

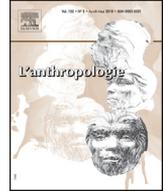


ELSEVIER

Disponible en ligne sur www.sciencedirect.com

ScienceDirect

et également disponible sur www.em-consulte.com



Article original

La ceinture scapulaire *Homo naledi* : une adaptation à l'escalade de bloc

The Homo naledi shoulder girdle: An adaptation to boulder climbing

Jean-Luc Voisin ^{a,*}, Elen M. Feuerriegel ^{b,d},
Steven E. Churchill ^{c,d}, Lee R. Berger ^d

^a CNRS, EFS, ADES, Aix-Marseille université, Marseille, France

^b Primate Evolutionary Biomechanics Laboratory, Department of Anthropology, University of Washington, Box 353100, Seattle, WA 98195-3100, États-Unis

^c Department of Evolutionary Anthropology, Duke University, Box 90383, Durham, NC 27708, États-Unis

^d Evolutionary Studies Institute and Centre for Excellence in Palaeosciences, University of the Witwatersrand, Private Bag 3, Wits 2050, Afrique du Sud



INFO ARTICLE

Historique de l'article :

Disponible sur Internet le 6 novembre 2020

Mots clés :

Épaule

Clavicule

Scapula

Homo naledi

Afrique du Sud

Rising Star

RÉSUMÉ

Homo naledi, qui a été récemment découvert en Afrique du Sud, dans le complexe de Rising Star, province de Gauteng, est une espèce surprenante à plus d'un titre. En effet, les conditions d'accumulation, ainsi que l'emplacement de ces restes dans la grotte sont intrigants, tous comme leur âge d'environ 300 000 ans. De même, le nombre de restes ainsi que leur état de conservation sont exceptionnels. Mais le plus étonnant réside dans la morphologie générale de cette nouvelle espèce, avec un haut du corps plutôt adapté au grimpe et le bas du corps présentant essentiellement des adaptations à la bipédie. L'articulation de l'épaule, associée à l'étude du membre supérieur, montre des capacités à des déplacements sur des supports verticaux. Ces caractéristiques ont été interprétées comme étant la marque d'un comportement arboricole. Or, le couvert arboré de la région il y a 300 000 ans était très similaire à celui d'aujourd'hui, c'est-à-dire

* Auteur correspondant.

Adresse e-mail : jeanlucvoisin2004@yahoo.fr (J.-L. Voisin).

très pauvre. Ainsi, nous proposons d'attribuer ces adaptations, non à un comportement arboricole, mais à un comportement adapté à des déplacements sur des parois rocheuses.

© 2020 Elsevier Masson SAS. Tous droits réservés.

A B S T R A C T

Keywords:

Shoulder

Clavicle

Scapula

Homo naledi

South Africa

Rising Star

Homo naledi, a recently discovered hominin species from the Rising Star cave complex in Gauteng Province, South Africa, is a surprising species in more ways than one. The conditions of accumulation, as well as the location of these remains in the cave are intriguing, as is their age of approximately 300,000 years. Likewise, the number of remains as well as their state of preservation are exceptional. But the most astonishing discovery of all is represented by the general morphology of this new species, with an upper body adapted to climbing and the lower body presenting important adaptations to bipedalism. The shoulder joint, in conjunction with the overall morphology of the upper limb, indicates the ability to move on vertical supports. These characteristics have been interpreted as being the hallmark of arboreal behavior; however, the tree cover in the region 300,000 years ago was very similar to that of today that is to say, very sparse. Thus, we suggest that the morphology of the pectoral girdle and upper limb in *H. naledi* represents adaptations not to arboreal behavior, but to behavior related to movement across and climbing on rocky walls.

© 2020 Elsevier Masson SAS. All rights reserved.

1. Introduction

La découverte des restes d'*Homo naledi* en 2013 et 2014 dans les cavités Dinaledi et Lesedi du complexe karstique de Rising Star (Gauteng, Afrique du Sud) fut un véritable séisme dans le monde de la paléanthropologie. En effet, les premières descriptions montrent des restes possédant à la fois des caractères très archaïques, en particulier dans le haut du corps, et d'autres très dérivés, proches, voire identiques à ceux de l'homme moderne, en notamment dans le bas du corps (Berger et al., 2015 ; Hawks et al., 2017). De plus le volume crânien de cette nouvelle espèce est compris entre 465 et 610 cm³ (Berger et al., 2015 ; Hawks et al., 2017), ce qui correspond à la variabilité des australopithèques (Randolph-Quinney, 2015) pour une stature estimée à environ 1,44 m (variation entre 1,39 et 1,56 m) et 44,2 kg en moyenne (variation entre 35,2 et 52,9 kg) (Garvin et al., 2017). Cela avait même laissé supposer un âge très ancien pour ces restes, proche voir supérieur à 1 Ma (Thackeray, 2015 ; Dembo et al., 2016). Cependant, les datations ont finalement montré que ces derniers avaient un âge compris entre 335 000 ans et 236 000 ans (Dirks et al., 2017).

Contrairement à beaucoup d'espèces fossiles définies à partir de quelques restes fragmentaires, les restes d'*Homo naledi* comprennent plus de 1500 pièces osseuses, attribuées au minimum à 15 individus (allant de l'adulte âgé à l'enfant très jeune) dans la cavité Dinaledi et à 3 individus dans la cavité Lesedi (deux adultes et un enfant) (Hawks et al., 2017). Ainsi, presque tous les os du squelette sont représentés et le plus souvent en plusieurs exemplaires, ce qui permet d'aborder la variabilité de cette espèce. L'ensemble des restes présents dans les deux cavités montre une variabilité identique à n'importe quelle population humaine actuelle (Bolter et al., 2018), ce qui signifie que l'accumulation s'est faite soit en une seule fois, soit sur une période de temps très courte (Bolter et al., 2018) contra Dirks et al. (2015) à partir d'éléments géologiques.

Dans la cavité Dinaledi, aucuns restes fauniques, en dehors de quelques restes de rongeurs et de 4 os de chouette effraie (*Tyto alba*), n'ont été trouvés associés aux ossements d'*Homo naledi*. Les premiers proviennent de deux poches sédimentaires, nettement plus anciennes que les restes humains. Les os de chouette effraie semblent soit avoir été déposés là par la seule expédition spéléologique ayant atteint cette cavité avant l'arrivée de l'équipe de L. Berger dans les années 1990 (Dirks et al., 2015), soit correspondre aux restes d'un individu qui s'est perdu dans ce réseau karstique (Kruger et Badenhorst, 2018). En revanche, dans la cavité Lesedi, les restes fauniques sont plus nombreux et comprennent des restes de Mammifères, d'Oiseaux et de Reptiles. Les restes de Mammifères, les seuls étudiés actuellement, correspondent soit à des petits rongeurs (musaraignes, souris, etc.), soit à des animaux plus gros, mais ne dépassant pas 10 à 15 kg. Tous ces restes de Mammifères de taille moyenne appartiennent aux Carnivores, à l'exception d'une dent de Lagomorphe (Hawks et al., 2017). Actuellement, ces restes fauniques ne sont pas datés et leur attribution chronologique pose problème (Hawks et al., 2017).

La très grande quantité de restes attribués à *Homo naledi*, leur emplacement dans le complexe karstique de Rising Star ainsi que les particularités de la faune associée ont été interprétées, par certains auteurs (Berger et al., 2015 ; Dirks et al., 2016), comme étant le résultat d'un dépôt volontaire des corps, voire de pratiques funéraires. Cependant, de nombreux arguments ne corroborent pas ce point vu (Val, 2016).

Le complexe karstique de Rising Star, qui est situé à moins de 3 km, à l'ouest de Sterkfontein et à 800 m de Swartkrans, est aussi caractérisé par une sédimentation très différente de tous les sites à australopithèques de la région. En effet, les sédiments des cavités Dinaledi et Lesedi sont meubles contrairement à ceux des sites à australopithèques environnants qui sont fortement concrétionnés (Dirks et al., 2015).

