

Université de Montréal

**Étude comparative des coupes transversales des fémurs,
tibias et humérus de juvéniles humains, de grands singes
africains et d'*Au. afarensis* :**
**Détermination des comportements locomoteurs chez *Au. afarensis*
juvénile.**

par Karine B. Fortin

Département d'anthropologie
Faculté des arts et des sciences

Mémoire présenté
en vue de l'obtention du grade de M.Sc.
en Anthropologie

Décembre 2019

© Karine B. Fortin, 2019

Résumé

La morphologie des os longs est affectée par les charges mécaniques qu'ils subissent, telles celles générées par les comportements locomoteurs. Dans ce mémoire, des images de coupes transversales de fémurs, tibias et humérus obtenues par CT-scan ont été analysées pour déterminer la locomotion de l'enfant de Dikika, un *Au. afarensis* juvénile, en se basant sur des comparaisons d'humains et de grands singes africains. Les résultats indiquent que le fémur de l'enfant de Dikika montre des signes de bipédie, mais ce n'est pas le cas du tibia. Malgré le fait que la forme de l'humérus est très similaire aux grands singes africains, la résistance de celui-ci aux tensions et torsions laissent supposer que l'enfant de Dikika ne pratiquait pas les locomotions typiques des grands singes comme l'arboricolisme ou encore la quadrupédie terrestre. Malgré tout, certains résultats montrent que la morphologie osseuse dépend aussi des processus ontogéniques et de la génétique de chaque taxon.

Mots-clés : morphologie osseuse; CT-scan; fémurs; humérus; tibias; charges mécaniques; locomotion

The morphology of long bones is affected by the mechanical loads they incur, such as those generated by locomotor behaviors. In this thesis, the images of cross sections of femora, tibiae and humeri obtained by CT-scan were analyzed to determine the locomotion of the Dikika child, a juvenile *Au. afarensis*, based on comparisons of humans and African apes. The results indicate that the Dikika child's femur shows signs of bipedalism, although the tibia does not. Despite the fact that the shape of the humerus is very similar to that of great African apes, its bending and torsional strength suggest that the Dikika's child did not practice locomotion typical of great apes such as arboricolism or terrestrial quadrupedism. Nevertheless, some results show that bone morphology also depends on the ontogenetic processes and the genetics of each taxon.

Keywords : bone morphology; CT-scan; femurs; humeri; tibias; mechanical loads; locomotion

Table des matières

Résumé.....	i
Table des matières.....	iii
Liste des images.....	vii
Liste des tableaux.....	viii
Liste des figures.....	xi
Liste des graphiques.....	xii
Liste des annexes.....	xv
Liste des sigles.....	xvi
Liste des abréviations.....	xvii
Remerciements.....	xviii
Introduction.....	1
Chapitre 1 : Cadre théorique et hypothèses de recherche.....	4
1.1 Locomotion.....	4
1.1.1 Locomotion des humains.....	4
1.1.2 Locomotion des grands singes africains.....	6
1.2 Impact de la locomotion sur la morphologie osseuse.....	7
1.2.1 Physiologie de l'os.....	8
1.2.2 Modelage osseux et charges mécaniques.....	9
1.2.3 Morphologie musculaire et osseuse des humains comparée aux grands singes.....	13
1.2.4 Morphologie osseuse d' <i>Au. afarensis</i>	27
1.3 Ontogénie.....	30
1.3.1 Impact de la croissance sur le modelage osseux.....	30
1.3.2 Croissance différentielle des différentes espèces hominoïdes.....	33
1.3.3 Impact de la croissance sur le mode de locomotion.....	34
1.3.4 Enfant de Dikika.....	35

1.4 Résultats d'autres études	36
1.5 Hypothèses de recherche.....	40
1.5.1 Problématique	40
1.5.2 Hypothèses de recherche.....	40
Chapitre 2 : Matériels et méthodes	42
2.1 Échantillon	42
2.2 Méthodes de collecte de données.....	44
2.3 Méthodes d'analyse des résultats	45
Chapitre 3 : Résultats	49
3.1 Fémurs.....	49
3.1.1 Aire corticale (CA)	49
3.1.2 Aire de la cavité médullaire (MA).....	50
3.1.3 Aire subpériostale totale (TA)	52
3.1.4 Moment quadratique (I_{\min} et I_{\max})	53
3.1.5 Moment d'inertie polaire (J).....	54
3.1.6 Index de circularité (I_{\max}/I_{\min})	56
3.1.7 Épaisseur maximum (E_{\max})	58
3.1.8 Épaisseur moyenne (E_{moy})	60
3.2 Tibias.....	61
3.2.1 Aire corticale (CA)	61
3.2.2 Aire de la cavité médullaire (MA).....	63
3.2.3 Aire subpériostale totale (TA)	64
3.2.4 Moment quadratique (I_{\min} et I_{\max})	66
3.2.5 Moment d'inertie polaire (J).....	67
3.2.6 Index de circularité (I_{\max}/I_{\min})	68
3.2.7 Épaisseur maximum (E_{\max})	70
3.2.8 Épaisseur moyenne (E_{moy})	71
3.3 Humérus.....	73
3.3.1 Aire corticale (CA)	73
3.3.2 Aire de la cavité médullaire (MA).....	74

3.3.3 Aire subpériostale totale (TA)	75
3.3.4 Moment quadratique (I_{\min} et I_{\max})	77
3.3.5 Moment d'inertie polaire (J).....	78
3.3.6 Index de circularité (I_{\max}/I_{\min})	80
3.3.7 Épaisseur maximum (E_{\max})	81
3.3.8 Épaisseur moyenne (E_{moy})	82
3.4 Ratio humérus/fémur du J.....	84
3.5 Récapitulatif des résultats	85
Chapitre 4 : Discussion	87
4.1 Fémurs.....	87
4.1.1 Aire et épaisseur corticale des fémurs (CA; MA; TA; E_{\max} ; E_{moy}).....	87
4.1.2 Forme des fémurs (Index de circularité).....	90
4.1.3 Résistance à la torsion des fémurs (I_{\min} ; I_{\max} ; J; Z_{pol})	92
4.2 Tibias.....	93
4.2.1 Aire et épaisseur des tibias (CA; MA; TA; E_{\max} ; E_{moy}).....	93
4.2.2 Forme des tibias (Index de circularité)	96
4.2.3 Résistance à la torsion des tibias (I_{\min} ; I_{\max} ; J; Z_{pol}).....	97
4.3 Humérus	99
4.3.1 Aire et épaisseur corticale des humérus (CA; MA; TA; E_{\max} ; E_{moy}).....	99
4.3.2 Forme des humérus (Index de circularité)	101
4.3.3 Résistance à la torsion des humérus (I_{\min} ; I_{\max} ; J; Z_{pol}).....	103
4.4 Ratio humérus/fémur du J.....	104
4.5 Limites de la recherche et des méthodes.....	104
4.6 Vérification des hypothèses	109
Conclusion	111
Annexe 1: images.....	i
Annexe 2: tableaux	ii
Annexe 3: graphiques	xviii
Bibliographie.....	xxi

Liste des images

Image 1 : Vue antérieure des zones d'attachement sur l'os des muscles <i>gluteus</i> chez le chimpanzé, le gorille, l'orang-outan et l'humain ainsi que l'apparence et l'emplacement de la bandelette ilio-tibial de l'humain.....	14
Image 2 : Identification des différentes parties du fémur humain.....	15
Image 3 : Vue postérieure des zones d'attachement sur l'os des muscles ichio-jambiers chez l'humain.....	17
Image 4 : Vue antérieure des zones d'attachement sur l'os des muscles <i>vastus lateralis</i> , <i>intermedius</i> et <i>medialis</i> chez l'humain.	18
Image 5 : Vue antérieure des muscles s'attachant sur la ligne âpre chez l'humain.	20
Image 6 : Vue antérieure de la courbure de l'axe long de la diaphyse d'un tibia et de l'axe de l'articulation tibiotalair chez l'humain et le chimpanzé.	21
Image 7 : Vue postérieure des zones d'attachement sur l'os du muscle <i>soleus</i> chez l'humain.	22
Image 8 : Vue postérieure des zones d'attachement sur l'os du muscle <i>popliteus</i> chez l'humain.	23
Image 9 : Vue postérieure et plantaire des zones d'attachement sur l'os du muscle <i>tibialis posterior</i> chez l'humain.....	24
Image 10 : Vue latérale et plantaire des zones d'attachement sur l'os du muscle <i>tibialis anterior</i> chez l'humain.	24
Image 11 : Vue postérieure des zones d'attachement sur l'os du muscle <i>flexor digitorum longus</i> chez l'humain.....	25
Image 12 : Vue antérieure des zones d'attachement sur l'os des muscles fléchisseurs du coude chez l'humain, soit le <i>biceps brachii</i> , le <i>brachialis</i> et le <i>brachioradialis</i>	26
Image 13 : Vue postérieure des zones d'attachement sur l'os du muscle <i>triceps brachii</i> chez l'humain.....	27
Image 14 : Photo montrant le CT-Scan et le positionnement d'un os dans ce dernier.	i
Image 15 : Logiciel d'entrée de données pour démarrer la numérisation de l'os.	i

Liste des tableaux

Tableau 1 : Résultats de Gosman et al. (2013) pour l'index de circularité (I_{\max}/I_{\min}) des fémurs et des tibias d'humains juvéniles de différents groupes d'âge (1 à 5) et à différents endroits sur les os (20%; 35%; 50%; 65%; 80% : Tableau 1).....	36
Tableau 2 : Moyenne des résultats obtenus par Sarringhaus et al. (2016) pour l'index de circularité (I_{\max}/I_{\min}), le moment d'inertie polaire (J) et le module d'inertie polaire (Z_{pol}) de diaphyses de fémurs et d'humérus de chimpanzés juvéniles à différents groupes d'âge.	38
Tableau 3 : Moyenne des ratios entre les fémurs et les tibias et les humérus obtenus par Ruff et al. (2013) pour le module d'inertie polaire (Z_{pol}) de gorilles juvéniles.	39
Tableau 4 : Échantillon des juvéniles humains de l'Université de Montréal.....	ii
Tableau 5 : Nombre d'individus humains et d'os selon les groupes d'âges.....	ii
Tableau 6 : Données et différentes variables des analyses par coupes transversales avec la cavité médullaire non-remplie pour les humains et grands singes africains juvéniles (F=fémur; T= tibia; H=humérus).	iii
Tableau 7 : Données et différentes variables des analyses par coupes transversales avec la cavité médullaire remplie pour les humains et grands singes africains juvéniles (F=fémur; T= tibia; H=humérus).	iv
Tableau 8 : Tableau des moyennes et écarts-types de l'aire corticale (mm^2) des fémurs humains.	vi
Tableau 9 : Tableau des moyennes et écarts-types de l'aire corticale (mm^2) des tibias humains.	vii
Tableau 10 : Tableau des moyennes et écarts-types de l'aire corticale (mm^2) des humérus humains.	vii
Tableau 11 : Tableau des moyennes et écarts-types de l'aire de la cavité médullaire (mm^2) des fémurs humains.	viii
Tableau 12 : Tableau des moyennes et écarts-types de l'aire de la cavité médullaire (mm^2) des tibias humains.	viii
Tableau 13 : Tableau des moyennes et écarts-types de l'aire de la cavité médullaire (mm^2) des humérus humains.	ix

Tableau 14 : Tableau des moyennes et écarts-types de l'aire subpériostale totale (mm ²) des fémurs humains.	ix
Tableau 15 : Tableau des moyennes et écarts-types de l'aire subpériostale totale (mm ²) des tibias humains.	x
Tableau 16 : Tableau des moyennes et écarts-types de l'aire subpériostale totale (mm ²) des humérus humains.	x
Tableau 17 : Résultats de l'analyse des coupes transversales pour l'enfant de Dikika (<i>Au. afarensis</i>).....	xi
Tableau 18 : Tableau des moyennes et écarts-types de l'épaisseur maximum (mm) des fémurs humains.	xi
Tableau 19 : Tableau des moyennes et écarts-types de l'épaisseur maximum (mm) des tibias humains.	xii
Tableau 20 : Tableau des moyennes et écarts-types de l'épaisseur maximum (mm) des humérus humains.	xii
Tableau 21 : Tableau des moyennes et écarts-types de l'épaisseur moyenne (mm) des fémurs humains.	xiii
Tableau 22 : Tableau des moyennes et écarts-types de l'épaisseur moyenne (mm) des tibias humains.	xiii
Tableau 23 : Tableau des moyennes et écarts-types de l'épaisseur moyenne (mm) des humérus humains.	xiv
Tableau 24 : Tableau des moyennes et écarts-types du moment d'inertie polaire (mm ⁴) des fémurs humains.	xiv
Tableau 25 : Tableau des moyennes et écarts-types du moment d'inertie polaire (mm ⁴) des tibias humains.	xv
Tableau 26 : Tableau des moyennes et écarts-types du moment d'inertie polaire (mm ⁴) des humérus humains.	xv
Tableau 27 : Tableau des moyennes et écarts-types du ratio humérus/fémurs du moment d'inertie polaire (mm ⁴) des humains.	xvi
Tableau 28 : Tableau des moyennes et écarts-types de l'index de circularité (mm ⁴) des fémurs humains.	xvi

Tableau 29 : Tableau des moyennes et écarts-types de l'index de circularité (mm^4) des tibias humains. xvii

Tableau 30 : Tableau des moyennes et écarts-types de l'index de circularité (mm^4) des humérus humains. xvii

Liste des figures

Figure 1: Comparaison des images de certains fémurs humains, de grands singes et de l'enfant de Dikika obtenues par CT-Scan.	90
Figure 2 : Comparaison des images de certains tibias humains, de grands singes et de l'enfant de Dikika obtenues par CT-Scan.	96
Figure 3: Comparaison des images de certains humérus humains, de grands singes et de l'enfant de Dikika obtenues par CT-Scan.	101

Liste des graphiques

Graphique 1 : Comparaison de l'aire corticale (CA) des coupes transversales des fémurs d'humains et de grands singes avec les groupes d'âge 1, 2 et 3 et les différentes zones de l'os (20%, 35%, 50%, 65% et 80%).	50
Graphique 2 : Comparaison de l'aire de la cavité médullaire (MA) des coupes transversales des fémurs d'humains et de grands singes avec les groupes d'âge 1, 2 et 3 et les différentes zones de l'os (20%, 35%, 50%, 65% et 80%).	51
Graphique 3 : Comparaison de l'aire subpériostale totale (TA) des coupes transversales des fémurs d'humains, de grands singes et de l'enfant de Dikika avec les groupes d'âge 1, 2 et 3 et les différentes zones de l'os (20%, 35%, 50%, 65% et 80%).	53
Graphique 4 : Comparaison du moment quadratique minimum et maximum (mm^4) des fémurs d'humains, de grands singes et de l'enfant de Dikika avec les groupes d'âge 1, 2 et 3 et les différentes zones de l'os (20%, 35%, 50%, 65% et 80%).	54
Graphique 5 : Comparaison du moment d'inertie polaire (J) des coupes transversales des fémurs d'humains, de grands singes et de l'enfant de Dikika avec les groupes d'âge 1, 2 et 3 et les différentes zones de l'os (20%, 35%, 50%, 65% et 80%).	56
Graphique 6 : Comparaison de l'index de circularité ($I_{\text{max}}/I_{\text{min}}$) des coupes transversales des fémurs d'humains, de grands singes et de l'enfant de Dikika avec les groupes d'âge 1, 2 et 3 et les différentes zones de l'os (20%, 35%, 50%, 65% et 80%).	58
Graphique 7 : Comparaison de l'épaisseur maximum (E_{max}) des coupes transversales des fémurs d'humains et de grands singes avec les groupes d'âge 1, 2 et 3 et les différentes zones de l'os (20%, 35%, 50%, 65% et 80%).	59
Graphique 8 : Comparaison de l'épaisseur moyenne (E_{moy}) des coupes transversales des fémurs d'humains et de grands singes avec les groupes d'âge 1, 2 et 3 et les différentes zones de l'os (20%, 35%, 50%, 65% et 80%).	61
Graphique 9 : Comparaison de l'aire corticale (CA) des coupes transversales des tibias d'humains et de grands singes avec les groupes d'âge 1, 2 et 3 et les différentes zones de l'os (20%, 35%, 50%, 65% et 80%).	62

Graphique 10 : Comparaison de l'aire de la cavité médullaire (MA) des coupes transversales des tibias d'humains et de grands singes avec les groupes d'âge 1, 2 et 3 et les différentes zones de l'os (20%, 35%, 50%, 65% et 80%).	64
Graphique 11 : Comparaison de l'aire subpériostale totale (TA) des coupes transversales des tibias d'humains, de grands singes et de l'enfant de Dikika avec les groupes d'âge 1, 2 et 3 et les différentes zones de l'os (20%, 35%, 50%, 65% et 80%).	65
Graphique 12 : Comparaison du moment quadratique minimum et maximum (mm^4) des tibias d'humains, de grands singes et de l'enfant de Dikika avec les groupes d'âge 1, 2 et 3 et les différentes zones de l'os (20%, 35%, 50%, 65% et 80%).	67
Graphique 13 : Comparaison du moment d'inertie polaire (J) des coupes transversales des tibias d'humains, de grands singes et de l'enfant de Dikika avec les groupes d'âge 1, 2 et 3 et les différentes zones de l'os (20%, 35%, 50%, 65% et 80%).	68
Graphique 14 : Comparaison de l'index de circularité ($I_{\text{max}}/I_{\text{min}}$) des coupes transversales des tibias d'humains, de grands singes et de l'enfant de Dikika avec les groupes d'âge 1, 2 et 3 et les différentes zones de l'os (20%, 35%, 50%, 65% et 80%).	70
Graphique 15 : Comparaison de l'épaisseur maximum (E_{max}) des coupes transversales des tibias d'humains et de grands singes avec les groupes d'âge 1, 2 et 3 et les différentes zones de l'os (20%, 35%, 50%, 65% et 80%).	71
Graphique 16 : Comparaison de l'épaisseur moyenne (E_{moy}) des coupes transversales des tibias d'humains et de grands singes avec les groupes d'âge 1, 2 et 3 et les différentes zones de l'os (20%, 35%, 50%, 65% et 80%).	72
Graphique 17 : Comparaison de l'aire corticale (CA) des coupes transversales des humérus d'humains et de grands singes avec les groupes d'âge 1, 2 et 3 et les différentes zones de l'os (20%, 35%, 50%, 65% et 80%).	74
Graphique 18 : Comparaison de l'aire de la cavité médullaire (MA) des coupes transversales des humérus d'humains et de grands singes avec les groupes d'âge 1, 2 et 3 et les différentes zones de l'os (20%, 35%, 50%, 65% et 80%).	75
Graphique 19 : Comparaison de l'aire subpériostale totale (TA) des coupes transversales des humérus d'humains, de grands singes et de l'enfant de Dikika avec les groupes d'âge 1, 2 et 3 et les différentes zones de l'os (20%, 35%, 50%, 65% et 80%).	76

