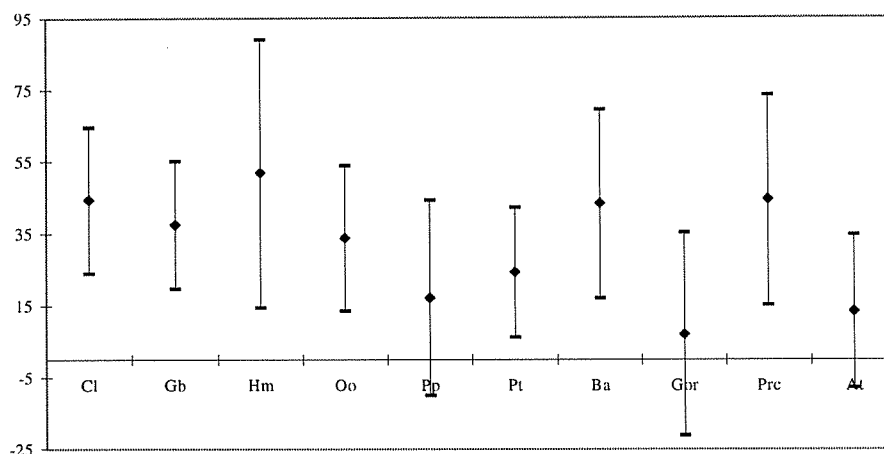
permet de savoir si l'individu était totalement bipède terrestre ou s'il était encore arboricole, même si le bord latéral de la scapula est absent.

B. ORIENTATION DE L'EXTRÉMITÉ PROXIMALE DU PROCESSUS CORACOÏDE

1) Résultats

Angle gléno-coracoïdien-3

L'angle gléno-coracoïdien-3 traduit l'orientation de l'extrémité proximale du processus coracoïde, par rapport au grand axe [EF] de la cavité glénoïdale.



Graphique V-11 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation (en degrés) de l'angle gléno-coracoïde-3.

Trois groupes sont discernables (Graphique V-11 ; Tableau V-11) :

- 1°) les grands singes, les gibbons et les atèles. Ce groupe est hétérogène car il ne possède pas deux genres qui présentent une angulation identique.
- 2°) les cercopithecoïdes, dont l'angulation est identique entre les trois genres étudiés (anova).
- 3°) les hommes, dont les valeurs angulaires les plus élevées. C'est-à-dire que chez l'homme la partie proximale du processus coracoïde est beaucoup moins verticale que chez d'autres primates comme les gorilles par exemple.

L'amplitude des intervalles de valeurs et leurs recouvrements sont très importants. Cependant, les angles les plus aigus sont caractéristiques des grands singes et des gibbons, et les plus ouverts des cercopithèques et de l'homme. Autrement dit, la partie proximale du

processus coracoïde est plus verticale chez les grands singes et les gibbons que chez l'homme. Au sein des grands singes, des gibbons et des atèles la mesure de cet angle ne semble pas être corrélée à la locomotion.

Tableau V-11 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de l'angle gléno-coracoïde-3

Espèces (nombre de pièces)	moyenne - 2δ	moyenne	moyenne + 2δ
<i>Colobus sp.</i> (25)	24,0	44,3	64,6
<i>Hylobates sp.</i> (18)	19,7	37,4	55,1
<i>Homo sapiens sapiens</i> (32)	14,5	51,8	89,1
<i>Pongo pygmaeus</i> (23)	13,6	33,7	53,9
<i>Pan paniscus</i> (19)	-9,9	17,2	44,2
<i>Pan troglodytes</i> (30)	6,4	24,3	42,2
<i>Papio hamadryas</i> (24)	17,1	43,2	69,4
<i>Gorilla gorilla</i> (38)	-21,1	7,0	35,2
<i>Procolobus sp.</i> (19)	15,3	44,3	73,4
<i>Ateles sp.</i> (12)	-7,7	13,4	34,6

Chez certains gorilles, atèles et bonobos, l'angle gléno-coracoïde-3 peut présenter des valeurs négatives. Cela ne signifie pas que, chez ces individus, la partie proximale du processus coracoïde ait une orientation sensiblement différente. Seulement, elle est verticale, ou presque, et le point R (l'un des points définissant le processus coracoïde), situé sur l'emplacement du ligament conoïde, est rejeté du côté latéral par rapport à la droite (EF), définissant le grand axe de la cavité glénoïdale (Figure V-7).

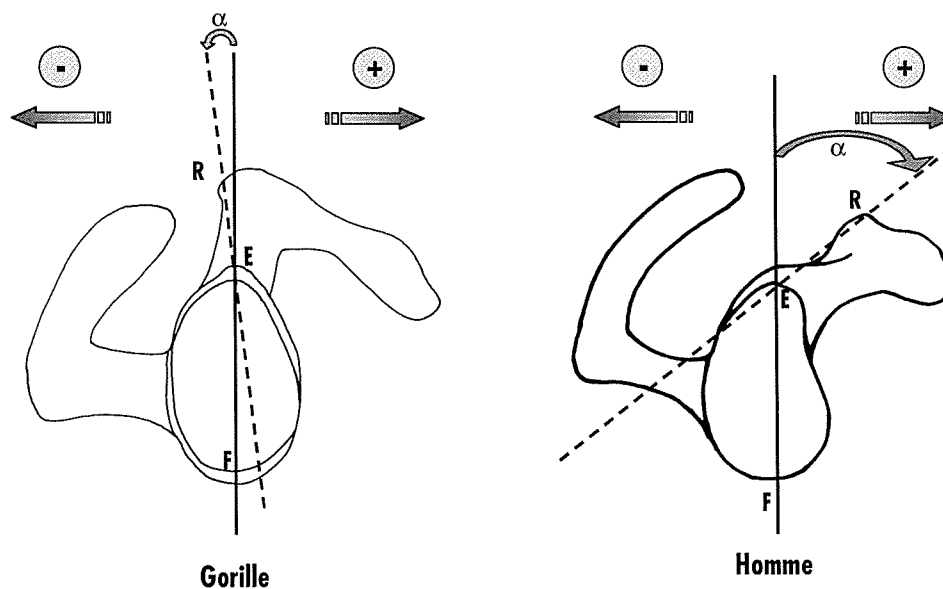
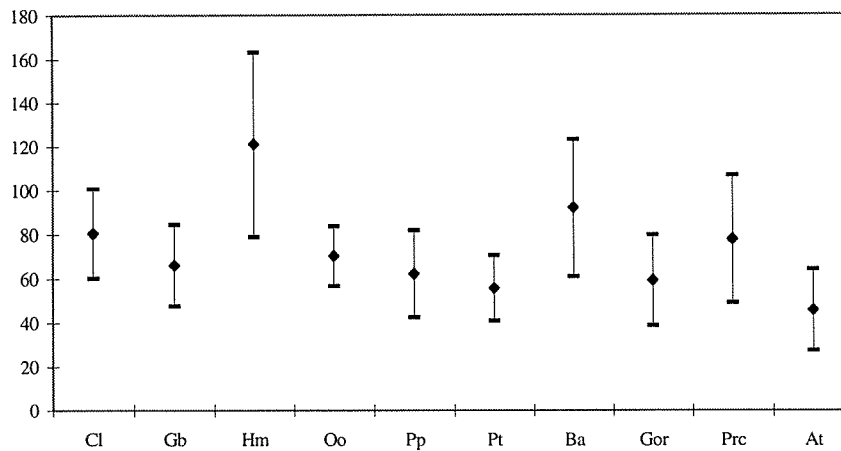


Figure V-7 : Orientation de la partie proximale du processus coracoïde. Noter la verticalisation de cette partie chez le gorille et son horizontalisation chez l'homme.

Angle coraco-proximo-distal

L'angle coraco-proximo-distal est l'angle entre les parties distale et proximale du processus coracoïde. Il montre des variations relativement faibles entre les espèces, et seul l'homme se différencie nettement avec les valeurs les plus élevées (Graphique V-12 ; Tableau V-12). Cependant, les valeurs moyennes les plus faibles correspondent aux atèles, aux gibbons et aux grands singes. Les procolobes, les colobes et les babouins présentent des valeurs moyennes supérieures. Il existe une augmentation progressive de la valeur moyenne de cet angle lorsque l'on suit l'ordre suivant : atèles, chimpanzés communs, gorilles, bonobos, gibbons, orangs-outans, procolobes, colobes et finalement babouins. La différence entre la moyenne humaine et celle des babouins est supérieure aux différences observées entre deux autres espèces consécutives.



Graphique V-12 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation (en degrés) de l'angle coraco-proximo-distal

Ce sont les primates adaptés à la locomotion suspendue dont les valeurs sont les plus faibles (Graphique V-12 ; Tableau V-12), toujours inférieures à celles de l'homme moderne. Cependant au sein des espèces adaptées à la locomotion suspendue, ce ne sont pas toujours les plus brachiatrices qui possèdent les angles les plus aigus. Autant *Ateles* montre effectivement les valeurs les plus faibles, autant celles d'*Hylobates* sont beaucoup plus élevées (Graphique V-12 ; Tableau V-12).

L'homme est caractérisé par une très forte amplitude de variation de l'angle coraco-proximo-distal. Cela est dû au fait que les angles gléno-coracoïde-3 et gléno-coracoïde-p' ont eux aussi une très grande amplitude de variation (angle coraco-proximo-distal = gléno-coracoïde-3 + gléno-coracoïde-p').

Tableau V-12 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de l'angle coraco-proximo-distal.

<i>Espèces</i> (nombre de pièces)	moyenne - 2 δ	moyenne	moyenne + 2 δ
<i>Colobus sp.</i> (25)	60,3	80,5	100,7
<i>Hylobates sp.</i> (18)	47,7	66,1	84,6
<i>Homo sapiens sapiens</i> (32)	78,9	121,0	163,1
<i>Pongo pygmaeus</i> (23)	56,9	70,4	83,8
<i>Pan paniscus</i> (19)	42,6	62,3	81,9
<i>Pan troglodytes</i> (30)	41,1	55,8	70,6
<i>Papio hamadryas</i> (24)	61,0	92,0	123,1
<i>Gorilla gorilla</i> (38)	38,8	59,3	79,7
<i>Procolobus sp.</i> (19)	49,1	77,9	106,6
<i>Ateles sp.</i> (12)	27,5	45,8	64,2

2) *Interprétations*

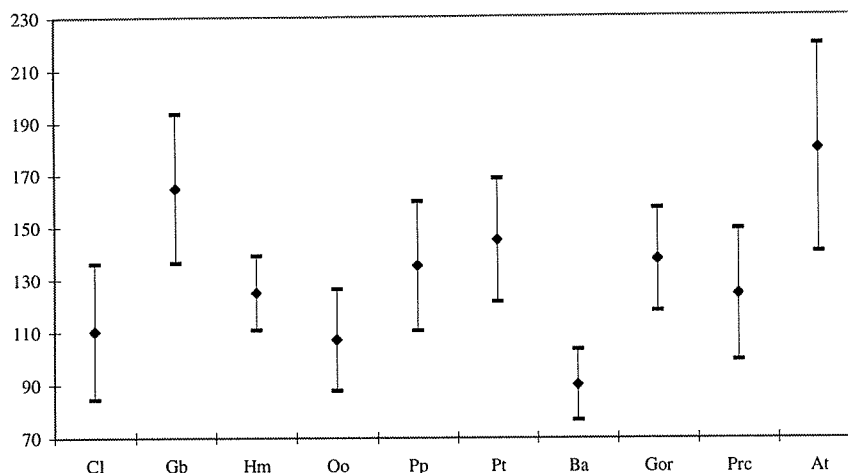
Les angles gléno-coracoïde-3 et coraco-proximo-distal traduisent une position différente du processus coracoïde. L'angle gléno-coracoïde-3 montre que chez l'homme l'extrémité proximale du processus coracoïde tend à être plus horizontale (Figure V-7) par rapport à la cavité glénoïdale que chez les autres primates. L'angle coraco-proximo-distal montre que la partie distale du processus coracoïde tend à être déportée, par rapport à la cavité glénoïdale, plus médialement chez l'homme que chez les autres primates.

C . LONGUEUR ET ROBUSTESSE DU PROCESSUS CORACOÏDE

1) *Résultats*

Indice coracoïdien

L'indice coracoïdien traduit la longueur du processus coracoïde par rapport à la hauteur [EF] de la cavité glénoïdale. Les processus les plus longs appartiennent aux espèces les plus brachiatriques : gibbons et atèles, et les plus courts aux espèces les plus quadrupèdes tels que les babouins (Graphique V-13 ; Tableau V-13). Cependant, les orangs-outans font exception car leur processus coracoïde est très court, à peine plus grand que celui des babouins. De même, les gorilles sont moins arboricoles que les bonobos, et pourtant leurs processus coracoïdes sont aussi longs (test-t). Par ailleurs, la longueur moyenne du processus coracoïde des gibbons est significativement plus courte que celle des atèles (test-t).



Graphique V-13 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de l'indice coracoïdien.

Au sein des *Hominoidea*, notre espèce présente un processus coracoïde relativement court, puisqu'il est moins long que celui des grands singes africains et des gibbons (anova). Il est cependant plus long que celui des orangs-outans (test-t). Chez l'homme il est toujours supérieur ou égal à la hauteur de la cavité glénoïdale.

En règle générale, le processus coracoïde devient d'autant plus long que l'animal est plus arboricole. En effet, les processus coracoïdes des procolobes et des colobes sont plus longs que ceux des babouins (test-t) mais c'est le développement de la locomotion suspendue qui s'accompagne d'une augmentation sensible de la longueur de ce processus.

Le processus coracoïde est plus long chez *Procolobus* que chez *Colobus* (test-t). C'est un des rares caractères scapulaires différent entre ces deux genres.

Tableau V-13 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de l'indice coracoïdien

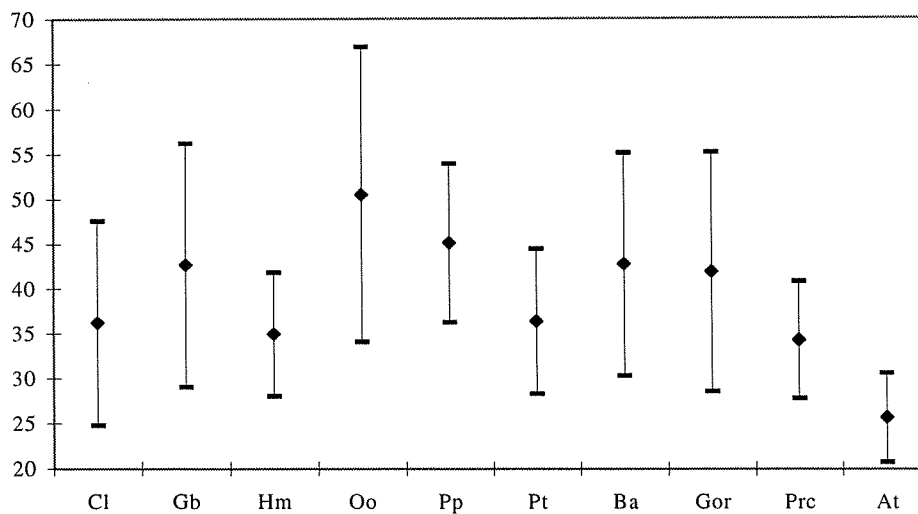
Espèces (nombre de pièces)	moyenne - 2δ	moyenne	moyenne + 2δ
<i>Colobus sp.</i> (25)	84,7	110,3	136,0
<i>Hylobates sp.</i> (18)	136,3	164,8	193,4
<i>Homo sapiens sapiens</i> (32)	110,8	124,9	139,0
<i>Pongo pygmaeus</i> (23)	87,9	107,1	126,2
<i>Pan paniscus</i> (19)	110,4	135,1	159,9
<i>Pan troglodytes</i> (30)	121,4	145,0	168,6
<i>Papio hamadryas</i> (24)	76,7	90,0	103,3
<i>Gorilla gorilla</i> (38)	117,8	137,5	157,1
<i>Procolobus sp.</i> (19)	99,3	124,7	149,1
<i>Ateles sp.</i> (12)	140,2	179,7	219,2

Indice de robustesse maximale

L'espèce présentant l'indice de robustesse maximale du processus coracoïde le plus élevé est l'orang-outan, et à l'opposé le processus le plus gracile se trouve chez les atèles (Graphique V-14 ; Tableau V-14).

Du plus robuste au moins robuste, quatre groupes apparaissent (Graphique V-14 ; Tableau V-14) :

- 1°) les orangs-outans (test-t).
- 2°) les bonobos, les babouins, les gibbons et les gorilles (anova).
- 3°) les chimpanzés communs, les colobes, l'homme et les procolobes (anova).
- 4°) les atèles (test-t).



Graphique V-14 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de l'indice de robustesse maximale.

Les orangs-outans présentent l'indice de robustesse maximale le plus élevé en moyenne, mais aussi l'amplitude de variation la plus importante. Cet indice est calculé en prenant en compte la largeur maximale du processus coracoïde, qui ne se situe pas toujours au même niveau.

Tableau V-14 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de l'indice de robustesse maximale

<i>Espèces</i> (nombre de pièces)	moyenne - 2 δ	moyenne	moyenne + 2 δ
<i>Colobus sp.</i> (25)	24,8	36,2	47,6
<i>Hylobates sp.</i> (18)	29,1	42,7	56,2
<i>Homo sapiens sapiens</i> (32)	28,1	34,9	41,8
<i>Pongo pygmaeus</i> (23)	34,1	50,5	66,9
<i>Pan paniscus</i> (19)	36,3	45,1	54,0
<i>Pan troglodytes</i> (30)	28,3	36,4	44,5
<i>Papio hamadryas</i> (24)	30,3	42,7	55,1
<i>Gorilla gorilla</i> (38)	28,6	41,9	55,2
<i>Procolobus sp.</i> (19)	27,8	34,3	40,8
<i>Ateles sp.</i> (12)	20,8	25,7	30,6

Indice de robustesse minimale

L'indice de robustesse minimale est calculé en utilisant la largeur minimale du processus coracoïde, contrairement au précédent. Les valeurs des indices de robustesse maximale et minimale sont relativement corrélées ($r = 0,7$; $p = 0,0001$). Cependant, les différences inter-spécifiques sont moins nettes que précédemment.

2) *Interprétations*

La longueur du processus coracoïde est très différente selon les espèces de primates. Plus les primates pratiquent les déplacements suspendus et surtout la brachiation, plus le processus coracoïde devient long. En effet, ce sont les gibbons et les atèles qui possèdent les processus les plus longs, et les primates quadrupèdes les plus courts (Graphique V-13).

Au sein de ces derniers, il existe des différences entre les espèces en fonction du degré d'arboricolisme. Les longueurs les plus faibles sont caractéristiques des babouins, alors que les trachypithèques (Olivier, 1954), les colobes et procolobes présentent un processus plus long, même s'il reste plus court que celui des espèces à déplacements suspendus. Chez les *Colobinae* les mouvements en dehors du plan parasagittal sont plus fréquents que chez les babouins, à cause de la différence de fréquentation du milieu arboré entre ces deux groupes. En outre, les colobes et les procolobes, contrairement aux babouins, sont capables, après un saut, de se réceptionner à des branches uniquement par leurs membres supérieurs (Ashton et al., 1964). Cela entraîne des contraintes importantes dans la chaîne articulaire que constituent les membres supérieurs. Les mouvements de ces derniers chez les babouins se font essentiellement dans un plan parasagittal, tout comme les mammifères quadrupèdes, tel que le

cheval. Ces derniers, qui ne peuvent pas réaliser d'autres types de mouvements, présentent un processus coracoïde limité à un tubercule (Lessertisseur et *al.*, 1967).

Il existe donc une relation entre la longueur du processus coracoïde, et l'importance des mouvements en dehors du plan parasagittal, associés à des contraintes mécaniques importantes : transport d'objets lourds et volumineux, réception par les membres supérieurs, etc. Cela est confirmé par les scapulas de chiroptères (chauves-souris) et de *Sciuridae* (écureuils) dont le processus coracoïde est systématiquement très long (Strickler, 1978 ; Swiderski, 1993), et dont les membres supérieurs doivent réaliser des mouvements importants en dehors du plan parasagittal.

Comme cela a déjà été rappelé, le coraco-brachial et la longue portion du biceps⁷ s'insèrent à l'extrémité du processus coracoïde. Chez l'homme ces deux muscles possèdent alors un long bras de levier car le processus coracoïde permet d'avancer leur insertion vers l'avant, au delà du bord antérieur de la clavicule (Gagey, 1985). L'étude sur l'orientation du processus coracoïde a montré que ce dernier est à peu près horizontal lorsque la scapula est en position de repos chez les *Hominoidea*. Ainsi le processus coracoïde réalise, chez toutes les espèces qui constituent ce taxon, le même bras de levier.

Les différences de longueurs observées entre l'homme et les autres hominoïdes, en dehors des orangs-outans, s'expliquent par l'orientation de la cavité glénoïdale. En effet, plus celle-ci est orientée crânialement, plus son sommet (point E) est rejeté en arrière, ce qui recule d'autant l'origine du processus coracoïde. En outre, un processus coracoïde plus long offre une plus grande surface d'insertion pour les muscles et les ligaments qui s'y insèrent. Des attaches plus fortes sont un avantage lors de la locomotion suspendue, car les muscles des membres supérieurs, et notamment ceux s'insérant sur le processus coracoïde (Chapitre II), sont très sollicités.

Les atèles présentent le processus coracoïde le plus long parmi les primates étudiés ici et très certainement le plus long au sein des primates en général. Cependant, leur processus coracoïde est particulier et relativement différent de celui des autres primates. Cette morphologie ne se retrouve que chez les autres *Atelinae* et les *Alouattinae* (Yioulatos, 1994).

⁷Voir note 6 page 241.

En effet, ces deux sous-familles présentent un processus coracoïde qui possède une excroissance à la jonction des parties distale et proximale, qui se développe vers le haut et l'arrière, puis se courbe vers le bord supérieur et peut fusionner avec ce dernier, formant ainsi un foramen scapulaire. Celui-ci est constant chez *Ateles* et *Brachyteles* et plus rare chez *Lagothrix* et *Alouatta*. Chez ces primates le muscle subclavier possède fréquemment une insertion coracoïdienne (Chapitre II). Le développement particulier du processus coracoïde chez les *Atelinae* et les *Alouattinae* offre une surface d'insertion accrue afin d'augmenter la puissance du muscle subclavier (Ziemer 1978 ; Yioulatos, 1994). Ainsi, l'extrême longueur du processus coracoïde chez *Ateles* est différente de celle des *Hominoidea*. Cette insertion particulière du subclavier permettrait de solidariser la clavicule et la scapula, de la même manière que l'articulation coraco-claviculaire des gibbons. En effet, la locomotion particulière des atèles interdit à la clavicule de développer une morphologie de type gibbon en vue postérieure (Chapitre III). Cependant, une ceinture scapulaire rigide est indispensable pour réaliser la brachiation (Chapitre III). Par ailleurs, le fait que chez *Ateles* le muscle subclavier soit silencieux lors de la suspension (Konstant et al., 1982), montre qu'il assure, dans ce cas de figure, un rôle de ligament actif.

La morphologie du processus coracoïde chez les orangs-outans est plus difficile à interpréter.

Le développement important du processus coracoïde est associé à une projection importante de l'épine au-dessus de la cavité glénoïdale (voir plus bas). Chez tous les *Hominoidea* sans exception, ces deux structures sont reliées par le ligament coraco-acromial (Ciochon et al., 1977) et l'ensemble constitue la voûte acromio-coracoïdienne (Chapitre II). Au contraire, chez les *Cercopithecoidea* et chez les *Ceboidea*, y compris les *Atelinae*, ce ligament est absent (Ciochon et al., 1977). Ainsi, le développement important du processus coracoïde n'est pas toujours associé à l'existence de ce ligament, et à la formation de la voûte acromio-coracoïdienne. Quoi qu'il en soit, pour que ce ligament existe, il est nécessaire que le processus coracoïde ait une taille minimale. En effet, si ce processus ainsi que l'acromion ne dépassent pas suffisamment au-dessus de la cavité glénoïdale, ils ne peuvent être unis par un ligament.

Deux hypothèses existent quant à la fonction de ce ligament :

1°) Il agirait comme une armature dynamique qui diffuse les forces s'exerçant sur l'un des processus vers le deuxième afin de répartir leurs actions (Larson, 1993). Ce ligament aurait essentiellement une action stabilisatrice sur l'acromion car ce dernier est soumis à un plus grand nombre de contraintes de distorsion que le processus coracoïde (Larson, 1993). L'absence de ce ligament chez les atèles s'expliquerait par des contraintes agissant sur l'acromion moins importantes que ce qui existe chez d'autres primates tels que les gibbons par exemple. Les atèles pratiquent la locomotion suspendue et la brachiation, mais ils se déplacent extrêmement fréquemment sur leur quatre membres (Ashton et *al.*, 1964). De plus, leur brachiation est particulière puisqu'ils s'aident de leur queue comme cinquième main, ce qui diminue les contraintes exercées sur les membres supérieurs. Ainsi, chez *Ateles*, les forces de distorsion s'exerçant sur l'acromion sont plus faibles que chez les *Hominoidea* et ne nécessiteraient pas le développement d'un ligament coraco-coracoïdien.

2°) Il ne présenterait aucune fonction mécanique (Kapandji, 1994), car son ablation, chez l'homme, n'entraîne pas de problèmes physiologiques particuliers, même chez les populations où le membre supérieur est soumis à des contraintes importantes (Pilardeau et *al.*, 1996).

Deux interprétations concernant les résultats de l'ablation du ligament coraco-coracoïdien chez l'homme sont alors envisageables :

1°) les contraintes qui s'exercent sur l'acromion sont faibles chez l'homme. Autrement dit, ce ligament aurait perdu sa fonction dans notre espèce.

2°) les travaux de Pilardeau et *al.* (1996) nécessitent une étude supplémentaire. Ces auteurs présentent des résultats sur une courte période, le temps de l'opération, de la convalescence et de quelques mois supplémentaires. Or, les forces de distorsions agissant sur l'acromion, et dans une moindre mesure sur le processus coracoïde, ne sont sans doute pas suffisamment puissantes pour entraîner la rupture rapide de ces structures. Au contraire, l'absence de ce ligament peut entraîner une fatigue de l'acromion à long terme, qui peut se traduire par différents problèmes, comme des micro-fractures par exemple, après plusieurs années. Des études supplémentaires seraient riches en informations.

Une remarque peut être faite sur la morphologie de l'extrémité distale du processus coracoïde chez les hominoïdes. En effet, cette extrémité peut être taillée en biseau (Figure V-8) ou alors être plus ou moins arrondie (Martin *et al.*, 1939).

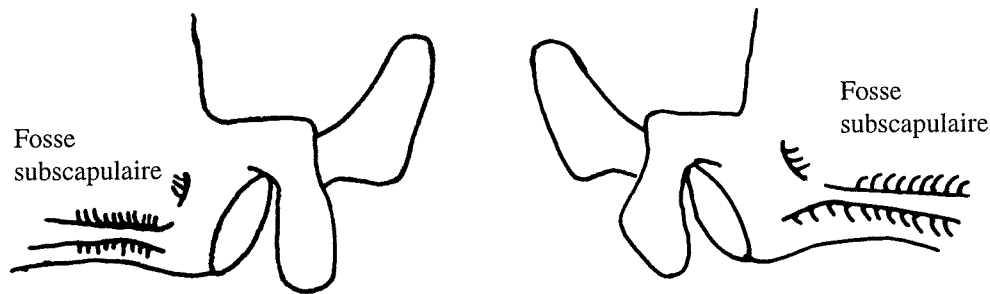
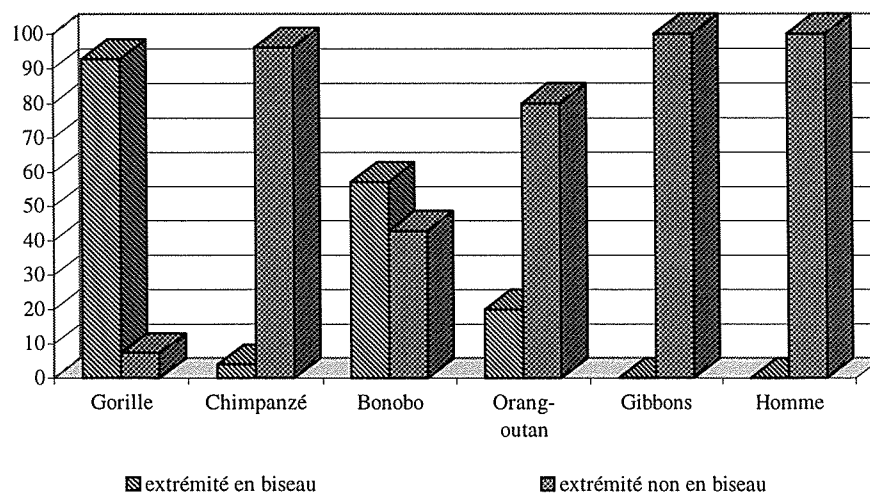


Figure V-8 : Morphologie de l'extrémité distale du processus coracoïde, forme classique à gauche (autres primates) et biseautée à droite (gorille).

La forme biseautée, caractéristique des gorilles et des bonobos, est quasi-absente chez les autres hominoïdes, dont l'homme (Graphique V-15 ; Tableau V-15). Ce résultat n'est pas conforme aux observations de Martin *et al.* (1939), qui considèrent que cette morphologie biseautée, effectivement très fréquente chez les gorilles, est présente avec une fréquence moindre chez les chimpanzés.

Tableau V-15 : Proportion (en %) de scapulas possédant un processus coracoïde taillé en biseau.

	gorille	chimpanzé	bonobo	orang-outan	gibbon	homme
extrémité en biseau	92,7	4,0	57,1	20,0	0,0	0,0
extrémité non en biseau	7,3	96,0	42,9	80,0	100,0	100,0



Graphique V-15 : Proportion (en %) de scapulas présentant un processus coracoïde taillé en biseau

Autant les angles décrivant le processus coracoïde ne sont pratiquement pas corrélés avec d'autres structures scapulaires (deux avec l'indice d'extension maximale du trapèze sur l'épine), autant l'indice coracoïdien en présente beaucoup plus (Tableau V-16). Autrement dit, la longueur du processus coracoïde dépend beaucoup de la morphologie générale de la scapula.

Tableau V-16 : Coefficient de corrélation de Paerson entre l'indice coracoïdien et les variables ci-dessous.

Variable	r	r ²	p	Variable	r	r ²	p
indice 1	0,5	0,3	0,0001	angle c	-0,7	0,5	0,0001
indice 2	-0,6	0,4	0,0001	angle m	-0,5	0,3	0,0001
indice 4	0,6	0,4	0,0001	angle DBC	0,5	0,3	0,0001
				angle INF	-0,5	0,3	0,0001

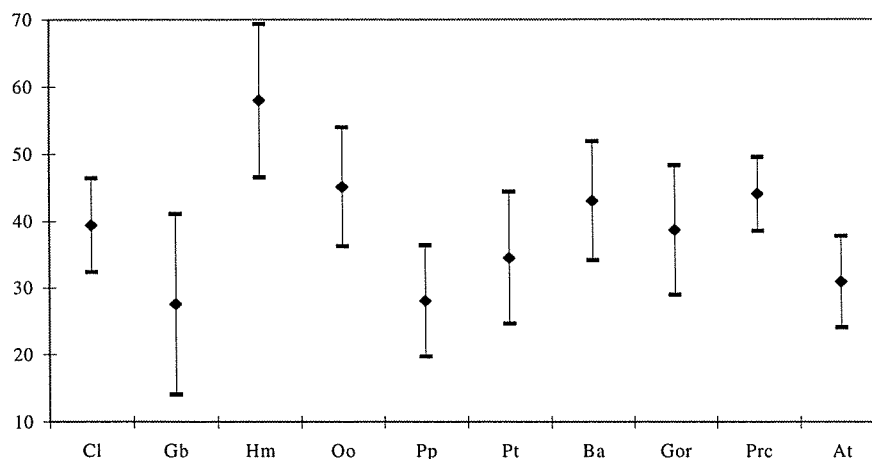
4 . L'ÉPINE

A . LES ANGLES

1) Résultats

Angle épine-pilier

L'angle épine-pilier est l'angle entre la base de l'épine et le pilier de la scapula. Les valeurs les plus élevées sont caractéristiques des scapulas humaines et les plus faibles des scapulas des gibbons et des bonobos (Graphique V-16 ; Tableau V-17).



Graphique V-16 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation (en degrés) de l'angle épine-pilier.

Les gibbons présentent une grande variabilité de l'angle épine-pilier, sans que cela ne semble être en relation avec la présence de deux espèces de gibbons dans cette étude.

Dans l'ordre des valeurs croissantes de l'angle épine-pilier, cinq groupes peuvent être distingués :

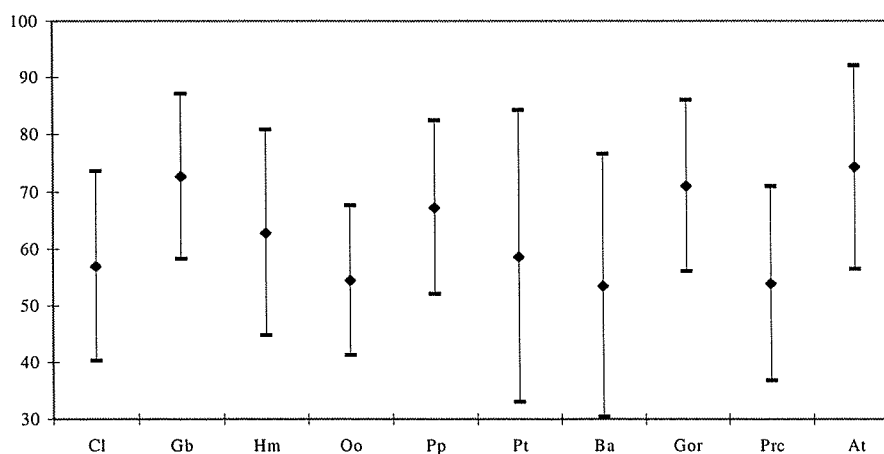
- 1° Les gibbons, les bonobos et les atèles (test-t, anova)
- 2° Les chimpanzés communs (test-t, anova)
- 3° Les gorilles et les colobes (test-t)
- 1° Les procolobes et les orangs-outans (anova)
- 2° L'homme

Tableau V-17 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de l'angle épine-pilier

<i>Espèces</i> (nombre de pièces)	moyenne - 2 δ	moyenne	moyenne + 2 δ
<i>Colobus sp.</i> (25)	32,4	39,4	46,4
<i>Hylobates sp.</i> (18)	14,0	27,6	41,1
<i>Homo sapiens sapiens</i> (32)	46,6	58,0	69,4
<i>Pongo pygmaeus</i> (23)	36,3	45,1	54,0
<i>Pan paniscus</i> (19)	19,7	28,1	36,4
<i>Pan troglodytes</i> (30)	24,7	34,5	44,4
<i>Papio hamadryas</i> (24)	34,2	43,0	51,9
<i>Gorilla gorilla</i> (38)	29,0	38,7	48,3
<i>Procolobus sp.</i> (19)	38,5	44,0	49,5
<i>Ateles sp.</i> (12)	24,1	30,9	37,7

Nos résultats sont concordants avec ceux de Larson (1995), bien que les différences inter-génériques tendent à être moins prononcées. Ces écarts reflètent les divergences de méthodologie (Chapitre II) entre les auteurs.

Angle épine



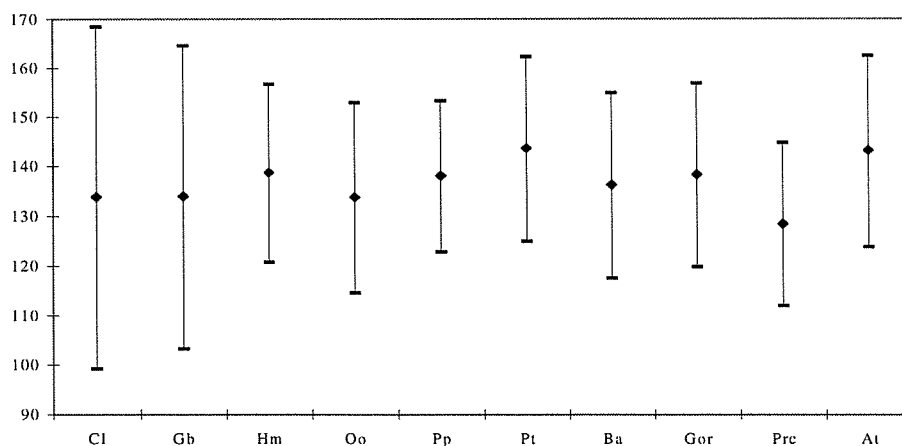
Graphique V-17 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation (en degrés) de l'angle épine.

L'angle épine traduit l'orientation plus ou moins crâniale de l'épine de la scapula. Plus celle-ci est orientée crânialement, plus l'angle épine est fermé. Il est difficile de différencier nettement les groupes, si ce n'est que les espèces les plus brachiatriques, gibbons et atèles, présentent les angles les plus ouverts. Autrement dit, leurs épines tendent à moins se refermer vers la fosse supra-épineuse que celles des babouins par exemple (Graphique V-17 ; Tableau V-18). Les gorilles se distinguent des chimpanzés car ils présentent des valeurs très proches de celles des gibbons (Graphique V-17 ; Tableau V-18, test-t).

Tableau V-18 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de l'angle épine

Espèces (nombre de pièces)	moyenne - 2 δ	moyenne	moyenne + 2 δ
<i>Colobus sp.</i> (25)	40,3	57,0	73,6
<i>Hylobates sp.</i> (18)	58,3	72,7	87,1
<i>Homo sapiens sapiens</i> (32)	44,8	62,8	80,9
<i>Pongo pygmaeus</i> (23)	41,3	54,5	67,7
<i>Pan paniscus</i> (19)	52,1	67,3	82,4
<i>Pan troglodytes</i> (30)	39,7	61,1	82,5
<i>Papio hamadryas</i> (24)	30,4	53,5	76,6
<i>Gorilla gorilla</i> (38)	56,1	71,0	86,0
<i>Procolobus sp.</i> (19)	36,8	54,0	71,1
<i>Ateles sp.</i> (12)	56,6	74,3	92,1

Angle acromio-spinal



Graphique V-18 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation (en degrés) de l'angle acromio-spinal.

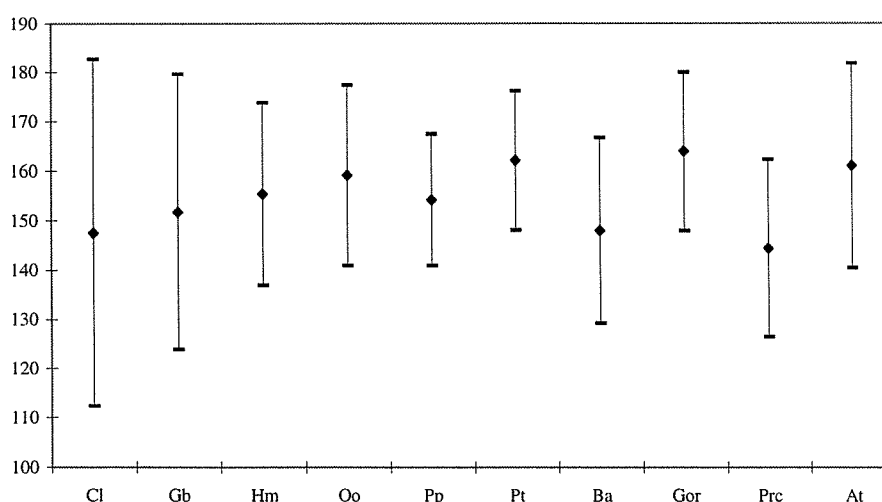
L'angle acromio-spinal est l'angle entre la base de l'épine et le grand axe de l'acromion. Cet angle ne présente que quelques légères différences entre les espèces de primates (anova) (Graphique V-18 ; Tableau V-19), mais le recouvrement des intervalles de valeurs est tel, qu'il est impossible de distinguer des groupes précisément délimités.

Tableau V-19 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de l'angle acromio-spinal

Espèces (nombre de pièces)	moyenne - 2 δ	moyenne	moyenne + 2 δ
<i>Colobus sp.</i> (25)	99,3	133,9	168,5
<i>Hylobates sp.</i> (18)	103,3	134,0	164,6
<i>Homo sapiens sapiens</i> (32)	120,8	138,7	156,7
<i>Pongo pygmaeus</i> (23)	114,6	133,8	153,0
<i>Pan paniscus</i> (19)	122,9	138,1	153,3
<i>Pan troglodytes</i> (30)	125,0	143,7	162,4
<i>Papio hamadryas</i> (24)	117,6	136,3	155,0
<i>Gorilla gorilla</i> (38)	119,9	138,4	156,9
<i>Procolobus sp.</i> (19)	112,1	128,5	144,8
<i>Ateles sp.</i> (12)	123,9	143,3	162,6

Angle acromio-trapézoïdal

L'angle acromio-trapézoïdal est l'angle entre l'orientation de l'insertion du trapèze sur l'épine et le grand axe de l'acromion. Cet angle ne permet pas de distinguer nettement des groupes de primates, d'autant plus que le recouvrement des valeurs entre les différentes espèces est important (Graphique V-19 ; Tableau V-20). Cependant, les valeurs moyennes (anova) les plus faibles correspondent aux primates quadrupèdes (*Cercopithecidae*) et les valeurs les plus élevées aux primates pratiquant la locomotion suspendue ou la bipédie (*Hominoidea* et *Atelinae*).



Graphique V-19 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation (en degrés) de l'angle acromio-trapézoïdal

Tableau V-20 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de l'angle acromio-trapézoïdal

<i>Espèces</i> (nombre de pièces)	moyenne - 2 δ	moyenne	moyenne + 2 δ
<i>Colobus sp.</i> (25)	112,3	147,5	182,7
<i>Hylobates sp.</i> (18)	123,9	151,8	179,6
<i>Homo sapiens sapiens</i> (32)	137,0	155,4	173,8
<i>Pongo pygmaeus</i> (23)	140,9	159,2	177,4
<i>Pan paniscus</i> (19)	141,0	154,2	167,5
<i>Pan troglodytes</i> (30)	148,1	162,1	176,2
<i>Papio hamadryas</i> (24)	129,2	148,0	166,8
<i>Gorilla gorilla</i> (38)	148,0	164,0	180,0
<i>Procolobus sp.</i> (19)	126,4	144,4	162,4
<i>Ateles sp.</i> (12)	140,5	161,1	181,8

2) *Interprétations*

L'angle épine-pilier reflète l'orientation de l'épine et ainsi l'orientation générale des fibres du muscle infra-épineux. Ce muscle présente un rôle majeur dans le contrôle de la stabilisation de l'articulation gléno-humérale contre les forces de tension (Larson, 1995). Plus l'angle est fermé, plus la ligne d'action de ce muscle est orientée crânialement (Larson, 1995). Ce sont les espèces les plus brachiatriques qui présentent les angles les plus aigus, et donc une orientation plus crâniale du muscle infra-épineux. Au contraire, plus l'espèce est quadrupède terrestre, plus l'infra-épineux est orienté latéralement. Les orangs-outans, qui sont extrêmement arboricoles, présentent cependant, un angle épine-pilier plus ouvert que chez n'importe quel primate quadrupède. Cela serait dû au mode de déplacement particulier de cette espèce dans le milieu arboré (Larson, 1995), où les membres inférieurs sont très sollicités, même si parfois une forme de brachiation peut être utilisée (Ashton et al. 1964, Galdikas, 1997). L'homme présente l'orientation la plus latérale du muscle infra-épineux. Cela est attribué à la position bras pendant et à l'utilisation des membres supérieurs comme organe manipulateur (Larson, 1995) et transporteur. En effet, il est fréquent que les membres supérieurs soient sollicités pour le transport d'objets au niveau de la ceinture. Les forces de tension qui s'exercent sur l'articulation gléno-humérale sont alors orientées dans une direction quasi-opposée à celles qui s'exercent sur cette articulation chez les gibbons. Les babouins, dont la cavité glénoïdale est orientée plus latéralement que celle de l'homme, possèdent un infra-épineux dont l'orientation est plus crâniale que chez ce dernier. Cela est dû au fait que chez les babouins la position bras pendant n'est pas aussi fréquente que chez l'homme moderne.

Pour ce caractère, les bonobos sont nettement plus brachiateurs que les chimpanzés communs.

Un angle épine-pilier fermé traduit un comportement locomoteur entraînant fréquemment des phases de suspension, sans soutien des membres inférieurs, de durée relativement longue.

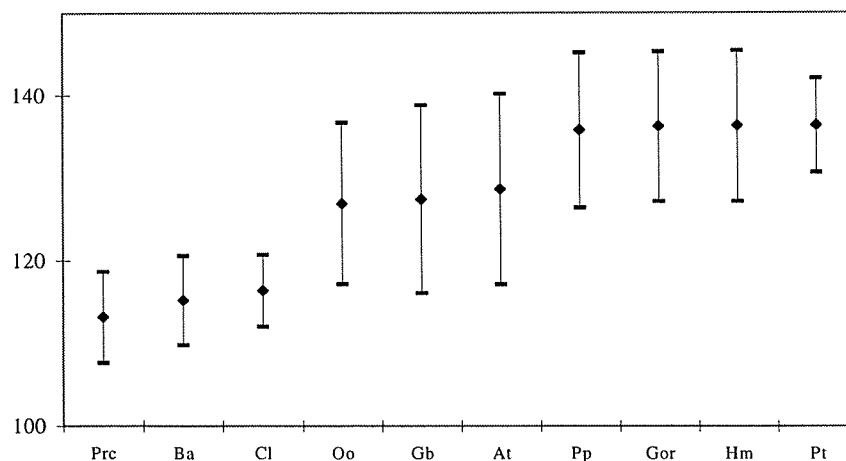
Le peu de différences intergénériques caractérisant les angles épine, acromio-spinal et acromio-trapézoïdal ne donne pas lieu à une interprétation fonctionnelle.

B . LES INDICES

1) Résultats

Indice longueur de l'épine

L'indice longueur de l'épine traduit l'importance de la projection de l'épine au-dessus de la cavité glénoïdale.



Graphique V-20 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de l'indice longueur de l'épine.

Dans l'ordre décroissant l'indice longueur de l'épine permet de distinguer trois groupes (Graphique V-20 ; Tableau V-21) qui sont :

1°) les grands singes africains et l'homme. Il n'y a pas de différences significatives entre leurs moyennes (anova). Autrement dit, ce premier groupe représente les primates ayant la plus grande projection de l'épine au-dessus de la cavité glénoïdale.

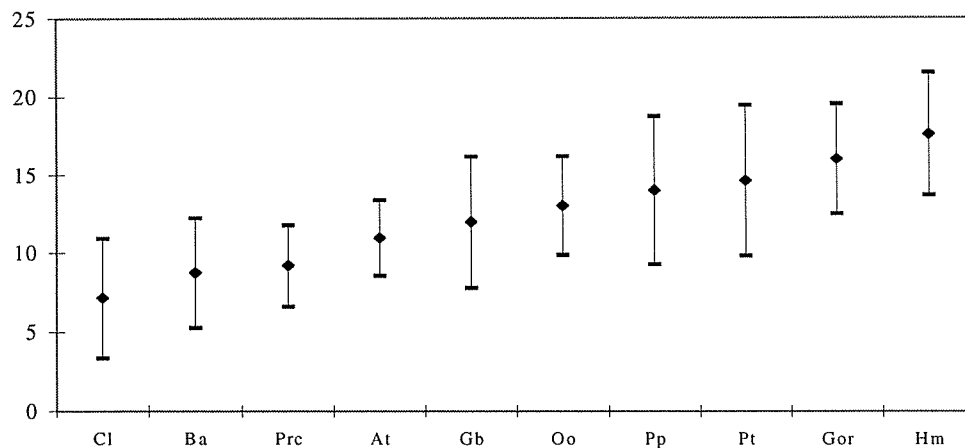
2°) les gibbons, les orangs-outans et les atèles dont les valeurs moyennes sont presque identiques (Graphique V-20 ; Tableau V-21 ; anova).

3) les colobes, les procolobes et les babouins (Graphique V-20). Bien que le recouvrement des valeurs soit important, il existe des différences significatives entre ces trois genres (anova et test-t).

Tableau V-21 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de l'indice longueur de l'épine

<i>Espèces</i> (nombre de pièces)	moyenne - 2 δ	moyenne	moyenne + 2 δ
<i>Colobus sp.</i> (25)	112,0	116,4	120,7
<i>Hylobates sp.</i> (18)	116,1	127,4	138,8
<i>Homo sapiens sapiens</i> (32)	127,2	136,3	145,4
<i>Pongo pygmaeus</i> (23)	117,2	126,9	136,7
<i>Pan paniscus</i> (19)	126,4	135,8	145,2
<i>Pan troglodytes</i> (30)	130,7	136,4	142,0
<i>Papio hamadryas</i> (24)	109,8	115,2	120,6
<i>Gorilla gorilla</i> (38)	127,2	136,2	145,3
<i>Procolobus sp.</i> (19)	107,7	113,2	118,7
<i>Ateles sp.</i> (12)	117,2	128,7	140,2

Indice épineux



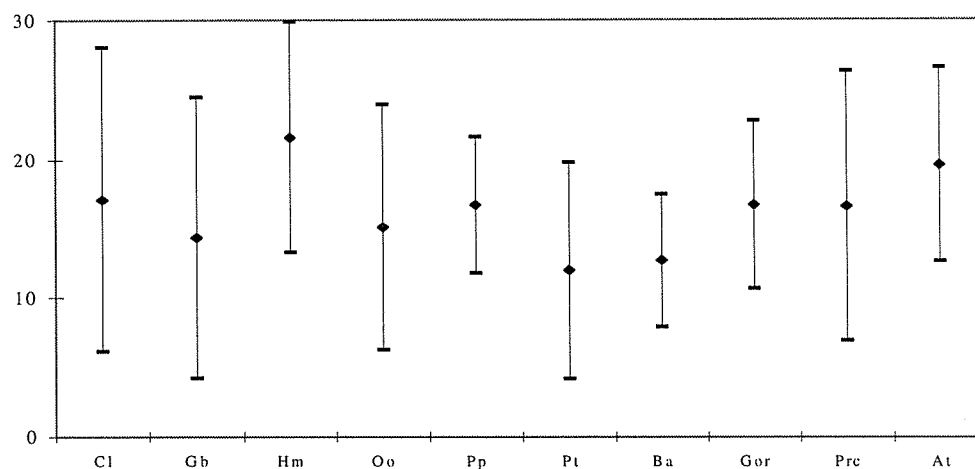
Graphique V-21 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de l'indice épineux.

L'indice épineux représente la largeur de l'acromion. On retrouve les mêmes groupes que pour l'indice précédent, toutefois moins nettement, car les transitions sont beaucoup plus progressives (Graphique V-21 ; Tableau V-22). C'est l'homme qui présente les valeurs les plus élevées, ensuite viennent les valeurs des grands singes. Les gibbons et les atèles sont intermédiaires entre les grands singes et les *Cercopithecoidea* dont les valeurs sont les plus faibles parmi les primates.

Tableau V-22 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de l'indice épineux

<i>Espèces</i> (nombre de pièces)	moyenne - 2 δ	moyenne	moyenne + 2 δ
<i>Colobus sp.</i> (25)	3,4	7,2	10,9
<i>Hylobates sp.</i> (18)	7,8	12,0	16,2
<i>Homo sapiens sapiens</i> (32)	13,7	17,6	21,5
<i>Pongo pygmaeus</i> (23)	9,8	13,0	16,2
<i>Pan paniscus</i> (19)	9,2	14,0	18,8
<i>Pan troglodytes</i> (30)	9,8	14,6	19,5
<i>Papio hamadryas</i> (24)	5,3	8,7	12,2
<i>Gorilla gorilla</i> (38)	12,5	16,0	19,5
<i>Procolobus sp.</i> (19)	6,6	9,2	11,8

Indice hauteur acromiale



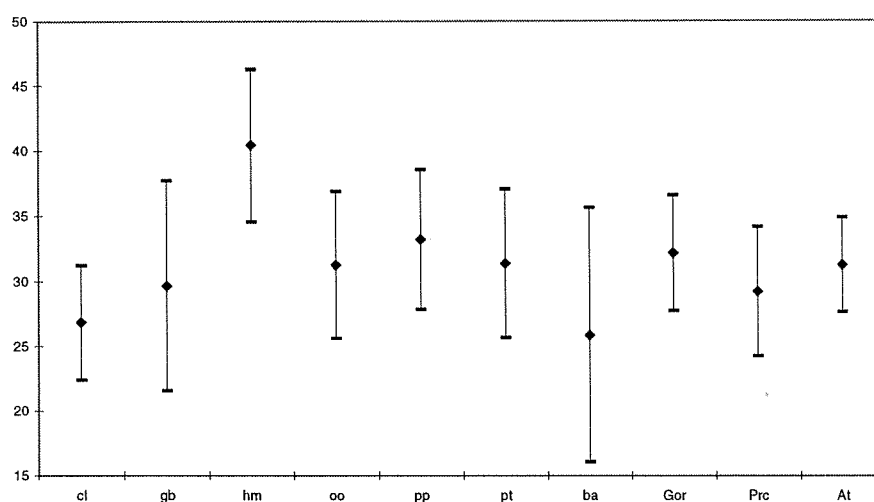
Graphique V-22 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de l'indice hauteur acromiale.

L'indice hauteur acromiale traduit la hauteur de l'extrémité médiale de la facette articulaire acromiale. Il existe effectivement des différences entre les espèces (anova), mais le recouvrement des valeurs est important (Graphique V-22 ; Tableau V-23). L'homme présente les valeurs les plus élevées et le chimpanzé commun les valeurs les plus faibles.

Tableau V-23 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de la hauteur acromiale

Espèces (nombre de pièces)	moyenne - 2 δ	moyenne	moyenne + 2 δ
<i>Colobus sp.</i> (25)	6,2	17,1	28,1
<i>Hylobates sp.</i> (18)	4,2	14,4	24,5
<i>Homo sapiens sapiens</i> (32)	13,3	21,6	29,9
<i>Pongo pygmaeus</i> (23)	6,3	15,1	24,0
<i>Pan paniscus</i> (19)	11,8	16,7	21,7
<i>Pan troglodytes</i> (30)	4,2	12,0	19,8
<i>Papio hamadryas</i> (24)	7,9	12,7	17,5
<i>Gorilla gorilla</i> (38)	10,7	16,8	22,8
<i>Procolobus sp.</i> (19)	6,9	16,6	26,4
<i>Ateles sp.</i> (12)	12,7	19,6	26,6

Indice hauteur épineuse



Graphique V-23 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de l'indice hauteur épineuse.

L'indice hauteur épineuse exprime la hauteur maximale de l'épine par rapport à l'écaille de la scapula. Cet indice présente les valeurs les plus élevées chez les *Hominoidea* et les *Atelinae*, et les plus faibles chez les *Cercopithecoidea*. Cependant, seul l'homme se distingue nettement des autres primates (Graphique V-23 ; Tableau V-24).

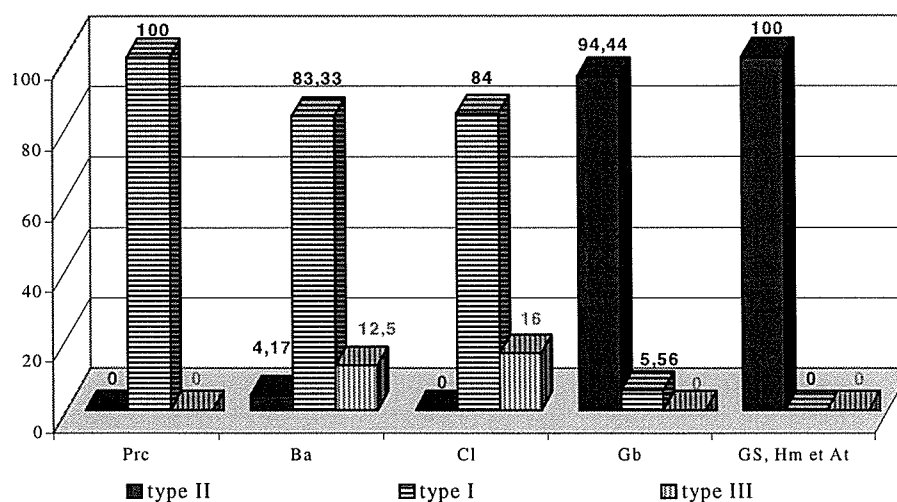
Tableau V-24 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de l'indice hauteur épineuse

Espèces (nombre de pièces)	moyenne - 2 δ	moyenne	moyenne + 2 δ
<i>Colobus sp.</i> (25)	22,4	26,8	31,3
<i>Hylobates sp.</i> (18)	21,6	29,7	37,7
<i>Homo sapiens sapiens</i> (32)	34,6	40,4	46,3
<i>Pongo pygmaeus</i> (23)	25,6	31,3	36,9
<i>Pan paniscus</i> (19)	27,9	33,2	38,6
<i>Pan troglodytes</i> (30)	25,7	31,4	37,1
<i>Papio hamadryas</i> (24)	16,1	25,9	35,7
<i>Gorilla gorilla</i> (38)	27,8	32,2	36,6
<i>Procolobus sp.</i> (19)	24,3	29,2	34,2
<i>Ateles sp.</i> (12)	27,7	31,3	34,9

Type acromial

Le type acromial, il en existe trois (Figure V-9 ; p. 269), reflète l'orientation de la facette articulaire acromiale. Cette orientation est différente entre les *Hominoidea* et les *Cercopithecoidea*

Chez les grands singes et les atèles, elle est toujours de type II. Chez les gibbons, elle est très majoritairement de type II, mais un peu plus de 5% des scapulas présentent le type I (Graphique V-24).



Graphique V-24 : Proportion en (%) des différents types d'articulation acromiale

Les *Cercopithecoidea* sont caractérisés par une plus grande variété de morphologies acromiales. Tous les types acromiaux sont représentés, mais le type I l'est très majoritairement. La morphologie de type III est spécifique des *Cercopithecoidea*. C'est une

morphologie intermédiaire entre le type I et le type II. Dans ce cas de figure, la facette articulaire acromiale présente presque toujours un aspect de type II dans sa partie médiale et un de type I dans sa partie latérale (Figure V-9).

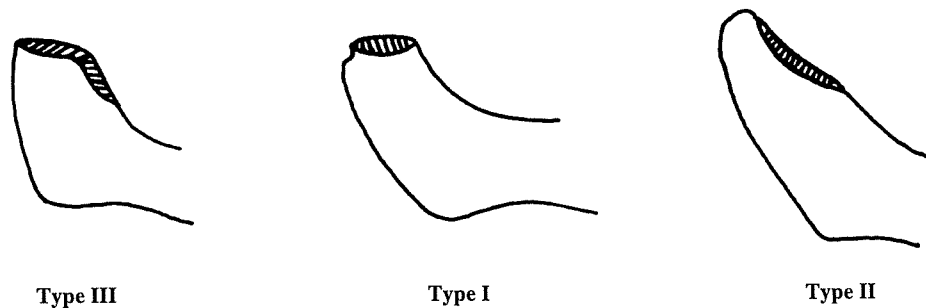


Figure V-9 : Morphologie de l'articulation acromiale

2) *Interprétations*

La projection de l'épine au-dessus de la cavité glénoïdale est plus importante chez les espèces à locomotion suspendue ou bipède que chez les espèces quadrupèdes. Cependant, ce ne sont pas les espèces les plus brachiatriques (gibbons et atèles) qui présentent la projection la plus importante (Graphique V-20).

Les groupes définis à partir de l'indice longueur de l'épine se retrouvent avec les valeurs de l'indice épineux. Autrement dit, plus l'acromion est long, plus il est large (Schultz, 1930). En effet, le coefficient de corrélation r de Pearson entre ces deux indices est : $r = 0,7$ avec $p = 0,0001$.

L'augmentation progressive de la taille et de l'extension de l'acromion au-dessus de la cavité glénoïdale traduit un rôle de plus en plus dominant du deltoïde (Inman et *al.*, 1944). Cela a été interprété par différents auteurs comme reflétant les capacités de flexion et d'abduction (Aiello et *al.*, 1990 ; Takahashi, 1990 ; Taylor, 1997 a). En d'autres termes, plus la projection de l'épine est importante et l'acromion large, plus l'animal pratique la locomotion suspendue. Or, le deltoïde n'est pas le seul muscle responsable des mouvements d'élévation du bras, et il intervient en synergie avec d'autres muscles, dont le grand pectoral (Gagey, 1985). Le deltoïde, et plus particulièrement le faisceau moyen, n'est que peu sollicité lors de la brachiation chez les gibbons (Jungers et *al.*, 1981). Cette sollicitation a lieu essentiellement lors de la phase de saisie du support (Jungers et *al.*, 1981). Les atèles présentent au contraire, une activité beaucoup plus importante du deltoïde (Jungers et *al.*, 1981), due à l'absence du faisceau claviculaire du grand pectoral (Chapitre III ; Voisin, in

prep. b). Au contraire, ce muscle est indispensable pour les déplacements de type knuckle walking, car lorsque le bras prend appui sur le sol, les faisceaux antérieurs et moyens du deltoïde sont très sollicités (Larson et al., 1987). Ces auteurs attribuent cette importante activité au contrôle de la vitesse d'exécution du mouvement. Cependant, Gagey (1985) a montré que, contrairement à ce qui est couramment admis⁸, la contraction du deltoïde crée une force orientée médialement et vers le bas qui limite l'ascension de l'humérus lors des mouvements des membres supérieurs. Ainsi, l'activité du deltoïde observée chez *Pan troglodytes* (Larson et al., 1987) lors du knuckle walking, serait une réaction de ce muscle afin de s'opposer⁹ à l'ascension de l'humérus lors de la phase d'appui. En effet, chez ces derniers, la scapula étant disposée dorsalement, l'humérus n'est pas bloqué par la cavité glénoïdale lors des déplacements au sol. Par ailleurs, les gorilles, qui se déplacent essentiellement par knuckle walking, présentent une projection de l'épine au-dessus de la cavité glénoïdale nettement plus importante que celle des gibbons.

De la même manière, le transport d'objets entraîne une contraction des muscles du bras, notamment le biceps. Cela tend à faire remonter la tête humérale. Le deltoïde aurait alors une fonction de blocage de l'extrémité proximale de l'humérus en l'entraînant vers le bas. Le développement important du deltoïde chez l'homme (c'est le plus gros muscle de l'épaule), trouve alors une explication satisfaisante.

La projection importante de l'épine, associée à une forte largeur de l'acromion, traduit un deltoïde puissant. Cela signifie alors que les mouvements de flexion et d'abduction sont puissants, mais surtout que le bras subit de fortes contraintes qui font remonter la tête humérale.

La faible corrélation entre les hauteurs acromiale et épineuse ($r = 0,4$; $p = 0,0001$) montre que les morphologies épineuses ne sont pas identiques chez les espèces de primates. *Pan troglodytes* présente des valeurs de l'indice hauteur épineuse élevées, mais les valeurs les plus faibles de l'indice hauteur acromiale. Cela signifie que l'acromion se recourbe beaucoup chez cette espèce, contrairement à l'homme chez qui ces deux indices présentent des valeurs plus élevées, traduisant un acromion moins courbé. *Pan paniscus* n'est pas identique à *Pan troglodytes*, car l'acromion se recourbe moins chez le premier. La morphologie de

⁸Il est admis que la contraction du deltoïde crée une force sur l'humérus orientée médialement et vers le haut. Selon Gagey (1985) cette composante ascensionnelle est faible.

⁹Il est évident que les autres muscles de la coiffe interviennent aussi pour s'opposer à l'ascension de l'humérus.

l'articulation acromiale reflète la relation qui existe entre la scapula et la clavicule. La morphologie de type I (facette articulaire perpendiculaire au grand axe de l'acromion) est caractéristique des primates quadrupèdes, terrestres ou arboricoles, donc des primates à scapula latérale. Cette morphologie s'accompagne d'une clavicule positionnée au-dessus de la scapula (Figure V-10). Cette morphologie de la facette articulaire acromiale est associée préférentiellement à des clavicles présentant une facette articulaire latérale de type 1 (Figure V-11).

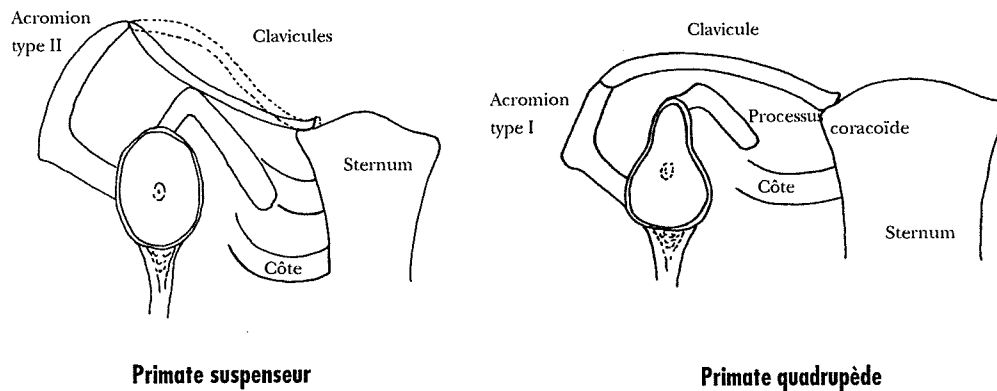


Figure V-10 : Position de la clavicule par rapport à l'acromion, en fonction du type acromial, type II à gauche et type I à droite.

Le type II, qui est caractéristique des *Hominoidea* et des *Ateles*, est associé à des scapulas dorsales. Dans ce cas, la clavicule n'est pas au-dessus de la scapula, mais au même niveau que celle-ci. La clavicule et la facette articulaire acromiale sont au même niveau. Cette morphologie acromiale est associée préférentiellement à des clavicles présentant une articulation latérale de type 1 ou 2, et systématiquement de type 3 (Chapitre III).

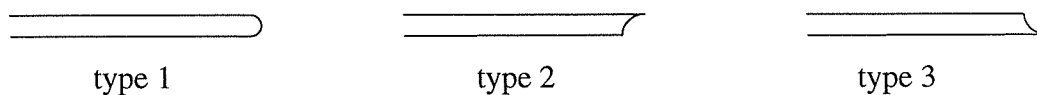


Figure V-11 : Les trois types de facette articulaire à l'extrémité latérale de la clavicule.

5 . MORPHOLOGIE GÉNÉRALE DE LA SCAPULA

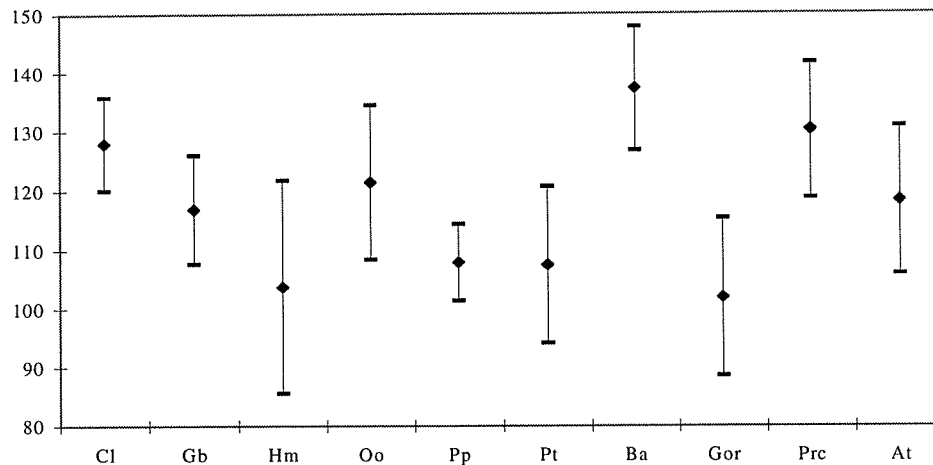
A . LES ANGLES

1) Résultats

Angle supérieur

Dans l'ordre croissant des valeurs de l'angle supérieur, trois groupes se différencient (anova) :

- 1°) Les grands singes africains et l'homme, qui présentent l'angle supérieur le plus fermé.
- 2°) Les gibbons, les atèles et les orangs-outans.
- 3°) Les *Cercopithecidae* (Graphique V-25 ; Tableau V-25).



Graphique V-25 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation (en degrés) de l'angle supérieur.

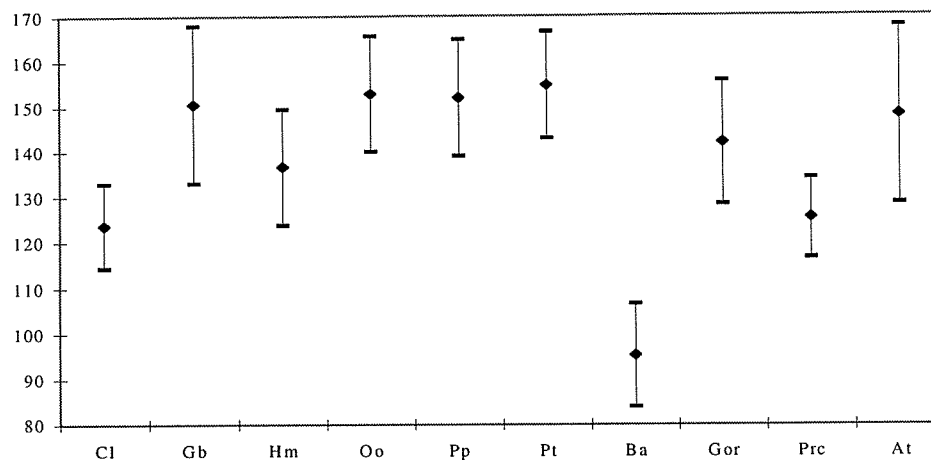
Par ailleurs, il n'existe pas de différences significatives des moyennes entre les gibbons et les atèles d'une part et entre les procolobes et les colobes d'autre part (test-t).

La variabilité de l'angle supérieur de l'homme est la plus importante, et celle des bonobos est la plus faible. Les autres primates hominoïdes et les primates quadrupèdes, tels que les colobes et les babouins, ne présentent pas de différences majeures d'amplitude de variation (Graphique V-25 ; Tableau V-25).

Tableau V-25 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de l'angle supérieur

Espèces (nombre de pièces)	moyenne - 2δ	moyenne	moyenne + 2δ
<i>Colobus sp.</i> (25)	120,1	128,0	135,8
<i>Hylobates sp.</i> (18)	107,7	116,9	126,0
<i>Homo sapiens sapiens</i> (32)	85,6	103,7	121,8
<i>Pongo pygmaeus</i> (23)	108,4	121,4	134,5
<i>Pan paniscus</i> (19)	101,4	107,9	114,4
<i>Pan troglodytes</i> (30)	94,2	107,5	120,7
<i>Papio hamadryas</i> (24)	126,8	137,3	147,7
<i>Gorilla gorilla</i> (38)	88,5	101,9	115,3
<i>Procolobus sp.</i> (19)	118,7	130,2	141,6
<i>Ateles sp.</i> (12)	105,9	118,3	130,7

Angle médial



Graphique V-26 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation (en degrés) de l'angle médial.

L'angle médial permet de différencier quatre groupes (Graphique V-26 ; Tableau V-26) :

- 1°) Les babouins qui correspondent aux valeurs les plus faibles de l'angle médial.
- 2°) Les colobes et les procolobes (test-t).
- 3°) Les hommes et les gorilles.
- 4°) Les atèles, les gibbons, les bonobos, les orangs-outans et les chimpanzés communs, qui correspondent aux valeurs les plus élevées.

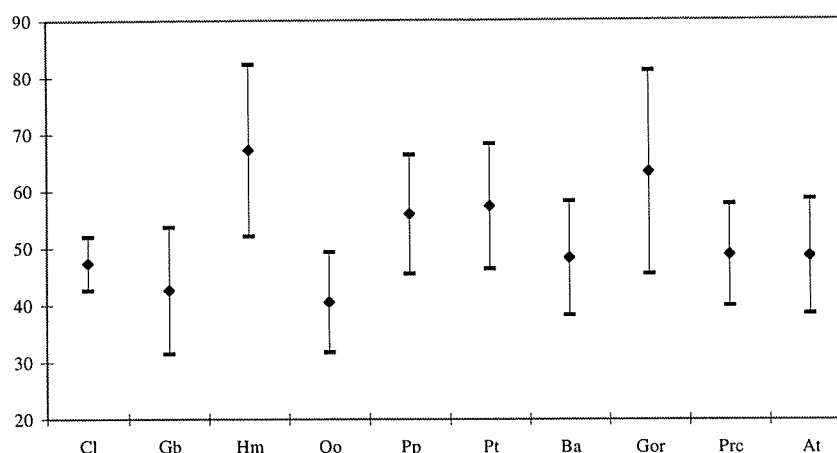
Ce sont les atèles et les gibbons dont l'amplitude de variation l'angle médial est plus grande (Graphique V-26 ; Tableau V-26).

Tableau V-26 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de l'angle médial

Espèces (nombre de pièces)	moyenne - 2 δ	moyenne	moyenne + 2 δ
<i>Colobus sp.</i> (25)	114,4	123,6	132,9
<i>Hylobates sp.</i> (18)	133,0	150,5	168,0
<i>Homo sapiens sapiens</i> (32)	123,8	136,7	149,5
<i>Pongo pygmaeus</i> (23)	140,0	152,9	165,7
<i>Pan paniscus</i> (19)	139,0	152,0	164,9
<i>Pan troglodytes</i> (30)	142,9	154,8	166,6
<i>Papio hamadryas</i> (24)	83,9	95,2	106,5
<i>Gorilla gorilla</i> (38)	128,2	142,0	155,7
<i>Procolobus sp.</i> (19)	116,6	125,3	134,1
<i>Ateles sp.</i> (12)	128,4	148,0	167,7

Angle latéral

La moyenne de l'angle latéral des *Cercopithecidae* et des *Atelinae* est étonnamment constante (Graphique V-27 ; Tableau V-27). Les *Hominoidea* présentent soit des valeurs de l'angle latéral plus faibles (gibbons et orangs-outans) soit des valeurs plus fortes (chimpanzé, gorilles et hommes). Par ailleurs, les hommes et les gorilles possèdent les amplitudes de variation les plus importantes (Graphique V-27 ; Tableau V-27).



Graphique V-27 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation (en degrés) de l'angle latéral.

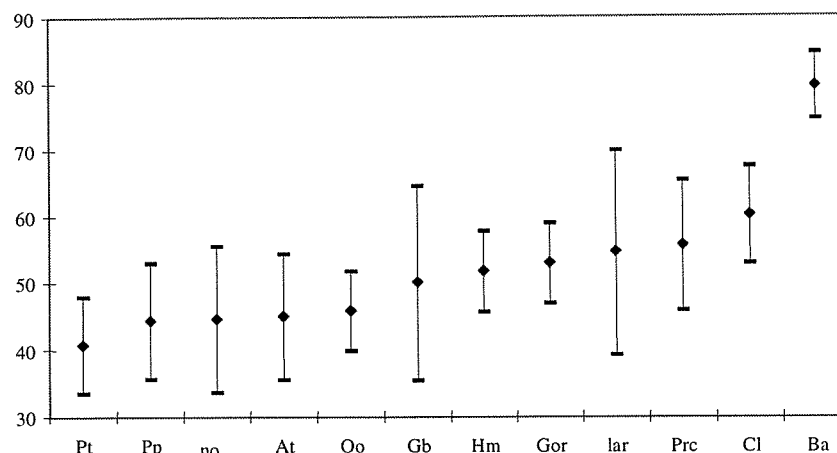
Tableau V-27 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de l'angle latéral

Espèces (nombre de pièces)	moyenne - 2 δ	moyenne	moyenne + 2 δ
<i>Colobus sp.</i> (25)	42,6	47,3	52,0
<i>Hylobates sp.</i> (18)	31,6	42,6	53,7
<i>Homo sapiens sapiens</i> (32)	52,1	67,2	82,3
<i>Pongo pygmaeus</i> (23)	31,8	40,5	49,3
<i>Pan paniscus</i> (19)	45,4	55,9	66,4
<i>Pan troglodytes</i> (30)	46,3	57,3	68,3
<i>Papio hamadryas</i> (24)	38,3	48,2	58,2
<i>Gorilla gorilla</i> (38)	45,4	63,3	81,1
<i>Procolobus sp.</i> (19)	39,9	48,8	57,6
<i>Ateles sp.</i> (12)	38,5	48,5	58,5

Angle inférieur

Seuls les babouins se distinguent totalement des autres primates (Graphique V-28). Il y a une augmentation progressive des valeurs de cet angle lorsque les primates sont classés dans l'ordre suivant (Graphique V-28) : *Pan troglodytes*, *Pan paniscus*, *Ateles*, *Hylobates nomascus*, *Pongo pygmaeus*, *Hylobates sp.*, *Homo sapiens sapiens*, *Gorilla gorilla*, *Hylobates*

lar, *Procolobus sp.*, *Colobus sp.* et *Papio hamadryas*. Ce sont les primates les plus quadrupèdes qui présentent les valeurs angulaires les plus élevées (Tableau V-28), mais ce ne sont pas les plus brachiateurs qui possèdent les valeurs les plus faibles. Il existe une différence entre *Hylobates (Nomascus) concolor* et *Hylobates (Hylobates) lar*. Les valeurs d'*Hylobates nomascus* sont proches de celles d'*Ateles*.



Graphique V-28 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation (en degrés) de l'angle inférieur.