La numérotation des restes suit la nouvelle nomenclature des collections de l'université de Witwatersrand mise en place par Zipfel et Berger (2009). Ainsi U.W. correspondent à *University of Witwatersrand* (les points sont importants afin de distinguer des pièces provenant de l'*University of Wyoming*). Les numéros qui suivent correspondent à ceux du site puis au numéro du reste. Ainsi, U.W. 101 correspond à la cavité Dinaledi et 102 à la cavité Lesedi.

Parmi toutes les particularités caractérisant cette intrigante espèce, sa ceinture scapulaire pourrait être la clef pour comprendre la sélection d'une telle bizarrerie évolutive. En effet, l'épaule est le premier maillon de la chaîne articulaire que constitue le membre supérieur. Ainsi, les capacités de mouvement de ce dernier sont conditionnées par les caractéristiques de l'épaule. Nous allons donc étudier les caractéristiques de cette ceinture avant de les intégrer dans la morphologie générale de cette espèce. Nous nous attacherons ensuite à regarder les conditions climatiques et géomorphologiques de la région.

Actuellement, en comptabilisant les restes provenant des cavités Dinaledi et Lesedi, 15 scapulas ont été mises au jour ainsi que 12 clavicules. Aucune scapula n'est complète, le plus souvent elles sont réduites à leur bord latéral, avec ou sans la cavité glénoïdale. Cette dernière est systématiquement abimée interdisant toutes comparaisons avec d'autres hominoïdes actuels ou éteints. Dans cette étude nous nous limiterons donc au reste U.W. 101-1301 (Fig. 1). De même, toutes les clavicules se limitent à des fragments plus ou moins grands, à l'exception de la pièce U.W. 102a-021 (Fig. 1). Cette dernière, qui est constituée de deux fragments se recollant parfaitement à mi-diaphyse, est complète et ne présente aucune altération si ce n'est de légères abrasions aux extrémités sternale et acromiale (Feuerriegel et al., 2019).

2. Matériels et Méthode

2.1. Méthode

2.1.1. Scapula

Seule l'orientation de la cavité glénoïdale sera prise en considération compte tenu de l'état de conservation de cet os au sein des restes attribués à *Homo naledi*. Cette orientation, nommé angle glénoïdien et note VbG, correspond à l'angle entre le pilier de la scapula et la hauteur de la cavité



Fig. 1. La scapula droite U.W. 101-1301 (A : vue dorsale ; B : vue ventrale) et la clavicle droite U.W. 102a-021 (C : vue supérieure ; D : vue antérieure ; E : vue inférieure et F : vue postérieure).
The right scapula U.W. 101-1301 (A: dorsal view; B: ventral view) and the right clavicle U.W. 102a-021 (C: superior view; D: anterior view; E: inferior view and F: posterior view).

glénoïdale (Stern et Susman, 1983). Plus la valeur de la mesure de cet angle est faible et plus la cavité glénoïdale est orientée crânialement.

2.1.2. Clavicule

Toutes les mesures et indices réalisés sur la clavicule sont présentés dans le [Tableau 1](#).

2.1.3. Statistiques

Les diagrammes ainsi que l'étude statistique sont réalisés à l'aide du logiciel PAST ([Hammer et Harper, 2008](#)).

2.2. Matériel

Toutes les mesures ont été réalisées à l'aide d'un pied à coulisse à l'exception de la circonférence qui a été prise avec une bande de papier millimétré.

Le matériel de comparaison est présenté dans l'article de [Feuerriegel et al. \(2017\)](#) pour l'étude de la scapula U.W. 101-1301 et dans l'article de [Feuerriegel et al. \(2019\)](#) pour l'étude de la clavicule U.W. 102a-021.

Tableau 1

Mesures et indices claviculaires. LgH : longueur humérale maximale.
 Measurements and index of the clavicle. LgH: maximal humeral length.

| Mesures et indice | Caractéristiques | Références |
|--|---|------------------------------|
| Longueur absolue (LgA) | Dimension maximale entre les extrémités sternale et acromiale | Bräuer, 1988 |
| Longueur relative (LgR) | LgA/LgH*100 | Broca, 1862 |
| Circonférence (Cir) | Mesure du périmètre de la clavicule à mi-diaphyse | Bräuer, 1988 |
| Indice de robustesse | Cir/LgA*100 | Bräuer, 1988 |
| Gouttière du sous clavier | Présence/absence | Voisin, 2000b, 2012 |
| Empreinte du ligament costo-claviculaire | Présence/absence | Voisin, 2000b, 2012 |
| Courbures | | |
| Vue supérieure | | |
| Courbure externe | e/h * 100 | Olivier, 1952 ; Voisin, 2006 |
| Courbure interne | f/g * 100 | |
| Vue postérieure | | |
| Courbure inférieure | e'/h' * 100 | Olivier, 1952 ; Voisin, 2006 |
| Courbure supérieure | f'/g' * 100 | |

3. Résultats

3.1. Scapula

Au sein des Hominoïdes actuels, ce sont les gibbons qui présente la valeur de l'angle VbG la plus faible et l'homme la plus élevée. Entre les deux, se trouvent les chimpanzés, les gorilles et les orangs-outans. En d'autres termes, ce sont les gibbons qui présentent l'orientation la plus crânienne de la cavité glénoïdale de la scapula, suivit des chimpanzés, des gorilles, des orangs-outans puis l'homme (Fig. 2). Ces résultats sont cohérents avec les nombreux travaux réalisés sur la scapula depuis plus d'un siècle (i.e. Mivart, 1869 ; Vallois, 1928 ; Schultz, 1930 ; Asthon et Oxnard, 1964 ; Olivier, 1965 ; Stern et Susman, 1983 ; Voisin, 2000a ; Voisin et al., 2014).

La variabilité des australopithèques pour cet angle recouvre celles des grands singes actuels, y compris les gibbons, avec une valeur médiane proche de celle des orangs-outans. En revanche, la valeur de KMN-WT-15 000 (*Homo ergaster*) rentre dans les variabilités inférieure humaine et supérieure des orangs-outans alors que celle d'*Homo floresiensis* (LB6/4) est largement au-dessus de la variabilité humaine moderne.

Parmi tous les restes scapulaires d'*Homo naledi*, la valeur de l'angle VbG ne peut être déterminée que sur le fragment de scapula droite U.W. 101-1301. La valeur de cet angle pour cette scapula, attribuée à *Homo naledi*, est faible, légèrement supérieure à la valeur médiane des gibbons et très proche des valeurs les plus faibles des australopithèques (Fig. 2).

La faible valeur de l'angle entre la cavité glénoïdale et le pilier de la scapula d'*Homo naledi* montre que cette espèce était adaptée à une utilisation de ses membres supérieurs au-dessus de la tête pour des activités locomotrices telles que la brachiation, le grimper, etc. (voir Voisin, 2015 pour une synthèse). Les valeurs plus élevées des australopithèques montrent que l'orientation de la cavité glénoïdale chez ces espèces est effectivement crâniale, comme cela a déjà été démontré à plusieurs reprises (Vrba, 1979 ; Stern et Susman 1983 ; Alemseged et al., 2006 ; Churchill et al., 2013 ; Melillo, 2016 ; Churchill et al., 2018), mais moindre que celle d'*Homo naledi*. Ainsi, les australopithèques devaient être moins spécialisés dans le grimper qu'*Homo naledi*.

Aujourd'hui, aucune scapula attribuées à *Homo naledi* ne possède de cavité glénoïdale suffisamment complète pour estimer l'indice glénoïdien, mais l'observation de leur reste montre que cette dernière devait être morphologiquement proche de celle des Hominoïdes actuels et fossiles, c'est-à-dire, plutôt circulaire, légèrement concave et de petite dimension en regard de la tête humérale.