Graphique 20 : Comparaison du moment quadratique minimum et maximum (mm^4) des humérus d'humains, de grands singes et de l'enfant de Dikika avec les groupes d'âge 1, 2 et 3 et les différentes zones de l'os (20%, 35%, 50%, 65% et 80%)..... 78

Graphique 21 : Comparaison du moment d'inertie polaire (J) des coupes transversales des humérus d'humains, de grands singes et de l'enfant de Dikika avec les groupes d'âge 1, 2 et 3 et les différentes zones de l'os (20%, 35%, 50%, 65% et 80%)..... 79

Graphique 22 : Comparaison de l'index de circularité ($I_{\text{max}}/I_{\text{min}}$) des coupes transversales des humérus d'humains, de grands singes et de l'enfant de Dikika avec les groupes d'âge 1, 2 et 3 et les différentes zones de l'os (20%, 35%, 50%, 65% et 80%)..... 80

Graphique 23 : Comparaison de l'épaisseur maximum (E_{max}) des coupes transversales des humérus d'humains et de grands singes avec les groupes d'âge 1, 2 et 3 et les différentes zones de l'os (20%, 35%, 50%, 65% et 80%). 82

Graphique 24 : Comparaison de l'épaisseur moyenne (E_{moy}) des coupes transversales des humérus d'humains et de grands singes avec les groupes d'âge 1, 2 et 3 et les différentes zones de l'os (20%, 35%, 50%, 65% et 80%). 83

Graphique 25 : Comparaison du ratio humérus/fémur du moment d'inertie polaire (J) des coupes transversales d'humains, de grands singes et de l'enfant de Dikika avec les groupes d'âge 1, 2 et 3 et les différentes zones de l'os (20%, 35%, 50%, 65% et 80%). 85

Graphique 26 : Comparaison du module d'inertie polaire (Z_{pol}) des coupes transversales des fémurs d'humains, de grands singes et de l'enfant de Dikika avec les groupes d'âge 1, 2 et 3 et les différentes zones de l'os (20%, 35%, 50%, 65% et 80%). xviii

Graphique 27 : Comparaison du module d'inertie polaire (Z_{pol}) des coupes transversales des tibias d'humains, de grands singes et de l'enfant de Dikika avec les groupes d'âge 1, 2 et 3 et les différentes zones de l'os (20%, 35%, 50%, 65% et 80%). xix

Graphique 28 : Comparaison du module d'inertie polaire (Z_{pol}) des coupes transversales des humérus d'humains, de grands singes et de l'enfant de Dikika avec les groupes d'âge 1, 2 et 3 et les différentes zones de l'os (20%, 35%, 50%, 65% et 80%)..... xx

Liste des annexes

Annexe 1: images.....	i
Annexe 2: tableaux	ii
Annexe 3: graphiques	xviii

Liste des sigles

CA : Aire corticale.

MA : Aire de la cavité médullaire.

TA : Aire subpériostale totale.

I_{\max} : Moment quadratique maximum.

I_{\min} : Moment quadratique minimum.

J : Moment de l'aire polaire.

I_{\max}/I_{\min} : Index de circularité.

Z_{\min} : Module d'inertie minimum.

Z_{\max} : Module d'inertie maximum.

Z_{pol} : Module d'inertie polaire.

E_{moy} : Épaisseur moyenne de la surface corticale.

E_{\max} : Épaisseur maximum de la surface corticale.

Liste des abréviations

Au. afarensis : *Australopithecus afarensis*

mm : millimètre

Remerciements

J'aimerais d'abord remercier ma directrice de recherche, Michelle Drapeau, qui m'a aidée tout au long de ma maîtrise. Ses commentaires constructifs m'ont permis de progresser plus rapidement et sa patience a également été appréciée tout au long de la rédaction.

J'aimerais aussi remercier le technicien de laboratoire du département d'anthropologie, qui m'a expliqué le fonctionnement du CT-Scan et m'a permis de commencer ma collecte de données plus rapidement ainsi qu'Emeline Raguin, une collègue étudiante, qui m'a prêté quelques livres essentielles pour la rédaction de ce mémoire.

J'aimerais également remercier la paroisse de Sainte-Marie de Beauce pour m'avoir donné accès à la collection d'ossement via Mme Isabelle Ribot et l'Université de Montréal.

J'aimerais enfin remercier mon conjoint qui a été un support moral important tout au long de ma maîtrise.

Introduction

Plusieurs découvertes de fossiles hominines ont été faites en Afrique de l'Est au cours des dernières années. Elles représentent différentes espèces hominines telles qu'*Ardipithecus ramidus*, *Australopithecus anamensis* et *Australopithecus afarensis*. En 2004, il y a eu une découverte d'un *Au. afarensis* juvénile à Dikika (Alemseged et al., 2006) dans le triangle de l'Afar en Éthiopie, une région connue pour les nombreux spécimens d'*Au. afarensis*. Le squelette juvénile de Dikika provient d'une couche stratigraphique datée de 3,3 Ma (Alemseged et al., 2006). Il s'agit d'un spécimen hominine âgé de 3 ans (5-6 ans en âge humain) et attribuable à l'espèce *Au. afarensis* par sa morphologie spécifique, par l'endroit où il a été trouvé et par la datation de sa couche stratigraphique. Par exemple, il est caractérisé par des restes craniodentaires spécifiques aux *Au. afarensis* comme les incisives qui sont en forme d'éventail et un visage qui ressemble aux autres spécimens juvéniles *Au. afarensis* (A.L. 333-105) et *Au. africanus* (Taung), soit un prognathisme facial réduit relativement aux grands singes (Alemseged et al., 2006). Ce spécimen nous aide à mieux comprendre cette espèce puisqu'il est le premier juvénile représenté à la fois par des restes crâniens et une grande majorité des ossements postcrâniens. Grâce aux restes postcrâniens de cet enfant *Au. afarensis*, il est possible d'analyser son mode de locomotion à l'aide de ses membres supérieurs et inférieurs.

Dans le cadre de ce mémoire, on cherchera à déterminer les différences morphologiques entre les coupes transversales des ossements (fémurs, tibias et humérus) juvéniles humains (*Homo sapiens*) et de ceux de grands singes africains afin de les comparer ultimement à ceux de l'enfant de Dikika. Il sera éventuellement possible d'inférer ou confirmer son mode de locomotion pour l'enfant de Dikika. C'est-à-dire se déplaçait-il de façon pleinement bipède, tels les humains juvéniles de cet âge, ou s'il avait conservé une composante arboricole à sa locomotion?

La locomotion est un comportement très souvent étudié dans le domaine de la paléontologie, car il est possible de la déduire à partir de la morphologie du squelette postcrânien. Par exemple, le fémur est un os important lorsqu'il est question de l'analyse de la forme osseuse en lien avec sa fonction, car la transition entre le mode de locomotion

quadrupède et la bipédie chez les hominines implique un changement dans la biomécanique du fémur. Effectivement, des différences de morphologies des os longs sont perceptibles entre des espèces dont la locomotion est différente (Lieberman, 1997). Selon le mode de locomotion, la taille des individus, la masse corporelle et la direction des charges mécaniques sur le squelette, la morphologie osseuse va se modifier et varier (Ducher et al., 2009; Lieberman et al., 2004; Looker et al., 2001; Ruff, 2003c, 2005). Par contre, il faut être prudent quant aux parts génétiques et environnementales des différences morphologiques du squelette, car les causes sont souvent difficilement dissociables (Cowgill, 2010; Ruff et al., 2006; Mizushima et al., 2016; Morimoto et al., 2011).

La locomotion chez *Au. afarensis* est bien étudiée et détaillée dans la littérature (Green & Alemseged, 2012; Larson, 2013; Lovejoy, 1989; Stern, 2000; Ward, 2002). Tous ces chercheurs s'entendent sur le fait qu'*Au. afarensis* est un hominine bipède, car plusieurs caractéristiques morphologiques témoignent de cette bipédie telles qu'un bassin avec des ailes iliaques plus larges, plus courtes et orientées dans un plan sagittal.

Pour ce qui est de la présence ou non d'une locomotion arboricole chez *Au. afarensis*, elle ne fait pas l'unanimité auprès des paléanthropologues. Ils s'entendent toutefois, sur des caractéristiques similaires aux grands singes comme des membres supérieurs plus longs proportionnellement à leurs membres inférieurs ou encore des traits plus spécifiques comme la fosse glénoïde de la scapula qui est orientée proximale tel que chez les grands singes pratiquant la suspension sous branche (Larson, 2013). En fait, le débat se situe surtout à savoir si les caractéristiques observables représentent une sélection pour une locomotion partiellement arboricole ou la rétention d'un caractère primitif neutre qui n'a pas été perdu par sélection naturelle (Drapeau et al., 2005; Kimbel & Deleuzene, 2009; Ward, 2002).

Ces informations laissent croire que les *Au. afarensis* étaient bipèdes habituels et pouvaient se déplacer de façon plus aisée dans les arbres que les humains modernes. Cette étude de l'enfant de Dikika pourra éclairer davantage l'importance que prenaient les déplacements arboricoles, par rapport à la locomotion bipède considérant que lors de l'ontogénie la locomotion d'un individu peut varier comme c'est le cas chez les gorilles et chimpanzés. En effet, ils passent d'une locomotion partiellement arboricole lorsqu'ils sont

jeunes et petits à une locomotion presque exclusivement quadrupède terrestre lorsqu'ils deviennent trop massifs pour se déplacer dans les arbres avec aisance (Doran, 1997).

Afin de réaliser ce mémoire, il sera nécessaire d'explorer dans le premier chapitre les cadres théoriques qui concernent l'analyse morphologique de coupes transversales osseuses afin d'en déduire le répertoire locomoteur. D'abord, il y aura une brève description des modes de locomotion des espèces observées et des principales caractéristiques physiques attribuables à ces modes de locomotion. Ensuite, les processus de modelage qui permettent l'adaptation biomécanique des os à leur environnement seront décrits afin de comprendre comment le mode de locomotion influence la morphologie osseuse. Par la suite, l'impact des charges mécaniques et des muscles sur la morphologie osseuse sera expliqué. Les changements ontogéniques seront également décrits puisque l'échantillon et les données de ce mémoire proviennent de juvéniles. La croissance et le développement de l'os a un impact sur sa morphologie, mais aussi, il est important de considérer les différences de croissance entre les espèces qui sont incluses dans ce travail, soit les humains, les gorilles, les chimpanzés et les *Au. afarensis*. À la fin de ce premier chapitre, les hypothèses de recherche seront décrites. Alors que le deuxième chapitre, lui, consistera en la méthodologie de recherche employée pour collecter les données de ce mémoire, soit l'échantillon, le protocole de numérisation des spécimens et les méthodes d'analyse des résultats. Le troisième chapitre sera dédié aux résultats obtenus ainsi qu'à une discussion montrant l'interprétation des résultats et leurs limites.

Chapitre 1 : Cadre théorique et hypothèses de recherche

Afin de pouvoir expliquer les variations morphologiques des os longs et les comportements locomoteurs entre les humains, les australopithèques et les grands singes, il faut commencer par décrire les types de locomotion et les processus physiologiques qui permettent à l'os de se modifier et d'avoir une forme reflétant les contraintes mécaniques de son environnement. Dans ce chapitre, il sera donc question, d'abord, de décrire les différents comportements locomoteurs des humains et des grands singes. Ensuite, l'impact de ces locomotions sur la morphologie osseuse sera expliqué par l'intermédiaire du processus de modelage osseux responsable des modifications osseuses dû aux contraintes mécaniques. Aussi, il y aura une partie sur l'influence des charges mécaniques sur la forme des os ainsi qu'une section sur la morphologie osseuse et musculaire des humains, des grands singes et d'*Au. afarensis* induit par les comportements locomoteurs. De plus, il est essentiel de noter les différences de croissance entre les humains, les grands singes et *Au. afarensis*, puisque l'intensité du remodelage osseux et le mode de locomotion seront variables en fonction de l'âge des individus observés. Pour finir avec la formulation des hypothèses qui seront explorées dans le cadre de ce mémoire.

1.1 Locomotion

Le mode de locomotion des humains et des grands singes sera décrit dans cette section puisqu'il permettra une meilleure interprétation des données. Effectivement, la locomotion influence la morphologie des ossements par divers processus expliqué dans la section 1.2. Donc, il est essentiel de décrire les comportements locomoteurs pour bien comprendre la morphologie osseuse leur étant associée. La locomotion d'*Au. afarensis*, elle, sera décrite dans la section 1.2.4 et elle sera comparée et associée aux locomotions des humains et des grands singes décrite dans la section 1.1.

1.1.1 Locomotion des humains

La locomotion des humains se fait par les membres inférieurs, alors que les membres supérieurs des humains sont utilisés pour la manipulation d'objet, souvent près du corps et non

comme mode de locomotion (Alba et al., 2003). Les humains sont donc complètement bipèdes et leur démarche est particulière quand comparée à d'autres types de bipédie tels que les oiseaux. La démarche humaine est effectuée en mettant un pied devant l'autre, en alternance. Lorsque l'un des deux pieds quitte le sol, la masse corporelle se retrouve entièrement sur celui qui est toujours au sol jusqu'à ce que le pied soulevé passe devant l'autre et touche le sol (Aiello & Dean, 1990).

Aiello & Dean (1990) décrivent la démarche des humains. Elle pourrait être décrite par la foulée, un côté du corps à la fois. La foulée (« stride phase ») débute lorsque le talon d'un pied est sur le sol et se termine lorsque ce même pied touche le sol de nouveau. Cette foulée peut être décortiquée en deux phases :

1. La phase d'appui du pied sur le sol (« stance phase ») : C'est le moment où le pied est en contact avec le sol.
2. La phase de balancier (« swing phase ») est le mouvement que le corps fait pour envoyer la jambe vers l'avant. La fin de cette phase termine la foulée avec le pied qui touche le sol à nouveau.

Dans la position de départ de la foulée, la hanche est fléchie, le genou est en extension et la jambe est en rotation latérale. Alors, les muscles adducteurs empêchent le bassin de basculer. Au cours de l'étape 1, tout le poids du corps se retrouve sur ce seul pied et le genou et la hanche sont en extension. Plus loin dans cette phase, la cheville effectue une dorsiflexion et la hanche et le genou passent au-dessus, ainsi que devant le pied qui supporte le poids du corps. Au début de la phase 2, la hanche est en extension alors que la jambe bouge vers l'avant. Au même moment, le genou est aussi en flexion et lorsque la jambe passe devant l'autre jambe qui supporte la masse corporelle, le genou effectue une extension. À la fin de cette phase, la jambe fait une rotation latérale en préparation pour le retour de la foulée et le talon touche le sol (Aiello & Dean, 1990).

Cette démarche affecte aussi le centre de gravité des humains. En effet, puisque les humains se balancent en alternance sur les deux jambes, le centre de gravité se déplace horizontalement. Pendant la phase d'appui du pied au sol, le centre de gravité est positionné sur la jambe d'appui et pendant la phase de balancier, il se déplace latéralement jusqu'à une position située au-dessus de la jambe d'appui alternative (Aiello & Dean, 1990). Pour

minimiser ces déplacements horizontaux, les fémurs développent un angle de support pour positionner les genoux plus près du centre de gravité.

1.1.2 Locomotion des grands singes africains

Les grands singes africains incluant ici; les gorilles (*Gorilla gorilla* et *Gorilla beringei*), les chimpanzés (*Pan troglodytes*) et les bonobos (*Pan paniscus*), ont des types de locomotion similaires, soit la quadrupédie terrestre avec le « Knuckle-Walking » et moins fréquemment des déplacements utilisant la grimpe verticale. De plus, les grands singes africains peuvent parfois se suspendre aux branches des arbres, mais n'effectueront pas de brachiation comme les gibbons (Carlson, 2005; Ibáñez-Gimeno et al., 2014; Tuttle & Watts, 1985).

Pour la locomotion terrestre, soit le « Knuckle-Walking », les grands singes utilisent un mécanisme ressemblant à un pendule pour marcher (Bertram & Chang, 2001). Effectivement, les membres vont effectuer une foulée pour ensuite se déplacer comme un pendule vers l'avant. Les membres antérieurs vont servir à freiner et diriger le corps lors de la démarche et les membres postérieurs vont servir de support et de propulseur. En fait, il est possible de diviser la démarche de la quadrupédie terrestre en deux phases, soit la phase balancier (« swing phase ») et la phase de support (« support phase ») (Larson & Stern, 1987). D'abord, la phase balancier commence lorsque le coude est en flexion et l'humérus rétracté soulève la main du sol. Ensuite, il y a une protraction du bras, ce qui propulse le membre vers l'avant et lors du contact de la main avec le sol le poignet effectue une flexion. Au même moment, les membres postérieurs propulsent le corps vers l'avant en faisant une extension de la jambe. Alors que dans la phase de support le coude fait une extension (Larson & Stern, 1987). Pendant cette phase, le genou du membre postérieur est en flexion. De plus, la démarche des grands singes est caractérisée par une asymétrie, c'est-à-dire que lors du déplacement le tronc se retrouve en angle vers la direction que veut aller le grand singe. Le tronc est positionné de cette façon pour éviter les interférences entre les membres antérieurs et postérieurs. En effet, cela permet à l'un des membres antérieurs de passer du côté extérieur du membre postérieur ipsilatéral pendant que l'autre membre antérieur passe du côté intérieur du membre postérieur ipsilatéral (Larson & Stern, 1987). Cette angulation du tronc cause une plus grande abduction

des membres situés sur le côté extérieur. Aussi, certains muscles comme les *pectoralis* et le *subscapularis* montrent une activité constante lors de la locomotion alors que d'autres muscles sont utilisés seulement à des moments spécifiques comme le *latissimus dorsi* qui génère la force de propulsion des membres (Larson & Stern, 1987).