Cet angle est très constant chez l'homme contrairement à l'angle supérieur. Seul *Hylobates (Hylobates) lar* montre une variabilité exceptionnelle (Graphique V-28 ; Tableau V-28)

Tableau V-28 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de l'angle inférieur.

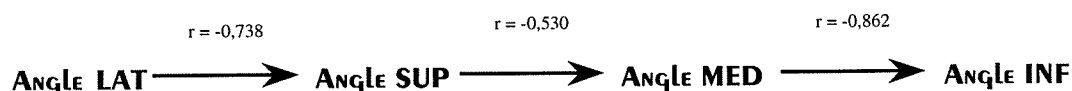
Espèces (nombre de pièces)	moyenne - 2 δ	moyenne	moyenne + 2 δ
<i>Colobus sp.</i> (25)	52,9	60,2	67,5
<i>Hylobates sp.</i> (18)	35,5	50,1	64,6
<i>Homo sapiens sapiens</i> (32)	45,7	51,7	57,8
<i>Pongo pygmaeus</i> (23)	39,9	45,8	51,8
<i>Pan paniscus</i> (19)	35,8	44,4	53,0
<i>Pan troglodytes</i> (30)	33,6	40,8	48,0
<i>Papio hamadryas</i> (24)	74,6	79,6	84,6
<i>Gorilla gorilla</i> (38)	46,9	53,0	59,0
<i>Procolobus sp.</i> (19)	45,8	55,6	65,4
<i>Ateles sp.</i> (12)	35,6	45,0	54,4

2) Interprétations

Ces quatre angles donnent une image de la morphologie du scapulum, mais également, par les corrélations qu'ils entretiennent avec d'autres structures scapulaires, un reflet de la

scapula dans son ensemble. En effet, ces quatre angles présentent, ensemble, des corrélations avec 16 structures scapulaires.

Ces quatre angles ne possèdent pas de corrélations globales entre eux, mais des corrélations deux à deux (Tableau V-29). Ainsi apparaît entre ces angles la relation suivante :



La valeur de l'angle inférieur est donc quasi-indépendante de celle de l'angle latéral. Les corrélations en chaîne entre ces quatre angles expliquent l'existence de scapulas de primates présentant un angle latéral identique (gibbons et babouins), bien que leur morphologie générale soit très différente.

L'angle latéral connu, il est possible de déterminer assez précisément l'angle supérieur. De même, à partir de l'angle médial il est possible de calculer l'angle inférieur. La faible corrélation entre les angles supérieur et médial implique une forte imprécision quant au calcul de la valeur de l'un des angles à partir de l'autre. Ainsi, la connaissance de l'un des quatre angles de la scapula ne permet pas de déterminer les trois autres.

Tableau V-29 : Facteur de corrélations de Pearson, entre les angles supérieur, médial, latéral et inférieur. Les valeurs entre parenthèses sont les probabilités associées.

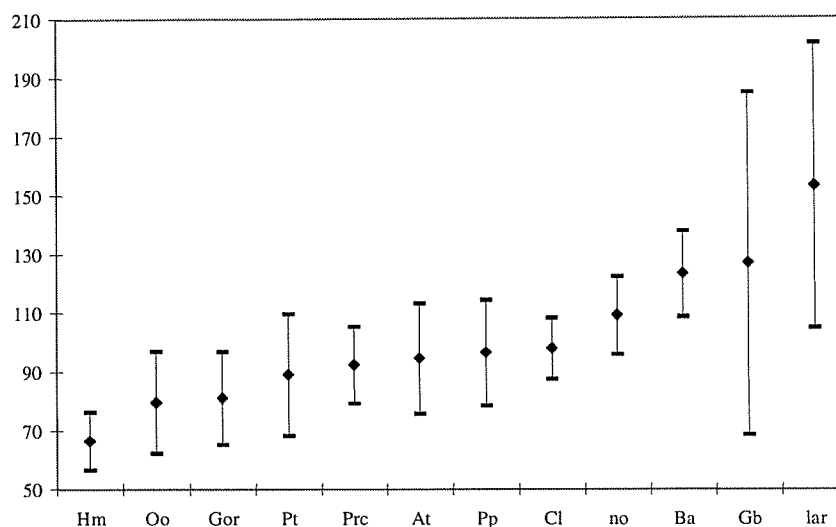
	Angle SUP	Angle DBC	Angle EXT	Angle INF
Angle SUP	1,000 (0,0000)			
Angle DBC	-0,530 (0,0001)	1,000 (0,0000)		
Angle EXT	-0,738 (0,0001)	-0,003 (0,9506)	1,000 (0,000)	
Angle INF	0,416 (0,0001)	-0,862 (0,0001)	-0,095 (0,1483)	1,000 (0,0000)

L'angle latéral traduit l'allongement médio-latéral de la scapula. En effet, plus cet angle est aigu, plus la scapula est allongée. Cependant, cela ne se vérifie pas dans tous les cas, puisque la scapula de l'orang-outan qui est peu allongée présente un angle latéral faible.

B . LES INDICES

1) *Indice scapulaire*

Résultats



Graphique V-29 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de l'indice scapulaire.
lar : *Hylobates (Hylobates) lar*, no : *Hylobates (Nomascus) concolor*.

Cet indice traduit la longueur de la scapula par rapport à sa hauteur. Plus la scapula est étirée médio-latéralement plus l'indice scapulaire est élevé :

- ◆ Ainsi les scapulas humaines sont les plus hautes et les moins longues, alors que celles des gibbons et des babouins sont les plus longues et les moins hautes. Entre ces deux groupes il n'existe pas de différences nettes entre les espèces (Graphique V-29 ; Tableau V-30).
- ◆ Entre les gibbons des ensembles *concolor* et *lar*, il existe des différences importantes quant à l'expression de l'indice scapulaire. En effet, les scapulas des individus appartenant à *Hylobates (Nomascus) concolor* sont plus courtes, et proportionnellement plus hautes, que celles attribuées à *Hylobates (Hylobates) lar*. Ces différences sont telles que les scapulas des babouins présentent une morphologie intermédiaire entre ces deux groupes de gibbons.
- ◆ Les valeurs de cet indice chez les atèles sont nettement plus faibles que celles des gibbons, et proches de celles des bonobos (test-t). Les scapulas des atèles sont ainsi plus courtes et plus hautes que celles des gibbons.

Tableau V-30 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de l'indice scapulaire

<i>Espèces</i> (nombre de pièces)	moyenne - 2 δ	moyenne	moyenne + 2 δ
<i>Colobus sp.</i> (25)	87,5	97,8	108,1
<i>Hylobates sp.</i> (18)	68,6	126,7	184,8
<i>Hylobates hylobates lar</i> (7)	107,5	151,0	194,5
<i>Hylobates nomascus concolor</i> (7)	96,1	108,4	120,8
<i>Homo sapiens sapiens</i> (32)	56,7	66,6	76,5
<i>Pongo pygmaeus</i> (23)	62,4	79,7	97,0
<i>Pan paniscus</i> (19)	78,6	96,4	114,2
<i>Pan troglodytes</i> (30)	68,4	89,0	109,7
<i>Papio hamadryas</i> (24)	108,5	123,1	137,7
<i>Gorilla gorilla</i> (38)	65,4	81,1	96,9
<i>Procolobus sp.</i> (19)	79,4	92,3	105,3
<i>Ateles sp.</i> (12)	75,8	94,4	113,0

Interprétations

L'indice scapulaire montre la très grande longueur des scapulas des gibbons, puisqu'elle peut être plus grande que celle des babouins. Cependant, la morphologie générale de la scapula est très différente entre ces deux genres car chez les gibbons, l'épine est oblique par rapport au bord médial, alors que chez les babouins elle est perpendiculaire à ce bord.

Une scapula longue et étroite n'autorise qu'une faible variété de mouvements des membres supérieurs (Schultz, 1930). En effet :

- ◆ chez les primates quadrupèdes terrestres comme *Papio*, la scapula est latérale par rapport au thorax. Les mouvements réalisables par la scapula se font donc essentiellement dans un plan parasagittal. Ceux entraînant la scapula dorsalement sont limités par l'étroitesse du thorax et la longueur importante de la scapula. Ainsi, l'épaule est parfaitement adaptée aux déplacements quadrupèdes.
- ◆ chez les primates brachiateurs, comme les gibbons, la scapula est dorsale par rapport au thorax. Cette disposition associée à une scapula longue, limite aussi les mouvements réalisables par la scapula. En effet, la morphologie de la scapula chez les gibbons permet des mouvements de glissement importants le long du thorax. Au contraire, les mouvements de sonnette, notamment ceux entraînant l'abaissement de l'angle latéral sont limités par le risque de contact entre les angles inférieurs des deux scapulas.

La morphologie de la scapula chez les gibbons est parfaitement adaptée à la brachiation, car elle limite, avec peu d'efforts musculaires, les effets des contraintes qui créent

un mouvement de sonnette de la scapula. Ce mouvement est coûteux en énergie car il nécessite un contrôle musculaire important pour le maintien de cet os dans sa nouvelle position. Par ailleurs, cette morphologie étroite de la scapula, associée à un thorax plus large que profond, permet de rapprocher l'articulation gléno-humérale de la colonne vertébrale lors de la suspension. Ainsi, la cavité glénoïdale, et donc tout le bras, est pratiquement au-dessus du centre de gravité, ce qui limite alors les contraintes affectant les membres supérieurs et la colonne vertébrale lors de la suspension (Hunt, 1991). Au contraire, l'étroitesse de la scapula des babouins, associée à un thorax plus profond que large, ne permet que de faibles mouvements de glissement autour du thorax, mais d'amples mouvements de sonnette. La scapula des babouins est donc parfaitement adaptée à la quadrupédie.

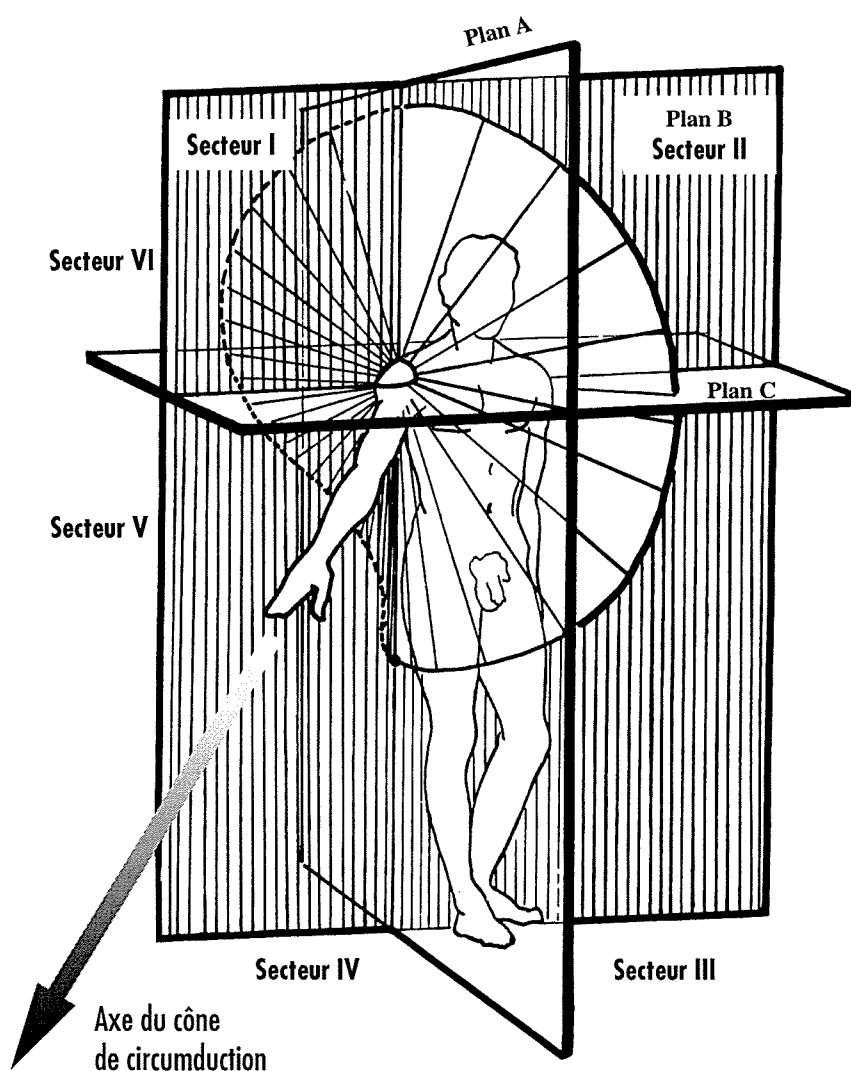


Figure V-12 : Mouvement de circumduction chez l'homme (D'après Kapandji, 1994).

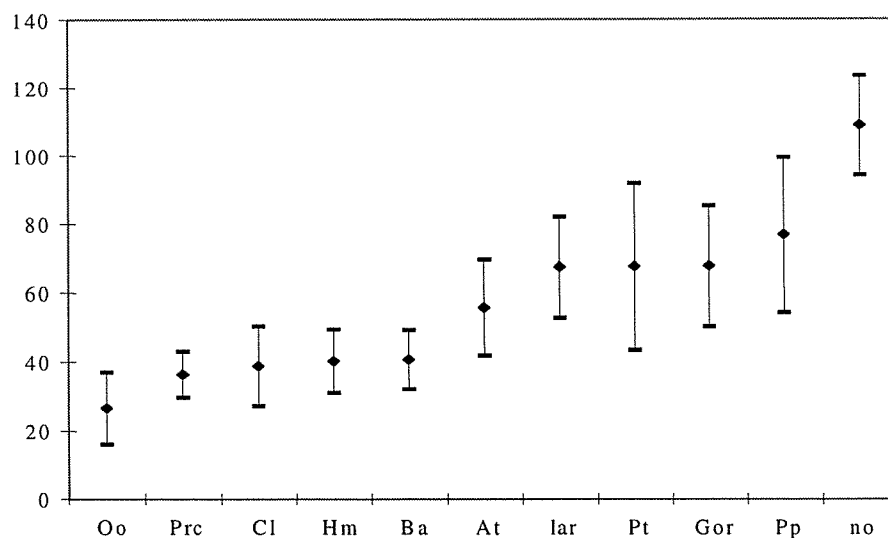
Les capacités de mouvement de la scapula sont faibles aussi bien chez les gibbons que chez les babouins, mais les mouvements préférentiels ne sont pas identiques entre ces deux groupes. Ainsi les primates, grands singes et atèles, moins spécialisés du point de vue locomoteur présentent une longueur moindre de leur scapula.

La très courte longueur scapulaire de l'homme peut être rattachée à la fonction essentiellement manipulatrice des membres supérieurs. Les mouvements de sonnette de la scapula ainsi que les mouvements de rotation autour du thorax sont aisés et de grande amplitude. Cela permet alors au membre supérieur d'accéder à un espace très vaste, dont le volume maximum est atteint lorsque le mouvement de circumduction est poussé à son maximum (Figure V-12). Ce volume est un cône irrégulier. En outre, l'orientation latérale de la cavité glénoïdale permet à l'axe de ce cône d'être orienté en avant et vers le bas, et ainsi de rester sous le contrôle de la vue sans qu'il y ait nécessité de bouger la tête (Kapandji, 1994).

2) *Indice rapfosse et indice infra-épineux*

Résultats

Indice rapfosse



Graphique V-30 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de l'indice rapfosse.
 lar : *Hylobates (Hylobates) lar*, no : *Hylobates (Hylobates) concolor*

L'indice rapfosse traduit la surface relative d'une fosse par rapport à l'autre. Cet indice permet de différencier cinq groupes :

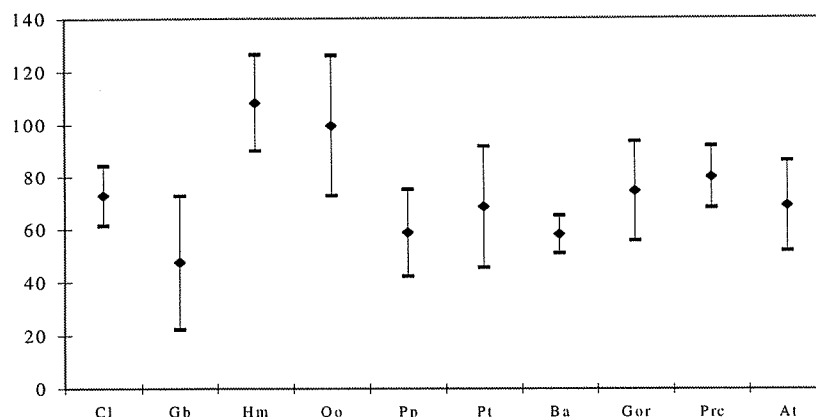
- 1°) les orangs-outans, qui présentent les valeurs les plus faibles. En d'autres termes, la fosse supra-épineuse est très faiblement développée en regard de la fosse infra-épineuse. Elle n'atteint pas 40% de la surface de la fosse infra-épineuse (Graphique V-30 ; Tableau V-31).
- 2°) les procolobes, les colobes, les hommes et les babouins, possèdent une fosse supra-épineuse plus développée que celle des orangs-outans, par rapport à la fosse infra-épineuse. La proportion reste cependant à l'avantage de la fosse infra-épineuse comme le montrent les valeurs de l'indice rapfosse (Graphique V-30 ; Tableau V-31). Au sein de ce groupe les moyennes ne sont pas identiques pour autant (anova).
- 3°) les atèles possèdent un développement relatif de la fosse supra-épineuse plus important (Graphique V-30 ; Tableau V-31) que les groupes précédents. Ils sont intermédiaires entre les espèces du groupe 2 et du groupe 4.
- 4°) les gibbons du sous-genre *Nomascus*, les chimpanzés communs et les gorilles présentent un développement important de la fosse supra-épineuse puisque celle-ci peut atteindre pratiquement 90% de la surface de la fosse infra-épineuse. Le développement relatif des deux fosses est quasi identique entre les trois groupes taxonomiques (anova).
- 5°) les bonobos et les gibbons du groupe *lar* ne présentent pas le même développement relatif des deux fosses. Chez les bonobos, la fosse infra-épineuse est plus développée que la supra-épineuse, bien que parfois la fosse supra-épineuse soit aussi développée que la fosse infra-épineuse (individu 29042 d, Annexe III). Chez la majorité des *Hylobates* (*Hylobates*) *lar* la fosse supra-épineuse est plus développée que l'infra épineuse (Graphique V-30 ; Tableau V-31 ; Tableau en annexe). C'est le seul taxon présentant cette particularité. *Hylobates* (*Nomascus*) *concolor* ne présente jamais une telle proportion entre les deux fosses.

Tableau V-31 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de l'indice rapfosse

<i>Espèces</i> (nombre de pièces)	moyenne - 2 δ	moyenne	moyenne + 2 δ
<i>Colobus sp.</i> (25)	27,3	38,8	50,4
<i>Hylobates sp.</i> (18)	25,5	85,6	145,7
<i>Hylobates (Hylobates) lar</i> (7)	62,6	115,2	167,8
<i>Hylobates (Nomascus) concolor</i> (7)	51,6	66,3	81,0
<i>Homo sapiens sapiens</i> (32)	31,0	40,3	49,5
<i>Pongo pygmaeus</i> (23)	16,1	26,6	37,2
<i>Pan paniscus</i> (19)	54,3	76,9	99,5
<i>Pan troglodytes</i> (30)	43,5	67,7	91,8
<i>Papio hamadryas</i> (24)	32,1	40,7	49,3
<i>Gorilla gorilla</i> (38)	50,3	67,8	85,3
<i>Procolobus sp.</i> (19)	29,8	36,5	43,1
<i>Ateles sp.</i> (12)	41,9	55,7	69,6

Indice infra-épineux

L'indice infra-épineux est le rapport entre la longueur de la scapula (longueur entre le centre de la cavité glénoïdale et l'intersection de l'épine avec le bord médial) et la hauteur de la fosse infra-épineuse.



Graphique V-31 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de l'indice infra-épineux.

L'indice infra-épineux différencie essentiellement les hommes et les orangs-outans des autres primates (Graphique V-31 ; Tableau V-32). Les valeurs moyennes des gibbons sont les plus faibles avec un intervalle de variation de grande amplitude.

Ce sont les primates quadrupèdes qui présentent les amplitudes les moins prononcées (Graphique V-31 ; Tableau V-32).

Tableau V-32 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de l'indice infra-épineux

Espèces (nombre de pièces)	moyenne - 2 δ	moyenne	moyenne + 2 δ
<i>Colobus sp.</i> (25)	61,5	72,9	84,4
<i>Hylobates sp.</i> (18)	22,4	47,6	72,8
<i>Homo sapiens sapiens</i> (32)	90,0	108,2	126,5
<i>Pongo pygmaeus</i> (23)	72,8	99,4	126,0
<i>Pan paniscus</i> (19)	42,2	58,6	75,1
<i>Pan troglodytes</i> (30)	45,5	68,5	91,5
<i>Papio hamadryas</i> (24)	50,8	58,0	65,1
<i>Gorilla gorilla</i> (38)	55,6	74,5	93,4
<i>Procolobus sp.</i> (19)	68,0	79,8	91,6
<i>Ateles sp.</i> (12)	51,7	68,8	86,0

Interprétations

L'indice rapporté traduit le développement relatif de la fosse supra-épineuse par rapport à la fosse infra-épineuse, mais ne compare nullement les tailles des différentes fosses en fonction des espèces.

La très faible valeur de l'indice rapfosse chez les orangs-outans ne signifie pas que la fosse supra-épineuse est petite en regard de celle d'autres espèces de primates. Cette dernière présente un développement absolu aussi important entre les chimpanzés communs et les orangs-outans lorsque les scapulas sont ramenées à la même taille (Roberts, 1974). Ce dernier est donc caractérisé par le développement extrêmement important de la fosse infra-épineuse, et non pas par une réduction de la fosse supra-épineuse.

Au contraire, la taille de la fosse infra-épineuse des gibbons est proche de celle des grands singes africains (Roberts, 1974). Les valeurs très élevées de l'indice rapfosse chez les gibbons traduisent donc un développement préférentiel de la fosse supra-épineuse par rapport à l'infra-épineuse.

L'homme est particulier, car les faibles valeurs de l'indice rapfosse traduisent une diminution de la taille de la fosse supra-épineuse par rapport à l'infra-épineuse. En effet, la fosse supra-épineuse est plus petite que celle des autres *Hominoidea* (Roberts, 1974).

Les développements importants de la fosse infra-épineuse chez l'homme et les orangs-outans se retrouvent avec l'indice infra-épineux.

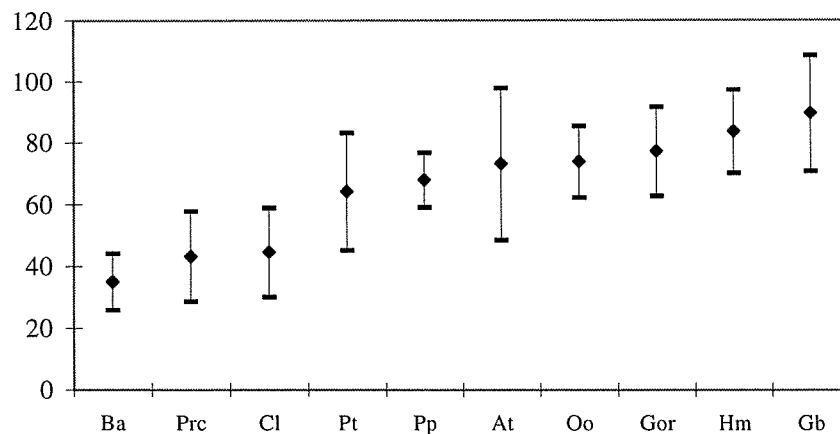
Il est évident que le développement préférentiel d'une fosse par rapport à une autre traduit des changements dans l'importance fonctionnelle de chaque muscle. L'interprétation mécanique de ces différences reste délicate malgré les études électromyographiques de ces dernières années. En effet, les muscles de la coiffe (infra-épineux, supra-épineux, subscapulaire et petit rond) n'agissent pas comme une seule unité, mais bien comme quatre muscles distincts avec leurs fonctions propres (Larson et *al.*, 1986, 1987). En outre, des différences importantes quant au recrutement de ces muscles existent entre les espèces de grands singes (Tuttle et *al.*, 1978 ; Larson et *al.*, 1986 ; Larson, 1993). Chez les gibbons, le développement important de la fosse supra-épineuse dans le sous genre *Hylobates* *Hylobates* peut être interprétée comme le reflet d'une abduction puissante. Alors, comment expliquer que dans le sous genre *Hylobates* *Nomascus* le développement de cette fosse soit, en proportion, identique à celui de *Pan troglodytes* ? En outre, les relations entre la morphologie osseuse et la masse des muscles, donc leur importance dans l'architecture de l'épaule, sont complexes et certainement très différentes entre les espèces. En effet, la masse des muscles infra-épineux et supra-épineux est corrélée, soit à la hauteur de la scapula (*Papio*), soit à la

longueur (*Macaca*) (Kimes *et al.*, 1979 ; Doyle *et al.*, 1980). Or, ces deux genres sont relativement proches d'un point de vue locomoteur. La différence de développement relatif observée entre les deux groupes de gibbons, reflète-t-elle alors, des dissemblances dans le comportement locomoteur ou des différences dans le développement musculaire et osseux sans réel rapport avec la locomotion ?

Une conséquence du développement important des fosses scapulaires, que ce soit l'infra et / ou la supra-épineuse, est l'élongation du bord médial. Cet allongement du bord latéral entraîne une augmentation de la surface d'insertion du grand dentelé, qui implique la différenciation mécanique de trois unités : grand dentelé supérieur, moyen et inférieur (Chapitre II). Cela permet alors la spécialisation des fibres inférieures en fonction de la locomotion, quadrupède ou suspendue (Chapitre II).

3) *Indice col-scapula*

Résultats



Graphique V-32 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de l'indice col-scapula.

La hauteur de la fosse infra-épineuse au col de la scapula, traduite par l'indice col-scapula, est moins importante chez les *Cercopithecoidea* que chez les *Hominoidea* (Graphique V-32 ; Tableau V-33). *Ateles* présente une amplitude des valeurs plus importante que n'importe quel autre *Hominoidea*, mais la moyenne est proche de celle des orangs-outans (Tableau V-33). Au sein des *Hominoidea* cette hauteur décroît lorsque l'on passe des gibbons,

à l'homme, aux gorilles, aux orangs-outans, aux bonobos et finalement aux chimpanzés communs (Graphique V-32).

Chez les *Cercopithecoidea*, ce sont les babouins qui présentent les valeurs les plus faibles de cet indice, et donc les hauteurs les plus petites. Ces résultats, associés à ceux de Larson (1995), montrent qu'en règle générale, cet indice est plus élevé chez les *Colobinae* que chez les *Cercopithecinae*. Il n'existe pas de différences significatives des moyennes de cet indice entre colobes et procolobes (test-t).

Tableau V-33 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de l'indice col-scapula

<i>Espèces</i> (nombre de pièces)	moyenne - 2 δ	moyenne	moyenne + 2 δ
<i>Colobus sp.</i> (25)	30,2	44,6	58,9
<i>Hylobates sp.</i> (18)	70,6	89,6	108,5
<i>Homo sapiens sapiens</i> (32)	70,1	83,6	97,1
<i>Pongo pygmaeus</i> (23)	62,2	73,8	85,3
<i>Pan paniscus</i> (19)	59,1	67,9	76,7
<i>Pan troglodytes</i> (30)	45,3	64,2	83,2
<i>Papio hamadryas</i> (24)	26,0	35,1	44,2
<i>Gorilla gorilla</i> (38)	62,7	77,1	91,6
<i>Procolobus sp.</i> (19)	28,7	43,3	57,8
<i>Ateles sp.</i> (12)	48,4	73,1	97,9

Interprétations

Dans l'ensemble, mes résultats et ceux de Larson (1995) pour l'indice col-scapula sont concordants. L'écart essentiel réside dans la position des gibbons par rapport à l'homme. Nos mesures donnent un indice col-scapula légèrement plus grand chez les gibbons que chez l'homme. Au contraire, les résultats de Larson montrent des valeurs élevées pour les gibbons, supérieures à celles des grands singes, mais nettement inférieures à celles de l'homme. Cette différence s'explique par la méthode de mesure de la hauteur de la fosse infra-épineuse au col de la scapula (Chapitre I).

L'augmentation de la hauteur de la fosse infra-épineuse au col de la scapula entraîne une plus grande puissance de ce muscle (Larson, 1995) qui a un rôle important dans l'abduction et la rotation latérale du bras (Chapitre II). En outre, dès qu'il existe un certain degré d'élévation du bras, celui-ci tend à se mettre en rotation médiale, ce qui nécessite l'intervention des muscles rotateurs externes, dont l'infra-épineux, afin que l'élévation s'effectue dans les meilleures conditions (Gagey, 1985). Il est donc logique que l'indice col-

scapula montre des valeurs plus grandes chez les espèces arboricoles, ce qui est le cas chez les colobes par rapport aux babouins. Ce sont les primates utilisant essentiellement une locomotion suspendue qui présentent l'indice le plus fort. Sa valeur élevée chez l'homme traduit l'importance du muscle infra-épineux dans les mouvements de l'épaule. Chez ce dernier la position bras pendant, associée à des membres supérieurs exclusivement manipulateurs nécessite un infra-épineux puissant (Larson, 1995). En effet, l'épaule subit des « sollicitations en rotation interne dès que le coude est fléchi, c'est-à-dire dans la plupart des mouvements de la vie quotidienne » (Gagey, 1985 ; p 90). Ces contraintes sont amplifiées lors de la préhension, car le centre de gravité du membre supérieur est déplacé vers l'extrémité distale de l'avant bras (Gagey, 1985). Or, la fonction de rotation externe est assurée essentiellement par deux muscles : le petit rond et l'infra-épineux. Ainsi, ce dernier muscle est essentiel pour le bon fonctionnement de l'épaule. Son activité quasi permanente nécessite un muscle puissant et donc un espace important au niveau du col de la scapula. Les membres supérieurs chez l'homme ne sont pas uniquement manipulateurs, mais servent aussi au transport d'objets lourds et / ou volumineux, ainsi qu'au jet. Ces particularités entraînent des mouvements complexes des membres supérieurs où chaque muscle est sollicité. Lors du transport et du jet, l'humérus réalise des mouvements d'abduction et / ou de rotation externe qui nécessitent alors un infra-épineux puissant. Ce muscle, comme les autres muscles de la coiffe, permet aussi de stabiliser l'épaule, puisqu'il s'insère sur le tubercule majeur de l'humérus en contournant l'articulation gléno-humérale postérieurement (Rouvière, 1982). Ainsi « il contribue à maintenir en contact les surfaces articulaires de l'articulation de l'épaule » (Rouvière, 1982 ; p 89). L'infra-épineux présente donc un rôle important lorsque l'articulation gléno-humérale subit des contraintes en extension. Autrement dit, ce muscle est fortement sollicité lors de la suspension ou du transport d'objets.

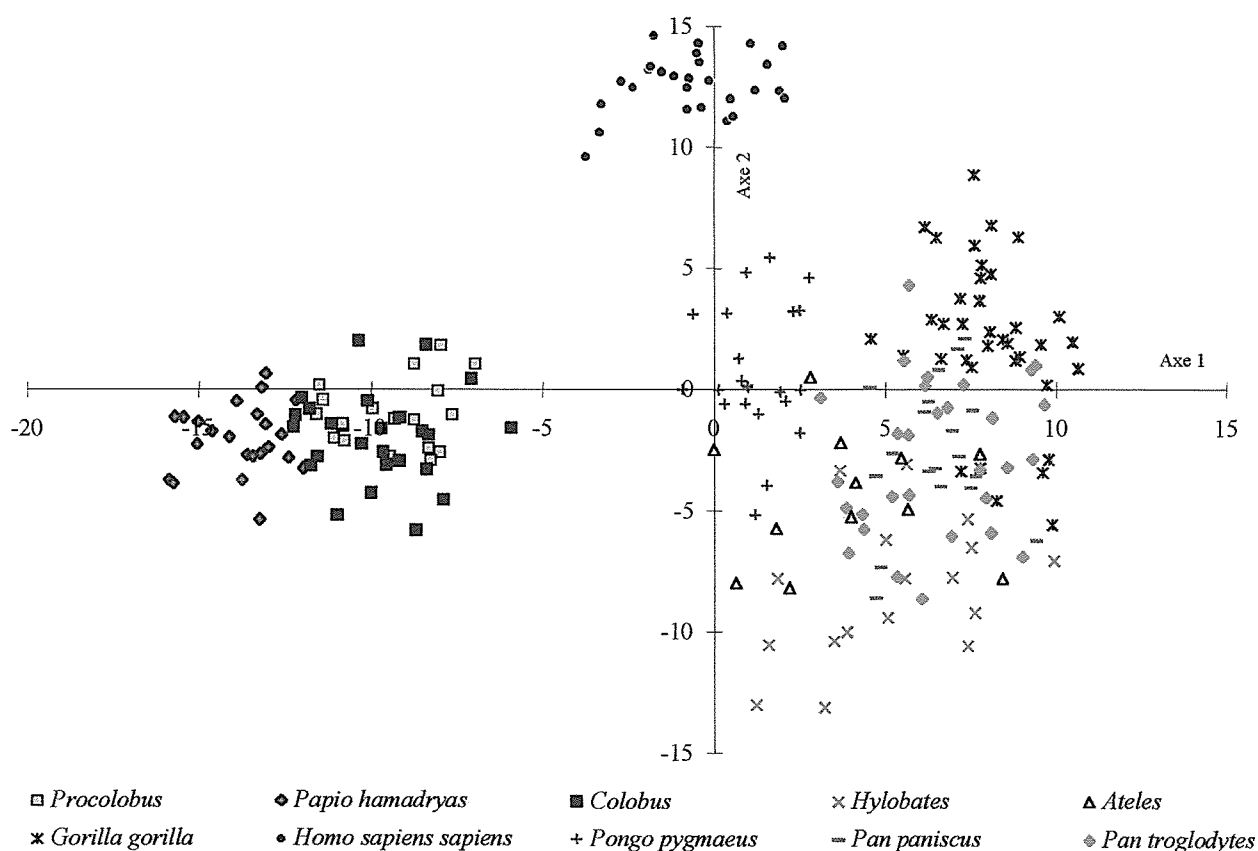
Les orangs-outans sont particuliers car le petit rond est totalement inactif lors de l'élévation du bras (Chapitre II ; Tuttle et *al.*, 1978) ; ainsi lors de l'élévation du bras, celui-ci ne se met pas en rotation interne, ou alors faiblement. L'infra-épineux serait alors peu sollicité, ce qui explique que chez ce dernier la valeur de cet indice soit faible comparée à l'homme. Chez les chimpanzés l'indice est plus faible que chez les orangs-outans bien que ce muscle soit sollicité lors de l'élévation du bras (Larson et *al.*, 1986, 1987), bien que cet. Les résultats de Larson (1995) montrent que les valeurs les plus faibles au sein des *Hominoidea* sont celles des orangs-outans, celles des chimpanzés seraient nettement supérieures. Malgré

difficultés pour différencier correctement la crête axillaire, la méthode de Larson (1995) est tout aussi précise que celle mise au point dans ce travail. La physiologie de l'articulation de l'épaule des orangs-outans est-elle différente de celle des autres hominoïdes ?

6. CONCLUSION

L'ACP fait ressortir quatre groupes principaux¹⁰ (Graphique V-33 ; Graphique V-34 ; Graphique V-35) :

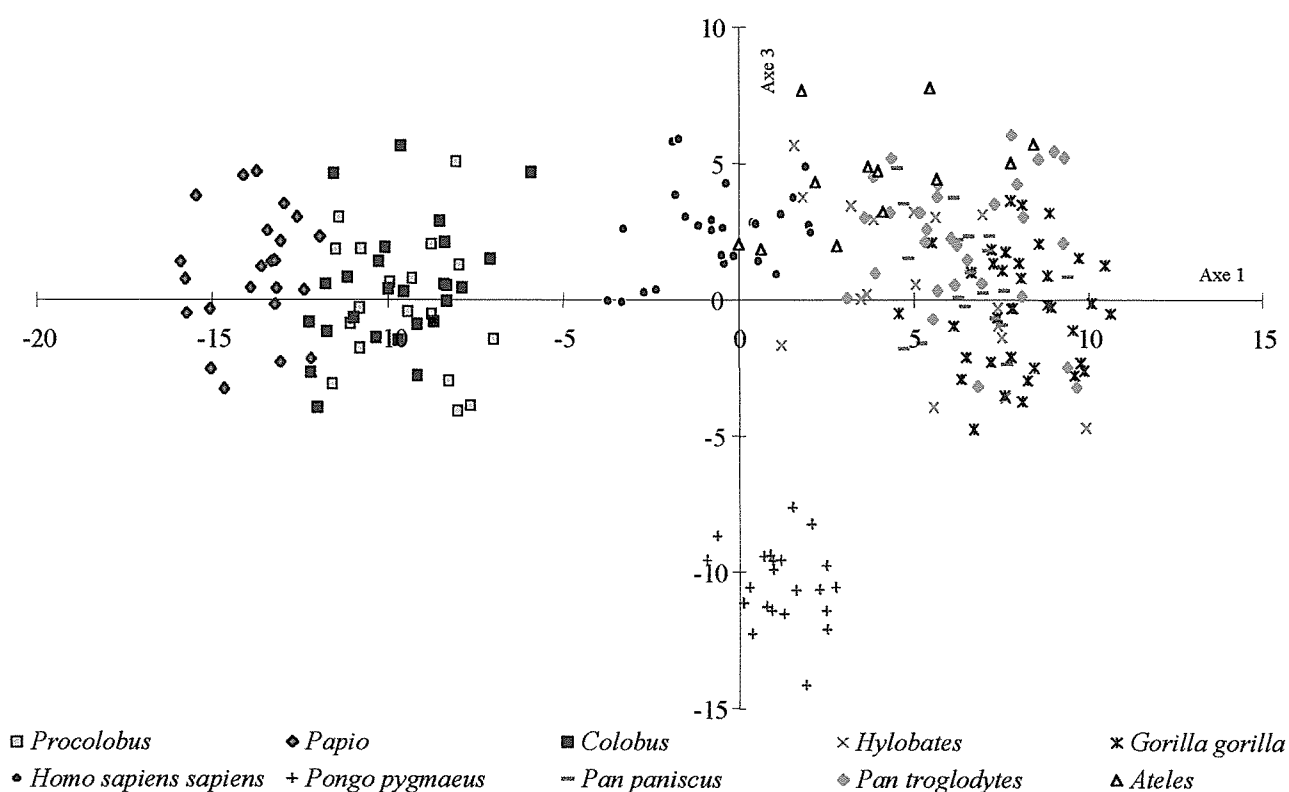
- un groupe humain
- un groupe cercopithèque
- un groupe orang-outan
- un groupe grand singe africain, gibbon et atèle



Graphique V-33 : ACP sur les scapulas de toutes les espèces présentes dans l'échantillon. Projection sur les axes 1 et 2. Noter la particularité des nuages de points des hommes et des orangs-outans.

¹⁰Les quatre premiers axes représentent un peu plus de 65% de la variance totale.

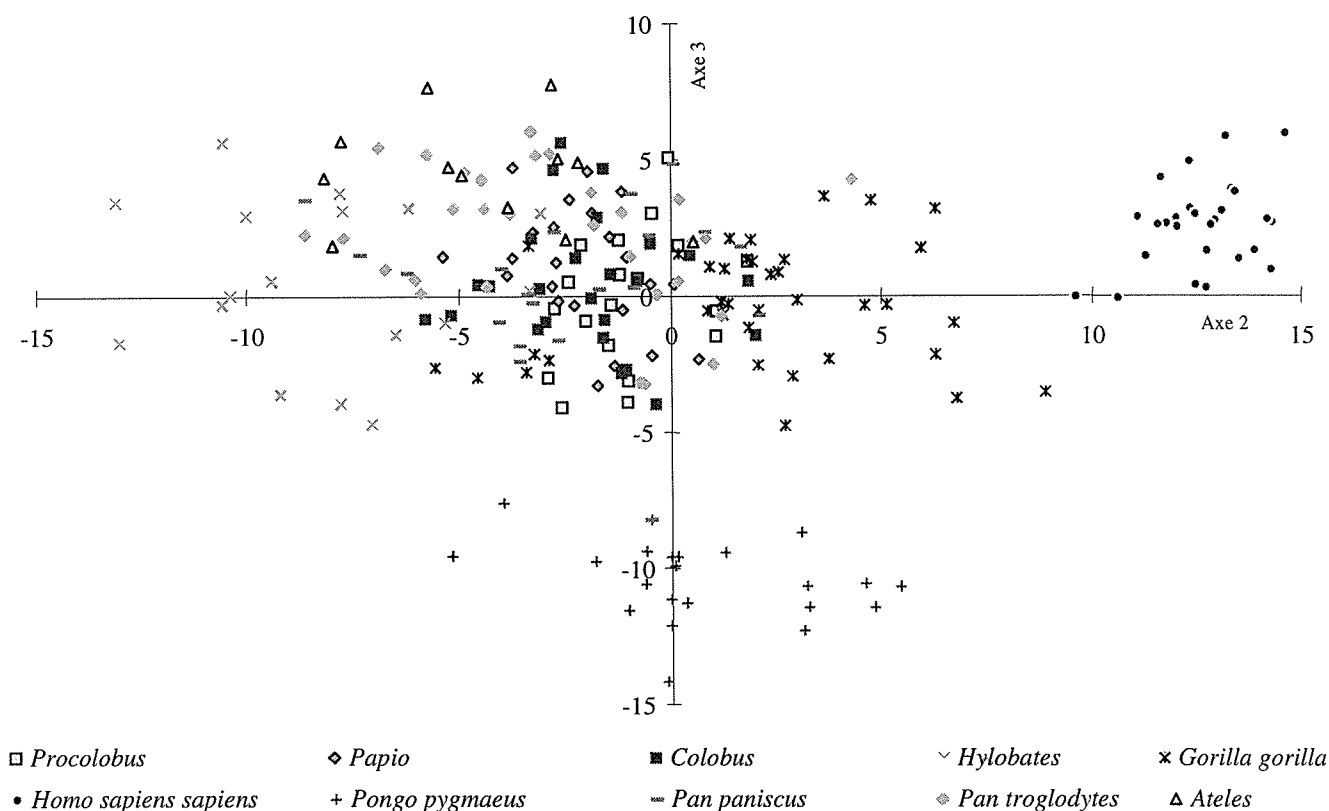
Les axes 1 et 2 sont délicats à interpréter car pour chacun d'eux, plusieurs variables présentent des vecteurs propres très proches (Annexe II), ainsi, de nombreuses variables expliquent la dispersion du nuage de points le long de chaque axe : au moins quatre pour l'axe 1, et trois pour l'axe 2. Cependant l'axe 1 peut être interprété comme distinguant les scapulas dorsales des latérales, l'axe 2 comme distinguant les primates à locomotion bipède des primates présentant d'autres modes locomoteurs. Ce premier plan, qui représente presque 50% de la variance totale, permet donc de grouper les primates en fonction de leur mode locomoteur dominant : quadrupède, suspendu ou bipède.



Graphique V-34 : ACP sur les scapulas de toutes les espèces présentes dans l'échantillon. Projection sur les axes 1 et 3. Noter la particularité des nuages de points des hommes et des orangs-outans.

Une morphologie scapulaire spécifique explique l'individualisation des hommes et des orangs-outans des autres hominoïdes. Or, la présence, dans le même ensemble, des atèles, des gibbons et des grands singes africains, montre que la morphologie scapulaire est extrêmement dépendante de la fonction (Graphique V-33 ; Graphique V-34 ; Graphique V-35) (Ashton et al. 1964, 1971 ; Oxnard, 1963 ; Roberts, 1974 ; Roberts et al., 1975). Ainsi, les interprétations fonctionnelles faites chez un groupe, tel que celui contenant les chimpanzés, peuvent, à la rigueur, être transposées aux autres primates du même groupe, mais ne peuvent pas l'être à

des espèces de groupes différents, comme celui des orangs-outans par exemple. Le silence du petit rond chez l'orang-outan lors du levé du bras (Chapitre II ; Tuttle et *al.*, 1978) est ici moins étonnant. La morphologie scapulaire étant très particulière, et totalement différente des autres hominoïdes, il est logique que les contrôles musculaires soient eux aussi particuliers. Les résultats d'Inman et *al.* (1944), ainsi que tous les travaux médicaux, notamment les électromyographies sur l'épaule humaine ne peuvent donc être qu'exceptionnellement transposés à d'autres primates contrairement à ce qui est trop souvent fait.



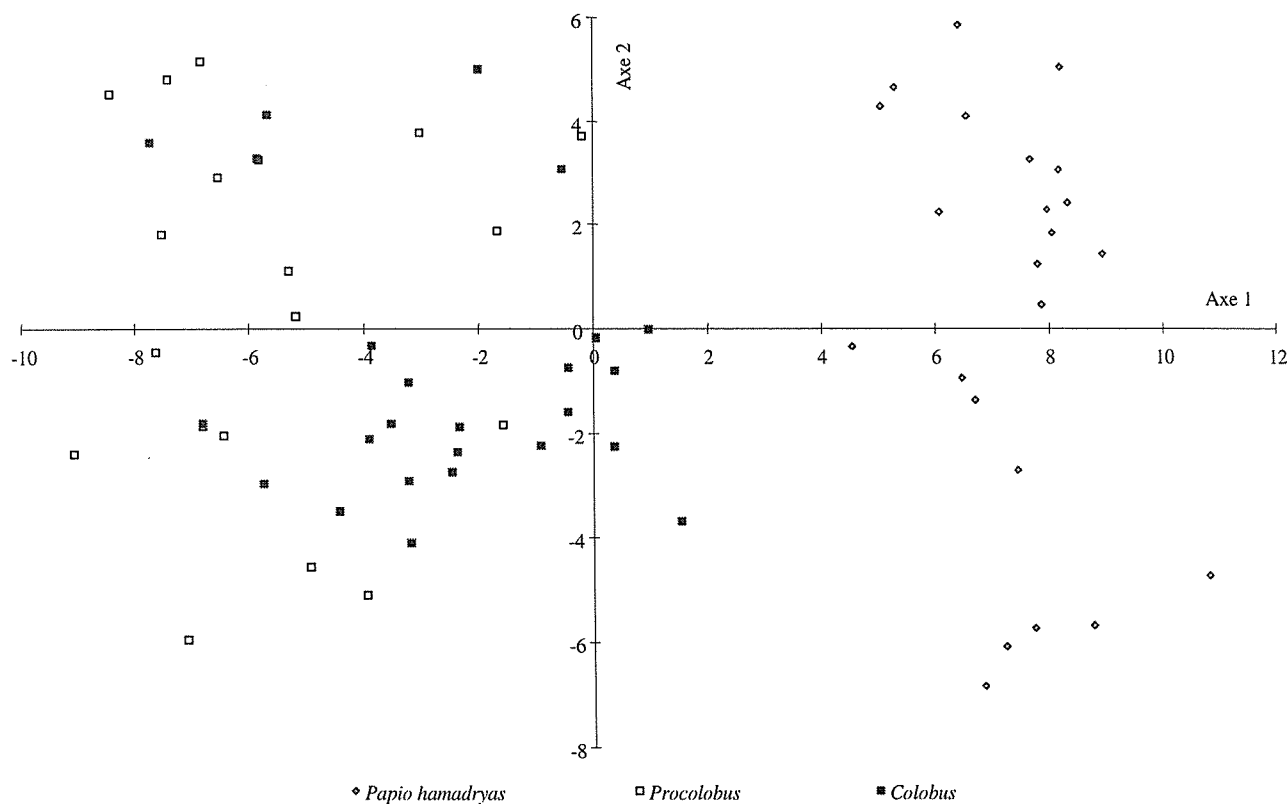
Graphique V-35 : ACP avec tous les primates de l'échantillon. Projection sur les axes 2 et 3

Une étude sur l'évolution ontogénique de la morphologie scapulaire chez les espèces étudiées ici serait riche en informations. En effet, il existe des changements morphologiques importants lors de la croissance, notamment en ce qui concerne les membres, certains d'entre eux étant corrélés à des changements locomoteurs (Turnquist et *al.*, 1994). En outre, chez le gorille des montagnes (*Gorilla gorilla beringei*) par exemple, il existe des modifications de la morphologie scapulaire au cours de la croissance postnatale qui pourraient être associées à des changements locomoteurs (Taylor, 1995). Par ailleurs, les ensembles morphologiques déterminés grâce à l'ACP (avec toutes les variables), sont-ils identiques en fonction de l'âge ?

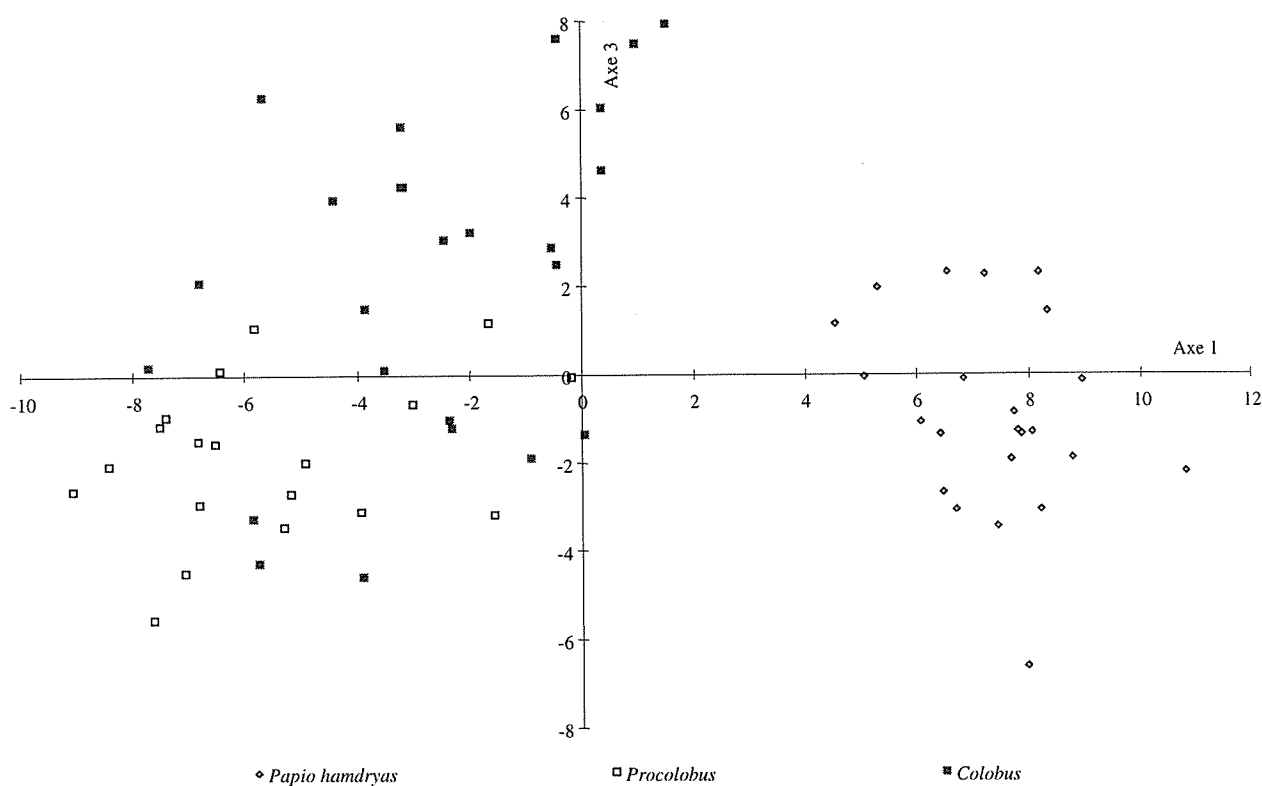
La distribution des points représentant les scapulas de gibbons au sein des scapulas des autres primates suspenseurs, montre que l'hyper-spécialisation locomotrice des gibbons correspond essentiellement à une « exagération » d'un mode locomoteur déjà existant. Au contraire, les orangs-outans, bien qu'également très spécialisés de ce point de vue, ne correspondent à aucun autre mode locomoteur actuel. Il est évident que des différences apparaissent lorsqu'une ACP est réalisée avec les scapulas de grands singes africains, de gibbons et d'atèles, (Graphique V-39, p. 294 ; Graphique V-40, p. 295).

L'homme se situe lui aussi complètement à part des autres primates. Comme pour l'orang-outan, la locomotion humaine ne peut pas être interprétée comme une exagération d'un mode locomoteur déjà existant. L'individualisation des scapulas de notre espèce par rapport à celles des autres hominoïdes montre que la libération de la main des contraintes locomotrices a entraîné un remodelage complet de la scapula et, nous l'avons vu, de la clavicule. Autrement dit, la bipédie, associée à l'émergence cervico-céphalique a entraîné une transformation complète de l'architecture de la ceinture scapulaire.

Contrairement à celle de la clavicule, la morphologie de la scapula n'est pas affectée par l'émergence cervico-céphalique, comme nous le montrera l'étude des fossiles.

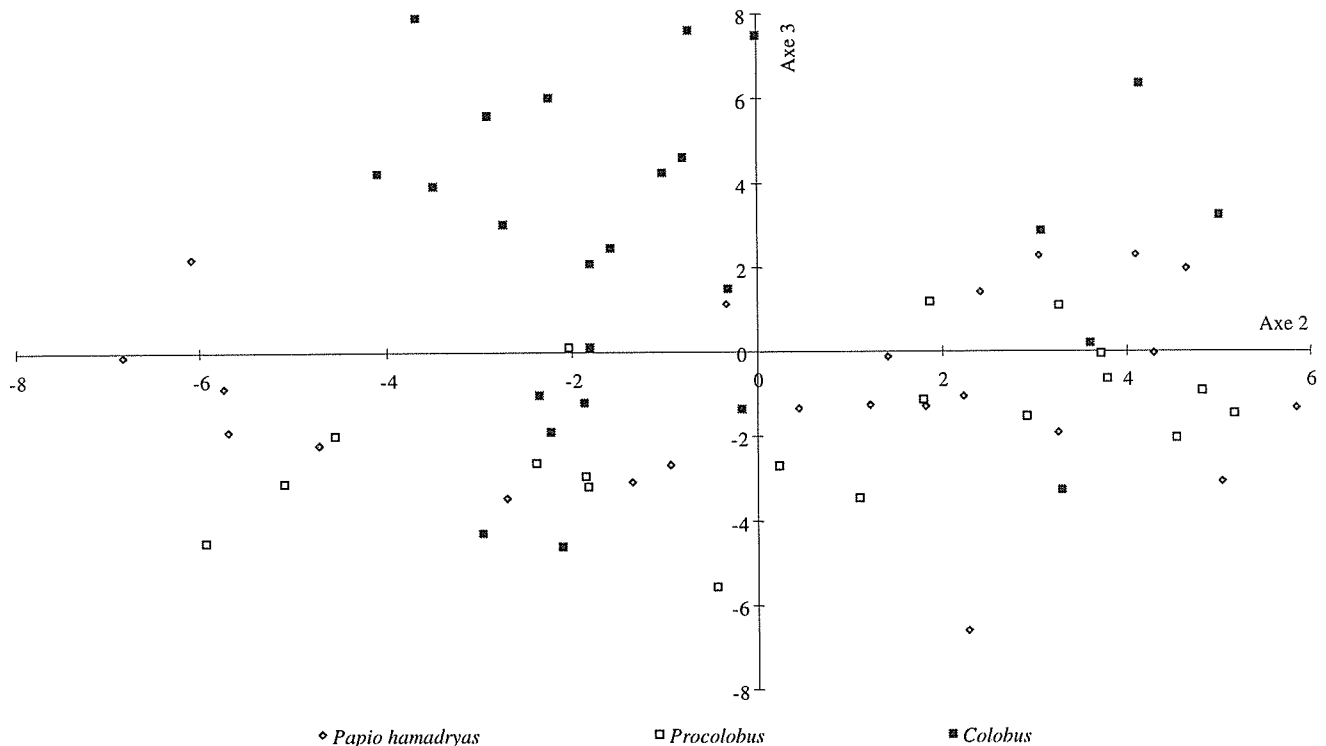


Graphique V-36 : ACP avec les babouins, les colobes et les procolobes. Projection sur les axes 1 et 2



Graphique V-37 : ACP avec les babouins, les colobes et les procolobes. Projection sur les axes 1 et 3.

Les primates quadrupèdes, bien qu'isolés des autres primates, ne constituent pas un groupe homogène. En effet, quelle que soit la projection choisie, les colobes et procolobes sont toujours bien distincts des babouins (Graphique V-36 ; Graphique V-37 ; Graphique V-38), alors que la différenciation est beaucoup moins prononcée au sein des *Colobinae* présents dans l'échantillon comme nous allons le voir. **La morphologie scapulaire permet non seulement de déterminer si un primate est quadrupède ou non, mais aussi s'il est arboricole ou franchement terrestre.** Au sein des *Colobinae* étudiés il existe une certaine hétérogénéité car selon les plans de projections, *Colobus* est plus ou moins éloigné de *Procolobus* (Graphique V-36 ; Graphique V-37 ; Graphique V-38). Ces deux derniers genres se dissocient principalement selon l'axe 3 qui est caractérisé par l'orientation de l'acromion par rapport à l'épine (angles acromio-spinal et acromio-trapézoïdal). D'autres variables scapulaires mettent en évidence quelques différences entre les colobes et les procolobes. Reflètent-elles des différences locomotrices ou sont-elles plutôt un effet de la dérive génétique, liées au phénomène de spéciation ?



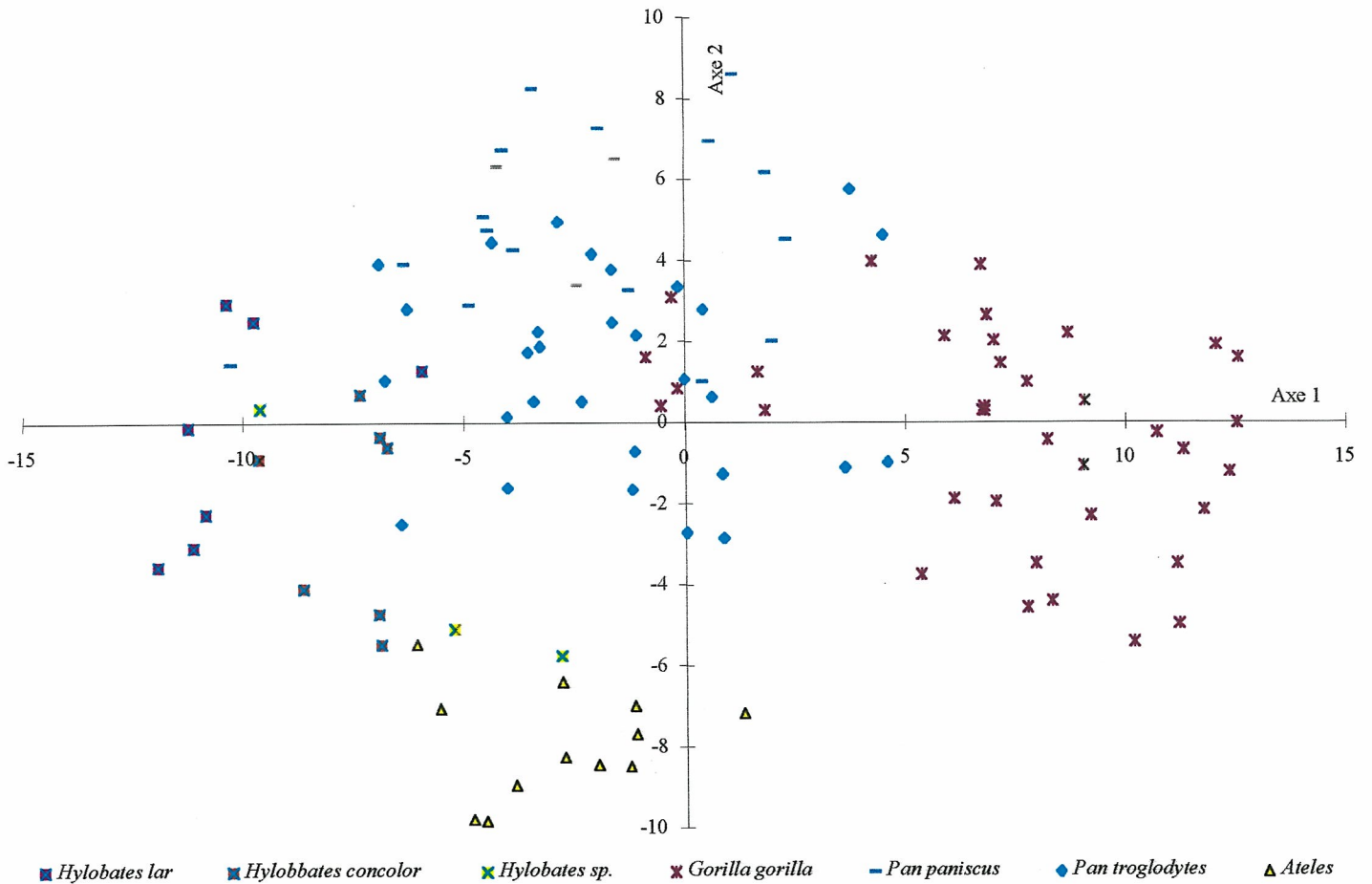
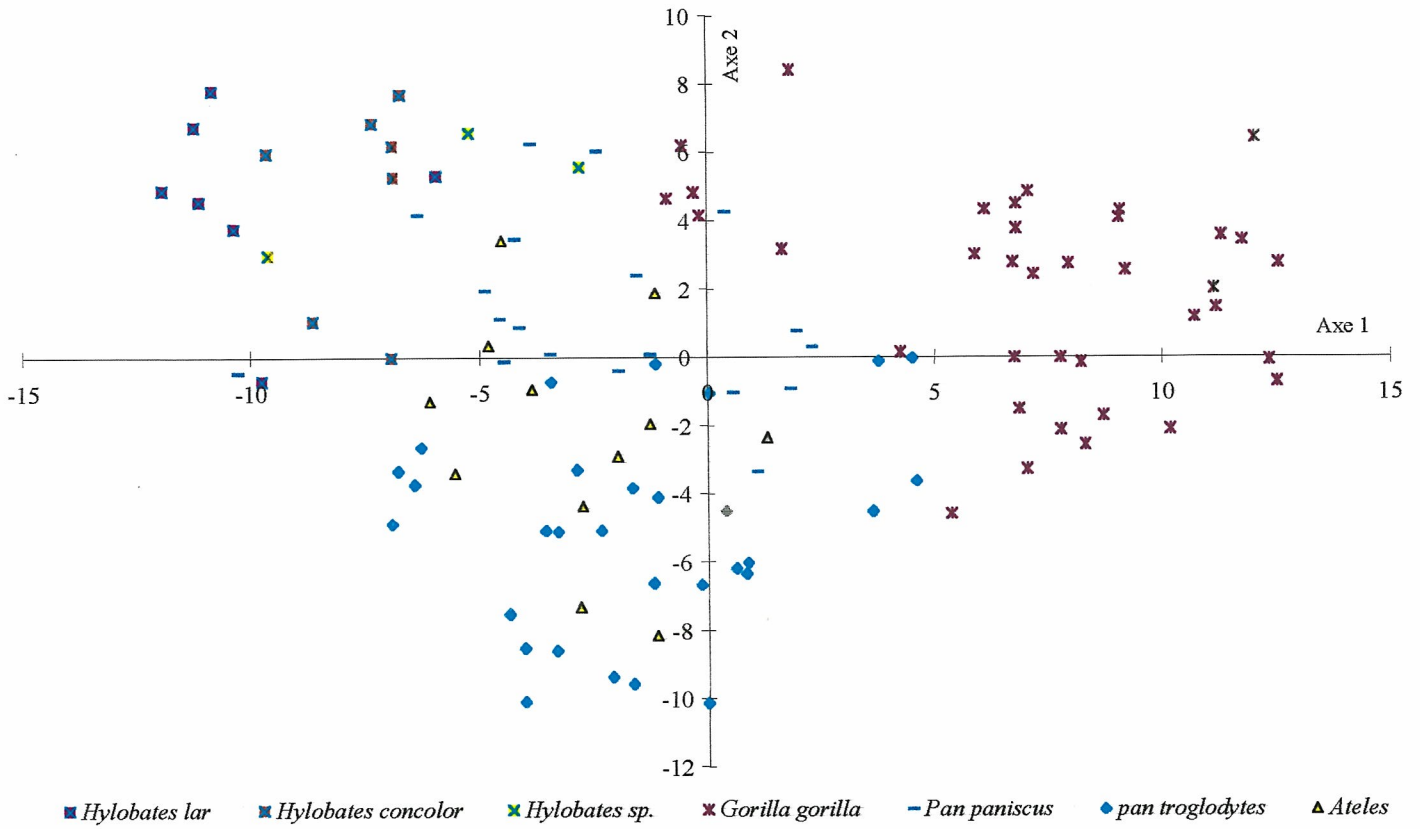
Graphique V-38 : ACP avec les babouins, les colobes et les procolobes. Projection sur les axes 2 et 3.

Les babouins s'isolent des *Colobinae* par la morphologie générale de la scapula (axe 1). Ils présentent une morphologie scapulaire très adaptée à la locomotion quadrupède terrestre, qui se rapproche beaucoup de celle des Mammifères totalement quadrupèdes. Au contraire, les scapulas de primates quadrupèdes arboricoles présentent des adaptations différentes, qui considérées ensemble sont suffisantes pour les différencier des primates beaucoup plus terrestres.

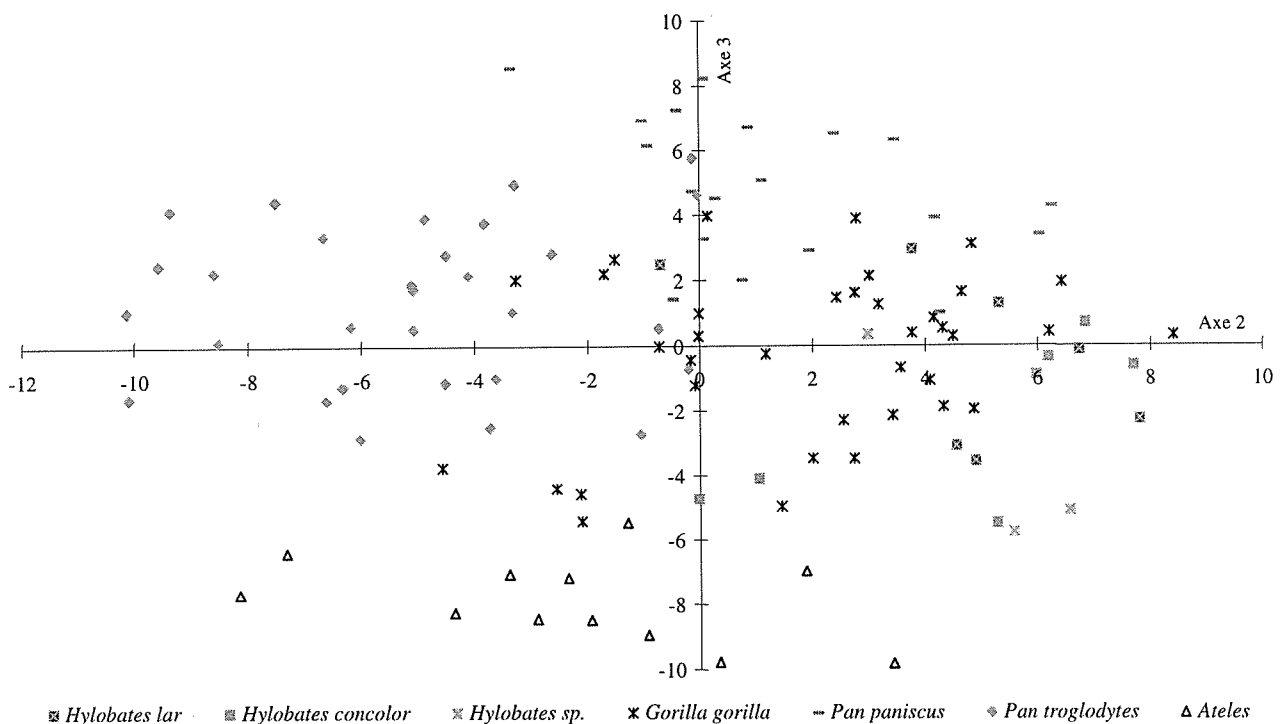
Les scapulas de bonobos sont décrites comme étant très semblables à celles des chimpanzés communs et s'en écartant que par une taille plus petite et une forme plus étroite (Coolidge, 1933 ; Shea, 1986 ; Zihlman et *al.*, 1978). La différence essentielle entre les épaules des deux espèces de chimpanzés, serait la plus courte longueur claviculaire chez *Pan paniscus* (Mc Henry, 1984 ; Zihlman et *al.*, 1978), qui est nettement mise en évidence dans ce travail (Chapitre III). Les quelques dissemblances notées entre les scapulas de bonobos et de chimpanzés communs sont relativement faibles (Zihlman et *al.*, 1978 ; Mc Henry, 1984). En effet, le recouvrement des intervalles de valeurs des variables, statistiquement différentes entre les deux espèces de chimpanzés, est tel qu'il est délicat de les interpréter une à une. Au contraire, les analyses multivariées

sur les scapulas montrent que les deux espèces de chimpanzés sont distinctes non seulement entre elles, mais aussi des autres grands singes, des gibbons et des atèles (Graphique V-39 ; Graphique V-40). Les dissemblances essentielles portent sur l'orientation de la cavité glénoïdale, de l'épine et du processus coracoïde ainsi que sur l'extension du trapèze sur l'épine. Les analyses de morphométrie géométrique, qui se développent actuellement, font aussi ressortir ces divergences entre les scapulas de ces deux espèces (Belzgaou, 1999), et confirment leurs particularités. La scapula du bonobo ne peut en aucun cas être considérée comme une scapula de chimpanzé commun réduite à une taille plus petite, mais doit être interprétée comme reflétant un comportement locomoteur distinct. Les bonobos se distinguent du chimpanzé commun par une fréquence de comportements suspenseurs nettement plus élevée (Doran, 1993). Cet auteur attribue ces différences locomotrices à la morphologie plus étroite de la scapula des bonobos.

Les différences importantes qui existent entre les scapulas d'*Hylobates* (*Hylobates*) *lar* et *Hyloates* (*Nomascus*) *concolor* sont délicates à interpréter. Des études approfondies des comportements locomoteurs amèneraient sûrement des explications, car pour certains caractères les dissemblances sont telles, qu'il existe certainement des différences locomotrices importantes. Par ailleurs, l'analyse multivariée distingue les deux groupes de gibbons (Graphique V-39 ; Graphique V-40) bien qu'un nombre plus élevé d'individus soit nécessaire pour valider l'hypothèse d'une importante différence morphologique entre eux. Le nuage de points qui caractérise les gibbons du sous-genre *Hylobates*, est plus excentré que celui du sous genre *Nomascus*. Ces derniers présentent des scapulas qui se rapprochent de celles de *Pan paniscus* ou *Ateles sp.* Malheureusement, les études éthologiques sur l'utilisation de la canopée (Gittins, 1983) et plus particulièrement ceux concernant la locomotion font cruellement défaut. La très grande majorité des travaux sur le comportement de ces primates porte sur le chant, et dans une moindre mesure sur les relations mâle / femelle.



Graphique V-39 : ACP sur les scapulas de grands singes, d'atèles et de gibbons. Projections sur les axes 1 et 2 en haut et 1 et 3 en bas.



Graphique V-40 : ACP avec les grands singes africains, les gibbons et les atèles. Projection sur les axes 2 et 3.

L'ensemble constitué par les grands singes africains, les atèles et les gibbons et celui constitué par les singes quadrupèdes forment deux groupes homogènes. Chacun de ces deux groupes présente un nombre élevé de corrélations entre les structures scapulaires (Annexe II). Cela s'oppose à ce qui a été observé sur l'humérus où aucune unité au sein de ces mêmes groupes n'a été remarquée. Bien évidemment, ces corrélations ne sont pas identiques entre les deux ensembles, et notamment, l'orientation du processus coracoïde ne présente pas les mêmes relations. Chez les primates quadrupèdes, aucune corrélation entre les différents angles qui définissent l'orientation de ce processus n'est observée, alors qu'une corrélation entre l'orientation de la cavité glénoïdale et l'angle gléno-coracoïde-p est présente. Chez les primates suspenseurs il n'y a pas de relations entre le processus coracoïde et d'autres structures scapulaires, mais il en existe entre les différents angles qui caractérisent ce processus. Ces différences traduisent-elles la présence ou l'absence du ligament acromio-coracoïdien ? Mais aucune relation entre le processus coracoïde et l'épine chez ces derniers, n'a été notée si ce n'est une corrélation négative entre la longueur de ce processus et la largeur de l'acromion.

Le nombre élevé de variables présentant des corrélations entre elles (Annexe II) montre que, lors de la croissance de l'individu, la morphologie de la scapula est très contrôlée. La scapula humaine présente une morphologie générale de type adulte, en dehors de la taille, dès la fin de l'embryogénèse (Gardner et *al.*, 1953). Ces corrélations permettent de maintenir, essentiellement par auto-contrôle, la morphologie de l'os telle qu'elle est à la fin de l'embryogénèse. Si tel est aussi le cas chez les autres primates, les scapulas d'individus captifs ne devraient pas être significativement différentes de celles d'individus sauvages, dans une même espèce donnée. Cela nécessiterait des études complémentaires. Les corrélations entre les structures scapulaires sont-elles indépendantes ou non du développement musculaire ? En d'autres termes, est-ce le développement musculaire qui contrôle seul la morphologie de la scapula (Vallois, 1974 ; Wolffson, 1950 ; Roberts, 1974), ou cette dernière participe-t-elle à son propre développement en limitant, en partie, le développement musculaire ?

CHAPITRE VI : CONCLUSION SUR L'ÉPAULE MODERNE

L'épaule est un complexe délicat à étudier, aussi bien du point de vue fonctionnel que du point de vue architectural car :

- ◆ C'est l'articulation la plus mobile du squelette humain, dans le sens où elle possède trois degrés de liberté.
- ◆ Elle est, par ailleurs, constituée essentiellement de tissus mous.

En effet, les trois os qui constituent l'épaule, scapula, clavicule et extrémité proximale de l'humérus, sont noyés dans la masse musculaire et présentent entre eux une grande liberté de mouvements, notamment au niveau de l'articulation gléno-humérale. La structure osseuse de l'épaule a un rôle d'armature sur laquelle le système musculaire prend appui afin de mouvoir le membre supérieur. L'image de la potence et du hauban, utilisée lors de l'étude de la clavicule (Chapitre III), peut être développée ici car elle donne une représentation de l'architecture de l'épaule.

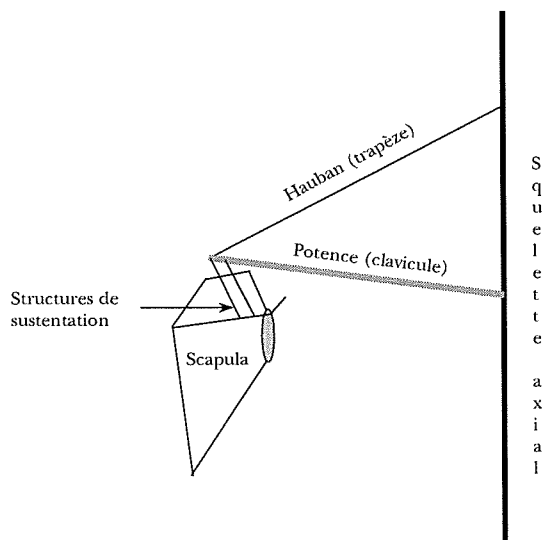


Figure VI-1 : Illustration du système potence / hauban réalisé par l'épaule.

La clavicule correspond à la potence fixée au squelette axial par son extrémité médiale. Cette potence est maintenue en position par l'intermédiaire d'un hauban qui est la partie crâniale du trapèze. La scapula est suspendue à l'extrémité latérale de la potence (Figure VI-1). Cet os permet l'insertion d'un grand nombre de muscles permettant soit de mouvoir l'humérus (infra et supra-épineux, subscapulaire, ...), soit de mouvoir la scapula, orientant ainsi différemment la cavité glénoïdale. Les mouvements du bras

présentant la plus grande amplitude se font toujours lorsque l'humérus est dans le plan du scapulum (Chapitre IV ; Gagey, 1985). L'amplitude du mouvement de circumduction est donc dépendant de deux critères :

- ◆ L'amplitude des mouvements dans l'articulation gléno-humérale
- ◆ L'amplitude des mouvements dans l'articulation scapulo-thoracique

L'amplitude des mouvements dans l'articulation gléno-humérale dépend, en grande partie, de la morphologie de la tête humérale et de la cavité glénoïdale. Au contraire, les mouvements dans l'articulation scapulo-thoracique dépendent à la fois de l'extension des fibres musculaires et de la clavicule. Les relations entre les trois os de l'épaule ne sont donc pas identiques. Les corrélations les plus nombreuses se font entre la scapula et l'humérus. Il existe beaucoup moins de relations entre la clavicule et la scapula ou entre l'humérus et la clavicule. Parmi les 32 variables décrivant la scapula, 12 (soit plus de 35% des variables scapulaires) décrivent entre 5 et 9 variables humérales. Cependant, aucune variable scapulaire ne donne d'informations sur la taille des tubercules. Par ailleurs, les variables scapulaires ne décrivent jamais plus de trois variables claviculaires. La variable la plus intéressante est la courbure supérieure (courbure concave crânialement) qui présente des corrélations avec 11 variables scapulaires (soit un peu moins de 35% des variables décrivant la scapula).