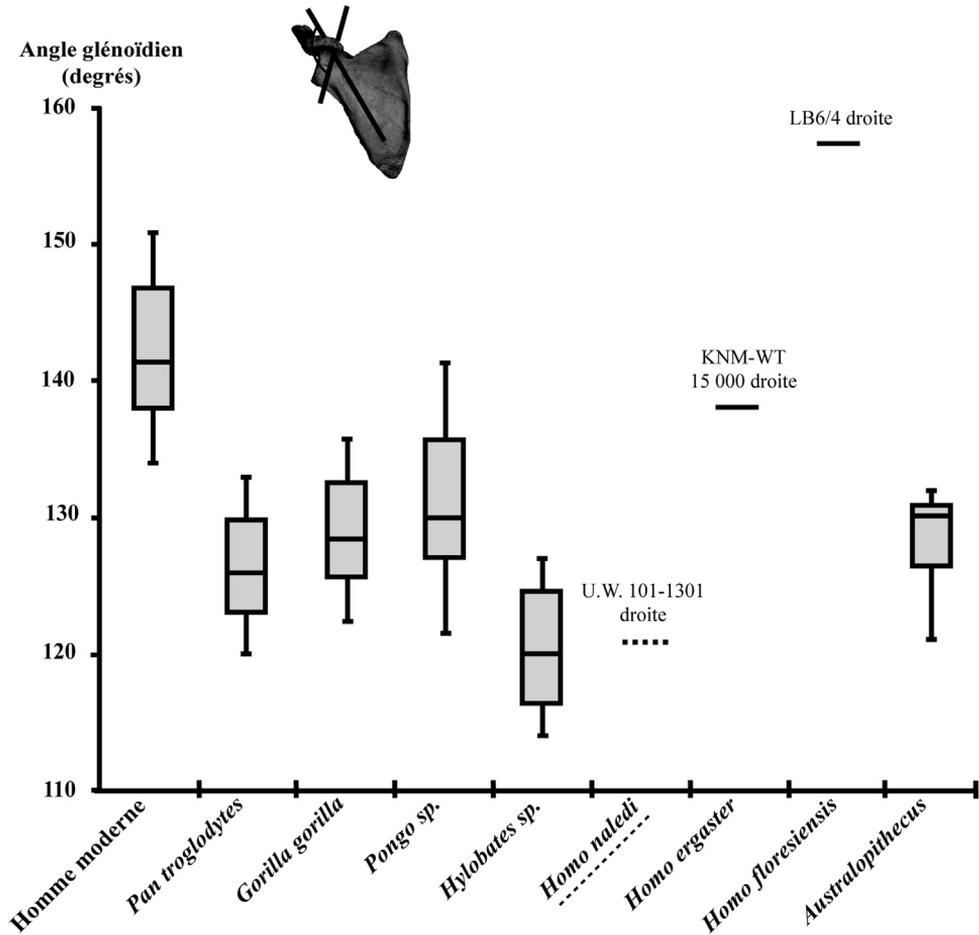


Fig. 2. Valeurs de l'angle axillo-glénoidien chez les Hominoïdes actuels et fossiles (en degrés).
Values of the axillo-glenoid angle in modern and fossil Hominoids (in degrees).

3.2. Clavicule

3.2.1. Longueurs claviculaires

La longueur absolue de la clavicule droite U.W. 102a-021, attribuée à *Homo naledi*, est extrêmement courte (Fig. 3, Tableau 2) et correspond aux valeurs les plus faibles de *Pan paniscus* qui possèdent les clavicules les plus courtes au sein des grands singes actuels (hors gibbons qui sont d'une stature beaucoup plus faible que celles d'*Homo naledi* ou de *Pan paniscus*). La surestimation des longueurs des plus grandes clavicules est responsable de la variabilité importante de ce caractère chez les australopithèques (voir Voisin, 2015 pour une synthèse). En revanche, les clavicules les plus courtes sont le plus souvent complètes et correspondent donc à des valeurs exactes. Ces dernières sont très proches de la longueur de la clavicule U.W. 102a-021 en particulier la clavicule droite MH2 (*Australopithecus sediba* femelle). De plus, cette clavicule U.W. 102a-021 est beaucoup plus courte que n'importe quelle clavicule attribuée aux autres espèces du genre *Homo*. En effet, la clavicule OH 48 (*Homo habilis*) a une longueur estimée entre 141 et 145 mm (pour une longueur mesurée de 129,5 mm) qui correspond à la plus petite valeur des individus attribués au groupe *Homo* ancien (Napier, 1965 ; Melillo, 2016).

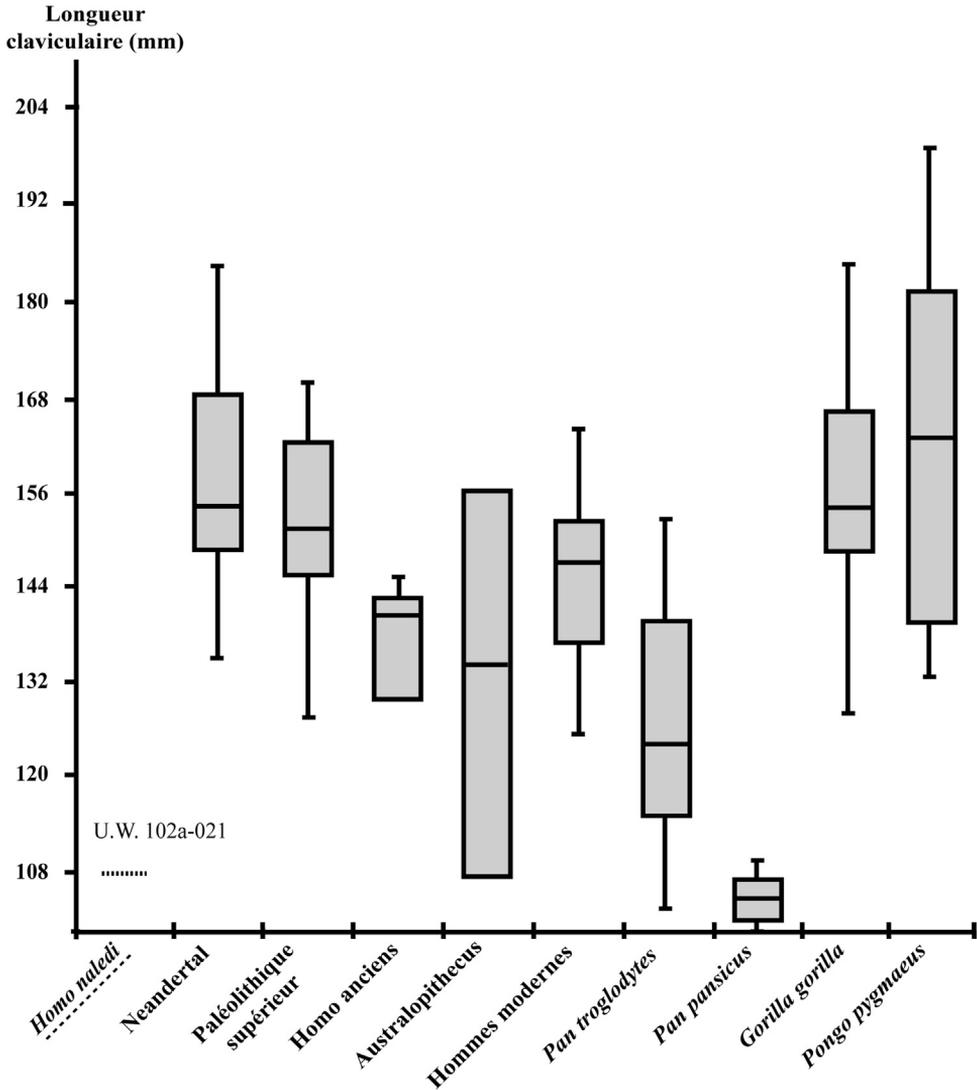


Fig. 3. Longueur claviculaire chez les Hominoïdes actuels et fossiles (en millimètres).
Clavicle length within extant and extinct Hominoids (in millimetres).