Les locomotions arboricoles impliquent une grande variation et imprévisibilité dans la position des membres ainsi que moins de répétition qu'au cours de la locomotion terrestre (Carlson, 2005). La grimpe verticale est définie par une ascension sur un substrat qui est dans un angle de plus de 45 degrés par rapport au plan horizontal (Isler, 2005). Cette locomotion nécessite une plus grande rétraction de l'humérus et flexion du coude (Hunt, 1991). C'est-à-dire que lors de la grimpe verticale le coude est plus ou moins en extension et c'est la flexion du coude qui permet d'élever le corps (Isler, 2005). De plus, la locomotion arboricole est souvent associée à un indice intermembral élevé chez les grands singes puisque de longs bras permettraient de grimper des arbres plus gros (Cartmill, 1974; Preuschoft, 1990). En effet, de plus long bras permettent de mieux agripper l'arbre et augmentent la distance entre le substrat et le centre de masse de l'individu, ce qui crée davantage de friction entre les pieds et le substrat. Cette position au cours de la grimpe verticale facilite la grimpe en nécessitant moins de force musculaire pour élever le corps. En fait, plus la distance est grande entre le corps et le point d'appui plus l'effet de levier sera important. Cette locomotion nécessite également de forts muscles fléchisseurs du coude et élévateurs du bras (Isler, 2005).

1.2 Impact de la locomotion sur la morphologie osseuse

Cette section permettra de comprendre le lien entre les comportements locomoteurs décrits dans la section précédente et la morphologie osseuse spécifique à la locomotion. Pour ce faire, il est essentiel de comprendre le processus physiologique de modelage osseux et l'influence des charges mécaniques sur les os. Ensuite, il sera possible de décrire en détail la morphologie osseuse et musculaire liée aux comportements locomoteurs des humains, des grands singes et d'*Au. afarensis*.

1.2.1 Physiologie de l'os

1.2.1.1 Tissu osseux

Le tissu osseux est un tissu conjonctif spécialisé contenant des cellules, des fibres et une substance intercellulaire constituées de sels minéraux sous forme de cristaux de phosphate de calcium, ce qui fait de l'os un tissu très dur (Macé, 2008). Sa composition, son organisation et sa dynamique assurent deux fonctions, soit mécanique et métabolique (Tortora & Grabowski, 2001). La fonction métabolique est caractérisée par le fait que l'os est la principale réserve d'ions minéraux de l'organisme. Effectivement, en fonction des besoins de l'organisme, le tissu osseux emmagasinera ou libérera les ions dans l'organisme (Macé, 2008). Ce qui nous intéresse principalement est la fonction mécanique, car le tissu osseux est l'un des plus résistants de l'organisme, ce qui lui permet de supporter des contraintes mécaniques et de jouer un rôle de soutien du corps et de protection des organes vitaux. De plus, ce tissu osseux sert de point d'ancrage aux muscles squelettiques ou aux tendons. Les os peuvent donc supporter des charges mécaniques et modifier leurs structures afin de s'adapter à celles-ci (Martin et al., 2015).

1.2.1.2 Modelage et remodelage osseux

Il y a deux phases d'ossification : l'ossification primaire (modelage) et l'ossification secondaire (remodelage).

L'ossification primaire, soit le modelage, correspond à la formation d'un tissu osseux sur un support non osseux. La formation de l'os peut se faire sur un support cartilagineux (ossification enchondrale) ou conjonctif (ossification endoconjonctive) (Platzer et al., 2007). Ces ossifications se produisent au cours de la croissance d'un individu et lors de la réparation de fractures (Walsh-Haney, 2006). En effet, au cours de la croissance, l'ossification enchondrale permet l'augmentation de la longueur de l'os alors que son diamètre est augmenté par l'ossification endoconjonctive (Macé, 2008). Pour permettre la croissance en largeur de la cavité médullaire, les lames d'os vont être résorbées à l'intérieur de la cavité médullaire au fur et à mesure, tandis qu'à l'extérieur les lames d'os périostiques vont continuer à s'accumuler (Macé, 2008). Chez les juvéniles, le modelage permet également d'adapter l'organisation du tissu osseux aux contraintes mécaniques. Ainsi les os sont modelés suivant les contraintes des

tissus de voisinage; des tubérosités se forment osseuses au niveau des insertions des tendons des muscles ou des gouttières au niveau desquelles se logent les artères. Ainsi les os sont modelés suivant les contraintes mécaniques de leur environnement (Macé, 2008). Ce modelage se réalise pendant la croissance et est inexistant ou très limité à l'âge adulte.

L'ossification secondaire, soit le remodelage osseux, est la formation d'un tissu osseux sur un support osseux après une phase préalable de destruction par les ostéoclastes de la matrice osseuse préexistante. En fait, l'os secondaire remplace l'os primaire (Macé, 2008). Le processus de remodelage osseux perdure pendant toute la vie de l'individu, mais ne change pas la forme de l'os, sauf dans des contextes pathologiques.

1.2.2 Modelage osseux et charges mécaniques

Il y a deux grands facteurs qui influencent la morphologie de l'os, soit la génétique et l'environnement (Morimoto, Ponce De León, & Zollikofer, 2011; Morimoto et al., 2012; Puymeraill, 2013; Ruff, 2003a). La morphologie de l'os est principalement influencée par les gènes et la croissance (Morimoto, Ponce De León, & Zollikofer, 2011). Néanmoins, le mode de vie et les comportements locomoteurs peuvent, par les charges mécaniques qu'ils génèrent, influencer la forme des os grâce au modelage osseux. Effectivement, la réponse du tissu osseux aux stimuli mécaniques de l'environnement est significative et permet d'inférer un mode de locomotion (Carter & Beaupré, 2007; Ruff, 2003a; Ruff, Holt, & Trinkaus, 2006; Seeman, 2008). Donc, les charges mécaniques et la plasticité osseuse sont des points essentiels à aborder puisqu'ils peuvent causer une modification dans la morphologie osseuse.

Certaines théories en biologie humaine assument que le processus de modelage osseux sert à optimiser continuellement la structure du squelette aux besoins de l'organisme (Stock, 1998). Par exemple, la loi de Wolff est un concept sur l'adaptation fonctionnelle de l'os à des charges mécaniques afin de réduire le stress et les tensions sur l'os. Cette loi stipule que la forme diaphysaire reflète les comportements locomoteurs. Aujourd'hui, cette loi est considérée comme inexacte, mais le principe de la loi est repris et décrit comme étant une adaptation fonctionnelle (Morimoto, Ponce De León, & Zollikofer, 2011; Ruff, Holt, & Trinkaus, 2006).

1.2.2.1 Influence des charges mécaniques sur l'os

Le squelette doit constamment s'adapter à son environnement et aux charges mécaniques provenant de cet environnement. L'adaptation fonctionnelle de l'os est basée sur les déformations mécaniques ou les tensions du tissu osseux soumis à des charges telles que la magnitude et l'orientation des forces mécaniques. Par exemple, une augmentation des charges subies par un os, due à une augmentation de la masse corporelle ou aux activités musculaires plus grandes, stimule la déposition d'un nouveau tissu osseux, ce qui rend l'os plus fort et ramène le stress dans le tissu osseux à son niveau d'origine. Dans les situations où les charges sont réduites, comme les vols spatiaux, l'inactivité ou les paralysies une résorption osseuse aura lieu, ce qui affaiblira l'os et restaurera ainsi le niveau originel de stress dans le tissu osseux (Ruff, 2008). Ce modèle est supporté par plusieurs expériences (Lieberman et al., 2004; Pearson & Lieberman, 2004; Ruff, Holt, Sládek, et al., 2006). Les réponses osseuses aux déformations *in vivo* augmentent en réponse à des charges dynamiques, c'est-à-dire des charges appliquées de façon cyclique (Ruff, Holt, & Trinkaus, 2006; Turner, 1998). Même s'il y a une incertitude à savoir si ce qui influence le plus la morphologie de l'os est la fréquence des charges ou l'ampleur des charges, il est clair que la transformation de l'os opère au niveau cellulaire via le modelage osseux (Carlson et al., 2008).

Donc, selon Ruff (1995, 2003b), il est possible d'assumer qu'il y a un lien entre charges mécaniques et forme de l'os. Analyser le squelette est la façon la plus directe de reconstruire les comportements locomoteurs individuels et les différences entre des espèces. En outre, les changements de comportement associés avec les changements dans la technologie de subsistance chez les humains ont eu probablement une influence importante sur les changements à long terme de la structure diaphysaire (Ruff, 2008). En effet, il y a aussi des évidences des effets, autant des stratégies de subsistance que de l'environnement physique, sur les os longs de populations récentes. Par exemple, dans l'état de Géorgie (États-Unis) des restes osseux archéologiques ont montré un déclin dans la résistance relative des os du fémur et de l'humérus entre les populations préagricoles et agricoles dues à la sédentarisation plus grande des groupes agricoles et donc d'un niveau d'activité physique moindre (Ruff & Larsen, 2001; Ruff et al., 1984).

En bref, la structure du squelette postcrânien peut refléter les activités pratiquées par l'individu, particulièrement la locomotion (Puymeraill, 2013). Des analyses de la reconstruction des modes de locomotion et de la posture à partir des restes squelettiques sont des sujets fréquents en paléanthropologies (Aiello & Dean, 1990; Fleagle, 1988; Henke et al., 2007). Ces recherches se font aussi dans le cas des premiers hominines afin de déterminer leur mode de vie et leurs comportements (Green & Alemseged, 2012; Lovejoy et al., 1999; Lovejoy et al., 2002; Lovejoy et al., 2009; Richmond & Jungers, 2008; White et al., 2009; Wood & Harrison, 2011). Plusieurs facteurs vont influencer la forme osseuse tels que des facteurs développementaux génétiques, les adaptations évolutives et des contraintes reliées à la réponse fonctionnelle du tissu osseux aux stimuli mécaniques par l'intermédiaire du remodelage osseux (Morimoto, Ponce De León, & Zollikofer, 2011; Ruff, Holt, & Trinkaus, 2006; Seeman, 2008).

Selon plusieurs auteurs (Carlson, 2005; Carlson et al., 2006; Carlson et al., 2008; Kimura, 2002; Marchi, 2005, 2007; Mazurier et al., 2010; Morimoto, Ponce De León, & Zollikofer, 2011; Ruff, Holt, & Trinkaus, 2006; Ruff & Leo, 1986; Ruff & Runestad, 1992; Ruff et al., 1993; Seeman, 2008), l'analyse de coupes transversales donne une estimation de l'aptitude des os longs à résister aux déformations, la distribution de l'os cortical étant largement influencée par des comportements locomoteurs. Les propriétés biomécaniques des os longs comme la résistance aux charges et tensions sont normalement quantifiées par des analyses en coupes transversales qui modélisent les os longs. Plusieurs études ont démontré une claire relation entre les modes de locomotion et la distribution de l'os à la diaphyse (Burr et al., 1989; Demes & Jungers, 1993; Kimura, 1991, 1995; Ruff, 2002; Ruff & Runestad, 1992). Aussi, il a été montré que les modes de locomotion spécifiques sont corrélés avec des propriétés de coupes transversales spécifiques (Morimoto, Ponce De León, & Zollikofer, 2011). Par exemple, les espèces de prosimiens spécialisées dans le saut montrent un allongement de la région antéropostérieure du fémur comparé aux espèces non sauteuses de la même masse corporelle (Demes & Jungers, 1993). Aussi, une analyse comparative de trois espèces de macaques a montré que la rigidité de l'humérus et du fémur est plus forte chez les espèces terrestres que chez les espèces arboricoles (Ruff, 2002).

Les caractéristiques observées lors de l'analyse des coupes transversales sont l'aire et l'épaisseur de l'os cortical, la géométrie et la distribution générale de l'os. En effet, les

variations topographiques d'épaisseur du tissu cortical des os longs reflètent la nature, la direction, l'intensité et la fréquence des charges biomécaniques en relation avec le mode de locomotion (Puymerail, 2013). Lieberman et al. (2004) et Demes et al. (2001) ont montré que les modèles *in vivo* de tensions changent de façon dynamique au cours de la locomotion et que la forme des os peut être mieux corrélée avec le pic de charges générées lors de la locomotion qu'avec la moyenne des charges. De plus, les os longs montrent une réaction spatiale hétérogène face aux différents types et orientations des charges mécaniques (Bass et al., 2002). Par exemple, l'étude de Farr et al. (2011) effectuée sur des jeunes filles sportives montre que la durée de l'activité physique, sa fréquence, et les charges sont toutes indépendamment associées aux paramètres osseux chez les jeunes. Ils ont un effet plus ou moins fort dépendant de l'os et de la zone observée et il y a présence d'une relation avec la densité des minéraux, la géométrie et les indices de résistance osseuse. Malgré la variété de facteurs, la géométrie de l'os est nettement affectée et les différences sont plus souvent significatives. Cette recherche supporte le fait que les charges mécaniques au cours de la croissance ont le potentiel d'optimiser la structure de l'os et produire un gain notable dans la résistance à la flexion, la compression et la torsion.

La masse corporelle est également un aspect important à prendre en compte puisqu'elle fait partie des charges supportées par de nombreux os lors de la locomotion (Davies & Stock, 2014). Chez les hominines les charges sur les membres inférieurs sont dépendantes en partie de la masse corporelle et parce que celle-ci varie grandement entre les espèces hominines, la résistance du fémur est exprimée relativement à celle-ci (Ruff, 2005). D'ailleurs, les recherches de McMahon (1975) ont illustré que le diamètre de la diaphyse des os longs est en relation avec la masse corporelle.

1.2.2.2 Influence des muscles sur la morphologie osseuse

Tout comme la masse corporelle, les muscles produisent aussi des charges qui influencent la morphologie des os longs (Rabey et al., 2015). La principale fonction des sites d'attaches musculaires est de donner une surface pour l'attache des muscles ou des tendons. Les charges mécaniques des actions musculaires sont particulièrement grandes aux endroits où les muscles s'attachent sur l'os, ce qui peut entraîner une certaine variation de l'épaisseur corticale sur une zone spécifique de l'os (Niinimäki et al., 2013; Wetzsteon et al., 2011). La

diaphyse est un endroit pertinent à analyser. Effectivement, de nombreux muscles importants pour la quadrupédie par rapport à la bipédie sont attachés à la partie proximale de la diaphyse du fémur (Lovejoy et al., 2002; Stern, 1972; Swindler & Wood, 1982) comme le muscle grand fessier (*gluteus maximus*) (Platzer et al., 2007). Donc, il est attendu de voir différentes relations entre la forme et la fonction sur la diaphyse. En bref, la diaphyse de l'os s'accommode autant aux charges générales par différents changements dans la forme et dans l'épaisseur de l'os cortical autant que les charges provenant d'un seul muscle sont accommodées par une réponse de modelage d'un endroit spécifique sur l'os (Niinimäki et al., 2013). En effet, les charges que les muscles génèrent influent sur la diaphyse générale de l'os, mais aussi aux sites d'attaches musculaires qui subissent de plus grandes charges (Mariotti et al., 2004; Niinimäki, 2012; Robb, 1998; Villotte, 2006).

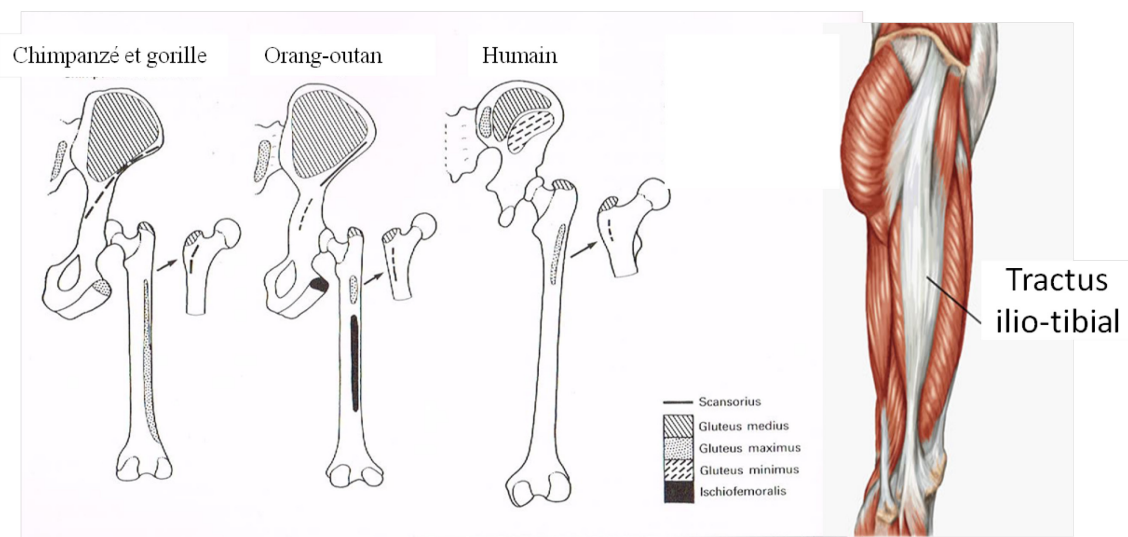
1.2.3 Morphologie musculaire et osseuse des humains comparée aux grands singes

Dans cette partie du mémoire, la morphologie osseuse et musculaire typique des modes de locomotion des humains et grands singes sera exposée. Les caractéristiques morphologiques vont être décrites de façon générale et non exhaustive afin de se concentrer sur les traits spécifiques aux diaphyses des ossements analysés dans ce mémoire, soit le fémur, le tibia et la partie distale de l'humérus.