Le complexe de l'épaule est donc relativement lâche d'un point de vue adaptatif car il autorise, pour chacun des trois os, une variabilité importante. En effet, tout changement apporté à l'un des os de l'épaule, n'entraîne pas nécessairement de modifications aux autres os, ni même à l'architecture générale de l'épaule. Ainsi, la morphologie claviculaire, qui est très dépendante de la fonction, notamment en vue supérieure (crâniale), peut présenter de grandes variations sans que la scapula et l'humérus ne subissent de transformations majeures. Par exemple, la clavicule des colobes présente un aspect très sinueux en vue supérieure (crâniale), contrairement aux babouins. Cependant, l'humérus de ces deux genres ne présente pas de grandes différences. Ainsi, le complexe scapulaire peut s'adapter relativement aisément à de nouvelles contraintes. Par ailleurs, la grande capacité adaptative de l'épaule permet de développer des modes locomoteurs qui sont, au premier abord, incompatibles. L'atèle en est l'exemple type. En effet, les individus de ce genre pratiquent à la fois la brachiation et la quadrupédie. Pour cela ils modifient la position de leurs scapulas : latérales lorsqu'ils sont

quadrupèdes et dorsales lorsqu'ils pratiquent la brachiation. Le changement de position de la scapula par rapport au thorax chez les atèles entraîne un changement des positions des os les uns par rapport aux autres et par rapport au squelette axial. En d'autres termes, les atèles sont capables de modifier totalement l'architecture de l'épaule en fonction du mode locomoteur employé. Le changement d'architecture générale de l'épaule chez les atèles, permet à des os présentant une morphologie adaptée à la brachiation de supporter les contraintes liées aux déplacements quadrupèdes¹. Ces remarques montrent que pour les déplacements quadrupèdes chez les primates, la morphologie des os de l'épaule présente une importance moindre que pour la brachiation. La disposition des structures osseuses les unes par rapport aux autres est plus importante pour les déplacements quadrupèdes que la morphologie propre à chaque os. Au contraire, les déplacements par brachiation nécessitent à la fois une morphologie osseuse spécifique, liée au développement de muscles particuliers, et une scapula dorsale.

Malgré la flexibilité adaptative de l'épaule et la « liberté évolutive » de chaque os par rapport aux autres, il est possible de retrouver les deux grandes architectures de l'épaule classiquement reconnues :

- ◆ Les épaules à scapula dorsale (hominoïdes et atèles)
- ◆ Les épaules à scapula latérale (cercopithécoïdes : babouins, procolobes et colobes)

Les primates dont les épaules présentent une architecture à scapula latérale forment un groupe homogène (Graphique VI-1 ; p. 303 ; Graphique VI-4 ; p. 304 ; Graphique VI-2 p. 303 ; Graphique VI-3 ; p. 304) au sein des primates étudiés ici. Au contraire, les primates caractérisés par des épaules à scapula dorsale sont hétérogènes (Graphique VI-1 p. 303 ; Graphique VI-4 p. 304 ; Graphique VI-2 p. 303 ; Graphique VI-3 ; p. 304). En effet, au sein de cette architecture de base, trois variations se présentent :

- ◆ Les épaules humaines
- ◆ Les épaules d'orangs-outans
- ◆ les épaules des grands singes africains, des gibbons et des atèles.

L'hétérogénéité architecturale de l'épaule au sein des hominidés et des atèles est due à la grande diversité locomotrice qui caractérise ce groupe. Les primates quadrupèdes présentent

¹ Le changement d'orientation de la scapula entre les deux modes locomoteurs permet, notamment, de conserver la position « privilégiée » entre la scapula et l'humérus (Chapitre IV).

une diversité locomotrice inter-spécifique beaucoup moins variée que les hominidés. Les atèles, avec leurs épaules à « géométrie variable », se distinguent peu de l'ensemble grands singes africains et gibbons. L'étude de Takahashi (1990) sur les membres supérieurs de différents primates montrent des résultats similaires.

Par ailleurs, l'étude de chaque os de l'épaule, permet de dégager un certain nombre de caractéristiques propres à chacun d'eux, permettant d'appréhender différents aspects de l'architecture de l'épaule ainsi que les grandes tendances locomotrices d'un individu. Parmi les variables utilisées pour décrire l'épaule des primates modernes, certaines présentent un intérêt particulier pour l'étude des pièces fossiles. Cela dit, les pièces fossiles étant rares et fragmentaires, il ne faut pas se limiter à ces seuls caractères mais aussi prendre en compte ceux qui semblent moins intéressants.

Les caractères claviculaires

- ◆ **Les courbures en vue supérieure (crâniale)**, informent essentiellement sur la locomotion et la fonction.
- ◆ **Les courbures en vue postérieure (dorsale)** renseignent surtout sur la position de la scapula par rapport au thorax.
- ◆ **L'indice claviculo-scapulaire**, indique la position de la scapula par rapport au thorax et apporte des informations fonctionnelles.
- ◆ **L'empreinte du ligament costo-claviculaire** apporte des informations diagnostiques, notamment lorsqu'elle est en association avec la gouttière du subclavier
- ◆ **La gouttière du subclavier** donne des informations diagnostiques, surtout lorsqu'elle est en association avec l'empreinte du ligament costo-claviculaire.

Les caractères huméraux

- ◆ **L'angulation de la diaphyse humérale** en vue latérale est fonction de la position de la scapula par rapport au thorax.
- ◆ **La morphologie de la tête humérale** permet d'appréhender les potentiels fonctionnels de de l'articulation gléno-humérale. Il est nécessaire de tenir compte des quatre indices proposés.
- ◆ **La hauteur des tubercules majeur et mineur** par rapport à la tête humérale car la position de ces derniers conditionne les mouvements possibles de l'articulation gléno-humérale.

◆ **La hauteur de l'insertion du deltoïde** par rapport à la tête humérale est un bon indicateur des mouvements préférentiels du bras. Il nécessite cependant un humérus complet.

Les caractères scapulaires

Beaucoup de variables très informatives peuvent être déterminées sur la scapula. Cependant nombre d'entre-elles nécessite une scapula quasi-complète, ce qui est exceptionnelle chez les fossiles. Les caractères présentés ici sont ceux qui montrent à la fois un intérêt informatif et qui sont identifiables sur des restes très fragmentaires.

◆ **Le type glénoïdien** traduit l'absence ou la présence de la projection du tubercule supra-glénoïdale au-dessus de la cavité glénoïdale. Ce caractère informe sur la situation des os les uns par rapport aux autres ainsi que sur la position de la scapula par rapport au thorax.

◆ **L'angle-pilier glénoïdien** informe sur l'orientation de la cavité glénoïdale. L'exemple de l'atèle montre qu'une orientation de type quadrupède de la cavité glénoïdale n'est pas incompatible avec les déplacements suspendus.

◆ **Les angles gléno-coracoïdes-p et p'** donnent l'orientation de l'extrémité distale du processus coracoïde par rapport à la cavité glénoïdale.

◆ **L'indice coracoïdien** traduit la longueur relative du processus coracoïde. Cet indice, associé aux deux angles précédents, traduit des potentiels de mouvement du membre supérieur, ainsi que la position de la scapula par rapport au squelette axial.

◆ **L'angle épine-pilier et l'indice col-scapula** apportent des informations sur le muscle infra-épineux, qui est le seul rotateur externe du bras avec le petit rond.

◆ **Le type acromial** indique la morphologie de la facette articulaire acromiale et nous informe sur la position de la scapula par rapport au thorax.

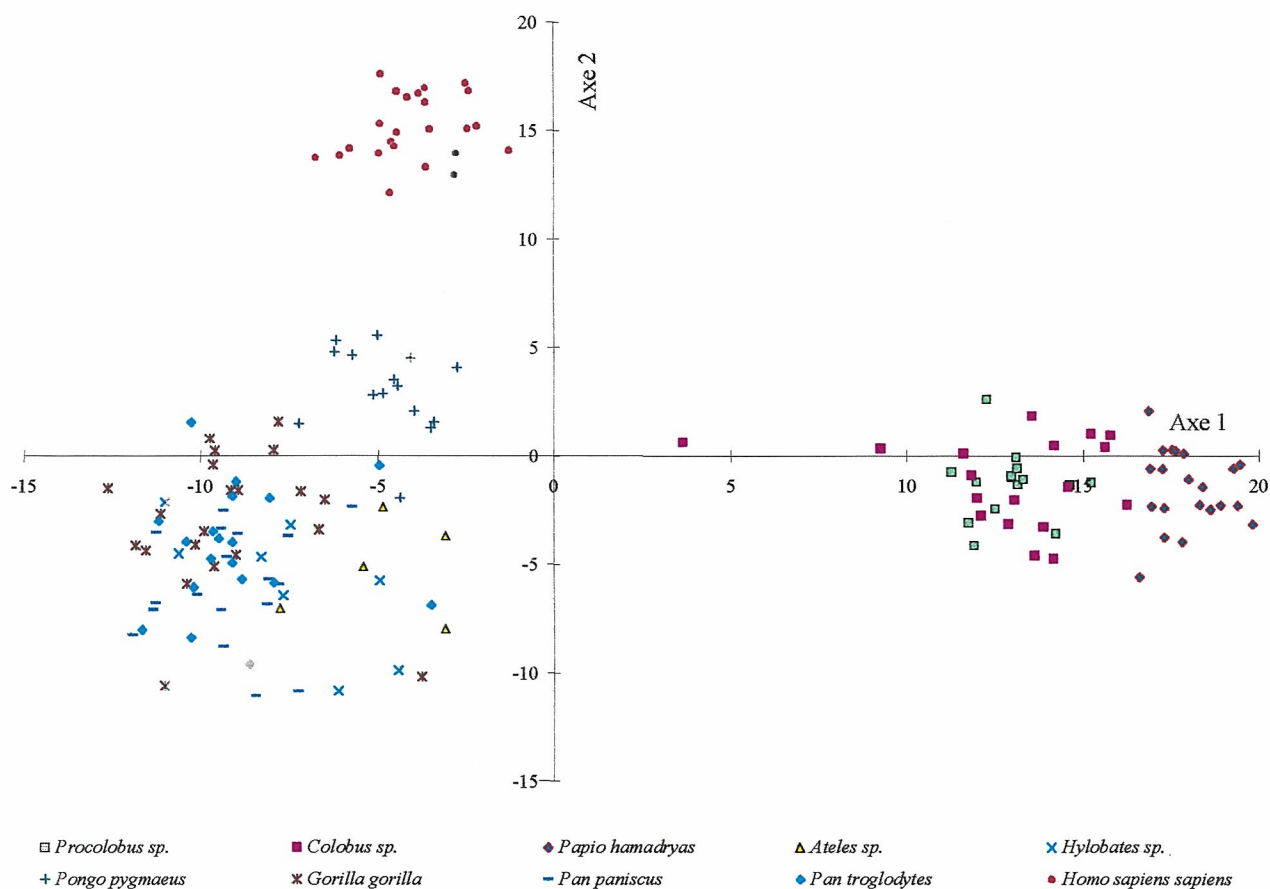
Le tableau ci-dessous (Tableau VI-1) est un résumé de ce que chacun des os de l'épaule permet de déduire quant à la locomotion et à l'architecture de ce complexe. Il montre nettement que l'extrémité proximale de l'humérus est la structure la moins informative aussi bien sur l'architecture de l'épaule que sur la locomotion, contrairement à la scapula et à la clavicule. La scapula présente une source d'informations très importante pour la locomotion, ce qui ne peut évidemment pas ressortir sur ce type de tableau.

Tableau VI-1 : Résumé des informations pouvant être déduites à partir de chacun des trois os de l'épaule. « haute » et « basse » donnent la position de la scapula par rapport au thorax. Sans distinction : il est impossible de différencier, sur l'os, les deux possibilités proposées juste au-dessus ; X : caractère déterminable.

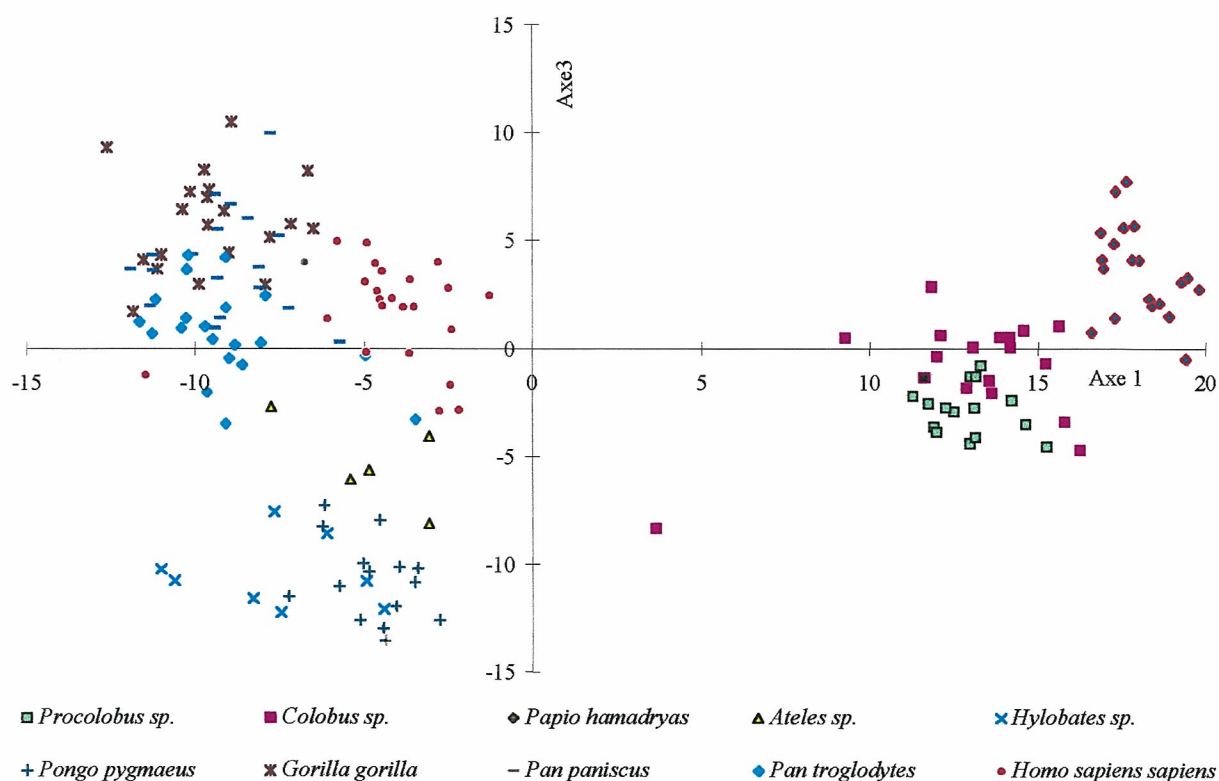
<i>Caractères déductibles à partir des os de l'épaule</i>	<i>clavicule</i>	<i>humérus</i>	<i>scapula</i>
Scapula dorsale	X	X	X
basse	X		
haute	X		
sans distinction		X	X
Scapula latérale	X	X	X
Primate quadrupède	X	X	X
arboricole	X		X
terrestre	X		X
sans distinction		X	
Primate suspenseur	X	X	X
« knuckle walkeur »	X	X	X
brachiateur	X		X
sans distinction		X	
Primate bipède	X		X

Ces premiers résultats indiquent que des informations importantes peuvent être dégagées à partir des restes fossiles, notamment des clavicules peu étudiées jusqu'à présent. Il faut cependant garder présent à l'esprit que l'épaule est caractérisée par un petit nombre de corrélations entre les os qui la constituent et être prudent quant aux conclusions sur la morphologie des pièces manquantes.

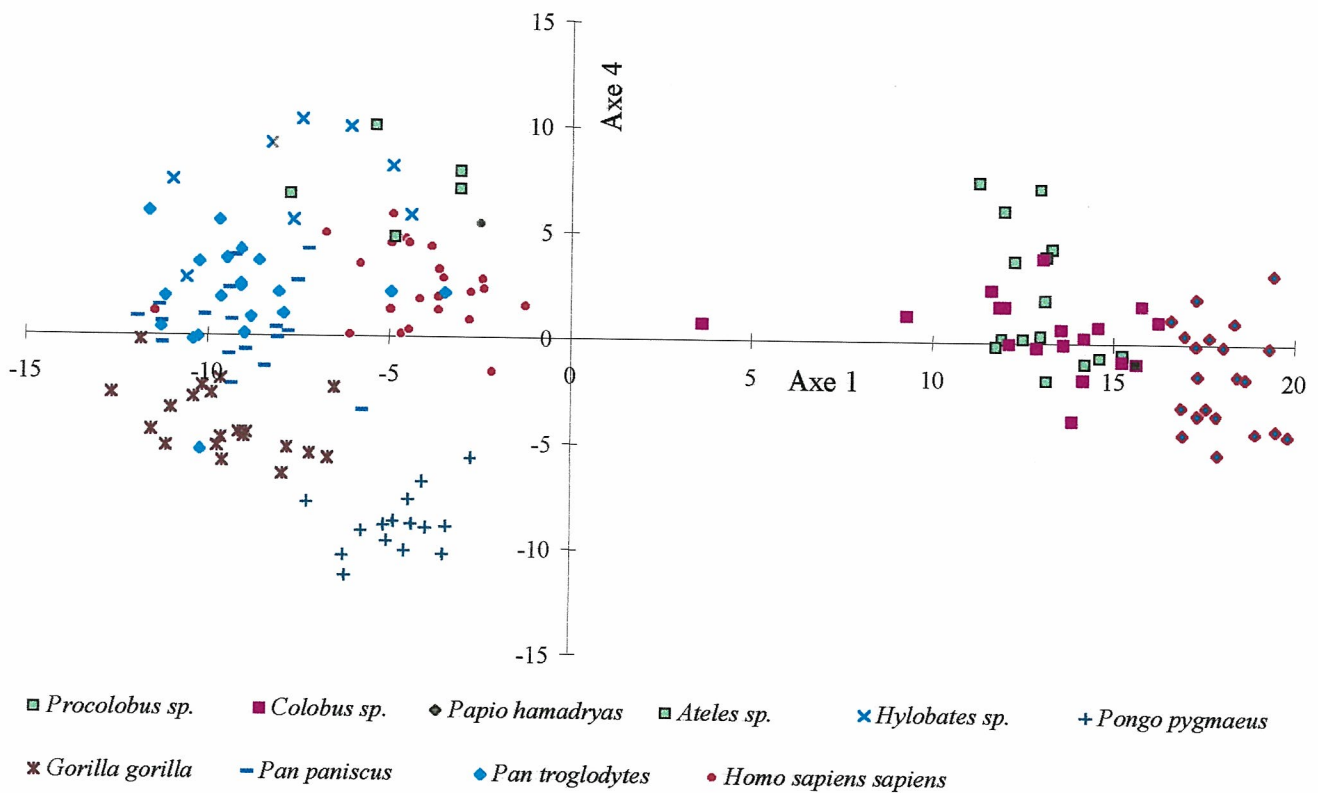
L'ACP réalisée sur des épaules complètes fait tout d'abord ressortir les mêmes ensembles que ceux définis lors de l'étude de la scapula (Graphique VI-1 ; p. 303 ; Graphique VI-2 p. 304 ; Graphique VI-4 p.304). Cependant, lors de la projection sur les axes 1 & 4 (Graphique VI-3 p. 304) on retrouve les deux ensembles définis lors de l'étude de l'humérus : primates quadrupèdes et non quadrupèdes. Ces résultats confirment la quantité, et surtout la qualité, de l'information que contient la scapula en regard des autres os de l'épaule.



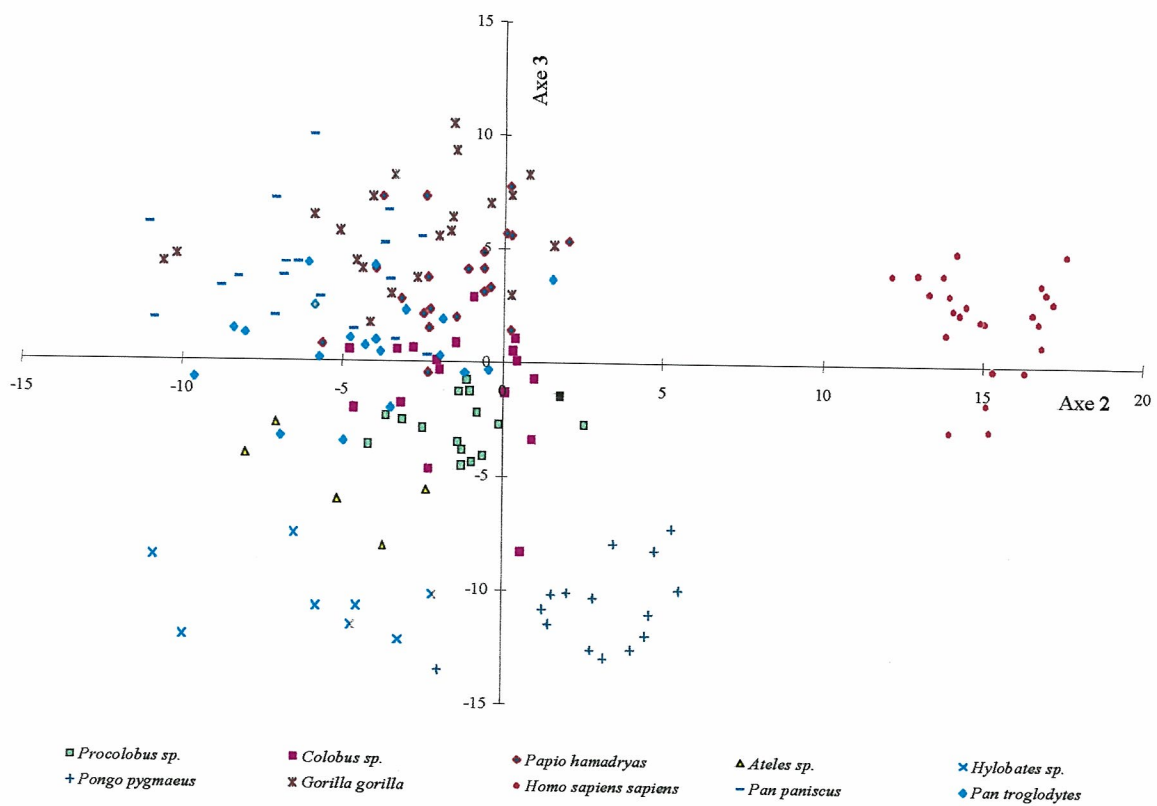
Graphique VI-1 : ACP permettant de distinguer les primates en fonction de leurs épaules, projection sur les axes 1 et 2.



Graphique VI-2 : ACP permettant de distinguer les primates en fonction de leurs épaules, projection sur les axes 1 et 3.

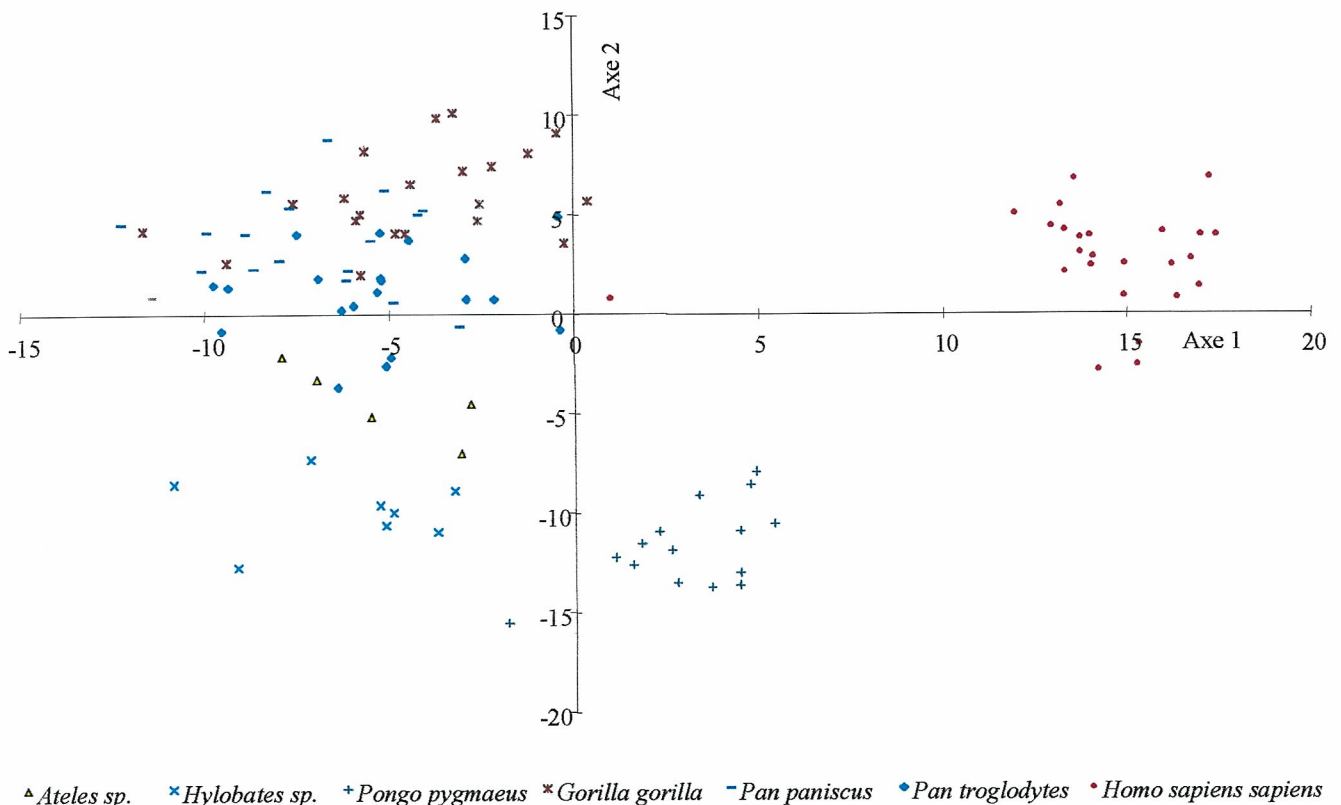


Graphique VI-3 : ACP permettant de distinguer les primates en fonction de leurs épaules, projection sur les axes 1 et 4.

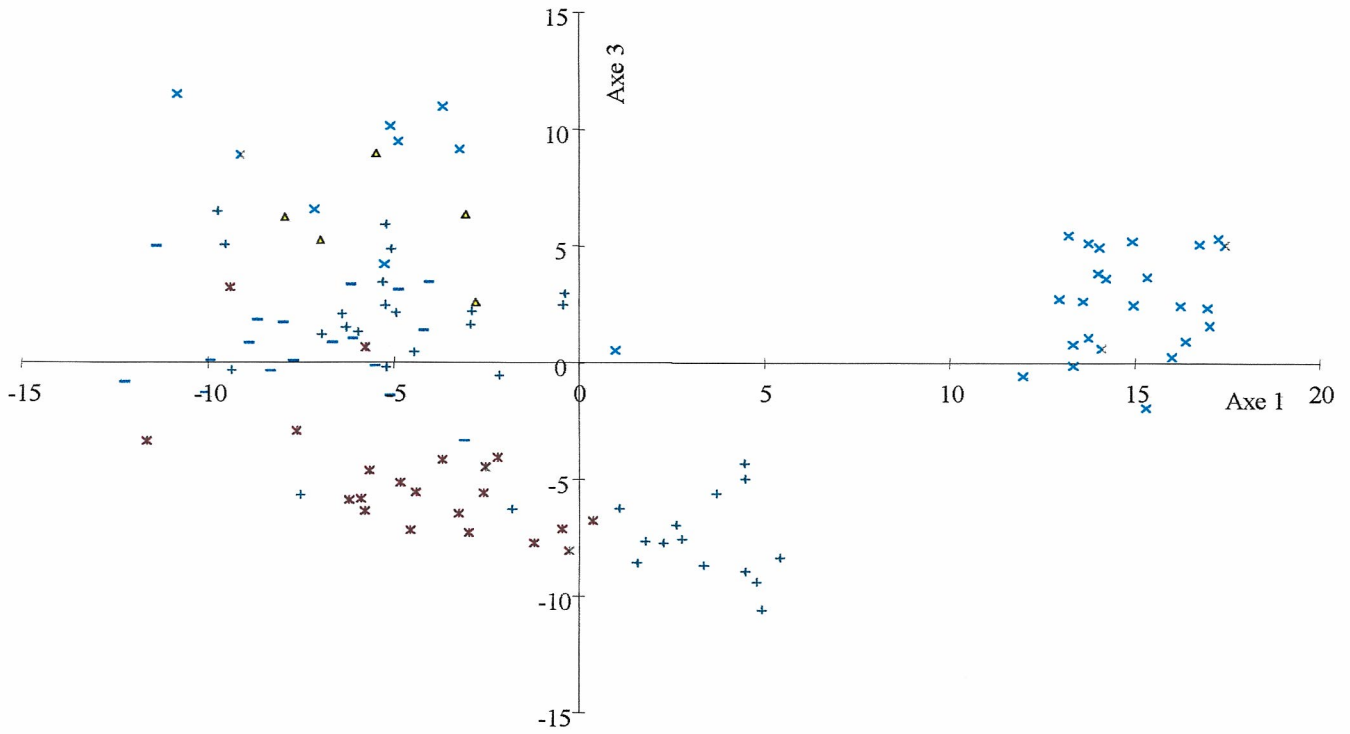


Graphique VI-4 : ACP permettant de distinguer les primates en fonction de leurs épaules, projection sur les axes 2 et 3.

Autant les structures de l'épaule des grands singes africains présentent des particularités par rapport aux primates à locomotion suspendue (gibbons, orangs-outans et atèles), autant ce travail ne fait pas ressortir de différences notables entre les gorilles et les chimpanzés (Graphique ; Graphique Chapitre VI : -3 ; Graphique Chapitre VI : -5). En effet, les résultats concernant la partie proximale de l'humérus tendent à montrer qu'il n'existe pas de différences majeures entre les deux genres de grands singes africains, au contraire, de la clavicule et de la scapula qui montrent des disparités. Cependant, ces différences traduisent nettement l'importance des déplacements arboricoles suspendus en regard des déplacements quadrupèdes. Au contraire, selon Dainton et *al.* (1999), l'architecture du poignet n'est pas identique chez les gorilles et les chimpanzés, et refléterait un knuckle walking différent entre ces deux genres résultant d'une évolution convergente. Les résultats présentés ici ne corroborent ni n'infirment les interprétations de Dainton et *al.* (1999) sur l'origine multiple de ce mode de déplacement très particulier.

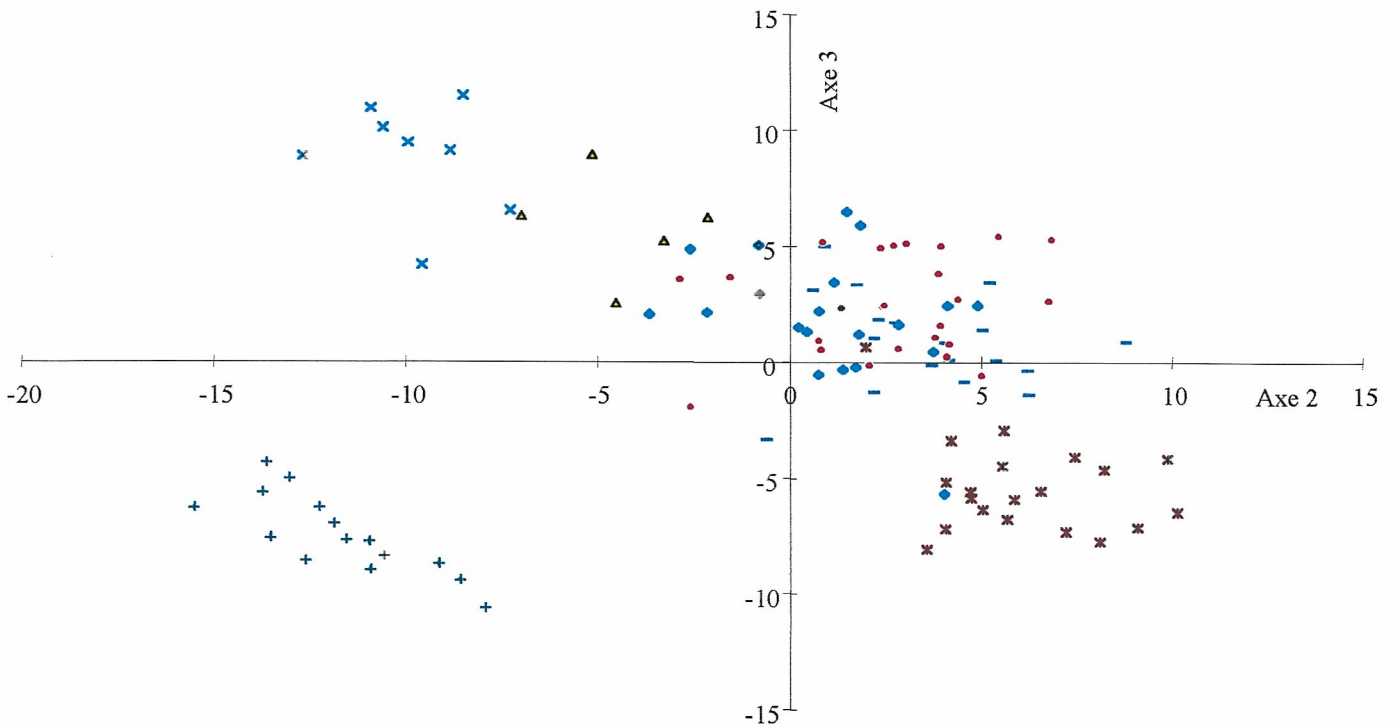


Graphique VI-5 : ACP épaule complète au sein des hominoïdes et des atèles, projection sur les axes 1 & 2.



▲ *Ateles sp.* × *Hylobates sp.* + *Pongo pygmaeus* * *Gorilla gorilla* - *Pan paniscus* + *Pan troglodytes* × *Homo sapiens sapiens*

Graphique VI-6 : ACP épaule complète au sein des hominoïdes et des atèles, projection sur les axes 1 & 3.



▲ *Ateles sp.* × *Hylobates sp.* + *Pongo pygmaeus* * *Gorilla gorilla* - *Pan paniscus* ● *Pan troglodytes* ● *Homo sapiens sapiens*

Graphique VI-7 : ACP épaule complète au sein des hominoïdes et des atèles, projection sur les axes 2 & 3.

LES FOSSILES

CHAPITRE VII

CHAPITRE VIII

CHAPITRE IX

CHAPITRE VII : LES CLAVICULES FOSSILES

Plus les fossiles sont anciens, plus les restes claviculaires deviennent rares. Dans cette étude nous commencerons par étudier quelques hommes du Paléolithique Supérieur et nous terminerons par des singes Miocène. Lors de ce travail, nous conserverons le plan établi pour l'étude comparée des clavicules actuelles.

1. HOMMES ANATOMIQUEMENT MODERNES

Les clavicules fossiles sont représentées par les clavicules de l'Abri Pataud et d'Omo I KSH (Figure VII-1).

A. EN VUE SUPÉRIEURE (CRÂNIALE)

Tableau VII-1 : Caractéristiques claviculaires en vue supérieure, chez l'Abri Pataud, Omo-I-KSH, comparaison avec les clavicules humaines actuelles. Les valeurs, en italique, représentent les variables sous-estimées suite à des pertes osseuses.

	Abri Pataud	Omo-I-KSH	Homme moderne		
			-2 δ	moyenne	+2 δ
Courbure externe	9,7	14,6	10,8	16,1	21,4
Courbure interne	12,1	13,0	7,6	12,6	17,7
Extension des courbures (en %)	72,5	110,7	70,9	86,7	102,5

1) *Abri Pataud*

La clavicule de l'Abri Pataud présente une courbure externe de 9,7 et une interne de 12,1. Cette clavicule est très abîmée à son extrémité acromiale, et une partie importante manque. Au contraire, l'extrémité médiale est intacte et la valeur de la courbure interne est exacte (Tableau VII-1).

En utilisant la droite de régression calculée dans le chapitre III, nous constatons que la courbure externe devait présenter un arc de courbure proche de 15¹. Ainsi, la courbure interne de la clavicule de l'Abri Pataud est entièrement comprise dans l'intervalle des valeurs actuelles et même proche de la moyenne qui est de 12,6. De même la courbure externe serait proche de la valeur moyenne actuelle qui est de 16,2.

¹ Le coefficient de corrélation n'étant pas égal à 1, il est impossible de déterminer exactement la valeur d'une courbure connaissant l'autre.

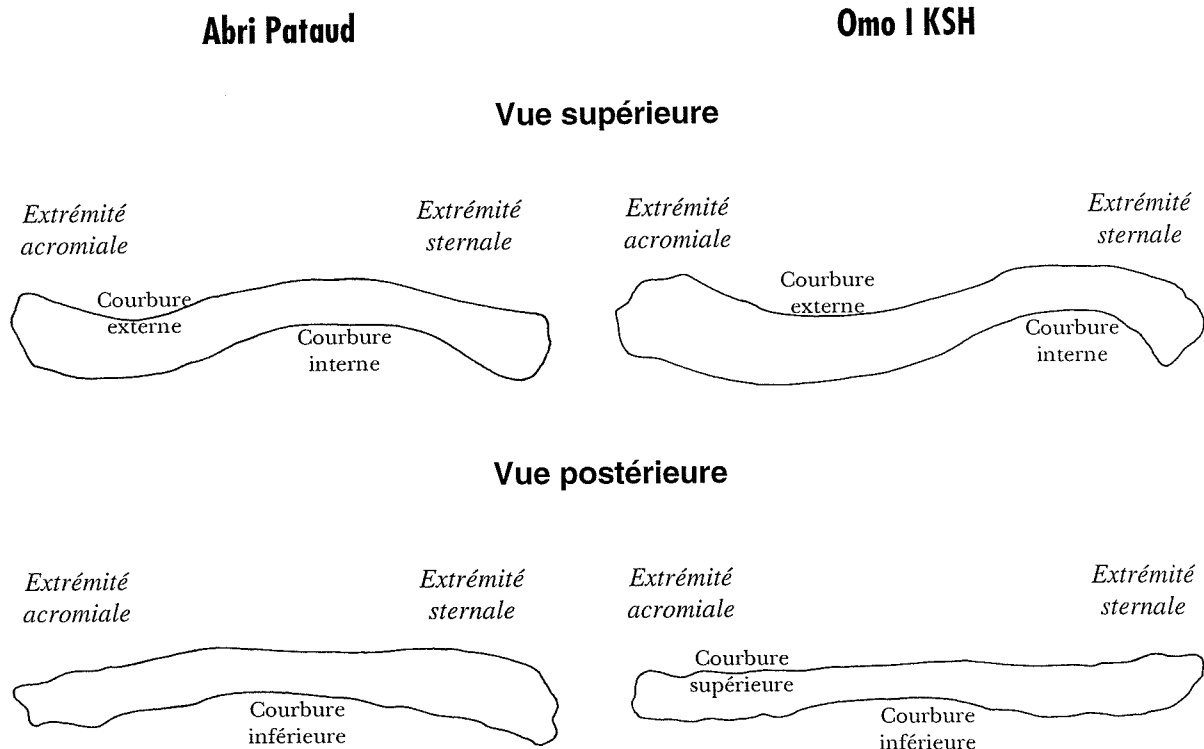


Figure VII-1 : Clavicules de l'Abri Pataud (x 3/5) et de Omo I KSH (x 1/2) en vues supérieure et postérieure.

2) *Omo I KSH*

La clavicule d'Omo I KSH, possède deux courbures en vue supérieure qui entrent totalement dans l'intervalle des valeurs actuelles, bien que légèrement supérieures aux valeurs moyennes (Tableau VII-1). Les valeurs des courbures doivent être relativement proches de la réalité, car les portions manquantes sont petites (Day et *al.*, 1991). La courbure interne est même légèrement surestimée, car l'extrémité sternale présente une angulation du corps de l'os (Figure VII-1). Selon Day et *al.* (1991), cela serait accidentel, et ne provient pas d'une erreur de reconstitution. De surcroît, cette clavicule a été découverte non fragmentée.

L'indice d'extension des courbures, de 110,7%², est nettement au-dessus des valeurs de l'homme moderne (Tableau VII-1) et proche de la valeur de *Paracolobus chemeroni* qui est de 113,3%. Cet écart important par rapport à l'homme moderne ne peut s'expliquer que par une courbure interne sous-estimée. En d'autres termes, les parties manquantes de l'extrémité sternale sont, sans doute, plus importantes que ce qui était précédemment estimé. Pour corroborer ceci, nous remarquerons que, les hommes fossiles qui se sont succédés au

² L'extension des courbures représente l'étendue claviculaire affectée par la courbure externe par rapport à la courbure interne (Chapitre I).

cours du temps, avant et après Omo I KSH, présentent tous une courbure interne plus extensive que l'externe (voir ci-dessous). Il serait étonnant que l'un de nos premiers représentants modernes fût brusquement si différent de ses prédécesseurs et de ses descendants.

B. EN VUE POSTÉRIEURE (DORSALE)

1) *Abri Pataud*

La clavicule de l'Abri Pataud présente une seule courbure en vue postérieure : la courbure inférieure (Figure VII-1). La partie encore présente de l'extrémité acromiale, ne permet pas de conclure quant à l'existence ou l'absence d'une courbure de type III, c'est-à-dire une courbure concave vers le haut de l'extrémité acromiale.

La courbure inférieure possède un arc de courbure de 6,9, compris dans l'intervalle de valeurs actuelles, bien que légèrement sous-estimé.

2) *Omo I KSH*

La clavicule d'Omo I KSH est un peu plus délicate à interpréter. Elle présente (Figure VII-1) :

- ◆ Une courbure supérieure médiale et une inférieure latérale, c'est donc une clavicule de type II
- ◆ Une courbure acromiale supérieure. C'est donc une aussi une clavicule de type III

La morphologie de type II n'est pas inhabituelle chez l'homme actuel, bien qu'elle soit relativement rare (15% des clavicules de l'échantillon humain actuel). Par ailleurs, les valeurs de chacune des courbures sont totalement comprises dans l'intervalle moderne. Il faut garder à l'esprit que « l'extrémité médiale est légèrement écrasée et a souffert d'une fracture *post mortem* déprimant sa face supérieure » (Day et *al.*, 1991 ; p 596). Cette dépression peut entraîner des modifications des courbures supérieure et inférieure, notamment en augmentant artificiellement la première.

La courbure de type III est, nous l'avons vu dans le chapitre III, spécifique des clavicules de l'homme moderne, car elle ne se retrouve chez aucun autre primate.

C. LONGUEUR ET ROBUSTESSE CLAVICULAIRES, EMPREINTE DU LIGAMENT COSTO-CLAVICULAIRE ET GOUTTIÈRE DU SUBCLAVIER

1) *Abri Pataud*

La longueur absolue de la clavicule de l'abri Pataud est faible (119,5), même si on tient compte de la perte osseuse à l'extrémité latérale. Cela place cet os à la limite inférieure de l'intervalle de valeurs de l'homme moderne puisque la plus faible valeur mesurée est de 125 mm. L'homme de l'Abri Pataud devait être relativement petit.

L'empreinte du ligament costo-claviculaire, ainsi que le sillon du subclavier, sont bien marqués sur cette clavicule et tous deux situés sur la face inférieure.

2) *Omo I KSH*

La clavicule d'Omo I KSH est très longue puisqu'elle atteint 155 mm. De plus nous avons vu que cette longueur est sous-estimée. Sa taille correspond à l'extrémité supérieure de l'intervalle des valeurs humaines actuelles. En effet, chez l'homme actuel, seulement 3% des clavicules étudiées présentent une longueur supérieure ou égale à 155 mm.

L'empreinte du ligament costo-claviculaire ainsi que le sillon du subclavier ne sont pas visibles sur ce fossile. En ce qui concerne le sillon, il y a une perte osseuse importante qui se situe approximativement à cet endroit, et il est donc impossible de conclure pour ce caractère. Au contraire, l'absence de l'empreinte du ligament costo-claviculaire est un argument agissant en défaveur de l'appartenance humaine de cet os. Cependant, nous avons vu que certaines clavicules ne présentent pas ce caractère, et dans certaines populations cette fréquence atteint 30% (Jit et al., 1986).

Les deux clavicules présentent un indice de robustesse relativement élevé, légèrement supérieur à la moyenne actuelle. Cependant, ces clavicules étant abîmées, les longueurs sont sous-estimées, ce qui entraîne une petite surestimation de cet indice.

D. CONCLUSION

La clavicule de l'Abri Pataud est tout à fait identique aux clavicules humaines actuelles, malgré sa petite taille.

La clavicule d'Omo I KSH, est plus ambiguë, car certains caractères se présentent sous des formes rares chez l'homme moderne (courbure de type II, absence d'empreinte du ligament costo-claviculaire, ...). Au contraire, d'autres sont typiquement humains (courbures en vue supérieure, courbure de type III, ...). Nous pouvons donc conclure, à l'instar de Day (1969), Day et *al.* (1991) et Leakey (1969), que cet individu appartient bien à l'espèce *Homo sapiens sapiens*.

La particularité de cette clavicule est-elle une image de la variabilité de cet os au sein de notre espèce ou les premiers *Homo sapiens sapiens* n'étaient-ils pas totalement identiques à l'homme moderne ? Les autres restes post-crâniens de cet individu présentent des caractéristiques très actuelles (Day et *al.*, 1991). Des deux hypothèses, il semble donc que ce soit la première qu'il faut retenir.

2. NÉANDERTALIENS

Lors de ce travail, les clavicules droite et gauche de Régourdou, de Kebara et de La Ferrassie I ont pu être étudiées, ainsi que la gauche de Krapina 4 et la droite de Néanderthal. Bien qu'elles aient été décrites très précisément (Heim, 1974, 1982 a ; Vandermeersch, 1991 ; Vandermeersch et *al.* 1995), certaines particularités n'ont pas été notées.

A. COURBURES EN VUE SUPÉRIEURE

1) Résultats

Courbure externe (Figure VII-2)

Chez les néandertaliens, comme chez l'homme actuel, la courbure externe est toujours plus prononcée que l'interne. Seule la clavicule droite de Kebara fait exception car elle est très abîmée et une partie importante, 2 cm environ (Vandermeersch, 1991), de l'extrémité latérale manque.

Les valeurs de l'arc de courbure externe sont comprises entre 9,5 et 17,7 (Tableau VII-2) avec une moyenne de 14,2. Ces valeurs sont totalement comprises dans l'intervalle des clavicules de l'homme moderne. Par ailleurs, la moyenne néandertalienne est inférieure à la moyenne humaine moderne (16,4). Il faut, cependant, garder à l'esprit le fait que toutes les clavicules néandertaliennes, à l'exception des pièces gauches de Kebara et de la Ferrassie I et droite de Régourdou³, ne sont pas complètes. Nous n'avons ainsi qu'un aperçu de ces courbures. Par ailleurs, seule la clavicule gauche de la Ferrassie I a été mise au jour pratiquement intacte (Heim, 1974), alors que celle de Kebara « était cassée en trois parties qui se recollent parfaitement » (Vandermeersch, 1991).

Tableau VII-2 : Valeurs des courbures externe et interne chez les néandertaliens ainsi que celles de l'extension des courbures. Les individus en gras représentent les clavicules complètes.

Individu	Courbure externe	Courbure interne	Extension
Régourdou droite	14,5	10,0	69,2
Régourdou gauche	13,2	11,9	64,4
Kebara gauche	16,5	11,1	93,2
Kebara droite	9,5	11,3	67,7
La Ferrassie I droite	14,2	13,2	77,9
La Ferrassie I gauche	17,7	12,3	73,9
Krapina 4 gauche	11,1	8,3	70,7
Néanderthal droite	16,7	13,2	73,7
La Chapelle-aux-Saints gauche	inexistante	12,2	

Les valeurs des courbures externes des clavicules gauches de Kebara et de la Ferrassie I et droite de Régourdou sont respectivement 16,5, 17,7⁴ et 14,5. Les valeurs obtenues sur la Ferrassie I et Kebara sont effectivement importantes, mais ne sont pas exceptionnelles, car chez l'homme actuel 42% des clavicules présentent une valeur de l'arc de courbure supérieure à 17. L'arc de la courbure externe de Régourdou est plus faible que celles de Kebara et de la Ferrassie I gauches, et inférieure à l'arc moyen de l'homme moderne. La valeur obtenue sur la clavicule droite⁵ est de 14,5 contre 13,2 pour la clavicule gauche. La différence entre les deux cotés est due au fait que l'extrémité acromiale de la clavicule gauche est fortement altérée. Quoiqu'il en soit, ces trois valeurs sont toujours comprises dans l'intervalle de valeurs actuelles.

³ Seul un petit fragment latéral de cette clavicule manque (Figure VII-2).

⁴ Cette valeur est proche de celle calculée par Heim (1982 a) : 17,65.

⁵ Cette valeur est nettement inférieure à celle proposée par Vandermeersch et al. (1995).

Les clavicules gauches de Krapina et de Régourdou ainsi que de Néanderthal sont incomplètes. En effet, leurs extrémités sternales et / ou acromiales sont altérées. Les valeurs des arcs de courbures sont donc sous-estimées (Tableau VII-2).

Courbure interne (Figure VII-2)

La courbure interne des néandertaliens est comprise entre 8,3 et 13,2 (Tableau VII-2) avec une moyenne de 11,2. Chez l'homme moderne, cette courbure présente des valeurs comprises entre 8,6 et 16,5 avec une moyenne de 12,9.

La clavicule gauche de la Ferrassie I possède une courbure interne de 12,3, ce qui est inférieure à la valeur de 13,2 obtenue pour cette même courbure sur la clavicule droite de la Ferrassie qui n'est pas complète. Les clavicules gauches et droites de Kebara et de Régourdou sont intactes dans leurs moitiés médiales et possèdent un développement des arcs de courbures proche de la moyenne néandertalienne qui est de 11,2. Les valeurs obtenues sur Régourdou, dans ce travail, sont inférieures à celles proposées par Vandermeersch et *al.* (1995). Cependant, comme pour la courbure externe, ces valeurs sont totalement comprises dans l'intervalle de valeurs actuelles. La courbure interne de Krapina est sous-estimée puisque l'extrémité distale est altérée.

Le fragment claviculaire de la Chapelle-aux-Saints se limite à la moitié médiale. Dans ce cas, la courbure interne a pu être estimée en considérant que la face inférieure était représentée par le plan de l'empreinte du ligament costo-claviculaire. La valeur ainsi déterminée est de 7,4. Elle devait être plus élevée car ce fragment claviculaire ne présente pas l'ébauche de la courbure externe (Figure VII-2).

La courbure interne présente une plus grande extension que chez l'homme moderne. Bien que la majorité de ces clavicules ne soit pas tout à fait complète, pour la plupart l'estimation des courbures semble correcte. Quoi qu'il en soit, ces valeurs restent dans l'intervalle de valeurs de l'homme moderne (Tableau VII-3).

Tableau VII-3 : Amplitude de variation de l'extension des courbures claviculaires chez les néandertaliens et les hommes modernes.

	-2 δ	moyenne	+2 δ
Néandertal	56,2	73,845	91,4
Homme moderne	70,9	86,7	102,5

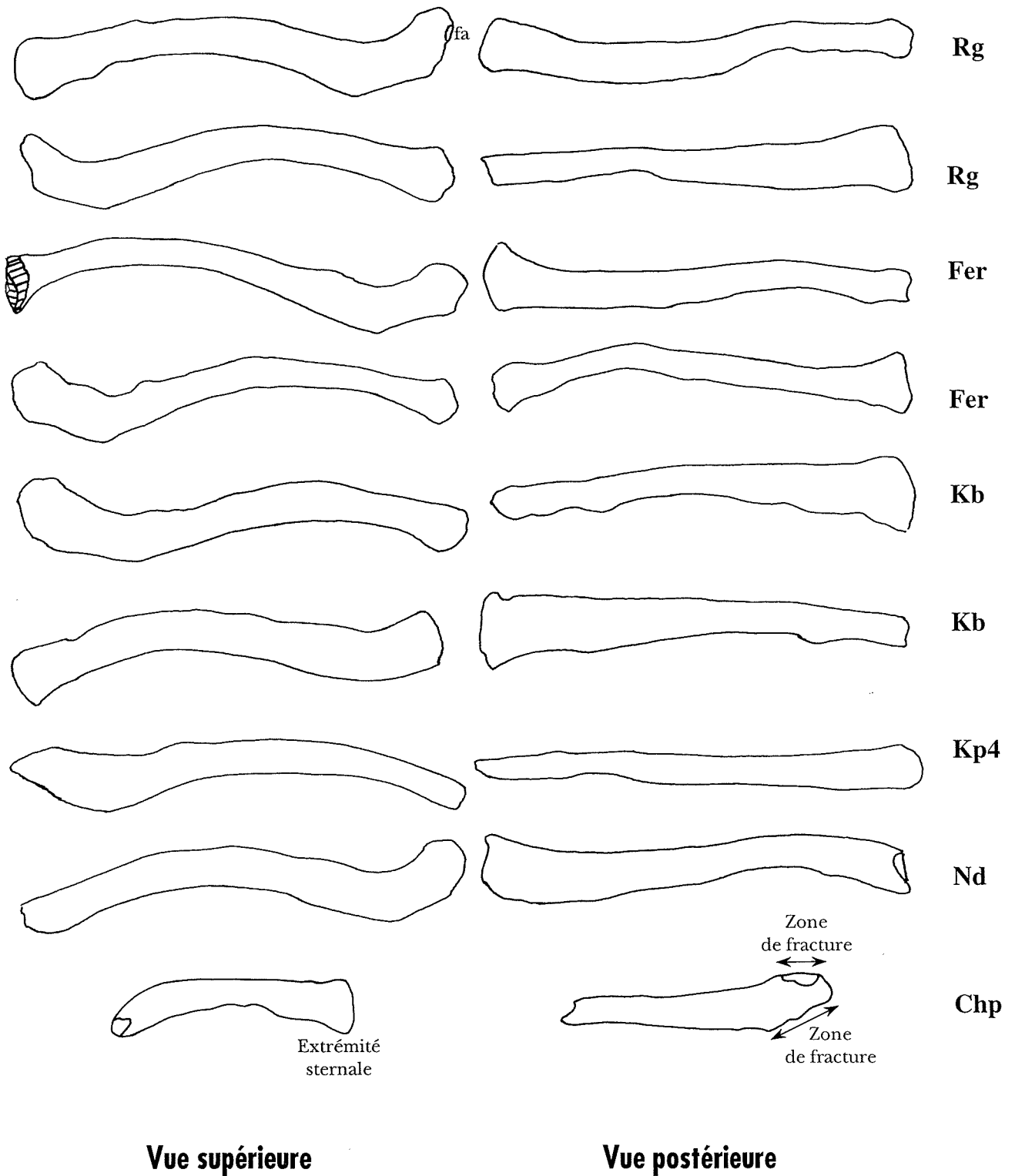


Figure VII-2 : Clavicules néandertaliennes en vues supérieure et postérieure, ramenées à la même taille.
Rg : Régourdou, **Fer :** La Ferrassie I, **Kb :** Kebara, **Kp4 :** Krapina 4, **Nd :** Néanderthal, **Chp :** Chapelle-aux-Saints et
fa : facette d'altération. Les hachures représentent les zones manquantes reconstituées.

2) *Interprétation*

En vue supérieure, les courbures claviculaires des néandertaliens sont totalement comprises dans l'intervalle des valeurs actuelles. Les clavicules néandertaliennes ne sont donc pas plus sinueuses que celles de l'homme moderne, contrairement à ce qui a été fréquemment énoncé (Boule, 1912 ; Patte, 1955 ; Heim, 1974, 1982 a, 1982 b ; Vandermeersch et *al.*, 1995). Ces auteurs considèrent que la forte sinuosité, en vue supérieure, est une spécificité des néandertaliens. Le développement important de ces courbures, et plus particulièrement de la courbure interne, est attribué, à l'image d'Olivier (1962 a), au développement important du muscle grand pectoral (*pectoralis major*) (Heim, 1982 a). Heim considère que la différence d'amplitude des courbures internes (sternales), entre les clavicules gauche et droite de la Ferrassie I, reflèterait un développement plus important du muscle grand pectoral gauche, ce qui serait un argument supplémentaire en faveur de la latéralisation de cet individu. Or, nous avons vu (Chapitre III) que le développement de cette courbure est totalement indépendant de celui de ce muscle. Pour estimer la latéralité, il est plus exact de comparer les arcs de courbures des clavicules gauche et droit. En effet, la courbure interne tend à être moins prononcée du côté le plus sollicité (Mays et *al.*, 1999). Dans ce cas, la Ferrassie 1 présente une certaine probabilité d'avoir été gaucher.

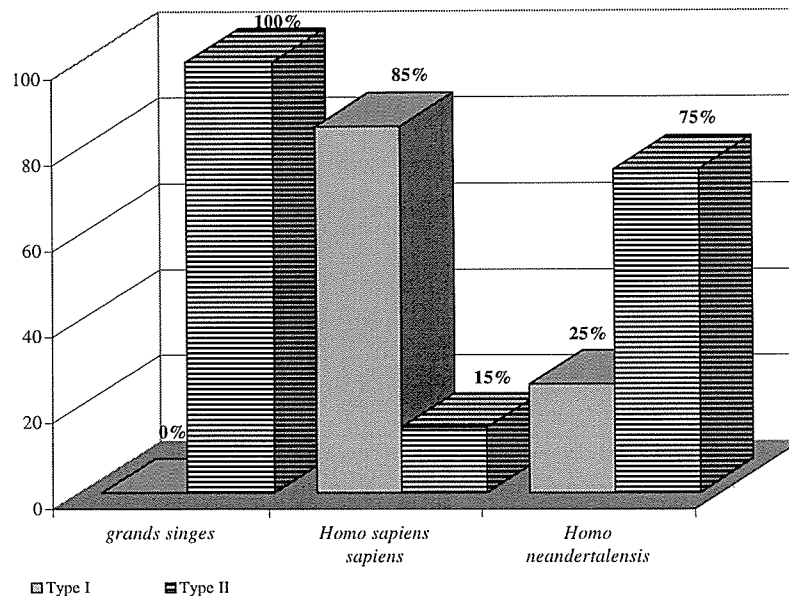
Chez les néandertaliens, l'indice reflétant l'extension des courbures externe et interne est relativement faible. Il est compris entre 64% et 93% pour une moyenne de 74,0%. Cette moyenne est significativement différente de celle de l'homme moderne (86,7%) (test-t). Cela signifie que la courbure interne chez l'homme de Néandertal est plus extensive que chez l'homme moderne. Chez tous les autres primates, en dehors des orangs-outans, c'est toujours la courbure qui présente la mesure de l'arc la plus élevée, qui est la plus extensive. Chez cet homme fossile, c'est le contraire. Certes, cela n'atteint pas les proportions observées chez les orangs-outans, mais c'est suffisamment important pour que la moyenne soit différente de celle de l'homme moderne. Il faut cependant rester prudent car beaucoup de ces clavicules ne sont pas complètes et l'échantillon est faible.

Bien plus que la forte sinuosité des clavicules néandertaliennes en vue supérieure, c'est l'extension relative des courbures qui est particulière à ce groupe humain.

B. COURBURES EN VUE POSTÉRIEURE (DORSALE)

1) Résultats

Toutes les clavicules néandertaliennes, à l'exception des pièces de Kebara, possèdent à la fois une courbure inférieure et une courbure supérieure (Tableau VII-4). En d'autres termes, la morphologie de type II (présence d'une courbure supérieure médiale et d'une inférieure latérale) est très dominante chez les néandertaliens comparée à l'homme moderne. Cette morphologie est présente sur 75% des clavicules néandertaliennes contre 15% chez l'homme moderne (Graphique VII-1). Au contraire, la morphologie de type I (présence uniquement de la courbure inférieure) est beaucoup plus rare chez les néandertaliens (25%, soit les deux clavicules de Kebara) que chez l'homme moderne (85%). Les courbures inférieure et supérieure seront étudiées séparément.



Graphique VII-1 : Proportion (en %) de clavicules de types I, II et III chez les grands singes, l'homme moderne et les néandertaliens (d'après Voisin, in prep. a).

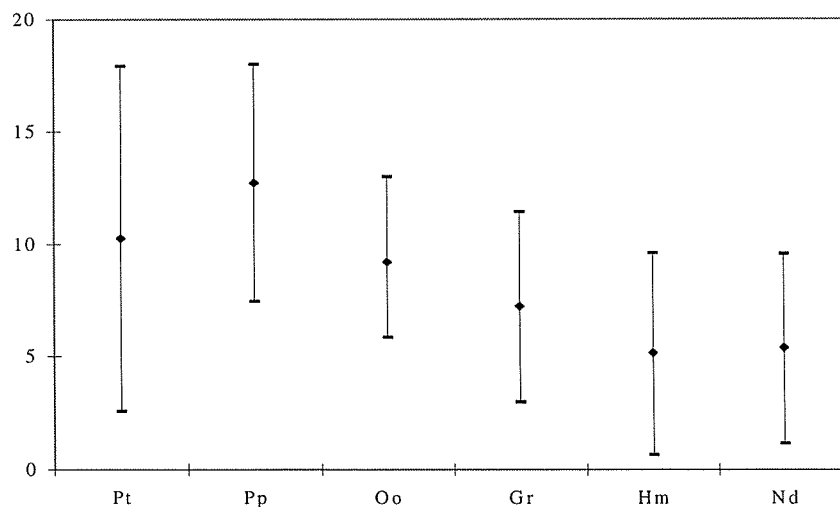
Courbure inférieure

Chez les néandertaliens les valeurs de la courbure inférieure sont comprises entre 3,0 et 8,2 (Graphique VII-2 ; Tableau VII-4) avec une moyenne de 5,1. Elles sont comprises comprises entre 3,2 et 11,0 avec une moyenne de 5,4 chez l'homme actuel. **Les valeurs de la courbure inférieure sont très proches entre ces deux groupes humains et nettement inférieures à celles des grands singes.**

Tableau VII-4 : Valeurs des courbures en vue postérieure chez les néandertaliens. En gras, ce sont les clavicules complètes.

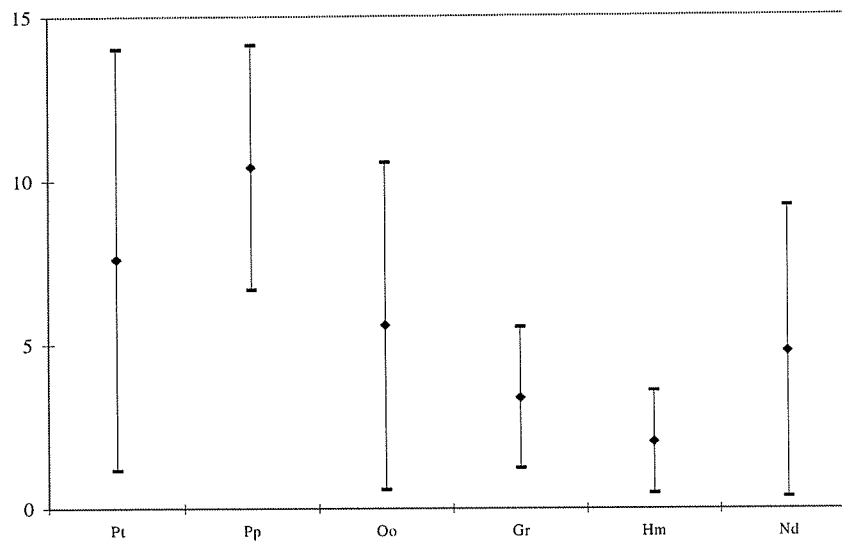
Individu	courbure inférieure	courbure supérieure
Régourdou droite	7,4	8,0
Régourdou gauche	3,0	3,2
Kebara gauche	4,9	0,0
Kebara droite	3,4	0,0
La Ferrassie I droite	5,4	5,8
La Ferrassie I gauche	8,2	2,6
Krapina 4 gauche	3,2	2,9
Néanderthal droite	7,4	6,2
La Chapelle-aux-Saints gauche	inexistante	7,4 (?)

La clavicule gauche de la Ferrassie I présente une courbure inférieure dont la valeur atteint 8,2 (ce qui est proche de la valeur de 8,3 obtenue par Heim (1982 a)), et elle est beaucoup moins développée sur la clavicule droite (Figure VII-2). Cette valeur est entièrement comprise dans l'intervalle de valeurs de l'homme moderne. Cependant, la clavicule gauche de La Ferrassie I présente une angulation de la diaphyse, ce qui lui confère un aspect particulier (Figure VII-2).



Graphique VII-2 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de la courbure inférieure chez les grands singes, l'homme moderne et les néandertaliens (d'après Voisin, in prep. a).

Courbures supérieures



Graphique VII-3 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de la courbure supérieure chez les grands singes, l'homme moderne et les néandertaliens (d'après Voisin, in prep a).

La clavicule néandertalienne peut présenter deux types de courbure supérieure :

- ◆ Une courbure supérieure médiale, qui est présente sur toutes les clavicules néandertaliennes en dehors de celle de Kebara.
- ◆ Une courbure supérieure latérale, qui n'existe que sur certaines clavicules néandertaliennes et modernes. Ce sont les clavicules de type III.

La courbure supérieure médiale correspond à celles des grands singes. Les arcs de courbure chez les néandertaliens présentent des valeurs comprises entre 0,0 et 8,0 (Graphique VII-3 ; Tableau VII-4) avec une moyenne de 3,2. Chez l'homme moderne les valeurs sont comprises entre 0,0 et 5,9 avec une moyenne de 1,8. La courbure supérieure est plus marquée chez les néandertaliens que chez l'homme moderne. Au contraire, le développement de la courbure supérieure chez les néandertaliens est proche de ce qui existe chez les orangs-outans (Voisin, in prep. a.). L'amplitude de variation de cette courbure serait peut être moindre si toutes les mesures avaient été faites sur des clavicules complètes.

La clavicule gauche de la Ferrassie I présente une courbure supérieure peu prononcée en regard de la courbure inférieure, et Heim (1982 a) considère qu'elle est négligeable. Il est en effet possible d'interpréter cette courbure comme une réponse à une très forte courbure

inférieure afin de rééquilibrer cette partie de l'épaule. Cependant, il est nécessaire de revoir cette interprétation. Le fait que cette courbure supérieure se retrouve chez la majorité des néandertaliens permet de supposer que, sur la clavicule gauche de la Ferrassie, la courbure inférieure a « phagocyté » la courbure supérieure.

La clavicule droite de La Ferrassie I ainsi que celle de Régourdou, possèdent une courbure supérieure plus prononcée que l'inférieure. Bien que les différences ne soient pas très marquées il est important de le noter, car ce cas de figure n'existe jamais, ni chez l'homme moderne, ni chez les singes à l'exception des gibbons. Bien que la clavicule gauche de Régourdou soit abîmée, on peut supposer qu'elle devait être relativement identique à la droite. Est-ce que cette particularité se retrouve chez d'autres néandertaliens ?

La clavicule droite de La Ferrassie I présente, en plus, une ébauche de courbure de type III (c'est-à-dire une courbure supérieure à l'extrémité latérale), mais la destruction de l'extrémité latérale interdit toute estimation. Cette courbure est spécifique au genre humain (Chapitre III).

La valeur déterminée sur la clavicule de la Chapelle-aux-Saints est sans véritable intérêt, car la courbure supérieure n'est pas complète et l'extrémité sternale est abîmée ce qui affecte l'arc de courbure.

En vue postérieure, les clavicules néandertaliennes de notre échantillon se distinguent de celles de l'homme par des courbures dont :

- ◆ **Le type II est prépondérant**
- ◆ **Le type III est présent mais rare**
- ◆ **¼ des clavicules présentent une courbure supérieure plus prononcée que l'inférieure**

2) *Interprétations*

En dehors des clavicules de Kebara, toutes les clavicules néandertaliennes étudiées dans le cadre de ce travail présentent une double courbure dans le plan frontal. Les valeurs de ces courbures sont relativement importantes et leur proportion relative ne correspond à aucun primate actuel. Ces particularités de la clavicule néandertalienne⁶ montrent une architecture du complexe scapulaire différente de celle qui existe chez les hommes modernes. En effet, la double courbure en vue postérieure (dorsale) correspond à une scapula dorsale et plus haute par rapport au thorax que chez l'homme actuel (Chapitre III). Cela signifie également que le

⁶A condition, bien sûr, que cet échantillon clavicaire soit représentatif de la population néandertalienne.

cou des néandertaliens était relativement court en comparaison du nôtre (Spoor et *al.*, 1999 ; Voisin, in prep. a), bien que la hauteur de la colonne cervicale soit pratiquement identique à la nôtre (Heim, 1974, 1976 ; Vandermeersch, 1981). Cette morphologie claviculaire particulière pourrait refléter une moindre émergence cervico-céphalique (Sakka, 1985). La descente des insertions musculaires le long de la boîte crânienne, des néandertaliens aux hommes modernes pourrait être responsable de la perte de la courbure supérieure claviculaire chez ces derniers. En effet, une courbure supérieure trop prononcée est un handicap pour les mouvements des membres supérieurs si elle est associée à une scapula basse par rapport au thorax (Chapitre III). Par ailleurs, cette morphologie particulière de la clavicule peut être liée à des différences fonctionnelles de certains muscles, notamment du trapèze. Chez l'homme et le chimpanzé, il n'existe pas de différences anatomiques de la partie crâniale de ce muscle. Au contraire, sa fonction n'est pas identique entre les deux genres (Chapitre II) alors que leurs clavicules en vue postérieure sont très différentes (Chapitre III). Ainsi, la morphologie particulière de la clavicule néandertalienne ne refléterait-elle pas des fonctions distinctes du trapèze par rapport à l'homme moderne (Voisin, in prep. a) ? La morphologie des canaux semi-circulaires des néandertaliens présente un argument dans ce sens puisqu'elle semble indiquer que le contrôle de l'équilibre ne nécessitait pas exactement les mêmes mouvements crâniens que chez l'homme moderne (Spoor et *al.*, 1999).

L'existence pratiquement systématique de la gouttière dorsale sur la scapula néandertalienne prend ici une autre importance. En effet, bien qu'elle soit toujours d'une interprétation délicate (Chapitre IX), elle confirme l'architecture particulière de l'épaule de ces hominidés, car elle n'est alors plus le seul caractère réellement distinctif de la ceinture scapulaire des néandertaliens. La particularité de l'architecture scapulaire des néandertaliens traduit-elle des capacités fonctionnelles différentes de l'homme actuel ?

Les courbures en vue supérieure (crâniale) des néandertaliens ne montrent pas de différences significatives avec l'homme moderne. Cela signifie que les mouvements potentiels des membres supérieurs chez les deux groupes humains sont identiques. De surcroît, les clavicules néandertaliennes étaient soumises à des contraintes de torsions et de flexions d'intensités proches de celles subies par les clavicules modernes, car les courbures en vue supérieure sont identiques entre les deux groupes humains.

C. TYPE DE LA FACETTE ARTICULAIRE ACROMIALE

Cette facette est rarement conservée sur les pièces fossiles, car il est nécessaire que la pièce en question n'ait subie pratiquement aucune altération. Chez les néandertaliens, seules trois clavicules possèdent encore une facette articulaire à l'extrémité latérale. Parmi celles-ci, deux d'entre elles, Régourdou droite et la Ferrassie 1 gauche, présentent une articulation de type 1, alors que celle de Kébara gauche est de type 2, en étant faiblement prononcée. Il est donc impossible de conclure sur le type dominant d'articulation acromiale qui existait chez ce groupe d'hominidés ainsi que sur la proportion de ménisque inter-articulaire.

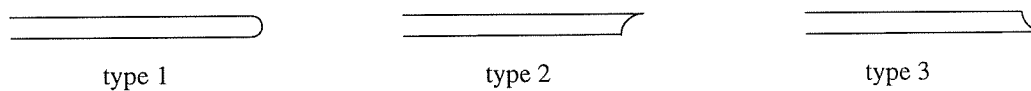


Figure VII-3 : Les types d'extrémités claviculaires acromiales (latérales).

D. ROBUSTESSE CLAVICULAIRE

Les valeurs de cet indice sont comprises entre 20,7 et 29,3 avec une moyenne de 24,7, et se situent dans l'intervalle de valeurs de l'homme actuel. Il est étonnant que la valeur moyenne soit plus importante chez les néandertaliens que chez l'homme moderne, au contraire de ce qui a toujours été affirmé (Boule, 1912 ; Patte, 1955 ; Heim, 1974, 1982 a ; Trinkaus, 1983 ; Nara, 1994 ; Vandermeersch et al., 1995), bien que la différence soit faible. Les variations observées avec ces auteurs s'expliquent par les méthodologies utilisées.

E. LONGUEUR DE LA CLAVICULE

1) Résultats

Longueur absolue

Tableau VII-5 : Longueur totale des clavicules néandertaliennes. Les fragments de Tabun et de la Chapelle-aux-Saints ne sont pas pris en compte.

Individu	Lg total
Régourdou droite.	152,0
Régourdou gauche	146,0
Kebara gauche	162,0
Kebara droite	150,5
La Fer 1 droite	173,5
La Fer 1 gauche	178,0
Krapina 4 gauche	143,0
Néander droite	140,0

En valeur absolue, les clavicules néandertaliennes sont très longues (Tableau VII-5) et se situent à l'extrémité supérieure de l'intervalle de valeurs des hommes actuels. Des individus comme la Ferrassie I ont des longueurs claviculaires totalement en dehors des valeurs actuelles (Boule, 1912 ; Heim, 1974, 1982 a ; Nara, 1994 ; Trinkaus, 1983 ; Patte, 1955 ; Vandermeersch, 1981, 1991). Seule la clavicule de Krapina montre une valeur relativement

faible, bien qu'elle soit pas incomplète. On peut estimer qu'elle ne dépassait pas les 150 mm, ce qui en fait, pour ce caractère, une clavicule tout à fait moderne. Cette petite longueur va dans le sens du travail de Nara (1994), qui montre que les clavicules des néandertaliens d'Europe Occidentale tendent à être plus longues que celles des néandertaliens d'Europe Centrale et du Proche-Orient. Quoiqu'il en soit, elles sont toujours dans la partie supérieure des intervalles de longueur de l'homme actuel ou du Paléolithique Supérieur.

Indice claviculo-huméral

L'indice claviculo-huméral est relativement élevé comme le montrent les valeurs obtenues présentées dans le tableau ci-dessous (Tableau VII-6).

Tableau VII-6 : Valeur des indices claviculo-huméral, claviculo-scapulaire et coraco-claviculaire chez différents néandertaliens.

Individus (latéralité)	claviculo-huméral	claviculo-scapulaire	coraco-claviculaire
Kebara (gauche)	51,0	144,6	?
Kebara (droite)	48,2	144,7	21,9
Régourdou (droite)	50,5	?	?
La Ferrassie I (droite)	52,1	114,1	?
La Ferrassie I (gauche)	54,3	?	?

Cet indice se situe dans la partie supérieure de l'intervalle de valeurs de l'homme actuel. Ces valeurs élevées sont dues, à la grande longueur de la clavicule des néandertaliens, mais aussi au développement relativement faible de l'humérus (Patte, 1955 ; Trinkaus, 1981). En effet, les humérus néandertaliens tendent à être légèrement plus courts que les humérus actuels. Pour une fois, les valeurs néandertaliennes ne se situent pas dans la partie supérieure de l'intervalle de valeurs actuelles, mais plutôt dans la partie inférieure. Ces valeurs élevées de l'indice chez les néandertaliens pourraient montrer une adaptation au froid (Trinkaus, 1981 ; Nara, 1994 ; Lewin, 1998), en accord avec les règles écologiques de Van Allen et de Bergmann.

Indices coraco-claviculaire & scapulo-claviculaire

Le seul individu dont l'indice coraco-claviculaire est déterminable, donne une valeur qui se situe dans la partie inférieure de l'intervalle de l'homme moderne (Tableau VII-6). Au contraire, l'indice claviculo-scapulaire, ne montre pas de différences particulières avec l'homme moderne (Tableau VII-6). Autrement dit, la très grande longueur claviculaire est

associée à une très grande longueur scapulaire⁷. Les proportions propres à la ceinture scapulaire *sensus stricto* sont donc identiques entre ces deux groupes humains. Au contraire, les proportions de la clavicule par rapport au bras sont différentes, ce qui confirme la réduction de la longueur humérale chez les néandertaliens.

2) *Interprétations*

La longueur impressionnante de la clavicule des néandertaliens a toujours été interprétée comme étant la conséquence de la largeur importante des épaules et du thorax de ces hommes (Patte, 1955 ; Heim, 1974, 1982 a ; Vandermeersch et *al.*, 1995). Cependant, cette interprétation n'est pas suffisante à elle seule pour expliquer ce caractère Nara (1994). Pour cet auteur la grande taille des clavicules néandertaliennes serait due à un développement important des insertions claviculaires des muscles trapèze et sterno-cléido-mastoïdien. Cette dernière hypothèse ne nous semble pas suffisante. Pour appréhender correctement ce problème il est nécessaire de revenir sur la déflexion claviculaire (courbures en vue postérieure ou dorsale). En effet, ces courbures indiquent un système scapulaire disposé plus haut le long du thorax chez les néandertaliens que chez l'homme moderne. Cela entraîne une clavicule qui n'est pas positionnée presque horizontalement comme chez l'homme moderne mais plus oblique, plus verticale, comme chez les grands singes. Cela entraîne nécessairement une clavicule beaucoup plus longue chez les néandertaliens que chez l'homme moderne pour un diamètre de thorax identique (Voisin, in prep. a). Cette disposition particulière de la clavicule néandertalienne a une conséquence secondaire, importante. En effet, l'élongation de la clavicule entraîne, comme nous l'avons vu, une augmentation de la puissance du jet. Les néandertaliens sont connus pour avoir une très grande puissance musculaire en général, et des membres supérieurs en particulier. Par ailleurs, certains caractères scapulaires traduiraient des capacités d'abduction et de flexion puissantes (Chapitre IX). Une puissance musculaire élevée, associée à une architecture scapulaire augmentant mécaniquement la vitesse d'exécution du mouvement, entraînent une plus grande efficacité des mouvements de jet.