La longueur relative de cette clavicule ne peut être déterminée avec exactitude mais une valeur approchée peut être obtenue, puisque la variabilité au sein de cette population fossile est très faible (Bolter et al., 2018) et qu'il existe un humérus droit complet (U.W. 101-283), long de 256 mm, provenant de la cavité Dinaledi (Feuerriegel et al., 2017). La longueur relative est alors de 43,0, ce qui correspond à la valeur moyenne des chimpanzés (43,03) et supérieure à celle des Bonobos (Fig. 4). La longueur relative de la clavicule d'*Homo naledi* est aussi comprise dans la variabilité supérieure des gibbons (Fig. 4).

Chez la majorité des primates, il existe une relation isométrique entre les longueurs claviculaire et humérale, ce qui signifie que ces longueurs sont positivement corrélées (Larson, 2013). En revanche, ce n'est pas le cas chez les orangs-outans, l'homme moderne et les néandertaliens (Larson, 2013) où il y a

Tableau 2Caractéristiques de la clavicule U.W. 102a-021 attribuée à *Homo naledi*.*Features of the U.W.102a-021 clavicle attributed to Homo naledi.*

| | Dimension (en mm) |
|-----------------------------|---------------------------------|
| Longueur totale | 108 |
| Longueur totale estimée | 110 |
| Circonférence à mi-diaphyse | 30,0 |
| | Indice (ratio) |
| Indice de robustesse | 27,8 |
| Indice claviculo-huméral | 43,0 |
| | Caractères discrets |
| Gouttière sous clavière | Présente |
| Facette costo-claviculaire | Présente |
| | Courbures claviculaires (ratio) |
| Courbure externe | 11,6 |
| Courbure interne | 7,7 |
| Courbure inférieure | 12,5 |
| Courbure supérieure | 13,4 |

une élongation de la clavicule par rapport à l'humérus. Ainsi, la relation isométrique observée entre la clavicule et l'humérus chez la grande majorité des espèces correspond au schéma ancestral des Primates (Larson, 2013). Or, en s'appuyant sur les données de Larson (2013, figure 17-2) on constate que les longueurs claviculaire et humérale d'*Homo naledi* montrent une relation isométrique, ce qui correspond au schéma archaïque des Primates et non à celui des formes humaines récentes.

3.2.2. Circonférence et robustesse claviculaire

La circonférence au milieu (Tableau 2) de la clavicule U.W. 102a-021 est très similaire à celle du fragment U.W. 101-258 provenant de la cavité Dinaledi (Feuerriegel et al., 2017). Elle correspond à la variabilité inférieure de tous les hominoïdes actuels (à l'exception des gorilles et des orangs-outans) et fossiles en général, australopithèques compris (Fig. 5). Ainsi, cette clavicule est plutôt fine. En revanche, l'indice de robustesse de cette dernière est l'un des plus élevés au sein des Hominoïdes actuels et fossiles, dépassant même celui des néandertaliens et se rapprochant de la valeur médiane des gorilles (Fig. 6). Le périmètre cette clavicule est donc plutôt imposant en regard de la longueur claviculaire.

3.2.3. Courbures claviculaires

En vue supérieure, les valeurs des courbures de la clavicule U.W. 102a-021 rentrent dans la variabilité des Hominoïdes (Fig. 7, Tableau 2). Ainsi, cette clavicule montre une morphologie classique en S.

En revanche, la clavicule U.W. 102a-021 possède deux courbures en vue dorsale (Fig. 7, Tableau 2), correspondant chacune à la variabilité des deux espèces de chimpanzés en générale mais surtout à celles des bonobos (*Pan paniscus*). Cette morphologie est très différente de celle des hommes modernes qui ne possèdent que la courbure inférieure en vue dorsale à quelques exceptions près (Voisin, 2000a, 2001, 2006, 2008). Dans ce cas, la courbure supérieure est toujours peu prononcée. En revanche, les clavicules de toutes les autres espèces appartenant au genre *Homo* possèdent deux courbures en vue dorsale, mais beaucoup moins prononcées que celles claviculaires des grands singes et d'*Homo naledi*.

Bien que les valeurs des courbures n'ont pu être estimées sur les autres clavicules attribuées à *Homo naledi* du fait de leur état fragmentaire, ces dernières montrent bien la présence de doubles courbures aussi bien en vue supérieure que postérieure et ce, aussi bien sur les clavicules adultes que juvéniles (Feuerriegel et al., 2017, 2019). Ainsi, les courbures claviculaires chez *Homo naledi* semblent

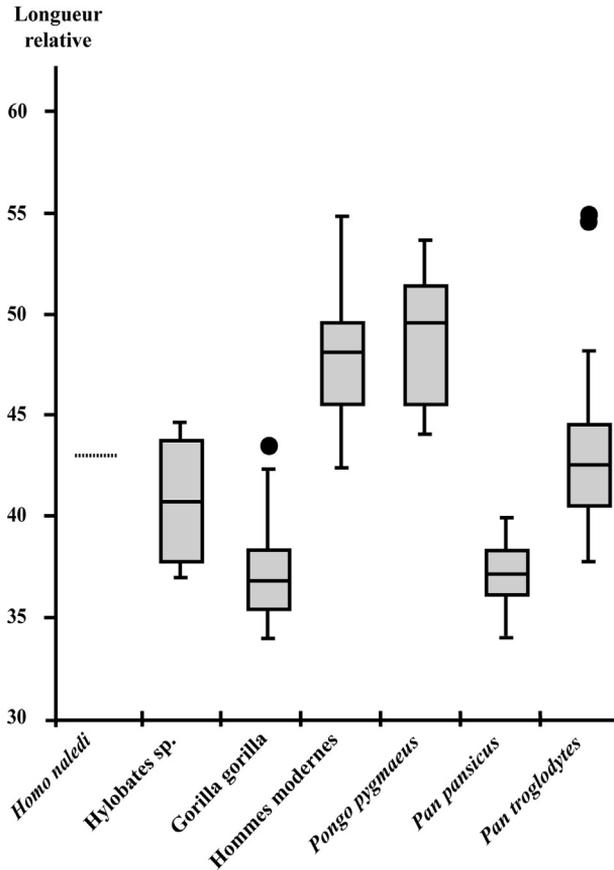


Fig. 4. Longueur relative de la clavicule chez les Hominoides actuels et chez *Homo naledi*.
Clavicle relative length within extant and extinct Hominoids.

se mettre en place lors du développement embryonnaire comme c'est le cas chez tous les Mammifères (Hall, 2001).

3.2.4. Gouttière du sous-clavier et facette rhomboïde

La clavicule U.W. 102a-021 possède aussi une gouttière du sous clavier et une empreinte du ligament costo-claviculaire, toutes deux très nettes (Tableau 2). Ces deux caractères sont, l'un comme l'autre, beaucoup plus fréquents sur les clavicules humaines modernes que sur celles des grands singes (Fig. 8). De plus la morphologie de la facette rhomboïde, bien que variable, est différente entre les hommes et les grands singes (Fig. 9). En effet, elle présente un contour elliptique chez l'homme, le plus souvent associée à une dépression (Voisin, 2000a ; Feuerriegel et al., 2019). En revanche, la facette rhomboïde est nettement moins fréquente chez les grands singes, et quand elle existe, montre un aspect linéaire et étroit qui disparaît dans l'extrémité sternale. Cette différence est délicate à interpréter car les grands singes possèdent un ligament costo-claviculaire, morphologiquement très similaire au notre même s'il tend à être plus épais chez nous (Cave, 1961).

De même, la gouttière du sous clavier est beaucoup plus fréquente sur les clavicules humaines que sur celles des grands singes (Fig. 8), alors que le muscle sous clavier ne présente pas de différence entre les Hominoides (Voisin, 2000a).