Les humains sont complètement bipèdes et ce mode de locomotion est caractéristique au niveau des membres inférieurs et du pelvis. En effet, puisque la masse corporelle est supportée par les jambes, il y a une résistance plus forte au niveau des membres inférieurs et la morphologie des os est particulière à la bipédie. Les traits morphologiques spécifiques à la bipédie au niveau du fémur sont : condyles fémoraux plats et ellipsoïdes causés par les contraintes de la masse corporelle (Johanson & Taieb, 1976; Kimbel & Delezene, 2009; Ward, 2002); distribution inférieure plus épaisse de l'os cortical dans le col du fémur dû à la compression du col par les muscles glutéaux lors de la marche bipède (Kimbel & Delezene, 2009; Lovejoy et al., 2002); et l'angle bicondyalaire, une caractéristique plastique, permettant un meilleur équilibre en déplaçant le genou sous le centre de gravité, soit au centre du corps (Alemseged et al., 2006; Johanson & Taieb, 1976; Lovejoy et al., 1982; Stern, 2000). Les

membres inférieurs et le pelvis des gorilles et chimpanzés possèdent des caractéristiques très distinctes de ceux des humains. Par exemple, les ailes iliaques de *Pan* et de *Gorilla* sont orientées sur l'axe coronal. Elles sont étroites et longues. Les muscles glutéaux s'y attachant servent d'extenseur de la jambe chez les grands singes (Hamada, 1985; Morimoto, Ponce De León, Nishimura, et al., 2011; Swindler & Wood, 1982; Tuttle & Watts, 1985). L'os coxal humain, en comparaison avec les grands singes, est constitué d'une plus large surface auriculaire; une aile iliaque courte de façon supéro-inférieure et large antéropostérieurement; une aile iliaque orientée sur le plan sagittal. Le fait que l'os coxal ait changé pour la bipédie affecte également les muscles, soit le *gluteus medius* et le *gluteus minimus*. Ces muscles servent d'abducteur de la hanche afin de stabiliser le bassin lors de la marche au lieu d'être propulseur comme chez les grands singes (Kimbel & Delezenne, 2009). Le muscle *gluteus maximus*, quant à lui, est un important extenseur de la cuisse même chez l'humain. Ce muscle origine de l'os coxal et du sacrum et vient s'insérer sur la tubérosité glutéale du fémur et la bandelette iliotibiale (image 1). Ce muscle sert aussi de rotateur latéral de la cuisse. Il est peu actif lors de la marche normale, mais entre en action pour des activités plus intenses comme monter des escaliers ou courir (Aiello & Dean, 1990).

Image 1 : Vue antérieure des zones d'attachement sur l'os des muscles *gluteus* chez le chimpanzé, le gorille, l'orang-outan et l'humain ainsi que l'apparence et l'emplacement de la bandelette ilio-tibiale de l'humain.

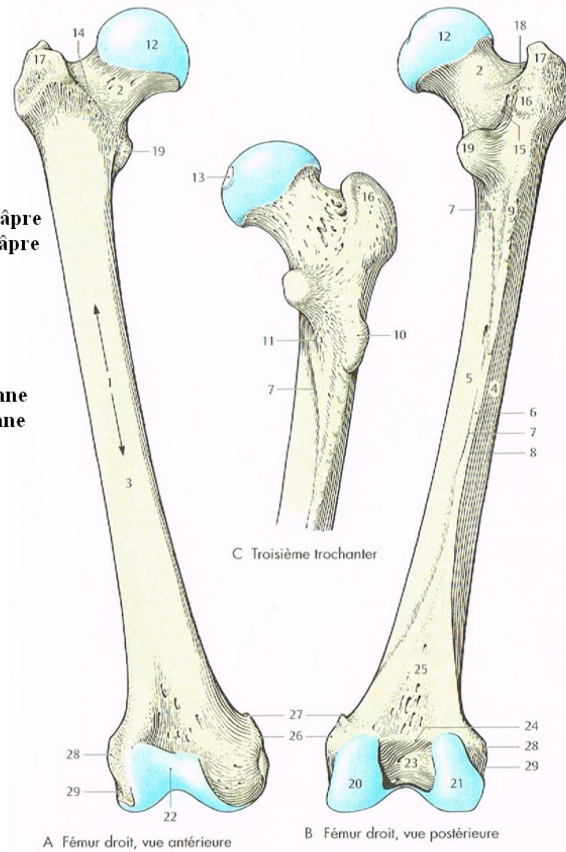


Réf: (Aiello & Dean, 1990, p. 414) et <http://www.keystonehealthandwellness.com/conditions/iliotibial-band-syndrome/>

Les caractéristiques morphologiques du fémur distinguant les humains et les grands singes sont importantes et nombreuses. D'abord, la tubérosité glutéale située latéralement à la ligne pectinée reçoit le muscle *gluteus maximus* chez l'humain (cette tubérosité est très variable entre individus) (image 2). La tubérosité glutéale est présente chez les humains et presque absente chez les grands singes adultes (Aiello & Dean, 1990). La fréquence de la tubérosité diminue au cours de l'ontogénie chez les grands singes et semble augmenter chez les humains (Aiello & Dean, 1990; Hrdlička, 1937). Par exemple seulement 63,6 % des jeunes gorilles ne possèdent pas cette tubérosité comparée à une absence de 92,2% chez les adultes. Donc, la présence de celle-ci varie au cours de l'ontogénie et elle est davantage présente chez les grands singes juvéniles (Hrdlička, 1937). La fosse hypotrochantérienne est située, lorsque présente, sur le côté latéral de la tubérosité glutéale (Aiello & Dean, 1990; Platzer et al., 2007). Cette fosse est plus développée chez les grands singes que chez les humains et elle est orientée plus latéralement et distalement sur la diaphyse du fémur. Elle est également plus large et rugueuse chez les grands singes. La fosse est davantage présente chez les juvéniles humains que les adultes humains (Aiello & Dean, 1990). Cette fosse, lorsque présente, sert aussi d'insertion pour le muscle *gluteus maximus* (Testut, 1899). Donc, l'utilisation un peu différente de ce muscle peut expliquer la différence de la tubérosité glutéale et de la fosse hypotrochantérienne (Platzer et al., 2007).

Image 2 : Identification des différentes parties du fémur humain.

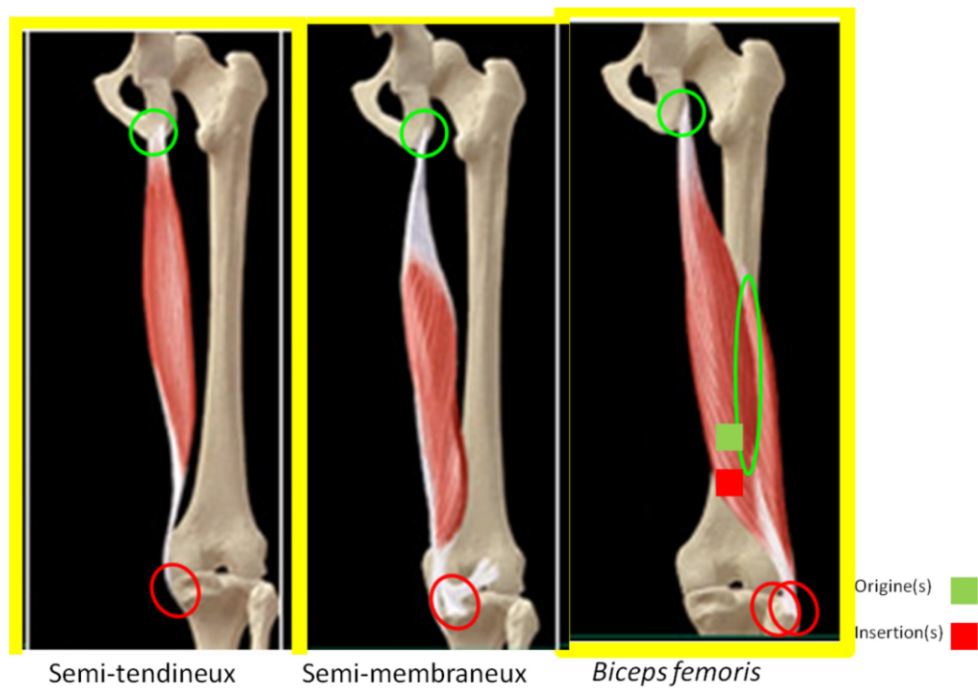
- 1- Corps fémoral
- 2- Col fémoral
- 3-Face antérieure
- 4-Face médiale
- 5-Face latérale
- 6-Ligne âpre et pilastre**
- 7-Lèvre médiale de la ligne âpre**
- 8-Lèvre latérale de la ligne âpre**
- 9-Tubérosité glutéale
- 10-Troisième trochanter
- 11- Ligne pectinée**
- 12-Tête fémorale
- 13-Fovea capitis
- 14-Ligne intertrochantérienne**
- 15-Crête intertrochantérienne**
- 16-Tubercule carré
- 17-Grand trochanter
- 18-Fosse trochantérienne**
- 19-Petit trochanter
- 20-Condyle médial
- 21-Condyle latéral
- 22-Surface patellaire
- 23-Fosse intercondyloire
- 24-Ligne intercondyloire
- 25-Surface poplitée
- 26-Épicondyle médial
- 27-Tubercule des adducteurs
- 28-Épicondyle latéral
- 29-Sillon poplité



Réf : (Platzer et al., 2007, p. 193)

Les muscles extenseurs de la cuisse sont le *biceps femoris*, le *semimembraneous* et le *semitendinosus* qui ensemble sont connus comme étant les muscles de l'ischio-jambier (image 3) (Aiello & Dean, 1990). Chez l'humain, les deux derniers muscles naissent de l'os coxal alors que le *biceps femoris* a trois origines, soit l'os coxal, la ligne âpre et la ligne supracondyloire latérale. Il termine sur la fibula et la partie proximomédiale du tibia. Donc, ces muscles font une extension des hanches et permettent la flexion du genou. Chez les grands singes africains, le levier de ces muscles a un avantage dû à l'habituelle flexion des hanches et des genoux lors de la quadrupédie (Aiello & Dean, 1990).

Image 3 : Vue postérieure des zones d'attachement sur l'os des muscles ichio-jambiers chez l'humain.

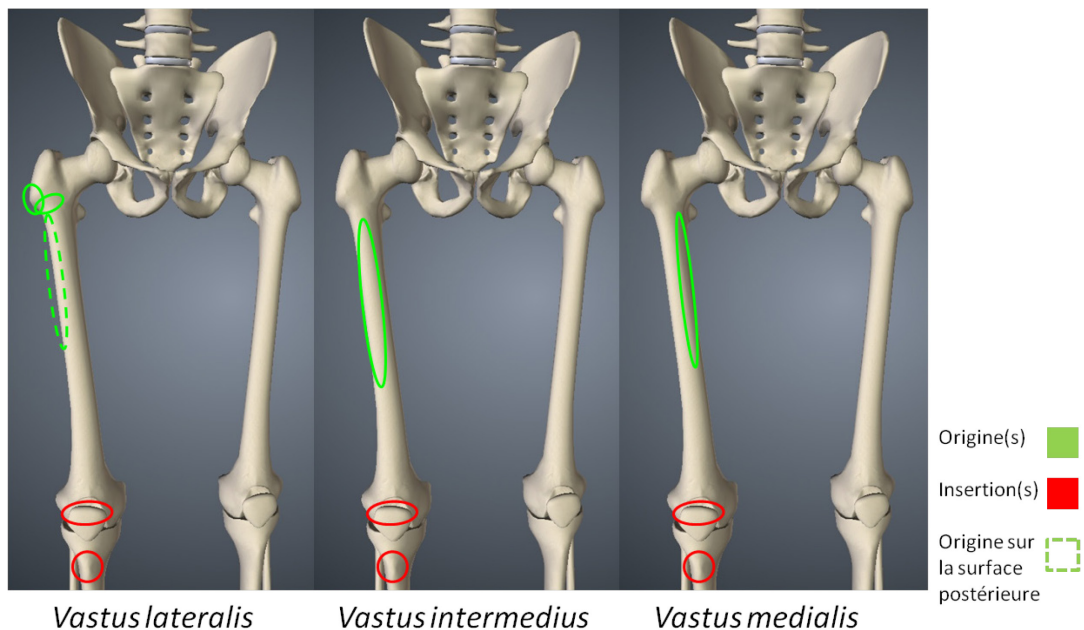


Réf: <http://www.yogamrita.com/blog/2011/05/02/etirement-des-ischiojambiers-et-assouplissement-des-hanches/>

D'autres muscles importants s'insérant sur la diaphyse du fémur et du tibia sont les extenseurs du genou au nombre de trois, soit le *vastus lateralis*, le *vastus medialis* et le *vastus intermedius* (image 4) (Aiello & Dean, 1990). Chez l'humain, les trois muscles *vastus* avec le muscle *rectus femoris* forment le muscle *quadriceps femoris* et s'insèrent sur la patella, qui elle est reliée à la tubérosité tibiale par un fort ligament (*ligamentum patellea*). Le muscle *vastus intermedius* origine de la surface antérieure et latérale du fémur. Le *vasti medialis* s'insère sur la partie distale de la ligne intertrochantérienne du fémur. Le *vastus lateralis* naît sur la partie

supérieure de la ligne intertrochantérienne et la partie distale du grand trochanter. La fonction de ces muscles est similaire chez les humains et les grands singes, soit l'extension du genou (Aiello & Dean, 1990). Néanmoins, ils sont davantage sollicités chez les humains lors de la posture érigée (Chevalier, 2014).

Image 4 : Vue antérieure des zones d'attachement sur l'os des muscles *vastus lateralis*, *intermedius* et *medialis* chez l'humain.



Réf : <https://human.biodigital.com/>

En outre, la crête intertrochantérienne, située sur la surface postérieure de la jonction entre le col et le corps fémoral, est bien développée chez les humains alors que chez les chimpanzés et les gorilles elle est peu développée ou absente (Morimoto et al., 2012; Platzer et al., 2007; Swindler & Wood, 1982). Le muscle *quadratus femoris* s'insère sur la crête intertrochantérienne et il effectue les mouvements d'adduction et de rotation externe de la hanche (Platzer et al., 2007). La principale cause de cette différence est la pratique de la bipédie chez l'humain qui a renforcé les muscles adducteurs de la cuisse (Swindler & Wood, 1982).

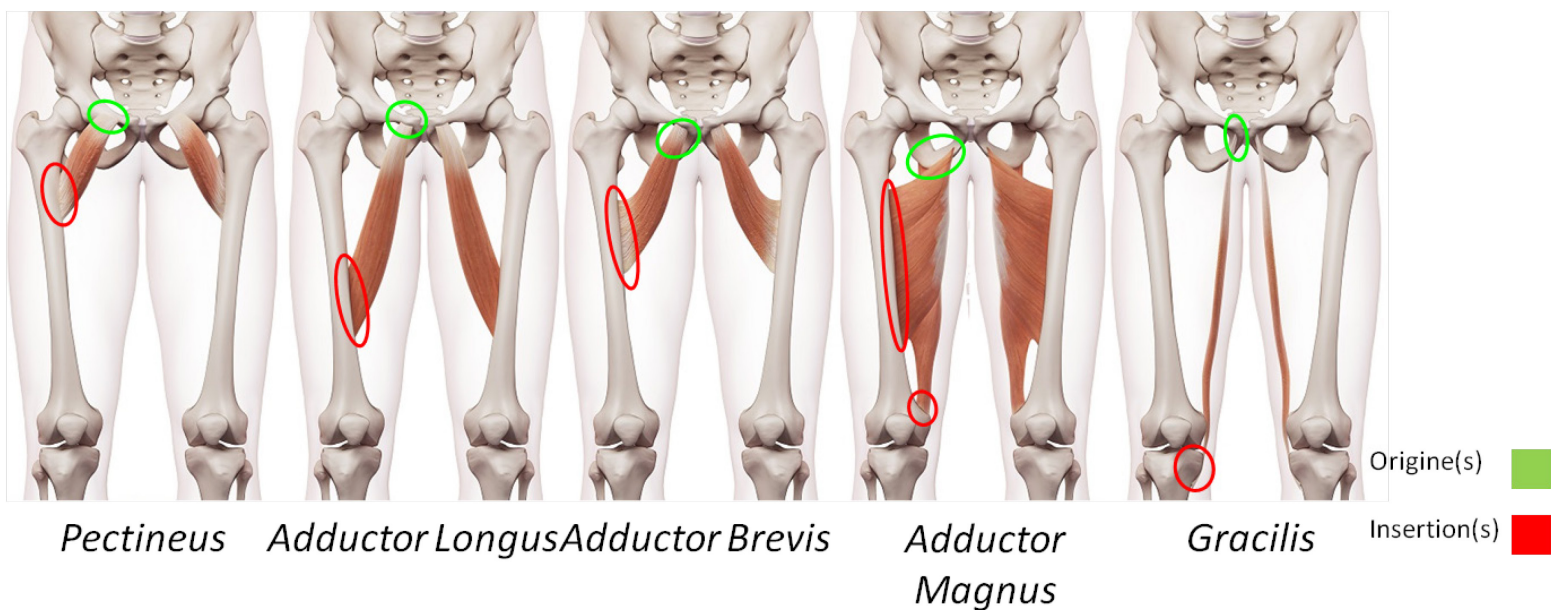
Tout comme la crête intertrochantérienne, la ligne âpre et le pilastre du fémur sont bien développés chez les humains, mais chez les chimpanzés et les gorilles, ils sont peu développés ou absents (Morimoto et al., 2012; Swindler & Wood, 1982). D'abord, le pilastre est une

structure de renforcement située sur la face postérieure de la diaphyse fémorale et supportant la ligne âpre (image 5) (Aiello & Dean, 1990; Chevalier, 2014). Le degré de développement du pilastre n'est pas forcément corrélé au développement de la ligne âpre. La ligne âpre peut apparaître très tôt chez l'humain comme chez le fœtus, mais le pilastre apparaît plus tard, soit à l'enfance ou à l'adolescence (Aiello & Dean, 1990; Chevalier, 2014). Les deux structures augmentent en fréquence et expression au cours de la vie adulte humaine. Le pilastre semble compenser la courbure antéropostérieure du fémur, afin de rendre plus droit le derrière de la diaphyse fémorale (Aiello & Dean, 1990). Aussi, Manouvrier (1893) mentionne que l'insertion directe (pas par l'intermédiaire de tendons ou de fibres aponévrotiques) et étendue du muscle *vastus intermedius* chez l'humain serait responsable de la formation du pilastre. Alors que Morrison (1968, 1970) affirme que la création du pilastre est la cause de l'utilisation combinée du muscle *quadriceps femoris* et des muscles ischiojambiers. Ces muscles causeraient un épaississement antéropostérieur de la diaphyse modifiant ainsi la forme arrondie du fémur. En fait, pendant des activités telles que la course, la contraction de ces muscles cause des charges de flexion antéropostérieure importantes, ce qui entraîne la modification d'une diaphyse initialement presque circulaire par un allongement postérieur (Chevalier, 2014; Morrison, 1968, 1970). De plus, Pauwels (1980) met en évidence l'existence d'un maximum de contraintes antéropostérieures près du genou lors de la phase d'appui du pied sur le sol (« stance phase ») de la démarche bipède (point 1.1.1). Pour le fémur, les contraintes augmentent la portion proximale de la diaphyse à la portion distale. Pour le tibia, elles diminuent la portion proximale à la portion distale. Lorsque le fémur possède un pilastre bien développé, le tibia est fortement marqué par un étirement antéropostérieur (Pauwels, 1980). Ce qui laisse croire à une relation entre l'activité fonctionnelle et la formation du pilastre (Chevalier, 2014).