F. INSERTION DU LIGAMENT COSTO-CLAVICULAIRE

Toutes les clavicules néandertaliennes étudiées ici présentent une bonne conservation de l'extrémité sternale, à l'exception de Néanderthal et de Krapina 4, pour nous permettre d'affirmer l'existence de l'empreinte du ligament costo-claviculaire. Ces résultats sont confirmés par Boule (1912), Heim (1982 a), Vandermeersch (1991) et Vandermeersch et *al.*

⁷Longueur scapulaire : longueur entre le centre de la cavité glénoïdale et le point d'intersection de l'épine et du bord médial.

(1995). Nous avons vu précédemment que la fréquence élevée de ce caractère au sein d'une population est un caractère typiquement humain. Chez les néandertaliens la fréquence semble nettement plus élevée que chez l'homme moderne. Est-ce là une autre caractéristique de la clavicule néandertalienne ?

G. GOUTTIÈRE DU SUB-CLAVIER

Chez tous les individus néandertaliens étudiés ici, à l'exception des clavicules gauches de la Chapelle-aux-Saints et de Tabun, la gouttière du sous-clavier est toujours présente et sa position sur la clavicule est identique à celle de l'homme moderne. Dans le cas de la Chapelle-aux-Saints et de Tabun, l'absence de cette gouttière s'explique par l'absence d'une grande partie de la clavicule, dont la zone d'insertion du muscle subclavier. Boule (1912), lors de son étude sur le squelette de la Chapelle-aux-Saints, constate l'existence d'une gouttière subclaviculaire très marquée, mais ne précise pas s'il l'observe sur le fragment claviculaire de la Chapelle-aux-Saints ou sur d'autres clavicules néandertaliennes telle que la Ferrassie. Quoiqu'il en soit, les clavicules néandertaliennes sont identiques à celles de l'homme moderne pour ce caractère.

Nous avons vu, dans l'étude précédente, qu'un aspect fortement discriminant de la clavicule humaine par rapport à celle des autres primates est la fréquence élevée de l'association de l'empreinte du ligament costo-claviculaire avec la gouttière du subclavier. Sur les clavicules néandertaliennes suffisamment bien conservées, les deux caractères sont toujours associés. Cela reflète-t-il une fréquence d'association de ces deux caractères différente de celle de l'homme moderne ? Pour cela il faudrait qu'un nombre plus important de clavicules néandertaliennes soit étudié.

H. CONCLUSION SUR LA CLAVICULE DES NÉANDERTALIENS

La clavicule des néandertaliens possède des caractères typiquement humains qui sont :

- ◆ Les fortes courbures en vue supérieure (crâniale).
- ◆ La fréquence élevée de l'association de la gouttière du subclavier et de l'empreinte du ligament costo-claviculaire.

Cependant, elle présente aussi un certain nombre de caractères spécifiques à ce groupe humain qui sont :

- ◆ L'extrême longueur de cet os.
- ◆ La présence quasi constante d'une courbure supérieure qui, dans certains cas, peut même être plus développée que la courbure inférieure.
- ◆ La clavicule présente aussi un déséquilibre de l'extension des courbures en vue supérieure, avec une légère prédominance de la courbure interne, alors que chez l'homme moderne, actuel ou fossile, ces deux courbures ont une extension à peu près identique.

En outre, la clavicule de l'un des premiers représentants de notre espèce (Omo-I-KSH), bien que pas tout à fait identique à la nôtre est nettement différente de celle des néandertaliens. De même, les différents caractères claviculaires des hommes du Néolithique de la région d'Ile de France sont pratiquement identiques à ceux des Européens actuels (Olivier, 1955). En d'autres termes, la morphologie clavulaire humaine moderne n'a guère bougé en plus de 100 000 ans. La clavicule néandertalienne est très nettement distincte de celle de l'homme moderne, ce qui traduirait une architecture de l'épaule différente entre ces deux groupes humains et peut-être même des différences fonctionnelles. Par ailleurs, la très grande longueur clavulaire entraîne une puissance du jet qui tend à être supérieure à la nôtre.

Les clavicules néandertaliennes sont particulières car elles sont très longues en valeur absolue, mais les proportions de la ceinture scapulaire au sens strict sont identiques entre les néandertaliens et les hommes modernes (indices coraco-clavulaire et claviculo-scapulaire). Au contraire, le bras est plus court chez les néandertaliens que chez les hommes modernes (indice claviculo-huméral).

3. HOMME DU PLÉISTOCÈNE INFÉRIEUR ET MOYEN

Avec les hommes du Pléistocène, les restes fossiles deviennent de plus en plus rares et de plus en plus fragmentaires. Sur les six restes claviculaires étudiés, deux proviennent de KNM-WT 15 000 dit « Nariokotome », et un du site de la Gran Dolina (Atapuerca). Ces trois dernières clavicules sont pratiquement complètes.

A. ARAGO 63

C'est un fragment de clavicule droite, de 64,5 mm de longueur, limité à la courbure externe. Celle-ci n'est pas présente dans sa totalité car une partie importante de l'extrémité acromiale manque. Au contraire, la portion distale de la courbure externe est présente dans sa totalité (Figure VII-4).

La valeur de 8,9 de l'arc de courbure externe n'est pas significative car cette courbure est en grande partie détruite. Cependant, nous pouvons dire qu'elle se situe dans l'intervalle de valeurs actuelles, et devait être relativement identique à ce qui existe chez l'homme aujourd'hui.

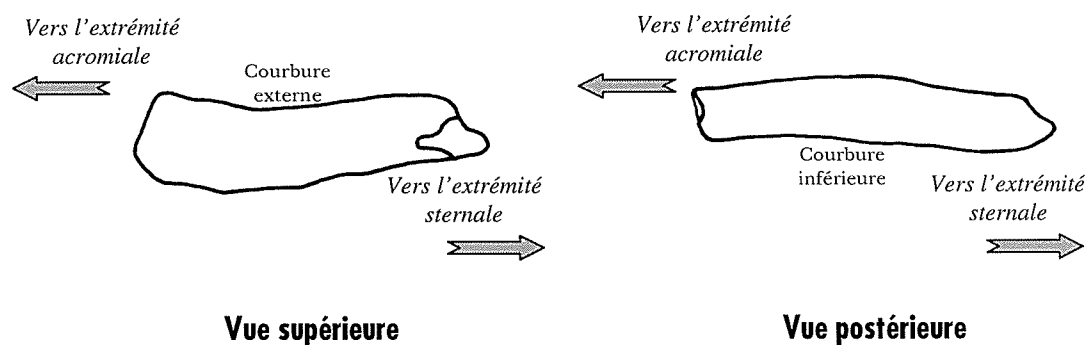


Figure VII-4 : Clavicule Arago 63 (Echelle : 7/10)

La gouttière du subclavier est absente, et il est impossible de se prononcer quant à l'existence de l'empreinte du ligament costo-claviculaire, car l'extrémité sternale est détruite. L'absence de la gouttière du subclavier ne peut être considérée comme un caractère non humain qu'à l'échelle d'une population.

B. CHK-B-2-81

Ce fragment de clavicule gauche, qui provient de la grotte de Zhoukoudian (Chine, Lower Cave), est constitué de l'intégralité de la moitié médiale. La courbure interne est complète et la courbure externe est amorcée. La mesure de cette courbure donne une valeur de 16,7 qui, bien que très élevée, se place dans les variations de l'homme actuel dont la valeur maximale est de 17,5 pour une moyenne de 12,6. Cependant, cette valeur de 16,7 est imprécise, car la partie acromiale étant absente, la face inférieure a été définie par la position de l'empreinte du ligament costo-claviculaire.

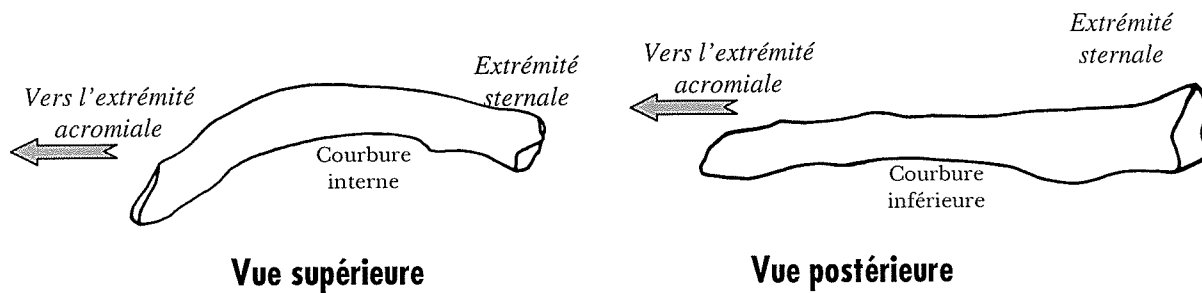


Figure VII-5 : Clavicule Chk-B-2-81 (Echelle : 3/5)

Les courbures en vue postérieure ne peuvent pas être estimées, car l'inférieure est trop peu prononcée sur ce fragment du fait de l'absence de l'extrémité acromiale. Quoiqu'il en soit la courbure inférieure ne semble pas avoir été très marquée, alors que la supérieure médiale est absente. Cette clavicule n'était pas de type II comme les clavicules néandertaliennes, mais de type I comme la majorité des hommes modernes.

La longueur de ce fragment est relativement importante puisqu'elle atteint 101 mm et devait donc appartenir à un individu adulte, d'autant plus que l'extrémité sternale ne présente pas de traces de cartilage de conjugaison.

L'absence de la moitié latérale de la clavicule Chk-B-2-81 interdit toute conclusion sur la gouttière du subclavier. Au contraire, l'empreinte de l'insertion du ligament costo-claviculaire est très nette et de morphologie typiquement humaine.

Ce fragment de clavicule ressemble beaucoup aux clavicules humaines modernes à ses caractères métriques et morphologiques. Comme nous le verrons, elle est aussi très différente de la clavicule de la vallée de la Narmada (Inde) qui est pourtant attribuée à un homme du Pléistocène.

C. KNM-WT 15 000 ET ATD6-50 (GRAN DOLINA)

Ces trois clavicules seront présentées ensemble, malgré leur origine géographique très éloignée. Ces clavicules complètes, ou presque, permettent de réaliser des comparaisons avec l'homme moderne et entre elles.

1) *Courbures en vue supérieure (crâniale)*

Résultats

Les deux clavicules de KNM-WT 15000 sont présentes, et la droite est complète (Figure VII-6). L'individu de Gran Dolina n'est représenté que par la clavicule droite ATD6-50 (Figure VII-7). Les courbures en vue supérieure montrent des valeurs relativement importantes, mais toujours dans l'intervalle de valeurs de l'homme moderne (Tableau VII-7).

Tableau VII-7 : Valeurs des courbures en vue supérieure chez KNM-WT 15 000 et ATD6-50, et comparaison avec l'homme moderne.

	KNM-WT 15 000	KNM-WT 15 000	ATD6-50 droite	Homme moderne		
	droite	gauche		-2 δ	moyenne	+2 δ
Courbure externe	14,6	14,7	18,4	10,8	16,1	21,4
Courbure interne	13,1	15,3	12,4	7,6	12,6	17,7

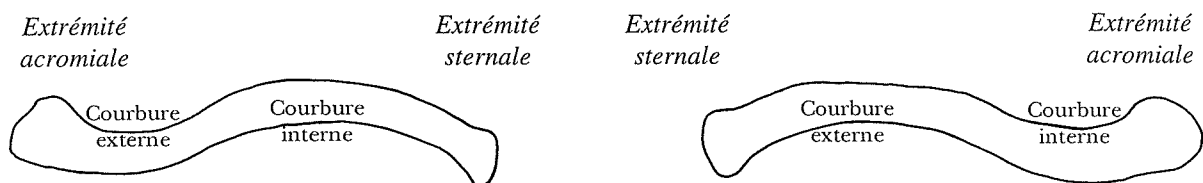
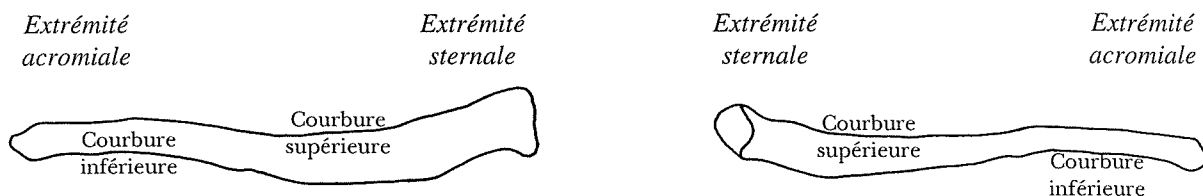
*KNM-WT 15000 (Figure VII-6)***Vue supérieure****Vue postérieure**

Figure VII-6 : Clavicules de l'adolescent de Nariokotome (KNM-WT 15 000) en vues supérieure et postérieure (Echelle : 1/2)

Les valeurs de la courbure externe sont inférieures à la valeur moyenne moderne, contrairement à celles de la courbure interne qui sont plus élevées.

La clavicule gauche présente une courbure interne plus développée que l'externe, car cette dernière est sous-estimée à cause des pertes osseuses qui affectent l'extrémité acromiale

de cet os (Walker et *al.*, 1993). Cette partie manquante est cependant faible, car les deux clavicules présentent une longueur pratiquement similaire : 129 mm à droite et 127 à gauche. Ainsi, la clavicule gauche devait être certainement plus longue que la droite chez cet individu. Quoi qu'il en soit, ces clavicules présentent :

- ◆ Une courbure interne plus marquée que celle de l'homme moderne.
- ◆ Une courbure externe identique à celle de l'homme moderne.

Ces clavicules présentent des courbures interne et externe qui sont pratiquement identiques. Cette morphologie est particulière, car chez l'homme moderne la courbure externe est toujours la plus prononcée (Chapitre III).

ATD6-50 (Figure VII-7)

Contrairement aux clavicules de KNMWT-15000, la clavicule ATD6-50 présente une courbure externe qui est nettement au-dessus de la moyenne humaine moderne. Elle reste, cependant, dans la variabilité humaine moderne. La courbure interne présente une valeur très proche de la valeur humaine moyenne (Tableau VII-7).

Les courbures en vue supérieure d'ATD6-50 sont semblables à celles de l'homme moderne. Elles ne présentent pas les particularités observées sur les clavicules de KNM-WT 15000.

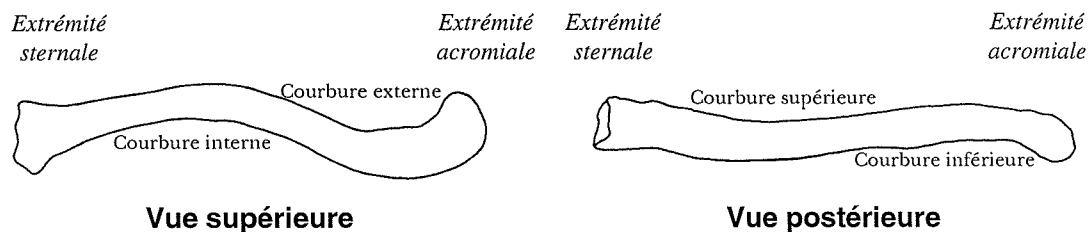


Figure VII-7 : Clavicule droite ADT6-50 (Gran Dolina) en vues supérieure et postérieure (Echelle 2/5).

La morphologie particulière des clavicules de KNM-WT 15000 est-elle :

- ◆ Spécifique des hommes du Pléistocène africain ?
- ◆ Spécifique des hommes du Pléistocène Inférieur ?
- ◆ Le reflet d'une croissance post-natale spécifique au hommes du Pléistocène ? En effet, KNM-WT 15 000 est un adolescent, et les clavicules sont les derniers os à terminer leur ossification, vers 25 ans environ (Chapitre II). Cependant, lors de la croissance fœtale et post-

natale, il n'y a jamais égalité entre les courbures interne et externe chez l'homme moderne (Olivier et *al.*, 1957). ATD6-50 était plus âgé lors de sa mort, vers 20 - 25 ans (Carretero et *al.*, 1999) et la croissance claviculaire était ainsi pratiquement terminée.

Interprétations

Chez ces deux individus (KNM-WT 15000 et ATD6-50), et chez les autres hommes du Pléistocène, les deux courbures en vue supérieure sont bien développées, ce qui autorise les mêmes capacités mécaniques pour les mouvements du membre supérieur que chez l'homme moderne.

D'aspect très sinueux, les clavicules de KNM-WT 15000 présentent une plus faible résistance aux contraintes de torsion et de tension (Chapitre III), ce qui pouvait entraîner une augmentation des risques de fracture. Cependant, le développement osseux particulier des hommes du Pléistocène compensait certainement la fragilité de cette morphologie.

2) Courbure en vue postérieure (dorsale)

Résultats

Aussi bien les clavicules de Nariokotome (KNM-WT 15000) que celle de Gran Dolina (ATD6-50) présentent une double courbure en vue postérieure. Cependant, elles ne sont pas identiques. KNM-WT 15000 présente une courbure supérieure plus prononcée que l'inférieure, ce qui n'est pas le cas chez ATD6-50.

Tableau VII-8 : Valeurs des courbures supérieure et inférieure chez KNM-WT 15000 et ADT6-50, et comparaison avec les valeurs humaines modernes. Les valeurs de la courbure supérieure chez l'homme moderne ont été calculées avec les 15% de clavicules présentant les deux courbures.

	KNM-WT 15000 droite	KNM-WT 15000 gauche	ATD6-50 droite	Homme moderne		
				-2 δ	moyenne	+2 δ
Courbure inférieure	5,0	5,3	8,8	0,7	5,1	9,6
Courbure supérieure	7,4	8,1	5,4	0,5	2,0	3,6

Autant les valeurs de la courbure inférieure des clavicules de KNM-WT 15000⁸ et d'ADT6-50 sont toujours comprises dans l'intervalle actuel (Tableau VII-8), autant les valeurs de la courbure supérieure de ces fossiles sortent de l'intervalle humain moderne (pour les clavicules modernes présentant cette courbure).

⁸ Les valeurs de la courbure inférieure chez cet individu sont très proches des valeurs humaines modernes.

La morphologie claviculaire en vue postérieure des hommes du Pléistocène, tout du moins de KNM-WT 15000 et ADT6-50, est donc différente de celle de l'homme moderne. Elle se rapproche beaucoup de la morphologie des clavicules néandertaliennes car :

- ◆ Les deux courbures existent en vue postérieure (dorsale) et sont bien individualisées.
- ◆ La courbure supérieure peut être plus prononcée que l'inférieure. Cela ne se retrouve que chez les néandertaliens.

Interprétations

Le développement important de la courbure supérieure par rapport à l'inférieure, n'existe chez aucun homme moderne et pourrait donc bien correspondre à un caractère distinctif des hommes du Pléistocène et des néandertaliens.

Ainsi, les hommes du Pléistocène, à l'instar des néandertaliens, présenteraient une scapula haute par rapport au thorax.

Walker et *al.* (1993) considèrent que les clavicules de KNM-WT 15 000 ne présentent que la courbure inférieure. Cette divergence d'interprétation s'explique par la morphologie particulière de cette clavicule qui rend difficile la détermination de la face inférieure par rapport au bord postérieur. La méthodologie employée dans cette étude lève cette difficulté.

3) *Longueur claviculaire, robustesse, angle @, fosse du sub-clavier et empreinte du ligament costo-claviculaire*

Les longueurs absolues des deux clavicules de Nariokotome sont faibles (Tableau VII-9 ; p. 332), et correspondent à la limite inférieure de l'intervalle de valeurs de l'homme moderne. Cependant, l'âge, à la mort de l'individu, peut expliquer cette faible longueur claviculaire. Au contraire, la clavicule de la Gran Dolina présente une longueur beaucoup plus importante, parfaitement incluse dans les variations de l'homme moderne (Tableau VII-9).

Tableau VII-9: Valeurs de la longueur totale et des indices claviculo-huméral, claviculo-scapulaire et coraco-claviculaire chez KNM-WT 15000 et ADT6-50. L'indice claviculo-huméral de KNM-WT 15 000 droite est caractérisé par deux valeurs. L'une calculée avec la longueur de l'humérus sans la tête humérale qui est absente, et l'autre, entre parenthèses, avec la reconstitution de la tête humérale.

	longueur totale	claviculo-huméral	claviculo-scapulaire	coraco-claviculaire
KNM-WT 15 000 droite	129,0	44,5 (41,7)	139,5	24,0
KNM-WT 15 000 gauche	127,0	inexistant	inexistant	inexistant
ATD6-50 droite	158,5	inexistant	inexistant	inexistant

Les indices claviculo-huméral, claviculo-scapulaire et coraco-claviculaire n'ont pu être déterminés que sur la clavicule droite de Nariokotome (Tableau VII-9) Les valeurs de ces indices sont toutes comprises dans les variations de l'homme moderne, bien que légèrement inférieures aux valeurs moyennes. Ces petites différences s'expliquent par le fait que Nariokotome n'avait pas encore terminé sa croissance. Nous n'avons donc pas accès à la longueur réelle des os, puisque les cartilages de conjugaisons ayant disparu des pertes osseuses plus ou moins importantes existent. En outre, ces indices peuvent présenter des différences entre adolescents et adultes, car les pièces osseuses ne présentent pas toutes des trajectoires de croissances identiques.

Tableau VII-10 : Valeurs de la robustesse claviculaire et de l'angle @. Présence ou absence de l'empreinte du ligament costo-claviculaire et de la gouttière du subclavier chez KNM-WT 15000 et ADT6-50.

	KNM-WT 15000 droite	KNM-WT 15000 gauche	ADT6-50 droite	Homme moderne		
				-2 δ	moyenne	+2 δ
Robustesse claviculaire	23,94	25,36	24,2	18,4	23,8	29,2
Angle @	53,5	×	43,5	45,4	59,83	74,2
Gouttière du subclavier	présente	présente	absente	présente dans 93% des cas		
Empreinte du lig. costo-claviculaire	présente	présente	présente	présente dans 82% des cas		

Les valeurs de l'indice de robustesse sont 23,94 et 25,36 pour les clavicules droite et gauche respectivement. Ces valeurs sont proches de la moyenne de l'homme moderne.

L'angle entre les grands axes de la clavicule et de la facette articulaire acromiale (angle @) chez KNM-WT 15000 droite présente une valeur de 53,5°, proche de la valeur moyenne de l'homme moderne (Tableau VII-10). La valeur de l'angle @ chez ADT6-50 est plus faible et correspond à la limite inférieure de l'intervalle de valeurs humaines. Nous avons vu précédemment que les intervalles de mesure de cet angle se recouvrent beaucoup, si ce n'est pas totalement, d'un primate à l'autre. Pour ce caractère, ces espèces se différencient surtout d'un point de vue statistique ainsi que par les relations que l'angle @ présente avec d'autres caractères claviculaires.

Sur les deux clavicules KNM-WT 15 000, les empreintes du ligament costo-claviculaire et du sillon du sub-clavier sont observables. La présence de ces deux caractères simultanément sur le même os est caractéristique des clavicules humaines modernes (Chapitre III). Chez ADT6-50, seule l'empreinte du ligament costo-claviculaire est présente (Tableau VII-10)

4) *Conclusion sur KNM-WT 15000 et ADT6-50*

KNM-WT 15 000 (Nariokotome)

Ces clavicules présentent des caractères d'homme moderne qui sont :

- ◆ La double courbure très prononcée en vue supérieure (crâniale).
- ◆ La présence et la morphologie de l'empreinte du ligament costo-claviculaire ainsi que la présence du sillon du sub-clavier.
- ◆ Les valeurs des indices claviculo-huméral, scapulo-huméral et coraco-claviculaire.
- ◆ La valeur de l'indice de robustesse, qui n'est guère représentatif, vu la très grande variabilité qu'il présente chez l'homme actuel.

Ces clavicules présentent des caractères qui les distinguent de celles des hommes modernes :

- ◆ La présence de deux courbures en vue postérieure, avec la courbure supérieure plus prononcée que l'inférieure.
- ◆ Le développement identique des courbures interne et externe en vue supérieure (crâniale).

ADT6-50 droite (Gran Dolina)

Cette clavicule présente des caractères humains modernes qui sont :

- ◆ La double courbure très prononcée en vue supérieure (crâniale).
- ◆ La présence et la morphologie de l'empreinte du ligament costo-claviculaire.
- ◆ La valeur de l'indice de robustesse.

Cette clavicule présente un caractère la distinguant de celles des Hommes modernes :

- ◆ La présence de deux courbures prononcées en vue postérieure

D. CONCLUSION SUR LES CLAVICULES DES *HOMMES DU PLÉISTOCÈNE*

Les clavicules des hommes du Pléistocène les mieux conservées sont celles des individus KNM-WT 15 000 et ADT6-50. Elles présentent des caractères particuliers comme nous venons de le voir, et qui peuvent préfigurer celles des néandertaliens. Cependant, il ne semble pas que l'autre clavicule européenne étudiée dans ce travail (Arago 63) montrent les mêmes caractéristiques.

En vue supérieure, les clavicules des hommes du Pléistocène présentent tous les caractères de l'homme moderne. En particulier, le développement des courbures interne et externe montre que les hommes du Pléistocène sont parfaitement bipèdes et adaptés à la manipulation. Au contraire, en vue postérieure il est possible de distinguer Zhoukoudian de KNM-WT 15 000 et d'ADT6-50. En effet, la clavicule chinoise présente une morphologie tout à fait moderne, notamment en vue postérieure. En d'autres termes Zhoukoudian ne présente pas de double courbure en vue postérieure, contrairement à KNM-WT 15 000 et à ADT6-50.

Ces différences sont importantes car elles traduisent une architecture de la ceinture pectorale différente. Doit-on considérer que ces architectures différentes au sein des hommes du Pléistocène traduisent la présence d'espèces d'*Hominidae* distinctes ou doit-on considérer que cela reflète plutôt une variabilité morphologique importante de la clavicule et de la ceinture pectorale en général au sein de ce taxon ou / et une variabilité temporelle ?

Il semble que la variabilité des clavicules des hommes du Pléistocène soit importante. En effet, sur un reste claviculaire attribué à *Homo erectus* provenant de la vallée de la Narmada (Inde), un certain nombre de caractères sont différents, aussi bien des clavicules d'hommes modernes que de celles d'hommes du Pléistocène africain (KNM-WT 15 000 et KNM-ER 1808⁹) et européen (ADT6-50) (Sankhyan, 1997). Tout d'abord cette clavicule asiatique est très courte (100 mm) et très robuste (Sankhyan, 1997). Elle se situe en dehors de l'intervalle de variation de l'homme moderne. De surcroît, les courbures sont particulières¹⁰, car d'après Sankhyan la courbure externe est proche de celle de l'homme actuel, alors que l'interne, très faible, donne l'impression que la clavicule est presque rectiligne, un peu comme ce qui existe chez le gorille. Ceci est très différent de ce que nous avons pu observer chez les hommes du Pléistocène chez qui les deux courbures sont bien marquées. En vue postérieure, cette clavicule de la vallée de la Narmada présente une morphologie de type II (présence des deux courbures en vue postérieure). Mais contrairement à KNM-WT 15 000, les dessins de la clavicule de la Narmada montrent une courbure supérieure plus prononcée que l'inférieure, à l'image de la clavicule de la Gran Dolina (ADT6-50) (Sankhyan, 1997). Quoi qu'il en soit, les résultats de cet auteur confirme la présence fréquente de deux courbures en vue postérieure

⁹ Noter que KNM-ER 1808 est pathologique (Leakey et al., 1985).

¹⁰ La technique de mesure est différente de la nôtre, ce qui interdit toute comparaison métrique.

chez les hommes du Pléistocène, qui pourrait être attribuée à une position haute de la scapula par rapport au thorax.

Cette clavicule de la Narmada présente aussi une empreinte très nette du ligament costo-claviculaire et de la gouttière du subclavier (Sankhyan, 1997), ce qui est un caractère typiquement moderne. Les hommes du Pléistocène devait donc déjà présenter un ligament costo-claviculaire ayant une morphologie moderne, plus ou moins cylindrique, alors que chez les autres primates il présente toujours une forme en nappe (Chapitre II ; Cave, 1961).

4. *HOMO HABILIS*

Une seule clavicule attribuée à *Homo habilis* est connue : OH 48 (Figure VII-8). Peu d'auteurs se sont penchés sur cette clavicule découverte en 1965 par Tobias dans les gorges d'Olduvai et qui correspond au premier spécimen de cette espèce mis au jour. La clavicule OH 48 est en excellent état et seules les extrémités sternale et acromiale manquent. Napier (1965) décrit cette clavicule comme un os robuste, distinguable dans sa morphologie des clavicules d'*Homo sapiens sapiens* par seulement :

- ◆ La présence d'une rainure lisse postéro-inférieure à l'extrémité médiale
- ◆ La forme du pourtour du corps de l'os à l'extrémité médiale de la clavicule.

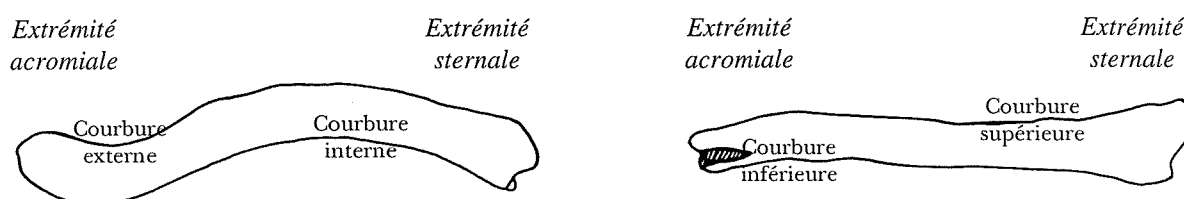


Figure VII-8 : Clavicule gauche d'*Homo habilis* : OH 48 (Echelle 1/2).

A. COURBURES EN VUE SUPÉRIEURE (CRÂNIALE)

L'arc de la courbure externe est de 13,8 alors que celui de l'interne est de 14,3. Le développement important de la courbure interne en regard de l'externe est dû à la destruction de l'extrémité acromiale. Selon Napier (1965) l'extrémité sternale est pratiquement intacte alors qu'il manque une grande partie de l'extrémité acromiale. La valeur de l'arc de courbure interne est donc pratiquement exacte, contrairement à celle de l'arc externe. La valeur de la courbure interne se situe à la limite supérieure de l'intervalle de variation de l'homme

moderne et pratiquement en dehors de celui du chimpanzé. Cet individu possédait donc des courbures très prononcées en vue supérieure. Est-ce qu'une telle sinuosité de la clavicule est caractéristique des *Homo habilis*, ou est-ce que ceux-ci possédaient une variabilité aussi étendue que chez l'homme actuel ? D'autres clavicules appartenant à cet Hominidé nous permettraient de mieux définir leur variabilité.

Ces résultats sont importants car ils montrent que les fortes courbures en vue supérieure (crâniale) existent depuis longtemps. En outre, cela signifie que la clavicule de ces *Hominidae* subissait de faibles contraintes de torsion et de flexion. Les membres supérieurs étaient donc totalement libérés de la locomotion, et présentaient une capacité de flexion importante. OH 48 avait donc des potentialités pour le transport d'objets lourds et volumineux, mais aussi pour le grimper. Cette dernière remarque rejoint les observations de Napier (1965), Oxnard (1968 b) et Genet-Varcin (1969), pour qui cet hominidé présentait encore des capacités arboricoles.

B. COURBURES EN VUE POSTÉRIEURE (DORSALE)

En vue postérieure, cette clavicule présente aussi deux courbures nettes, mais qui sont cependant, peu prononcées (courbure inférieure : 4,6 ; courbure supérieure : 2,7). L'inférieure est la plus prononcée. Il est difficile de savoir si cette morphologie est typique de cette espèce, car comme nous l'avons vu chez l'homme moderne un pourcentage non négligeable de pièces possédant les deux courbures existe. Cependant, la fréquence élevée de clavicules néandertaliennes et de grands singes présentant ces deux courbures montre que la morphologie humaine actuelle est particulière. Il est donc fort probable que la déflexion qui se trouve sur la clavicule OH 48 fût la plus fréquente chez *Homo habilis*. Mais est-ce que ces deux courbures présentaient une corrélation entre elles comme c'est le cas chez les chimpanzés ?

Cette disposition claviculaire traduit, nous l'avons vu avec les néandertaliens, un complexe scapulaire situé plus haut par rapport au thorax que chez l'homme actuel, ainsi qu'une scapula positionnée dorsalement.

C. LONGUEUR ET ROBUSTESSE CLAVICULAIRES

La longueur absolue de la clavicule OH 48 est de 129,5 mm. Cependant, cette longueur est sous-estimée puisque l'extrémité acromiale est détruite sur une longueur importante (Napier, 1965), mais elle ne devait pas dépasser 140 mm, et entre donc dans l'intervalle de variation actuelle. Il est malheureusement impossible de déterminer la valeur des trois indices claviculaires.

Cette longueur clavulaire montre que déjà l'individu OH 48 présentait une vitesse maximale d'exécution des mouvements de l'épaule à peu près identique à ce que nous sommes capables de réaliser. En effet, la longueur clavulaire augmente la rapidité du mouvement du moignon de l'épaule (Chapitre III).

L'indice de robustesse présente une valeur de 30,5, ce qui place cette clavicule parmi les plus robustes de l'homme moderne. Cependant, ce fossile est altéré à ses deux extrémités et sa longueur nettement sous-estimée. Cette clavicule est donc plus gracile que ne le montrent les résultats, et entre certainement dans les limites de variation actuelles.

D. EMPREINTE DU LIGAMENT COSTO-CLAVICULAIRE

Le ligament costo-clavulaire avait déjà une morphologie de type humain moderne, car il en existe une légère empreinte sur la face inférieure de la clavicule.

L'association de ce ligament, qui n'existe pas chez tous les primates (Chapitre II), avec les ligaments coraco-claviculaires et les fortes courbures en vue supérieure est une adaptation à la bipédie (Chapitre III ; Voisin, in prep. b).

Par ailleurs, la morphologie de l'empreinte de l'insertion du ligament costo-clavulaire est proche de celle de l'homme moderne, bien que faiblement marquée. Ce ligament devait déjà présenter une morphologie humaine, c'est-à-dire une morphologie plus ou moins cylindrique, alors que chez les autres primates il présente toujours une forme en nappe (Chapitre II ; Cave, 1961). Nous avons vu que ce ligament présentait déjà une morphologie humaine moderne chez les hommes du Pléistocène. Cette morphologie apparaît-elle déjà chez les australopithèques ?

L'individu OH 48 avait donc une posture érigée constante, ce qui rejoint les résultats des travaux ultérieurs (Berillon, 1998).

E. CONCLUSION SUR LA CLAVICULE OH 48

OH 48 présente des caractères indéniablement humains et adaptés à la bipédie :

- ◆ Les courbures fortement prononcées en vue supérieure.
- ◆ La morphologie et la localisation sur la face inférieure de la clavicule de l'empreinte du ligament costo-claviculaire.

Au contraire, OH 48 présente des caractères la distinguant de celle des hommes modernes :

- ◆ La présence des deux courbures en vue postérieure.
- ◆ La morphologie particulière du pourtour de la clavicule à l'extrémité médiale (Napier, 1965).

L'épaule de cet hominidé est manifestement adaptée à une station érigée constante associée à un arboricolisme occasionnel.

5. AUSTRALOPITHÈQUES

Peu de restes claviculaires sont attribués aux australopithèques et les plus complets n'ont pas encore été décrits (Senut, com. pers.). La seule clavicule, attribuée à ce taxon et ayant pu être étudiée dans ce travail, est le fragment MLD 20 (Figure VII-9) qui est très abîmé. Ses appartenances systématiques et ostéologiques sont, par ailleurs, discutées. Certains auteurs considèrent ce fragment osseux comme étant l'extrémité acromiale d'une clavicule droite, alors que d'autres, et notamment (Hooijer, 1975), considèrent que MLD 20 ne correspond pas à un reste clavulaire mais à un métapode d'*Hipparion*.

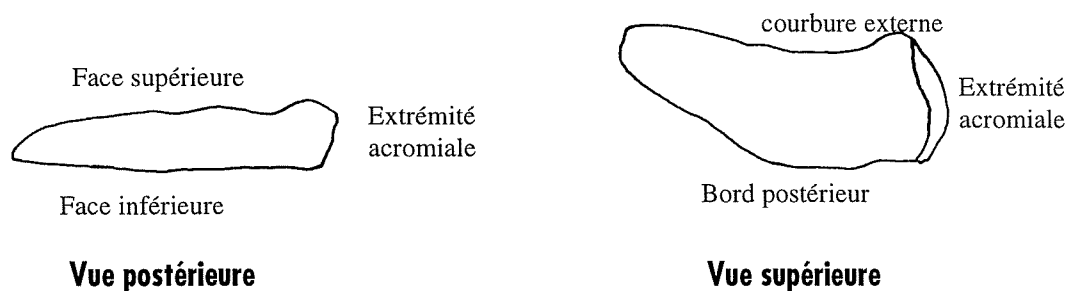


Figure VII-9 : Fragment osseux (claviculaire ?) MLD 20 (Echelle 4/5).

MLD 20 pourrait bien être un fragment acromial de clavicule, mais il est impossible de l'attribuer à un taxon précis. Les seuls caractères observables sont :

- ◆ La longueur de ce fragment, 54 mm.
- ◆ Le type d'articulation acromiale, type 1.

La face inférieure est très érodée et les empreintes des ligaments conoïde et trapézoïde ne sont plus visibles. De même, il est impossible de déterminer l'existence ou l'absence du sillon du subclavier. L'absence de l'extrémité sternale interdit toute conclusion sur l'empreinte et la morphologie du ligament costo-claviculaire.

6. KNM-BC 3J : *PARACOLOBUS CHEMERONI*

Cette clavicule, décrite par Leakey en 1969, est particulièrement intéressante car elle est pratiquement entière et associée à un humérus et une scapula. C'est l'une des rares clavicules de primates aussi anciennes connues et dont l'appartenance spécifique ne fait pas de doute.

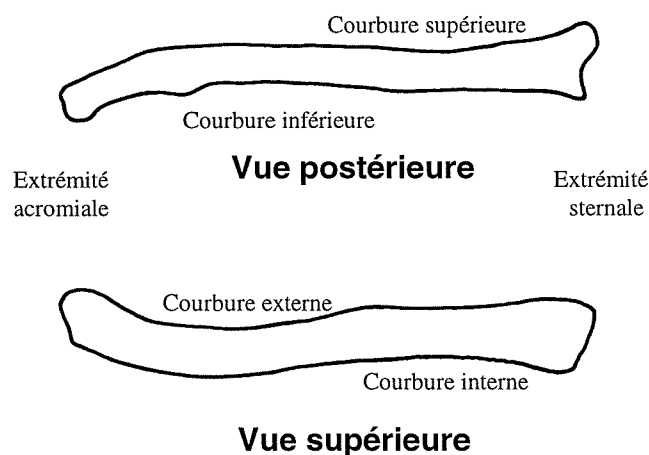


Figure VII-10 : Clavicule gauche de *Paracolobus chemeroni* KNMBC 3J (Echelle 4/5).

A. COURBURES EN VUE SUPÉRIEURE (CRÂNIALE)

En vue supérieure, cet os présente deux courbures, totalement comprises dans les intervalles de variations des *Colobinae*. La courbure externe est la plus développée des deux. En effet les arcs de courbures prennent les valeurs suivantes :

- ◆ Courbure externe : 8,2
- ◆ Courbure interne : 4,8

La courbure interne présente un développement identique à celle des colobes actuels. En d'autres termes, elle affecte une grande partie de la diaphyse claviculaire. Ce n'est pas une courbure de « réajustement » comme chez *Papio* (Chapitre III).

Le développement important des courbures montre que cet animal était capable de réaliser un grand nombre de mouvements en dehors du plan parasagittal tout comme les *Colobinae* actuels. ***Paracolobus chemeroni* devait donc présenter un comportement arboricole plus important que *Papio*.** Cependant, nous le verrons plus loin, l'humérus et la scapula présentent des caractères de primates quadrupèdes terrestres.

B. COURBURES EN VUE POSTÉRIEURE (DORSALE)

Les valeurs des arcs de courbures en vue postérieure sont les suivantes :

- ◆ Courbure inférieure : 6,1
- ◆ Courbure supérieure : 1,6

La courbure inférieure est relativement marquée mais légèrement inférieure aux valeurs moyennes des *Colobinae*. Au contraire, la courbure supérieure, bien que présentant une valeur faible, est supérieure aux valeurs moyennes des *Colobinae*. Quoiqu'il en soit ces valeurs rentrent dans la variabilité des *Colobinae* actuels.

Les courbures en vue postérieure de *Paracolobus chemeroni* sont donc semblables à celles des *Cercopithecidae* actuels. Elles traduisent alors une scapula disposée latéralement par rapport au thorax, ce qui sera confirmé par l'étude de l'humérus (Chapitre VIII) et de la scapula (Chapitre IX).

C. LONGUEUR CLAVICULAIRE ET ROBUSTESSE

La longueur absolue de cette pièce est de 91 mm, ce qui ne doit être guère différent de la valeur exacte car les extrémités ne sont que faiblement abîmées. Cette valeur est environ deux fois plus grande que chez les colobes et procolobes, et se situe en dehors des variations des babouins. Cela confirme la grande taille de cette espèce disparue. Cependant, il ne faut pas oublier que *Papio* présente des clavicules très courtes (Chapitre III), et que la longueur absolue n'est pas directement liée à la taille de l'espèce¹¹.

¹¹La longueur claviculaire n'est corrélée à la taille de l'individu qu'au sein de l'espèce.

Les valeurs prises par les trois indices qui décrivent la longueur relative de cet os sont toujours incluses dans les variations des *Colobus* et des *Procolobus* (Tableau VII-11). La longueur de la clavicule et ses relations avec d'autres structures claviculaires sont identiques entre *Paracolobus*, *Colobus* et *Procolobus*. Les longueurs relatives de la clavicule de *Paracolobus chemeroni* sont distinctes de celles de primates quadrupèdes terrestres tels que les babouins, bien que la valeur absolue soit très élevée.

Tableau VII-11 : Longueurs claviculaires absolues et relatives chez *Paracolobus chemeroni* et des *Cercopithecidae* actuels. Les longueurs absolues sont données en mm, et les intervalles correspondent à $\pm 1 - 2\delta$

	Longueur totale	claviculo-huméral	claviculo-scapulaire	coraco-claviculaire
<i>Paracolobus chemeroni</i>	91,0	35,4	81,3	26,4
<i>Procolobus</i>	44,7 - 57,0	30,4 - 40,3	79,6 - 99,1	27,0 - 37,2
<i>Colobus</i>	47,0 - 64,5	35,0 - 42,4	81,0 - 94,0	22,3 - 35,2
<i>Papio hamadryas</i>	50,8 - 86,3	28,1 - 39,8	51,8 - 72,0	24,6 - 33,3

La clavicule de *Paracolobus chemeroni* présente donc des caractères arboricoles. Or, au sein des *Cercopithecidae* les espèces les plus arboricoles sont souvent les plus petites. Au contraire, celles qui sont beaucoup plus inféodées à un environnement terrestre présentent fréquemment des tailles plus importantes, donc des poids plus élevés. Ceci est logique car un primate pratiquant la quadrupédie en milieu arboricole est limité, par son poids, dans les supports qu'il peut utiliser pour se déplacer, contrairement à des primates plus terrestres tel que *Papio* par exemple.

Chez cet individu l'indice de robustesse est de 17,1, valeur très faible, et totalement en dehors de celles de tous les primates étudiés dans ce travail. Ce résultat est difficile à expliquer, mais la faible robustesse de cette clavicule reflète certainement la gracilité claviculaire du genre *Paracolobus*, qui pourrait être une caractéristique de ce groupe.

D. LIGAMENT COSTO-CLAVICULAIRE ET GOUTTIÈRE DU SUBCLAVIER

Sur cette clavicule, ces deux structures sont absentes. Bien qu'il s'agisse d'une clavicule isolée, nous pouvons dire, sans grand risque, qu'elles étaient normalement absentes dans ce groupe. En effet, ces structures sont absentes chez les *Cercopithecidae* et présentes chez certains *Hominoidea*. L'absence d'empreinte du ligament costo-claviculaire nous invite à penser que celui-ci n'était pas encore différencié chez ces primates, comme c'est encore le cas chez les *Cercopithecidae* actuels.

E. CONCLUSION SUR LA CLAVICULE KNM-BC 3J

Cette clavicule présente toutes les caractéristiques des colobes *s.s.*, en dehors de sa grande taille. Les paracolobes présentent donc des caractères de primates arboricoles quadrupèdes, associés à une très grande taille. Les études sur l'humérus et la scapula montreront que ces structures présentent des caractéristiques de primates quadrupèdes faiblement arboricoles.

Deux hypothèses évolutives sont alors envisageables :

1°) *Paracolobus chemeroni* correspondrait à un primate de la sous-famille des *Colobinae* qui aurait quitté le milieu arboricole. Le risque de prédation devenant plus élevé, les individus ont augmenté de taille, afin de présenter une meilleure défense face à un éventuel agresseur. Dans ce cas, les structures anatomiques n'ont pas toutes évoluées en même temps, et les plus indispensables à la survie en milieu non arboricole ont évolué le plus rapidement. Ainsi, les caractéristiques arboricoles observées sur la clavicule de *Paracolobus chemeroni* ne sont que le reflet d'une évolution en mosaïque.

2°) Un autre scénario est aussi envisageable. *Paracolobus chemeroni* pourrait être considéré comme étant totalement distinct des *Colobinae* actuels. Ainsi les similitudes et les différences observées avec les *Colobinae* actuels ne seraient que les conséquences adaptatives de ce taxon particulier, aujourd'hui disparu. Ce primate aurait alors été essentiellement quadrupède terrestre, mais certaines de ces structures anatomiques auraient évoluées vers un arboricolisme plus efficace, en augmentant la capacité des individus à réaliser des mouvements dans des plans non sagittaux. Dans ce cas, l'animal vivait essentiellement au sol, mais pouvait alors se réfugier dans le couvert végétal pour se protéger contre des prédateurs de grande taille, ou encore pour compléter son alimentation et ce plus fréquemment que ne le font les babouins de nos jours.

7. PROCONSUL SP.

A. RÉSULTATS

Deux clavicules attribuées au genre *Proconsul* ont pu être étudiées. Ce sont deux fragments de clavicules droites limités à la courbure externe. Celles-ci ne sont pas présentes dans leur intégralité car il manque une partie plus ou moins importante de l'extrémité

acromiale. Au contraire, la portion distale de la courbure externe est complète sur les deux fragments claviculaires (Figure VII-11).

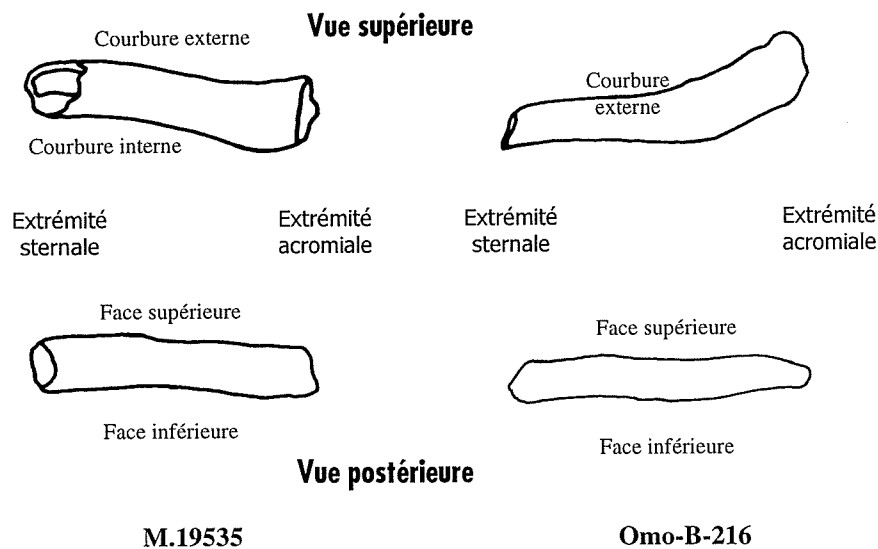


Figure VII-11 : Fragments claviculaires de *Proconsul sp.* (Echelle 7/10)

La clavicule M.19535 présente une courbure externe de 6,3. L'extrémité acromiale étant très abîmée, cette courbure est fortement sous-estimée (Figure VII-11). La valeur de cette courbure devait donc être élevée et sans doute proche de ce qui existe chez les primates quadrupèdes arboricoles ou non. La courbure interne était aussi présente car l'extrémité médiale de ce fragment présente un début de courbure interne (Figure VII-11). On retrouve la même chose sur l'autre clavicule de proconsul : Omo-B-216. Cependant, la mesure de l'arc de la courbure externe est ici de 9,7. Cette valeur est beaucoup plus importante que celle de M.19535, car l'extrémité acromiale y est mieux conservée.

En vue postérieure seule la courbure inférieure est présente. Il n'est pas possible de déterminer si la courbure supérieure existait. La littérature nous montre que la scapula est située latéralement par rapport au thorax chez ce taxon. Or, les primates présentant une telle disposition sont caractérisés par une clavicule ayant une forte courbure inférieure et une courbure supérieure quasi inexistante (Chapitre III). Nous pouvons donc conclure à l'absence systématique de cette courbure clavulaire chez les proconsuls.

Des deux clavicules, aucune ne présente de gouttière du subclavier. En ce qui concerne l'empreinte du ligament costo-clavulaire, il est impossible de conclure car l'extrémité

sternale est absente. L'absence du sillon du subclavier est caractéristique des primates non humains, et il n'est donc pas étonnant qu'il n'existe pas chez les proconsuls.

B. CONCLUSION

Les proconsuls présentent donc tous les caractères des singes quadrupèdes arboricoles, c'est-à-dire deux courbures en vue supérieure : l'externe et l'interne, et une seule en vue postérieure : l'inférieure. Le sillon du subclavier est absent.

Les fragments claviculaires présentent souvent un délicat problème quant à leur détermination, ce qui est très net chez les proconsuls. En effet, lors de la description de l'individu M.19535 (Le Gros Clark et *al.*, 1951), deux fragments claviculaires avaient été décrits. Actuellement l'un de ces fragments est reconnu comme étant un fragment osseux de crocodilien. L'autre, étudié ici, présente une « bien grande robustesse » pour un proconsul. Cependant, sa taille correspond bien aux autres restes osseux trouvés à cet emplacement et appartiendrait bien à un *Proconsul* (Andrews, com. pers.). Pour d'autres ce fragment osseux serait lui aussi du crocodilien (Senut, com. pers.).

8. CONCLUSION GÉNÉRALE

Les clavicules du Paléolithique Supérieur et celle d'Omo I KSH sont identiques aux clavicules humaines actuelles.

Au contraire, les clavicules néandertaliennes présentent des différences avec celles de l'homme moderne qui sont :

- ◆ **Leur plus grande longueur.**
- ◆ **Leurs courbures en vue postérieure.**

La morphologie des clavicules néandertaliennes en vue postérieure traduirait une position haute de la scapula par rapport au thorax chez les néandertaliens. Ainsi le cou des néandertaliens aurait été plus court que celui de l'homme moderne (Voisin, in prep. a)

La grande longueur des clavicules chez les néandertaliens serait alors une conséquence de leur système scapulaire élevé par rapport au thorax. **Cette élongation clavulaire augmenterait la puissance des mouvements du jet sans apport énergétique supplémentaire.**

Au contraire, en vue supérieure, les clavicules néandertaliennes ne présentent pas une plus grande sinuosité que celles de l'homme moderne, contrairement à ce qui est classiquement admis. Les clavicules néandertaliennes présentent donc les mêmes capacités fonctionnelles que celles de l'homme moderne.

En vue supérieure (crâniale), les clavicules d'hommes du Pléistocène et d'*Homo habilis* présentent, tout comme les clavicules néandertaliennes, une morphologie similaire à celle de l'homme moderne.

En vue postérieure (dorsale), les clavicules complètes d'hommes du Pléistocène (Nariokotome et Gran Dolina) présentent toujours les deux courbures. Cependant, des fragments claviculaires tel que Chk-B-2-81 (Zhoukoudian) ne possèdent que la courbure inférieure. La morphologie en vue postérieure des clavicules d'hommes du Pléistocène Inférieur et Moyen est plus variable que celle des néandertaliens.

La clavicule d'*Homo habilis* OH 48 présente en vue postérieure deux courbures qui sont très prononcées. Si cette clavicule donne une image fidèle des clavicules de la population d'*Homo habilis*, ces individus présenteraient aussi une scapula haute par rapport au thorax. La descente du système scapulaire par rapport au thorax aurait alors débuté avec certains hommes du Pléistocène Inférieur et Moyen.

Les primates tels que *Procolobus sp.* et *Paracolobus chemeroni* présentent des caractères de primates arboricoles quadrupèdes.

Toutes les espèces totalement bipèdes : homme anatomiquement moderne, néandertaliens, hommes du Pléistocène Inférieur et Moyen ainsi que *Homo habilis* montrent une empreinte du ligament costo-claviculaire située sur la face inférieure de la clavicule correspondant à une morphologie moderne. Comme nous l'avons vu, cette empreinte montre un changement dans la morphologie de ce ligament costo-claviculaire qui devient cylindrique (Chapitre II). La bipédie entraînerait-elle une transformation du ligament costo-claviculaire ? Ce changement morphologique est-il lié à la perte de la fonction locomotrice des membres supérieurs et au développement de la station érigée constante ? Qu'en est-il chez les australopithèques ?

Les clavicules fossiles sont peu représentées dans les collections. Cela tient à la difficulté de les déterminer. Nous en avons eu un exemple avec les clavicules de proconsuls et d'australopithèque (MLD 20). Mais cela arrive aussi pour des espèces plus proches de la nôtre comme ce fut le cas du reste osseux 26P4A trouvé en Lybie et daté du Miocène. Selon Boaz (1980) ce fragment correspondait à toute la courbure interne de la clavicule, avec une extrémité sternale intacte. Ce primate aurait été un Hominoïde (Boaz, 1980). Puis White et *al.*, (1983) ont démontré que ce reste était un fragment de côte de cétacé. Cela laisse perplexe. De même la clavicule d'*Homo erectus* découverte dans la vallée de la Narmada fut décrite bien après sa découverte (Sankhyan, 1997), puisqu'elle avait été rangée parmi la faune. Il y a donc de fortes chances pour que beaucoup de clavicules gisent encore non déterminées dans des tiroirs de musées.

CHAPITRE VIII : LES HUMÉRUS FOSSILES

Lors de l'étude des humérus fossiles, nous ne reprendrons pas toutes les variables comme nous l'avons fait pour la clavicule, la plupart des caractères que décrivent ces variables ayant déjà fait l'objet de nombreux travaux. Le but de notre étude étant l'architecture et la fonctionnalité de l'épaule chez les hominidés, nous nous limiterons à des travaux faisant intervenir l'ensemble des variables afin d'associer les restes fossiles à des morphologies humérales actuelles et de mieux cerner la fonctionnalité de celles-ci. Seules les variables amenant des informations fonctionnelles et / ou architecturales seront analysées.

La nature fragmentaire de la majorité des fossiles étudiés, surtout les plus anciens, nécessite de recourir à certains artifices afin de pouvoir les intégrer dans les analyses statistiques. En effet, elles se dérouleront avec un nombre décroissant de variables, ce qui entraînera parfois de nouvelles interprétations des ACP.

Nous verrons tout d'abord le résultat des analyses multivariées sur l'ensemble des primates présents dans l'échantillon, pour visualiser à quel nuage de points les espèces fossiles seront associées par rapport aux primates actuels. Ensuite, nous étudierons plus précisément l'ensemble des primates quadrupèdes (*Papio*, *Colobus* et *Procolobus*) et l'ensemble des primates suspenseurs et / ou bipèdes (*Hominoidea* et *Ateles*).

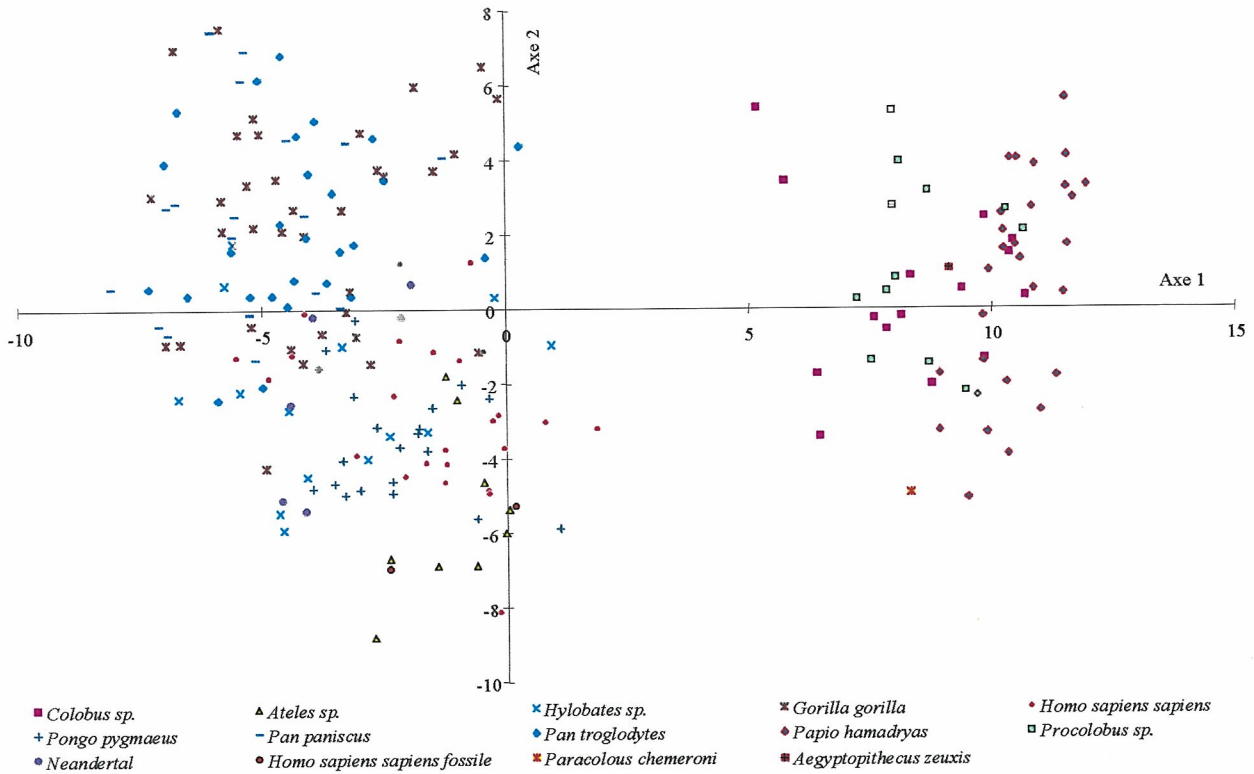
1. TOUS LES PRIMATES

Lorsque l'étude porte sur toutes les variables, seuls quelques humérus fossiles sont suffisamment conservés pour être utilisés dans les calculs. Parmi ces humérus, cinq sont attribués à des néandertaliens, deux à des hommes anatomiquement modernes, un à *Paracolobus chemeroni* et un à *Aegyptopithecus zeuxis*.

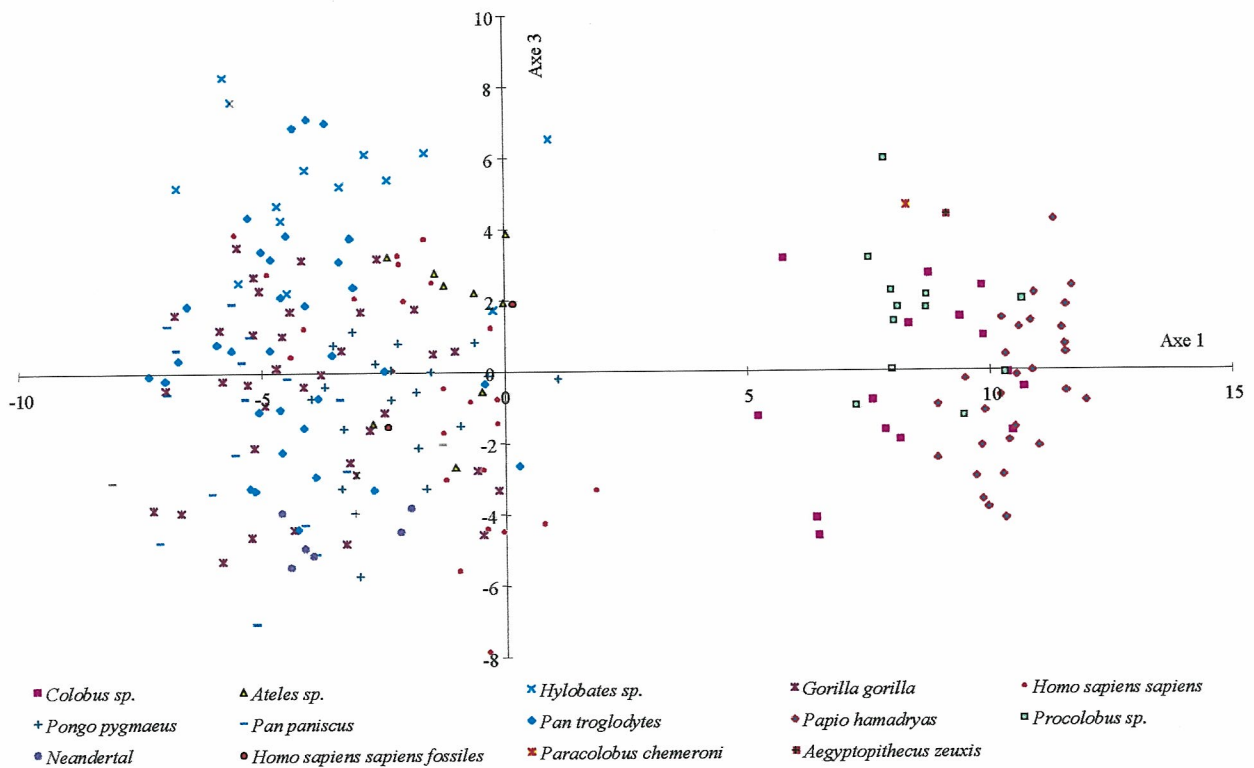
L'ACP (Graphique VIII-1 ; Graphique VIII-2 ; Graphique VIII-3) montre que :

- ◆ Les humérus fossiles attribués au genre *Homo* sont heureusement inclus dans le nuage de points des *Hominoidea*.

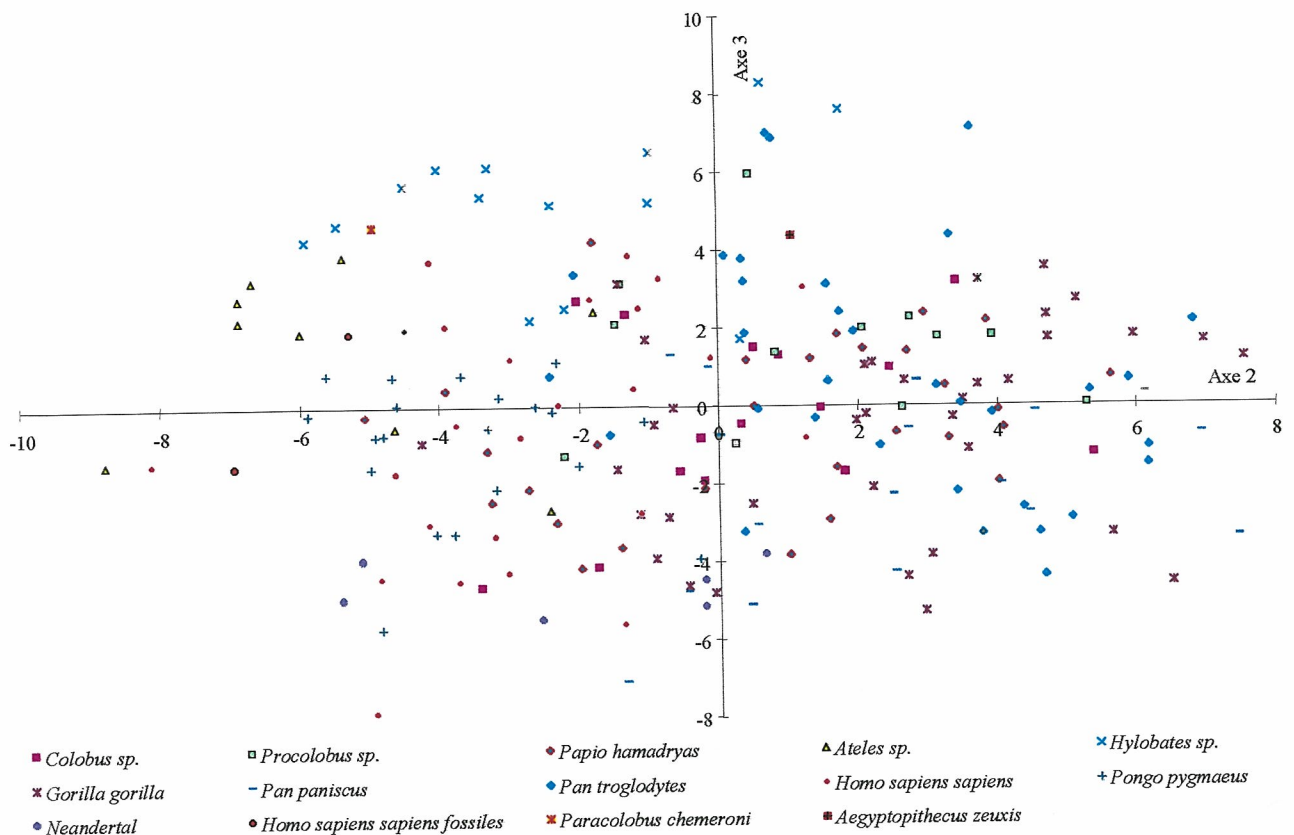
◆ Les humérus d'*Aegyptopithecus* et de *Paracolobus* sont inclus dans le nuage de points des *Cercopithecidae*.



Graphique VIII-1 : ACP permettant de visualiser les affinités entre espèces fossiles et actuelles, projection sur les axes 1 et 2.



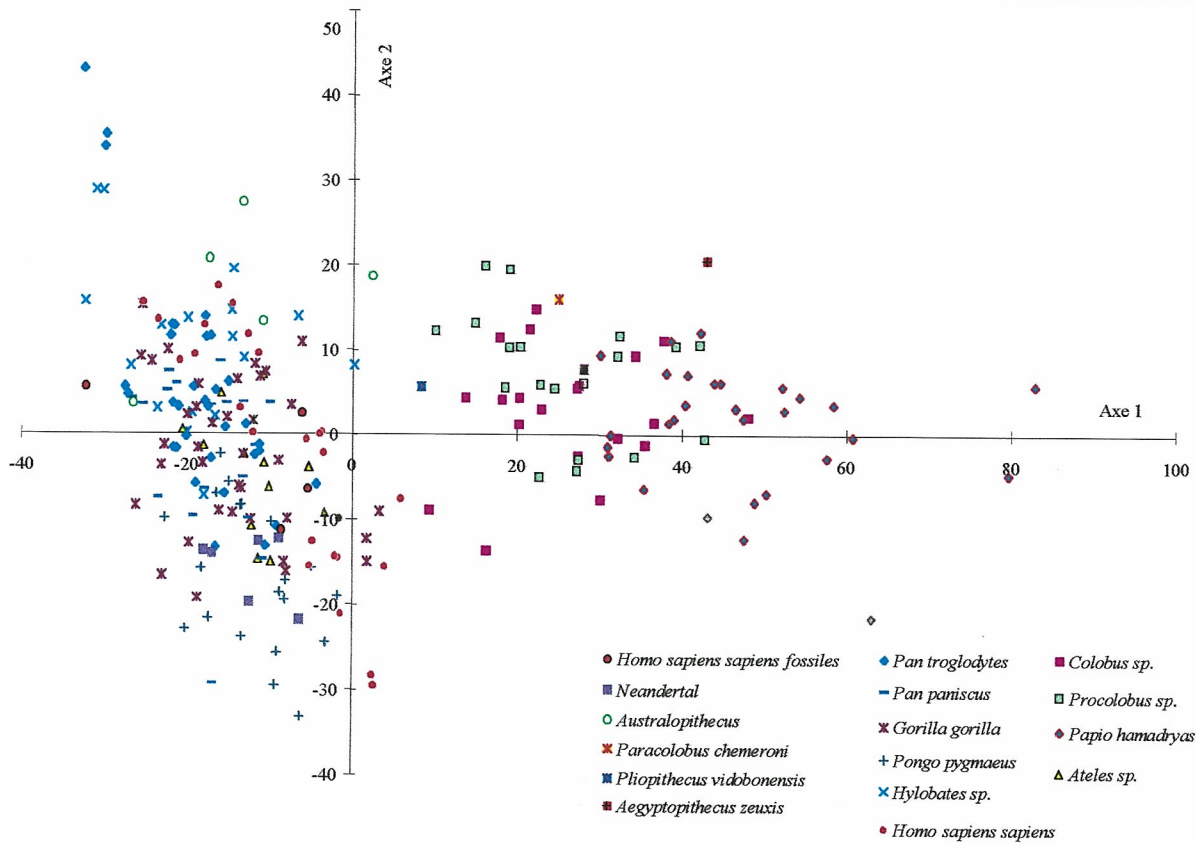
Graphique VIII-2 : ACP permettant de visualiser les affinités entre espèces fossiles et actuelles, projection sur les axes 1 et 2.



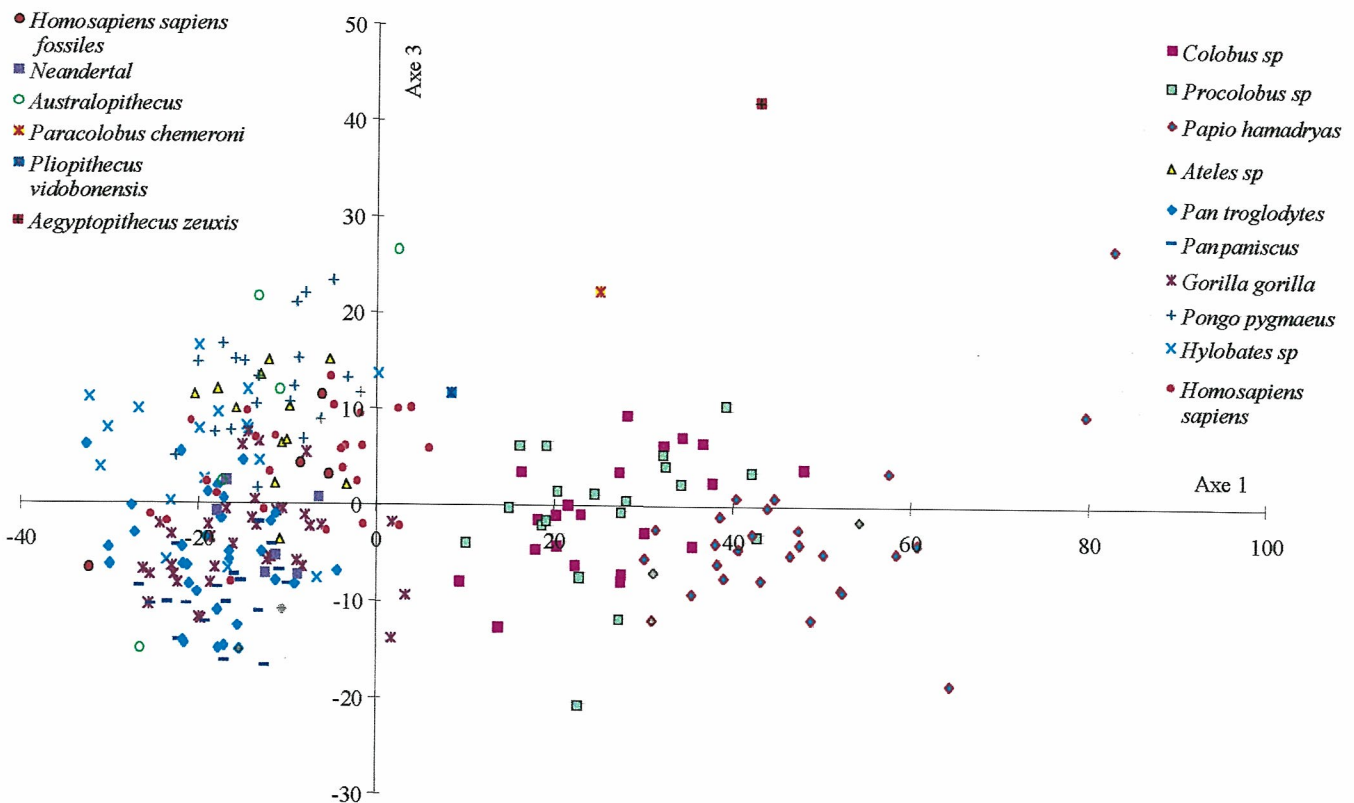
Graphique VIII-3 : ACP permettant de visualiser les affinités entre espèces fossiles et actuelles, projection sur les axes 1 et 3.

Lorsque seules les variables décrivant la tête humérale et les tubercules sont utilisées, un plus grand nombre d'individus apparaît dans l'ACP (Graphique VIII-4 ; Graphique VIII-5 ; Graphique VIII-6) qui montre que :

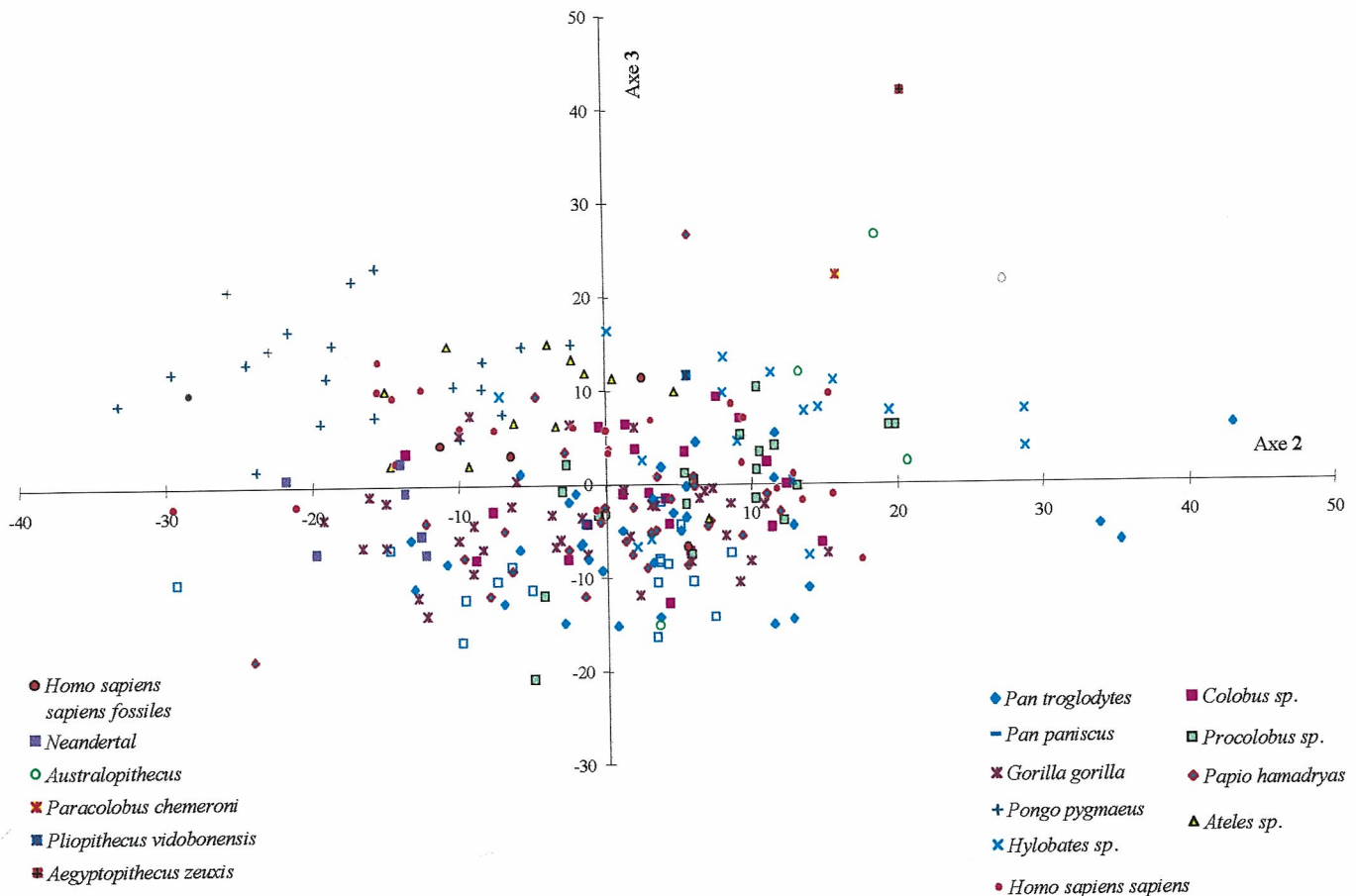
- ◆ Comme précédemment les humérus fossiles des représentants du genre *Homo* sont associés à ceux des *Hominoidea* actuels.
- ◆ Les extrémités proximales d'humérus d'australopithèques graciles sont associées aux *Hominoidea*.
- ◆ *Pliopithecus vindobonensis* est associé à l'ensemble des primates quadrupèdes.