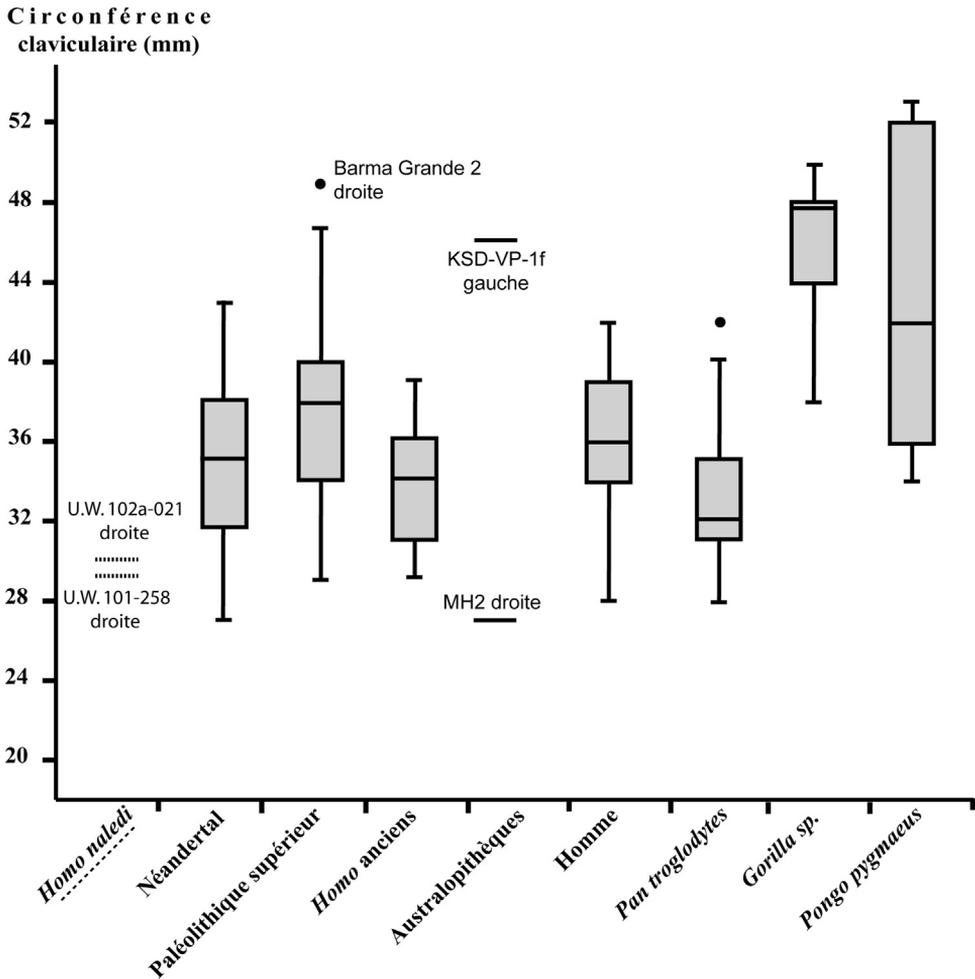


Fig. 5. Circonférence claviculaire chez les Hominoïdes actuels et fossiles.
Clavicular circumference within extant and extinct Hominoids.

4. Discussion

La faible longueur claviculaire associée à la présence de deux courbures en vue dorsale montrent que la scapula d'*Homo naledi* est haute par rapport au thorax et moins dorsale que chez l'homme actuel (Voisin, 2000a, 2001, 2006, 2010 ; Feuerriegel et al., 2019) associé à un thorax supérieur étroit (Tableau 3). En d'autres termes, la position de la scapula chez *Homo naledi* est similaire à ce qui existe chez les grands singes actuels et donc différente de ce qui existe chez l'homme moderne.

Cette disposition est caractéristique des hominoïdes utilisant leurs membres supérieurs au-dessus de la tête à des fins de locomotion tels que le grimper, la brachiation, etc. Ce résultat est corroboré par l'aspect en S de la clavicule d'*Homo naledi* en vue supérieure. En effet, cette morphologie permet d'augmenter l'efficacité des muscles de l'épaule lors de l'élévation du membre supérieur (Voisin, 2000a, 2006). Ces fortes courbures en vue supérieure montrent ainsi que les membres supérieurs d'*Homo naledi* n'étaient pas utilisés lors des déplacements au sol car ces courbures diminuent la résistance au stress liée aux contraintes de compressions (Voisin, 2006). Cela est confirmé par la morphologie des membres inférieurs d'*Homo naledi* qui, en plus de présenter quelques caractères

Robustesse claviculaire

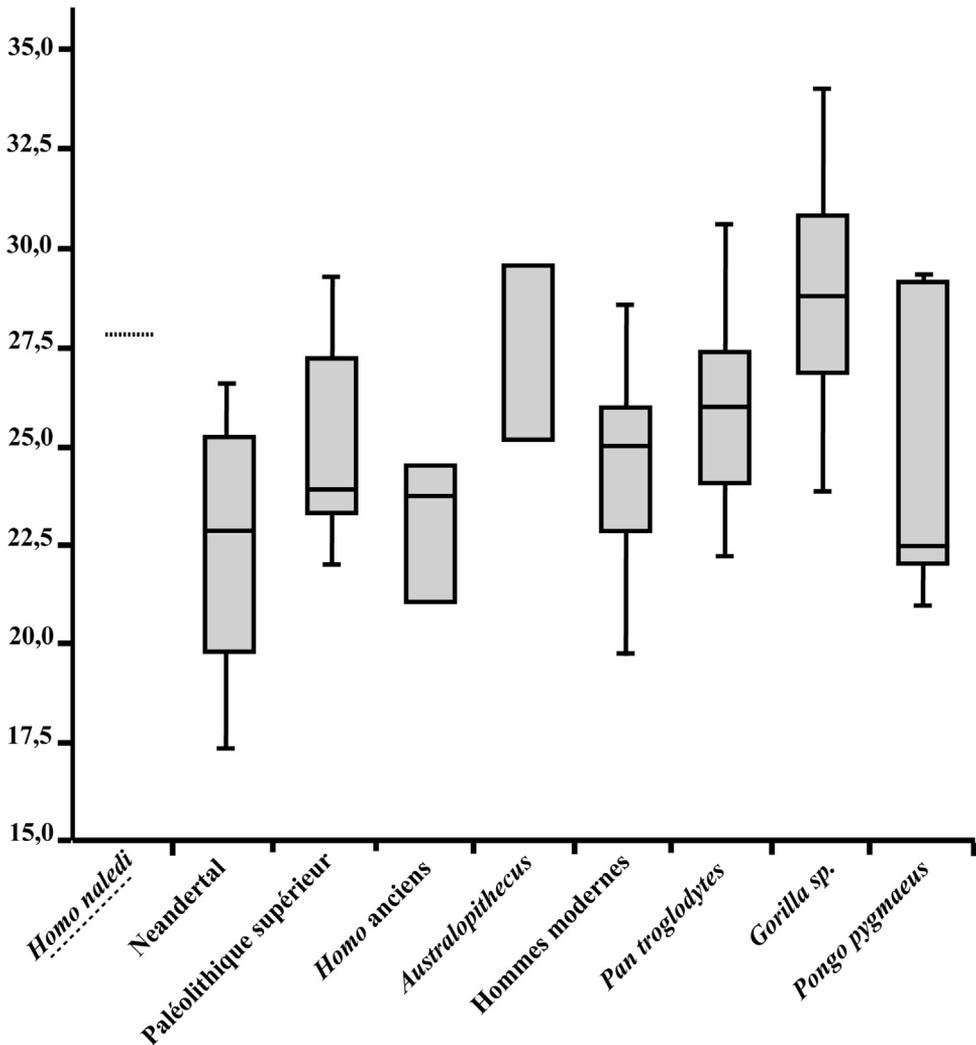


Fig. 6. Robustesse claviculaire chez les Hominoïdes actuels et fossiles.
Clavicular robustness within extant and extinct Hominoids.

spécifiques, est très proche de celle de l'homme moderne traduisant ainsi une bipédie, très similaire à la nôtre comme l'atteste, notamment, la présence d'une voûte plantaire (Berger et al., 2015 ; Harcourt-Smith et al., 2015).