Ensuite, la ligne âpre est le bord saillant situé sur la diaphyse postérieure du fémur. Elle est épaisse, rugueuse et bordée par deux lèvres, une latérale donnant insertion au muscle *vastus lateralis* et une médiale donnant insertion au muscle *vastus medialis* (Chevalier, 2014; Moore et al., 2014; Polguy et al., 2013; Rouvière & Delmas, 2002). Les adducteurs de la cuisse et la courte portion du *biceps femoris* s'attachent entre les deux lèvres, soit directement sur la ligne âpre (image 5). En effet, la ligne âpre est le point d'insertion des muscles *adductor longus* et *adductor magnus* (Platzer et al., 2007). Les adducteurs de la cuisse sont similaires

chez les grands singes et les humains et comprennent cinq différents muscles qui proviennent de l'ischion et du pubis pour aller s'insérer sur la partie postérieure du fémur sur toute sa longueur et sur la partie proximale de la surface médiale du tibia (Aiello & Dean, 1990). Le muscle *adductor magnus* est le plus large muscle adducteur de la cuisse. Chez l'humain, il s'insère spécifiquement sur la ligne âpre et sur le tubercule adducteur situé sur l'épicondyle médial du fémur (Platzer et al., 2007). Ce muscle peut aussi faire l'extension de la cuisse en flexion. Les autres muscles sont : *adductor longus*; *adductor brevis*; *pectineus*; et *gracilis*. Le muscle *gracilis* est plus large chez les grands singes ce qui pourrait diminuer les extensions possibles du genou (Aiello & Dean, 1990). Le fait que la ligne âpre soit plus marquée ramène le fait que la bipédie chez l'humain a renforcé les muscles adducteurs de la cuisse.

Image 5 : Vue antérieure des muscles s'attachant sur la ligne âpre chez l'humain.



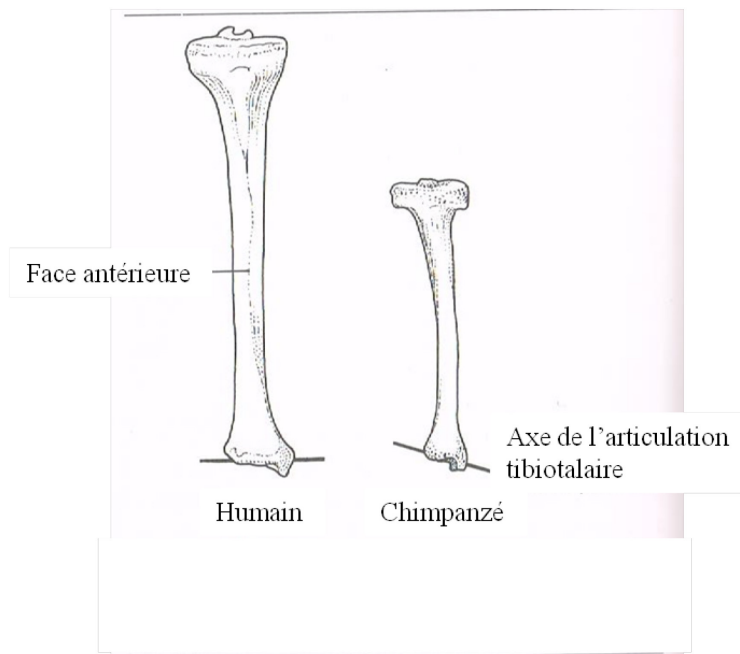
Réf : <https://fitmachtgesund.de/en/adductors/>

Selon Chevalier (2014), l'indice pilastrique (épaissement antéro-postérieur de la diaphyse) combiné à la morphologie de la ligne âpre sont de bons moyens d'interpréter la diaphyse des hominines anciens et sont caractéristique de la locomotion bipède.

Pour ce qui est du tibia, chez l'humain, il a une forme plus triangulaire compatible avec la bipédie, soit un élargissement médio-latéral de la diaphyse comparé aux quadrupèdes terrestres (Aiello & Dean, 1990). En effet, la forme en coupe transversale de la diaphyse tibiale des humains ressemble à un triangle alors que les grands singes ont une forme d'ovale

allongée. L'apparence de la partie proximale du côté latéral de la diaphyse tibiale chez les grands singes est plus associée avec différentes attaches musculaires que chez les humains. Par exemple, le bord interosseux, qui marque le lien d'attache de la membrane interosseuse qui permet de lier le tibia à la fibula, est similaire entre les deux espèces. Par contre, chez l'humain le bord interosseux remonte jusqu'au condyle latéral alors que chez les grands singes la marge proximale courbe antérieurement pour se terminer sur la tubérosité tibiale (Aiello & Dean, 1990). Il y a également une différence dans la courbure de l'axe long de la diaphyse entre les humains et les grands singes (image 6). Chez la majorité des humains, la diaphyse est latéralement concave dans sa moitié supérieure et latéralement convexe dans sa moitié inférieure. Cette courbure assure que l'articulation tibio-talaire soit perpendiculaire à l'axe mécanique de la diaphyse et parallèle aux condyles du tibia, ce qui permet la dorsiflexion du pied (Aiello & Dean, 1990; Alemseged et al., 2006; Latimer, 1991; Latimer et al., 1987). Chez les grands singes, la courbure est concave sur toute la longueur de la diaphyse. La diaphyse tibiale est également plus robuste chez les grands singes proportionnellement à sa longueur (Aiello & Dean, 1990).

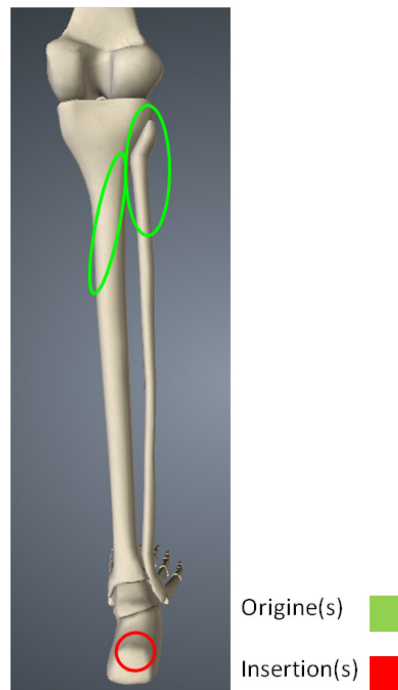
Image 6 : Vue antérieure de la courbure de l'axe long de la diaphyse d'un tibia et de l'axe de l'articulation tibiotalaire chez l'humain et le chimpanzé.



Réf : (Aiello & Dean, 1990, p. 496)

Chez les grands singes, le muscle *soleus* ne s'insère pas sur le tibia, mais seulement sur la fibula (Aiello & Dean, 1990). Alors que chez l'humain, il a deux origines, sur la tête et le tiers supérieur dorsal de la fibula et sur la ligne soléaire de la partie postérolatérale supérieure du tibia (image 7) (Platzer et al., 2007; Swindler & Wood, 1982). Le muscle *soleus* permet les mouvements de flexion plantaire à la cheville (Platzer et al., 2007).

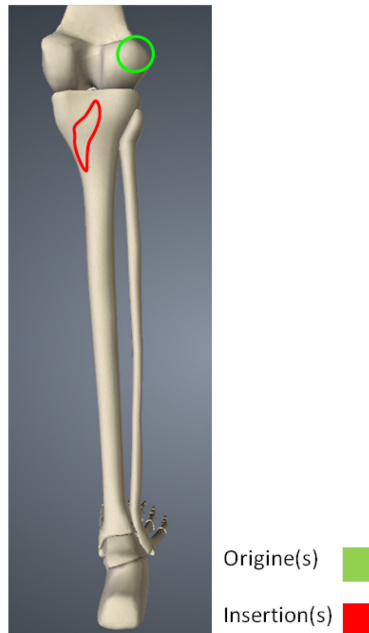
Image 7 : Vue postérieure des zones d'attachement sur l'os du muscle *soleus* chez l'humain.



Réf : <https://human.biodigital.com/>

Au-dessus de la ligne soléaire se retrouve l'insertion du muscle *popliteus* (image 8). Le *popliteus* fait une flexion et une rotation latérale de la cuisse ou du tibia si la cuisse n'est pas en mouvement (Aiello & Dean, 1990; Platzer et al., 2007). Le *popliteus* est un petit muscle partant du condyle latéral du fémur pour s'attacher sur la surface postéroproximale du tibia. Chez l'humain, la fonction du muscle est de faire l'extension complète du genou en faisant faire une rotation latérale au fémur sur le tibia fixe lorsque l'articulation du genou commence à fléchir. Il aide aussi à stabiliser l'articulation du genou (Aiello & Dean, 1990).

Image 8 : Vue postérieure des zones d'attachement sur l'os du muscle *popliteus* chez l'humain.

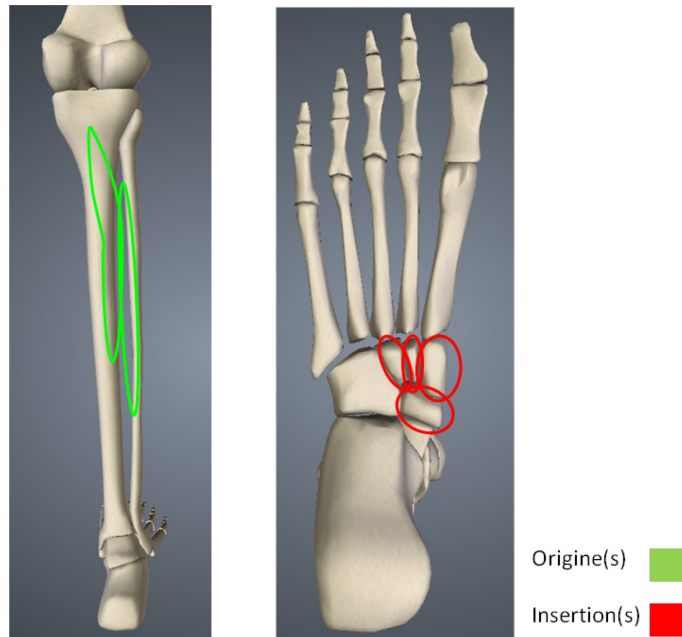


Réf : <https://human.biodigital.com/>

Du côté latéral de la ligne soléaire, il y a une ligne verticale et le bord interosseux du tibia. Entre la ligne verticale et le bord interosseux s'insère le muscle *tibialis posterior* qui crée une flexion plantaire et une supination simultanée, mais permet aussi l'inversion du pied (image 9) (Aiello & Dean, 1990; Platzer et al., 2007). Il prend origine à la surface postérieure de la diaphyse proximale du tibia et se termine sur l'os naviculaire et les os cunéiformes (Platzer et al., 2007). L'inversion du pied est importante lors de la bipédie, pendant la phase de balancier (« swing phase »), lorsque le talon touche le sol (Aiello & Dean, 1990). Le muscle diffère seulement légèrement de celui du chimpanzé puisqu'il est utilisé de la même façon lors de la quadrupédie terrestre, sauf que chez les humains l'un des tendons du muscle au niveau du pied se fusionne avec un autre tendon (*flexor hallucis brevis*). Ce qui pourrait être une caractéristique de la bipédie permettant de stabiliser l'arche longitudinale en ajoutant la force du muscle *tibialis posterior* (Lewis, 1964). Le muscle *tibialis anterior* permet la dorsiflexion du pied. Chez l'humain, le *tibialis anterior* origine de la partie antérieure de la crête interosseuse et occupe le côté latéral de la diaphyse du tibia (image 10). Il s'étend de la tubérosité tibiale à la crête interosseuse pour se terminer sur l'os cunéiforme et le premier métatarse (Aiello & Dean, 1990; Platzer et al., 2007). Le ligament *extensor retinacula* entre le tibia et la fibula empêche le « bow-stringing » du muscle *tibialis anterior* lors de sa

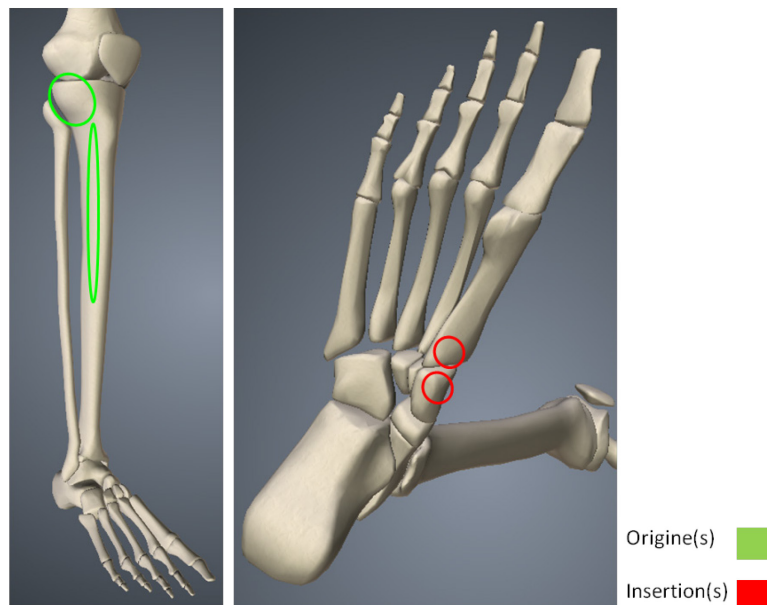
contraction. Une légère différence entre les humains et les grands singes pour les muscles *tibialis posterior* et *anterior* est leur origine. C'est-à-dire que chez les grands singes, le *tibialis posterior* est situé plus latéralement sur de la diaphyse dans la région de la tubérosité tibiale et le *tibialis anterior* s'attache plus antérieurement sur la diaphyse tibiale (Aiello & Dean, 1990).

Image 9 : Vue postérieure et plantaire des zones d'attachement sur l'os du muscle *tibialis posterior* chez l'humain.



Réf : <https://human.biodigital.com/>

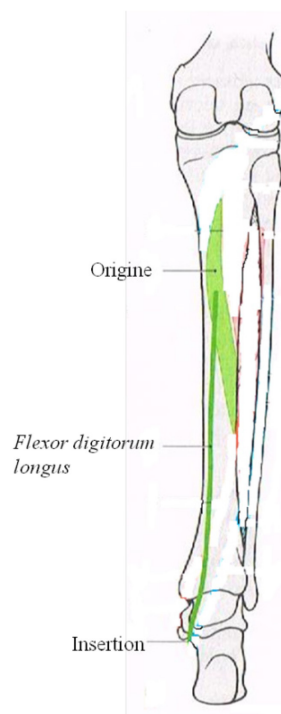
Image 10 : Vue latérale et plantaire des zones d'attachement sur l'os du muscle *tibialis anterior* chez l'humain.



Réf : <https://human.biodigital.com/>

Entre la ligne soléaire et la ligne verticale s'insère le muscle *flexor digitorum longus* qui effectue la flexion des phalanges (Aiello & Dean, 1990; Platzer et al., 2007). Chez l'humain, il prend origine sur la partie postéromédiale du tiers proximal du tibia et se termine sur la base des phalanges distales 2 à 5 (image 11). Chez le chimpanzé, ce muscle est connu comme étant le *flexor digitorum tibialis*. L'origine est similaire aux humains, mais il s'insère uniquement sur les phalanges distales 2 et 5 puisque c'est le *flexor hallucis longus* qui fait fléchir les autres phalanges distales (Aiello & Dean, 1990).

Image 11 : Vue postérieure des zones d'attachement sur l'os du muscle *flexor digitorum longus* chez l'humain.



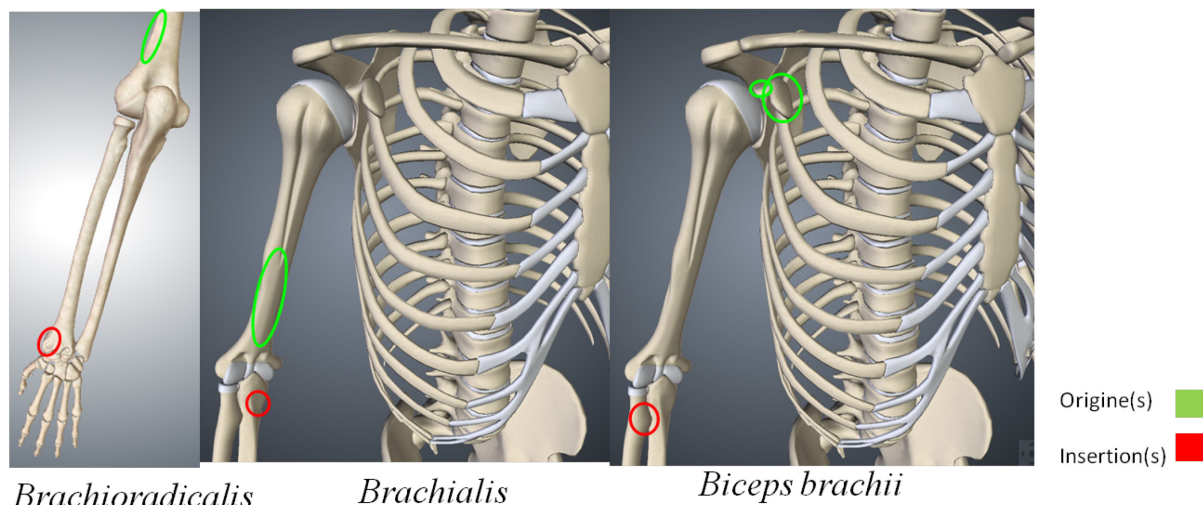
Réf : (Platzer et al., 2007, p. 265)

De plus, au niveau des membres inférieurs, certains muscles sont présents chez les grands singes, mais absents chez les humains comme l'*abductor hallucis longus* présent seulement chez les grands singes et qui prend origine en partie du muscle *tibialis anterior* pour finir sur le gros orteil. Il sert à l'abduction du gros orteil caractéristique d'un gros orteil opposable et d'une locomotion arboricole (Aiello & Dean, 1990).