Graphique VIII-4 : ACP avec les variables décrivant la tête humérale et les tubercules, projection sur les axes 1 et 2.



Graphique VIII-4 : ACP avec les variables décrivant la tête humérale et les tubercules, projection sur les axes 1 et 3.



Graphique VIII-6 : ACP avec les variables décrivant la tête humérale et les tubercules, projection sur les axes 1 et 3.

2. LES PRIMATES QUADRUPÈDES

Les primates quadrupèdes fossiles dont les extrémités proximales d'humérus ont pu être étudiées sont : *Aegyptopithecus zeuxis*, *Pliopithecus vindobonensis* et *Paracolobus chemeroni*.

A. AEGYPTOPITHECUS ZEUXIS

Aegyptopithecus zeuxis (*Propliopithecidae*) est un primate de l'Oligocène inférieur. Il est considéré comme étant un *Anthropoidea* primitif, proche de l'ancêtre commun des catarhiniens (Fleagle et *al.*, 1982 ; Gebo, 1993 ; Fleagle, 1998 ; Thomas, 1999). L'ACP avec tous les primates, tenant compte de toutes les variables humérales, montre que la morphologie de l'extrémité proximale de l'humérus de ce primate est de type quadrupède (Graphique VIII-1 p. 349 ; Graphique VIII-2 p. 349 ; Graphique VIII-3, p 350 ; Graphique VIII-4, p 351 ;

Graphique VIII-5, p 351 ; Graphique VIII-6, p. 352). C'est donc un primate à scapula latérale, présentant un thorax plus profond que large, ce qui est communément admis depuis longtemps.

Au contraire, lorsque l'analyse ne porte que sur les *Cercopithecidae*, la particularité d'*Aegyptopithecus zeuxis* apparaît alors nettement. En effet, il se trouve en dehors de tout nuage de points (Graphique VIII-7, p. 355 ; Graphique VIII-8, p.356), contrairement à *Paracolobus chemeroni* qui est inclus dans le nuage de points des procolobes.

1) *Tête humérale*

Chez tous les *Cercopithecidae* le rapport entre les diamètres médio-latéral et proximo-distal n'atteint jamais 100. Dans les autres groupes, il ne dépasse cette valeur uniquement chez quelques *Hylobates* et *Ateles*. Or, chez *Aegyptopithecus zeuxis* ce rapport présente une valeur de 106,9, ce qui est supérieur au maximum des *Hylobatidae*. Cela signifie que la tête humérale d'*Aegyptopithecus zeuxis* est plus haute que large. Elle est décrite par ailleurs comme étant étroite en vue postérieure (Fleagle et al., 1982 ; Rose, 1989).

En outre, le rapport entre les diamètres antéro-postérieur et proximo-distal de 109,7 chez cette espèce, est plus proche des valeurs des *Hominoidea* actuels que des singes quadrupèdes. Autrement dit, la tête humérale tend à être aussi longue que haute chez *Aegyptopithecus zeuxis*.

Seul le rapport entre les diamètres antéro-postérieur et médio-latéral est caractéristique des primates quadrupèdes, puisqu'elle est de 117,2. La tête humérale en vue proximale est donc allongée et étroite.

La tête humérale d'*Aegyptopithecus zeuxis* est donc beaucoup moins aplatie proximo-distalement que chez les primates quadrupèdes actuels. Elle reste, cependant, relativement étroite médio-latéralement et surtout allongée antéro-postérieurement. La morphologie de la tête humérale d'*Aegyptopithecus zeuxis* présente donc une morphologie moins spécialisée pour la locomotion quadrupède. L'allongement proximo-distal et médio-latéral augmente l'amplitude des mouvements en dehors du plan parasagittal.

2) *Les tubercules*

Les deux tubercules sont très développés chez *Aegyptopithecus zeuxis*. Le tubercule mineur de ce dernier est plus développé que celui des gibbons, qui est pourtant le plus imposant des primates actuels de notre échantillon .

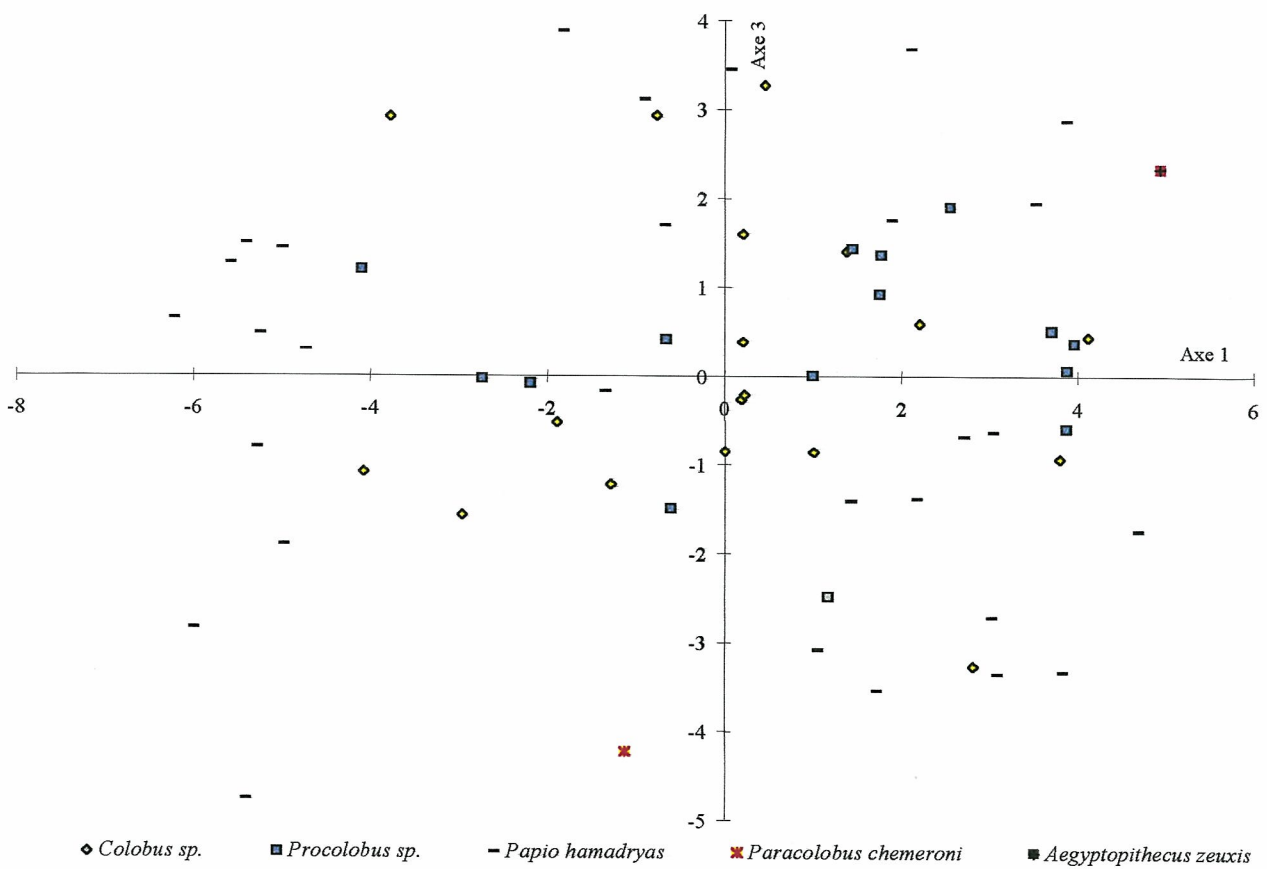
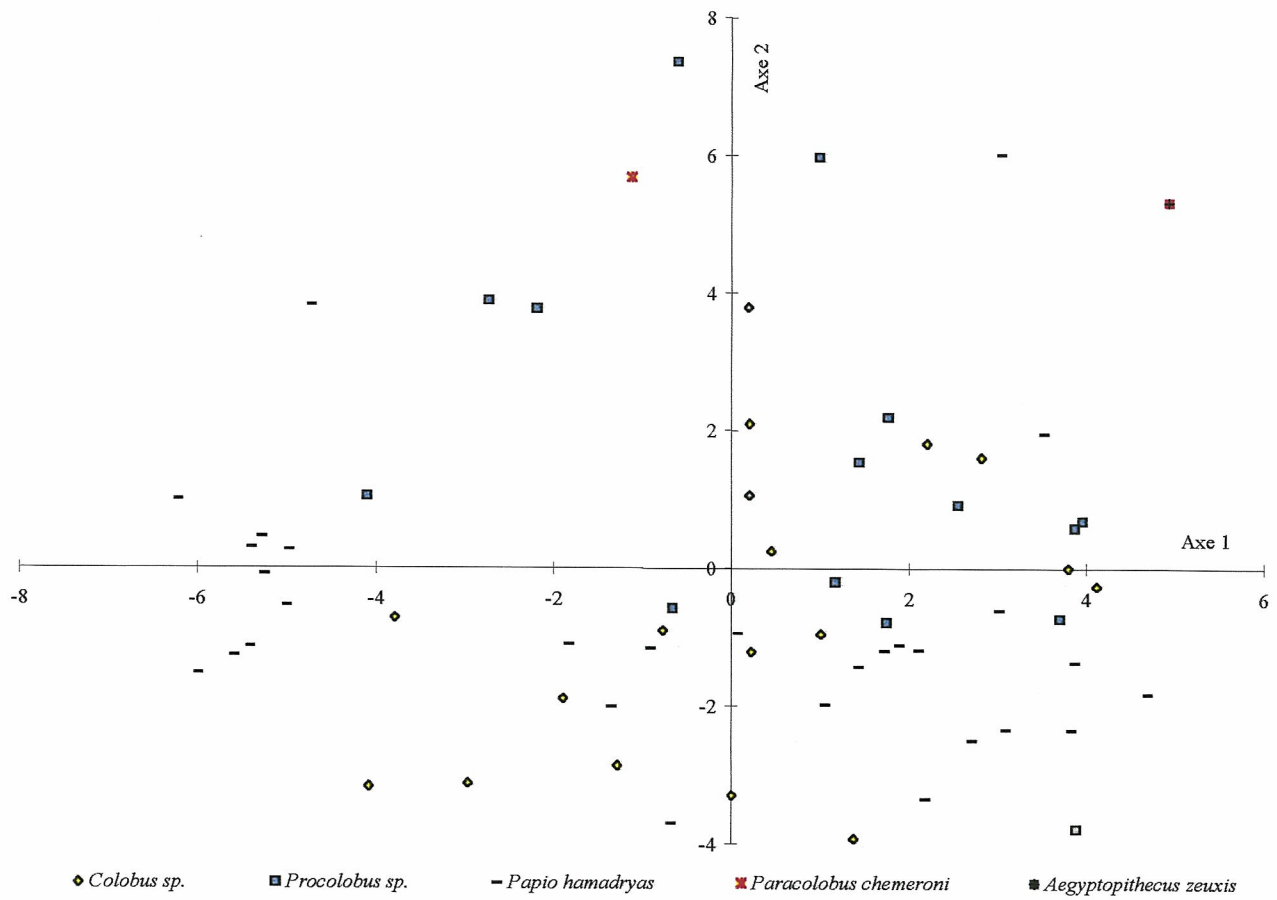
La taille relative du tubercule majeur chez *Aegyptopithecus zeuxis* correspond aux valeurs les plus élevées au sein des primates .

Chez *Aegyptopithecus zeuxis* la largeur intertuberculaire est très nettement supérieure à celle des *Anthropoidea* actuels. Chez les *Prosimii* la largeur intertuberculaire est plus importante que chez les *Anthropoidea* car les tubercules sont disposés plus latéralement par rapport à la tête humérale (Rose, 1989). Or, la très grande largeur intertuberculaire d'*Aegyptopithecus zeuxis* ne peut s'expliquer uniquement par la taille des tubercules qui, bien que volumineux, ne sont pas en dehors des intervalles de valeurs actuelles. Les tubercules sont donc disposés plus latéralement par rapport à la tête humérale chez *Aegyptopithecus zeuxis* que chez les *Anthropoidea* actuels. Cette disposition plus latérale des tubercules est normalement associée à une largeur plus importante de la gouttière bicipitale (Rose, 1989). Or chez *Aegyptopithecus zeuxis*, la gouttière bicipitale est comprise dans la limite supérieure de l'intervalle de valeur de *Papio*.

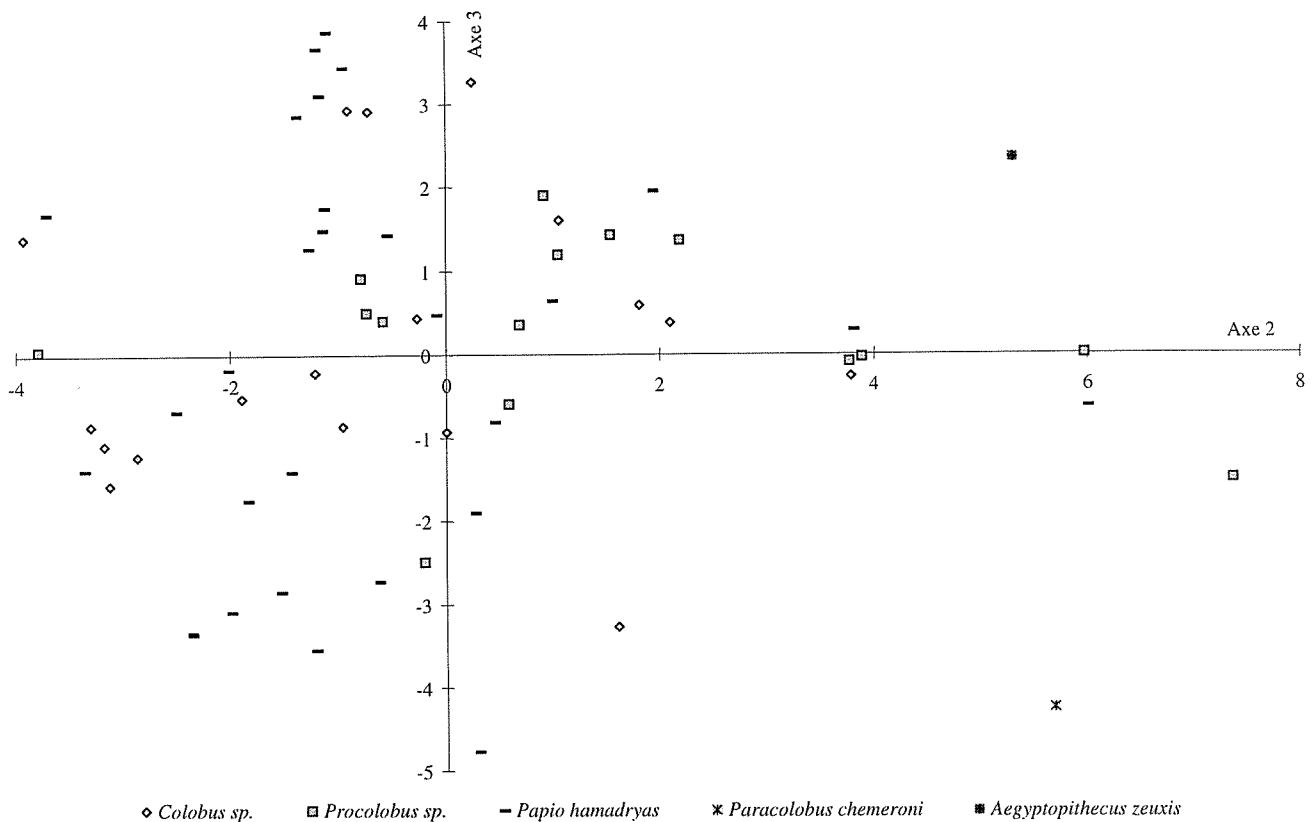
Le tubercule majeur n'est pas projeté au-dessus de la tête humérale (INDGRTB = - 3,2) mais légèrement en-dessous comme chez les *Colobinae*. La hauteur du tubercule mineur ne présente pas de différences particulières avec ce qui existe chez les primates actuels.

3) *Robustesse de l'humérus sous la tête humérale*

La robustesse de l'humérus sous la tête humérale ne montre que de faibles différences au sein des primates actuels. Nous avons vu que cette dernière tend, cependant, à être plus élevée chez les primates pratiquant fréquemment la quadrupédie, qu'elle soit classique ou de type knuckle walking. La valeur de cette variable est de 27,7 chez *Aegyptopithecus zeuxis*, ce qui en fait une valeur typiquement quadrupède. Nous retrouvons la forte robustesse de cet os décrite par différents auteurs (Fleagle et al., 1982 ; Gebo, 1993).



Graphique VIII-7 : ACP permettant de situer *Paracolobus chemeroni* et *Aegyptopithecus zeuxis* par rapport à des primates quadrupèdes actuels. L'analyse porte sur toutes les variables humérales, en haut projection sur les axes 1 et 2 et en bas sur les axes 1 et 3.



Graphique VIII-8 : ACP permettant de situer *Paracolobus chemeroni* et *Aegyptopithecus zeuxis* par rapport à des primates quadrupèdes actuels. L'analyse porte sur toutes les variables humérales, en haut projection sur les axes 2 et 3

4) Conclusion

La morphologie particulière de l'humérus d'*Aegyptopithecus zeuxis* et plus particulièrement les caractéristiques de l'extrémité proximale comme le développement important des tubercules, ainsi que la très grande largeur intertuberculaire, peuvent être interprétés soit comme des autapomorphies, (Rose, 1989 ; Simons, 1995), soit comme des synapomorphies (Fleagle et al., 1982 ; Gebo et al., 1988 ; Simons, 1995) par rapport aux prosimiens. Les caractéristiques humérales les plus discriminantes d'*Aegyptopithecus zeuxis* par rapport aux *Anthropoidea* actuels sont :

- ♦ Le plus grand tubercule mineur.
- ♦ Une tête humérale faiblement aplatie proximo-distalement, beaucoup moins que celle des primates actuels strictement quadrupèdes.

Nous retrouvons ici les résultats obtenus par d'autres auteurs (Rose, 1989 ; Senut, 1989 a ; Fleagle, 1998) faisant d'*Aegyptopithecus zeuxis* un primate quadrupède arboricole

avec cependant des particularités qui restent difficiles à expliquer, mais qui pourraient traduire une certaine capacité à la suspension de type colobe. En d'autres termes, *Aegyptopithecus zeuxis* devait être capable de se réceptionner après un saut uniquement grâce aux membres supérieurs. Les déplacements quadrupèdes devaient, cependant, être largement dominants, comme l'atteste la morphologie de la tête humérale en vue proximale. Il est admis actuellement que ce primate était, du point de vue de la locomotion et de la posture, analogue aux *Alouatta* (Fleagle, 1998).

B. *PLIOPITHECUS VINDOBONENSIS*

Pliopithecus vindobonensis est un primate Miocène dont la locomotion est, depuis sa découverte en 1958, sujette à discussions. Il fut décrit soit comme un primate quadrupède parfois arboricole (Zapfe, 1958), soit comme un quadrupède arboricole généralisé, soit comme représentant un stade « préadaptatif » à la brachiation (Bacon, 1994 a pour liste des auteurs). Des études plus récentes sur les membres supérieurs et inférieurs tendent à décrire cette espèce comme un quadrupède utilisant la suspension (Bacon, 1994 a ; Fleagle, 1998 ; Gebo et al., 1988 ; Senut, 1989 b) ou le grimper (Rose, 1994). Cependant Fleagle (1998), rapproche la morphologie du squelette de *Pliopithecus vindobonensis* à celui des *Atelinae*, bien qu'il décrive son comportement locomoteur comme un primate quadrupède arboricole, à suspension occasionnelle. Les résultats des ACP vont dans le sens de ces auteurs, mais nous verrons que certaines interprétations doivent être nuancées.

La morphologie de la partie proximale de l'humérus de *Pliopithecus vindobonensis* montre plus de similarités avec celle des *Colobinae* qu'avec celle de n'importe quel autre primate (Graphique VIII-1, p. 349 ; Graphique VIII-2, p. 349 ; Graphique VIII-3, p. 350 ; Graphique VIII-4, p. 351 ; Graphique VIII-5, p. 351). En d'autres termes, l'extrémité proximale de l'humérus de *Pliopithecus vindobonensis* ne présente aucun point commun avec celles des *Hylobatidae* et des *Atelinae* comme cela a été affirmé. En effet, la position de *Pliopithecus vindobonensis* par rapport aux autres individus présents dans l'ACP montre que la morphologie humérale de ce dernier est proche de celle des *Cercopithecidae*. **Ainsi *Pliopithecus vindobonensis* devait nécessairement avoir une scapula située latéralement sur le au thorax.** Ce résultat est confirmé par la présence d'une clavicule courte (Rose, 1994). Une telle disposition de la scapula est incompatible avec la brachiation, (Chapitre III ; Jenkins et

al., 1978). Cela signifie aussi que le thorax de ce primate est plus profond que large, ce qui va dans le sens des travaux de Rose (1994).

Pliopithecus vindobonensis se situe toujours à la périphérie du nuage de points décrivant les *Cercopithecidae*, quelle que soit la projection choisie (Graphique VIII-7, p. 355 ; Graphique VIII-8, p. 356). Il n'est donc pas identique aux *Cercopithecidae* actuels, même s'il s'en rapproche plus qu'*Aegyptopithecus zeuxis*. L'étude détaillée des variables humérales montre que *Pliopithecus vindobonensis* est à la « limite » entre les *Cercopithecidae* et les *Hominoidea*, ce qui est net sur l'ACP n'incluant que les variables de la tête humérale et des tubercules (Graphique VIII-4, p. 351 ; Graphique VIII-5, p. 351 ; Graphique VIII-6, p. 352). Autrement dit, la majorité des variables présente des valeurs localisées dans la petite zone de recouvrement entre ces deux groupes.

1) Les tubercules

Tableau VIII-1 : Caractéristiques tuberculaires de *Pliopithecus vindobonensis*

	Tubercule majeur		Tubercule mineur		Largeur	
	Taille	Hauteur	Taille	Hauteur	Bicipitale	Intertuberculaire
<i>Pliopithecus vindobonensis</i>	68,3	-0,5	55,5	-4,5	19,1	120

Les tubercules sont en-dessous de la tête humérale (Tableau VIII-1). Le tubercule majeur est pratiquement à la même hauteur que la tête humérale. Ce cas de figure se retrouve chez certains chimpanzés, mais surtout chez les colobes (Chapitre IV). De la même manière le tubercule mineur est relativement haut par rapport à la tête humérale. Cette hauteur de -4,5 est fréquente chez les *Cercopithecidae* mais se retrouve, notamment chez *Hylobates* (Chapitre IV).

De même, la largeur bicipitale et intertuberculaire ainsi que la taille des tubercules majeur et mineur (Tableau VIII-1) chez *Pliopithecus vindobonensis* montrent des valeurs communes aux cercopithécoïdes et aux hominoïdes. Cependant, la valeur de 19,1 de l'indice de largeur de la gouttière bicipitale est parfaitement comprise dans l'intervalle de valeurs des colobes et des procolobes, alors qu'elle correspond à la limite supérieure chez les *Hominoidea* et *Ateles* en dehors des *Pan*. Elle est, par ailleurs, classiquement décrite comme étant large et

peu profonde, ressemblant à ce qui existe chez les *Cercopithecidae*, et à la majorité des platyrhiniens (Zapfe, 1958 ; Gebo et al., 1988 ; Rose, 1993).

Cette largeur intertuberculaire associée à la taille « standard » des tubercules et de la gouttière bicipitale chez *Pliopithecus vindobonensis*, montre que la morphologie tuberculaire est proche de ce qui existe chez les *Cercopithecidae* et plus précisément de primates quadrupèdes arboricoles tels que les *Colobinae*. Par ailleurs, l'étude de Corruccini et al. (1976 b) montre que le squelette de *Pliopithecus vindobonensis* se rapproche, par beaucoup de caractères, du squelette des *Presbytis* (*Colobinae*).

2) La tête humérale

La tête humérale de *Pliopithecus vindobonensis* est pratiquement sphérique, ce qui est connu depuis longtemps (Gebo et al., 1988 ; Larson, 1995), bien qu'elle soit ovoïde antéro-postérieurement pour Rose (1989). En effet, les valeurs des trois variables INDTET1, INDTET2 et INDTET3, décrivant la tête humérale sont respectivement de 97,1, 106,3 et 97,4. Les différents diamètres de la tête humérale sont donc sensiblement identiques. Ce cas de figure ne se retrouve actuellement que chez *Ateles* (Chapitre IV). Cette remarque est importante car elle signifie que chez *Pliopithecus vindobonensis* le grimper devait représenter une part importante du répertoire locomoteur. *Pliopithecus vindobonensis* devait se déplacer essentiellement par quadrupédie le long des branches et grimper le long de structures verticales, avec certainement une capacité relative à se suspendre par les membres supérieurs (Chapitre IV). Ces résultats sont confirmés par les travaux de Rose (1993 ; 1994) qui montrent que *Pliopithecus vindobonensis* pratiquait le grimper vertical à peu près aussi fréquemment qu'*Ateles*. Au contraire, Larson (1995) considère, d'après la morphologie de l'insertion du subscapulaire, que le grimper représentait une faible part du répertoire locomoteur chez *Pliopithecus vindobonensis*, ce qui est en contradiction avec la morphologie de la tête humérale.

Par ailleurs, les comportements de suspension et plus particulièrement de « brachiation », devaient faire partie du répertoire locomoteur de *Pliopithecus vindobonensis*. En effet, le muscle subscapulaire présente une différenciation de ses faisceaux plus importante chez ce dernier que chez les *Cercopithecidae* actuels de même taille (Larson, 1995). En effet,

la distinction du subscapulaire en faisceaux physiologiquement distincts permet une plus grande mobilité de la tête humérale (Chapitre IV ; Larson, 1995). De surcroît la clavicule, qui n'a malheureusement pu être étudiée ici, est décrite comme étant sigmoïde, rappelant les clavicules humaines et de chimpanzés (Zapfe, 1958), bien que Rose (1993) la considère comme étant plutôt rectiligne. Or, chez les *Cercopithecidae* actuels, cette morphologie ne se retrouve que chez les *Colobinae* ; elle est corrélée à une locomotion quadrupède arboricole, associée à des postures de suspension par les membres supérieurs (Chapitre III). Le développement de la courbure interne de la clavicule entraîne aussi une plus grande puissance lors de la levée du bras. Cette action est rendue possible par le développement, soit de l'insertion claviculaire du grand pectoral comme chez les *Hominoidea*, soit de l'insertion claviculaire du deltoïde comme chez *Ateles* (Chapitres II et III). Chez *Pliopithecus vindobonensis* il serait intéressant de déterminer lequel de ces deux muscles était développé.

Quoi qu'il en soit, ces comportements suspenseurs étaient occasionnels car la tête humérale n'est pas aussi dégagée des tubercules que chez les *Anthropoidea*.

Pliopithecus présente un angle de la diaphyse humérale en vue latérale très faible (5°), très proche de la valeur moyenne d'*Ateles*. Cependant, bien que la valeur moyenne soit nettement plus élevée chez *Colobus* ($11,9^\circ$), la valeur la plus faible mesurée sur un humérus de ce genre est 4° , ce qui est très proche de *Pliopithecus*. Zapfe (1958) et Rose (1994) considèrent que la diaphyse humérale est rectiligne ou presque. Cette angulation confirme l'importance des déplacements quadrupèdes et la position latérale de la scapula chez *Pliopithecus vindobonensis*.

3) Conclusion

Pliopithecus vindobonensis est un primate particulier car les valeurs prises par la majorité des variables sont proches des limites des intervalles de valeurs des *Cercopithecidae* et de ceux des *Hominoidea*. Quelques variables, dont la largeur intertuberculaire, présentent des valeurs caractéristiques des *Cercopithecidae*. En ce sens, il nous semble justifié de considérer que l'épaule de *Pliopithecus vindobonensis* représente une bonne image de celle qui appartenait au primate ancêtre des *Hominoidea* et des *Cercopithecoidea*.

Fleagle et *al.* (1982) considèrent que l'humérus de *Pliopithecus vindobonensis* n'est qu'une version plus gracile, plus « évoluée » que celui d'*Aegyptopithecus zeuxis*, sans que des différences notables soient observées. Nous avons vu, au contraire, que ces deux genres présentent de nettes différences de la morphologie de l'extrémité proximale de l'humérus. Autant *Aegyptopithecus zeuxis* présente de nombreux caractères qui ne correspondent à aucun catarhinien actuel, autant chez *Pliopithecus* ils sont tous caractéristiques des catarhiniens actuels. La particularité de ce dernier réside dans une morphologie que l'on pourrait qualifier d'intermédiaire entre celle des *Cercopithecoidea* et des *Hominoidea*.

***Pliopithecus vindobonensis* devait donc être un primate quadrupède arboricole avec des capacités à la suspension et présentant une proportion importante de grimper dans son répertoire locomoteur.**

C. *PARACOLOBUS CHEMERONI*

La première ACP (Graphique VIII-1, p.349 ; Graphique VIII-2, p. 349 ; Graphique VIII-3, p. 350) montre que l'extrémité proximale de l'humérus de *Paracolobus chemeroni* présente une morphologie générale proche de celle des primates quadrupèdes actuels tels que les colobes. Au contraire, l'ACP réalisée uniquement sur les primates quadrupèdes indique que l'humérus de *Paracolobus chemeroni*, bien que proche de ceux des colobes et procolobes, présente des caractères spécifiques (Graphique VIII-7, p. 355 ; Graphique VIII-8, p. 356).

L'ACP réalisée avec toutes les variables humérales montre que *Paracolobus chemeroni* est associé aux *Colobinae* de l'échantillon lors de la projection sur les plans définis par les axes 1 et 2, soit 52,1% de la variance totale (Graphique VIII-7, p. 355). Au contraire, lorsque les projections ont lieu sur les plans définis par les axes 1 et 3, soit 44,4% de la variance totale et les axes 2 et 3, soit 33,6% de la variance totale (Graphique VIII-7 ; Graphique VIII-8, p. 356), *Paracolobus chemeroni* est en dehors du nuage de points défini par les *Cercopithecidae* présents dans l'échantillon. La position particulière de *Paracolobus chemeroni* par rapport aux autres *Cercopithecidae* n'est due qu'à quelques variables humérales qui diffèrent de celles des autres primates quadrupèdes étudiés dans ce travail.

1) *La tête humérale*

Parmi les quatre variables décrivant la morphologie de la tête humérale, seules deux chez *Paracolobus chemeroni*, présentent des valeurs différentes de celles de *Colobus* et *Procolobus* (Tableau VIII-2). Ces variables sont :

- ◆ Le rapport entre les diamètres antéro-postérieur et médio-latéral (INDTET1)
- ◆ Le rapport entre les diamètres proximo-distal et médio-latéral (INDTET3)

Tableau VIII-2 : Valeurs des indices INDTET1 et INDTET3 chez *Paracolobus chemeroni* et primates quadrupèdes actuels. Les intervalles représentent $\pm 1-2\delta$

	INDTET1	INDTET3
<i>Paracolobus chemeroni</i>	111,1	100,0
<i>Colobus sp.</i>	84,3 - 109,3	71,7 - 87,4
<i>Procolobus sp.</i>	82,9 - 107,5	68,9 - 92,4
<i>Papio hamadryas</i>	86,9 - 125,3	65,8 - 88,1

Chez *Paracolobus chemeroni* le rapport entre les diamètres antéro-postérieur et médio-latéral est supérieure à celui des *Colobinae* étudiés ici. Au contraire, cela correspond parfaitement aux valeurs de *Papio* (Tableau VIII-2). Autrement dit, la tête humérale de *Paracolobus chemeroni* est plus allongée antéro-postérieurement que chez les *Colobinae* actuels, et bien plus que chez les *Hominoidea* et *Ateles*. L'allongement antéro-postérieur de la tête humérale est une adaptation aux déplacements quadrupèdes (Chapitre IV).

Au contraire, le rapport entre les diamètres proximo-distal et médio-latéral présente, chez *Paracolobus chemeroni*, une valeur nettement supérieure à celle des *Cercopithecidae* de l'échantillon (Tableau VIII-2). Ce rapport montre que le diamètre médio-latéral est aussi long que la hauteur de la tête humérale. L'égalité de ces deux diamètres ne se retrouve, dans l'échantillon étudié, que chez *Hylobates* et *Ateles*. La tête humérale chez *Paracolobus chemeroni* n'est donc pas aplatie proximo-distalement comme c'est le cas chez les primates quadrupèdes tels que *Papio* ou *Colobus* (Chapitre IV).

La morphologie de la tête humérale de *Paracolobus chemeroni* n'est donc pas identique à celle de *Colobus* et *Procolobus*.

2) *Les tubercules*

Les tubercules de *Paracolobus chemeroni* présentent une taille proche de celles des babouins ou des colobes, bien que le tubercule majeur soit relativement petit. Au contraire, la hauteur des tubercules est particulière. En effet, le tubercule majeur est relativement bas par rapport à la tête humérale et entre parfaitement dans l'intervalle de valeurs des colobes

et des procolobes. Au contraire, le tubercule mineur est haut par rapport à la tête humérale. Sa position correspond à la hauteur maximale au sein des *Cercopithecidae* (Tableau VIII-3). Par ailleurs, les largeurs intertuberculaire et bicipitale présentent, chez *Paracolobus chemeroni*, des valeurs caractéristiques des *Cercopithecidae* (Tableau VIII-3). La gouttière bicipitale est, cependant, moins marquée chez *Paracolobus chemeroni* que chez les *Cercopithecidae* actuels (Leakey, 1982).

Tableau VIII-3 : Caractéristiques tuberculaires de *Paracolobus chemeroni* (KNM-BC-3) et comparaison avec les intervalles de valeurs ($\pm 2\delta$) de primates quadrupèdes actuels.

	Tubercule majeur		Tubercule mineur		Largeur	
	Taille	Hauteur	Taille	Hauteur	Bicipitale	Intertuberculaire
<i>Paracolobus chemeroni</i>	61,3	3,7	48,8	-7,4	26,6	118,5
<i>Colobus sp.</i>	63,1 - 76,6	-9,6 - 15,9	40,8 - 58,1	-32,0 - -4,7	14,65 - 33,2	109,4 - 134,1
<i>Procolobus sp.</i>	57,8 - 77,8	-1,5 - 11,9	43,5 - 60,0	-24,6 - -6,4	17,0 - 28,6	106,0 - 137,0
<i>Papio hamadryas</i>	58,5 - 77,1	2,0 - 24,0	37,8 - 60,8	-25,3 - -3,4	20,5 - 36,0	107,6 - 145,1

3) Conclusion

La morphologie de l'extrémité proximale de l'humérus est adaptée à des déplacements essentiellement quadrupèdes, tout comme *Papio* aujourd'hui. Cependant, *Paracolobus chemeroni* devait être plus arboricole que *Papio*, car la morphologie de la tête humérale du premier autorise plus d'amplitude pour les mouvements en dehors du plan parasagittal. La grande taille de *Paracolobus chemeroni* montre que cette espèce était relativement lourde et faisait environ 30 kg (Fleagle, 1998). Il ne devait donc pas présenter un comportement locomoteur identique aux *Colobinae* africains actuels. La morphologie de l'extrémité proximale de l'humérus, associée à la grande taille de cette espèce, mettent en évidence que son comportement locomoteur était particulier. Cette interprétation est confirmée par les travaux de Leakey (1969, 1982) qui montrent que ce primate est anatomiquement différent des autres *Cercopithecidae* actuels et fossiles. Par ailleurs, Fleagle (1998) le considère plutôt comme un primate quadrupède arboricole.

3. LES PRIMATES NON QUADRUPÈDES (HOMINOIDEA)

Dans cet ensemble, certaines espèces fossiles sont représentées par plusieurs individus. Des diagrammes à moustaches seront fait uniquement pour illustrer les variables présentant des différences entre les espèces actuelles et ces fossiles.

A. LES AUSTRALOPITHÈQUES

Les extrémités proximales d'humérus d'australopithèques sont très différentes de celles des *Hominoidea* actuels ; nous nous attacherons à étudier les variables humérales une à une et ensuite nous les intégrerons dans une analyse globale.

1) La tête humérale

Tableau VIII-4 : Variables de la tête humérale chez *Australopithecus afarensis* et *Australopithecus africanus*.

	<i>Australopithecus afarensis</i>		<i>Australopithecus africanus</i>	
	AI-333-107 ¹	AI-288-1	Omo-119-2710	Sts7
INDTET1	101,5	98,2	85,5	75,6
INDTET2	95,8	112,5	92,9	86,8
INDTET3	105,9	87,3	92,1	87,2
INDO	36,2	37,0	33,9	28,8

Rapport entre les diamètres antéro-postérieur et médio-latéral (INDTET1)

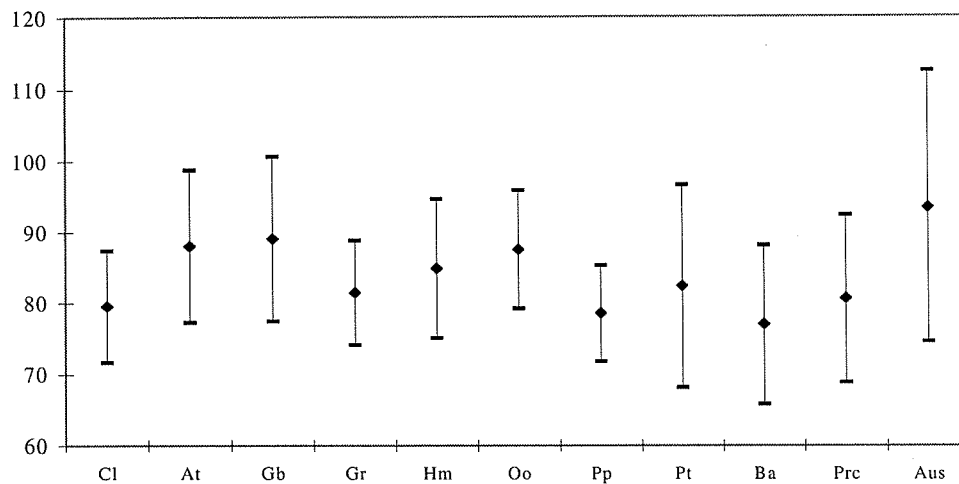
Si on considère l'ensemble formé par les quatre australopithèques (2 *afarensis* et 2 *africanus*) présents dans cette étude, nous constatons que la variation du rapport entre les diamètres antéro-postérieur et médio-latéral recouvre celle de l'homme moderne. Cependant, cet ensemble n'est pas homogène. Il semblerait qu'*Australopithecus afarensis* présente des valeurs du rapport entre les diamètres antéro-postérieur et médio-latéral qui tendent à être supérieures à celles d'*Australopithecus africanus* (Tableau VIII-4). Les valeurs chez *Australopithecus africanus* correspondent à la limite inférieure de la variabilité humaine. Au contraire, ces valeurs sont parfaitement comprises dans l'intervalle de valeurs des *Panidae* et des *Hylobatidae*. Par ailleurs, McHenry (1998) a montré que le squelette postcrânien d'*Australopithecus afarensis* présente moins de caractéristiques liées à l'arboricolisme que celui d'*Australopithecus africanus*. La différence de morphologie de la tête humérale, en vue proximale, reflète sans doute ces différences de comportement. Un nombre plus important d'extrémités proximales d'humérus au sein de chacune de ces espèces d'australopithèques serait nécessaire pour valider ou infirmer cette hypothèse.

¹ La pièce AI-333-107 a subi des dommages post-mortem. Cependant cela ne semble pas avoir affecté la morphologie de la tête humérale et du tubercule majeur. Le tubercule mineur, bien que très abîmé, n'a pas subi de distortions significatives (Lovejoy et al., 1982).

Rapport entre les diamètres antéro-postérieur et proximo-distal (INDTET2)

Le rapport entre les diamètres antéro-postérieur et proximo-distal présente des valeurs identiques entre l'homme moderne et les australopithèques (Tableau VIII-4). Cela signifie que la tête humérale présente chez les australopithèques, tout comme chez les *Homoidea* actuels, un allongement proximo-distal, associé à un raccourcissement antéro-postérieur.

Rapport entre les diamètres proximo-distal et médio-latéral (INDTET3)



Graphique VIII-9 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation du rapport entre les diamètres proximo-distal et médio-latéral chez des primates actuels et des australopithèques.

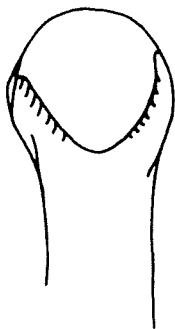


Figure VIII-1 : Extrémité proximale de l'humérus Omo-119-2710, vue postérieure. Echelle 1/2

Le rapport entre les diamètres proximo-distal et médio-latéral est plus élevé chez les australopithèques que chez les primates actuels. **Autrement dit, la tête humérale des australopithèques tend à être haute et étroite.** Ce caractère n'avait été constaté que chez Omo-119-2710 (Senut, 1981) où la tête humérale est franchement allongée proximo-distalement (Graphique VIII-9 ; Figure VIII-1).

Le rapport entre les diamètres proximo-distal et médio-latéral présente une amplitude très importante chez les australopithèques (Graphique VIII-9 ; Tableau VIII-4). Il existe deux interprétations possibles :

- ◆ La première considère que ce rapport tend à avoir des valeurs plus élevées chez *Australopithecus afarensis* que chez *Australopithecus africanus*.
- ◆ La seconde privilégie l'absence de différences entre les deux espèces d'australopithèques et une variabilité importante au sein de ce genre.

Extension de la surface articulaire entre les tubercules (INDO).

Les valeurs de l'extension de la surface articulaire entre les tubercules chez les australopithèques (Tableau VIII-4) sont parfaitement comprises dans celles des *Hominoidea* actuels. Par ailleurs, la moyenne de l'extension de la surface articulaire entre les tubercules, toutes espèces d'australopithèques confondues (34,0), est identique à celle de l'Homme moderne (34,5).

2) Les tubercules

Tableau VIII-5 : Variables tuberculaires chez *Australopithecus afarensis* et *Australopithecus africanus*.

		<i>Australopithecus afarensis</i>		<i>Australopithecus africanus</i>		
		AI-333-107	AI-288-1	Omo-119-2718	Omo-119-2710	Sts7
Tubercule majeur	Taille	65,1	66,9	57,7	63,5	63,9
	Hauteur	-5,6	-10,4	-11,4	-11,4	-5,9
Tubercule mineur	Taille	61,7	45,2	49,6	59,7	65,4
	Hauteur	-19,4	-12,5	-21,4	-22,9	-23,5
	Orientation ² (en degrés)	11,3°	14,8°	16,9°	16,3°	10,8°
Largeur	intertuberculaire	120,6	112,7	87,8	114,5	115,4
	Bicipitale	14,6	16,1	16,3	16,1	14,4

Taille des tubercules et orientation de l'empreinte du subscapulaire

Les tubercules chez les australopithèques sont caractérisés par la morphologie suivante :

- ◆ Des tubercules de taille pratiquement identique (Tableau VIII-5). Cela ne se retrouve actuellement que chez les *Hylobatidae*.
- ◆ La taille relative de chacun des tubercules est proche de celle qui caractérise les *Hylobatidae*.

²Par « orientation », on désigne ici l'orientation de l'empreinte du subscapulaire par rapport à la diaphyse humérale. Plus la valeur est petite plus l'empreinte est parallèle au grand axe de l'humérus.

◆ L'empreinte de l'insertion du subscapulaire par rapport à la diaphyse humérale est beaucoup plus verticale que chez l'homme moderne. Son orientation est identique à ce qui existe chez les *Pongidae* et les *Hylobatidae*.

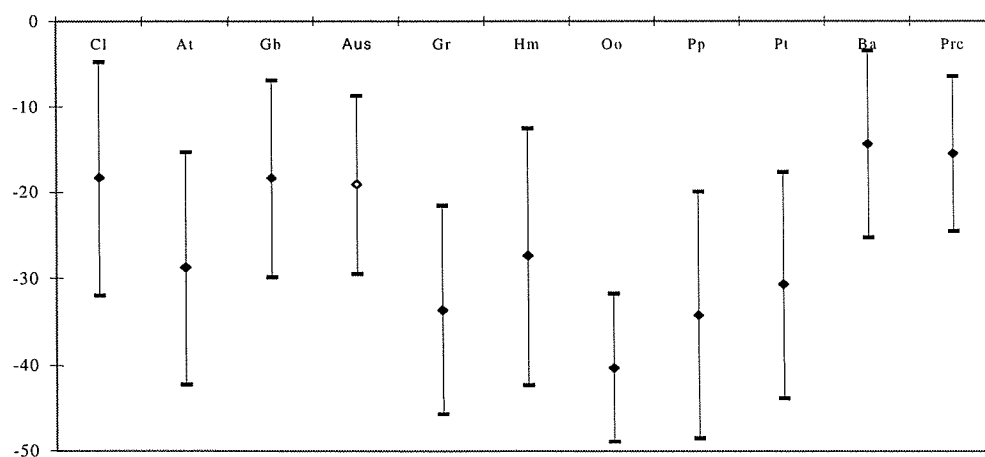
Ces caractéristiques tuberculaires des australopithèques ne se retrouvent que chez les *Hominoidea* pratiquant la locomotion arboricole suspendue et plus particulièrement chez les *Hylobatidae*.

Le fort développement du tubercule mineur chez les australopithèques est déjà connu, car Senut (1981) le décrit comme puissant chez Al-333-107, Sts7 et Omo-119-2710. La petite valeur du tubercule mineur chez Al-288-1 (Lucy) s'explique peut-être par le fait que les dimensions du tubercule mineur ont été prises sur l'humérus droit et les dimensions de la tête humérale sur le gauche car aucun humérus n'est suffisamment complet pour que toutes les mesures soient faites sur le même os.

La morphologie particulière des tubercules, associée à l'orientation de l'empreinte du subscapulaire, est caractéristique d'une vie arboricole où les déplacements par suspension représentaient une part importante du répertoire locomoteur (Chapitre IV).

Hauteur des tubercules

La hauteur du tubercule mineur chez les australopithèques, est parfaitement comprise dans la variabilité des *Hylobates* et des *Cercopithecidae* (Tableau VIII-5 ; Graphique VIII-10). Ces hauteurs correspondent à la limite supérieure de l'intervalle des variations humaines.



Graphique VIII-10 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de la hauteur du petit tubercule par rapport à la tête humérale entre les australopithèques et différentes espèces de primates actuels, Aus : Australopithèque.

Au contraire, le tubercule majeur présente une hauteur par rapport à la tête humérale « classique » pour un *Hominoidea* (Tableau VIII-5). En effet, ces hauteurs correspondent à ce qui existe chez l'ensemble des *Hominoidea* en dehors des orangs-outans. Plus particulièrement, elles sont comprises dans la moitié supérieure de l'intervalle de valeurs de l'homme moderne.

Les tubercules sont toujours sous la tête humérale chez les australopithèques, mais ils ne sont pas aussi bas que chez l'homme moderne. Ceci est très net en ce qui concerne le tubercule mineur. Les australopithèques se rapprochent, pour les hauteurs tuberculaires, des gibbons dont les tubercules sont plus hauts que chez les autres *Hominoidea*, ce qui a pour effet d'augmenter la rigidité, la stabilité, de l'articulation gléno-humérale lors de la brachiation (Chapitre IV).

Largeur de la gouttière bicipitale

La largeur de la gouttière bicipitale, qui est classiquement décrite comme étant étroite (Senut, 1981), entre parfaitement dans la variabilité actuelle de n'importe quels *Hominoidea*. Cette faible largeur de la gouttière bicipitale traduit le dégagement de la tête humérale des tubercules (Chapitre IV), ce qui est souvent associé à une locomotion arboricole.

Largeur intertuberculaire

La largeur intertuberculaire est très élevée chez les australopithèques (Tableau VIII-5), et sort de la variabilité des *Hominoidea*. Elle s'intègre parfaitement dans la variabilité des *Colobus* et des *Procolobus*. De plus, la pièce AL-333-107 présente une largeur proche des primates quadrupèdes fossiles tels que *Pliopithecus vindobonensis* ou *Paracolobus chemeroni*. Cette largeur intertuberculaire élevée n'est due :

- ◆ Ni à une taille importante des tubercules, car nous avons vu qu'ils sont proches de ceux des *Hylobatidae*.
- ◆ Ni à une disposition plus latérale des tubercules puisque la gouttière bicipitale est identique à ce qui existe chez les *Hominoidea* actuels.
- ◆ Ni à une tête humérale faiblement dégagée des tubercules.

Cette largeur intertuberculaire importante est due à un développement important de la largeur (i) du petit tubercule. En effet, le tubercule mineur est très développé ce qui a pour

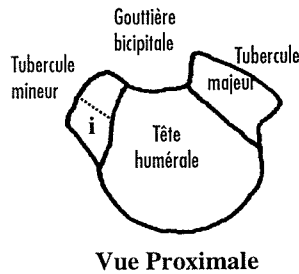


Figure VIII-2 : Rappel de ce qu'est la largeur i du tubercule mineur. Pour plus d'informations, se reporter au Chapitre I.

effet d'augmenter la largeur intertuberculaire (Figure VIII-2). Ce phénomène se retrouve chez les gibbons. En outre, nous avons vu que le diamètre médio-latéral de la tête humérale est faible par rapport aux *Hominoidea* actuels ce qui augmente « artificiellement » la largeur intertuberculaire. Autrement dit, cette largeur élevée chez les australopithèques serait due à un développement important de la largeur du tubercule mineur afin d'augmenter la zone d'insertion du muscle subscapulaire, sans nuire aux mouvements des membres supérieurs. Par ailleurs,

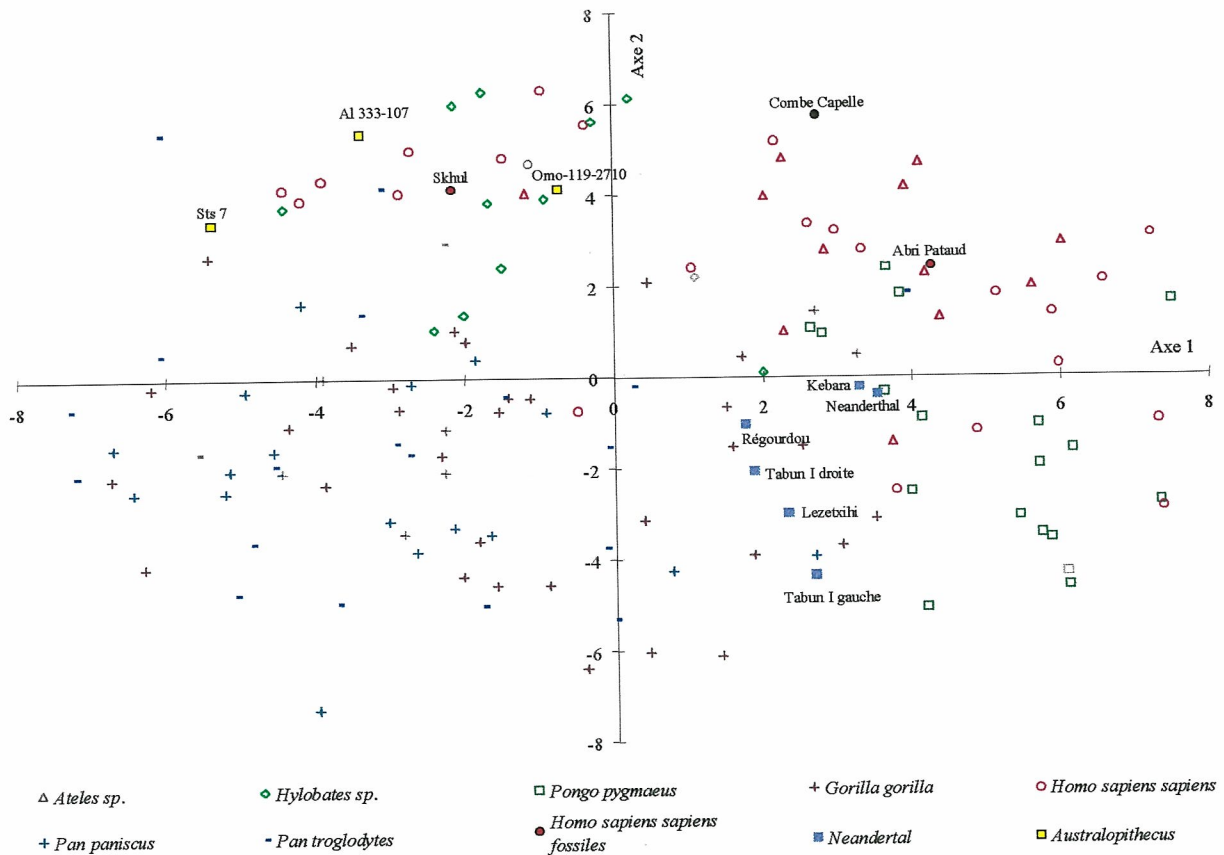
Senut (1978 ; 1980 a, 1980 b, 1981) note un développement important des muscles abducteurs du bras et coapteurs de l'épaule. L'augmentation de l'insertion de ce muscle entraîne certainement une efficacité plus grande lors de la rotation interne de l'humérus et de l'élévation du bras. Le primate actuel présentant le tubercule mineur le plus gros par rapport au tubercule majeur est le gibbon, et il est fort probable que les facteurs ayant entraîné cette morphologie soient identiques. Nous pouvons imaginer que le développement important de ce tubercule chez les australopithèques soit associé à des mouvements puissants de rotation et d'élévation du bras, ce qui semble indispensable pour une locomotion suspendue soutenue.

Conclusion

L'extrémité proximale des humérus d'australopithèques présente donc plus d'affinités avec celle des primates suspenseurs qu'avec celle des primates strictement bipèdes. Les caractères morphologiques de l'extrémité proximale de l'humérus rapprochant les australopithèques des gibbons sont les suivants :

- ◆ Taille quasi identique des tubercules mineur et majeur.
- ◆ Développement important du tubercule mineur, et non pas diminution du majeur.
- ◆ Orientation de l'empreinte de l'insertion du subscapulaire par rapport à la diaphyse.
- ◆ Hauteur du tubercule mineur par rapport à la tête humérale.
- ◆ Morphologie de la tête humérale en vue proximale (uniquement pour *Australopithecus africanus*).

L'analyse en composantes principales va permettre d'appréhender les variables dans leur ensemble. L'ACP réalisée au début de ce chapitre (Graphique VIII-4, p. 351 ; Graphique VIII-5, p. 351 ; Graphique VIII-6, p. 352) a montré que le nuage de points définissant les australopithèques est associé à l'ensemble de points caractérisant les *Hominoidea* et *Ateles*. Toutes les ACP suivantes seront faites uniquement sur ce dernier ensemble.

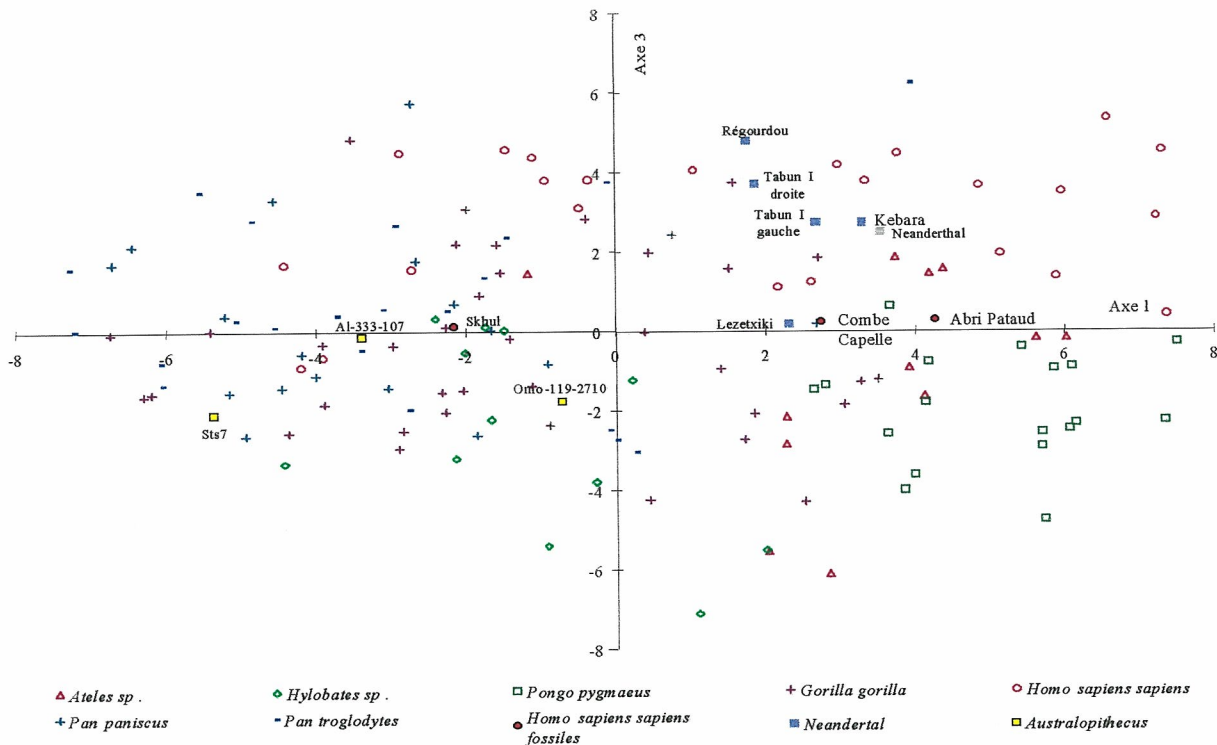


Graphique VIII-11 : ACP permettant de situer les australopithèques et les néandertaliens par rapport aux autres hominoïdes. Projection sur les axes 1 et 2.

Une ACP (Graphique VIII-11) est réalisée avec toutes les variables humérales, sauf celles concernant la diaphyse humérale, qui sont : la robustesse au col de l'humérus, l'extension du deltoïde le long de la diaphyse humérale et l'angulation de la diaphyse humérale. En effet, aucun humérus n'est suffisamment intact, chez les australopithèques, pour que toutes les variables soient présentes. Dans ce cas, quatre australopithèques apparaissent dans l'ACP. Dans le plan de projection formé par les axes 1 et 2 (qui représentent 45,5% de la variance totale³) les points définissant les australopithèques sont proches du nuage de points

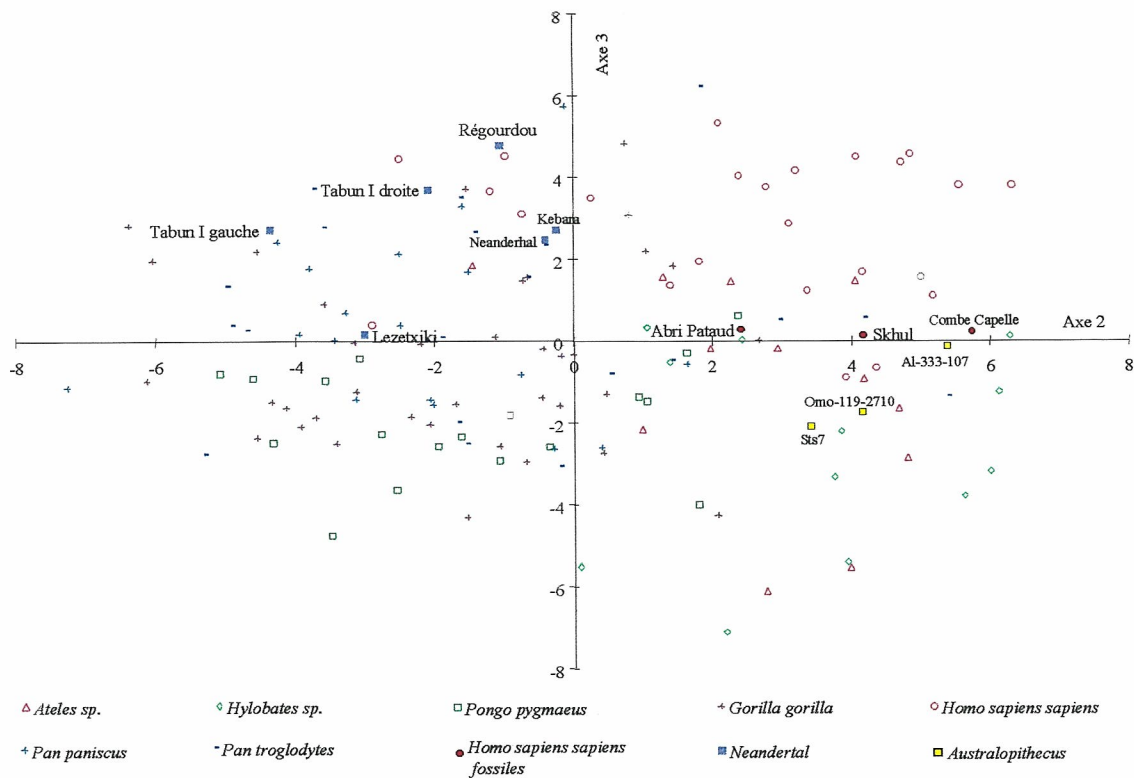
³Dans ce cas, moins de variables sont utilisées que lors de l'étude sur les primates actuels, ce qui affecte la dispersion des individus ainsi que les vecteurs et les valeurs propres.

constitué par les hommes modernes (Graphique VIII-11). Par ailleurs, les néandertaliens ne sont pas inclus dans le nuage de points des hommes modernes. Nous reviendrons sur cette question lors de notre étude sur l'humérus des néandertaliens. Au contraire, la projection dans le plan formé par les axes 1 et 3 (qui représentent 39,2% de la variance totale) montre que les australopithèques sont distincts des hommes qu'ils soient actuels ou fossiles (Graphique VIII-12). La projection dans le plan formé par les axes 2 et 3 (qui représentent 31,6% de la variance totale) montre peu de différences entre l'homme moderne et les restes fossiles.



Graphique VIII-12 : ACP permettant de situer les australopithèques et les néandertaliens par rapport aux autres hominoïdes. Projection sur les axes 1 et 3 .

La première projection montre que la tête humérale des australopithèques ne présente guère de différence avec celle de l'homme moderne. En effet, l'axe 1 représente essentiellement le rapport entre les diamètres antéro-postérieur et médio-latéral et l'axe 2 est en grande partie caractérisé par la hauteur du tubercule mineur et le rapport entre les diamètres proximo-distal et médio-latéral. Nous avons vu que la tête humérale de certains australopithèques ne différait de celle des hommes modernes que par ce dernier indice, mais cela n'est pas suffisant pour distinguer les australopithèques des hommes modernes. Les têtes humérales des hommes modernes présentent moins de différences avec celles des australopithèques qu'avec celles des néandertaliens.



Graphique VIII-13 : ACP permettant de situer les australopithèques et les néandertaliens par rapport aux autres hominoïdes. Projection sur les axes 2 et 3.

Cependant, la deuxième projection (axes 1 et 3) montre que les extrémités proximales des humérus d'australopithèques ne sont pas identiques à celles de l'homme moderne. Ces deux groupes d'hominidés se distinguent, entre autres, par l'orientation de l'empreinte de l'insertion du subscapulaire, qui est effectivement beaucoup plus verticale chez les australopithèques que chez l'homme moderne. Les empreintes les moins verticales sont caractéristiques des formes bipèdes, alors que les plus verticales sont caractéristiques des formes arboricoles suspendues comme les grands singes, les gibbons et les atèles. Cela va dans le sens des études de ces dernières années qui montrent que les australopithèques étaient encore nettement arboricoles. Bien que les caractéristiques arboricoles des australopithèques aient été mises en évidence sur de nombreuses parties du squelette postcrânien (Lewin, 1998 pour une liste), celles concernant l'épaule portent toujours sur la scapula (Chapitre IX) et rarement sur l'extrémité proximale de l'humérus. L'un des caractères fréquemment avancé en faveur de l'arboricolisme est la morphologie de la gouttière bicipitale, ce qui n'est pas toujours exact comme nous l'avons vu dans le chapitre sur l'humérus. L'orientation de l'empreinte du subscapulaire par rapport à la diaphyse humérale est un caractère plus précis permettant de déterminer si une extrémité proximale d'humérus appartient à un individu arboricole ou bipède strict.

Les australopithèques étudiés dans ce travail sont tous de forme gracile attribuée soit à *Australopithecus africanus*, soit à *Australopithecus afarensis*. Il est intéressant de noter que l'ACP ne met pas en évidence une différenciation entre les extrémités proximales d'humérus de ces deux espèces, alors que quelques différences sont observées sur d'autres parties du squelette, et il semblerait qu'*Australopithecus afarensis* ait été moins arboricoles qu'*Australopithecus africanus* (McHenry, 1998).

La taille identique des tubercules majeur et mineur chez les australopithèques signifie un recrutement important du subscapulaire lors des mouvements d'élévation du bras et de rotation interne de l'humérus. Or, entre chimpanzés et gibbons les différences de recrutement de ce muscle se font essentiellement lors de la brachiation. Le recrutement plus important du subscapulaire chez les gibbons par rapport aux chimpanzés serait dû à la plus faible torsion humérale des gibbons (Chapitre II ; Larson, 1988). Ce fort développement des tubercules chez les australopithèques peut s'expliquer par l'emploi de la brachiation associée à un humérus ayant un angle de torsion relativement faible. Cette hypothèse est confirmée par Larson (1996) qui a déterminé la torsion humérale chez Al-288-1, Sts7 et Omo-119-2710. Chez ces trois spécimens, l'angle de torsion est plus élevé que chez les gibbons, mais nettement inférieur aux chimpanzés et à l'homme. La torsion humérale des australopithèques, correspond à ce qui existe chez les orangs-outans. En résumé, les caractères rapprochant les australopithèques des gibbons, sont la taille importante des tubercules, la différence faible, voire l'absence, de taille entre les tubercules mineur et majeur ainsi que le faible angle de torsion de l'humérus.

La bipédie, même incomplète, entraîne des modifications des pieds suffisamment importantes pour que leur efficacité lors de la progression arboricole en soit nettement affectée⁴ (Latimer, 1991 ; Gebo, 1996). Pour ces auteurs, cela pose des problèmes pour corréler l'anatomie des membres supérieurs à celle des membres inférieurs. Or, les australopithèques présentent un certain nombre de structures qui les rapprochent des gibbons. Dans ce cas, il est possible d'imaginer que les australopithèques, surtout *afarensis*, pratiquaient la bipédie au sol, et une certaine brachiation en milieu arboricole. Cela leur permettait d'associer des membres inférieurs, adaptés à la bipédie, à des membres supérieurs,

⁴Les restes de pieds attribués à *Australopithecus afarensis* présentent un halux plus abducté que celui de l'homme moderne (Berillon, 1998).

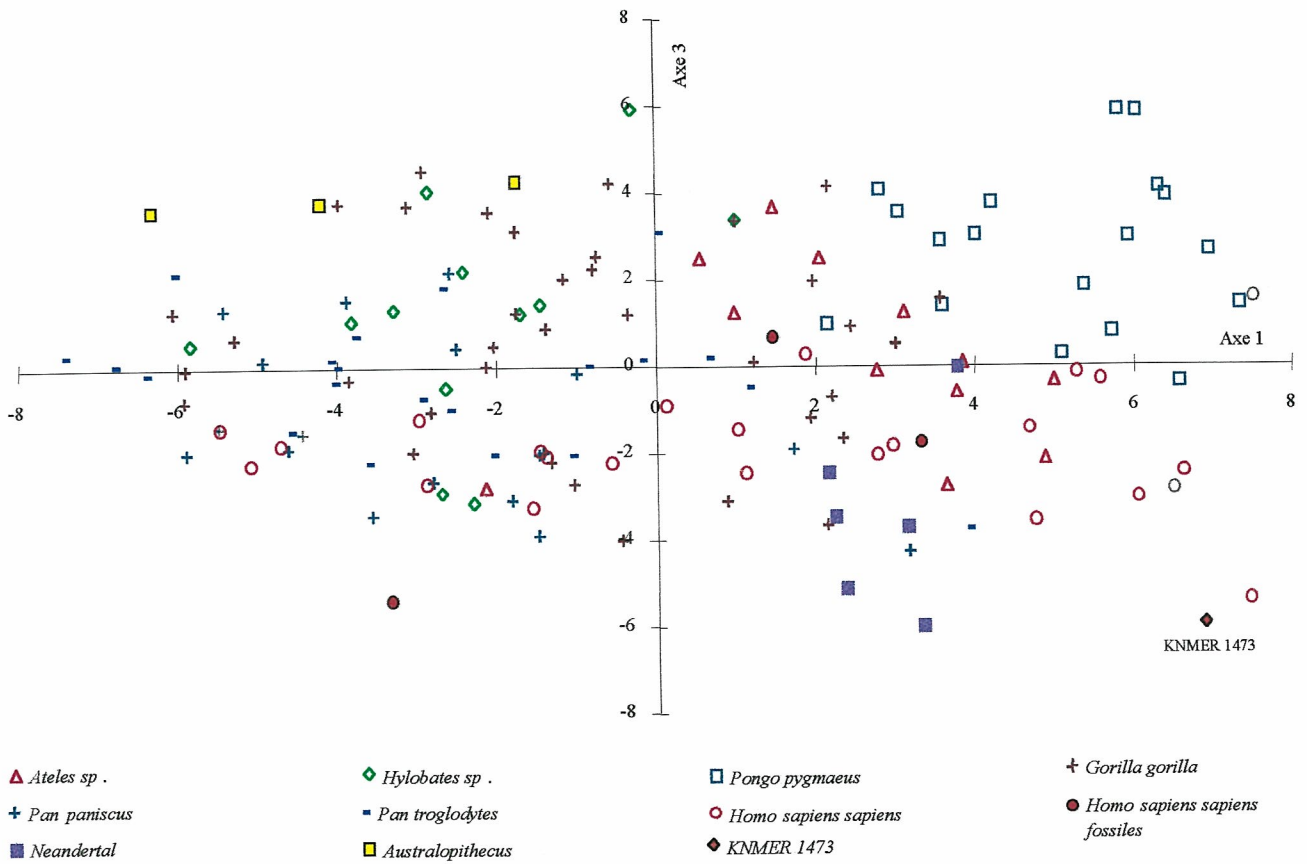
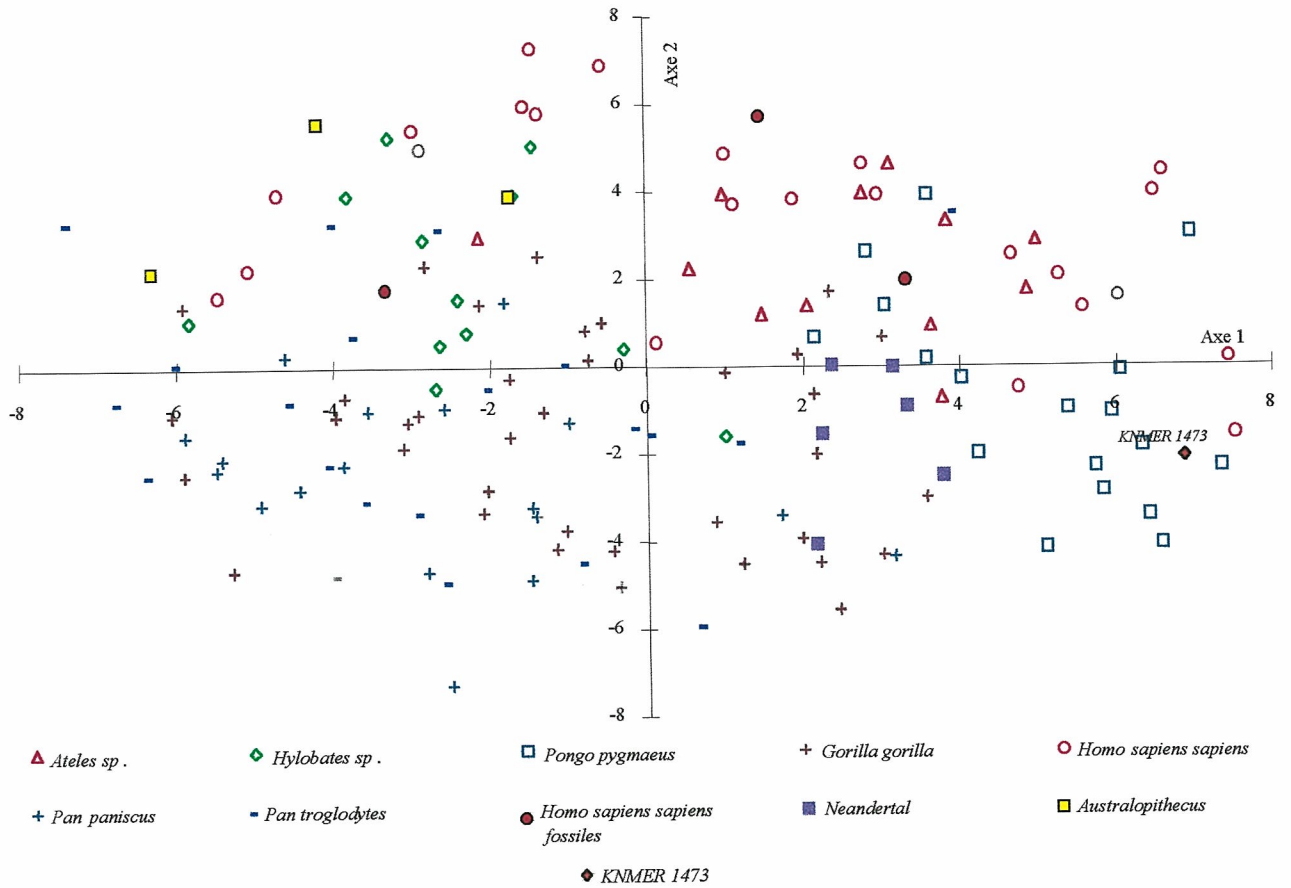
adaptés à la suspension. *Australopithecus afarensis* devait être plus « brachiateur » qu'*Australopithecus africanus* car il était plus petit et moins lourd que ce dernier. Cependant, *Australopithecus africanus*, avec une adaptation arboricole plus poussée que celle d'*Australopithecus afarensis* (McHenry, 1998), devait présenter plus de facilités à se mouvoir dans les branches avec l'aide de ses membres inférieurs, ce qui permettait de délaissé la brachiation et d'augmenter en taille. Cependant, Latimer (1991), considère que les caractères arboricoles observables sur le squelette post-crânien d'*Australopithecus afarensis* sont des reliquats. En d'autres termes les caractères « arboricoles » des membres supérieurs des australopithèques n'avaient plus de fonctions locomotrices. Ils étaient en cours de disparition. La vitesse différentielle d'évolution observée entre les membres inférieurs et supérieurs s'expliquerait par les contraintes évolutives très fortes qu'impose le développement de la bipédie au membres inférieurs. Ces contraintes sont évidemment moindres sur les membres supérieurs. L'étude de l'humérus de KNM-ER 1473, ci-dessous, va nous montrer que cette hypothèse n'est pas valide.

L'étude des clavicules d'australopithèques se révélerait riche en informations sur la locomotion employée par nos ancêtres.

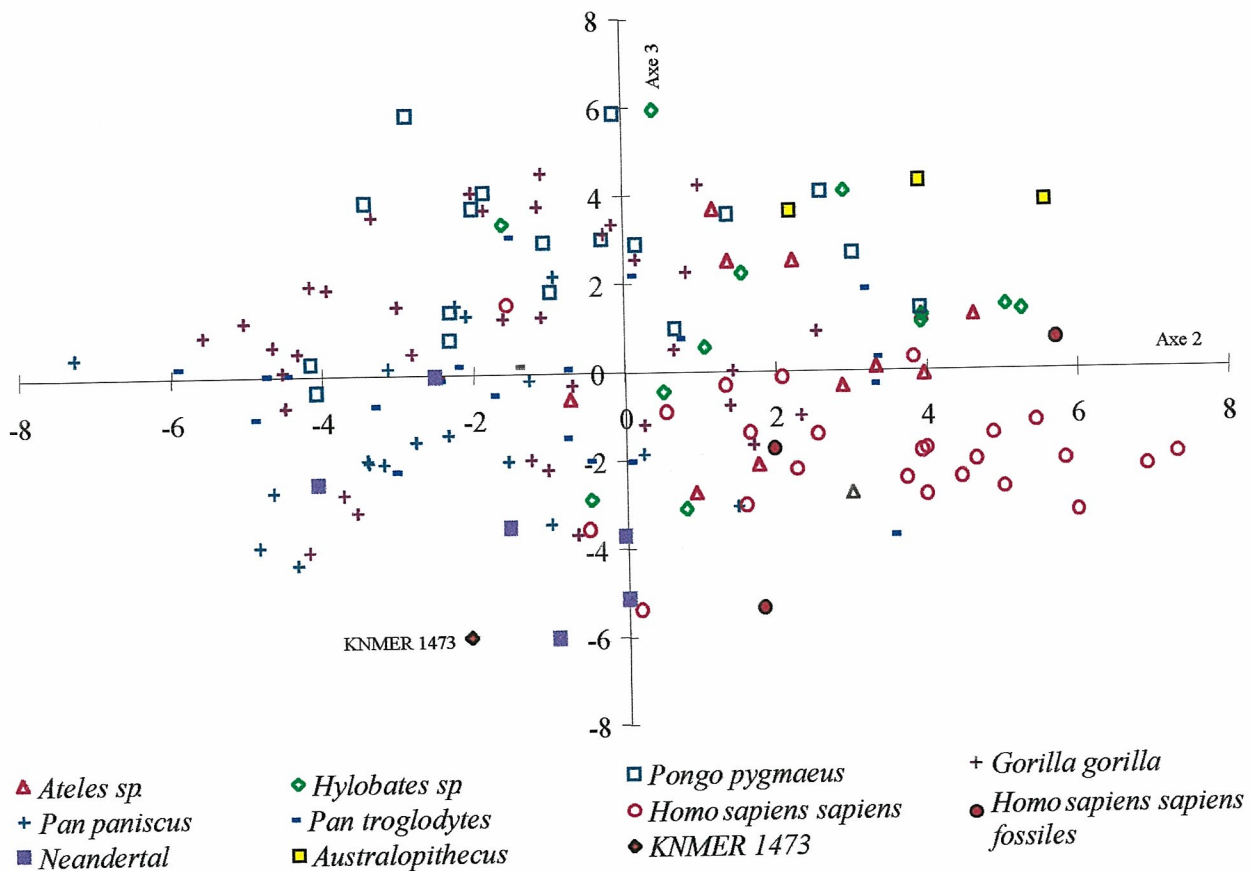
B. KNMER-1473

Cette extrémité proximale d'humérus relativement complète comprend la tête humérale et les deux tubercules. Le tubercule majeur est très altéré et sa taille n'a pu être calculée, de même que la largeur intertuberculaire. Bien que le tubercule mineur soit abîmé, les variables le décrivant ont pu être déterminées. La diaphyse est absente et se limite au col anatomique (Day et *al.*, 1976). Ainsi, les variables diaphysaires (hauteur de l'insertion du deltoïde, robustesse de la diaphyse sous la tête humérale et angulation de la diaphyse) n'ont pu être mesurées.