En plus de la position scapulaire et de la morphologie claviculaire, l'orientation crâniale de la cavité glénoïdale de la scapula confirme l'utilisation fréquente des membres supérieurs au-dessus de la tête.

Ainsi, la clavicule et la scapula montrent de nombreux caractères liés à des activités nécessitant l'utilisation fréquente des membres supérieurs au-dessus de la tête. Malgré tout, la clavicule présente aussi des caractères typiquement humains, que sont la gouttière du sous clavier et la facette du ligament rhomboïde.

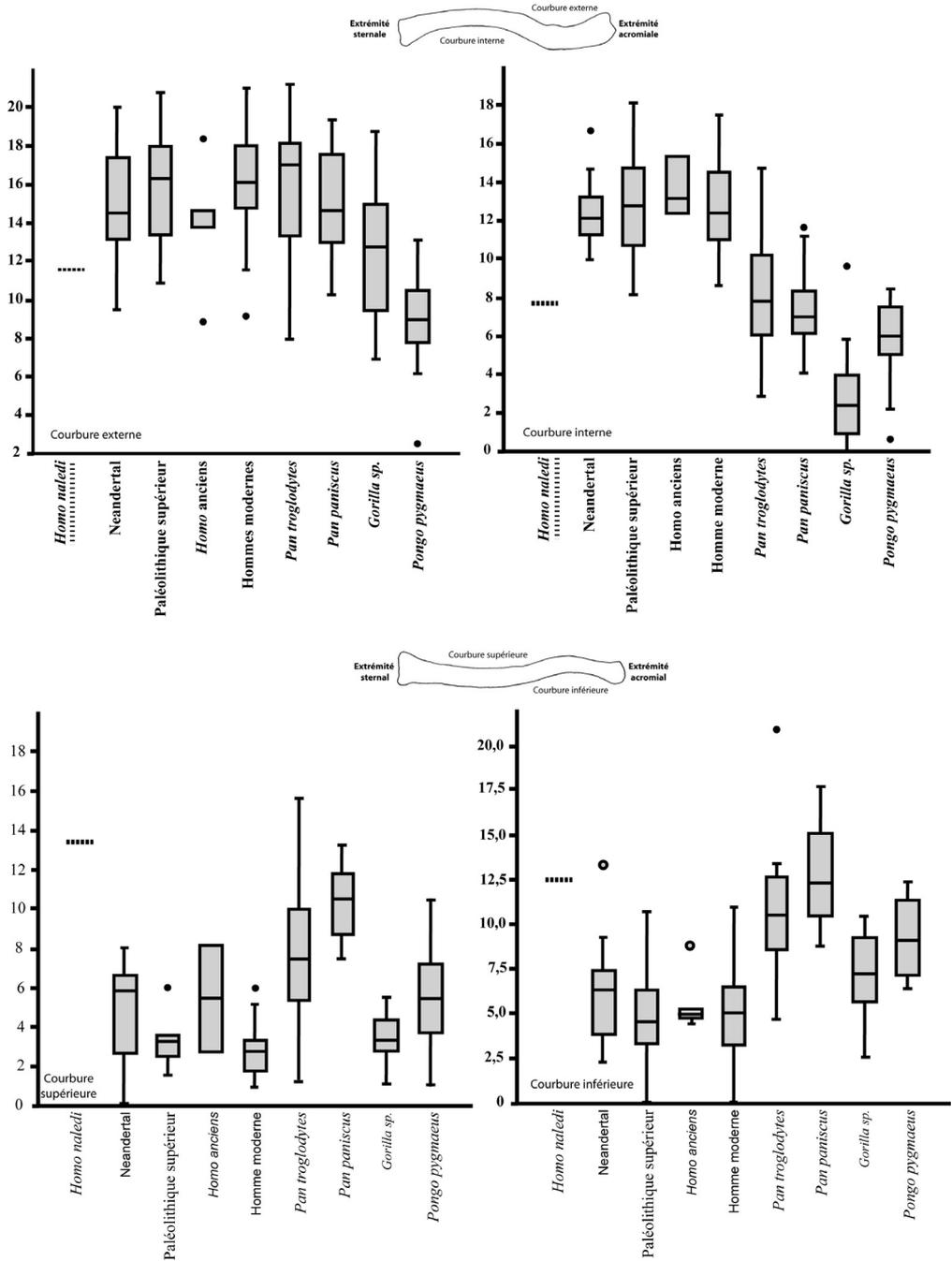


Fig. 7. Courbures claviculaires en vues supérieure et postérieure. Clavicular curvatures in superior and posterior views.

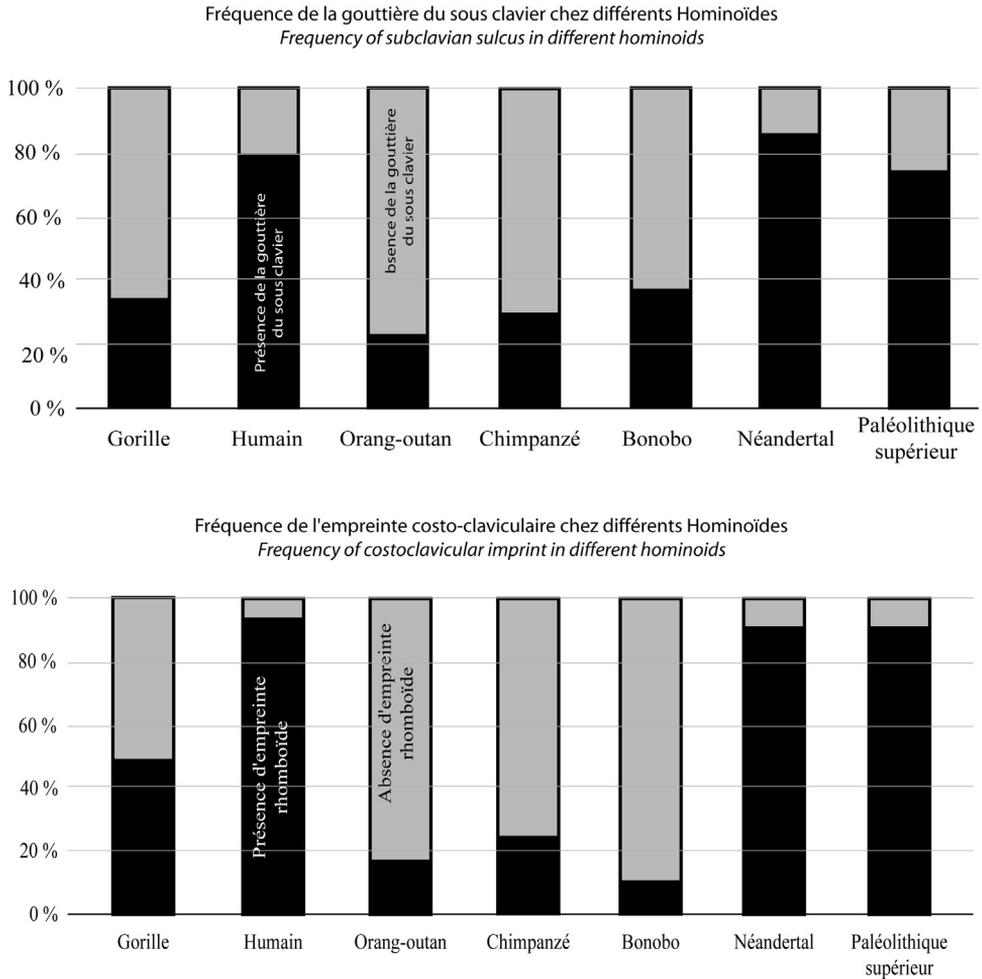


Fig. 8. Fréquences de la gouttière du sous-clavier et de la facette rhomboïde sur les clavicules d'Hominoïdes actuels.
Frequencies of the subclavian groove and rhomboid facet on extant Hominoid clavicles.