Pour ce qui est des membres supérieurs et particulièrement de l'humérus distal, l'articulation du coude des grands singes est adaptée à la grimpe verticale et à la suspension sous-branche (Tuttle & Watts, 1985). Les muscles fléchisseurs du coude sont plus développés

chez les grands singes que les humains, soit le muscle *biceps brachii*, le muscle *brachialis* et le muscle *brachioradialis* (image 12) (Aiello & Dean, 1990). Les muscles *biceps brachii* et *brachialis* servent de supinateurs et de fléchisseurs de l'avant-bras (Aiello & Dean, 1990). Le *brachialis* naît de la moitié distale de la face antérieure de l'humérus et se termine sur la tubérosité ulnaire (Platzer et al., 2007). Ce muscle est très actif lors de la manipulation d'objet en faisant une flexion de l'avant-bras lorsque la main est en position de supination et de pronation (Aiello & Dean, 1990). Le muscle *brachioradialis*, quant à lui, prend origine sur la crête supracondylienne latérale de l'humérus et se termine sur le processus styloïde du radius. Il permet au coude de faire des mouvements de flexion et de supination (Platzer et al., 2007). Les grands singes ont un bras plus fort en flexion que les humains (Aiello & Dean, 1990). Les fléchisseurs brachiaux s'insèrent plus proximale sur l'humérus des grands singes que celui des humains, ce qui procure un avantage à ces muscles chez les grands singes en créant un effet de levier plus puissant (Miller, 1932).

Image 12 : Vue antérieure des zones d'attachement sur l'os des muscles fléchisseurs du coude chez l'humain, soit le *biceps brachii*, le *brachialis* et le *brachioradialis*.

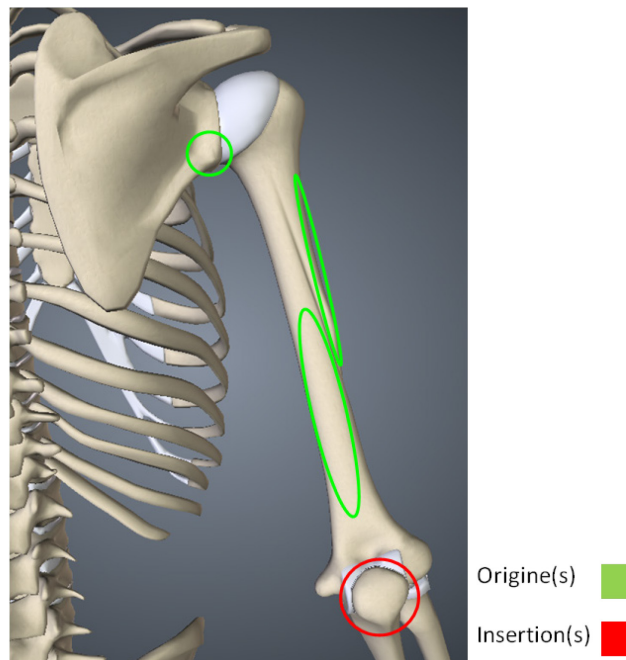


Réf : <https://human.biodigital.com>

Le principal muscle extenseur du coude est le muscle *triceps brachii* qui est constitué de trois parties, un chef long, un chef médial et un chef latéral. Seul le chef médial et latéral du muscle s'attache sur l'humérus (image 13) (Platzer et al., 2007). Le chef médial prend origine sur la moitié inférieure de la face postérieure de la diaphyse de l'humérus et le chef latéral

origine de la moitié supérieure du bord latéral de la diaphyse de l'humérus (Platzer et al., 2007). Ce muscle est également plus puissant chez les grands singes africains que les humains (Aiello & Dean, 1990). Les variations morphologiques entre les humains et les grands singes reflètent l'utilisation des membres supérieurs dans la locomotion pour les grands singes, soit en suspension ou en quadrupédie terrestre, et l'absence de l'utilisation des membres supérieurs pour la locomotion chez les humains. Les grands singes ont une plus grande force musculaire en pronation et supination et l'habileté, pour l'articulation du coude, de supporter la masse corporelle au cours de la locomotion.

Image 13 : Vue postérieure des zones d'attachement sur l'os du muscle *triceps brachii* chez l'humain.



Réf : <https://human.biodigital.com/>

1.2.4 Morphologie osseuse d'*Au. afarensis*

Les chercheurs en paléontologie humaine s'entendent pour dire qu'*Au. afarensis* est un spécimen pleinement bipède bien que la possibilité d'une locomotion arboricole soit encore matière à débat. Certains éléments de la morphologie d'*Au. afarensis*, particulièrement le spécimen Lucy (A.L. 288-1), démontre la bipédie habituelle, mais certains éléments pointent également vers un certain mode de locomotion arboricole.

Pour ce qui est de la bipédie de nombreuses caractéristiques sont des témoignages de ce mode de locomotion pratiqué par *Au. afarensis*. Lucy possédait des traits du pelvis et des membres inférieurs très caractéristiques de la bipédie comme ceux énumérés au point 1.2.3, dont : des condyles fémoraux plats et ellipsoïdes, une distribution inférieure plus épaisse de l'os cortical dans le col du fémur, un angle bicondylaire, des ailes iliaques plus larges et orientées sur le plan sagittal (Johanson & Taieb, 1976; Kimbel & Deleuzene, 2009). D'autres éléments rapprochent le fémur de celui des humains tels que, la réduction de la hauteur du grand trochanter (Lovejoy et al., 2002); un angle du col du fémur bas (Harmon, 2009; Lovejoy et al., 2002); une ligne intertrochantérienne du fémur proéminente indiquant un ligament ilio-fémoral fort (Lovejoy et al., 1982; Stern & Susman, 1983). En fait, la ligne est présente de façon variable chez *Australopithecus* et son absence n'indique pas nécessairement une absence de bipédalisme. Lorsque présente, elle courbe généralement médialement vers le moyen trochanter. La diaphyse fémorale est de forme arrondie chez les australopithèques en général ce qui ressemble davantage aux grands singes qu'aux humains (Aiello & Dean, 1990; Kennedy, 1983a, 1983b). Walker (1973) suggère que les australopithèques avaient une diaphyse plus robuste que les humains et avec un pilastre bien développé. Pour ce qui est de la ligne âpre, malgré le fait qu'elle soit parfois difficile à identifier chez les hominines anciens (Chevalier, 2014), elle est bel et bien présente chez *Au. afarensis* (White et al., 2009).

Malgré ces traits montrant une forte ressemblance avec les humains, la morphologie générale du fémur ressemble davantage à celui des grands singes en raison, entre autres, à l'insertion du muscle *gluteus maximus* proéminent formant presque un troisième trochanter (Lovejoy et al., 2002); à la ligne âpre très peu développée; à la petite tête fémorale et à un court fémur.

Le tibia de Lucy, présente certains traits spécifiques aux humains et à la bipédie, soit ceux mentionnés au point 1.2.3, la forme triangulaire du tibia, l'articulation avec le talus orthogonal et un sillon malléolaire bien développé suggérant des muscles du pied forts (Kimbel & Deleuzene, 2009; Latimer, 1991; Latimer et al., 1987). Par contre, il n'y a pas de trace morphologique de l'attachement double pour le ménisque latéral comme vue chez les humains, l'attache simple permettant d'avoir un genou plus flexible (Organ & Ward, 2006; Senut & Tardieu, 1985). Le muscle *tibialis posterior* des *Au. afarensis* ressemble à celui des

grands singes puisqu'il est attaché sur le côté latéral au lieu de la surface postérieure du tibia (Aiello & Dean, 1990). Stern & Susman (1983) suggèrent que les *Au. afarensis* avaient besoin de contracter plus leurs muscles pour stabiliser le pied que les humains modernes, c'est pourquoi certaines attaches musculaires montrent des muscles plus forts que ce qui est nécessaire à la marche bipède. Par exemple, ils ont une large attache pour le muscle *fibularis longus*.

L'un des éléments qui animent le débat sur la locomotion d'*Au. afarensis* est le membre supérieur qui ressemble davantage aux grands singes qu'à l'humain. Par exemple, plusieurs ont noté que la longueur des phalanges est intermédiaire entre celle de l'humain et des grands singes (Drapeau, 2012; Kimbel & Deleuzene, 2009; Latimer, 1991; Richmond et al., 2002; Susman et al., 1984). De plus, les phalanges sont courbées avec de grosses enthèses, une caractéristique primitive ou plastique rapprochant *Au. afarensis* et les grands singes.

La crête osseuse au centre de l'oléocrâne de l'ulna, insertion du muscle *triceps brachii*, est assez grosse pour indiquer une forte musculature contrairement aux humains pour lesquelles la crête est relativement peu proéminente, indiquant probablement que le muscle *triceps brachii* soit très fort chez *Au. afarensis* (Larson, 2013). Comme ce muscle est responsable des mouvements d'extension, il montre peut-être une plus grande fréquence de l'élévation des bras au-dessus de la tête (Platzer et al., 2007).

Pour ce qui est des ressemblances avec *Homo sapiens*, la plupart sont caractéristiques d'une meilleure flexibilité et dextérité des bras et des mains. Par exemple, l'oléocrâne est orienté proximatement, ce qui donne au muscle *triceps brachii*, le principal extenseur du bras, un meilleur levier lorsque les mains sont proches du corps comme lors de la manipulation des objets (Drapeau, 2012; Larson, 2013).

Les proportions plus primitives confirment également la locomotion arboricole d'*Au. afarensis*. Plusieurs chercheurs (Drapeau, 2012; Kimbel & Deleuzene, 2009; Larson, 2013; Ohman, 1993; Stern, 2000) abordent ce sujet et ils concluent tous que l'index huméro-fémoral est intermédiaire entre les grands singes et les humains. En fait, l'humérus est plus court que celui des grands singes, plus comme l'humain, mais le fémur a conservé relativement la même taille que les grands singes (Kimbel & Deleuzene, 2009). Les proportions sont donc

intermédiaires, mais le raccourcissement des membres supérieurs montre une certaine convergence vers les humains (Larson, 2013).

En bref, les *Au. afarensis* ont des caractéristiques morphologiques typiques de la locomotion bipède et de type plus humain ainsi que des traits de la locomotion arboricole comme les grands singes. Néanmoins, il est difficile de dire si les traits primitifs ont été conservés, car ils étaient utilisés ou s'il s'agit d'une rétention d'un trait primitif provenant d'un ancêtre commun avec les grands singes. C'est là qu'est tout le débat du domaine scientifique et ce mémoire vise à apporter plus d'information sur le sujet.

1.3 Ontogénie

L'ontogénie est également un élément important lorsque les spécimens analysés sont des juvéniles, car plusieurs changements s'opèrent pendant la croissance. D'abord, différentes espèces vont croître à des rythmes différents et leur mode de locomotion peut changer en cours de croissance (Biewener, 1990; Doran, 1997; Gosman & Ketcham, 2009; Stock, 1998). De plus, l'âge auquel les charges mécaniques sont appliquées aura une influence majeure sur la capacité plastique de l'os (Bass et al., 2002; Ruff, Holt, & Trinkaus, 2006). Alors, puisque les juvéniles sont le point central de ce mémoire, il est important de voir comment la croissance influence la morphologie osseuse.

1.3.1 Impact de la croissance sur le modelage osseux

Les processus ontogéniques et les changements liés à la morphologie des os longs humains et aux caractéristiques biomécaniques sont les éléments clés pour la compréhension de la variabilité et la signification fonctionnelle de la structure osseuse d'un adulte (Gosman et al., 2013; Ruff, 2005; Smith & Buschang, 2004). La croissance en grosseur des os et le changement dans l'épaisseur corticale avant la puberté sont influencés par l'apposition du périoste plutôt que la déposition endocorticale (Bass et al., 2002). Il a été prouvé que chez les animaux, l'exercice provoque chez les jeunes une expansion du périoste et chez les matures une contraction endocorticale. Les effets des charges mécaniques sur l'os vont principalement dépendre du stade de maturité, de l'intensité, de la durée et de la région exposée aux charges (Bass et al., 2002).

La réponse aux charges mécaniques est plus grande chez les juvéniles, mais cela ne veut pas dire que la morphologie d'un os adulte reflète seulement les charges subies pendant son enfance, car le processus de modelage est aussi présent chez les adultes, mais il est beaucoup moins actif que chez les juvéniles (Ruff, Holt, & Trinkaus, 2006). Alors, participer à des activités dans laquelle le poids doit être supporté par le corps est une façon efficace d'augmenter la masse de l'os, surtout au cours des années précédant la puberté quand l'accumulation de la masse osseuse est à son maximum (Meiring et al., 2014).

D'autres recherches (Bass et al., 2002; Ducher et al., 2011; Högler et al., 2003; Scerpella et al., 2011; Tan et al., 2014; Wang et al., 2005) montrent que la transformation géométrique dans l'os au cours de la puberté est due principalement aux hormones et à la masse corporelle. Il est bien établi que lorsque l'os est soumis à des charges mécaniques, la résistance de l'os augmente lui permettant de résister aux dommages. La résistance de l'os dépend de plusieurs facteurs dont la masse, les propriétés matérielles, la géométrie, la qualité du tissu, la mécanique, la nutrition, les hormones et les modèles génétiques (Gosman et al., 2011; Tan et al., 2014). Ces études illustrent une adaptation structurelle et matérielle plus grande à l'exercice lorsque l'os est en croissance. Le rôle des stimuli mécaniques sur la géométrie transversale du fémur et du tibia chez les juvéniles a également été démontré utilisant des échantillons archéologiques (Cowgill et al., 2010; Ruff et al., 1994; Sumner & Andriacchi, 1996).

Chez l'humain, lorsqu'il est question de modelage osseux au cours de la croissance, il est important de prendre en compte la taille et la masse du corps. Par exemple, une augmentation de la masse corporelle est corrélée avec une plus grande résistance du fémur aux charges mécaniques dans les recherches de Ruff (2003c). En fait, 65% à 80% des changements dans la résistance du fémur sont attribuables à l'augmentation de la masse corporelle. Toutefois, la corrélation avec la stature est beaucoup plus faible, soit 6% seulement. Alors que les muscles, eux, ont un impact de 10% à 25% sur la résistance de l'os (Daly et al., 2004; Ruff, 2003c).

Pour ce qui est des membres supérieurs humains, la masse corporelle montre une moins forte corrélation qu'avec les membres inférieurs, soit 54% à 73% (ce pourcentage est réduit à 40% pour les filles), ce qui reste tout de même significatif selon Ruff (2003c).

L'impact des muscles sur la force des os des membres supérieurs est significatif chez les garçons, soit 60% à 70%, alors que chez les filles c'est très peu corrélé, soit 15 à 18%. Les résultats supportent les conclusions sur l'importance des facteurs mécaniques, en particulier la masse corporelle, sur le développement de la résistance des os longs aux charges mécaniques au cours de l'enfance et de l'adolescence (Ruff, 2003c).

L'aire corticale de l'os, l'aire subpériostale et l'aire de la cavité médullaire des humains sont corrélées significativement avec l'âge pour toutes les coupes transversales (20%-35%-50%-65%-80%) du fémur et du tibia. Par exemple, la forme du corps du tibia et du fémur relativement ronde au début de l'enfance finie avec une structure moins uniforme au début de la puberté, soit un renforcement antérolatéral et postéromédial pour le fémur et antéropostérieur pour le tibia, combiné avec l'expansion du diamètre externe de l'os autant proximal que distal (Gosman et al., 2013). Les changements les plus significatifs se situent au niveau distal du fémur (80%) et de la moitié proximale du tibia (20 à 50%).

Pour les deux os chez l'humain, les changements les plus grands s'effectuent dans la tranche d'âge 1 à 2 ans (Gosman & Ketcham, 2009). Le moment où se produisent ces changements est une évidence de l'acquisition de la marche bipède et montre que les types de charges et de magnitude sur les membres inférieurs ont un impact significatif sur le développement de la morphologie de l'os au début de l'enfance (Gosman & Ketcham, 2009; Ruff, 2003c). La deuxième période où se produisent des changements notables est entre 9 et 17 ans, ce qui reflète, en partie, la période de la puberté avec le changement hormonal et l'augmentation significative de la masse corporelle (Gosman & Ketcham, 2009). Alors que la configuration du fémur adulte est atteinte au début de l'adolescence et est causée par les muscles adducteurs de la cuisse et de l'ischio-jambier qui jouent un rôle dans la locomotion et causent ainsi des tensions biomécaniques (Epker & Frost, 2005; Gosman & Ketcham, 2009; Mittlmeier et al., 1994).

Cette observation faite sur les humains, c'est-à-dire que l'augmentation de la masse corporelle au cours de la croissance influence le squelette, est aussi visible chez d'autres mammifères (Biewener, 1990; Stock, 1998). Par exemple, les recherches de McMahon (1975) ont illustré que le diamètre de la diaphyse des os longs est en relation avec la masse corporelle chez les mammifères ongulés. Cela suggère que le pic de charges mécaniques pendant une locomotion vigoureuse dicte, en grande partie, la morphologie du squelette. Dans une étude

(Rubin & Lanyon, 1984), il est également montré que la morphologie osseuse est le résultat de charges dynamiques subies à différentes tailles corporelles.

Donc, la période de croissance est caractérisée par une capacité plus grande d'adaptation aux comportements locomoteurs et de la morphologie osseuse, qui est aussi influencée par divers facteurs comme les hormones, la masse corporelle, ou encore la génétique.

1.3.2 Croissance différentielle des différentes espèces hominoïdes

Deux méthodes principales sont utilisées pour évaluer le temps de croissance, soit la taille du cerveau reflétée par la capacité crânienne et le développement dentaire. Le développement dentaire est souvent privilégié puisqu'il est plus étroitement corrélé avec la croissance particulièrement le moment de l'émergence de la M₁ (première molaire inférieure) (Smith, 1989).