Afin de déterminer de quel groupe d'humérus l'individu KNMER-1473 peut être rapproché, des ACP ont été réalisées uniquement avec les variables mesurables sur ce fossile. Senut (1978, 1981) avait déjà démontré l'appartenance de KNM-ER-1473 aux hominoïdes. L'ACP, réalisée uniquement avec les hominoïdes et les atèles, montre plus précisément les affinités morphologiques de l'humérus KNMER-1473 (Graphique VIII-14 ; Graphique VIII-15).



Graphique VIII-14 : ACP situant l'individu KNMER-1473 par rapport à d'autres *Hominoidea* actuels et fossiles, projection sur les axes 1 et 2, en haut et sur les axes 1 et 3, en bas.



Graphique VIII-15 : ACP situant l'individu KNMER-1473 par rapport à d'autres *Hominoidea* actuels et fossiles. Projection sur les axes 2 et 3

Dans cette ACP, les trois premiers plans de projection représentent un peu plus de 61% de la variance totale. Quel que soit le plan de projection choisi, l'humérus KNMER-1473 n'est jamais associé ni à ceux des grands singes africains ni à ceux des australopithèques (Graphique VIII-14 ; Graphique VIII-15). Au contraire, il est proche des humérus humains, mais pas totalement identique, car l'humérus de KNMER-1473 est toujours en périphérie du nuage de points représentant l'homme moderne.

Ce rapprochement avec l'homme moderne est dû au fait que beaucoup de variables utilisées présentent des valeurs typiquement humaines.

1) *La tête humérale***Tableau VIII-6** : Variables décrivant la tête humérale chez KNMER-1473, comparaison avec les intervalles ($\pm 2\delta$) de valeurs de l'homme et des grands singes africains.

	INDTET1	INDTET2	INDTET3	INDO
KNM-ER 1473	85,5	116,4	73,5	40,9
Homme moderne	75,4 - 100,9	79,6 - 127,9	75,0 - 94,7	24,4 - 44,6
Bonobo	70,2 - 86,4	86,2 - 113,8	71,8 - 85,3	22,9 - 39,0
Chimpanzé commun	65,6 - 89,9	73,8 - 116,3	68,1 - 96,6	21,9 - 39,6
Gorille	71,8 - 92,1	85,5 - 116,1	74,1 - 88,8	23,5 - 48,1

La tête humérale de KNMER-1473 est morphologiquement proche de celle des hommes modernes (Tableau VIII-6). Seul le rapport entre les diamètres proximo-distal et médio-latéral (INDTET3) est légèrement plus faible chez KNMER-1473 que chez l'homme moderne (Tableau VIII-8), traduisant un léger aplatissement proximo-distal de la tête humérale fossile. Cet aplatissement est plutôt rencontré sur les têtes humérales des chimpanzés (Tableau VIII-8).

Ces variables décrivant la tête humérale expliquent le rapprochement de KNMER-1473 du nuage de points caractérisant les humérus humains dans l'ACP. En effet, les axes 1 et 2 sont essentiellement corrélés à la morphologie de la tête humérale.

2) *Les tubercules***Tableau VIII-7** : Comparaison des variables tuberculaires entre KNMER-1473, et les intervalles de valeurs ($\pm 2\delta$) des grands singes et de l'homme. L'orientation de l'empreinte de l'insertion du subscapulaire est donnée en degré.

	Tubercule majeur		Tubercule mineur			Largeur	
	Taille	Hauteur	Taille	Hauteur	Orientation	Intertuberculaire	Bicipitale
KNMER-1473	✕	-27,27	38,1	-49,18	37,86	94,0	20,5
Homme moderne	57,3 - 74,5	-25,9 - -1,5	38,2 - 52,0	-42,3 - -12,5	17,9 - 42,6	96,5 - 114,1	8,8 - 22,8
Bonobo	59,4 - 78,4	-14,9 - 0,0	37,2 - 58,3	-20,0 - -48,5	2,4 - 31,6	91,6 - 105,5	3,3 - 18,8
Chimpanzé commun	59,4 - 77,3	-18,0 - 5,0	45,7 - 57,7	-17,6 - -43,8	7,9 - 33,2	93,4 - 108,9	4,5 - 16,5
Gorille	59,6 - 77,7	-19,1 - 0,6	44,9 - 62,3	-21,6 - -45,7	8,1 - 31,3	89,2 - 108,7	5,7 - 20,0
Orang-outan	60,6 - 69,6	-32,9 - -14,6	43,5 - 55,9	-48,9 - -31,7	2,71 - 31,5	89,4 - 112,0	2,6 - 25,1

La largeur de la gouttière bicipitale de KNMER-1473 est décrite comme étant large (Day et al., 1976 ; Senut, 1981), et ce résultat se retrouve dans ce travail. Cependant, cette largeur bicipitale reste comprise dans les intervalles de valeurs des *Hominoidea* (Tableau VIII-7). Ainsi, l'humérus de l'individu kenyan présente des tubercules disposés plus latéralement

par rapport à la tête humérale que chez les primates suspenseurs actuels (Chapitre IV, Figure IV-8, p. 207). La situation des tubercules par rapport à la tête humérale sur KNMER-1473 est plus proche du type humain. Cette disposition tuberculaire traduit sans doute un faible comportement suspenseur. Cette hypothèse du faible emploi de la suspension chez ce fossile avait déjà été avancée par Senut (1981), en considérant directement la largeur de la gouttière bicipitale.

Le tubercule mineur est très petit chez ce fossile kenyan (Tableau VIII-7). Seuls *Pan paniscus*, *Papio hamadryas* et *Homo sapiens sapiens* présentent un tubercule mineur aussi faible. Il n'est cependant pas complet et sa longueur totale est sous-estimée. Il devait donc présenter une taille plus importante. Il y a peu de chance, cependant, que cela affecte de façon importante l'indice de taille du tubercule mineur.

La largeur intertuberculaire est totalement sous-estimée car le tubercule majeur est très endommagé. L'indice de largeur est très faible et correspond aux valeurs les plus petites au sein des *Hominoidea* actuels (Tableau VIII-7). Il est donc impossible de savoir si cette largeur était déjà identique à ce qui existe chez l'homme moderne ou non. Par ailleurs, l'homme présente une largeur intertuberculaire plus importante que celle des autres *Hominoidea*, associée à une large gouttière bicipitale. Au contraire, les orangs-outans et les atèles présentent également une gouttière large, mais associée à une faible largeur intertuberculaire. Il est malheureusement impossible de déterminer si l'humérus KNMER-1473 présentait une morphologie de type « simienne », « humaine » ou encore particulière pour ce caractère.

L'orientation de l'empreinte de l'insertion du subscapulaire par rapport à la diaphyse humérale chez KNMER-1473, est caractéristique de l'homme moderne (Tableau VIII-7). Elle est nettement supérieure à celle des australopithèques. Au sein des *Hominoidea* actuels, les valeurs élevées de cette variable sont associées à l'unique espèce de primates bipèdes : l'homme (Chapitre IV). L'individu qui possédait l'humérus KNMER-1473 devait, sans doute, pratiquer fréquemment la bipédie. Cette hypothèse est confirmée par d'autres structures humérales, telles que la largeur de la gouttière bicipitale et la disposition des tubercules, qui sont réellement de type humain.

L'humérus KNMER-1473 présente des tubercules très bas par rapport à la tête humérale (Tableau VIII-7), correspondant aux valeurs minimales des primates actuels.

◆ La hauteur du tubercule majeur du fossile kenyan est parfaitement comprise dans l'intervalle des valeurs des orangs-outans, tout en étant cependant peu éloignée des valeurs humaines (Tableau VIII-7). Les orangs-outans présentent le tubercule majeur le plus bas par rapport à la tête humérale parmi les primates étudiés ici.

◆ La hauteur du tubercule mineur de KNMER-1473 est à la limite inférieure de l'intervalle des valeurs des bonobos et des orangs-outans (Tableau VIII-7) qui possèdent les tubercules mineurs les plus bas parmi les primates étudiés ici.

Le tubercule majeur de l'humérus KNMER-1473 est très bas par rapport à la tête humérale, mais il n'est pas incompatible avec une morphologie humaine moderne. Au contraire, le tubercule mineur tend à être trop bas pour être compatible avec la morphologie humaine.

Ce sont essentiellement les hauteurs des tubercules qui marginalisent l'individu KNMER-1473 par rapport aux extrémités proximales d'humérus d'hommes modernes. En effet, l'axe 1 est corrélé à la hauteur tuberculaire en plus de la morphologie de la tête humérale.

3) *Conclusion*

La morphologie du fragment huméral KNMER-1473 est proche de celle des extrémités proximales d'hommes modernes et diffère notablement de celle des australopithèques graciles. Les caractéristiques rapprochant les extrémités proximales d'humérus d'hommes modernes avec KNMER-1473 sont les suivantes :

- ◆ Morphologie du tubercule mineur, taille et orientation de l'empreinte de l'insertion du subscapulaire.
- ◆ Largeur importante de la gouttière bicipitale et disposition latérale des tubercules par rapport à la tête humérale.
- ◆ Morphologie de la tête humérale.

Ces caractéristiques sont importantes car elles permettent aussi de différencier KNMER-1473 des australopithèques graciles. Par ailleurs, l'orientation de l'empreinte de l'insertion du subscapulaire montrerait le développement d'une bipédie constante et une perte

de la fonction locomotrice des membres supérieurs chez ce fossile kenyan. La position très basse des tubercules par rapport à la tête humérale chez ce fossile traduit-elle une capacité occasionnelle au grimper, associée à une scapula présentant une cavité glénoïdale orientée plus crânialement que chez l'homme moderne ?

L'hypothèse que KNMER-1473 soit strictement bipède, ou presque, est importante car cela signifierait qu'une espèce bipède et peut-être non arboricole, existait déjà en Afrique il y a près de 2,5 ma. KNMER-1473 doit-il être associé au genre *Homo*, à une forme robuste d'australopithèques ou encore à une espèce d'hominoïde encore inconnue ?

C. LES NÉANDERTALIENS

Parmi les fossiles étudiés ici, les néandertaliens forment le groupe le plus proche de l'homme moderne du point de vue de la phylogénie. Ainsi, l'étude de l'extrémité proximale de l'humérus ne portera que sur les caractères présentant des différences entre ces deux groupes.

L'analyse en composantes principales des *Hominoidea* (Graphique VIII-11, p. 370 ; Graphique VIII-12, p. 371; Graphique VIII-13, p. 372) montre que les néandertaliens se distinguent des hommes anatomiquement modernes actuels et fossiles (Skhül, Combe Capelle, Abri Pataud) par la morphologie de l'extrémité proximale de l'humérus. Les projections dans les plans formés par les axes 1 et 2 (près de 42% de la variance totale) et par les axes 1 et 3 (environ 39% de la variance totale) montrent que les néandertaliens se différencient des hommes modernes notamment par les valeurs du rapport des diamètres antéro-postérieur et médio-latéral ainsi que par la hauteur du tubercule mineur. La projection dans le plan formé par les axes 2 et 3 (pratiquement 30% de la variance totale) montre aussi que les néandertaliens tendent à avoir une largeur intertuberculaire plus faible que celle de l'homme moderne. Il est cependant important de constater que les néandertaliens, bien que distincts des hommes modernes, sont toujours à la périphérie du nuage de points caractéristiques de ces derniers.

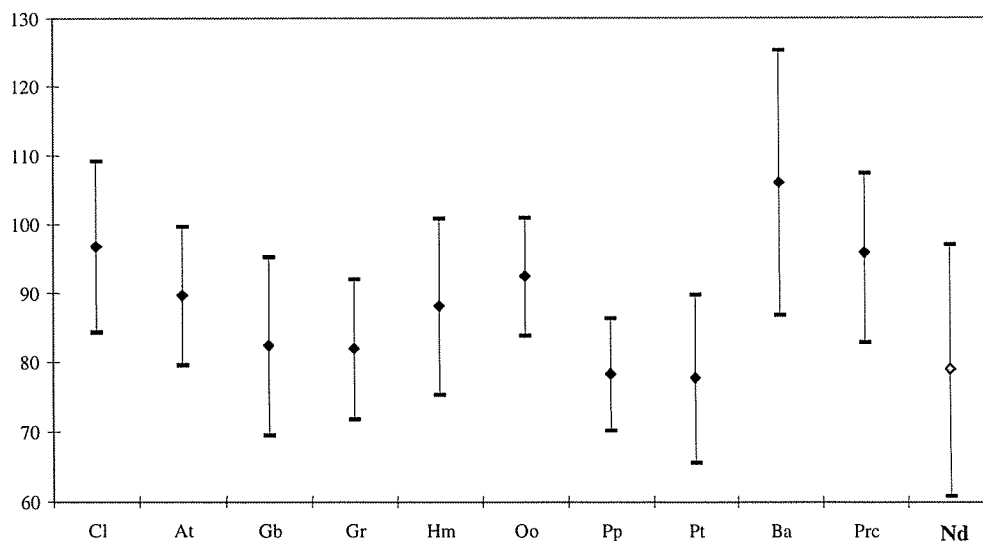
1) *La tête humérale*

Parmi les variables décrivant la tête humérale, seul le rapport entre les diamètres antéro-postérieur et médio-latéral (INDTET1), présente des différences significatives (Tableau VIII-8 ; Graphique VIII-16) entre les hommes modernes et les néandertaliens (test-t). Au

contraire, ce rapport ne présente pas de différences entre les grands singes africains et les néandertaliens (test-t). Cela signifie que le diamètre antéro-postérieur est plus court que le diamètre médio-latéral chez les néandertaliens. Autrement dit, la tête humérale de ces derniers est donc plus courte et plus large que celle de l'homme moderne où les deux diamètres tendent à être identiques. Cela avait déjà été souligné par Boule (1912) et confirmé par Nara (1994), sans pour autant constater que cette différence était suffisamment importante pour distinguer ces deux groupes humains. Cependant, l'amplitude des valeurs est très importante chez Néandertal et recouvre en partie celle de l'homme moderne. Par ailleurs, Hambücken (1993) constate un aplatissement proximo-distal de la tête humérale plus important chez les néandertaliens que chez l'homme moderne, ce qui n'est pas mis en évidence dans ce travail.

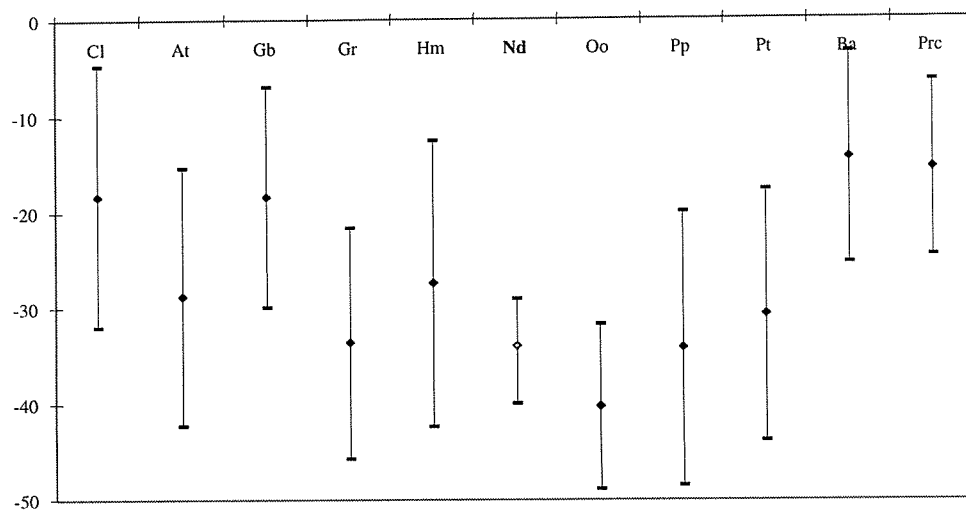
Tableau VIII-8 : Valeurs moyennes et intervalles de variation des variables décrivant la tête humérale chez les néandertaliens, l'homme moderne et les grands singes africains.

	INDTET1			INDTET2			INDTET3			INDO		
	-2 δ	moyenne	2 δ	-2 δ	moyenne	2 δ	-2 δ	moyenne	2 δ	-2 δ	moyenne	2 δ
Neandertal	60,9	79,1	97,2	88,4	104,8	121,2	56,2	80,4	104,6	27,9	35,8	43,7
Homme moderne	75,4	88,1	100,9	79,6	103,7	127,9	75,0	84,8	94,7	24,4	34,5	44,6
Bonobo	70,2	78,3	86,4	86,2	100,0	113,8	71,8	78,5	85,3	22,9	30,9	39,0
Chimpanzé commun	65,6	77,7	89,9	73,8	95,0	116,3	68,1	82,4	96,6	21,9	30,8	39,6
Gorille	71,8	82,0	92,1	85,5	100,8	116,1	74,1	81,4	88,8	23,5	35,8	48,1



Graphique VIII-16 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation du rapport entre les diamètres antéro-postérieur et médio-latéral chez les néandertaliens (Nd) et quelques primates actuels.

2) Les tubercules



Graphique VIII-17 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de la hauteur du tubercule mineur chez les néandertaliens (Nd) et quelques primates actuels.

Les tubercules présentent trois différences notables avec l'homme moderne :

- ◆ Chez les néandertaliens les tubercules mineur et majeur, sont bas par rapport à la tête humérale. En particulier, le tubercule mineur présente une hauteur moyenne sensiblement plus basse chez les néandertaliens que chez l'homme moderne (Tableau VIII-9). Cependant, les valeurs néandertaliennes restent comprises dans l'intervalle de valeurs de l'homme moderne (Graphique VIII-17).
- ◆ La largeur intertuberculaire (Tableau VIII-10) est en moyenne plus faible chez les néandertaliens que chez l'homme moderne (test-t).
- ◆ La gouttière bicipitale (Tableau VIII-10) tend à être moins large chez les néandertaliens que chez l'homme moderne, même si elle reste dans l'intervalle de variation de ce dernier.

Ces trois caractéristiques montrent que la tête humérale néandertalienne est plus dégagée qu'elle ne l'est chez l'homme moderne.

Tableau VIII-9 : Comparaison des tubercules majeur et mineur chez les néandertaliens, l'homme moderne et les grands singes africains.

	Tubercule majeur			Tubercule mineur											
	Taille		Hauteur	Taille		Hauteur		Orientation							
	-2δ	moyenne	2δ	-2δ	moyenne	2δ	-2δ	moyenne	2δ	-2δ	moyenne	2δ			
Néandertal	53,6	64,6	75,6	-27,2	-21,6	-16	33,1	48,4	63,7	-40,0	-34,0	-29,1	27,2	32,1	37,0
Homme moderne	57,3	65,9	74,5	-25,9	-13,7	-1,5	38,2	45,1	52,0	-42,3	-40,3	-12,5	17,9	30,2	42,6
Bonobo	59,4	68,9	78,4	-14,9	-7,5	0,0	37,2	47,7	58,3	-20,0	-34,2	-48,5	2,4	17,0	31,6
Chimpanzé commun	59,4	68,4	77,3	-18,0	-6,7	5,0	45,7	51,7	57,7	-17,6	-30,7	-43,8	7,9	20,5	33,2
Gorille	59,6	68,6	77,7	-19,1	-9,3	0,6	44,9	53,6	62,3	-21,6	-33,6	-45,7	8,1	19,7	31,3

Tableau VIII-10 : Comparaison de la largeur intertuberculaire et de la largeur bicipitale entre l'homme moderne, les néandertaliens et les grands singes africains.

	Largeur intertuberculaire			Largeur bicipitale		
	-2 δ	moyenne	2 δ	-2 δ	moyenne	2 δ
Neandertal	94,1	100,7	107,3	7,9	12,9	17,9
Homme moderne	96,5	105,3	114,1	8,8	15,8	22,8
Bonobo	91,6	98,5	105,5	3,3	11,1	18,8
Chimpanzé commun	93,4	101,2	108,9	4,5	10,4	16,5
Gorille	89,2	98,9	108,7	5,7	12,9	20,0

3) Conclusion

Entre les néandertaliens et les hommes modernes, il n'existe pas d'autre différence sur l'extrémité proximale de l'humérus que celles citées pour les variables ci-dessus, pour les caractères étudiés dans ce travail. Plus particulièrement, les néandertaliens présentent une angulation de l'empreinte de l'insertion du subscapulaire identique à celle de l'homme moderne (test-t). L'orientation identique de cette empreinte par rapport à la diaphyse humérale entre ces deux groupes humains va dans le sens d'une relation entre cette angulation et le développement des membres supérieurs en organe manipulateur. Cependant, il est encore impossible d'expliquer cette observation d'un point de vue fonctionnel.

Deux autres caractères huméraux semblent présenter des différences entre les néandertaliens et l'homme moderne (Vandermeersch, 1981, 1991) :

- ◆ « Le profil sous-trochitérien de l'humérus des Néandertaliens (...) est légèrement concave » (Vandermeersch, 1991 ; p165) alors qu'il est convexe chez l'homme moderne. Cette morphologie est suffisamment spécifique pour en faire un critère de diagnose (Hambücken, 1993).
- ◆ De plus, l'insertion du deltoïde sur l'humérus, au niveau de la tubérosité deltoïdienne est plus étroite chez les néandertaliens que chez l'homme moderne (Vandermeersch, 1981).

Par ailleurs, il semble que la population néandertalienne soit plus homogène que la population humaine moderne. En effet, l'ACP montre une inertie du nuage de points beaucoup plus importante chez l'homme moderne que chez Néandertal. La plus petite répartition spatiale des néandertaliens par rapport à l'homme moderne peut expliquer cette faible variabilité humérale ainsi que la petite taille de l'échantillon étudié. Toutefois, si l'hétérogénéité était importante il y aurait une probabilité importante de retrouver les

néandertaliens dispersés sur tout le graphique et non groupés au même endroit. Nara (1994) fait remarquer que les néandertaliens d'Europe Occidentale sont plus homogènes que ceux d'Europe Centrale et du Proche-Orient pour différents caractères dont certains sont sur l'épaule. Dans le cadre de cette étude, il est impossible de mettre de telles dissemblances en évidence sur l'extrémité proximale de l'humérus car l'échantillon néandertalien étudié est faible. Les particularités caractérisant les néandertaliens sont-elles dues à des capacités fonctionnelles spécifiques ou est-ce le reflet d'une dérive génétique sans rapport avec la fonction ? Le squelette post-crânien des néandertaliens dans son ensemble présente un certain nombre de différences avec celui de l'homme actuel. Elles ont été rapportées, à la fois, à des adaptations au froid, comme la réduction de la longueur des membres (Trinkaus, 1983 ; Churchill, 1998), à des capacités fonctionnelles particulières (Trinkaus, 1989 ; Vilmeur, 1994 ; Trinkaus et *al.*, 1991 ; Kunter et *al.*, 1992), et à l'isolat géographique des néandertaliens (Nara, 1994). Il est évident que la morphologie néandertalienne de l'extrémité proximale de l'humérus ne peut être que difficilement corrélée à l'adaptation au froid. Au contraire, elle représente soit une adaptation biomécanique, soit une dérive génétique sans relation avec la fonctionnalité. Selon Trinkaus (1989), la morphologie des membres supérieurs des néandertaliens est synapomorphique par rapport à celle des hommes modernes. En d'autres termes, cette morphologie serait restée stable sur plus de 2 ma d'évolution et n'aurait changé qu'avec l'avènement d'*Homo sapiens sapiens*. Il n'existe pratiquement pas de restes huméraux pour la période comprise entre les australopithèques et les néandertaliens et il est donc délicat de déterminer les caractères dérivés des archaïques sur cette partie du squelette. Cependant, la tête humérale de KNM-ER-1473 montre que la morphologie de type humain existe depuis longtemps. La morphologie particulière de la tête humérale néandertalienne ne serait donc pas une synapomorphie, mais plutôt une autapomorphie.

Churchill et *al.* (1990) attribue la morphologie particulière de la cavité glénoïdale de la scapula, associée à la surface articulaire importante de la tête humérale néandertalienne, à une plus grande efficacité des mouvements d'abduction et d'adduction. Au contraire, Nara (1994) estime que les différences observées sur le squelette des néandertaliens, et plus particulièrement sur celui de l'épaule, reflètent l'isolat géographique de ces derniers. Cette hypothèse est étayée par le fait que les populations néandertaliennes présentant le plus de caractères particuliers sont celles d'Europe Occidentale qui, lors des dernières avancées

glaciaires, se sont retrouvées pratiquement sans le moindre contact avec les autres populations humaines. Le plus probable est que la différenciation de ces deux morphologies humérales reflète une adaptation fonctionnelle qui a pu se fixer d'autant plus rapidement dans la population néandertalienne que celle-ci était petite et isolée.

D. LES HOMMES ANATOMIQUEMENTS MODERNES

L'ACP réalisée avec tous les primates de l'échantillon montre que les hommes modernes fossiles sont parfaitement compris dans le nuage de points définissant les *Hominoidea* et *Ateles* (Graphique VIII-1, p. 349 ; Graphique VIII-2, p. 349 ; Graphique VIII-3, p. 350).

L'ACP réalisée au sein de l'ensemble constitué par les *Hominoidea* et *Ateles* montre que Skhül est parfaitement compris dans le nuage de points des hommes modernes (Graphique VIII-11 ; Graphique VIII-12 Graphique VIII-13) lors de la projection dans le premier plan (axe 1 et 2). Au contraire, lors de la projection dans le plan formé par les axes 1 et 3, Skhül est en dehors des hommes modernes. Cela est dû en partie, à l'orientation quasi parallèle de l'empreinte de l'insertion du subscapulaire avec la diaphyse humérale. Cependant, les autres humérus fossiles humains de type moderne étudiés dans ce travail ne présentent pas une telle orientation. En effet, Combe Capelle, Cro-Magnon et Abri Pataud ne montrent pas de différences avec l'homme actuel pour ce caractère. L'humérus de Skhül IV étant détérioré, il est probable que cette orientation particulière soit le fait d'une déformation post-mortem. Les différences qui permettent de différencier Skhül des hommes modernes ne sont que des artefacts dûs à des destructions osseuses.

Cro-Magnon et Combe Capelle, mieux conservés que Skhül, présentent peu ou pas de différences avec l'homme actuel, ce qui explique qu'ils soient toujours associés à l'homme moderne dans les ACP. Le fait que les hommes du Paléolithique supérieur ne soient pas associés aux néandertaliens dans les ACP, mais bien aux hommes actuels, confirme la morphologie particulière de l'extrémité proximale des humérus des néandertaliens.

4. CONCLUSION

L'évolution a réalisé un grand nombre d'adaptations qui se traduisent par des morphologies très variées de l'extrémité proximale de l'humérus. L'étude, réalisée ici, est évidemment incomplète du fait du faible nombre de fossiles connus à ce jour sur cette partie du squelette. Analyser les extrémités proximales d'humérus d'*Homo habilis* et des hommes du Pléistocène Inférieur et Moyen serait très utile, afin de déterminer les caractères dérivés et hérités des humérus néandertaliens et d'hommes modernes.

La morphologie de l'extrémité proximale de l'humérus de l'homme moderne est propre à notre espèce. En effet, les néandertaliens et les australopithèques présentent une morphologie de l'extrémité proximale de l'humérus différente de celle de l'homme moderne. Les variables qui rapprochent la morphologie de l'extrémité proximale des humérus d'australopithèques de celle de l'homme moderne sont celles qui distinguent les néandertaliens de l'homme moderne (Voisin, 1999).

L'architecture humérale montre que les australopithèques possédaient un comportement arboricole important qui pourrait être associé à une « brachiation ». Ce mode locomoteur est évidemment différent de celui pratiqué par les gibbons, qui ont évolué vers une ultra-spécialisation. Les australopithèques devaient pratiquer la brachiation beaucoup plus lentement et sur des distances beaucoup plus courtes que les gibbons. Quoiqu'il en soit, ils devaient être capables de rester suspendus par un bras. Le développement de ce comportement brachiateur n'a été possible que grâce à l'évolution simultanée de la bipédie. Autrement dit, la brachiation des australopithèques ne correspond pas à une forme ancestrale de locomotion, mais plutôt à une adaptation d'un primate arboricole à la bipédie. En effet, cela permettait à ce nouveau primate de pouvoir se déplacer correctement sur le sol, entre deux arbres, tout en conservant une capacité arboricole importante. En effet, les remaniements squelettiques qu'impose la bipédie aux membres inférieurs les rendent incompatibles avec l'arboricolisme (Gebo, 1996). Seul le développement d'un mode de déplacement, où les membres supérieurs prennent un rôle prépondérant, permet de conserver alors un comportement arboricole.

Par l'extrémité proximale de son humérus, l'individu KNMER-1473 est morphologiquement très proche des hommes modernes et distinct des australopithèques

graciles, ce qui va dans le sens des travaux de Senut (1978, 1981). **KNMER-1473 montre que la morphologie humaine actuelle de l'extrémité proximale de l'humérus était présente il y a déjà plus de 2 ma.** Cette morphologie est associée à une perte de la fonction locomotrice des membres supérieurs au profit des membres inférieurs. Les morphologies de KNMER-1473 et des australopithèques montrent qu'à cette époque deux formes de bipédie coexistaient. **La morphologie de l'extrémité proximale de l'humérus permet de reconnaître un individu strictement bipède, d'un individu bipède arboricole.**

CHAPITRE IX : SCAPULAS FOSSILES

Les scapulas fossiles sont toujours très fragmentaires, ce qui limite leur étude statistiques. La grande majorité des structures sont absentes et il est alors impossible de réaliser des analyses multivariées. Nous nous limiterons donc, aux descriptions des variables existantes. Seules les scapulas droites de *Paracolobus chemeroni* et de Nariokotome (*Homo ergaster*) sont suffisamment complètes pour être intégrées dans des analyses multivariées. Nous étudierons d'abord les restes les plus récents, pour terminer par les plus anciens.

1. LES HOMMES MODERNES

Une seule scapula du Paléolithique Supérieur a été étudiée dans le cadre de ce travail : Combe Capelle gauche. Elle illustre le fait connu depuis longtemps que les scapulas des hommes du Paléolithique Supérieur sont semblables en tous points aux nôtres (Vallois, 1928). Il serait intéressant d'étudier les scapulas des premiers hommes anatomiquement modernes.

Tableau IX-1 : Comparaison des valeurs humaines modernes actuelles avec Combe Capelle.

Variable	Combe Capelle	Homme moderne		
		-2 δ	moyenne	+2 δ
angle a	132,0	124,1	133,9	143,7
angle h	69,0	66,5	81,9	97,4
angle i	44,0	45,9	72,5	99,0
angle j	47,0	14,5	51,8	89,1
angle k	15,8	3,9	20,4	36,8
angle l	138,5	135,7	146,4	157,0
angle m	54,0	46,6	58,0	69,4
Angle épine/EF	55,0	44,8	62,8	80,8
Angle i+j	91,0	78,9	121,0	163,1
indice 1	91,5	72,38	80,3	88,3
indice 8	70,9	70,1	83,6	97,1
indice 10	133,9	110,8	124,9	139,0
indice 11	37,9	28,1	34,9	41,8
indice 12	35,4	24,5	31,5	38,6
Type glénoïdien	=		=	

Les variables ayant été mesurées donnent des valeurs qui sont toutes comprises dans les intervalles caractéristiques de l'homme moderne (Tableau IX-1). Elles ne se rapprochent jamais des valeurs néandertaliennes. De plus, la structure scapulaire la plus caractéristique des néandertaliens, à savoir la position dorsale de la gouttière latérale, n'existe pas chez Combe Capelle. Cette gouttière est ventrale comme chez la très grande majorité des hommes modernes (voir partie sur les néandertaliens, ci-dessous).

2. LES NÉANDERTALIENS

A. LA CAVITÉ GLÉNOÏDALE

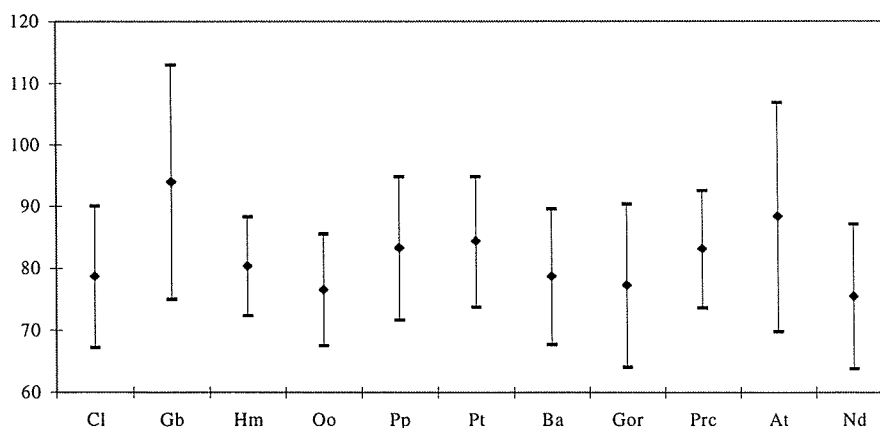
1) *Indice glénoïdien et type glénoïdien*

La moyenne néandertalienne de l'indice glénoïdien est la plus faible au sein des primates étudiés ici (Tableau IX-2 ; Graphique IX-1). La forte amplitude observée est due aux pièces incomplètes, telles que les scapulas droites de Kebara ou Shanidar 4 par exemple, dont toute la partie inférieure de la cavité glénoïdale manque. Seule la valeur de Néanderthal est très supérieure à toutes les autres. Est-ce dû à la nature du moulage ? Nous retrouvons donc l'étroitesse de la cavité glénoïdale de scapula néandertalienne décrite par de nombreux auteurs

Tableau IX-2 : Indice glénoïdien et type glénoïdien chez l'homme moderne et les néandertaliens.

	Indice glénoïdien			Type glénoïdien
	-2 δ	moyenne	+2 δ	
Neandertal	63,9	75,5	87,1	—
Homme moderne	72,38	80,3	88,3	—

(Boule, 1912 ; Churchill et *al.*, 1990 ; Heim, 1974, 1982 a ; Patte, 1955 ; Stewart, 1962 ; Vallois, 1946). Un recouvrement des valeurs de cet indice est observé entre les deux groupes humains.



Graphique IX-1 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de l'indice glénoïdien chez les néandertaliens et différents primates actuels.

Il est nécessaire de mettre en relation la morphologie particulière de la tête humérale néandertalienne (Chapitre VIII), aplatie médio-latéralement, avec celle de la cavité glénoïdale. En effet, la taille de la cavité glénoïdale est corrélée à la taille de la tête humérale (Churchill et *al.*, 1990 ; Sato et *al.*, 1994¹). Ainsi les morphologies particulières de la cavité glénoïdale et de la tête humérale néandertaliennes répondent aux mêmes causes. Sont-elles le reflet d'une fonction particulière de l'articulation gléno-humérale comme le pensent Churchill et *al.* (1990), ou est-ce la marque d'une dérive génétique ? L'interprétation de ce caractère est délicate et aucune explication satisfaisante n'a été avancée. La plus intéressante reste celle de Churchill et *al.* (1990), qui considèrent que l'étroitesse de la cavité glénoïdale est associée à de fortes contraintes de compression, essentiellement orientées dorso-ventralement. Cela traduirait des capacités de jet puissant.

Le type glénoïdien est de type \Rightarrow , exactement comme chez tous les *Hominoidea*. En d'autres termes, le tubercule supra-glénoïdien ne se projette pas au-dessus de la cavité glénoïdale.

2) Angles d'orientation de la cavité glénoïdale

L'angle axillo-glénoïdien n'a pu être mesuré que sur les scapulas de Kebara. Sur les autres, l'orientation de la cavité glénoïdale est estimée avec l'angle pilier-glénoïdien, qui a été mesuré sur toutes les pièces néandertaliennes, en dehors de Shanidar 4 et de Tabun C1. Chez Kebara, l'angle axillo-glénoïdien est très différent entre les côtés gauche et droit, mais il entre dans la moitié supérieure de l'intervalle de valeurs humaines modernes (Tableau IX-3).

Tableau IX-3 : Comparaison des angles axillo-glénoïdien et pilier-glénoïdien chez l'homme moderne et les néandertaliens. Les deux seules valeurs de l'angle axillo-glénoïdien déterminées chez les néandertaliens sont représentées.

	Angle axillo-glénoïdien			Angle pilier-glénoïdien		
	-2 δ	moyenne	+2 δ	-2 δ	moyenne	+2 δ
Neandertal		136 & 153		127,2	- 141,6 -	156,0
Homme moderne	124,1	- 133,9 -	143,7	135,7	- 146,4 -	157,0

¹L'étude de Sato et *al.* (1994) montre une disparité importante des corrélations entre ces deux structures anatomiques en fonction des groupes humains

Au contraire, l'angle pilier-glénoïdien² des néandertaliens montre une valeur moyenne légèrement plus faible que celle de l'homme moderne. Par ailleurs, les valeurs néandertaliennes sont pratiquement toutes comprises dans l'intervalle des valeurs de l'homme moderne (Tableau IX-3).

Dans le chapitre V, nous avons vu qu'il existe une corrélation relativement forte entre les angles axillo-glénoïdien et pilier-glénoïdien, ce qui permet de prendre ce dernier comme indicateur de l'orientation de la cavité glénoïdale.

La cavité glénoïdale néandertalienne est considérée classiquement comme étant moins orientée crânialement que celle de l'homme moderne (Heim, 1982 a ; Patte, 1955 ; Stewart, 1962 ; Vallois, 1946). Les valeurs de l'angle pilier-glénoïdien ne corroborent pas cette affirmation, et les deux valeurs de l'angle axillo-glénoïdien mesurées présentent un écart trop important pour être interprétées. Par ailleurs, les mesures classiques de l'angle axillo-glénoïdien sont faites en utilisant le bord latéral lorsque l'angle inférieur est absent. Or, la morphologie de ce bord est très variable, ce qui biaise les résultats (Larson, 1995 ; Stern *et al.*, 1983). La valeur de l'angle pilier-glénoïdien reflète donc plus exactement l'orientation de la cavité glénoïdale que l'angle axillo-glénoïdien chez les fossiles, bien qu'il soit moins précis comme nous l'avons vu au chapitre V. Il est alors plus exact de considérer l'orientation de la cavité glénoïdale néandertalienne comme identique à celle de l'homme moderne.

B . LES CARACTÉRISTIQUES DE L'INSERTION DU TRAPÈZE SUR LA SCAPULA

Le trapèze est caractérisé par trois variables : les angles spino-trapézien et trapézo-dentelé ainsi que par l'indice d'extension du trapèze. L'angle trapézo-dentelé n'a pu être mesuré sur aucune scapula néandertalienne.

L'angle spino-trapézien n'a pu être mesuré que sur Kebara gauche. Sa valeur de 12,5° l'inclut parfaitement dans les moyennes modernes. La scapula néandertalienne est, dans son ensemble, identique à celle de l'homme moderne (Patte, 1955). Il est donc hautement probable

²L'angle pilier-glénoïdien est l'angle entre la hauteur de la cavité glénoïdale et le pilier de la scapula.

que la moyenne et l'amplitude de variations de l'angle spino-trapézien entre les deux groupes humains soient proches, voire identiques. Ainsi, suite aux résultats du chapitre V, nous pouvons considérer que la fonction de la partie crâniale du trapèze, chez les néandertaliens, ne devait pas sensiblement différer de la nôtre.

Les deux valeurs de l'indice d'extension du trapèze ont été calculées sur Kebara. Les valeurs obtenues, de 75 et 75,4 pour la scapula droite et gauche respectivement, correspondent à la limite inférieure de l'intervalle de valeurs modernes. Cependant, le faible nombre d'individus permettant de déterminer cet indice rend impossible toute interprétation.

C. PROCESSUS CORACOÏDE

Seule les scapulas droite de Kebara et gauche de Tabun C1 présentent un processus coracoïde suffisamment complet pour que les angles décrivant son orientation puissent être mesurés.

1) *Angle gléno-coracoïde-p et p', angle gléno-coracoïde-3, angle coraco-scapulaire et angle coracoïde proximo-distal*

Les valeurs des angles gléno-coracoïde-p et gléno-coracoïde-3 chez Kebara et Tabun CI sont aux extrémités des intervalles modernes. Tabun C1 correspond à la limite inférieure et Kebara à la limite supérieure (Tableau IX-4).

Au contraire, les valeurs des angles gléno-coracoïde-p' et gléno-coracoïde-3 chez Tabun C1 et Kebara sont comprises dans la moitié supérieure de l'intervalle de variation de l'homme moderne (Tableau IX-4). Notons que ces deux derniers angles présentent une très grande amplitude chez l'homme moderne.

La valeur de l'angle coraco-scapulaire chez Kebara est identique à celle de l'homme moderne, alors que chez Tabun C1 la valeur de cet angle correspond à ce qui existe chez le gorille.

Tableau IX-4 : Orientation du processus coracoïde chez les néandertaliens et l'homme moderne.

	Neandertal		Homme moderne		
	Kebara	Tabun	-2 δ	moyenne	+2 δ
Angle h	95,0	67,0	66,5	81,9	97,4
Angle i	84,5	70,0	45,9	72,5	99,0
Angle j	61,0	25,0	14,5	51,8	89,1
Angle β	145,5	95,0	78,9	121,0	163,1
angle k	17,3	53,1	3,9	20,4	36,8

Chez les néandertaliens, l'orientation du processus coracoïde par rapport à la cavité glénoïdale est semblable à ce qui existe chez l'homme moderne. Le processus coracoïde est perpendiculaire au squelette axial, de sorte que l'orientation de la cavité glénoïdale est identique à celle de l'homme moderne. Cela confirme le résultat obtenu avec l'angle pilier-glénoïdien.

2) *Indice coracoïdien et indice de robustesse du processus coracoïde*

L'indice coracoïdien chez Tabun C1 et Kebara droite (les seuls où cet indice a pu être calculé), montre qu'il est parfaitement compris dans l'intervalle de variation modernes. La valeur de Tabun C1 (127,3) est très proche de la moyenne moderne (124,9), au contraire, la valeur de Kebara droite (113,8) correspond à la limite inférieure. Cependant, l'indice coracoïdien est sous-estimé chez cet individu car contrairement à Tabun C1, une partie importante du processus est manquante.

La robustesse maximale du processus coracoïde semble supérieure à celle de l'homme moderne. En effet, la valeur de Tabun C1 est de 45,7, et celle de Kebara est encore plus élevée (54,6), mais elle est surestimée car le processus n'est pas complet. Au contraire, la robustesse minimale est identique à celle de l'homme moderne, voire plus faible. En effet, la valeur de cet indice chez Kebara (33,3) est presque identique à celle de Tabun C1 (34,3), alors que le processus n'est pas complet. Il montre un amincissement en son milieu qui est plus marqué chez les néandertaliens que chez l'homme moderne.

Le processus coracoïde de Shanidar 1 est décrit comme étant gracile et particulièrement mince (Stewart, 1962). Cependant, les valeurs de longueur et de largeur données par cet auteur permettent de calculer un indice de robustesse de 37,5.

Malheureusement, il n'indique pas si la largeur du processus coracoïde qu'il a mesuré correspond à un maximum ou à un minimum. Quoiqu'il en soit, cette valeur de 37,5 est toujours comprise dans les valeurs supérieures des indices de robustesse maximum et minimum des intervalles de l'homme modernes.

Ainsi, il n'existe pas de différences majeures quant à la morphologie ou l'orientation du processus coracoïde de l'homme moderne et des néandertaliens. Tout au plus, ce processus est plus robuste, et l'amincissement central plus marqué chez les néandertaliens.

3) *L'épine de la scapula*

L'épine est caractérisée par quatre angles et deux indices. Parmi les angles, seuls l'angle épine-pilier et l'angle spino-glénoïdien sont présents sur une majorité de fossiles.

Tableau IX-5 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation des angles épine-pilier et spino-glénoïdien chez les néandertaliens et l'homme moderne.

	Angle épine-pilier			Angle spino-glénoïdien		
	-2 δ	moyenne	+2 δ	-2 δ	moyenne	+2 δ
Neandertal	35,7	52,3	68,9	43,4	56,2	69,0
Homme moderne	46,6	58,0	69,4	44,8	62,8	80,8

Les valeurs néandertaliennes de l'angle épine-pilier ne présentent pas de différences notables avec celles de l'homme moderne (Tableau IX-5 ; test-t), et correspondent aux valeurs les plus élevées au sein des primates modernes. L'épine des néandertaliens n'est donc pas orientée plus horizontalement que celle de l'homme moderne (Vandermeersch, 1991), contrairement à ce qui a été avancé (Heim, 1982 a ; Vandermeersch, 1981).

Les valeurs néandertaliennes de l'angle spino-glénoïdien sont incluses dans les valeurs de l'homme moderne en étant en moyenne plus faibles (Tableau IX-5).

Les valeurs des angles acromio-spinal et acromio-trapézoïdal de Kebara gauche (la seule scapula où ces angles ont pu être mesurés) sont respectivement 164,5 et 177,0, et elles sont toutes comprises dans la variation moderne.

Les indices épineux et longueur de l'épine, représentent respectivement la largeur et la projection de l'acromion au-dessus de la cavité glénoïdale. Les valeurs obtenues, qui n'ont pu

être déterminées que chez Tabun CI et la scapula gauche de Kebara, sont respectivement de 147,6 et 17,7, et sont parfaitement comprises dans l'intervalle de l'homme moderne.

Ainsi les capacités mécaniques du membre supérieur, notamment celles liées au deltoïde sont identiques chez les deux groupes humains.

Tableau IX-6 : Valeurs des indices hauteur acromiale (indice 9) et épineuse (indice 13) chez les néandertaliens

	indice 9	indice 13
Kebara droite	X	39,4
Kebara gauche	14,29	35,7
La Ferrassie I droite	X	33,2

les scapulas de Kebara droite et gauche ainsi que chez la Ferrassie I droite. Cet indice ne nécessite pas d'épine complète, puisque l'acromion tend à se recourber au-dessus de la cavité glénoïdale. Il est nécessaire que la fracture de l'épine ait lieu après le point d'inflexion de l'acromion.

Les valeurs néandertaliennes correspondent aux valeurs modernes minimales (Tableau IX-6). Ainsi l'épine des néandertaliens est moins saillante que celle de l'homme moderne.

Le type acromial, déterminé chez Tabun C1 et chez Shanidar 4, est de type II comme chez tous les hominoïdes (Figure IX-1).

4) *Indices scapulaire, rappfosse & infra-épineux*

Tableau IX-7 : Valeurs des indices scapulaire (indice 3), rappfosse (indice 4) et infra-épineux (indice 5) chez les néandertaliens et l'homme moderne. Chez l'homme moderne les valeurs représentent l'intervalle de variation de chacun de ces indices.

	Indice scapulaire			Indice rappfosse			Indice infra-épineux		
	-2δ	moyenne	+2δ	-2δ	moyenne	+2δ	-2δ	moyenne	+2δ
Kebara droite		61,2			28,8			126,9	
Kebara gauche		X			X			120,1	
Homme moderne	56,7	66,6	76,5	31,0	40,3	49,5	90,0	108,2	126,5

La hauteur de l'extrémité médiale de la facette articulaire acromiale (indice hauteur acromiale) n'a pu être calculée que chez Kebara gauche. La hauteur maximale de l'épine par rapport au plan du scapulum (indice hauteur épineuse) a pu, au contraire, être déterminée, sur

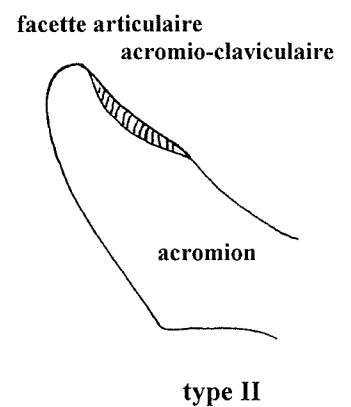


Figure IX-1 : Morphologie d'une facette articulaire de type II.

Ces indices n'ont pu être mesurés que chez Kebara (Tableau IX-7). L'indice rappfosse (28,8) est plus faible que chez l'homme moderne, en d'autres termes, la fosse infra-épineuse est proportionnellement plus développée. Est-ce dû à une diminution de la surface de la fosse supra-épineuse, ou au contraire à l'augmentation de la fosse infra-épineuse ?

L'indice scapulaire néandertalien est identique (61,2) à celui de l'homme moderne (Tableau IX-7), ce qui signifie que le rapport entre la hauteur et la longueur de la scapula est identique entre les deux groupes humains. Chez les néandertaliens l'indice infra-épineux présente des valeurs, qui se situent dans la moitié supérieure de l'intervalle des valeurs actuelles (Tableau IX-7).

Chez Kebara les valeurs de ces trois indices montrent, une augmentation de la surface de la fosse infra-épineuse par rapport à l'homme moderne. Ce résultat doit être généralisable à tous les néandertaliens car la valeur de l'indice rappfosse de Kebara est nettement plus faible que chez l'homme moderne. Ainsi l'augmentation de la surface de la fosse infra-épineuse chez les néandertaliens, serait caractéristique de ce groupe humain.

L'augmentation de la surface de la fosse infra-épineuse entraîne une élongation de ses bords latéral et vertébral. Doit-on considérer cette augmentation de surface comme étant essentiellement liée à une augmentation de l'action de l'infra-épineux (comme rotateur externe), ou plutôt à une augmentation de la longueur de l'insertion des muscles rhomboïde et grand dentelé ? Il est délicat de répondre à cette question. Nous avons vu en effet (Chapitre V), que les orangs-outans sont caractérisés par un accroissement important de la fosse infra-épineuse, mais que chez eux, le petit rond n'est pas sollicité lors des mouvements d'élévation du bras (Chapitre II. ; Tuttle et *al.*, 1978), et il est fort peu probable que l'infra-épineux seul contrebalance l'effet rotateur interne de tous les autres muscles. Ainsi, l'augmentation de la surface d'insertion de l'infra-épineux ne semble pas liée à une amplification de l'action de ce muscle, tout du moins en tant que rotateur externe. Cela pourrait alors remettre en cause l'interprétation de la gouttière axillaire dorsale chez les néandertaliens (voir plus bas). La morphologie générale de la scapula néandertalienne étant proche de la nôtre (Patte, 1955), il

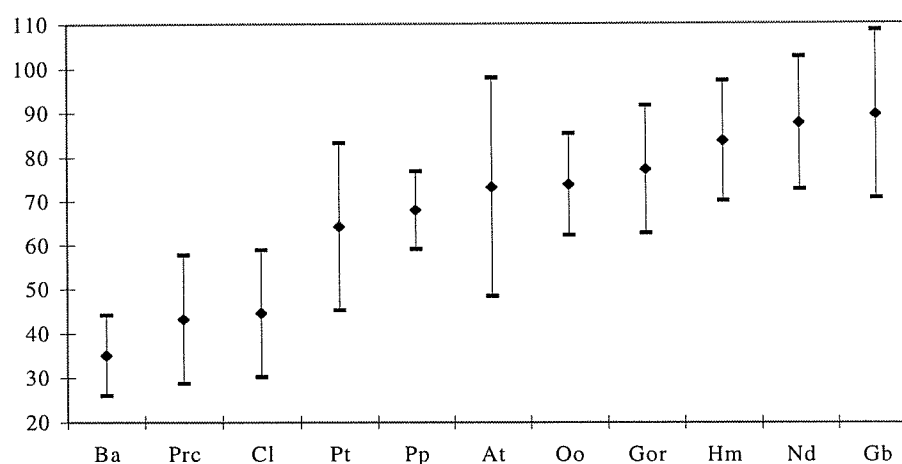
est évident que l'infra-épineux présente une action plus proche de celle qui existe chez l'homme moderne, que chez les orangs-outans, ce qui est confirmé par l'indice col-scapula.

Cette différence, comme beaucoup d'autres caractères néandertaliens, ne présente sans doute pas de spécificités fonctionnelles, mais n'est peut-être que le reflet de la dérive génétique.

5) Angles inférieur, supérieur, médial et latéral

Ces angles, mesurés uniquement sur Kebara droite, ont des valeurs comprises dans les intervalles de valeurs modernes. Ainsi, la morphologie générale de la scapula néandertalienne est identique à la nôtre, comme le faisait remarquer Patte (1955).

6) Indice col-scapula



Graphique IX-2 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de l'indice col-scapula chez les néandertaliens et différents primates actuels.

Il a été possible de déterminer l'indice col-scapula sur toutes les scapulas néandertaliennes, plus ou moins complètes, présentent dans l'échantillon sauf sur Shanidar 4. Chez les néandertaliens, l'indice col-scapula est proche de ce qui existe chez l'homme

Tableau IX-8 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de l'indice col-scapula chez les néandertaliens et l'homme moderne.

	-2δ	moyenne	+2δ
Néandertal	72,6	87,6	102,6
Homme moderne	70,1	83,6	97,1

moderne (Graphique IX-2 Tableau IX-8). Il tend à être légèrement plus élevé chez les premiers que chez les seconds. Le rôle de l'infra-épineux est identique entre ces deux groupes humains.

D. CONCLUSION ET REMARQUES SUR LES SCAPULAS NÉANDERTALIENNES

Il est délicat de différencier une scapula néandertalienne d'une scapula moderne, surtout si elle est fragmentaire. La scapula est pourtant, l'un des os post-crâniens qui permet de mieux caractériser les néandertaliens (Heim, 1974, 1982 a ; Vandermeersch, 1981). Selon ces auteurs, les différences portent essentiellement sur la structure du bord axillaire, l'orientation de l'épine de la scapula, l'indice de la cavité glénoïdale et l'angle axillo-glénoïdien. Cependant, nous avons vu que l'orientation de la cavité glénoïdale et de l'épine ne sont pas réellement distinctives. Le premier caractère, qui correspond à la position de la gouttière du bord latéral, peut présenter trois morphologies :

- ◆ Elle peut être située sur la face dorsale du bord latéral.
- ◆ Elle peut être située sur la face ventrale du bord latéral.
- ◆ Elle peut aussi se dédoubler en deux gouttières, l'une ventrale et l'autre dorsale.

Ces trois types de morphologie se retrouvent aussi bien chez les néandertaliens que chez les hommes modernes, mais dans des proportions différentes. Chez les néandertaliens c'est la disposition dorsale qui est nettement dominante, suivie par le dédoublement des deux gouttières. Au contraire, chez l'homme moderne, c'est le dernier type qui est nettement majoritaire et le premier qui est minoritaire (Boule, 1912 ; Fraipont, 1927 ; Heim, 1974, 1982 a ; Stewart, 1962 ; Trinkaus, 1977, 1983 ; Vandermeersch, 1981). Cependant, la disposition « néandertalienne » peut atteindre des fréquences élevées chez certaines populations actuelles, jusqu'à 20% des scapulas d'une population (Heim, 1982 a). L'échantillon moderne étudié dans ce travail comprend 0% de scapula présentant une gouttière dorsale, alors qu'il est de 83%³ chez les néandertaliens. Cette différence vis-à-vis des auteurs précédents, est tout simplement dû à la petite taille de notre échantillon.

La proposition de corréler cette morphologie particulière à une puissante musculature est déjà ancienne (Boule, 1912 ; Fraipont, 1927 ; Trinkaus, 1977), et semble être la plus probable. En effet, la gouttière dorsale est absente chez les jeunes néandertaliens et apparaît vers l'âge de trois, quatre ans (Heim, 1982 b ; Madre-Dupouy, 1991 ; Stewart, 1962).

³ Parmi les scapulas néandertaliennes étudiées, seule Krapina 127 présente une gouttière ventrale

La présence de la gouttière dorsale serait due à un développement important du muscle petit rond, qui aurait permis aux néandertaliens de réaliser des mouvements de supination plus amples que ne peut le faire l'homme moderne (Heim, 1982 a). Par ailleurs, le petit rond, en association avec l'infra-épineux⁴, contrebalance l'action des rotateurs médiaux de l'humérus, qui étaient très puissants lors de certains mouvements des membres supérieurs. Cependant, rien de tel n'a été avancé pour expliquer l'existence de ce caractère chez certains hommes modernes.

Nous avons vu que la fosse infra-épineuse tend à être plus développée chez les néandertaliens, mais que cela n'est pas nécessairement corrélé à une augmentation de la fonction de rotateur externe. De même, la morphologie particulière de la gouttière latérale chez les néandertaliens n'est pas toujours associée à une fonction de rotateur externe plus importante. D'autant plus que la position dorsale de la gouttière latérale diminuerait l'efficacité du subscapulaire en tant que rotateur médial, entraînant une disparition des faisceaux profonds (Heim, 1982 a). Dans ce cas, si la situation de cette gouttière dépend bien de l'insertion du petit rond, elle peut être due au développement de la fonction d'adduction de ce muscle. De même, la grande surface d'insertion de l'infra-épineux peut alors s'expliquer par une augmentation de sa puissance pour les mouvements d'abduction. Les néandertaliens devaient être capables de développer une plus grande force lors de l'élévation des membres supérieurs que l'homme moderne.

La gouttière latérale dorsale des néandertaliens se développe avec l'âge (Heim, 1982 b ; Madre-Dupouy, 1991 ; Stewart, 1962), mais sa fréquence chez les adultes varie en fonction de la géographie. Toutes les scapulas néandertaliennes d'Europe Occidentale présentent une gouttière dorsale (Nara, 1994). Au contraire, des scapulas possédant une double gouttière, voire une gouttière ventrale comme chez l'homme moderne, existent chez les populations néandertaliennes d'Europe Centrale et du Proche-Orient (Nara, 1994).

Les scapulas néandertaliennes présentent des particularités qui les distinguent nettement de celles des hommes modernes. L'interprétation fonctionnelle en est délicate et toujours sujette à discussion. Ainsi ces différences observées « dans la morphologie osseuse

⁴Il faut garder à l'esprit que l'infra-épineux et le petit rond sont les seuls muscles à réaliser la rotation latérale.

sont peut-être à mettre en rapport avec l'incontestable robustesse⁵ générale des Néandertaliens sans pour autant impliquer un fonctionnement différent de l'épaule » (Vandermeersch, 1991 ; p. 163).

3 . LES HOMMES DU PLÉISTOCÈNE

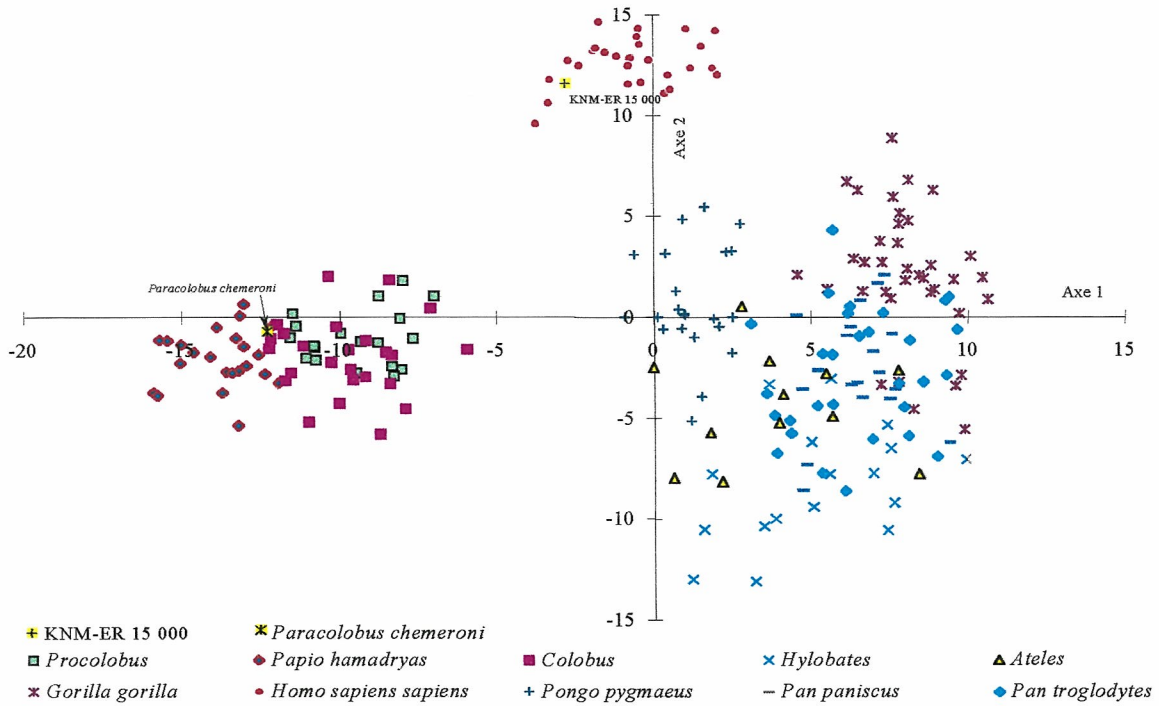
Seule la scapula droite de l'adolescent de Nariokotome (KNM-WT 15 000) a pu être étudiée. Complète, elle a été intégrée dans l'analyse multivariée réalisée pour l'étude des pièces modernes.

La scapula de cet individu est parfaitement intégrée au nuage de points des hommes modernes quels que soit les plans de projections choisis (Graphique IX-3, p. 401; Graphique IX-4, p. 401 ; Graphique IX-5, p. 402). La morphologie scapulaire de cet homme du Pléistocène Inférieur est identique à la nôtre.

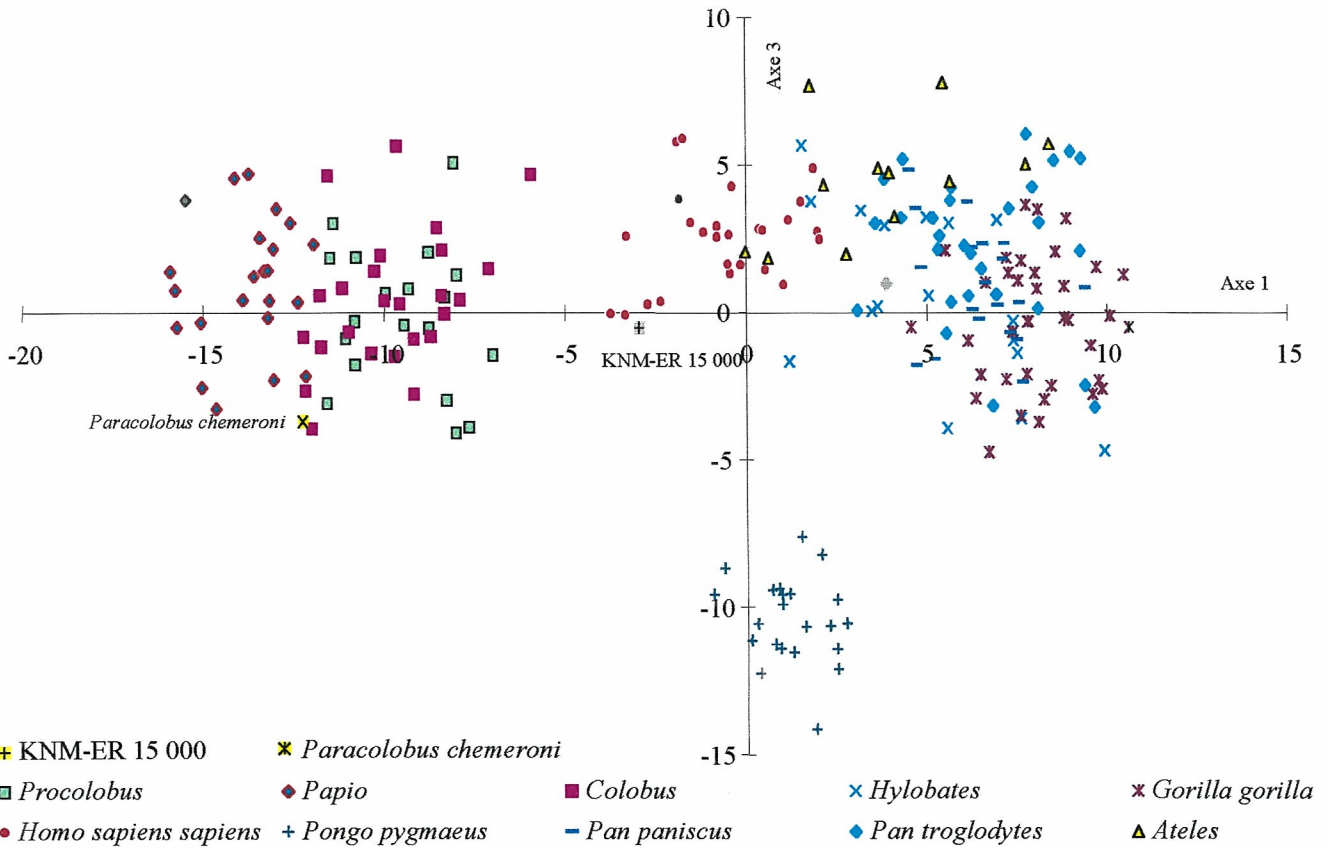
La morphologie de la scapula n'est donc pas affectée par l'émergence cervico-céphalique, contrairement à la clavicule. La morphologie de cette dernière dépend des fonctions de l'épaule, mais aussi de la base du crâne, alors que celle de la scapula dépend beaucoup plus de la fonction de l'épaule. Seule sa position par rapport au squelette axial est liée à la base du crâne. La ceinture scapulaire est faiblement dépendante, pour sa morphologie générale, de la base du crâne, contrairement à ce que certains auteurs ont affirmé (Sakka, 1985).

Certains caractères de cette scapula ne sont pas identiques à ce qui existe chez l'homme moderne, mais il ne faut pas oublier que cet individu est un adolescent. En d'autres termes, sa croissance n'était pas terminée lors de sa mort, et les cartilages de croissance ne sont pas conservés (Walker et *al.*, 1993). Cela biaise légèrement certains résultats et tend à les excentrer par rapport aux valeurs humaines modernes. Par ailleurs, de nombreuses particularités crâniennes des hommes du Pléistocène Inférieur et Moyen sont la conséquence du développement important des tables compactes qui caractérisent ce groupe (Hublin, 1989). Certaines différences scapulaires sont peut-être le fait du même phénomène.

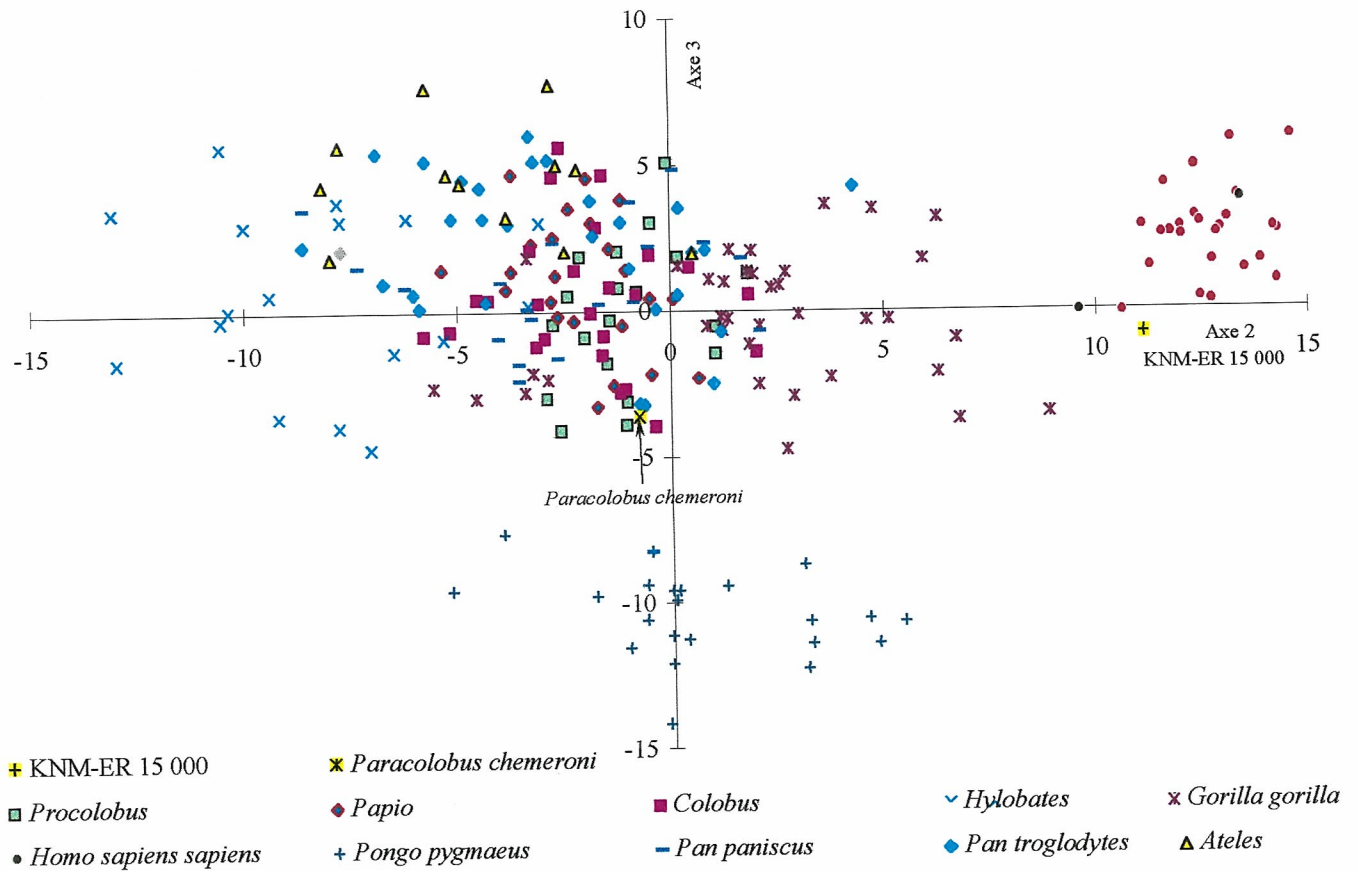
⁵Le bord latéral, au niveau du tubercule infraglénoïdal est plus robuste chez l'homme moderne (actuel et du Paléolithique Supérieur) que chez les néandertaliens (Nara, 1994).



Graphique IX-3 : ACP permettant de positionner l'*Homo ergaster* (KNMER 15 000) et *Paracolobus chemeroni* (KNMBC 3H), projection sur les axes 1 et 2.



Graphique IX-4 : ACP permettant de positionner l'*Homo ergaster* (KNMER 15 000) et *Paracolobus chemeroni* (KNMBC 3H), projection sur les axes 1 et 3.



Graphique IX-5 : ACP permettant de positionner l'*Homo ergaster* (KNM-WT 15 000) et *Paracolobus chemeroni* (KNMBC 3H), projection sur les axes 2 et 3.

La structure scapulaire de KNM-WT 15000 présentant le plus de différences avec l'homme moderne est le processus coracoïde (Tableau IX-9).

Les valeurs de l'indice coracoïdien et des indices de robustesse de cet individu fossile, en regard des valeurs humaines modernes, s'interprètent par l'absence de cartilage de conjugaison.

L'indice coracoïdien de l'adolescent Nariokotome se situe à la limite inférieure de l'intervalle de variation de l'homme moderne (Tableau IX-9). Cette valeur est sous-estimée car la longueur totale du processus coracoïde est mesurée sans le cartilage de croissance qui est normalement localisé à l'extrémité distale du processus. Ce processus devait avoir une longueur comprise dans l'intervalle de l'homme actuel.

Tableau IX-9 : Caractéristiques du processus coracoïde de KNM-WT 15 000, et comparaison avec l'homme moderne

	KNM-WT 15 000	Homme moderne		
		-2 δ	moyenne	+2 δ
indice 10	110,7	110,8	124,9	139,0
indice 11	45,2	28,1	34,9	41,8
indice 12	25,8	24,5	31,5	38,6
angle h	59,5	66,5	81,9	97,4
angle I	38,0	45,9	72,5	99,0
angle j	39,0	14,5	51,8	89,1
angle k	17,9	3,9	20,4	36,8
angle i + j	77,0	78,9	121,0	163,1

Pour les mêmes raisons, la robustesse coracoïdienne maximale de KNM-WT 15000 est surestimée et devait présenter une valeur moindre. Au contraire, l'indice de robustesse minimale présente une valeur nettement inférieure à celle de l'homme moderne, bien que sa longueur totale soit sous-estimée. En d'autres termes, sur ce fossile, l'indice de robustesse minimale devait présenter une valeur inférieure à la valeur calculée. Chez cet individu, l'amincissement central est très important, ce qui peut être dû à un phénomène de croissance. Il serait intéressant d'étudier chez l'homme actuel le devenir de ces indices de robustesse au cours de l'ontogénèse post-natale. Cet amincissement ne peut pas être dû à des phénomènes d'altération / érosion car le processus coracoïde de KNM-WT 15000 ne présente aucune trace de ce type. Par ailleurs, Walker et *al.* (1993) ne portent guère d'attention à ce processus estimant qu'il ne présente pas de traits particuliers, anatomiques ou taphonomiques. Ainsi, cet individu présente alors un amincissement du processus coracoïde très prononcé, proche des néandertaliens. La morphologie moderne du processus coracoïde serait spécifique de notre espèce.

En dehors de l'angle coracoïde proximo-distal, tous les angles décrivant l'orientation du processus coracoïde chez KNM-WT 15000 présentent des valeurs qui sont en dehors des variations humaines modernes (Tableau IX-9). Les valeurs particulières de ces angles contrastent avec les autres structures scapulaires qui ont un aspect très moderne. L'orientation singulière du processus coracoïde par rapport à la scapula chez KNM-WT 15000 est due à deux facteurs :

- ◆ Cette scapula a été découverte en plusieurs fragments (Walker et *al.*, 1993), et le remontage peut présenter certains défauts. La fragmentation de cet os est due aux aléas post-

mortem subis par le squelette ainsi qu'à la perte des cartilages de conjugaison unissant les différentes parties de la scapula.

- ◆ La disparition des cartilages de croissance peut entraîner un changement d'orientation du processus coracoïde.

La différence majeure entre la scapula de Nariokotome et de l'homme moderne est la différence de concavité du bord latéral. Ce bord est concave en dehors (Figure IX-2). Chez l'homme moderne la concavité est localisée au niveau de l'apophyse des ronds (Figure IX-1), alors que chez KNM-WT 15000 elle affecte tout le bord latéral (Walker et *al.*, 1993). Chez l'homme moderne, cette concavité est due au développement de l'apophyse des ronds (Vallois, 1932). Cette différence reflète-elle des contraintes musculaires particulières chez KNM-WT 15000 ?

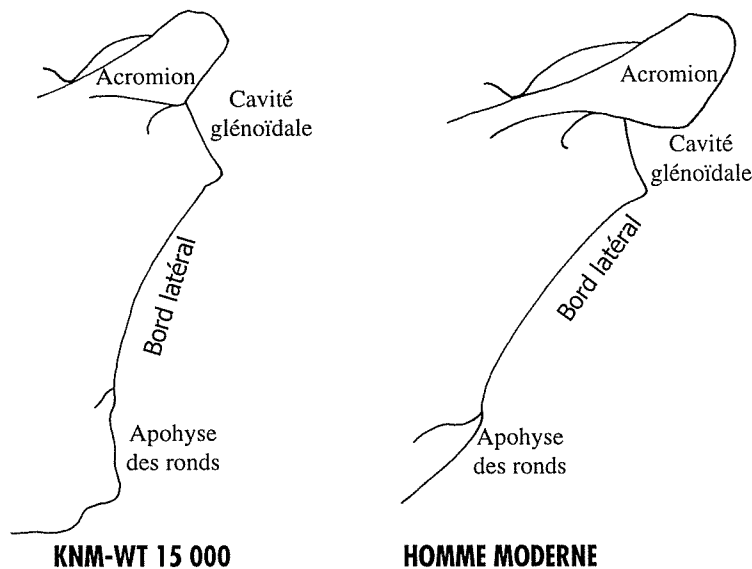


Figure IX-2 : Morphologie du bord latéral chez KNM-WT 15 000 et l'homme moderne.