Par ailleurs, l'essentiel du membre supérieur montrent des caractères classiquement attribués à l'arboricolisme (torsion humérale faible, etc.) (Feuerriegel et al., 2017, 2019), ce qui contraste avec la morphologie du membre inférieur. Il a été avancé que la présence de caractères liés à l'utilisation des membres supérieurs au-dessus de la tête (et souvent implicitement associé à des comportements arboricoles) ne signifiait pas toujours que l'individu en question avait un comportement arboricole, car ces caractères pourraient être ataviques et maintenus car ils seraient neutres d'un point de vue évolutif (voir Voisin (2015) pour une synthèse). Cette explication est certainement valable pour d'autres espèces, mais ici cela semble peu vraisemblable car les adaptations au grimper sont très nombreuses et très prononcées. Il est difficile, en effet, d'imaginer que ces caractères soit restés tels quels sur plus d'1 Ma s'ils ne servaient à rien. Ils auraient alors subi une dérive génétique et perdu au cours des milliers d'années leur cohérence. Il est donc plus judicieux de les considérer comme reflétant une véritable adaptation au grimper.



Fig. 9. Morphologie de l'insertion du ligament rhomboïde chez l'Homme et les grands singes, ainsi que leur fréquence. La flèche blanche indique l'emplacement de cette insertion. (a) Homme moderne, (b) *Homo naledi*, (c) Orang outan, (d et e) Chimpanzé et (f) Gorille.

Morphology of the rhomboid facet in humans and great apes, and their frequency. The white arrow indicates the location of this insertion. (a) Modern human, (b) Homo naledi, (c) Orangutan, (d et e) Chimpanzee and (f) Gorilla.

Tableau 3

Morphologie claviculaire et architecture de l'épaule au sein du genre *Homo*. *Latérale* : la scapula est plus latérale que chez l'homme moderne. *Dorsale* : la scapula est dorsale, comme chez l'homme moderne.

Clavicular morphology and shoulder architecture within the genus Homo. Lateral: the scapula is more lateral than in modern humans. Dorsal: the scapula is dorsal, as in modern humans.

| | Groupe 1 | | Groupe 2 |
|---------------------------------------|---|--------------------------------------|--|
| Courbures claviculaires (vue dorsale) | Deux courbures | | Une courbure |
| | Groupe 1a | Groupe 1b | |
| Longueur claviculaire | Courte | Longue | Longue |
| Position de la scapula sur le thorax | Haute Latérale | Haute Dorsale | Basse Dorsale |
| Espèces | Grands singes <i>Australopithèques</i> <i>Homo habilis</i> , <i>Homo erectus</i> <i>Homo naledi</i> | Neandertal <i>Homo antecessor</i> | Homme moderne Homme moderne archaïque |

Ainsi, vers 300 000 ans, en Afrique du Sud, existait une espèce humaine pratiquant à la fois une bipédie proche de la nôtre (donc bien différente de celle des australopithèques) associé à des capacités de grimper très développées. Comment expliquer ce particularisme ?

Les rares études climatiques sur la période d'existence d'*Homo naledi* dans les sites à australopithèques environnants montrent que le climat de l'époque était similaire à celui d'aujourd'hui (Reynolds et Kibii, 2011). Le couvert végétal arboré actuel est peu dense, certainement comme celui qui existait entre 330 000 et 250 000 ans dans la région. Cette espèce ne devait donc pas être adaptée à l'arboricolisme, mais à un grimper sur des parois rocheuses afin de se mettre à l'abri des prédateurs. En effet, grimper 4 à 5 m en hauteur permet de se mettre à l'abri de n'importe quel gros prédateur, ce qui est d'autant plus intéressant quand la stature est petite. Dans l'environnement proche des cavités Dinaledi et Lesedi il n'existe pas de parois rocheuses mais à une vingtaine de kilomètres au Nord, se trouve le massif de Magaliesberg. Ce massif montagneux, qui culmine à 1853 m et long de 196 km est entrecoupé de falaises et autres parois plus ou moins abruptes et plus au moins hautes. Ces falaises reçoivent peu de lumière solaire directe et restent donc plutôt fraîches, même en été. Par ailleurs, certaines espèces de primates actuelles, comme *Trachypithecus leucocephalus*, peuvent passer presque un quart de leur temps de déplacement sur des parois rocheuses (Zinner et al., 2013) ou se servent des parois rocheuses pour se protéger des prédateurs durant la nuit, comme les Babouins hamadryas (*Papio hamadryas*) (Petter, 2010).

5. Conclusion

Les restes découverts dans les cavités Dinaledi et Lesedi du complexe karstique Rising Star en Afrique du Sud en 2013 et 2014, sont étranges à bien des égards. En particulier, l'épaulé de cette nouvelle espèce montre toutes les caractéristiques d'une adaptation au grimper et/ou aux déplacements suspendus par les membres supérieurs. Cependant, ces adaptations semblent étranges au vu du faible couvert arboré de la région il y a 300 000 ans.

Ainsi, ces caractères liés au grimper et aux déplacements suspendus seraient alors une adaptation, non l'arboricolisme, mais à l'escalade sur des parois rocheuses afin de se protéger des prédateurs. En effet, une escalade de 4 à 5 m de haut (ce qui correspond à de l'escalade de bloc, très pratiqué par exemple à Fontainebleau) est amplement suffisant pour se mettre hors de portée des prédateurs, même les plus imposants.

Remerciements

Nous remercions le Pr. Henry de Lumley de nous avoir invités à participer à ce numéro spécial de l'Anthropologie.

Références

- Alemseged, Z., Spoor, F., Kimbel, W.H., Bobe, R., Geraads, D., Reed, D., et al., 2006. A juvenile early hominin skeleton from Dikika, Ethiopia. *Nature* 443 (7109), 296–301.
- Asthan, E.H., Oxnard, C.E., 1964. Functional adaptations in the primate shoulder girdle. *Proc Zool Soc Lond* 142 (1), 49–66.
- Berger, L.R., Hawks, J., de Ruiter, D.J., Churchill, S.E., Schmid, P., Deleuzene, L.K., et al., 2015. *Homo naledi*, a new species of the genus *Homo* from the Dinaledi Chamber, South Africa. *eLife* 4, e09560 (35 pages).
- Bolter, D.R., Hawks, J., Bogin, B., Cameron, N., 2018. Palaeodemographics of individuals in Dinaledi Chamber using dental remains. *S Afr J Sci* 114 (1–2) (6 pages).
- Bräuer, G., 1988. Osteometrie. In: Knussman, R. (Ed.), *Anthropologie I*. Fischer Verlag, Stuttgart, p. 160–232.
- Broca, P., 1862. Sur les proportions relatives du bras, de l'avant bras et de la clavicule chez les Nègres et les Européens. *Bull Soc Anthropol Paris Série 1 Tome 3* (2), 162–172.
- Cave, A.J.E., 1961. Nature and morphology of the costoclavicular ligament. *J Anat* 95 (2), 170–179.
- Churchill, S.E., Green, D.J., Feuerriegel, E.M., Macias, M.E., Matthews, S., Carlson, K., et al., 2018. Special issue: Australopithecus sediba – The shoulder, arm, and forearm of Australopithecus sediba. *PaleoAnthropology* 2018, 234–281.
- Churchill, S.E., Holliday, T.W., Carlson, K.J., Jashashvili, T., Macias, M.E., Matthews, S., et al., 2013. The upper limb of *Australopithecus sediba*. *Science* 340 (6129) (Special section, 6 pages).
- Dembo, M., Radović, D., Garvin, H.M., Laird, M.F., Schroeder, L., Scott, J.E., et al., 2016. The evolutionary relationships and age of *Homo naledi*: an assessment using dated Bayesian phylogenetic methods. *J Hum Evol* 97, 17–26.