La croissance des grands singes diffère considérablement entre chaque espèce, mais ils ont tous une croissance rapide par rapport aux humains (Kelley & Schwartz, 2012; Smith et al., 1994). En fait, les gorilles atteignent en moyenne leur maturité osseuse autour de 11-12 ans, les chimpanzés atteignent leur maturité osseuse à l'âge de 12,5 ans pour les femelles et 15 ans pour les mâles alors que les humains à un âge de 21 ans (Hamada & al, 1996; Smith, 1994). Plusieurs proportions humaines changent dramatiquement pendant l'ontogénie, puisque les humains atteignent des tailles qui sont parmi les plus grandes chez les primates actuels. En fait, les humains grandissent sur une longue période et matures tardivement relativement aux autres espèces de primates. Ces adaptations ontogéniques sont aussi liées à l'organisation sociale humaine, particulièrement dans la nécessité d'un investissement parental élevé au cours des premières années de vie et à la génétique comme la taille du canal obstétrique qui contrôle la longueur de la croissance *in utero* (un bébé trop gros ne passera pas dans le canal) (Leigh, 2001). De plus, le modèle de croissance et de développement humain diffère de celui des autres espèces de primates. Les humains présentent une courbe de croissance complexe et sinueuse autant pour la masse corporelle que la stature (Leigh, 2001). Les australopithèques croissaient probablement à une vitesse qui se situait entre la croissance des humains et celle

des grands singes, néanmoins, ils se rapprochaient plus de la croissance des grands singes (Schwartz, 2012; Smith, 1994).

Selon Atchley (1984), les modèles de croissance sont largement sous un contrôle génétique bien qu'il y ait une influence de l'environnement, comme la sous-alimentation, le stress ou des pressions sélectives marquées. Le « timing » des cycles ontogénétiques et des activités des gènes déterminent la longueur totale des processus du développement autant que l'arrivée des étapes critiques comme la puberté.

Malgré le fait que pour une même espèce la croissance et le développement sont constants, il y a parfois des différences interindividuelles. Ces différences peuvent être dues à divers facteurs tels le dimorphisme sexuel ou l'origine ethnique. La raison derrière les différences ethniques des paramètres osseux est souvent attribuée aux facteurs génétiques. Par contre, il y a une variation au sein même des groupes ethniques, ce qui laisse croire que la croissance osseuse découle de plusieurs facteurs comme la génétique, l'environnement, le sexe et le style de vie (Looker et al., 2009; Wetzsteon et al., 2009).

1.3.3 Impact de la croissance sur le mode de locomotion

La locomotion des individus peut changer au cours de l'ontogénie comme il a été observé chez les groupes de grands singes africains. Ce changement de mode de locomotion est, entre autres, influencé par la masse corporelle qui augmente au cours de la croissance. Effectivement, plusieurs auteurs (Doran, 1993a; Fleagle, 1985; Gebo & Chapman, 1995; Hunt, 1994; McGraw, 1996; Ruff et al., 2013) ont suggéré que les animaux plus lourds sont plus terrestres que les animaux de petite taille et lorsque les animaux sont dans un habitat arboricole, ceux qui sont plus lourds utilisent des substrats plus grands ou utilisent des activités de locomotion différentes de celles des petits animaux. Cette hypothèse a été supportée par plusieurs études quantitatives (Crompton, 1983; Rose, 1977; Tuttle & Watts, 1985) et qualitatives (Fossey, 1979; Schaller, 1963; van Lawick-Goodall, 1968) qui ont été publiées sur les différences de comportement locomoteur chez une même espèce résultant des différences de taille corporelle (Cant, 1987; Doran, 1993b; Hunt, 1994; Mendel, 1976). Toutes ces études sur les gorilles et les chimpanzés montrent qu'au cours de l'enfance les deux espèces pratiquent davantage la grimpe verticale et la suspension sous-branche, ils sont donc plus

souvent dans les arbres alors qu'à l'âge adulte, ils pratiquent principalement ou même exclusivement dans le cas du gorille mâle le « Knuckle-Walking » et la quadrupédie terrestre.

Des espèces différentes au même âge n'auront pas nécessairement les mêmes comportements locomoteurs puisque la locomotion est davantage corrélée à la masse corporelle qu'à l'âge des individus (Doran, 1997). Effectivement, lorsque les gorilles ont une masse corporelle semblable aux chimpanzés, ils ont une locomotion et des fréquences de comportements qui sont similaires. Par contre, ce modèle ne fonctionne pas si les gorilles sont plus jeunes que dix mois, car à cet âge les gorilles ne sont pas assez développés. En effet, ils ne font que ramper sur leur mère, alors qu'à une masse similaire les chimpanzés sont plus développés. Cette différence est la cause d'une vitesse de développement et de croissance différente (Doran, 1997). Néanmoins, il est très simpliste et incorrect de voir un gorille comme un chimpanzé plus grand qui croît plus vite. Tout de même, chez ces deux espèces, la forme de la diaphyse du fémur semble s'adapter aux changements de l'environnement mécanique liés aux changements locomoteurs durant la croissance. En effet, la forme du fémur devient plus elliptique à l'âge adulte, ce qui reflète la diminution de la variabilité des charges mécaniques sur l'os, caractéristique d'une locomotion plus arboricole, et un accroissement des charges qui viennent plus régulièrement dans l'axe antéropostérieur, caractéristique d'une locomotion quadrupède terrestre qui devient plus commune chez les adultes (Sarringhaus et al., 2016).

Ce changement de comportement locomoteur au cours de l'ontogénie est aussi observable chez les humains avec les bébés qui rampent avant de se déplacer de façon bipède (Hubbell et al., 2013; Ruff, 2003a, 2003c). Ce changement de locomotion induit de grands changements sur l'os. Effectivement, une rapide augmentation de la résistance de la diaphyse du fémur survient entre un an et trois ans, soit au moment de l'initiation à la marche bipède.

1.3.4 Enfant de Dikika

Le crâne de l'enfant de Dikika a été trouvé en très bon état, il a donc été possible de déterminer l'âge de l'individu grâce à une analyse dentaire. Effectivement, Alemseged et al. (2006) a analysé les dents du spécimen selon un modèle d'âge dentaire des grands singes africains (White, 1977; Wood, 1991). Les résultats montrent que l'enfant a trois ans, ce qui est l'équivalent d'un enfant humain de 5-6 ans. En effet, toutes les dents déciduales avaient

émergé au moment de la mort et des analyses faites par CT-scan montrent que la couronne de la première molaire était complètement formée, bien qu'elle n'était pas en éruption. De plus, il y avait une évidence de formation partielle de la racine et de la couronne de la deuxième molaire et quatrième prémolaire ainsi qu'une formation complète de la couronne de la canine supérieure (Alemseged et al., 2006).

1.4 Résultats d'autres études

Afin d'avoir un échantillon plus grand et de m'assurer de la validité de mes données, les résultats d'une étude (Gosman et al., 2013) sur les humains juvéniles vont être ajoutés à ce mémoire ainsi que des résultats provenant d'une étude sur les chimpanzés juvéniles (Sarringhaus et al., 2016) et d'une étude (Ruff et al., 2013) sur les gorilles juvéniles. Par contre, il n'y aura pas d'informations supplémentaires concernant les *Au. afarensis*, puisqu'il n'existe aucune étude contenant des analyses de coupes transversales pour cet hominine.

Pour les humains, la recherche de Gosman et al. (2013) a été faite sur 46 individus juvéniles et séparés en cinq groupes d'âge différents, soit 0–1,9 an (N=21), 2–4,9 ans (N=11), 5–8,9 ans (N=4), 9–13,9 ans (N= 4) et 14-17,9 ans (N=6). Les images ont été prises à différents endroits sur les fémurs et les tibias (20%, 35%, 50%, 65%, 80%) et pour les statistiques suivantes : I_{\max}/I_{\min} ; CA; MA; TA.

Tableau 1 : Résultats de Gosman et al. (2013) pour l'index de circularité (I_{\max}/I_{\min}) des fémurs et des tibias d'humains juvéniles de différents groupes d'âge (1 à 5) et à différents endroits sur les os (20%; 35%; 50%; 65%; 80% : Tableau 1).

Groupe d'âge	I_{\max}/I_{\min} Fémurs					I_{\max}/I_{\min} Tibias				
	20%	35%	50%	65%	80%	20%	35%	50%	65%	80%
1	2,26	1,44	1,29	1,32	1,33	1,40	1,24	1,32	1,32	1,45
2	2,23	1,43	1,29	1,44	1,29	1,25	1,38	1,43	1,42	1,55

3	2,01	1,28	1,19	1,60	1,48	1,30	1,62	1,69	1,60	1,66
4	1,50	1,12	1,11	1,79	1,56	1,26	1,72	2,02	1,96	2,01
5	1,52	1,29	1,37	1,67	1,55	1,18	1,83	2,30	2,37	2,20

Les chercheurs ont identifié certaines tendances :

- Le I_{\max}/I_{\min} indique que la forme des fémurs subit des changements spécifiques et différents selon la région de l'os observée.
- À 80% du fémur, la circularité (I_{\max}/I_{\min}) augmente avec l'âge.
- La partie distale des fémurs (20%-35%) devient plus ovale avec l'âge.
- Le I_{\max}/I_{\min} indique qu'avec l'âge, la forme des tibias change de moins circulaire à plus résistante de façon antéropostérieure. La forme de la diaphyse tibiale est majoritairement circulaire en dessous de l'âge de 5 ans et change de forme vers l'âge de 9 ans sauf pour la partie proximale (80%) qui reste circulaire.

En résumé, Sarringhaus et al. (2016) mentionne les éléments suivant pour le CA, MA, et TA de son analyse.

- Le CA, MA ,et TA augmentent avec l'âge pour les fémurs et les tibias et montrent un taux égal d'expansion du périoste et endocorticale.
- Pour les fémurs et les tibias, le CA dans la plupart des sections est plus élevé que le MA, sauf pour les extrémités proximales et distales.

Pour les grands singes juvéniles, l'étude de Sarringhaus et al. (2016) a analysé 71 spécimens de chimpanzés dans le but de déterminer si le changement de locomotion au cours de la croissance des chimpanzés (de arboricole à « Knuckle-Walking ») affecte la morphologie osseuse. Ils ont observé la coupe transversale à 50% de fémurs et d'humérus chez quatre groupes d'âge (bébé; bambin; enfant; adolescent) avec les statistiques : I_{\max}/I_{\min} , J et Z_{pol} : (Tableau 2).

Tableau 2 : Moyenne des résultats obtenus par Sarringhaus et al. (2016) pour l'index de circularité (I_{\max}/I_{\min}), le moment d'inertie polaire (J) et le module d'inertie polaire (Z_{pol}) de diaphyses de fémurs et d'humérus de chimpanzés juvéniles à différents groupes d'âge.

Moyenne des résultats sur les fémurs à 50%				
	Bébé (0-3ans)	Bambin (3-5ans)	Enfant (5-10ans)	Adolescent (10-15 ans)
I_{\max}/I_{\min} (mm⁴)	1,09	1,15	1,19	1,19
J (mm⁴)	6,42	6,73	8,96	9,74
Z_{pol} (mm⁴)	4,84	5,83	6,74	7,32
Moyenne des résultats sur les humérus à 50%				
	Bébé (0-3ans)	Bambin (3-5ans)	Enfant (5-10ans)	Adolescent (10-15 ans)
I_{\max}/I_{\min} (mm⁴)	1,23	1,24	1,30	1,25
J (mm⁴)	6,44	7,62	8,71	9,42
Z_{pol} (mm⁴)	4,80	5,69	6,50	7,06

Les chercheurs dans cette étude ont fait des observations pertinentes, dont:

- La résistance (J) du fémur et celle de l'humérus sont corrélés : quand l'un augmente chez un individu, l'autre aussi.
- Les individus dans le groupe des enfants et des adolescents avaient un fémur significativement plus résistant (J) que l'humérus.
- La forme de l'humérus (I_{\max}/I_{\min}) varie à tous les âges sans suivre une tendance spécifique.

- Les fémurs étaient plus elliptiques chez les individus plus âgés.
- L'auteur de l'étude mentionne aussi que la forme était similaire entre le groupe des enfants et des adolescents. Mais elle différait beaucoup avec pour le groupe des bambins.

La forme du fémur qui devient plus elliptique avec le vieillissement est cohérente avec l'observation du comportement locomoteur, c'est-à-dire que les chimpanzés passent beaucoup moins de temps dans les arbres lorsqu'ils vieillissent et sont beaucoup plus terrestres lorsqu'ils sont des adultes. En effet, la locomotion arboricole entraîne une forme de l'os fémoral plus circulaire (Sarringhaus et al., 2016).

Pour la recherche de Ruff et al. (2013), 18 gorilles juvéniles ont été analysées. Ils ont été séparés en deux groupe d'âge, les moins de 2 ans et les 2-11 ans. Le but était d'examiner les changements ontogéniques dans la résistance de la diaphyse de différents os, entre autres, celle du fémur, du tibia et de l'humérus. Les diaphyses (50%) ont été analysées à l'aide de Z_{pol} : (Tableau 3).

Tableau 3 : Moyenne des ratios entre les fémurs et les tibias et les humérus obtenus par Ruff et al. (2013) pour le module d'inertie polaire (Z_{pol}) de gorilles juvéniles.

Ratio du Z_{pol}		
	Moins de 2 ans	Entre 2 et 11 ans
Fémur/Humérus	1,182	1,637
Tibia/Humérus	0,456	0,599

Les chercheurs dans cette étude ont fait certaines observations :

- La différence dans la proportion de la résistance des os entre les juvéniles et les adultes est significatif ($P < 0,05$).
- Au sein même du groupe des 2-11 ans, la proportion dans la résistance des os ne change pas significativement selon l'âge des individus, mais il y a un changement marqué entre le groupe des moins de 2 ans et le groupe 2-11 ans.
- La variation interindividuelle augmente chez les 6 à 11 ans.

- Le ratio des membres inférieurs sur supérieurs est plus faible chez les juvéniles supportant une utilisation plus marquée des membres supérieurs pour la locomotion.

1.5 Hypothèses de recherche

1.5.1 Problématique

De nombreuses recherches ont été faites concernant la locomotion des hominines et particulièrement d'*Au. afarensis* (Alemseged et al., 2006; Drapeau, 2012; Green & Alemseged, 2012; Harmon, 2009; Larson, 2013; Lovejoy, 1989; Stern, 2000; Ward, 2002). Un nouveau spécimen juvénile, l'enfant de Dikika, a été trouvé dans le Triangle de l'Arfar en Éthiopie. Ce spécimen est le juvénile hominine le plus complet jamais trouvé jusqu'à présent et permet d'éclairer la morphologie et la croissance des *Au. afarensis* juvénile (Alemseged et al., 2006). L'enfant de Dikika semble posséder les membres inférieurs d'un bipède et les membres supérieurs, entre autres la scapula, de type grands singes (Alemseged et al., 2006). Malgré les analyses morphologiques effectuées sur l'enfant de Dikika, aucune recherche n'a été publiée concernant une analyse des différentes coupes transversales des membres afin d'en déduire le type de locomotion. Ce mémoire va donc se concentrer sur l'interprétation de la locomotion de l'enfant de Dikika grâce à l'analyse morphologique de coupes transversales des os des membres supérieurs et inférieurs du spécimen.

1.5.2 Hypothèses de recherche

À partir de la problématique de recherche, les hypothèses suivantes sont énoncées :

H₀ : Il n'y aura pas de différences morphologiques entre les humains juvéniles et les grands singes juvéniles sur les coupes transversales du fémur, du tibia et de l'humérus.

H₁ : Il sera possible de déterminer des différences morphologiques entre les humains juvéniles et les grands singes juvéniles sur les coupes transversales du fémur, du tibia et de l'humérus.

Si l'hypothèse H₁ est supportée, les deux groupes d'hypothèses suivantes peuvent être émises :

Membres inférieurs :

H2₀ : Parce qu'il est bipède, l'enfant de Dikika aura un fémur et un tibia qui ressemblent à l'humain.

H2_{1A} : L'enfant de Dikika aura un fémur et un tibia intermédiaire entre l'humain et les grands singes.

H2_{1B} : L'enfant de Dikika aura un fémur et un tibia comme les grands singes.

Membres supérieurs :

H3₀ : Parce qu'il semble encore pratiquer l'arboricolisme, l'humérus de l'enfant de Dikika ressemblera aux grands singes.

H3_{1A} : L'humérus de l'enfant de Dikika sera intermédiaire entre l'humain et les grands singes.

H3_{1B} : L'humérus de l'enfant de Dikika sera comme celui de l'humain.

Chapitre 2 : Matériels et méthodes

2.1 Échantillon

L'échantillon utilisé pour ce mémoire, consiste en 21 individus juvéniles humains, un chimpanzé juvénile et un gorille juvénile. Les spécimens humains proviennent d'une fouille archéologique effectuée au site de l'ancien cimetière de Ste-Marie en Beauce découvert en 2003 lors de la construction d'un nouveau pont sur la rivière Chaudière (Etnoscop, 2006). Ce cimetière a été créé en 1748 par une première inhumation effectuée par les pionniers de Ste-Marie et a été fermé en 1878 par manque de place (Etnoscop, 2006). Les parties du cimetière fouillées sont celles affectées par la construction du pont et elles contenaient de nombreux spécimens juvéniles, c'est-à-dire 36 individus parmi la collection archéologique emprunté par l'Université de Montréal à la demande d'Isabelle Ribot depuis 2016. Néanmoins, certains ossements sont trop détériorés ou fragmentaires (affectant la morphologie de la diaphyse des os) pour être inclus dans ce mémoire. Seulement 20 individus du cimetière Sainte-Marie de Beauce ont donc pu être utilisés. Un autre spécimen (BJFa-01) provient du cimetière de Pointe-au-Chêne dans les Laurentides (Québec). Au total, pour les 21 individus, 78 ossements d'humains juvéniles ont été analysés, soit 27 fémurs, 23 tibias et 28 humérus (tableau 5, annexe 2).

Les deux grands singes proviennent, eux, de la collection de l'Université de Montréal. Ces spécimens sont en bon état et tous les ossements sont présents. Donc, pour chacun, deux fémurs, deux tibias et deux humérus ont été analysés. Malheureusement, aucune information concernant la provenance des individus n'est disponible. Malgré le manque d'individu et d'information à leur sujet, ils permettront, jusqu'à un certain point, de faire une comparaison avec les humains et *Au. afarensis*. Aucune autres espèces de grands singes n'a pu être incluent dans ce mémoire, puisqu'il n'y avait aucun squelette ou ossements juvéniles accessibles pour cette recherche.