Les différences observées entre l'homme moderne et KNM-WT 15 000 sont mineures ; elles sont plus les conséquences de phénomènes post-mortem, telle que la disparition des cartilages de conjugaison, que d'une croissance particulière.

La scapula de Nariokotome, et certainement les scapulas des hommes du Pléistocène Inférieur et Moyen en général, est donc quasiment identique aux nôtres. Les mouvements des membres supérieurs sont donc potentiellement semblables à ceux de l'homme moderne. Cela

est confirmé par l'étude des clavicules des hommes du Pléistocène Inférieur et Moyen (Chapitre VII). Par ailleurs, la gouttière d'insertion du petit rond est ventrale, comme chez l'homme moderne et non dorsale (Walker et al., 1993). La morphologie particulière de cette gouttière chez les néandertaliens serait alors un caractère dérivé.

4. AUSTRALOPITHECUS

Il existe peu de restes scapulaires d'australopithèques. Ici, seule la scapula de Lucy (AL-288-1L) a pu être étudiée.

Tableau IX-10 : Variables déterminées sur la scapula d'*Australopithecus afarensis* : AL-288-1L (Lucy). Comparaison avec les valeurs humaines modernes

	AL-288-1L	Homme moderne		
		-2 δ	moyenne	+2 δ
angle pilier-glénoïdien	132	135,7	146,4	157,0
angle épine-pilier	41	46,6	58,0	69,4
type glénoïdien	-	-	-	-
indice glénoïdien	78,3	72,4	80,3	88,3
indice col-scapula	73,7	70,1	83,6	97,1

A. LA CAVITÉ GLÉNOÏDALE

L'angle pilier-glénoïdien traduit l'orientation de la cavité glénoïdale. La valeur trouvée chez AL-288-1L est faible, en dehors des variations de l'homme moderne. De 132°, elle⁷ de se rapproche des valeurs de *Pan troglodytes*⁸, *Ateles* et *Gorilla gorilla*. Par ailleurs, ce résultat

est confirmé par les travaux de différents auteurs (Oxnard, 1968 a; Vallois, 1976 ; Vbra, 1979), bien qu'ils aient utilisé d'autres angles pour estimer l'orientation de la cavité glénoïdale.

Tableau IX-11 : Valeurs de l'indice glénoïdien chez Lucy et Sts7, en fonction des auteurs.

Spécimens	Indice glénoïdien
AL-288-1L (Lucy)	
- Senut (1981)	67,5
- mesure personnelle	78,3
Sts 7	
- Broom et al. (1950) ⁶	60,6
- Robinson (1972)	51,4
- Vallois (1976)	60,6
- Vbra (1979)	55,0
- Senut (1981)	58,5

La cavité glénoïdale est de type = comme chez tous les *Hominoidea*. Autrement dit, le tubercule supra-glénoïdal ne se projette pas au-dessus de la cavité glénoïdale chez AL-288-1L.

⁶ La valeur de l'indice est calculée d'après les valeurs de hauteur et de largeur données par Broom (1950)

⁷ La valeur mesurée par Stern et al. (1983) est de 130°.

⁸ Mais au-dessus des valeurs de *Pan paniscus*. La cavité glénoïdale de Lucy est donc orientée moins crânialement que chez ces derniers.

L'indice glénoïdien, qui décrit la morphologie de la cavité glénoïdale, présente chez AL-288-1L une valeur qui peut être associée à n'importe quelle espèce de primates. Cette valeur est supérieure à celles calculées par de nombreux auteurs (Tableau IX-11). Les mesures effectuées sur Sts7 sont aussi plus faibles que chez l'homme moderne (Tableau IX-11). Ces petites valeurs de l'indice glénoïdien reflètent une cavité glénoïdale plus étroite chez les australopithèques que chez l'homme moderne (Vallois, 1976).

La morphologie de la cavité glénoïdale, et surtout son orientation, chez les formes graciles d'australopithèques sont caractéristiques des espèces arboricoles se déplaçant essentiellement par suspension.

B . ÉPINE ET FOSSE INFRA-ÉPINEUSE

La valeur de l'angle épine-pilier est particulière, car elle peut être associée à pratiquement tous les primates étudiés ici, en dehors de *Hylobates*, *Homo sapiens sapiens*, *Pan paniscus* et *Ateles*. La valeur de cet angle ne correspond pas à ce qui est observé ni chez les primates actuels les plus brachiateurs, ni chez le seul primate strictement bipède (Tableau IX-10). Au contraire, elle concorde parfaitement avec des primates présentant un répertoire locomoteur plus diversifié comme les chimpanzés communs et les gorilles.

La fosse infra-épineuse est bien développée au col de la scapula, et chez AL-288-1L la valeur de l'indice col-scapula entre dans les intervalles de valeurs des *Hominoidea* actuels.

Malgré son aspect très fragmentaire, la scapula de AL-288-1L montre des caractères en relations avec la locomotion arboricole suspendue, ce qui rejoint les observations faites sur l'humérus (Chapitre VIII). Ces caractères ne sont pas aussi fortement exprimés chez AL-288-1L que chez les gibbons ou les atèles, mais sont nets. Par ailleurs la scapula de Sts7 a été décrite comme présentant des adaptations à la locomotion suspendue, voire même à la brachiation (Oxnard, 1968 a).

Parmi les australopithèques seul le processus coracoïde de la scapula de Sts 7 est conservé. Son orientation par rapport à la scapula est identique à celle des grands singes (Ciochon et al. 1976 ; Senut, 1981). Le processus coracoïde est relativement court et robuste (Senut, 1981), et ses proportions sont proches de celles de *Pongo* (Broom, 1950 ; Vbra, 1979). Ainsi, son orientation et sa taille sont adaptées à une locomotion arboricole suspendue, à

brachiation occasionnelle. Cependant, sa morphologie est particulière car la partie proximale n'est pas rectiligne, comme chez tous les autres primates, mais courbe (Ciochon et *al.* 1976 ; Senut, 1981). « En vue latérale, elle s'incurve beaucoup plus médialement que chez l'homme actuel et elle tend à se recourber parallèlement au grand axe de la cavité glénoïde » (Senut, 1981 ; p 37). Cette morphologie unique au sein des hominoïdes reflète, en partie, la particularité locomotrice des australopithèques, à la fois arboricoles et bipèdes.

L'arboricolisme des australopithèques est connu depuis longtemps mais est toujours sujet à discussion (Bacon, 1994 b ; Coppens, 1983 ; Gebo, 1996 ; Hartwig-Scherer et *al.*, 1991 ; McHenry, 1998 ; Oxnard, 1968 a ; Stern et *al.*, 1983 ; Susman et *al.*, 1984 ; Vbra, 1979). Les discussions portent essentiellement sur les proportions des déplacements arboricoles par rapport aux déplacements bipèdes. **Les résultats scapulaires présentés ici, associés à ceux sur l'humérus (Chapitre VIII), montrent que les australopithèques :**

- ◆ **Etaient très inféodés au milieu arboré.**
- ◆ **Présentaient des capacités à réaliser une certaine brachiation.**

Cependant, il faut garder présent à l'esprit que la potentialité physique de réaliser des mouvements donnés n'entraîne pas nécessairement leur utilisation de manière usuelle. En effet, les formes graciles d'*Australopithecus* présentent des caractères adaptés à la locomotion arboricole, essentiellement localisés dans les membres supérieurs et plus particulièrement au niveau de l'épaule. Au contraire, les membres inférieurs présentent l'essentiel des caractères liés à la bipédie (Gebo, 1996 ; Marshall, 1997 ; Stern et *al.*, 1983). Les australopithèques étant devenus bipèdes, les transformations nécessaires ont d'abord affecté les membres inférieurs avant les supérieurs qui se seraient transformés plus lentement. Ainsi les caractères arboricoles se seraient « conservés » plus longtemps sur les membres supérieurs, mais cela ne signifie pas pour autant qu'ils étaient utilisés dans ce but aussi souvent que ceux des grands singes par exemple (Gebo, 1996).

5 . PARACLOBUS CHEMERONI

Paracolobus chemeroni présente une scapula complète et faiblement endommagée. Ainsi, toutes les variables ont pu être déterminées, même si certaines ont dû être légèrement estimées. Cette pièce a alors été intégrée dans les ACP contenant les scapulas actuelles.

Lors des ACP, la scapula KNM-BC 3H, est associée au nuage de points des primates quadrupèdes, à la limite du groupe constitué par les colobes et les procolobes et du groupe des babouins (Graphique IX-3 ; Graphique IX-4 ; Graphique IX-5 ; p. 401 & 401). Les résultats de l'ACP, réalisée uniquement avec les primates quadrupèdes, sont plus délicats à interpréter. En effet, toutes les projections faites dans des plans définis avec l'axe 1 différencient nettement les colobes et procolobes des babouins. La scapula de *Paracolobus* est alors disposée entre ces deux nuages. L'axe 1 représente les variables décrivant essentiellement la morphologie générale de la scapula (Chapitre V). Les dissemblances entre les groupes peuvent alors s'interpréter comme un reflet de la proportion des déplacements arboricoles (Chapitre V). La scapula de *Paracolobus chemeroni* présente donc une morphologie intermédiaire entre celles des primates quadrupèdes arboricoles et celles des primates quadrupèdes terrestres. Cette espèce présente donc une locomotion quadrupède, moins arboricole que les colobes et procolobes actuels, mais cependant plus que les babouins. Cela va dans le sens des interprétations actuelles (Birchette, 1982 ; Larson, 1995). Le squelette post-crânien des *Paracolobus* est décrit comme étant très proche de celui des colobes actuels, avec cependant quelques caractères intermédiaires entre les *Colobinae* et les *Cercopithecidae* essentiellement terrestres (Leakey, 1969, 1982). Le critère de diagnose majeur entre les *Colobinae* actuels et les espèces de *Paracolobus* est la différence de taille, qui est grande dans le genre *Paracolobus* (Leakey, 1969).

Les résultats de notre étude montrent que la scapula de *Paracolobus chemeroni* est nettement différente de celle des colobes actuels. En outre, au sein des colobes, la scapula de *Paracolobus chemeroni* est plus proche de celle de *Procolobus* que de celle de *Colobus*. Le nuage de points caractérisant les scapulas de ces derniers est excentré par rapport à celui de *Procolobus* (Chapitre V).

6 . **PLIOPITHECUS VINDOBONENSIS**

Cette pièce n'est malheureusement pas en aussi bon état que l'humérus. Les variables déterminées, ainsi que leur valeurs, sont regroupées dans le tableau ci-dessous (Tableau IX-12).

Tableau IX-12: Variables déterminées sur la scapula de *Pliopithecus vindobonensis* (individu II).

	Angle l	angle m	type gléno	angle épine	indice 1	indice 6	indice 8
<i>P. vindobonensis</i>	122,5	25,5	+	75,0	71,9	142,9	70,0

A . LA CAVITÉ GLÉNOÏDALE

La valeur de l'indice glénoïdien correspond pratiquement à celles de tous les primates actuels étudiés dans ce travail, en dehors des gibbons. Cependant, cette valeur de 71,9 correspond à la limite inférieure de l'intervalle de valeurs des grands singes et de l'homme. Elle est plus proche de primates quadrupèdes arboricoles comme les colobes ou encore des atèles.

L'angle pilier-glénoïdien présente une valeur très proche de la moyenne des grands singes africains, notamment des chimpanzés communs, et des atèles. Cette valeur n'entre pas dans l'intervalle des valeurs des babouins et correspond à la limite inférieure chez les colobes et les procolobes. La cavité glénoïdale est donc orientée crânialement chez *Pliopithecus vindobonensis*. Cette orientation est parfaitement adaptée à la fois à une locomotion suspendue et à une locomotion quadrupède.

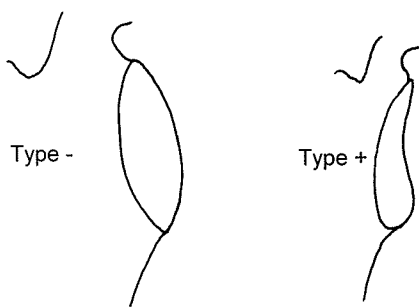


Figure IX-3 : Morphologie des cavités glénoïdales de type - et de type +.

Le type glénoïdien est +. Autrement dit, le tubercule supra-glénoïdal est projeté en avant, au-dessus de la cavité glénoïdale, ce qui est caractéristique des primates quadrupèdes (Figure IX-3). Cependant, nous avons vu (Chapitre V), que chez certains atèles cette structure est bien développée. Le petit nombre de pièces attribuées à *Pliopithecus vindobonensis* interdit d'appréhender la fréquence de la morphologie de type +.

Par ailleurs, la cavité glénoïdale est décrite comme étant ovale et ressemblant à celles des prosimiens et de certains platyrrhiniens par Zapfe (1958). Quoi qu'il en soit, cette espèce pratiquait encore fréquemment la locomotion quadrupède comme le font encore aujourd'hui les atèles. Cela va dans le sens des résultats obtenus sur l'humérus (Chapitre VIII).

B . L'ÉPINE

L'angle épine-pilier chez *Pliopithecus vindobonensis* est très fermé, et entre dans les variations des gibbons, des chimpanzés, et des atèles. Cependant, elle correspond à la limite inférieure des trois dernières espèces, alors qu'elle est très proche de la moyenne des gibbons qui est de 27,6°. Larson (1995) donne une valeur plus élevée pour cet angle chez *Pliopithecus*

vindobonensis, qui correspond aux valeurs mesurées chez les grands singes africains⁹. En outre, le fossile ne présente qu'une très faible partie de l'épine, ce qui limite la précision des mesures.

Il est difficile d'interpréter les valeurs prises par l'angle épine-pilier dans chaque espèce (Chapitre V). Cependant, ce sont les espèces les plus brachiatrices qui présentent les angles les plus aigus. L'angle épine-pilier chez *Pliopithecus vindobonensis* montre que la proportion de brachiation chez ce primate devait être importante. Elle était cependant moins développée que chez les gibbons comme en témoignent l'angle pilier-glénoïdien et surtout la morphologie générale de l'humérus de cette espèce (Chapitre VIII).

L'angle spino-glénoïdien est très élevée, ce qui indique une orientation très crâniale de l'épine, et correspond aux valeurs moyennes des gibbons, des atèles et des gorilles. Mais cet angle possède une très forte amplitude chez tous les primates et il est délicat d'en tirer une quelconque interprétation.

L'indice col-scapula traduit la hauteur de la fosse infra-épineuse au col de la scapula. Très élevé (70,0) chez *Pliopithecus vindobonensis*, il rentre dans les variations des *Hominoidea* et des *Atelinae*, et correspond à la limite inférieure de l'homme moderne et des gibbons. L'extension de la fosse infra-épineuse au col de la scapula est associée au développement de la locomotion suspendue. Ce trait montre sans le moindre doute les capacités de cette espèce au déplacement suspendu. Ce même indice, calculé par Larson (1995), est beaucoup plus faible, proche de *Paracolobus chemeroni*. La valeur déterminée par cet auteur rapproche *Pliopithecus vindobonensis* des primates quadrupèdes arboricoles.

La morphologie de la scapula de *Pliopithecus vindobonensis* comprend une mosaïque de caractères, à la fois adaptés à la brachiation et à la quadrupédie arboricole. Les caractères brachiateurs sont proches de ceux des atèles, des grands singes africains, voire des gibbons. Ainsi, *Pliopithecus vindobonensis* devait pratiquer, en dehors de la quadrupédie, une brachiation occasionnelle, mais efficace. L'absence de la « cinquième main », caractéristique

⁹Les valeurs de l'angle épine-pilier sont systématiquement plus élevées dans les travaux de Larson que dans les miens. Cependant les écarts inter et intra groupe restent proches.

des *Atelinae*, a dû transformer de manière plus radicale certains caractères afin que la suspension puisse se réaliser sans encombre.

La locomotion suspendue, tel que le pratiquait *Pliopithecus vindobonensis*, était particulière et n'existe plus dans la nature actuelle. Mais elle était déjà plus spécialisée que la locomotion des colobes actuels. Ces derniers sont en effet des quadrupèdes arboricoles, même s'ils sont capables de se rattraper aux branches uniquement par leurs membres supérieurs (Asthon et *al.*, 1964). Une locomotion suspendue nécessite une scapula dorsale, tandis qu'une locomotion quadrupède veut qu'elle soit latérale. Tout comme les atèles, la scapula de *Pliopithecus vindobonensis* devait pivoter autour du thorax, en fonction du mode locomoteur utilisé. Le thorax devait donc être légèrement plus profond que large, comme chez *Ateles*. Larson (1995), au contraire, considère que *Pliopithecus vindobonensis* était très quadrupède, et qu'il ne se suspendait qu'occasionnellement par les membres supérieurs, un peu à la manière des colobes actuels.

La pratique de la locomotion quadrupède, associée à une locomotion suspendue, nécessite une morphologie particulière, présentant à la fois des caractères liés à ces deux modes de déplacements. Ainsi, chez cet individu, et par extension dans son espèce, l'association des caractères déjà très engagés vers la brachiation et des caractères nettement quadrupèdes, trouve ici une interprétation : *Pliopithecus vindobonensis* était à la fois quadrupède et suspenseur, un peu à la manière des atèles actuels. Cependant, *Pliopithecus vindobonensis* devait être beaucoup plus quadrupède qu'*Ateles* comme le montre sa morphologie humérale (Chapitre VIII). **Comme *Ateles*, *Pliopithecus vindobonensis* était capable de changer l'architecture de son épaule, c'est-à-dire que sa scapula se mettait en position latérale ou dorsale selon le mode locomoteur choisi. Mais au repos, la scapula est dorsale chez *Ateles* et est au contraire latérale chez *Pliopithecus vindobonensis*.**

CONCLUSION

CONCLUSION

CONCLUSION

CONCLUSION

L'épaule est une structure anatomique importante qui a joué un rôle essentiel dans l'histoire des hominidés. En effet, elle est le premier maillon de la chaîne articulaire que constitue le membre supérieur. Ainsi, les capacités arboricoles (grimper, brachiation, etc), de manipulation, de jet et / ou de transport d'objets dépendent directement de l'épaule et de sa constitution. En d'autres termes, l'anatomie de l'épaule permet de retrouver chez un hominidé s'il était déjà engagé dans la voie de l'homínisation, ou dans une voie plus arboricole.

L'épaule est un ensemble articulaire complexe, constitué de trois os et d'une vingtaine de muscles. Cet ensemble permet la réalisation d'un grand nombre de mouvements, et le plus souvent de forte amplitude. Par ailleurs, la morphologie des surfaces articulaires ne permettent qu'une faible congruence entre deux structures osseuses. Il est donc délicat, mais pas impossible, à partir de simples restes osseux de retrouver les caractéristiques fonctionnelles et architecturales de l'épaule qui sont indispensables pour comprendre correctement l'histoire des hominidés et leurs interactions avec le milieu extérieur.

L'épaule forme un tout, et curieusement les différentes structures, tout au moins osseuses, n'ont pas toutes été étudiées avec la même attention. Autant la scapula actuelle et fossile ont fait l'objet de nombreux travaux, autant la clavicule est restée le plus souvent ignorée.

Le travail présenté ici tente d'apporter des résultats sur les fonctions possibles de l'épaule, sur son architecture, par l'intermédiaire de l'étude des différentes pièces squelettiques qui la composent. Une attention particulière a été conacrée à la clavicule et à sa morphologie. Les restes fossiles constituant l'épaule sont le plus souvent fragmentaires et pratiquement jamais en connexion ; ce travail a porté sur des épaules désarticulées de primates adultes actuels. Les résultats ont ensuite été appliqués aux fossiles.

L'analyse de l'épaule actuelle

Les épaules de primates modernes se décomposent en deux ensembles :

- ◆ Les épaules à scapulas latérales
- ◆ Les épaules à scapulas dorsales

Les primates à scapulas latérales (babouins, colobes & procolobes) montrent une homogénéité quant à la structure de leur épaule contrairement aux primates à scapulas dorsales (hominidés et atèles). Chez ces derniers trois types d'épaules se distinguent :

- ◆ Les épaules humaines
- ◆ Les épaules d'orangs-outans
- ◆ Les épaules des grands singes africains, des gibbons et des atèles.

Certains primates montrent une épaule à géométrie variable. En effet, les atèles présentent une scapula dorsale pour les déplacements suspendus et le repos. Cette scapula prend une position latérale lors des déplacements quadrupèdes.

Peu de relations existent entre les trois os de l'épaule, ce qui a pour conséquence une liberté évolutive importante pour chacun d'eux. En effet, chacun peut s'adapter pour être le plus efficace possible. La plupart des ensembles constitués de plusieurs os présentent des relations importantes entre eux, comme dans le cas du pied. Le petit nombre de liens qui existent entre les trois os de l'épaule est dû à deux facteurs :

- ◆ La laxité importante des différentes articulations qui constituent l'épaule.
- ◆ Le rôle d'armature pour l'insertion des muscles, notamment pour la scapula.

La fonction d'armature implique que la morphologie des structures osseuses va dépendre des insertions et de l'orientation des fibres musculaires. Cela est très net pour la scapula car elle ne sert qu'à l'insertion de muscles indispensables dans les mouvements des membres supérieurs.

Au cours de ce travail, différentes hypothèses ont été émises quant au rapport entre la forme et la fonction. Des études électromyographiques et anatomiques permettraient d'affirmer ou d'infirmier ces hypothèses.

Parmi ces hypothèses, deux sont particulièrement importantes pour appréhender les pièces fossiles :

- ◆ Le développement de la courbure interne de la clavicule et l'association de l'extension, soit du faisceau claviculaire du grand pectoral, soit du faisceau claviculaire du deltoïde.
- ◆ La hauteur de l'insertion deltoïdienne sur la diaphyse humérale en fonction de l'importance de l'action du deltoïde et du brachial antérieur.

Epaule fossile

Architecture à scapula dorsale

Seules les différences avec les épaules d'hommes modernes sont mentionnées ici.

Les néandertaliens

Tableau Conclusion-1 : Tableau récapitulatif des caractéristiques fonctionnelles et architecturales de l'épaule des néandertaliens.

	Caractères liés à l'architecture	Caractères liés à la fonction
Clavicule	Double courbure claviculaire en vue postérieure Très grande longueur claviculaire	
Humérus		Humérus court Tête humérale écrasée médio-latéralement Position basse des tubercules majeur et mineur
Scapula	Scapula haute par rapport au squelette axial	Cavité glénoïdale étroite Gouttière axillaire dorsale

L'épaule néandertalienne présente de nombreuses de différences avec l'épaule humaine actuelle, alors que ces deux groupes sont très proches d'un point de vue phylogénie. Ce rapprochement est tel qu'on discute toujours le niveau taxonomique auquel il faut rapporter ces deux groupes humains (humains, espèces, sous-espèces).

Caractères liés à l'architecture de l'épaule

L'étude du complexe de l'épaule a permis de dégager un résultat important concernant la morphologie générale des néandertaliens. Les épaules de ces derniers devaient être plus hautes que celles de l'homme moderne avec pour conséquence un cou court et massif. La réduction de la longueur du cou, chez les néandertaliens, est renforcée par l'anatomie osseuse

qui crée une structure nucale plus courte que celle de l'homme moderne (Spoor et al. 1999). L'élévation de l'épaule chez les néandertaliens comparée à l'homme moderne se traduit, sur le squelette, par une clavicule présentant une double courbure en vue postérieure (dorsale), une supérieure (crâniale) et une inférieure (caudale). La scapula doit sa position haute par rapport au thorax au fait que le crâne des néandertaliens est moins dégagé de ses structures musculaires que le crâne de l'homme moderne. La hauteur de la scapula par rapport au thorax dépend donc de l'émergence cervico-céphalique. Ainsi, la morphologie des clavicles néandertaliennes, en vue postérieure, est une conséquence de la position de la scapula.

La position haute de la scapula par rapport au thorax chez les néandertaliens comparée à celle de l'homme moderne, permet d'expliquer d'une manière plus satisfaisante l'extrême longueur des clavicles néandertaliennes. En effet, pour un diamètre thoracique identique, plus la scapula est haute et plus la clavicule doit s'allonger.

L'allongement claviculaire, caractéristique des néandertaliens, est une conséquence de la hauteur de la scapula. Cependant, cet allongement augmente la puissance des mouvements de jet, sans apport énergétique. Ajoutées à cette amélioration mécanique, les capacités musculaires importantes des néandertaliens montrent que ces derniers ont une puissance de jet supérieure à celle de l'homme moderne.

Caractères liés à la fonction

Au contraire, d'autres caractéristiques de l'épaule néandertalienne semblent être plus liées à des capacités fonctionnelles qu'à des caractères architecturaux reflétant la disposition des os les uns par rapport aux autres. C'est le cas de la plus faible longueur humérale des néandertaliens. Ce raccourcissement serait une adaptation au froid (Churchill, 1998 ; Trinkaus, 1981). Par ailleurs, le raccourcissement du cou des néandertaliens, accentué par la position haute de l'épaule, peut aussi être considéré comme une adaptation au froid ; la réduction du cou permet de diminuer l'exposition au froid des artères et veines réalisant la jonction entre le cerveau et le tronc et donc de diminuer les pertes de chaleur par rayonnement.

L'étroitesse de la cavité glénoïdale des scapulas néandertaliennes peut être interprétée comme une adaptation au lancer (Churchill et *al.*, 1990). Dans ce groupe humain la morphologie particulière de la tête humérale, aplatie médio-latéralement, peut alors s'interpréter comme étant liée à la morphologie de la cavité glénoïdale afin d'en optimiser les effets.

Sur les humérus néandertaliens, les tubercules majeur et mineur sont plus bas par rapport à la tête humérale que ceux de l'homme moderne. Cela permet alors au bras de réaliser des mouvements plus amples avant qu'il ne soit bloqué par les structures de la scapula.

La fréquence élevée de la gouttière axillaire dorsale sur les scapulas néandertaliennes serait liée au développement important des ronds qui ont une action importante de rotateur externe, notamment pour le maintien du bras lors du lancer (Heim, 1982 a).

Les dissemblances affectant l'épaule néandertalienne par rapport à celle de l'homme moderne reflètent à la fois une architecture et des capacités fonctionnelles différentes.

Les hommes du Pléistocène Inférieur et Moyen

Les épaules des hommes du Pléistocène Inférieur et Moyen sont représentées, dans ce travail, par des clavicules et des scapulas. Parmi ces clavicules trois sont complètes ou presque (KNM-WT 15 000 et ATD6-50). Les scapulas sont représentées par celles de KNM-WT 15 000, dont la droite est complète.

La scapula des hommes du Pléistocène Inférieur et Moyen ne semble pas présenter de différences majeures avec celle des hommes modernes. Les différences essentielles sont la morphologie du processus coracoïde et la concavité du bord latéral, caractères qui ne semblent pas liés à la fonction. Ces différences semblent être particulières à ce groupe, au moins à ceux provenant d'Afrique. L'amincissement important du processus coracoïde de ces hommes se retrouve chez les néandertaliens.

Toutes les clavicules des hommes du Pléistocène Inférieur et Moyen montrent en vue supérieure (crâniale) une morphologie très proche de celle de l'homme moderne. Les fonctions claviculaires (cohésion de l'épaule et capacité d'élévation des bras) étaient donc très proches, si ce n'est identiques, à celles de l'homme moderne.

Au contraire, en vue postérieure (dorsale) deux morphologies claviculaires coexistent, les clavicules avec une double courbure et celles à courbure unique. Les trois clavicules complètes (KNM-WT 15 000 et ADT6-50) présentent toutes trois une double courbure en vue postérieure (dorsale), du même type que ce qui existe chez la majorité des néandertaliens. Au contraire, le fragment de Zhoukoudian montre une absence évidente de double courbure en vue postérieure. Cela signifie soit que la morphologie claviculaire est variable en vue postérieure chez ces hommes au même titre que celle des néandertaliens, soit que deux groupes humains coexistaient, l'un présentant un dégagement musculaire du crâne plus important que l'autre.

Quoi qu'il en soit, nous pouvons dire que les épaules des hommes du Pléistocène Inférieur et Moyen étaient plus hautes par rapport au thorax que celles de l'homme moderne, le dégagement du crâne des structures musculaires n'ayant pas encore atteint son niveau actuel. Au contraire les mouvements réalisés par l'épaule et le bras devaient être identiques à ce qui existe chez l'homme actuel.

Les *Homo habilis*

L'épaule des *Homo habilis* est représentée, dans ce travail, par une unique clavicule : OH 48.

Cette clavicule montre, en vue supérieure (crâniale), une morphologie semblable à celle de l'homme moderne. Autrement dit, les mouvements du membre supérieur ainsi que la cohésion de l'épaule lors de la station érigée devaient être identiques chez *Homo habilis* et chez *Homo sapiens sapiens*. Cependant, Napier (1965) et Oxnard (1968 b) estiment que cette clavicule OH 48 présente encore des caractères traduisant des capacités arboricoles. Pour confirmer ou infirmer leurs interprétations, il serait nécessaire d'étudier, quelques extrémités proximales d'humérus ou de fragments latéraux de scapula supplémentaires.

La clavicule OH 48 montre une déflexion (courbure en vue postérieure) différente de celle de l'homme moderne. En effet, en vue postérieure (dorsale), la clavicule OH 48 présente deux courbures : une supérieure (crâniale) latérale et une inférieure (caudale) médiale. Cette morphologie se retrouve chez beaucoup d'hommes du Pléistocène Inférieur et Moyen et de néandertaliens ; elle est associée à une scapula haute par rapport au thorax et traduit un faible dégagement musculaire du crâne.

Les australopithèques

Le matériel appartenant aux épaules d'australopithèques est toujours très fragmentaire. L'épaule des australopithèques se différencie de celle des hommes modernes et se rapproche de celle des gibbons par les caractères suivants :

- ◆ Orientation crâniale de la cavité glénoïdale.
- ◆ Orientation du processus coracoïde par rapport à la cavité glénoïdale.
- ◆ Orientation pratiquement parallèle de l'empreinte de l'insertion du subscapulaire avec la diaphyse humérale.
- ◆ Taille quasi-identique entre les tubercules mineur et majeur, due à l'augmentation de taille du tubercule mineur.
- ◆ Hauteur du tubercule mineur par rapport à la tête humérale.
- ◆ Morphologie de la tête humérale en vue proximale, pour *Australopithecus africanus*.
- ◆ Torsion humérale (Larson, 1996).

Par ailleurs, les ACP montrent des différences importantes entre l'homme et les australopithèques. L'épaule de ces hominidés est particulière, même si pour beaucoup de caractères elle se rapproche de celle des hylobatidés.

Les quelques caractères scapulaires connus chez les australopithèques (provenant principalement de Sts7 et Al-288-1), ainsi que la morphologie tuberculaire, notamment l'orientation de l'empreinte du subcapulaire par rapport à la diaphyse humérale, sont caractéristiques d'une vie arboricole où les déplacements par suspension présentent une part importante du répertoire locomoteur. Par ailleurs, les tubercules, bien que placés sous la tête humérale, ne sont pas aussi bas que chez l'homme moderne, notamment le mineur. Les hauteurs tuberculaires des australopithèques se rapprochent beaucoup de celles des gibbons,

qui présentent les tubercules les plus hauts par rapport à la tête humérale au sein des hominidés. Cette position haute des tubercules permet de rigidifier l'articulation gléno-humérale et augmente la cohésion du complexe de l'épaule, ce qui est indispensable lors de la brachiation.

Par ailleurs, la morphologie de la tête humérale, en vue proximale, semble être plus proche de celle des Panidés et des Hylobatidés chez *Australopithecus africanus* que chez *Australopithecus afarensis*. Cependant, un plus grand nombre d'individus de chaque groupe serait nécessaire pour conclure définitivement, d'autant plus que l'espèce *Australopithecus afarensis* est peut-être constituée de deux espèces distinctes (Bacon et al., 1995 ; Senut, 1978 ; 1981 ; 1996).

Les australopithèques devaient donc présenter une bipédie associée à une locomotion arboricole suspendue avec des capacités importantes pour la brachiation. Le mode locomoteur des gibbons et des australopithèques n'est pas identique, bien que les gibbons soient à la fois brachiateurs et bipèdes. En effet, les gibbons utilisent la brachiation bien plus souvent que la bipédie contrairement aux australopithèques. On peut supposer, d'après la morphologie de la tête humérale, qu'*Australopithecus africanus* devait présenter des capacités brachiatrices plus spécialisées qu'*Australopithecus afarensis*. Quoiqu'il en soit les interprétations récentes des fossiles mettent en évidence un arboricolisme plus poussé des *Australopithecus africanus* par rapport au *Australopithecus afarensis* (McHenry, 1998).

Une clavicule (AI-333X-6/9) a été découverte dans la vallée de l'Hadar, dans la même formation que l'humérus AI-333-107 (Lovejoy et al., 1982) attribué à *Australopithecus afarensis*. Si cette clavicule appartient à la même espèce, son étude se révélerait riche en informations. Elle présente une forme en S, prononcée en vue supérieure (crâniale) et se rapprochant de la morphologie de l'homme moderne (d'après figure dans Lovejoy et al., 1982). Elle présente aussi des différences avec celle de l'homme moderne. Le tubercule conoïde est absent et la diaphyse présente un aspect rhomboïde à ce niveau (Lovejoy et al., 1982). Ces courbures présentent-elles des caractéristiques plutôt humaines ou plutôt de chimpanzé ? Sur la figure il est impossible de trancher. Cependant l'association de brachiation et de bipédie devrait entraîner des courbures claviculaires prononcées en vue supérieure.

L'humérus KNM-ER 1473

Cet humérus de 2,4 ma ne présente pas d'attributions spécifiques précises. Senut (1981) montre son appartenance non seulement aux Hominoïdes mais aussi son rapprochement morphologique avec les extrémités proximales d'humérus humains. Les ACP réalisées au cours de ce travail confirment ce résultat et montrent aussi nettement la distinction qui existe entre l'humérus KNM-ER 1473 et ceux des australopithèques. Cependant, KNMER-1473 n'est pas parfaitement associé aux nuages de points de l'homme moderne.

Cette extrémité proximale d'humérus appartient-elle déjà au genre *Homo*, ou doit-elle être associée à *Australopithecus anamensis*, ou à un australopithèque robuste, ou à un hominoïde encore inconnu ? Quoi qu'il en soit, l'humérus KNMER-1473 est typiquement un humérus d'un individu bipède dont les membres supérieurs ne servent pas (ou plus) à la locomotion.

Deux types d'épaules coexistent donc à la limite Plio / Pléistocène :

- ◆ L'une présentant des caractères montrant des capacités aux déplacements par suspension, voire de brachiation. Ce sont *Australopithecus afarensis* et *africanus*.
- ◆ L'autre présentant des caractères proches de l'épaule humaine comme le montrent les caractères de l'humérus KNM-ER 1473. Cet humérus présente toutes les caractéristiques liées à la perte de la fonction locomotrice des membres supérieurs.

Ces résultats montrent que des extrémités proximales d'humérus de morphologie pratiquement humaine existent depuis plus de deux millions d'années. Ainsi, il est difficile de considérer que les formes graciles d'australopithèques puissent être nos ancêtres. Cette hypothèse est actuellement la plus acceptée. Mais alors quel est notre ancêtre ? Est-ce *Australopithecus anamensis* comme on le considère aujourd'hui, ou bien faut-il considérer que le genre *Homo* prend ces racines plus loin dans le Pliocène et que nous n'avons aucune relation directe avec les australopithèques. Ces derniers, tout au moins les graciles, seraient alors un groupe « frère », qui aurait développé une locomotion particulière, à la fois bipède et arboricole, alors que notre genre aurait perdu très tôt ses capacités arboricoles.

Cette distinction en deux groupes, l'un plutôt arboricole et l'autre plutôt terrestre au sein des Hominidés de la limite Plio / Pléistocène est confirmée par des études sur différentes parties du squelette (Berillon, 1998 ; Gommery, 1997 ; Marshal, 1997 ; Senut, 1978 ; 1981).

La morphologie très humaine de l'humérus KNM-ER 1473, montre que les membres du genre *Homo* qui succèdent à KNM-ER 1473 étaient des bipèdes stricts. Ainsi, si la clavicule OH 48 appartient bien à un *Homo habilis*, les caractères interprétés comme traduisant encore des capacités arboricoles (Napier, 1965 ; Oxnard, 1968 b) à ce taxon, sont à redéfinir.

Architecture à scapula latérale

Paracolobus chemeroni

L'holotype de cette espèce (KNM-BC 3) présente une épaule complète, si l'on fait abstraction des côtés droit et gauche de chacune des pièces.

Cette espèce montre une épaule de primate quadrupède, c'est-à-dire à scapula latérale.

La clavicule présente une morphologie identique aux colobinés actuels, en dehors de sa très grande taille. En d'autres termes, cela signifie la présence d'une courbure claviculaire interne prononcée. Cette courbure rend les mouvements d'élévation (flexion et abduction) du bras plus puissants par effet manivelle. Mais quel est le muscle qui profitait de cet effet de manivelle ? Le grand pectoral ou le deltoïde ?

La scapula et l'extrémité proximale de l'humérus de *Paracolobus* ont une morphologie intermédiaire entre celles des babouins et des colobinés. En d'autres termes, *Paracolobus chemeroni* devait être moins arboricole que *Colobus* et *Procolobus*, mais plus que *Papio*. Les structures de ces deux os permettent de réaliser des mouvements du bras plus amples en dehors du plan parasagittal chez *Paracolobus* que chez *Papio*, mais moins que chez *Colobus*.

Paracolobus chemeroni devait être un primate quadrupède, plus arboricole que *Papio*, mais moins que *Colobus*. Nous rejoignons en cela les interprétations de Leakey (1982) et Fleagle (1998).

Les deux scénarios évolutifs envisagés lors de l'étude de la clavicule de *Paracolobus chemeroni* (Chapitre VII) sont toujours valides. Soit *Paracolobus* appartient effectivement aux colobinés, soit c'est un taxon à part, appartenant à un groupe aujourd'hui disparu. Cette question mérite d'être soulevée car l'anatomie musculaire de l'épaule dépend de la réponse. Si le premier cas de figure envisagé est valide alors l'effet de manivelle agit sur le faisceau claviculaire du deltoïde. Dans l'autre cas, il y a une probabilité beaucoup plus importante pour que cet effet de manivelle agisse sur le faisceau claviculaire du grand pectoral.

Pliopithecus vindobonensis

Les deux os de l'épaule de *Pliopithecus vindobonensis* qui ont pu être étudiés dans ce travail sont une scapula fragmentaire droite et un humérus droit.

L'humérus montre une morphologie de primates quadrupèdes arboricoles. Cependant, la très grande majorité des structures de l'extrémité proximale de l'humérus montre des caractéristiques intermédiaires à celles des *Cercopithecidae* et des *Hominidae*.

Les quelques caractères morphologiques pouvant être étudiés sur la scapula de *Pliopithecus vindobonensis* sont caractéristiques des primates suspenseurs, voire pour certains, tel que l'angle épine-pilier, proche de ce qui existe chez les *Hylobatidae*.

L'épaule de *Pliopithecus vindobonensis* montre donc une mosaïque de caractères, les uns adaptés aux déplacements quadrupèdes arboricoles et les autres aux déplacements suspendus, voir à la brachiation. Par ailleurs, la morphologie de l'extrémité proximale de l'humérus est intermédiaire entre ce qui existe chez les *Cercopithecidae* et les *Hominidae*.

Pliopithecus vindobonensis devait donc présenter, tout comme *Ateles*, une épaule à « géométrie variable », autrement dit, la scapula prend une position latérale ou dorsale, en fonction du mode locomoteur choisi. Mais les scapulas chez *Ateles* sont dorsales au repos, alors que chez *Pliopithecus* elles sont latérales. Le premier est donc plus adapté à la locomotion suspendue que le deuxième.

Pliopithecus vindobonensis était donc un primate quadrupède arboricole. Contrairement à *Proconsul*, *Pliopithecus vindobonensis* possédait un potentiel pour la suspension par les membres supérieurs. Nous rejoignons en cela l'avis de différents auteurs tels que Bacon (1994 a), Fleagle (1998), Gebo et al. 1988, Rose (1994). La clavicule nous permettrait d'affiner le spectre locomoteur de ce primate disparu.

Proconsul sp.

Dans cette étude, seuls deux fragments claviculaires ont pu être étudiés, mais il faut noter que l'attribution systématique de l'un de ces fragments claviculaires (M.1935) est sujet à caution.

La morphologie claviculaire permet de bien caractériser les grands modes locomoteurs des primates (Chapitre III). Les deux fragments de clavicules de proconsuls qui ont pu être étudiés dans ce travail ne présentent que des caractères de singes quadrupèdes arboricoles :

- ◆ Deux courbures en vue supérieure (crâniale) : l'externe et l'interne
- ◆ Une seule en vue postérieure (dorsale) : l'inférieure.
- ◆ Absence du sillon du subclavier.

L'épaule des proconsuls devait présenter les caractéristiques d'un primate quadrupède arboricole. Nos résultats rejoignent donc les interprétations de Berillon (1998), Fleagle (1983), Rose (1993, 1994) et Walker et al. (1983). L'architecture de l'épaule des proconsuls ne corrobore pas l'idée que ces derniers pratiquaient une locomotion proche de celle des orangs-outangs (Lisowski et al., 1974, 1976, Oxnard, 1972) ou des chimpanzés (Lewis, 1980, 1989).

Il serait intéressant d'étudier davantage de restes scapulaires au sein de ces genres afin de comprendre la locomotion de ceux qui sont considérés, par la majorité des auteurs, comme étant l'ancêtre probable des grands singes et de l'homme. Par ailleurs, des différences doivent exister dans l'anatomie de l'épaule entre les espèces graciles de proconsuls et *Proconsul major*, comme au niveau du pied où Berillon (1998) a mis en évidence que les premiers seraient plantigrades et le second semi-plantigrade.

La découverte de restes post-crâniens de *Morotopithecus bishopi* en Ouganda en 1994 (Gebo et al., 1997) a conduit ses inventeurs à le considérer comme étant le primate ancêtre de

l'homme et des grands singes. Parmi les caractères retenus pour le situer dans notre lignée, il y avait la morphologie de la cavité glénoïdale (Gebo et al., 1997) qui traduisait des capacités importantes à la suspension. Malheureusement, il semblerait que cette cavité glénoïdale n'appartienne pas à un primate (Senut, 1999).

Aegyptopithecus zeuxis

Nous retrouvons les résultats obtenus par d'autres auteurs (Rose, 1989 ; Senut, 1989 b ; Fleagle, 1998) faisant d'*Aegyptopithecus zeuxis* un primate quadrupède arboricole avec cependant des particularités difficiles à expliquer, mais qui pourraient traduire une certaine capacité à la suspension. Ce primate devait donc être capable de réaliser, occasionnellement, des déplacements par suspension qui devaient se limiter lors des sauts à la réception par les membres supérieurs, tout comme les colobes actuels. Les déplacements quadrupèdes devaient cependant être largement dominants, comme l'atteste la morphologie de la tête humérale en vue proximale. Il est admis actuellement, que ce primate était, du point de vue de la locomotion et de la posture, analogue aux *Alouatta*.

Il serait intéressant d'inclure dans des travaux futurs des extrémités proximales d'humérus d'*Alouatta*, en plus des autres espèces déjà présentes dans cette étude.

En conclusion, l'extrême diversité des primates fossiles, hominidés inclus, rend difficile l'interprétation des pièces fossiles. En fonction des critères choisis, une espèce ou un groupe de primates change totalement de position systématique. Il est donc indispensable de tenir compte de toutes les pièces existantes afin d'établir précisément la position d'un taxon par rapport aux autres primates actuels et fossiles. En d'autres termes, il faut tenir compte des caractères scapulaires au même titre que des caractères crâniens. Les restes de l'épaule sont indispensables pour comprendre les relations qu'entretiennent les espèces disparues et même actuelles avec le milieu extérieur. Les pièces constituant l'épaule, bien que très souvent fragmentaires et détériorées, ne doivent pas être négligées mais au contraire étudiées avec le plus grand soin.

Deux grands axes sont à développer, l'un chez les fossiles, l'autre chez les primates actuels.

Le premier concerne les fossiles et il serait nécessaire d'étudier :

- ◆ Davantage de néandertaliens, telle que la population de Krapina, afin de tester certaines hypothèses proposées dans ce travail. Plus particulièrement la hauteur des épaules par rapport au thorax.
- ◆ Plus de restes attribués aux *Homo erectus* / *ergaster* et *habilis* et autres Hominidés du Pléistocène Inférieur et Moyen. Cela permettrait, entre autres, de déterminer avec précision les caractères dérivés des caractères hérités, de constater s'il existe des différences entre les populations d'*Homo erectus*, etc. Cependant, dans ce dernier cas de figure, les restes scapulaires font cruellement défaut. Il faut donc avant tout poursuivre les fouilles de terrain.
- ◆ Les rares fragments claviculaires attribués aux australopithèques, et augmenter, par les recherches sur le terrain le nombre de pièces de l'épaule attribuables à ces hominidés. La morphologie claviculaire des australopithèques permettrait pour chaque taxon de préciser la proportion des comportements arboricoles et bipèdes.

Par ailleurs, il faudrait aussi élargir l'étude à de nombreux primates fossiles tels que *Proconsul* et *Dryopithecus*. Les derniers sont essentiellement connus par des dents et des restes crâniens. Cependant, des découvertes récentes ont permis de mieux connaître le squelette des dryopithèques et au moins une clavicule est connue (Moyà-Sola, 1996).

Le deuxième axe concerne les primates actuels. Afin de confirmer ou d'infirmer les hypothèses avancées dans ce travail, des études électromyographiques et anatomiques sont nécessaires.

BIBLIOGRAPHIE

BIBLIOGRAPHIE

- [1] **AIELLO L. & DEAN C.** : 1990, *An Introduction to Human Evolutionary Anatomy*. Academic Press, London, 596 p.
- [2] **APOSTOLAKIS G.** : 1934, La clavicule de l'Homme. *Archives d'Anatomie, d'Histologie et d'Embryologie*, **18**, 169-180.
- [3] **ASHTON E.H. & OXNARD C.E.** : 1963, The musculature of the primate shoulder. *Transactions of the Zoological Society of London*, **29**, 553-650.
- [4] **ASHTON E.H. & OXNARD C.E.** : 1964, Functional adaptations in the primate shoulder girdle. *Proceedings of the Zoological Society of London*, **142**, 49-66.
- [5] **ASHTON E.H., HEALY M.J.R., OXNARD C.E., & SPENCE T.F.** : 1965 a, The combination of locomotor features of the primate shoulder girdle by canonical analysis. *Journal of Zoology*, **147**, 406-429.
- [6] **ASHTON E.H., OXNARD C.E. & SPENCE T.F.** : 1965 b, Scapular shape and primate classification. *Proceedings of the Zoological Society of London*, **145**, 125-142.
- [7] **ASHTON E.H. , FLINN R.M., OXNARD C.E. & SPENCE T.F.** : 1971, The functional and classificatory significance of combined metrical features of the primate shoulder girdle. *Journal of Zoology (London)*, **163**, 319-350.
- [8] **AYER A.A.** : 1948, *The anatomy of Semnopithecus entellus* Madras : India publ. House, 182 p.
- [9] **BACON A.M.** : 1994 a, Nouvelles perspectives sur la locomotion de *Pliopithecus vindobonensis* (Zapfe et Hürzeler, 1957). *C.R. Académie des Sciences de Paris.*, **t.318, série II**, 259-266.
- [10] **BACON A.M.** : 1994 b, Interprétation fonctionnelle des proportions de la trochlée fémorale en relation avec l'aptitude à la rotation axiale du genou chez les primates simiiformes actuels. Comparaison avec *Proconsul*, *Australopithecus* et *Homo*. *Annales de Paléontologie (vertébrés)*, **80**, 194-210.
- [11] **BACON A.M. & BAYLAC M.** : 1995, Landmark analysis of distal femoral epiphysis of modern and fossil primates with particular emphasis on *Australopithecus afarensis* (AL 129-1 and AL 333-4). *C.R. Académie des Sciences de Paris.*, **t.321, série II a**, 553-560.
- [12] **BADOUX D.M.** : 1974, Introduction to biomechanical principles. In : *Primate locomotion*. Ed : Jenkins F.A., Academic Press, New York.
- [13] **BASS W.M.** : 1995, *Human osteology. A laboratory and field manual*. Fourth edition Special publication n 2 of the Missouri Archeological Society, Columbia, 361 p.
- [14] **BEATTIE J.** : 1927, The anatomy of the common Marmoset (*Hapale jacchus* Kuhl.). *Proceedings of the Zoological Society of London*, **97**, 593-718.
- [15] **BELZGAOU C.** : 1999, *Morphologie comparée de la scapula du chimpanzé gracile (Pan paniscus) avec celles des autres Hominoidea non-humains actuels : analyse en morphométrie tridimensionnelle*. Mémoire de Maîtrise, Histoire de l'Art et Archéologie option archéologie, Université Paris I, Panthéon Sorbonne, 67 p.
- [16] **BERILLON G.** : 1998, *Analyse architecturale du pied de Homo, Pan et Gorilla. Application à l'étude des restes isolés d'hominoïdes Miocènes et d'hominidés fossiles*. Thèse, Muséum National d'Histoire Naturelle, 373 p.
- [17] **BIRCHETTE M.** : 1982, The postcranial skeleton of *Paracolobus chemeroni*. Cité dans *postcranial adaptation in nonhuman primates* (1993). Ed : Gebo D.L., Northern Illinois University Press, Dekalb, 281 p.

- [18] **BOAZ T.N.** : 1980, A Hominoid Clavicle From the Mio-Pliocene of Sahabi, Libya. *American Journal of Physical Anthropology*, **53**, 49-54.
- [19] **BOTEZ I.G.** : 1926, Etude morphologique et morphogénique du squelette du bras et de l'avant bras chez les primates. *Archives de Morphologie Générale et Expérimentale*, **24**, 1-174.
- [20] **BOULE M.** : 1912, L'Homme fossile de la Chapelle-aux-Saints. *Annales de Paléontologie (vertébrés)*, **7**, 21-192.
- [21] **BROCA P.** : 1862, Sur les proportions relatives du bras, de l'avant-bras et de la clavicule chez les Nègres et les Européens. *Bulletins de la Société d'Anthropologie de Paris*, **t. III**, 162-172.
- [22] **BROCA P.** : 1869, L'ordre des Primates. Parallèle anatomique de l'Homme et des singes. *Bulletins de la Société d'Anthropologie de Paris*, **2^{ème} série, t. IV**, 228-401.
- [23] **BROCA P.** : 1878, Sur les indices de largeur de l'omoplate chez l'homme, les singes et dans la série des mammifères. *Bulletins de la Société d'Anthropologie de Paris*, **3^{ème} série t. I**, 66-89.
- [24] **BROOM R., ROBINSON J.T. & SCHEPERS G.W.H.** : 1950, Sterkfontein Ape-Man *Plesianthropus*. *Transvaal Museum Memoir*, **4**, 11-117.
- [25] **CAMPBELL B.** : 1937, The shoulder musculature of the platyrrhine monkeys. *Journal of Mammalogy*, **18**, 66-71.
- [26] **CARRETERO J.M., LORENZO C. & ARSUAGA J.L.** : 1999, Axial and appendicular skeleton of *Homo antecessor*. *Journal of Human Evolution*, **37**, 459-499.
- [27] **CAVE A.J.E.** : 1961, Nature and morphology of the costoclavicular ligament. *Journal of Anatomy*, **95 (2)**, 170-179.
- [28] **CHURCHILL S.E.** : 1998, Cold adaptation, heterochrony, and Neandertals. *Evolutionary Anthropology*, 46-61.
- [29] **CHURCHILL S.E. & TRINKAUS E.** : 1990, Neandertal Scapular Glenoid Morphology. *American Journal of Physical Anthropology*, **83**, 147-160.
- [30] **CIOCHON R.L. & CORRUCINI R.S.** : 1976, Shoulder joint of Sterkfontein *Australopithecus*. *South African Journal of Science*, **72**, 80-82.
- [31] **CIOCHON R.L. & CORRUCINI R.S.** : 1977, The coraco-acromial ligament and projection index in Man and other anthropoid Primates. *Journal of Anatomy*, **124**, 627-632.
- [32] **COOLIDGE H.J.** : 1933, *Pan paniscus*: Pygmy chimpanzee from south of the Congo river. *American Journal of Physical Anthropology*, **18**, 1-57.
- [33] **COPPENS Y.** : 1983, *Le singe l'Afrique et l'Homme*. Collection pluriel, Librairie Arthème, Fayard, Paris, 246 p.
- [34] **CORRUCINI R.S. & CIOCHON R.L.** : 1976 a, Morphometric affinities of the human shoulder. *American Journal of Physical Anthropology*, **45**, 19-38.
- [35] **CORRUCINI R.S., CIOCHON R.L. & MCHENRY H.M.** : 1976 b, The postcranium of miocene hominoids: were dryopithecines merely "dental apes"? *Primates*, **17 (2)**, 205-223.
- [36] **CRUBEZY E.** : 1985, Un cas médiéval d'articulation coraco-claviculaire bilatérale. *L'Anthropologie (Paris)*, **89, (1)**, 117-124.
- [37] **DAINTON M. & MACHO G.A.** : 1999, Did knuckle walking evolve twice? *Journal of Human Evolution*, **36**, 171-194.
- [38] **DAY M.H.** : 1969, Omo human skeletal remains. *Nature*, **222**, 1135-1138.
- [39] **DAY M.H., LEAKEY R.E.F., WALKER A.C. & WOOD B.A.** : 1976, New hominids from East Turkana, Kenya. *American Journal of Physical Anthropology*, **45**, 369-436.
- [40] **DAY M.H., TWIST M.H.C. & WARD S.** : 1991, Les vestiges post-crâniens d'Omo I (Kibish). *L'Anthropologie (Paris)*, **95 (2/3)**, 595-610.

- [41] **DENIKER J.** : 1885, Recherches anatomique et embryologique sur les singes Anthropoïdes. Foetus de Gorille et de Gibbon comparés aux foetus humains et aux Anthropoïdes jeunes et adultes. *Archives de Zoologie Expérimentale et Générale, Notes et Revues*, 2^{ème} série III suppl. 3^{ème} mémoire, 265 p.
- [42] **DEVILLERS C. & CLAIRAMBAULT P.** : 1976, *Précis de Zoologie, Vertébrés*. t. I, 2^{ème} édition, Masson, Paris, 468 p.
- [43] **DONISCH E.** : 1973, A comparative study of the back muscles of gibbon and man. In : *Gibbon and Siamang*. Ed. : Rumbourgh D.M., Vol. 2, Karger, Basel, 96-120.
- [44] **DORAN D.M.** : 1993, Comparative locomotor behavior of chimpanzees and bonobos: the influence of morphology on locomotion. *American Journal of Physical Anthropology*, **91**, 83-98.
- [45] **DOYLE W.J, SIEGEL M.I & KIMES K.R.** : 1980, Scapular correlates of muscle morphology in *Macaca mulatta*. *Acta Anatomica*, **106**, 493-501.
- [46] **DUNLAP S.S., THORINGTON R.W., & AZIZ M.A.** : 1985, Forelimb anatomy of the New World monkeys : myology and the interpretation of primitive anthropoid models. *American Journal of Physical Anthropology*, **68**, 499-517.
- [47] **DUVERNOY M.** : 1855, Mémoire sur l'anatomie comparée des Grands Singes. *Archives du Muséum d'Histoire Naturelle*, **8**, 1-248.
- [48] **ERICKSON G.E.** : 1963, Brachiation in the New World monkeys and in anthropomorphs. *Symposia of the Zoological Society of London*, **10**, 135-164.
- [49] **ETTER H.F.** : 1984, L'omoplate des primates supérieurs, la relation entre sa forme et sa fonction. *Archives Suisses d'Anthropologie Générale (Genève)*, **48**, (1), 31-51.
- [50] **FALISSARD B.** : 1996, Comprendre et utiliser les statistiques dans les sciences de la vie. *Masson, Paris*, 314 p.
- [51] **FERNANDEZ M. & TUTIN C.E.G.** : 1990, Ecologie comparée des chimpanzés et des gorilles au Gabon. In : *Primates, recherches actuelles*. Ed : Roeder J.J. & Anderson J.R., Masson, Paris, 232 p.
- [52] **FLEAGLE J.G.** : 1974, Dynamics of brachiating siamang *Hylobates (Symphalangus) syndactylus*. *Nature*, **248**, 259-260.
- [53] **FLEAGLE J.G.** : 1977, Locomotor behavior and muscular anatomy of sympatric Malaysian leaf-monkeys (*Presbytis obscura* and *Presbytis melalophos*). *American Journal of Physical Anthropology*, **46**, 297-308.
- [54] **FLEAGLE J.G.** : 1978, Mechanical function of primate clavicles (abstract). *American Journal of Physical Anthropology*, **48**, 394.
- [55] **FLEAGLE J.G.** : 1983, Locomotor adaptations of Oligocene and Miocene Hominoids and their phyletic implications. In : *New interpretation of ape and human ancestry*. Ed : Ciochon R.L. & Corrucini S., Plenum Press New York, 301-324.
- [56] **FLEAGLE J.G.** : 1998, *Primate Adaptation and Evolution*. Second Edition, Academic Press, San Diego, London, 596 p.
- [57] **FLEAGLE J.G. & SIMONS E.L.** : 1982, The humerus of *Aegyptopithecus zeuxis* : a primitive anthropoid. *American Journal of Physical Anthropology*, **59**, 175-193.
- [58] **FRAIPONT C.** : 1927, Sur l'omoplate et le sacrum de l'homme de Spy. *Revue Anthropologique (Paris)*, **37**, 189-195.
- [59] **GAGEY O.** : 1985, *Etude de l'élévation du membre supérieur. Rôle des ligaments articulaires et des muscles fléchisseurs de l'articulation scapulo-humérale*. Mémoires du Laboratoire d'Anatomie de la Faculté de Médecine de Paris, **76**, 115 p.
- [60] **GALDIKAS B.M.F.** : 1997, *Souvenirs d'Eden. Ma vie avec les orangs-outans de Bornéo*. Belfond, Paris, 443 p.

- [61] **GARDNER E. & GRAY D.J.** : 1953, Prenatal development of the human shoulder and acromioclavicular joints. *American Journal of Anatomy*, **93**, 219-276.
- [62] **GEBO D.L.** : 1993, Postcranial anatomy and locomotor adaptation in early African anthropoids. In : *Postcranial adaptation in non human primates*. Ed : Gebo D.L., Northern Illinois University Press, DeKalb., 281 p.
- [63] **GEBO D.L.** : 1996, Climbing, brachiation, and terrestrial quadrupedalism: historical precursors of hominid bipedalism. *American Journal of Physical Anthropology*, **101**, 55-92.
- [64] **GEBO D.L., BEARD K.C, TEADFORD M.F, WALKER A, LARSON S.G, JUNGERS W.L & FLEAGLE J.G.** : 1988, A hominoid proximal humerus from the Early Miocene of Rusinga Island, Kenya. *Journal of Human Evolution*, **17**, 393-401.
- [65] **GEBO D.L., MAC LATCHY L., KITYO R., DEINO A., KINGSTON J. & PILBEAM D.** : 1997, A hominoid genus from the Early Miocene of Uganda. *Science*, **276**, 401-404.
- [66] **GENET-VARCIN E.** : 1969, Structure et comportement des australopithèques d'après certains os post-crâniens. *Annales de Paléontologie (Vertébrés)*, **t. LV (1)**, 139-148.
- [67] **GITTINS S.P.** : 1983, Use of the forest canopy by the agile gibbon. *Folia Primatologica*, **40**, 134-144.
- [68] **GOMMERY D.** : 1997, Les atlas et les axes des hominidés du Plio-Pléistocène : morphologie et systématique. *C.R. Académie des Sciences de Paris.*, **t. 325**, 639-642.
- [69] **GRAND T.I.** : 1968, The functional anatomy of the upper limb of the howler monkey (*Alouatta caraya*). In : *The biology of the howler monkey, Bibli. Primat.*, (Kärger, Basel and New York), **7**, 104-125.
- [70] **GRASSÉ P.P.** : 1977, *Précis de Zoologie : Vertébrés. t. 3, reproduction, biologie, évolution et systématique. Oiseaux et mammifères. 2^{ème} édition*, Masson, Paris, 395 p.
- [71] **GROVES C.P.** : 1991, *A theory of human and primate evolution*. Clarendon Press, Oxford, 384 p.
- [72] **GROVES C.P.** : 1993 a, Primates. In : *Mammal species of the World, a taxonomic and geographic reference*, second edition. Ed : Wilson D.E. & Reeder D.A. Smithsonian Institution Press, Washington and London, 1206 p.
- [73] **GROVES C.P.** : 1993 b, Speciation in living hominoid primates. In : *Species, Species Concepts and Primate Evolution*. Plenum Press, New York and London, Ed. : Kimbel W.H. & Martin L.B., 560 p.
- [74] **HAMBUCKEN A.** : 1993, Révision des particularités de l'humérus des Néandertaliens européens. *C.R. Académie des Sciences de Paris.*, **t. 317, série II**, 109-114.
- [75] **HARRINGTON M.A., KELLER T.S., SEILER J.G., WEIKERT D.R., MOELJANTO E. & SCHWARTZ H.S.** : 1993, Geometric properties and the predicted mechanical behavior of adult human clavicles. *Journal of Biomechanics*, **26**, 417-426.
- [76] **HARTWIG-SCHERER S & MARTIN R.D.** : 1991, Was "Lucy" more human than her "child" ? Observation on early hominid postcranial skeletons. *Journal of Human Evolution*, **21 (6)**, 439-449.
- [77] **HEIM J.L.** : 1974, Les hommes fossiles de la Ferrassie (Dordogne) et le problème de la définition des néandertaliens classiques. *L'Anthropologie (Paris)*, **78, (1)**, 81-112.
- [78] **HEIM J.L.** : 1976, Les hommes fossiles de La Ferrassie I. *Archives de l'Institut de Paléontologie Humaine*, **35**, 1-331.
- [79] **HEIM J.L.** : 1982 a, Les hommes fossiles de la Ferrassie II. *Archives de l'Institut de Paléontologie Humaine*, **38**, 1-272.
- [80] **HEIM J.L.** : 1982 b, Les enfants néandertaliens de la Ferrassie. Etude anthropologique et analyse ontogénique des hommes de néandertal. *Masson, Paris*, 169 p.

- [81] **HILL W.C.O.** : 1957, *Primates comparative anatomy and taxonomy t.III Pithecoïde, Platyrrhini*, Edinburgh at the University Press, Edinburg.
- [82] **HILL W.C.O.** : 1959, The anatomy of *Callimeco Goeldii* (Thomas) a primitive american primate. *Transactions of the American Philosophical Society.*, **49**, (5), 1-116.
- [83] **HILL W.C.O.** : 1960, *Primates comparative anatomy and taxonomy t.IV Cebidae Part A*, Edinburgh at the University Press, Edinburg.
- [84] **HILL W.C.O.** : 1962, *Primates comparative anatomy and taxonomy t.V Cebidae Part B*, Edinburgh at the University Press, Edinburg.
- [85] **HILL W.C.O.** : 1966, *Primates comparative anatomy and taxonomy t.VI Catarrhinie*, Edinburgh at the University Press, Edinburg.
- [86] **HILL W.C.O.** : 1970, *Primates comparative anatomy and taxonomy t.VIII Cynopithecinae (Papio, Mandrillus, Theropithecus)*, Edinburgh at the University Press, Edinburg.
- [87] **HILL W.C.O.** : 1974, *Primates comparative anatomy and taxonomy t.VII Cynopithecidae (Cerocebus, Macaca, Cynopithecus)*, Edinburgh at the University Press, Edinburg.
- [88] **HOOIJER D.A.** : 1975, Miocene to Pleistocene Hipparion of Kenya, Tanzania and Ethiopia. *Zoologische Verhandelingen (Leiden)*, **142**, 3-80.
- [89] **HRDLICKA A.** : 1942, The adult scapula. *American Journal of Physical Anthropology*, **29**, 363-431.
- [90] **HUBLIN J.J.** : 1989, Les caractères dérivés d'*Homo erectus* : relation avec l'augmentation de la masse squelettique. In : *Hominidae : Acte du 2ème congrès International de Paléontologie humaine, 1987*. Ed. : Giacobini G., Jaca Book, Turin, 199-204.
- [91] **HUNT K.D.** : 1991, Mechanical implications of chimpanzee positional behavior. *American Journal of Physical Anthropology*, **86**, 521-536.
- [92] **INMAN V.T., SAUNDERS M., & ABBOTT L.C.** : 1944, Observations on the function of the shoulder joint. *The Journal of Bone and Joint Surgery*, **26**, 1-30.
- [93] **INUZUKA N.** : 1992, Evolution of the shoulder girdle with special reference to the problems of the clavicle. *Journal of the Anthropological Society of Nippon, Anthropological Science*, **100** (4), 391-404.
- [94] **JENKINS F.A.** : 1974, The movement of the shoulder in clavicate and aclavicate Mammals. *Journal of Morphology*, **144**, 71-84.
- [95] **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.
- [96] **JIT I. & KAUR H.** : 1986, Rhomboid fossa in the clavicles of North Indians. *American Journal of Physical Anthropology*, **70**, 97-103.
- [97] **JOLLY C.J.** : 1993, Species, Subspecies, and Baboon systematics. In : *Species, Species Concepts and Primate Evolution*. Plenum Press, New York, Ed. : Kimbel W.H. & Martin L.B., 560 p.
- [98] **JOUFFROY F.K.** : 1962, La musculature des membres chez les Lémuriens de Madagascar. Etude descriptive et comparative. *Mammalia*, **26**, suppl. 2, 1-322.
- [99] **JOUFFROY F.K.** : 1971, Musculature des membres. In : *Traité de Zoologie. Anatomie, Systématique, Biologie*. T. XVI, fasc. 3. Ed. : Grassé, Masson, Paris, 6-475.
- [100] **JUNGERS W.L. & STERN J.T. JR.** : 1981, Preliminary electromyographical analysis of brachiation in gibbon and spider monkey. *International Journal of Primatology*, **2** (1), 19-33.
- [101] **JUNGERS W.L. & BURR D.B.** : 1994, Body size, long bone geometry and locomotion in quadrupedal monkeys. *Zeitschrift für Morphologie und Anthropologie*, **80**, 89-97.

- [102] **KAHLE W., LEONHARDT H. & PLATZER W.** : 1995, *Anatomie, t. 1 : appareil locomoteur*. Flammarion médecine-sciences, 2^{ème} édition, 13^{ème} tirage, Paris, 434 p.
- [103] **KAMINA. P.** : 1995, *Ostéologie des membres*. 2^{ème} édition, Maloine, Paris, 148p.
- [104] **KAPANDJI I.A.** : 1994, *Physiologie articulaire. t1 Membre supérieur*. 5^{ème} édition, Maloine, Paris, 296 p.
- [105] **KEITH A.** : 1894, The ligaments of the catarrhine monkeys with references to corresponding structure in man. *Journal of Anatomy and Physiology*, **28**, 149-168.
- [106] **KIMES K, DOYLE W.J. & SIEGEL M.I.** : 1979, Scapular correlates of muscle morphology in *Papio cynocephalus*. *Acta Anatomica*, **104**, 414-420.
- [107] **KIMURA T. & INOKUCHI S.** : 1985, Distribution pattern of muscle fiber type in musculus biceps brachii of white-handed gibbon. *Journal of the Anthropological Society of Nippon, Anthropological Science.*, **93 (3)**, 371-380.
- [108] **KLEIWEG DE ZWAAN J.P.** : 1931, La clavicule des javanais de l'est de Java. *L'Anthropologie (Paris)*, **41**, 273-287.
- [109] **KÖHLER A.** : 1935, *Rontgenology* 2^{ème} édition, Baillière, Tindall and Cox, London.334 p.
- [110] **KONSTANT W., STERN J.T. JR, FLEAGLE J.G. & JUNGERS W.L.** : 1982, Function of the subclavius muscle in a nonhuman primate, the spider monkey (*Ateles*). *Folia Primatologica*, **38 (3-4)**, 170-182.
- [111] **KUNTER M. & WAHL J.** : 1992, Das Femurfragment eines Neandertalers aus der Stadelhöhle des Hohlensteins im Lonetal. *Fundberichte aus Baden-Württemberg*, **1**, 111-124.
- [112] **LARSON S.G.** : 1988, Subscapularis function in gibbons and chimpanzee : implications for interpretation of humeral head torsion in hominoids. *American Journal of Physical Anthropology*, **76**, 449-462.
- [113] **LARSON S.G.** : 1993, Functional morphology of the shoulder in Primates. In : *Postcranial adaption in non human primates*. Ed : Gebo D.L., Northern Illinois University Press, DeKalb, 45-69.
- [114] **LARSON S.G.** : 1995, New characters for the functional interpretation of primate scapulae and proximal humeri. *American Journal of Physical Anthropology*, **98**, 13-35.
- [115] **LARSON S.G.** : 1996, Estimating humeral torsion on incomplete fossil anthropoid humeri. *Journal of Human Evolution*, **31 (3)**, 239-257.
- [116] **LARSON S.G. & STERN J.T. JR.** : 1986, EMG of scapulohumeral muscles in the chimpanzee during reaching and "arboreal" locomotion. *American Journal of Anatomy*, **176**, 171-190.
- [117] **LARSON S.G. & STERN J.T. JR.** : 1987, EMG of chimpanzee shoulder muscles during Knuckle-Walking: problems of terrestrial locomotion in a suspensory adapted primate. *Journal of Zoology (London)*, **212**, 629-655.
- [118] **LARSON S.G. & STERN J.T. JR.** : 1989, Role of supraspinatus in the quadrupedal locomotion of vervets (*Cercopithecus aethiops*) : implications for interpretation of humeral morphology. *American Journal of Physical Anthropology*, **79**, 369-377.
- [119] **LARSON S.G., STERN J.T. JR. & JUNGERS W.L.** : 1991, EMG of serratus anterior and trapezius in the Chimpanzee : scapular rotator revisited. *American Journal of Physical Anthropology*, **85**, 71-84.
- [120] **LARSON S.G. & STERN J.T. JR.** : 1992, Further evidence for the role of supraspinatus in quadrupedal monkey. *American Journal of Physical Anthropology*, **87**, 359-363.
- [121] **LATIMER B.** : 1991, Locomotor adaptations in *Australopithecus afarensis*: the issue of arboreality. In : *Origine(s) de la bipédie chez les Hominidés*, Ed : (Coppens C. & Senut B.), Cahiers de Paléanthropologie, CNRS, Paris, 169-176.

- [122] **LE GROS CLARK W.E. & LEAKEY L.S.B.** : 1951, The Miocene *homoidea* of East Africa. *Fossils Mammals of Africa (British Museum Natural History)*, **1**, 1-117.
- [123] **LEAKEY M.G.** : 1982, Extinct large Colobines from the Plio-Pleistocene of Africa. *American Journal of Physical Anthropology*, **58**, 153-172.
- [124] **LEAKEY R.E.F.** : 1969, New Cercopithecidae from the Chemeron beds of lake Baringo, Kenya. In : *Fossil vertebrates of Africa*. Ed : Leakey L.S.B., Academic Press, New-York, London, 105 p.
- [125] **LEAKEY R.E.F. & WALKER A.C.** : 1985, Further Hominids from the Plio-Pleistocene of Koobi Fora, Kenya. *American Journal of Physical Anthropology*, **67**, 135-163.
- [126] **LESSERTISSEUR J. & SABAN R.** : 1967, Squelette appendiculaire. In : *Traité de Zoologie. Anatomie, Systématique, biologie*. t. XVI, fasc. 1. Ed : Grassé, Masson, Paris, 709-1078.
- [127] **LEWIN R.** : 1998, *Principles of human evolution a core textbook*. Blackwell Science, Malden, USA., 526 p.
- [128] **LEWIS O.J.** : 1959, The coraco-clavicular joint. *Journal of Anatomy*, **93**, 296-303.
- [129] **LEWIS O.J.** : 1980, The joint of the evolving foot. Part III. The fossil evidence. *Journal of Anatomy*, **131**, 275-298.
- [130] **LEWIS O.J.** : 1989, *Functional morphology of the evolving hand and foot*. Oxford, Clarendon Press, 359 p.
- [131] **LISOWSKI F.P., ALBRECHT G.H. & OXNARD C.E.** : 1974, The form of the talus in some higher primates: a multivariate study. *American Journal of Physical Anthropology*, **41**, 191-216.
- [132] **LISOWSKI F.P., ALBRECHT G.H. & OXNARD C.E.** : 1976, African fossil tali: further multivariate morphometric studies. *American Journal of Physical Anthropology*, **45**, 5-18.
- [133] **LJUNGGREN A.E.** : 1979, Clavicular function. *Acta Orthopaedica Scandinavica*, **50**, 261-268.
- [134] **LOVEJOY C.O., JOHANSON D.C. & COPPENS Y.** : 1982, Hominid upper limb bones recovered from the Hadar formation: 1974-1977 collections. *American Journal of Physical Anthropology*, **57**, 637-649.
- [135] **MADRE-DUPOUY M.** : 1991, Principaux caractères de l'enfant néandertalien du Roc de Marsal, Dordogne (France). *L'Anthropologie (Paris)*, **2/3**, 523-534.
- [136] **MARCHAL F.** : 1997, *L'os coxal des hominidés*. Thèse de l'Université de la Méditerranée, **2 volumes**, 314 p.
- [137] **MATIEGKA J.** : 1937, In Olivier G., 1951 a Technique de mesure des courbures de la clavicule. *C. R. de l'Association des Anatomistes*, **69**, 753-764.
- [138] **MATIEGKA J.** : 1938, La déflexion de la clavicule. *L'Anthropologie (Paris)*, **48**, 596-597.
- [139] **MARTIN C.P. & O'BRIEN H.D.** : 1939, The coracoïd process in the primate. *Journal of Anatomy and Physiology*, **73**, 630-642.
- [140] **MARTIN R.** : 1928, *Lehrbuch der anthropologie*. Verlag von Gustav Fischer, Jena, 1182 p.
- [141] **MAYS S., STEELE J. & FORD M.** : 1999, Directional asymmetry in the human clavicle. *International Journal of Osteoarchaeology*, **9**, 18-28.
- [142] **MCHENRY H.M.** : 1984, Postcranial morphology in Hominoids. In : *The Pygmy Chimpanzee Evolutionary biology and behavior*, Ed : Susman R.L.
- [143] **MCHENRY H.M.** : 1986, Size variation in the postcranium of *Australopithecus afarensis* and extant species of homoidea. *Journal of Human Evolution*, **1**, 149-156.
- [144] **MCHENRY H.M.** : 1998, Body proportions in *Australopithecus afarensis* and *Australopithecus africanus* and the origin of the genus *Homo*. *Journal of Human Evolution*, **35**, 1-22.
- [145] **MCHENRY H.M. & CORRUCINI R.S.** : 1981, *Pan paniscus* and human evolution. *American Journal of Physical Anthropology*, **54**, 355-367.

- [146] **MCKENZIE J.** : 1955, The morphology of the sterno-mastoid and trapezius muscles. *Journal of Anatomy*, **89** (4), 526-531.
- [147] **MILLER R.A.** : 1932, Evolution of the pectoral girdle and forelimb in the primate. *American Journal of Physical Anthropology*, **17**, 2-56.
- [148] **MILLER R.A.** : 1952, The musculatur of Pan paniscus. *American Journal of Anatomy*, **91** (2), 183.
- [149] **MIVART ST. GEORGE** : 1867, Contributions towards a more complete knowledge of the skeleton of the primates. Part. 1: The appendicular skeleton of Simia. *Transactions of the Zoological Society of London*, **6**, 175-225.
- [150] **MOYÀ-SOLA S. & KÖHLER M.** : 1996, A *Dryopithecus* skeleton and the origins of great-ape locomotion. *Nature*, **379**, 156-159.
- [151] **NAPIER J.R.** : 1965, Réponse à Tobias, New discoveries in Tanganika, their bearing on hominid evolution. *Current Anthropology*, **6**, 402-403.
- [152] **NAPIER P.H.** : 1981, *Catalogue of Primates in the British Museum (Natural History) and elsewhere in the British Isles. Part II: family Cercopithecidae, subfamily Cercopithecinae.* British Museum, (Natural History) London, 203 p.
- [153] **NARA T.** : 1994, *Etude de la variabilité de certains caractères métriques et morphologiques des néandertaliens.* Thèse, Université de Bordeaux I.
- [154] **OLIVIER G.** : 1951 a, Technique de mesures des courbures de la clavicule. *C. R. de l'Association des Anatomistes*, **69**, 753-764.
- [155] **OLIVIER G.** : 1951b, Anthropologie de la clavicule. *Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris*, **10^{ème} série, t.II**, 67-99.
- [156] **OLIVIER G.** : 1951c, Anthropologie de la clavicule. *Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris*, **10^{ème} série, t. II**, 121-157.
- [157] **OLIVIER G.** : 1953, La clavicule du Semnopithèque. *Mammalia*, **XVII**, (3), 173-186.
- [158] **OLIVIER G.** : 1954, Anthropologie de la clavicule. *Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris*, **10^{ème} série, t. V**, 144-153.
- [159] **OLIVIER G.** : 1955, Anthropologie de la clavicule. *Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris*, **10^{ème} série, t. VI**, 282-302.
- [160] **OLIVIER G.** : 1962 a, Formation du squelette du membre chez l'Homme. *Vigot édition*, Paris, 230 p.
- [161] **OLIVIER G.** : 1962 b, Les caractères primitifs du squelette appendiculaire de l'embryon humain. *Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris*, **11^{ème} série, t. 3**, 249-263.
- [162] **OLIVIER G.** : 1965, *Anatomie anthropologique.* Vigot édition, Paris.
- [163] **OLIVIER G. & CARRÈRE P.** : 1953, Types de clavicules. Variations et corrélations. *C. R. de l'Association des Anatomistes*, 248-254.
- [164] **OLIVIER G. & DEPREUX R.** : 1954 a, L'omoplate du Semnopithèque. *Mammalia*, **XVIII**, (2), 183-211.
- [165] **OLIVIER G., CHABEUF M. & LALUQUE P.** : 1954 b, Anthropologie de la clavicule. *Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris*, **10^{ème} série, t. 5**, 35-46.
- [166] **OLIVIER G. & CAPLIEZ S.** : 1957, Anthropologie de la clavicule. *Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris*, **10^{ème} série, t. VIII**, 225-261.
- [167] **OLIVIER G. & CAIX M.** : 1959, L'humérus du Semnopithèque. *Mammalia*, **23**, (1), 77-99.
- [168] **OXNARD C.E.** : 1963, Locomotor adaptations in the primate forelimb. *Symposia of the Zoological Society of London*, **10**, 165-182.