- Dirks, P.H.G.M., Berger, L.R., Hawks, J., Randolph-Quinney, P.S., Backwell, L.R., Roberts, E.M., 2016. Comment on "Deliberate body disposal by hominins in the Dinaledi Chamber, Cradle of Humankind, South Africa?" [J. Hum. Evol. 96 (2016) 145–148]. J Hum Evol 96, 145–148.
- Dirks, P.H.G.M., Berger, L.R., Roberts, E.M., Kramers, J.D., Hawks, J., Randolph-Quinney, P.S., et al., 2015. Geological and taphonomic context for the new hominin species *Homo naledi* from the Dinaledi Chamber, South Africa. eLife 4, e09561 (37 pages).
- Dirks, P.H.G.M., Roberts, E.M., Hilbert-Wolf, H., Kramers, J.D., Hawks, J., Dosseto, A., et al., 2017. The age of *Homo naledi* and associated sediments in the Rising Star Cave, South Africa. eLife 6, e24231 (59 pages).
- Feuerriegel, E.M., Green, D.J., Walker, C.S., Schmid, P., Hawks, J., Berger, L.R., et al., 2017. The upper limb of *Homo naledi*. J Hum Evol 104, 155–173.
- Feuerriegel, E.M., Voisin, J.-L., Churchill, S.E., Haeusler, M., Mathews, S., Schmid, P., et al., 2019. Upper limb fossils of *Homo naledi* from the Lesedi Chamber, Rising Star System, South Africa. PaleoAnthropology 2019, 311–349.
- Garvin, H.M., Elliot, M.C., Deleuzene, L.K., Hawks, J., Churchill, S.E., Berger, L.R., et al., 2017. Body size, brain size, and sexual dimorphism in *Homo naledi* from the Dinaledi Chamber. J Hum Evol 111, 119–138.
- Hall, B.K., 2001. Development of the clavicles in birds and mammals. J Exp Zool 289 (3), 153–161.
- Hammer, Ø., Harper, D., 2008. Paleontological data analysis. Blackwell Publishing, Malden.
- Harcourt-Smith, W.E.H., Throckmorton, Z., Congdon, K.A., Zipfel, B., Deane, A.S., Drapeau, M.S.M., et al., 2015. The foot of *Homo naledi*. Nat Commun 6 (1), 8432 (8 pages).
- Hawks, J., Elliott, M., Schmid, P., Churchill, S.E., de Ruiter, D.J., Roberts, E.M., et al., 2017. New fossil remains of *Homo naledi* from the Lesedi Chamber, South Africa. eLife 6, e24232 (63 pages).
- Kruger, A., Badenhorst, S., 2018. Remains of a barn owl (*Tyto alba*) from the Dinaledi Chamber, Rising Star Cave, South Africa. S Afr J Sci 114 (11/12) (5 pages).
- Larson, S.G., 2013. Shoulder morphology in early Hominin evolution. In: Reed, K.E., Fleagle, J.G., Leakey, R.E. (Eds.), The paleobiology of *Australopithecus*. Springer Science, Dordrecht, p. 247–261.
- Melillo, S.M., 2016. The shoulder girdle of KSD-VP-1/1. In: Haile-Selassie, Y., Su, F.D. (Eds.), The postcranial anatomy of *Australopithecus afarensis*: new insights from KSD-VP-1/1. Springer Netherlands, Dordrecht, p. 113–141.
- Mivart, S.G., 1869. Contribution toward a more complete knowledge of the skeleton of the primates. Part. 1: The appendicular skeleton of *Simia*. Trans Zool Soc Lond 6, 175–225.
- Napier, J.R., 1965. Reply to Tobias, New discoveries in Tanganyika, their bearing on hominid evolution. Curr Anthropol 6 (4), 402–403.
- Olivier, G., 1952. Technique de mesure des courbures de la clavicule. C R Assoc Anat 69, 753–764 (38ème Réunion (Nancy), mars 1951).
- Olivier, G., 1965. Anatomie anthropologique. Vigot éditeur, Paris.
- Petter, J.-J., 2010. Fascinants primates. In: Petter, J.-J. (Ed.), Primates. Nathan, Singapour, p. 12–35.
- Randolph-Quinney, P.S., 2015. A new star rising: biology and mortuary behaviour of *Homo naledi*. S Afr J Sci 111 (9/10) (4 pages).
- Reynolds, S.C., Kibii, J.M., 2011. Sterkfontein at 75: review of palaeoenvironments, fauna and archaeology from the hominin site of Sterkfontein (Gauteng Province, South Africa). Palaeont Afr 46, 59–88.
- Schultz, A.H., 1930. The skeleton of the trunk and limbs of higher primates. Hum Biol 2 (3), 303–438.
- Stern, J.T.J., Susman, R.L., 1983. The locomotor anatomy of *Australopithecus afarensis*. Am J Phys Anthropol 60 (3), 279–317.
- Thackeray, J.F., 2015. Estimating the age and affinities of *Homo naledi*. S Afr J Sci 111 (11/12) (2 pages).
- Val, A., 2016. Deliberate body disposal by hominins in the Dinaledi Chamber, Cradle of Humankind, South Africa? J Hum Evol 96, 145–148.
- Vallois, H.-V., 1928. L'omoplate humaine. Étude anatomique et anthropologique (Chapitres I et II). Bull Mém Soc Anthropol Paris Série 7 Tome 9 (4–6), 129–168.
- Voisin, J.-L., 2000a. L'épaule des hominidés. Aspects architecturaux et fonctionnels, références particulières à la clavicule. Thèse de doctorat. Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.
- Voisin, J.-L., 2000b. Les clavicules néandertaliennes : reflet d'un complexe scapulaire particulier ? Colloque : l'identité humaine en question, 78–89. Edition ARTCOM, Paris.
- Voisin, J.-L., 2001. Evolution de la morphologie claviculaire au sein du genre *Homo*, conséquence architecturale et fonctionnelle sur la ceinture scapulaire. L'Anthropologie (Paris) 105, 449–468.
- Voisin, J.-L., 2006. The clavicle, a neglected bone; morphology and relation to arm movements and shoulder architecture in Primates. Anat Rec Part A 288A, 944–953.
- Voisin, J.-L., 2008. The Omo I clavicle: archaic or modern? J Hum Evol 55 (3), 438–443.
- Voisin, J.-L., 2010. L'architecture de l'épaule au sein du genre *Homo* : nouvelles interprétations. L'Anthropologie (Paris) 114 (3), 354–369.
- Voisin, J.-L., 2012. Les caractères discrets des membres supérieurs : un essai de synthèse des données. Bull Mem Soc Anthropol Paris 24 (3–4), 107–130.
- Voisin, J.-L., 2015. Australopithecines shoulders: new remains for old debate. In: Sankhyan, A.R. (Ed.), Recent discoveries and Perspectives in Human Evolution, Bar International Series, S2719. Archaeopress, Oxford, p. 11–21.
- Voisin, J.-L., Ropars, M., Thomazeau, H., 2014. The human acromion viewed from an evolutionary perspective. Orthop Traumatol Surg Res 100 (supp 8), S355–S360.
- Vrba, E.S., 1979. A new study of the scapula of *Australopithecus africanus* from Sterkfontein. Am J Phys Anthropol 51 (1), 117–129.
- Zinner, D., Fickenscher, G.H., Roos, C., 2013. Family Cercopithecidae (old world monkeys). In: Mittermeier, R.A., Rylands, A.B., Wilson, D.E. (Eds.), Handbook of the Mammals of the world – Vol 3 – Primates. Lynx Edicions, Barcelone, p. 550–627.
- Zipfel, B., Berger, L.R., 2009. New Cenozoic fossil-bearing site abbreviations for collections of the University of the Witwatersrand. Palaeont Afr 44, 77–81.