- [169] **OXNARD C.E.** : 1968 a, A note on the fragmentary Sterkfontein scapula. *American Journal of Physical Anthropology*, **28**, 213-218.
- [170] **OXNARD C.E.** : 1968 b, A Note on the Olduvai Clavicular Fragment. *American Journal of Physical Anthropology*, **29**, 429-432.
- [171] **OXNARD C.E.** : 1968 c, The architecture of the Shoulder in some Mammals. *Journal of Morphology*, **126**, 249-290.
- [172] **OXNARD C.E.** : 1972, Some african fossil foot bones: a note on the interpolation into a matrix of extant species. *American Journal of Physical Anthropology*, **37**, 3-12.
- [173] **OXNARD C.E. & NEELY P.M.** : 1969, The descriptive use of of neighborhood limited classification in the functional morphology: an analysis of the shoulder in primates. *Journal of Morphology*, **129**, 127-148.
- [174] **PARSON F.G.** : 1917, On the modern english clavicle. *Journal of Anatomy and Physiology*, **51**, 71-93.
- [175] **PATTE E.** : 1955, *Les Néandertaliens*. Masson, Paris, 559 p.
- [176] **PATURET G.** : 1951, *Traité d'Anatomie Humaine, t.2 : membres supérieur et inférieur*. Masson, Paris, 1124 p.
- [177] **PILARDEAU P., PILARDEAU M., PECHEBERTY C. & PEREZ J.F.** : 1996, Etio-paléo-pathologie des atteintes musculaires et tendineuses de l'épaule chez le handballeur. *Le Spécialiste de Médecine du Sport*, **2**, 2-9.
- [178] **POLAK C.** : 1908, Die Anatomie des Genus *Colobus*. *Verhandelingen der Koninklijke Akademie van Wetenschappen Amsterdam (Tweede Sectie)*, **14**, (2), 1-247.
- [179] **PREUSCHOFF & DEMES** : 1985, Biomechanic determinants of arm length and body mass in brachiators. Cité dans *Locomotion*. (1994) de Renous, Dunod, Paris, 252 p
- [180] **RAFFERTY K.L & RUFF C.B.** : 1994, Articular structures and function in *Hylobates*, *Colobus*, and *Papio*. *American Journal of Physical Anthropology*, **94**, 395-408.
- [181] **RANKE J.** : 1904, Zur Anthropologie des Schulterblattes. *Korrespondenz-Blatt der Deutschen Gesellschaft für Anthropologie, Ethnologie und Urgeschichte*, **35**, 139-144.
- [182] **RAVEN M.C.**: 1950, *The anatomy of the Gorilla, The Raven memorial volume*. Raven M.C. 1950, Columbia University Press, New York, 15-188.
- [183] **RAY L.J.** : 1959, Metrical and non-metrical features of the clavicle of the Australian Aboriginal. *American Journal of Physical Anthropology*, **17**, 217-226.
- [184] **RENOUS S.** : 1994, *Locomotion*. Dunod, Paris, 252 p.
- [185] **REYNOLDS T.R.** : 1985, Stresses on the limbs of the quadrupedal primates. *American Journal of Physical Anthropology*, **67**, 351-362.
- [186] **ROBERTS D.** : 1974, Structure and function of the Primate scapula. In : *Primate locomotion*. Ed : Jenkins F.A., Academic Press, New York.
- [187] **ROBERTS D. & DAVIDSON I.** : 1975, The Lemur scapula. In : *Lemur Biology*. Ed : Tattersall I. & Susman R.W., Plenum Press, New York.
- [188] **ROBERTSON D.F.** : 1944, Anatomy of the South America woolly monkey (*Lagothrix*); Part I. Fore limb. *Zoologica, N.Y.*, **29**, 169-192.
- [189] **RÖNNING O. & KANTOMAA T.** : 1988, The growth pattern of the clavicle in the rat. *Journal of Anatomy*, **159**, 173-179.
- [190] **ROSE M.D.** : 1989, New postcranial specimens of catharhines from the Middle Miocene Chinji formation, Pakistan. Descriptions and discussion of proximal humeral functional morphology in anthropoids. *Journal of Human Evolution*, **18**, 131-162.

- [191] **ROSE M.D.** : 1993, Locomotor anatomy of Miocene hominoids. In : *Postcranial adaptation in non human primates*. Ed : Gebo D.L., Northern Illinois University Press, DeKalb, 252-272.
- [192] **ROSE M.D.** : 1994, Quadrupedalism in some Miocene Catarrhines. *Journal of Human Evolution*, **26**, 387-411.
- [193] **ROUVIÈRE H.** : 1974, *Anatomie humaine descriptive, topographique et fonctionnelle. t.II, Tronc*. 11^{ème} édition, Masson, Paris, 686 p.
- [194] **ROUVIÈRE H.** : 1982, *Anatomie humaine descriptive, topographique et fonctionnelle. t.III membres, système nerveux central*. 11^{ème} édition, Masson, Paris, 679 p.
- [195] **SAKKA M.** : 1973, Anatomie comparée de l'écaille de l'occipital (*squama occipitalis*) et des muscles de la nuque chez l'Homme et les Pongidés. partie II, myologie. *Mammalia*, **37**, 126-191.
- [196] **SAKKA M.** : 1985, *Morphologie évolutive de la tête et du cou chez l'Homme et les Grands Singes. Application aux Hominidés fossiles, t.I ensembles anatomiques et cervicaux*. Cahiers de Paléanthropologie, CNRS, Paris, 168 p.
- [197] **SANKHYAN A.R.** : 1997, Fossil clavicle of a Middle Pleistocene hominid from the central Narmada Valley, India. *Journal of Human Evolution*, **32**, 3-16.
- [198] **SATO T. & NORIYASU S.** : 1994, The morphological relationship between the humerus head and scapular glenoid region. *Journal of the Anthropological Society of Nippon, Anthropological Science*, **102**, 379-394.
- [199] **SCHMITT D.** : 1996, Humeral head shape as an indicator of locomotor behavior in extant Strepsirhini and Eocene Adapids. *Folia Primatologica*, **67**, 137-151.
- [200] **SCHULTZ A.H.** : 1930, The skeleton of the trunk and limbs of higher primates. *Human Biology*, **II**, (3), 303-438.
- [201] **SCHULTZ A.H.** : 1934, Some distinguishing characters of the mountain gorilla. *Journal of Mammalogy*, **15**, 51-61.
- [202] **SCHULTZ A.H.** : 1937, Proportion, variability and asymmetries of the long bones of the limbs and the clavicles in man and apes. *Human Biology*, **9**, 281-328.
- [203] **SCHULTZ A.H.** : 1950, The physical distinction of Man. *Proceedings of the American Philosophical Society*, **94**, 428-449.
- [204] **SCHULTZ A.H.** : 1972, *Les primates*. Bordas, Paris, 383 p.
- [205] **SENUT B.** : 1978 : *Contribution à l'étude de l'humérus et de ses articulations chez les Hominidés du Plio-pléistocène*. Thèse, Université Pierre et Marie Curie, Paris, t. I texte, 104 p. ; t. II, figures, 50 p.
- [206] **SENUT B.** : 1980 a, Nouvelles données sur l'humérus et ses articulations chez les Hominidés Plio-Pléistocènes. *L'Anthropologie (Paris)*, **84 (1)**, 112-118.
- [207] **SENUT B.** : 1980 b, New data on the humerus and its joints in Plio-Pléistocène Hominids. *Collegium Antropologicum*, **4**, 87-93.
- [208] **SENUT B.** : 1981, *L'humérus et ses articulations chez les Hominidés Plio-Pléistocènes*. Cahiers de Paléanthropologie, CNRS, Paris, 141p.
- [209] **SENUT B.** : 1983, Quelques remarques à propos d'un humérus d'hominoïde Pliocène provenant de Chemeron (Bassin du lac Baringo, Kenya). *Folia Primatologica*, **41**, 267-276.
- [210] **SENUT B.** : 1989 a, La locomotion des pré-hominidés. In : *Hominidae : Acte du 2ème congrès International de Paléontologie humaine, 1987*. Ed. : Giacobini G., Jaca Book, Turin, 53-60.
- [211] **SENUT B.** : 1989 b, *Le coude des Primates Hominoïdes. Anatomie, fonction, taxonomie, évolution*. Cahiers de Paléanthropologie, CNRS, Paris, 231p.
- [212] **SENUT B.** : 1995, D'*Australopithecus* à *Praeanthropus* ou du respect du code de nomenclature. *Annales de Paléontologie (vertébrés)*, **81**, 279-281.

- [213] **SENUT B.** : 1996, Les bipédies des Homínidés : origines et significations adaptatives, systématiques et phylogénétiques. In : *Congrès de Forli, the first humans and their cultural manifestations*. Ed : Facchini F., A.B.A.C.O édition, 9-14.
- [214] **SENUT B.** : 1999, Des grands singes à l'homme. In : *Les primates ancêtres de l'Homme, édition ARTCOM, Thomas H. & Senut B.*, 181p.
- [215] **SENUT B. & TARDIEU C.** : 1985, Functional aspects of Plio-Pleistocene Hominid limb bones: implications for taxonomy and phylogeny. In : *Ancestors: the hard evidence*. Ed : Delson E., Alan R. Liss, New York, 193-201.
- [216] **SHEA B.T.** : 1986, Scapula form and locomotion in chimpanzee evolution. *American Journal of Physical Anthropology*, **70**, 475-488.
- [217] **SIMONS E.** : 1995, Egyptian oligocene primate: a review. *Yearbook of Physical Anthropology*, **38**, 199-238.
- [218] **SONNTAG C.F.** : 1922, On the anatomy of the drill (*Mandrillus leucophaeus*). *Proceedings of the Zoological Society of London*, 429-453.
- [219] **SOUTEYRAND-BOULANGER J.** : 1966, Les formations fibreuses et les ligaments du triangle clavicoraco-pectoral chez les Primates. *Mammalia*, **30**, (4), 645-666.
- [220] **SOUTEYRAND-BOULANGER J.D.** : 1971, Arthrologie. In : *Traité de Zoologie. Anatomie, Systématique, Biologie* T. XVI, fasc. 3. Ed : Grassé, Masson, Paris, 840-1157.
- [221] **SPOOR F. & WOOD W.** : 1999, Neck proportion in modern humans and Neanderthals. *American Journal of Physical Anthropology*, (abstract), **suppl. 28**, 256.
- [222] **STERN J.T. JR. & OXNARD C.E.** : 1973, Primate Locomotion: some links with evolution and morphology. *Primatologia*, **4**, (11), 1-93.
- [223] **STERN J.T., JR., WELLS J.P., VANGOR A.K. & FLEAGLE J.G.** : 1976, Electromyography of some muscles of the upper limb in *Ateles* and *Lagothrix*. *Yearbook of Physical Anthropology*, **20**, 498-507.
- [224] **STERN J.T. JR., WELLS J.P., JUNGERS W.L. & VANGOR A.K.** : 1980 a, An electromyographic study of serratus anterior in Atelines and *Alouatta*: Implications for Hominoid evolution. *American Journal of Physical Anthropology*, **52**, 323-334.
- [225] **STERN J.T. JR., WELLS J.P., JUNGERS W.L., VANGOR A.K. & FLEAGLE J.G.** : 1980 b, An electromyographic study of the pectoralis major in *Atelines* and *Hylobates* with special references to the evolution of a pars clavicularis *American Journal of Physical Anthropology*, **52**, 13-25.
- [226] **STERN J.T. JR. & SUSMAN R.L.** : 1983, The locomotor anatomy of *Australopithecus afarensis*. *American Journal of Physical Anthropology*, **60**, 279-317.
- [227] **STEWART T.D.** : 1962, Neanderthal scapulae with special attention to the Shanidar Neanderthals from Iraq. *Anthropos*, **57**, 779-800.
- [228] **STOUT S.D. & PAINE R.R.** : 1992, Brief communication: histological age estimation using rib and clavicle. *American Journal of Physical Anthropology*, **87**, 111-115.
- [229] **STRICKLER T.L.** : 1978, Functional osteology and myology of the shoulder in the Chiroptera. *Contribution to Vertebrate Evolution, S. Karger, Basel, München, Paris*, **4**, 1-198.
- [230] **SULLIVAN W.E. & OSGOOD C.W.** : 1927, The musculature of the superior extremity of the Orang-utan. *The Anatomical Record*, **35**, 193-239.
- [231] **SUSMAN R.L., BADRIAN NOEL L. & BADRIAN ALISON J.** : 1980, Locomotor Behavior of *Pan paniscus* in Zaire. *American Journal of Physical Anthropology*, **53**, 69-80.
- [232] **SUSMAN R.L., STERN J.T. & JUNGERS W.JR.** : 1984, Arboreality and bipedality in the Hadar Hominids. *Folia Primatologica*, **43**, 113-156.
- [233] **SWIDERSKI D.L.** : 1993, Morphological evolution of the scapula in tree squirrels, chipmunks, and ground squirrels (*Sciuridae*): An analysis using thin-plate splines. *Evolution*, **47**, 1854-1873.

- [234] **SWINDLER D.R. & WOOD C.D.** : 1973, *An atlas of primate gross anatomy, Baboon, Chimpanzee and Man*. University of Washington Press, Washington, 370 p.
- [235] **SZILVASSY J.** : 1980, Age determination on the sternal articular faces of the clavicle. *Journal of Human Evolution*, **9**, 609-610.
- [236] **TAKAHASHI L.K.** : 1990, Morphological basis of arm-swinging: multivariate analyses of the forelimbs of *Hylobates* and *Ateles*. *Folia Primatologica*, **54**, 70-85.
- [237] **TARDIEU C.** : 1983, *L'articulation du genou. Analyse morpho-fonctionnelle chez les primates ; application aux Hominidés fossiles*. Cahiers de Paléanthropologie, CNRS, Paris, 108 p.
- [238] **TAYLOR A.B.** : 1995, Effects of ontogeny and sexual dimorphism on scapula morphology in the Mountain Gorilla (*Gorilla gorilla beringei*). *American Journal of Physical Anthropology*, **98**, 431-445.
- [239] **TAYLOR, A.B.** : 1997 a, Scapula form and biomechanics in gorillas. *Journal of Human Evolution*, **33**, 529-553.
- [240] **TAYLOR, A.B.** : 1997 b, Relative growth, ontogeny and sexual dimorphism in Gorilla (*Gorilla gorilla gorilla* and *Gorilla gorilla beringei*): Evolutionary and ecological considerations. *American Journal of Primatology*, **43**, 1-31.
- [241] **TERRY R.J.** : 1932, The clavicle of the American Negro. *American Journal of Physical Anthropology*, **16**, 351-379.
- [242] **TESTUT L.** : 1884, *Les anomalies musculaires chez l'Homme expliquées par l'anatomie comparée, leur importance en anthropologie*. Masson, Paris, 844 p.
- [243] **TESTUT L.** : 1911, *Traité d'Anatomie Humaine : TI Ostéologie, Arthrologie, Myologie*. Octave Doin et fils, éditeur, Paris, 1052 p.
- [244] **THOMAS H.** : 1999, Les Premiers Primates. In : *Les Primates ancêtres de l'Homme, édition ARTCOM, Thomas H. et Senut B.*, 181 p.
- [245] **TOBIAS P.V.** : 1965, New discoveries in Tanganika, their bearing on hominid evolution. *Current Anthropology*, **6**, 391-402.
- [246] **TRINKAUS E.** : 1977, A functional interpretation of the axillary border of the Neandertal scapula. *Journal of Human Evolution*, **6**, 231-234.
- [247] **TRINKAUS E.** : 1981, Neanderthal limb proportions. In : *Aspect of human evolution*. Ed. : Stringer C.B., 187-224.
- [248] **TRINKAUS E.** : 1983, *The Shanidar Neandertals*. Academic Press, New York , 502 p.
- [249] **TRINKAUS E.** : 1989, Neandertal upper limb morphology and manipulation. In : *Hominidae : Acte du 2^{ème} Congrès International de Paléontologie humaine, 1987*. Ed. : Giacobini G., Jaca Book, Turin, 331-338.
- [250] **TRINKAUS E., CHURCHILL S., VILLEMEUR I., RILEY K., HELLER A. & RUFF C.B.** : 1991, Robusticity versus shape: the functional interpretation of Neandertal appendicular morphology. *Journal of the Anthropological Society of Nippon, Anthropological Science*, **99 (3)**, 257-278.
- [251] **TURNQUIST J.E.** : 1983, Forelimb musculature and ligaments in *Ateles*, the spider monkey. *American Journal of Physical Anthropology*, **62**, 209-226.
- [252] **TURNQUIST J.E. & WELLS J.P.** : 1994, Ontogeny of locomotion in Rhesus macaque : I. Early post natal ontogeny of the musculoskeletal system. *Journal of Human Evolution*, **26 (5-6)**, 487-499.
- [253] **TUTTLE R.H.** : 1969, Knuckle walking and the problems of the human origins. *Science*, **166**, 953-961.
- [254] **TUTTLE R.H. & BASMAJIAN J.V.** : 1974, Electromyography of brachial muscles in *Pan gorilla* and hominoid evolution. *American Journal of Physical Anthropology*, **41**, 71-90.

- [255] TUTTLE R.H. & BASMAJIAN J.V. : 1977, Electromyography of Pongid shoulder muscles and hominoid evolution. I Retractor of the humerus and " rotators " of the scapula. *Yearbook of Physical Anthropology*, **20**, 491-497.
- [256] TUTTLE R.H. & BASMAJIAN J.V. : 1978, Electromyography of pongid shoulder muscles. II. Deltoid, rhomboid and "rotator cuff". *American Journal of Physical Anthropology*, **49**, 47-56.
- [257] TUTTLE R.H. & CORTRIGHT G.W. : 1988, Positional behavior, adaptive complexes and evolution. In : *Orang-utan Biology*. Ed : Schwartz J.H., Oxford University Press, Oxford, 383 p.
- [258] VALLOIS H.V. : 1925, L'os acromial dans les races humaines. *L'Anthropologie (Paris)*, **35**, 97-122.
- [259] VALLOIS H.V. : 1928, L'omoplate humaine. Etude anatomique et anthropologique. *Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris*, 7^{ème} série t. **IX**, 129-168.
- [260] VALLOIS H.V. : 1932, L'omoplate humaine. Etude anatomique et anthropologique. *Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris*, 8^{ème} série t. **III**, 3-153.
- [261] VALLOIS H.V. : 1946, L'omoplate humaine. Etude anatomique et anthropologique. *Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris*, 9^{ème} série t. **VII**, 16-99.
- [262] VALLOIS H.V. : 1974, L'omoplate scaphoïde, variation anatomique ou syndrome pathologique? *Archives d'Anatomie, d'Histologie et d'Embryologie Normales et Expérimentales*, **57**, 3-28.
- [263] VALLOIS H.V. : 1976, L'interprétation de l'omoplate de *Plesianthropus transvaalensis*. *L'Anthropologie (Paris)*, **80 (2)**, 229-242.
- [264] VANDERMEERSCH B. : 1981, *Les Hommes fossiles de Qafzeh (Israël)*. Cahiers de Paléanthropologie, C.N.R.S, Paris, 308 p.
- [265] VANDERMEERSCH B. : 1991, La ceinture scapulaire et les membres supérieurs. In : *Le squelette Moustérien de Kebara 2*. Ed : Yosef O.B. & Vandermeersch B., Cahiers de Paléanthropologie, CNRS, Paris, 157-178.
- [266] 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.
- [267] VILMEUR I. : 1994, *La main des néandertaliens. Comparaison avec la main des hommes de type moderne, morphologie et mécanique*. Cahiers de Paléanthropologie, CNRS, Paris, 162 p.
- [268] VOISIN J.L. : 1996, *Evolution de l'ontogenèse de l'épaule chez les hominidés*. Mémoire de D.E.A. du Muséum National d'Histoire Naturelle 81 p.
- [269] VOISIN J.L. : 1999, L'extrémité proximale de l'humérus des *Hominidae* actuels et fossiles. V^{ème} Congrès des Etudiants au Muséum National d'Histoire Naturelle, **2**, 62-63.
- [270] VOISIN J.L. : in prep.a, Les clavicules néandertaliennes : reflet d'un complexe scapulaire particulier ? *Actes du colloque : l'identité humaine en question, mai 1999*, Edition ARTCOM, Paris, 78-89 (sous presse).
- [271] VOISIN J.L. : in prep.b, La clavicule humaine : adaptation à la station érigée ? *Biométrie Humaine et Anthropologie*.
- [272] VRBA E.S. : 1979, A new study of the scapula of *Australopithecus africanus* from Sterkfontein. *American Journal of Physical Anthropology*, **51**, 117-130.
- [273] WALKER A. & PICKFORD M. : 1983, New postcranial fossils of *Proconsul africanus* and *Proconsul nyanzae*. In : *new interpretation of ape and human acenstery*. Ed : Ciochon R.L. & Corrucini S., Plenum Press New York, 325-351.
- [274] WALKER R.A. & LOVEJOY C.O. : 1985, Radiographic changes in the clavicle and proximal femur and their use in the détermination of skeletal age at death. *American Journal of Physical Anthropology*, **68**, 67-78.
- [275] WALKER A. & LEAKEY R. : 1993, In : *The Narikotome Homo erectus skeleton*. Ed. : Walker A. & Leakey R., Springer-Verlag (Berlin), 457 p.

- [276] **WEBB P.A.O & SUCHY J.M.** : 1985, Epiphyseal union of the anterior iliac crest and medial clavicle in a modern multiracial sample of american males and females. *American Journal of Physical Anthropology*, **68**, 457-466.
- [277] **WHITE T., SUWA G., RICHARDS G., WATTERS J.P. & BARNES L.G.** : 1983, "Hominoid clavicle" from Sahabi is actually a fragment of Cetacean rib. *American Journal of Physical Anthropology*, **61**, 239-244.
- [278] **WHITEHEAD P.F. & LARSON S.G.** : 1994, Shoulder motion during quadrupedal walking in *Cercopithecus aethiops*: integration of cineradiographic and electromiographic data. *Journal of Human Evolution*, **26**, 525-544.
- [279] **WOLFFSON D.M.** : 1950, Scapula shape and muscle function, with special reference to the vertebral border. *American Journal of Physical Anthropology*, **8**, 331-338.
- [280] **WOOLLARD H.H.** : 1925, Anatomy of *Tarsius spectrum*. *Proceedings of the Zoological Society of London*, **3**, 1071-1184.
- [281] **YIOULATOS D.** : 1994, *Maîtrise de l'espace et accès aux ressources chez le singe hurleur roux (Alouatta seniculus) de la Guyane française - Etude morpho-fonctionnelle*. Thèse, Muséum National d'Histoire Naturelle, 141p. et annexes (2 volumes).
- [282] **YOLDI A., MALDONADO I., DE LA HIGUERA J. & BOTELLO M.C.** : 1991, Analysis de sexo y edad a traves de costillas y clavícula : metodologia y resultados en una poblacion mediterranea. *Nuevas Perspectivas en Anthropologia*, Granada, 1097-1111.
- [283] **ZAPFE H.** : 1958, The skeleton of *Pliopithecus (Epipliopithecus) vindobonensis*. *American Journal of Physical Anthropology*, **16**, 441-456.
- [284] **ZIEGLER A.C.** : 1964, Brachiating adaptations of chimpanzee upper limb musculature. *American Journal of Physical Anthropology*, **22**, 15-32.
- [285] **ZIEMER K.** : 1978, Functional morphology of forelimb joints in the woolly monkey *Lagothrix lagotrucha*. In: *Contributions to Primatology*, **14**, Karger, Basel, 130 p.
- [286] **ZIHLMAN A. L. & CRAMER D.L.** : 1978, Skeletal differences between pygmy (*Pan paniscus*) and common chimpanzees (*Pan Troglodytes*). *Folia Primatologica*, **29**, 86-94.

TABLES DES ILLUSTRATIONS

TABLE DES FIGURES

Base de l'étude

Chapitre I : Matériels et Méthodes

- Figure I-1:** Localisation géographique des sites ayant fourni les pièces étudiées dans ce travail. Seul le site de Zhoukoudian (Chine) n'est pas représenté 24
- Figure I-2 :** Exemple de diagramme à moustaches, Cl : Colobe ; Gb : Gibbon ; Hm : Homme ; Oo : Orang-outan ; Pp : Bonobo ; Pt : Chimpanzé commun ; Ba : Babouin ; Gor : Gorille ; Prc : Procolobe et At : Atèle ; δ : Ecart-type 28
- Figure I-3 :** Détermination des arcs de courbures. Clavicule droite de *Pan troglodytes*. 29
- Figure I-4 :** Mesure de l'angle @ 30
- Figure I-5 :** Schéma des trois types d'articulation acromiale 31
- Figure I-6 :** Schéma représentant les mesures humérales 34
- Figure I-7 :** Les points et les plans de la scapula. Les points en gras définissent le plan P. 37
- Figure I-8 :** les types d'articulations glénoïdiennes 39
- Figure I-9 :** Morphologie des facettes articulaires acromio-claviculaires 43

Chapitre II : Rappel anatomique

- Figure II-1 :** Ceinture scapulaire d'*Eryops*, Permien du Texas (Devillers et al., 1976). 47
- Figure II-2:** Mouvement d'extension et de flexion (D'après Kapandji, 1994). 49
- Figure II-3 :** Le mouvement d'adduction (D'après Kapandji, 1994) 50
- Figure II-4 :** Le mouvement d'abduction (D'après Kapandji, 1994) 50
- Figure II-5 :** La flexion extension horizontale (D'après Kapandji, 1994) 51
- Figure II-6 :** Scapula droite, vue dorso-latérale & vue glénoïdale (échelle : x 2 / 3) 52
- Figure II-7 :** Position de la scapula par rapport au thorax. Chez un homme (à droite) et un Macaque (à gauche) (D'après Schultz, 1972). 53
- Figure II-8 :** Clavicule droite de *Pan troglodytes*, vue supérieure en haut, et postérieure en bas. 57
- Figure II-9 :** Clavicule droite, structure de la face inférieure chez l'homme 59
- Figure II-10 :** Localisation des structures humérales majeures 60
- Figure II-11 :** Extrémités proximales d'humérus, vue latérale. A : *Papio*; B : *Cercopithecus*; C : *Presbytis*; D : *Ateles* (D'après Larson et al., 1989) 61
- Figure II-12 :** Position de la tubérosité deltoïdienne en fonction du mode locomoteur, schématisée par la flèche (D'après Inman et al., 1944). 64
- Figure II-13 :** Disposition du muscle trapèze, exemples d'un Macaque à gauche et d'un chimpanzé à droite (D'après Larson et al., 1991). 66
- Figure II-14 :** Localisation schématique des muscles rhomboïdes et *omocervicalis* chez différents primates. o : *omocervicalis*, r : rhomboïde. (D'après Miller, 1932) 70

Figure II-15 : Insertion claviculaire du muscle <i>omocervicalis</i> chez les orangs-outans, les chimpanzés et les autres mammifères (D'après McKenzie, 1955)	75
Figure II-16 : Insertion costale du grand dentelé (D'après Stern et <i>al.</i> , 1980 a et Larson et <i>al.</i> , 1991).	78
Figure II-17 : Représentation schématique du grand pectoral et de ses insertions costales, sternales, claviculaires et humérales (D'après Miller, 1932).	81
Figure II-18 : Représentation schématique du petit pectoral (Pp) et du pectoral abdominal (Pa) et de leurs insertions costales et humérales (D'après Miller, 1932).	84
Figure II-19 : Représentation schématique des zones d'insertion du grand dorsal chez le gibbon, le gorille et l'homme (D'après Miller, 1932).	91
Figure II-20 : Noter le développement ventral du grand dorsal. AA : <i>Atlanto-scapularis anterior</i> , AP : <i>Atlanto-scapularis posterior</i> , BB : Biceps, CLM : <i>Cleido-mastoïdien</i> , DEL : Deltoïde, DTR : <i>Dorso-epitroclearis</i> , ISP : Infra-épineux, LD : Grand dorsal, RH : Rhomboïde, TMA : Grand rond, TRA : trapèze, TMI : Petit rond, TRI : Triceps (Yioulatos, 1994).	93
Figure II-21 : Morphologie du ligament costo-claviculaire chez la Roussette et différents primates. C : Capsule articulaire sterno-claviculaire, R : Ligament costo-claviculaire, S : Muscle sub-clavier, d'après Cave (1961).	103
Figure II-22 : Insertion des ligaments conoïde et trapézoïde sur le processus coracoïde (D'après Kapandji, 1994)	104
Figure II-23 : Amplitude du mouvement d'ouverture (A) et de fermeture (B) de l'angle entre la clavicule et la scapula. Les pointillés représentent la position où aucun des deux ligaments (conoïde et trapézoïde) n'est en tension (D'après Kapandji, 1994).	104
Figure II-24 : Ligaments scapulo-claviculaires et scapulo-scapulaires (en gras) chez l'homme, vue glénoïdale en haut et vue costale en bas (D'après Kapandji, 1994).	106
Figure II-25 : Ligaments gléno-huméraux chez <i>Papio</i> , <i>Mandrillus</i> et <i>Hylobates</i> . Ac : acromion, Ca : capsule articulaire, Cg : cavité glénoïdale, H : humérus, Lgh : ligament gléno-huméral, Lghi : ligament gléno-huméral inférieur, Lghm : ligament gléno-huméral moyen, Sc : scapula, Tb : tendon du biceps, Tr : triceps (D'après Souteyrand-Boulenger, 1971).	108

Les primates actuels

Chapitre III : La clavicule

Figure III-1 : Clavicule droite en vue supérieure afin de rappeler la position des courbures externe et interne.	113
Figure III-2 : Clavicules droites en vue supérieure.	115
Figure III-3 : Clavicule de l'individu 24-982 g (<i>Homo sapiens sapiens</i>)	118
Figure III-4 : Regroupement des espèces en fonction de leur morphologie claviculaire en vue supérieure.	119
Figure III-5 : Courbure interne chez le babouin et l'homme.	122
Figure III-6 : Orientation des résultantes des forces s'exerçant sur les ligaments coraco et costo-claviculaires, clavicule en vue supérieure (crâniale), d'après Ljunggren (1979).	124
Figure III-7 : Schéma du système clavicule / trapèze assimilé à une potence (D'après Inuzuka, 1992).	126
Figure III-8 : Clavicule droite en vue postérieure (dorsale), afin de mettre en évidence les courbures inférieure et supérieure.	132

Figure III-9 : Morphologie de la courbure supérieure chez <i>Pan</i> et <i>Papio</i> .	133
Figure III-10 : Clavicules droites en vue postérieure	134
Figure III-11 : Les trois types de courbures supérieures chez l'homme	135
Figure III-12 : Le mouvement de brachiation chez le gibbon. En haut mouvement vu de profil, en bas vu de face (Fleagle, 1974). Noter la position du buste par rapport au bras porteur.	138
Figure III-13 : Clavicules associées à une scapula disposée haute par rapport au thorax. En pointillés clavicule humaine (courbure inférieure unique). En traits pleins clavicule de grand singe (deux courbures). Noter la différence de hauteur, par rapport au manubrium, qui existe entre ces deux morphologies claviculaires (D'après Voisin, in prep. a).	140
Figure III-14 : Relations entre la scapula, la clavicule et le sternum pour une clavicule de type gibbon (lignes pleines) et de type grand singe (pointillés).	141
Figure III-15 : Position de la clavicule par rapport à la scapula chez les cercopithécicoïdes	142
Figure III-16 : Les types d'extrémités claviculaires acromiales (latérales).	151
Figure III-17 : Morphologie des facettes articulaires acromio-claviculaires. La morphologie de l'acromion est en chiffre romain, et celle de l'extrémité acromiale (latérale) de la clavicule en chiffre arabe.	153

Chapitre IV : L'humérus

Figure IV-1 : Insertions musculaires sur la diaphyse humérale chez l'homme. Les insertions les plus distales ainsi que les ligaments ne sont pas représentés (D'après Paturet, 1951).	179
Figure IV-2 : Humérus vue latérale	181
Figure IV-3 : Segments des membres antérieurs et postérieurs chez les mammifères. Lignes pleines : analogies entre les segments. Lignes pointillées : homologies entre les segments (Inuzuka, 1992).	182
Figure IV-4 : Schéma de tête humérale, a : diamètre antéro-postérieur, b : diamètre médio-latéral, c : diamètre proximo-distal.	186
Figure IV-5 : Extension de la surface articulaire entre les tubercules (en grisé), chez un primate quadrupède à gauche et un suspenseur à droite.	190
Figure IV-6 : La position privilégiée en vue dorsale et inférieure.	193
Figure IV-7 : Position de la scapula et de l'humérus chez les primates quadrupèdes, tel que <i>Papio</i> . Noter la rigidité de l'ensemble humérus / scapula lors des déplacements quadrupèdes (Rose, 1989).	195
Figure IV-8 : Hauteur relative du tubercule majeur chez <i>Papio</i> , à gauche, et <i>Hylobates</i> , à droite.	199
Figure IV-9 : Rotation des tubercules majeur et mineur et dégagement de la tête humérale.	207
Figure IV-10 : Morphologie de l'empreinte du subscapulaire sur le tubercule mineur chez les <i>Cercopithecoidea</i> .	210
Figure IV-11 : Orientation de l'empreinte du subscapulaire par rapport au grand axe de la diaphyse humérale, grands singes à gauche et homme à droite. Noter que α homme > α grands singes	211
Figure IV-12 : Différence angulaire entre deux positions pour des rayons différents, α = angle entre pi et pf1 et β = angle entre pi et pf2, R1>R2 et $\alpha < \beta$	213

Chapitre V : La scapula

Figure V-1 : Vue glénoïdienne, cavité glénoïdale de gibbons à gauche et d'atèles à droite	227
Figure V-2 : Action des forces sur la cavité glénoïdale d'une scapula dorsale lors du knuckle walking. F1 est horizontale vers l'arrière, F2 verticale vers le haut et F3 horizontale vers la	

colonne vertébrale. Plus la cavité glénoïdale est orientée crânialement et plus celle-ci s'oppose à l'action de F1. 233

- Figure V-3 :** Illustration du mouvement de sonnette de la scapula lors de l'abduction. Le mouvement de bascule de la scapula, chez l'homme, commence quand l'abduction a atteint 60°. Noter que lorsque la scapula bascule, cette dernière et l'humérus sont en position « privilégiée ». 235
- Figure V-4 :** Orientation du processus coracoïde par rapport à la cavité glénoïdale. Scapula de gorille (à gauche) et d'homme (à droite) en vue glénoïdale. 246
- Figure V-5 :** Orientation du processus coracoïde par rapport au squelette axial 246
- Figure V-6 :** Insertions ligamentaires (gras et italique) et musculaires (gras) sur le processus coracoïde, vue glénoïdale à gauche, vue costale à droite (D'après Kamina, 1995). 247
- Figure V-7 :** Orientation de la partie proximale du processus coracoïde. Noter la verticalisation de cette partie chez le gorille et son horizontalisation chez l'homme. 249
- Figure V-8 :** Morphologie de l'extrémité distale du processus coracoïde, forme classique à gauche (autres primates) et biseauté à droite (gorille). 258
- Figure V-9 :** Morphologie de l'articulation acromiale 269
- Figure V-10 :** Position de la clavicule par rapport à l'acromion, en fonction du type acromial, type II à gauche et type I à droite. 271
- Figure V-11 :** Les trois types de facette articulaire à l'extrémité latérale de la clavicule. 271
- Figure V-12 :** Mouvement de circumduction chez l'homme (D'après Kapandji, 1994). 279

Chapitre VI : Conclusion sur l'épaule moderne

- Figure VI-1 :** Illustration du système potence / hauban réalisé par l'épaule. 297

Les fossiles

Chapitre VII : Les clavicules fossiles

- Figure VII-1 :** Clavicules de l'Abri Pataud (x 3/5) et de Omo I KSH (x 1/2) en vues supérieure et postérieure. 309
- Figure VII-2 :** Clavicules néandertaliennes en vues supérieure et postérieure, ramenées à la même taille. Rg : Régourdou, Fer : La Ferrassie I, Kb : Kebara, Kp4 : Krapina 4, Nd : Néanderthal, Chp : Chapelle-aux-Saints et 315
- Figure VII-3 :** Les types d'extrémités claviculaires acromiales (latérales). 322
- Figure VII-4 :** Clavicule Arago 63 (Echelle : 7/10) 327
- Figure VII-5 :** Clavicule Chk-B-2-81 (Echelle : 3/5) 328
- Figure VII-6 :** Clavicules de l'adolescent de Nariokotome (KMN-WT 15 000) en vues supérieure et postérieure (Echelle : 1/2) 329
- Figure VII-7 :** Clavicule droite ADT6-50 (Gran Dolina) en vues supérieure et postérieure (Echelle 2/5). 330
- Figure VII-8 :** Clavicule gauche d'*Homo habilis* : OH 48 (Echelle 1/2). 336
- Figure VII-9 :** Fragment osseux (claviculaire ?) MLD 20 (Echelle 4/5). 339
- Figure VII-10 :** Clavicule gauche de *Paracolobus chemeroni* KNMBC 3J (Echelle 4/5). 340
- Figure VII-11 :** Fragments claviculaires de *Proconsul sp.* (Echelle 7/10) 344

Chapitre VIII : Les humérus fossiles

Figure VIII-1 : Extrémité proximale de l'humérus Omo-119-2710, vue postérieure. Echelle 1/2 365

Figure VIII-2 : Rappel de ce qu'est la largeur i du tubercule mineur. Pour plus d'informations, se reporter au Chapitre I. 369

Chapitre IX : Les scapulas fossiles

Figure IX-1 : Morphologie d'une facette articulaire de type II. 395

Figure IX-2 : Morphologie du bord latéral chez KNM-WT 15 000 et l'homme moderne. 404

Figure IX-3 : Morphologie des cavités glénoïdales de type - et de type +. 409

TABLE DES GRAPHIQUES

Primates actuels

Chapitre III : La clavicule

- Graphique III-1** : Proportion de clavicules présentant une courbure externe chez *Ateles* et *Hylobates* 114
- Graphique III-2** : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de la courbure externe. Chez *Hylobates* et *Ateles*, elle a été déterminée avec les rares clavicules présentant cette courbure afin d'avoir un aperçu correct de leurs variations. 116
- Graphique III-3** : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de la courbure interne. Chez *Gorilla* et *Papio* elle a été calculée avec les rares clavicules présentant cette courbure afin d'avoir un aperçu correct de leurs variations 117
- Graphique III-4** : Droites de régressions entre courbures externe et interne chez l'homme, les bonobos, les chimpanzés communs et les orangs-outans. 121
- Graphique III-5** : Proportion de clavicules présentant une courbure supérieure chez les *Cercopithecidae* et l'homme. Chez ce dernier, la forte proportion de clavicules possédant une courbure supérieure s'explique par la présence de clavicules de type II et de type III (Graphique III-9) 133
- Graphique III-6** : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de la courbure inférieure. Chez *Hylobates* elle a été déterminée avec les rares clavicules présentant cette courbure. 136
- Graphique III-7** : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de la courbure supérieure. Chez *Papio*, *Colobus*, *Homo* et *Procolobus* elle a été déterminée avec les rares clavicules présentant cette courbure. 136
- Graphique III-8** : Droites de régression pour les courbures supérieure et inférieure chez *Pongo pygmaeus*, *Pan paniscus* et *Pan troglodytes*. 137
- Graphique III-9** : Proportion de clavicules de type I, II et III chez différents primates. 137
- Graphique III-10** : ACP ne tenant compte que des courbures claviculaires, projection sur les axes 1 et 2. Au sein des gibbons *Hylobates (Nomascus) concolor* (en haut) se différencie d'*Hylobates hylobates lar* (en bas). 147
- Graphique III-11** : ACP ne tenant compte que des courbures claviculaires, projection sur les axes 1 et 3. 149
- Graphique III-12** : ACP ne tenant compte que des courbures claviculaires, projection sur les axes 2 et 3. 149
- Graphique III-13** : Proportion des différents types d'articulations claviculaires acromiales (latérales). 151
- Graphique III-14** : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de la longueur totale. 155
- Graphique III-15** : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de l'indice claviculo-huméral. 159
- Graphique III-16** : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de l'indice claviculo-scapulaire. 160
- Graphique III-17** : Proportion de clavicules présentant l'empreinte du ligament costo-claviculaire, lar : *H. (Hylobates) lar* et no : *H. (Nomascus) concolor*. 165
- Graphique III-18** : Proportions de clavicules (en %) présentant une gouttière du subclavier 169

Graphique III-19 : Proportions (en %) de clavicules présentant simultanément le sillon du subclavier et l'empreinte du ligament costo-claviculaire.	171
Graphique III-20 : ACP tenant compte de tous les caractères claviculaires, projection sur les axes 1 et 2	173
Graphique III-21 : ACP tenant compte de tous les caractères claviculaires, projection sur les axes 2 et 3	174
Graphique III-22 : ACP tenant compte de tous les caractères claviculaires, projection sur les axes 1 et 3	175

Chapitre IV : L'humérus

Graphique IV-1 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de la hauteur de l'insertion de la hauteur de la tubérosité deltoïdienne (INDDELTA).	177
Graphique IV-2 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de l'angle diaphysaire (en degrés). Chez <i>Ateles</i> , seuls les individus présentant une valeur supérieure à zéro sont représentés.	181
Graphique IV-3 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de la robustesse au col de l'humérus.	185
Graphique IV-4 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation du rapport entre les diamètres antéro-postérieur et médio-latéral.	186
Graphique IV-5 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation du rapport des diamètres antéro-postérieur et proximo-distal.	188
Graphique IV-6 : Distribution de la variable INDDET2 (a / c) chez l'homme et les gibbons.	189
Graphique IV-7 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation du rapport des diamètres proximo-distal et médio-latéral.	189
Graphique IV-8 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de l'extension de la tête humérale entre les tubercules.	191
Graphique IV-9 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de la taille du tubercule majeur.	197
Graphique IV-10 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de la hauteur du tubercule majeur.	198
Graphique IV-11 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de la taille du tubercule mineur.	200
Graphique IV-12 : Distribution de la taille du tubercule mineur chez <i>Hylobates</i> et <i>Papio</i> .	201
Graphique IV-13 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de la hauteur du tubercule mineur.	201
Graphique IV-14 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de l'angle entre l'empreinte du subscapulaire et la diaphyse humérale.	202
Graphique IV-15 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de la largeur de la gouttière bicipitale.	203
Graphique IV-16 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de la largeur bicipitale.	205
Graphique IV-17 : ACP avec les variables décrivant l'extrémité proximale de l'humérus, projection sur les axes 1 et 2 en haut et sur les axes 1 et 3 en bas.	215
Graphique IV-18 : ACP avec les variables décrivant l'extrémité proximale de l'humérus, projection sur les axes 2 et 3	216
Graphique IV-19 : ACP des extrémités proximales d'humérus d'hominoïdes et d'atèles. Projection sur les axes 1 et 2.	217
Graphique IV-20 : ACP des extrémités proximales d'humérus d'hominoïdes et d'atèles. Projection sur les axes 1 et 3 en haut et sur les axes 2 et 3.	218
Graphique IV-21 : ACP sur les extrémités proximales d'humérus chez <i>Colobus</i> , <i>Procolobus</i> et <i>Papio hamadryas</i> , projection sur les axes 1 et 2. Les pointillés délimitent les deux ensembles de <i>Papio</i> et les lignes pleines les deux ensembles de <i>Procolobus</i>	220

Graphique IV-22 : ACP sur les extrémités proximales d'humérus chez *Colobus*, *Procolobus* et *Papio hamadryas*, projection sur les axes 1 et 3 en haut et sur les axes 2 et 3 en bas. Les pointillés délimitent les deux ensembles de *Papio* et les lignes pleines les deux ensembles de *Procolobus*.221

Chapitre V : La scapula

Graphique V-1 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de l'indice glénoïdien.	226
Graphique V-2: Proportion des différents types glénoïdiens chez <i>Ateles</i>	228
Graphique V-3 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de l'angle axillo-glénoïdien (en degrés).	229
Graphique V-4 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation (en degrés) de l'angle pilier-glénoïdien.	231
Graphique V-5 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de l'angle spino-trapézien (en degrés).	236
Graphique V-6 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation (en degrés) de l'angle trapézo-dentelé.	237
Graphique V-7 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de l'extension du trapèze.	238
Graphique V-8 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation (en degrés) de l'angle gléno-coracoïde-p.	242
Graphique V-9 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation (en degrés) de l'angle gléno-coracoïde-p'.	244
Graphique V-10 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation (en degrés) de l'angle coraco-scapulaire	245
Graphique V-11 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation (en degrés) de l'angle gléno-coracoïde-3.	248
Graphique V-12 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation (en degrés) de l'angle coraco-proximo-distal	250
Graphique V-13 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de l'indice coracoïdien.	252
Graphique V-14 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de l'indice de robustesse maximale.	253
Graphique V-15 : Proportion (en %) de scapulas présentant un processus coracoïde taillé en biseau	258
Graphique V-16 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation (en degrés) de l'angle épine-pilier.	259
Graphique V-17 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation (en degrés) de l'angle épine.	260
Graphique V-18 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation (en degrés) de l'angle acromio-spinal.	261
Graphique V-19 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation (en degrés) de l'angle acromio-trapézoïdal	262
Graphique V-20 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de l'indice longueur de l'épine.	264
Graphique V-21 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de l'indice épineux.	265
Graphique V-22 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de l'indice hauteur acromiale.	266
Graphique V-23 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de l'indice hauteur épineuse.	267
Graphique V-24 : Proportion en (%) des différents types d'articulation acromiale	268
Graphique V-25 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation (en degrés) de l'angle supérieur.	272
Graphique V-26 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation (en degrés) de l'angle médial.	273
Graphique V-27 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation (en degrés) de l'angle latéral.	274
Graphique V-28 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation (en degrés) de l'angle inférieur.	275
Graphique V-29 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de l'indice scapulaire. lar : <i>Hylobates (Hylobates) lar</i> , no : <i>Hylobates (Nomascus) concolor</i> .	277

Graphique V-30 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de l'indice rapfosse. lar : <i>Hylobates</i> (<i>Hylobates</i>) lar, no : <i>Hylobates</i> (<i>Hylobates</i>) <i>concolor</i>	280
Graphique V-31 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de l'indice infra-épineux.	282
Graphique V-32 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de l'indice col-scapula.	284
Graphique V-33 : ACP sur les scapulas de toutes les espèces présentes dans l'échantillon. Projection sur les axes 1 et 2. Noter la particularité des nuages de points des hommes et des orangs-outans.	287
Graphique V-34 : ACP sur les scapulas de toutes les espèces présentes dans l'échantillon. Projection sur les axes 1 et 3. Noter la particularité des nuages de points des hommes et des orangs-outans.	288
Graphique V-35 : ACP avec tous les primates de l'échantillon. Projection sur les axes 2 et 3	289
Graphique V-36 : ACP avec les babouins, les colobes et les procolobes. Projection sur les axes 1 et 2	290
Graphique V-37 : ACP avec les babouins, les colobes et les procolobes. Projection sur les axes 1 et 3.	291
Graphique V-38 : ACP avec les babouins, les colobes et les procolobes. Projection sur les axes 2 et 3.	292
Graphique V-39 : ACP sur les scapulas de grands singes, d'atèles et de gibbons. Projections sur les axes 1 et 2 en haut et 1 et 3 en bas.	294
Graphique V-40 : ACP avec les grands singes africains, les gibbons et les atèles. Projection sur les axes 2 et 3.	295

Chapitre VI : Conclusion sur l'épaule moderne

Graphique VI-1 : ACP permettant de distinguer les primates en fonction de leurs épaules, projection sur les axes 1 et 2.	303
Graphique VI-2 : ACP permettant de distinguer les primates en fonction de leurs épaules, projection sur les axes 1 et 3.	303
Graphique VI-3 : ACP permettant de distinguer les primates en fonction de leurs épaules, projection sur les axes 1 et 4.	304
Graphique VI-4 : ACP permettant de distinguer les primates en fonction de leurs épaules, projection sur les axes 2 et 3.	304
Graphique VI-5 : ACP épaule complète au sein des hominoïdes et des atèles, projection sur les axes 1 & 2.	305
Graphique VI-6 : ACP épaule complète au sein des hominoïdes et des atèles, projection sur les axes 1 & 3.	306
Graphique VI-7 : ACP épaule complète au sein des hominoïdes et des atèles, projection sur les axes 2 & 3.	306

Les Fossiles

Chapitre VII : Les clavicules fossiles

Graphique VII-1 : Proportion (en %) de clavicules de types I, II et III chez les grands singes, l'homme moderne et les néandertaliens (d'après Voisin, in prep. a).	317
Graphique VII-2 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de la courbure inférieure chez les grands singes, l'homme moderne et les néandertaliens (d'après Voisin, in prep. a).	318
Graphique VII-3 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de la courbure supérieure chez les grands singes, l'homme moderne et les néandertaliens (d'après Voisin, in prep a).	319

Chapitre VIII : Les humérus fossiles

- Graphique VIII-1** : ACP permettant de visualiser les affinités entre espèces fossiles et actuelles, projection sur les axes 1 et 2. 349
- Graphique VIII-2** : ACP permettant de visualiser les affinités entre espèces fossiles et actuelles, projection sur les axes 1 et 2 349
- Graphique VIII-3** : ACP permettant de visualiser les affinités entre espèces fossiles et actuelles, projection sur les axes 1 et 3 350
- Graphique VIII-4** : ACP avec les variables décrivant la tête humérale et les tubercules, projection sur les axes 1 et 2. 351
- Graphique VIII-5** : ACP avec les variables décrivant la tête humérale et les tubercules, projection sur les axes 1 et 3. 351
- Graphique VIII-6** : ACP avec les variables décrivant la tête humérale et les tubercules, projection sur les axes 1 et 3. 352
- Graphique VIII-7** : ACP permettant de situer *Paracolobus chemeroni* et *Aegyptopithecus zeuxis* par rapport à des primates quadrupèdes actuels. L'analyse porte sur toutes les variables humérales, en haut projection sur les axes 1 et 2 et en bas sur les axes 1 et 3. 355
- Graphique VIII-8** : ACP permettant de situer *Paracolobus chemeroni* et *Aegyptopithecus zeuxis* par rapport à des primates quadrupèdes actuels. L'analyse porte sur toutes les variables humérales, en haut projection sur les axes 2 et 3 356
- Graphique VIII-9** : Valeurs moyennes et amplitudes de variation du rapport entre les diamètres proximo-distal et médio-latéral chez des primates actuels et des australopithèques. 365
- Graphique VIII-10** : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de la hauteur du petit tubercule par rapport à la tête humérale entre les australopithèques et différentes espèces de primates actuels, Aus : Australopithèque. 367
- Graphique VIII-11** : ACP permettant de situer les australopithèques et les néandertaliens par rapport aux autres hominoïdes. Projection sur les axes 1 et 2. 370
- Graphique VIII-12** : ACP permettant de situer les australopithèques et les néandertaliens par rapport aux autres hominoïdes. Projection sur les axes 1 et 3. 371
- Graphique VIII-13** : ACP permettant de situer les australopithèques et les néandertaliens par rapport aux autres hominoïdes. Projection sur les axes 2 et 3. 372
- Graphique VIII-14**: ACP situant l'individu KNMER-1473 par rapport à d'autres *Hominoidea* actuels et fossiles, projection sur les axes 1 et 2, en haut et sur les axes 1 et 3, en bas 375
- Graphique VIII-15** : ACP situant l'individu KNMER-1473 par rapport à d'autres *Hominoidea* actuels et fossiles. Projection sur les axes 2 et 3 376
- Graphique VIII-16** : Valeurs moyennes et amplitudes de variation du rapport entre les diamètres antéro-postérieur et médio-latéral chez les néandertaliens (Nd) et quelques primates actuels. 381
- Graphique VIII-17** : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de la hauteur du tubercule mineur chez les néandertaliens (Nd) et quelques primates actuels. 382

Chapitre IX : Les scapulas fossiles

- Graphique IX-1** : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de l'indice glénoïdien chez les néandertaliens et différents primates actuels. 389
- Graphique IX-2** : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de l'indice col-scapula chez les néandertaliens et différents primates actuels. 397
- Graphique IX-3** : ACP permettant de positionner l'*Homo ergaster* (KNMER 15 000) et *Paracolobus chemeroni* (KNMBC 3H), projection sur les axes 1 et 2. 401

Graphique IX-4 : ACP permettant de positionner l'*Homo ergaster* (KNMER 15 000) et *Paracolobus chemeroni* (KNMBC 3H), projection sur les axes 1 et 3. 401

Graphique IX-5 : ACP permettant de positionner l'*Homo ergaster* (KNMER 15 000) et *Paracolobus chemeroni* (KNMBC 3H), projection sur les axes 2 et 3. 402

TABLE DES TABLEAUX

Base de l'étude

Chapitre I : Matériels et Méthodes

Tableau I-1 : Effectif du matériel ostéologique étudié	22
Tableau I-2 : Pièces fossiles étudiées ainsi que leur âge probable et leur lieu de découverte. Les pièces suivies du symbole « • » correspondent aux originaux.	25
Tableau I-3 : Pièces fossiles non humaines étudiées ainsi que leur âge probable et leur lieu de découverte. Les pièces suivies du symbole « • » correspondent aux originaux.	26
Tableau I-4 : Synthèse des variables claviculaires.	32
Tableau I-5 : Caractères mesurés sur l'extrémité proximale et sur la diaphyse humérale.	33
Tableau I-6 : Les variables décrivant l'extrémité proximale de l'humérus.	35
Tableau I-7 : Points et axes définis sur la scapula	38
Tableau I-8 : Variables scapulaires. Les noms entre parenthèses dans la colonne variable sont les noms abrégés.	46

Les primates actuels

Chapitre III : La clavicule

Tableau III-1 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation des courbures en vue supérieure.	114
Tableau III-2 : Extension de la courbure externe par rapport à celle de la courbure interne sur la diaphyse claviculaire.	116
Tableau III-3 : Valeurs du coefficient de corrélation de Pearson r entre les courbures externe et interne chez l'homme, les chimpanzés et les orangs-outans	120
Tableau III-4 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation des courbures en vue postérieure (dorsale)	132
Tableau III-5 : Valeurs du coefficient de corrélation de Pearson r entre les courbures inférieure et supérieure.	136
Tableau III-6 : Proportion (en %) des trois types de courbures supérieures chez les différents groupes taxonomiques.	138
Tableau III-7 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de l'angle @.	150
Tableau III-8 : Valeurs du facteur de corrélation de Pearson r, et la probabilité (p) associée, entre l'angle @ et d'autres variables claviculaires pour différentes espèces. Seuls les corrélations significatives ont été signalés.	151
Tableau III-9 : Proportion des différents types d'articulations acromiales. Les gibbons et les atèles ont respectivement 4 et 2 individus qui ne présentent pas de surfaces articulaires distinctes	152
Tableau III-10 : Valeurs moyennes et amplitudes de variations de la robustesse claviculaire chez différents taxons.	154

Tableau III-11 : Corrélation entre la longueur absolue et différentes structures claviculaires. Seules les corrélations significatives ont été mentionnées.	157
Tableau III-12 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de l'indice claviculo-huméral	158
Tableau III-13 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de l'indice claviculo-scapulaire.	160
Tableau III-14 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de l'indice coraco-claviculaire.	161
Tableau III-15 : Pourcentage de clavicules présentant une empreinte de l'insertion du ligament costo-claviculaire	164
Tableau III-16 : Pourcentage de clavicules possédant une gouttière du subclavier	168

Chapitre IV : L'humérus

Tableau IV-1 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de la hauteur de la tubérosité deltoïdienne.	178
Tableau IV-2 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de l'angle diaphysaire.	181
Tableau IV-3 : Variables présentant un coefficient de corrélation de Pearson significatif avec l'angle diaphysaire. Les définitions des variables sont rappelées sur la feuille A3 en fin de volume.	181
Tableau IV-4 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de la robustesse de la diaphyse au col de l'humérus.	185
Tableau IV-5 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation du rapport entre les diamètres antéro-postérieur et médio-latéral.	187
Tableau IV-6 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation du rapport des diamètres antéro-postérieur et proximo-distal.	188
Tableau IV-7 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation du rapport des diamètres proximo-distal et médio-latéral.	190
Tableau IV-8 : Valeurs moyennes amplitudes de variation de l'extension de la tête humérale entre les tubercules.	191
Tableau IV-9 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de la taille du tubercule majeur.	198
Tableau IV-10 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de la hauteur du tubercule majeur.	199
Tableau IV-11 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de la taille du tubercule mineur.	200
Tableau IV-12 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de la hauteur du tubercule mineur.	202
Tableau IV-13 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de l'angle entre l'empreinte du subscapulaire et la diaphyse humérale.	203
Tableau IV-14 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de la largeur de la gouttière bicipitale.	204
Tableau IV-15 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de la largeur bicipitale.	205
Tableau IV-16 : Facteurs de corrélation de Pearson entre trois variables de la tête humérale et la largeur intertuberculaire.	206
Tableau IV-17 : Facteurs de corrélation de Pearson entre les variables ci-dessous et la largeur de la gouttière bicipitale.	207

Chapitre V : La scapula

Tableau V-1 : Amplitude de variation de l'indice glénoïdien.	227
Tableau V-2 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de l'angle axillo-glénoïdien.	230
Tableau V-3 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de	231
Tableau V-4 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de	237
Tableau V-5 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de l'angle trapézo-dentelé	238

Tableau V-6 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de l'extension du trapèze.	239
Tableau V-7 : Coefficient de corrélation de Pearson entre l'indice d'extension maximale du trapèze sur l'épine et les variables ci-dessous.	241
Tableau V-8 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de l'angle gléno-coracoïde-p	243
Tableau V-9 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de l'angle gléno-coracoïde- p'	244
Tableau V-10 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de l'angle coraco-scapulaire	245
Tableau V-11 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de l'angle gléno-coracoïde-3	249
Tableau V-12 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de l'angle coraco-proximo-distal.	251
Tableau V-13 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de l'indice coracoïdien	252
Tableau V-14 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de l'indice de robustesse maximale	254
Tableau V-15 : Proportion (en %) de scapulas possédant un processus coracoïde taillé en biseau.	258
Tableau V-16 : Coefficient de corrélation de Paerson entre l'indice coracoïdien et les variables ci-dessous.	259
Tableau V-17 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de l'angle épine-pilier	260
Tableau V-18 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de l'angle épine	261
Tableau V-19 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de l'angle acromio-spinal	262
Tableau V-20 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de l'angle acromio-trapézoïdal	263
Tableau V-21 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de l'indice longueur de l'épine	265
Tableau V-22 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de l'indice épineux	266
Tableau V-23 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de la hauteur acromiale	267
Tableau V-24 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de l'indice hauteur épineuse	268
Tableau V-25 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de l'angle supérieur	272
Tableau V-26 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de l'angle médial	273
Tableau V-27 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de l'angle latéral	274
Tableau V-28 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de l'angle inférieur.	275
Tableau V-29 : Facteur de corrélations de Pearson, entre les angles supérieur, médial, latéral et inférieur. Les valeurs entre parenthèses sont les probabilités associées.	276
Tableau V-30 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de l'indice scapulaire	278
Tableau V-31 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de l'indice rapfosse	281
Tableau V-32 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de l'indice infra-épineux	282
Tableau V-33 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de l'indice col-scapula	285

Chapitre VI : Conclusion sur l'épaule moderne

Tableau VI-1 : Résumé des informations pouvant être déduites à partir de chacun des trois os de l'épaule. « haute » et « basse » donnent la position de la scapula par rapport au thorax. Sans distinction : il est impossible de différencier, sur l'os, les deux possibilités proposées juste au-dessus ; X : caractère déterminable.	302
--	-----

Les Fossiles

Chapitre VII : Les clavicules fossiles

- Tableau VII-1** : Caractéristiques claviculaires en vue supérieure, chez l'Abri Pataud, Omo-I-KSH, comparaison avec les clavicules humaines actuelles. Les valeurs, en italique, représentent les variables sous-estimées suite à des pertes osseuses. 308
- Tableau VII-2** : Valeurs des courbures externe et interne chez les néandertaliens ainsi que celles de l'extension des courbures. Les individus en gras représentent les clavicules complètes. 313
- Tableau VII-3** : Amplitude de variation de l'extension des courbures claviculaires chez les néandertaliens et les hommes modernes. 314
- Tableau VII-4** : Valeurs des courbures en vue postérieure chez les néandertaliens. En gras, ce sont les clavicules complètes. 318
- Tableau VII-5** : Longueur totale des clavicules néandertaliennes. Les fragments de Tabun et de la Chapelle-aux-Saints ne sont pas pris en compte. 322
- Tableau VII-6** : Valeur des indices claviculo-huméral, claviculo-scapulaire et coraco-claviculaire chez différents néandertaliens. 323
- Tableau VII-7** : Valeurs des courbures en vue supérieure chez KNM-WT 15 000 et ATD6-50, et comparaison avec l'homme moderne. 329
- Tableau VII-8** : Valeurs des courbures supérieure et inférieure chez KNM-WT 15000 et ADT6-50, et comparaison avec les valeurs humaines modernes. Les valeurs de la courbure supérieure chez l'homme moderne ont été calculées avec les 15% de clavicules présentant les deux courbures. 331
- Tableau VII-9** : Valeurs de la longueur totale et des indices claviculo-huméral, claviculo-scapulaire et coraco-claviculaire chez KNM-WT 15000 et ADT6-50. L'indice claviculo-huméral de KNM-WT 15 000 droite est caractérisé par deux valeurs. L'une calculée avec la longueur de l'humérus sans la tête humérale qui est absente, et l'autre, entre parenthèses, avec la reconstitution de la tête humérale. 332
- Tableau VII-10** : Valeurs de la robustesse clavculaire et de l'angle @. Présence ou absence de l'empreinte du ligament costo-claviculaire et de la gouttière du subclavier chez KNM-WT 15000 et ADT6-50. 333
- Tableau VII-11** : Longueurs claviculaires absolues et relatives chez *Paracolobus chemeroni* et des *Cercopithecidae* actuels. Les longueurs absolues sont données en mm, et les intervalles correspondent à $+ / - 2\delta$ 342

Chapitre VIII : Les humérus fossiles

- Tableau VIII-1** : Caractéristiques tuberculaires de *Pliopithecus vindobonensis* 358
- Tableau VIII-2** : Valeurs des indices INDDET1 et INDDET3 chez *Paracolobus chemeroni* et *primates quadrupèdes actuels*. Les intervalles représentent $+ / - 2\delta$ 362
- Tableau VIII-3** : Caractéristiques tuberculaires de *Paracolobus chemeroni* (KNM-BC-3) et comparaison avec les intervalles de valeurs ($+ / - 2\delta$) de primates quadrupèdes actuels. 363
- Tableau VIII-4** : Variables de la tête humérale chez *Australopithecus afarensis* et *Australopithecus africanus*. 364
- Tableau VIII-5** : Variables tuberculaires chez *Australopithecus afarensis* et *Australopithecus africanus*. 366
- Tableau VIII-6** : Variables décrivant la tête humérale chez KNMER-1473, comparaison avec les intervalles ($+ / - 2\delta$) de valeurs de l'homme et des grands singes africains. 377

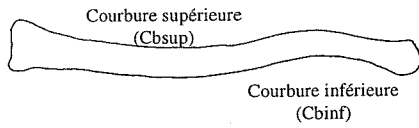
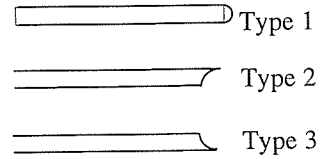
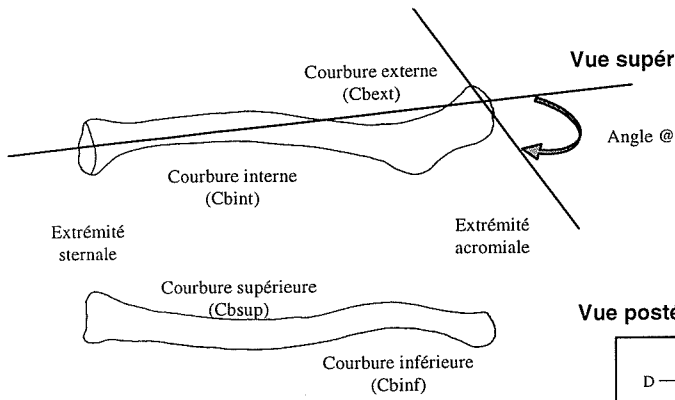
Tableau VIII-7 : Comparaison des variables tuberculaires entre KNMER-1473, et les intervalles de valeurs (+/- 2 δ) des grands singes et de l'homme. L'orientation de l'empreinte de l'insertion du subscapulaire est donnée en degré.	377
Tableau VIII-8 : Valeurs moyennes et intervalles de variation des variables décrivant la tête humérale chez les néandertaliens, l'homme moderne et les grands singes africains.	381
Tableau VIII-9 : Comparaison des tubercules majeur et mineur chez les néandertaliens, l'homme moderne et les grands singes africains.	382
Tableau VIII-10 : Comparaison de la largeur intertuberculaire et de la largeur bicipitale entre l'homme moderne, les néandertaliens et les grands singes africains.	383

Chapitre IX : Les scapulas fossiles

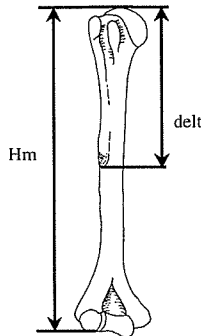
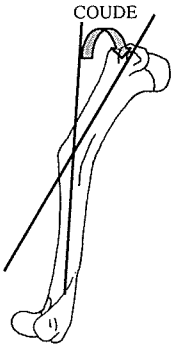
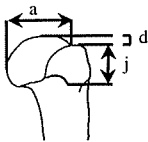
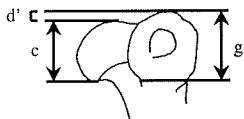
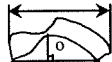
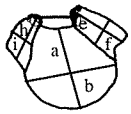
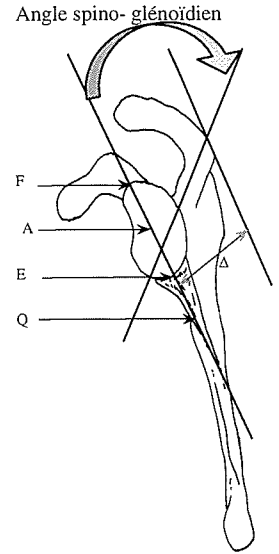
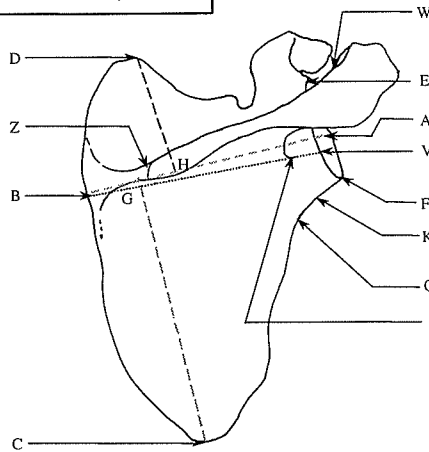
Tableau IX-1 : Comparaison des valeurs humaines modernes actuelles avec Combe Capelle.	388
Tableau IX-2 : Indice glénoïdien et type glénoïdien chez l'homme moderne et les néandertaliens.	389
Tableau IX-3 : Comparaison des angles axillo-glénoïdien et pilier-glénoïdien chez l'homme moderne et les néandertaliens. Les deux seules valeurs de l'angle axillo-glénoïdien déterminées chez les néandertaliens sont représentées.	390
Tableau IX-4 : Orientation du processus coracoïde chez les néandertaliens et l'homme moderne.	393
Tableau IX-5 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation des angles épine-pilier et spino-glénoïdien chez les néandertaliens et l'homme moderne.	394
Tableau IX-6 : Valeurs des indices hauteur acromiale (indice 9) et épineuse (indice 13) chez les néandertaliens	395
Tableau IX-7 : Valeurs des indices scapulaire (indice 3), rappfosse (indice 4) et infra-épineux (indice 5) chez les néandertaliens et l'homme moderne. Chez l'homme moderne les valeurs représentent l'intervalle de variation de chacun de ces indices.	395
Tableau IX-8 : Valeurs moyennes et amplitudes de variation de l'indice col-scapula chez les néandertaliens et l'homme moderne.	397
Tableau IX-9 : Caractéristiques du processus coracoïde de KNM-WT 15 000, et comparaison avec l'homme moderne	403
Tableau IX-10 : Variables déterminées sur la scapula d' <i>Australopithecus afarensis</i> : AL-288-1L (Lucy). Comparaison avec les valeurs humaines modernes	405
Tableau IX-11 : Valeurs de l'indice glénoïdien chez Lucy et Sts7, en fonction des auteurs.	405
Tableau IX-12: Variables déterminées sur la scapula de <i>Pliopithecus vindobonensis</i> (individu II).	408

Conclusion

Tableau Conclusion-1 : Tableau récapitulatif des caractéristiques fonctionnelles et architecturales de l'épaule des néandertaliens.	416
--	-----



Vue postérieure (dorsale)



Cavité glénoïdale

Angle a = angle axillo-glénoïdien = angle entre (EF) et (FC)
 Angle l = angle pilier-glénoïdien = angle entre (EF) et le pilier de la scapula
 Indice 1 = indice glénoïdien = largeur maximale / longueur maximale x 100

Caractéristique du trapèze

Angle b = angle sipno-trapézien = angle entre (ZW) et (BV)
 Angle c = angle trapézo-dentelé = Angle entre (ZW) et (DC)
 Indice 2 = indice d'extension du trapèze = (ZW) / (ZW + ZB). 100

Processus coracoïde

Angle h = angle gléno-coracoïde-P = angle entre (EF) et (RU), dans le plan P
 Angle i = angle gléno-coracoïde-P' = angle entre (EF) et (RU), dans le plan P'
 Angle j = angle gléno-coracoïde-3 = angle entre (EF) et (RE), dans le plan P'
 Angle k = angle coraco-scapulaire = ArcCos (R'U' / RU)
 Angle β = angle coracoïde proximo-distal = angle gléno-coracoïde-P + angle-gléno-coracoïde-P'

Indice 10 = indice coracoïdien = (RU) / (EF).100

Indice 11 = indice robustesse maximale = largeur maximale du processus / (RU).100

Indice 12 = indice robustesse minimale = largeur minimale du processus / (RU).100

Épine

Angle m = angle épine-pilier = angle entre (BV) et le pilier de la scapula
 Angle EPI = angle sipno-glénoïdien = angle entre (EF) et base de l'épine
 Angle X = angle acromio-spinal = angle entre (Acrom) et (BV)
 Angle Z = angle acromio-trapézoïdale = angle entre (Acrom) et (ZW)

Tête humérale

INDTET1 = a/b.100, INDTET2 = a/c. 100,
 INDTET3 = c/b.100, INDO = o/a.100

Tubercule majeur

INDGRTB = (e+f+g)/(a+b+c).100, INDHGRTB = d'/c.100

Tubercule mineur

INDPTTB = (i+h+j)/(a+b+c).100, INDHPTTB = d/c.100

ANGLE = ArcCos (j'/j)

Les tubercules majeur et mineur

INDLRGTB = k/b.100, INDGOUTM = m/k.100

Diaphyse humérale

INDDELT = Hm/delt

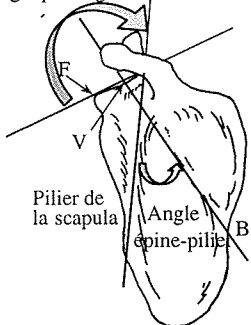
INDCOL = diamètre au col de l'humérus / (a+b+c). 100

Indice 6 = longueur de l'épine = (BI) / (AB).100 Indice 7 = indice épineux = Largeur de l'acromion / (BI).100
 Indice 9 = hauteur acromiale (WW') / (AB).100 Indice 13 = hauteur épineuse Δ / (AB).100

Morphologie générale de la scapula

Angle SUP = angle supérieur = angle entre (BD) et (DE)
 Angle DBC = angle médial = angle entre (DB) et (BC)
 Angle INF = angle inférieur = angle entre (BC) et (CF)
 Angle EXT = angle latéral = angle entre (DE) et (CF)
 Indice 3 = indice scapulaire = (AB) / ((DH) + (CG)).100
 Indice 4 = indice rappsosse = (DH) / (CG).100
 Indice 5 = indice infra-épineux = (CG) / (AB).100
 Indice 8 = indice col-scapula = (KJ) / √ ((EF) x largeur de la cavité glénoïdale).100

Angle pilier-glénoïdien



RESUME en français :

L'épaule est une région anatomique peu étudiée chez les primates fossiles, notamment les hominidés. Pourtant ce complexe est indispensable pour appréhender les relations individus / milieu extérieur. En effet, l'épaule relie le membre supérieur au squelette axial et conditionne, pour une grande partie, les capacités fonctionnelles du bras.

Le travail présenté ici est une étude du squelette désarticulé de l'épaule. Parmi les trois os qui la constituent, une attention particulière a été donnée à la clavicule.

Les primates actuels (*Hominoidea*, *Papio*, *Colobus*, *Procolobus* et *Ateles*) montrent une hétérogénéité importante de l'architecture de l'épaule, due à une faible congruence articulaire entre les os, ce qui leur confère une capacité adaptative importante. Par ailleurs, ce travail a permis de montrer que la scapula des atèles, en position dorsale au repos et lors du déplacement suspendu, se positionne latéralement lors du déplacement quadrupède.

Le principe de l'épaule à « géométrie variable » des atèles semble se retrouver chez *Pliopithecus vindobonensis*. Ce dernier, contrairement à *Ateles*, présentait une scapula en position latérale au repos.

Chez les hominidés fossiles deux nouveaux résultats sont à signaler. Le premier, montre que les néandertaliens devaient présenter une scapula plus haute par rapport au thorax que l'Homme moderne. Cette particularité se retrouve chez *Homo erectus* et *Homo habilis*. La scapula se serait abaissée chez l'Homme moderne à la suite du dégagement musculaire du neurocrâne. Le deuxième résultat important montre que l'épaule des australopithèques graciles était adaptée à l'arboricolisme et plus particulièrement à la brachiation. Ces dispositions semblent plus marquées chez *Australopithecus africanus* que chez *Australopithecus afarensis*. L'épaule aurait évolué indépendamment de la bipédie.

TITRE et RESUME en anglais :

Hominids' shoulder, architectural and functional aspects, particular references to the clavicle.

Even if the shoulder is an important part of the skeleton to understand the relations between humans and their environment, it is a little studied anatomic field into fossil primates, and especially in hominoids. As a matter of fact, the shoulder links the upper limb to the axial skeleton and define, for a large part, the functional capacities of the arm.

The presented work is a study of the dislocated skeleton of the shoulder. A special attention has been given to one of the three bones of the shoulder, the Clavicle.

Living primates (*Hominoidea*, *Papio*, *Colobus*, *Procolobus* and *Ateles*) show an important heterogeneity in the shoulder's architecture. It is due to a poor articulation contact between the bones, which confers an important capacity of adaptation. Further more, this work has shown that, at rest and during a suspensor behaviour, the ateles' scapula is in a dorsal position, whereas it is in a lateral position during a quadruped behaviour.

The ateles shoulder's structure seems to be also found in *Pliopithecus vindobonensis*. At rest, this one, contrary to ateles, presented a scapula in lateral position.

Into fossils hominoids, two new results must be signalised. The first important result shows that neandertals seemed to present a scapula situated higher on their thorax than modern humans. This particularity is also found into *Homo erectus* and *Homo habilis*. In modern human, the scapula should have dropped, after one muscular emergence of the skull. The second important one shows that the slender *Australopithecus*' shoulder was adapted to arborealism, and especially to brachiation. Those abilities seemed to be more pronounced in *Australopithecus africanus* than in *Australopithecus afarensis*. The shoulder should have developed independently from bipedalism.

DISCIPLINE : Paléontologie Humaine

MOTS-CLES : Epaule, Clavicule, Hominoïde, Cercopithécoïde, Atèle, Architecture, Locomotion, Néandertalien, *Australopithecus*, *Pliopithecus*.

KEY WORDS : Shoulder, Clavicle, Hominoid, Cercopithecoid, Ateles, Architecture, Locomotion, Neandertal, *Australopithecus*, *Pliopithecus*.

INTITULE ET ADRESSE DU LABORATOIRE

Laboratoire de Préhistoire, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, UMR 6569 CNRS,
Institut de Paléontologie Humaine, 1 Rue René Panhard, 75013 Paris, France