Une classification par âge est nécessaire dans cette recherche puisque la morphologie osseuse change au cours de la croissance (point 1.3). Comme vus précédemment, les changements les plus significatifs de la morphologie osseuse du fémur et du tibia humain

surviennent dans la tranche d'âge 1 à 2 ans, ce qui correspond à l'apprentissage de la marche bipède (Gosman & Ketcham, 2009). La deuxième période de changements notables se situe entre 9 et 17 ans, ce qui reflète la période de la puberté avec le changement hormonal et l'augmentation significative de la masse corporelle (Gosman & Ketcham, 2009). Il serait donc nécessaire, afin d'éviter une trop grande variabilité dans les résultats et de réduire les biais, de classer les individus humains en trois grands groupes d'âge, soit les 0-3 ans, les 4-8 ans et les 9 ans et plus. Idéalement, il y aurait eu plus de trois catégories comme les moins de 1,5 an, mais le petit échantillon me contraint de rassembler les individus en seulement trois groupes. Grâce à cette séparation, il sera possible de comparer la croissance des individus humains entre eux. Ceci dit pour faciliter la comparaison non seulement avec les grands singes, ces groupes seront caractérisés par les étapes importantes dans le type de locomotion au cours de la croissance des juvéniles ainsi que le changement hormonal à l'adolescence. Alors, le premier groupe sera; dépendance (âge 1) pour les 0-3 ans, acquisition de la locomotion habituelle (âge 2) pour les 4-8 ans et adolescence (âge 3) pour les 9 ans et plus. Cette catégorisation permettra une meilleure comparaison avec les grands singes, qui ont une croissance plus rapide que les humains, mais aussi avec l'enfant de Dikika. L'enfant de Dikika lui, âgé d'environ l'équivalent de 6 ans humain fera partie de la catégorie « âge 2 » (Alemseged et al., 2006). Pour les humains, huit individus se retrouvent dans le groupe « âge 1 », dix individus dans le groupe « âge 2 » et trois dans le groupe « âge 3 » (annexe 2, tableau 4). Pour les grands singes, l'âge du gorille a été déterminé entre 3,5 ans et 4,9 ans, soit l'équivalent pour un humain entre 4,9 ans et 6,9 ans. À cet âge, le gorille se déplace par lui-même, il pratique en grande majorité la locomotion adulte, soit la quadrupédie terrestre qui commence à devenir l'unique moyen de locomotion vers l'âge de 4 ans (Doran, 1997). Donc, le gorille sera comparé au groupe « âge 2 ». Le spécimen de chimpanzé est âgé entre 7 et 13 ans, ce qui pour un humain équivaut à un âge entre 12 et 23 ans (Smith, 1994). Cet âge chez le chimpanzé correspond au passage vers le monde adulte, ce qui classifie ce spécimen dans le groupe « âge 3 ».

L'âge des spécimens humains a été déterminé par la combinaison de diverses méthodes comme celles sur les stades d'éruption dentaire (Anderson et al., 1976; Gustafson & Koch, 1974; Mahoney, 2019; Ubelaker, 1978, 1989), l'âge selon la longueur des os longs (Fazekas & Kósa, 1978) ou encore l'âge selon la taille des os du crâne, soit le basilaire et les condyles

occipitaux (Cardoso & al., 2013; Fazekas & Kósa, 1978; Nagaoka & al., 2012). L'âge du chimpanzé a été déterminé à l'aide des stades d'éruption dentaire (Nissen & Riesen, 1964) ainsi que les stades de fusion des os longs et des os de la main (Grine et al., 2009; Kivell et al., 2016; Marzke et al., 1987). Pour ce qui est du gorille, l'âge a été déterminé par les stades d'éruption dentaire (Mahoney, 2019; Willoughby, 1978) et les stades de fusion des os longs (Grine et al., 2009). Afin d'obtenir une équivalence entre l'âge des humains et des grands singes, il a fallu utiliser un ratio de 20/11, c'est-à-dire qu'un humain à l'âge de 20 ans est l'équivalent d'un grand singe à l'âge de 11 ans (Smith, 1994; Smith et al., 1994).

2.2 Méthodes de collecte de données

La collecte de donnée faite sur l'échantillon décrit en 2.1 a consisté en la numérisation avec un tomodynamomètre quantitatif pour os périphérique (pQCT-computed-tomography scan, XCT Research SA+) des humérus, des tibias et des fémurs de l'échantillon. Le protocole de numérisation suit la méthodologie de Barondess (1998) assisté de Christopher Ruff. Le protocole a été créé pour des individus adultes, mais il a pu être transféré pour des os de juvéniles. En fait, due à l'absence des surfaces articulaires qui ne sont pas fusionnées avec le corps de l'os chez les juvéniles, la numérisation, au lieu de débiter au niveau des surfaces articulaires, a commencé aux épiphyses juste sous les surfaces articulaires absentes. Donc, la longueur maximale des os longs a été calculée sans les surfaces articulaires qui étaient manquantes chez la plupart des spécimens.

La numérisation incluait cinq coupes en vue transversale, soit des prises de vue faites à 20%, 35%, 50%, 65% et 80% de la longueur maximale de l'os, ce qui permet d'avoir plusieurs images et de bien voir s'il y a des modifications morphologiques à divers endroits spécifiques de l'os. Les ossements sont tous positionnés de la même façon sur la plateforme; ils sont orientés avec la surface antérieure vers le haut et la surface postérieure vers le bas. De plus, les os ont été placés perpendiculairement à la plateforme en styromousse qui les soutient. De la pâte à modeler a été utilisée afin de maintenir les os en bonne position lorsqu'ils étaient abîmés ou encore naturellement courbés comme pour le fémur (annexe 1, image 14). Le scanneur ne pouvant numériser des os mesurant plus de 175 mm, dans certains cas, deux séries de numérisation ont dû être faites pour un même os en inversant l'orientation proximodistale de

celui-ci. C'est-à-dire, que pour les os courts, ils étaient placés de façon distale à proximale, alors que pour les os longs, une deuxième numérisation devait être faite avec une orientation proximale à distale. Les images de la deuxième série étaient ensuite retournées de 180 degrés. La numérisation a été faite en résolution maximum (« voxel size ») (0,01mm) afin d'obtenir les images les plus claires et précises possibles (annexe 1, image 15). Les images ont été analysées avec le programme ImageJ (Schneider et al., 2012) et le module BoneJ (Doubé et al., 2010).

2.3 Méthodes d'analyse des résultats

Les images, au nombre de 445, obtenues avec le numériseur ont toutes subi la même préparation pour l'analyse dans ImageJ. Toutes les images ont été orientées dans la même direction, soit la face antérieure de l'os en haut, la face postérieure en bas, le côté latéral à droite et le côté médial à gauche (Barondess, 1998). Aussi, les données ont été traitées pour mettre en valeur l'os cortical en utilisant la fonction « threshold ». En outre, l'os spongieux ou la poussière dans la cavité médullaire ont été effacés pour éviter des erreurs dans l'analyse (Gosman et al., 2013).

Par la suite, les images ont pu être analysées dans ImageJ, à l'aide de l'option « Analyse Particules », ce qui a permis d'obtenir les informations suivantes :

- L'aire corticale (mm^2) (« Cortical Area »: CA) qui correspond à la surface partant du périmètre du périoste jusqu'au périmètre endocortical (Barondess, 1998; Carlson, 2005; Feldman et al., 2012; Hill & Durband, 2014).
- L'aire de la cavité médullaire (mm^2) (« Medullary Area »: MA) qui correspond à l'air contenu dans le périmètre endocortical (Barondess, 1998; Carlson, 2005; Feldman et al., 2012; Hill & Durband, 2014).
- L'aire subpériostale totale (mm^2) (« Total Subperiosteal Area »: TA) qui correspond à toute l'aire de l'os délimité par le périmètre du périoste, ce qui inclue la cavité médullaire et qui est égale à CA+MA (Barondess, 1998; Carlson, 2005; Feldman et al., 2012; Hill & Durband, 2014).

Les données ont également été analysées par BoneJ et l'option « Slice Geometry », ce qui a permis d'obtenir les informations suivantes :

- Le moment quadratique maximum (I_{\max}) et minimum (I_{\min}) (« second moment of area » (I)) et le moment d'inertie polaire (J ; mm^4) permettent de calculer la résistance de l'os à la déformation, la torsion et la flexion selon un axe donné (l'axe x et y) (Barondess, 1998; Doube, 2016; Marchi & Borgognini-Tarli, 2004).

➤ A = aire de chaque pixel

➤ d = Distance perpendiculaire de chaque pixel par rapport au centre de l'axe du centroïde

$$I_y = \Sigma(A)(dy^2)$$

➤ I_y = Le Moment quadratique sur l'axe y

$$I_x = \Sigma(A)(dx^2)$$

➤ I_x = Le Moment quadratique sur l'axe x

➤ I_{\max} = Valeur maximum de I peu importe l'axe

➤ I_{\min} = Valeur minimum de I peu importe l'axe (perpendiculaire à I_{\max})

➤ Le moment d'inertie polaire

$$J = I_x + I_y \text{ OU } I_{\max} + I_{\min}$$

- L'index de circularité (I_{\max}/I_{\min}) permet d'obtenir le niveau de circularité de l'os. Plus le résultat se rapproche de 1, plus la forme de l'os est circulaire.
- Le moment d'inertie polaire (J) donne une valeur moyenne des I de la section. Il reflète aussi la capacité de l'os à résister en torsion.
- Le module d'inertie (« section modulus » (Z)) est complémentaire aux moments quadratiques (I) et au moment d'inertie polaire (J) puisqu'il calcule aussi la résistance de l'os au bris selon la forme en millimètre cube (mm^3).

C'est la division du moment d'inertie polaire par la distance maximum de la section au centre de gravité d'un axe. BoneJ fait le calcul du module d'inertie maximum (Z_{\max}) (axe majeur) et minimum (Z_{\min}) (axe mineur) ainsi que le module d'inertie polaire (mm^3) (« polar section modulus » (Z_{pol})) (Doube, 2016; Ruff, 2000, 2002). Ces données ne seront pas analysées dans ce mémoire puisqu'ils sont similaires à J. Par contre, les données vont être conservées et mises en annexe pour confirmer les informations obtenues avec le J et afin de permettre la comparaison avec d'autres recherches qui auraient calculé le module d'inertie (Z_{pol}) au lieu du moment d'inertie polaire (J).

$$Z_{\max} = I_{\max}/R_2$$

$$Z_{\min} = I_{\min}/R_1$$

- Où R_2 = longueur maximum de la corde pour l'axis majeur
- Et où R_1 = longueur maximum de la corde pour l'axis mineur

$$Z_{\text{pol}} = J/ C$$

- Où C = la distance entre le centre de gravité à la fibre la plus éloignée
- L'épaisseur corticale de l'os en millimètre à son maximum (« Max Thick 2D») et en moyenne (« Mean Thick 2D ») (Doube, 2016; Morimoto, Ponce De León, & Zollikofer, 2011).

Toutes ces informations ont été ensuite analysées par le programme SygmaPlot (Systat Software, 2017) un outil pour les analyses statistiques et graphiques. Donc, les données suivantes ont été comparées entre les individus de l'échantillon; CA; MA; TA; moment d'inertie polaire (J); module d'inertie (Z); épaisseur corticale; index de circularité (I_{\max}/I_{\min}). Ces critères ont été choisis, car ils analysent la forme, la taille et la résistance des os. Les données ont été regroupées dans des graphiques selon les groupes d'âge mentionnés précédemment (âge 1, âge 2 et âge 3), par os (fémur, tibia, humérus) et par coupes transversales (20%-35%-50%-65%-80%). Un graphique boîte à moustache a été fait pour chaque variable et pour chaque os (fémur, tibia, humérus). Ce qui a permis de voir la

distribution des différents individus pour une même coupe transversale d'un même os ainsi que de repérer les tendances des différents groupes d'âge. Grâce à SygmaPlot, il a été également possible de calculer certaines statistiques comme la moyenne et l'écart-type pour les trois groupes d'âge, pour chacune des variables et pour chacun des os et leurs coupes transversales. De plus, une analyse de variance (ANOVA) a été faite afin de s'assurer que les résultats des groupes d'âge étaient significativement différents (changements ontogéniques). Il a été ensuite possible de comparer les résultats et graphiques afin de comprendre et expliquer leurs principales ressemblances et différences.

Il est à noter que pour analyser le fossile de l'enfant de Dikika, il a été nécessaire de faire l'analyse dans Image J une deuxième fois pour l'échantillon d'humains et de grands singes africains. Effectivement, pour le fossile (un moulage), seules les dimensions externes étaient disponibles. Il était donc, impossible de comparer ce spécimen à des données qui incluaient la présence d'une cavité médullaire. Donc, à l'aide d'Image J, la cavité médullaire des images déjà existantes de l'échantillon humain a été remplie et les analyses en coupe ont été refaites. Les résultats de l'enfant de Dikika ont pu être comparés à ces nouvelles analyses (annexe 2, tableau 7).

Dans ce mémoire, la plupart des résultats chez les humains et les grands singes qui seront présentés sont ceux obtenus en remplissant la cavité médullaire des coupes transversales. Les seules exceptions sont pour les analyses qui nécessitaient la présence de celle-ci telles que l'aire corticale (CA), l'aire de la cavité médullaire (MA) et l'épaisseur corticale (E_{moy} et E_{max}). Ces dernières n'ont pas pu être comparées à l'enfant de Dikika, mais elles ont, tout de même, été traitées dans ce mémoire puisque la comparaison entre humains et grands singes était pertinente et intéressante. En outre, afin de permettre une comparaison éventuelle de l'échantillon d'humains et de grands singes avec d'autres recherches les résultats obtenus avec la cavité médullaire se retrouvent en annexe (annexe 2, tableau 6).

Chapitre 3 : Résultats

Dans ce chapitre, les résultats de la collecte et de l'analyse des données seront exposés selon les différentes variables décrites dans la méthodologie au point 2.3.

3.1 Fémurs

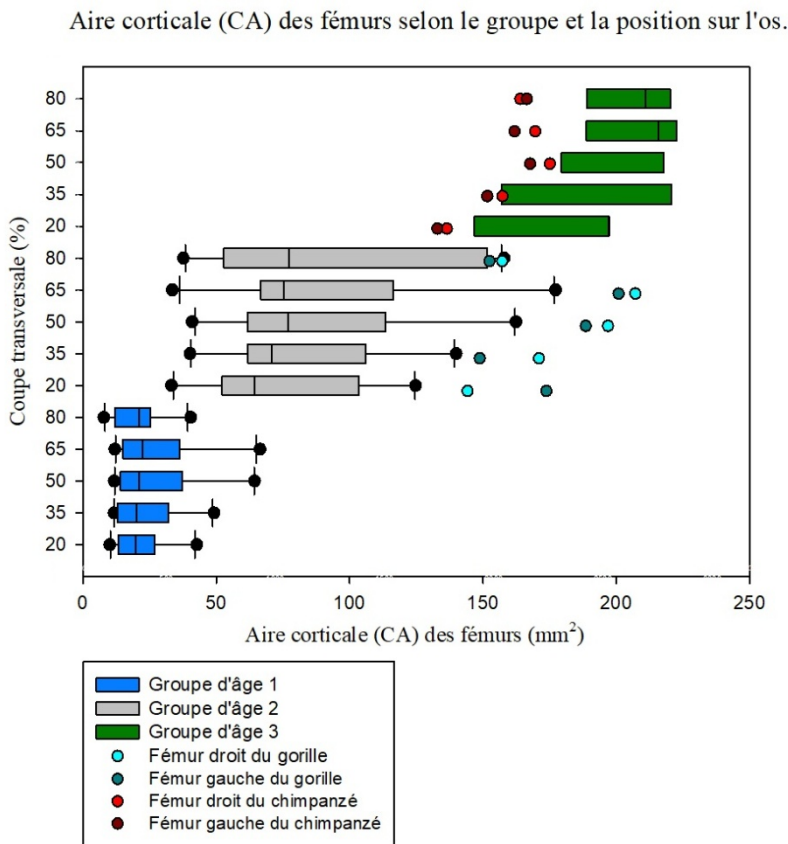
3.1.1 Aire corticale (CA)

L'aire corticale a été analysée pour tous les spécimens humains et pour le spécimen de gorille et de chimpanzé, mais elle n'a pas été effectuée pour l'enfant de Dikika, car le moulage utilisé ne possédait pas de cavité médullaire et donc l'aire corticale n'a pas pu être calculée.

L'aire corticale des fémurs humains augmente de façon significative ($P = <0,001$) entre le groupe d'âge 1, 2 et 3 (graphique 1). Les humains du groupe 1 et 3, ont un CA homogène puisque l'écart-type pour toutes les coupes transversales est faible (annexe 2, tableau 8). Par contre, dans le groupe 2, les écarts-types sont plutôt élevés. Les valeurs varient entre 32,2 et 47,6, ce qui s'explique par la présence de certains individus (2A2 et 2F3) avec un CA beaucoup plus élevé que la moyenne. Dans tous les cas, le CA augmente graduellement entre l'extrémité distale de l'os (20%) et l'extrémité proximale (80%). En ce qui concerne les grands singes, le gorille a un CA plus élevé que le groupe d'âge qui leur correspond, soit le groupe 2. Pour toutes les sections, il a une moyenne de CA pour le fémur de 174,9 mm² alors que les humains ont une moyenne de 87,3 mm². En fait, les résultats du gorille correspondent plus à ce qui est observé pour le groupe 3. Le chimpanzé, lui, a un CA, pour toutes les sections, légèrement plus faible que ce qui est observable chez les humains du même groupe d'âge avec une moyenne de 159 mm² alors que les humains du même âge ont une moyenne de 196,3 mm².

Graphique 1 : Comparaison de l'aire corticale (CA) des coupes transversales des fémurs d'humains et de grands singes avec les groupes d'âge 1, 2 et 3 et les différentes zones de l'os (20%, 35%, 50%, 65% et 80%).

Légende : Les boîtes du graphique montrent les résultats entre les percentiles de 25% et 75%. La ligne verticale dans les boîtes montre la médiane. Alors que les moustaches montrent l'étendue totale. Les points aux extrémités montrent les valeurs atypiques. Le groupe d'âge 3 n'a pas d'étendue totale puisqu'il y a seulement 2 individus.



3.1.2 Aire de la cavité médullaire (MA)

Tout comme l'aire corticale, l'aire de la cavité médullaire n'a pas été analysée pour l'enfant de Dikika, car le moulage utilisé ne possédait pas de cavité médullaire. Néanmoins, les analyses ont été faites pour les humains et les grands singes.

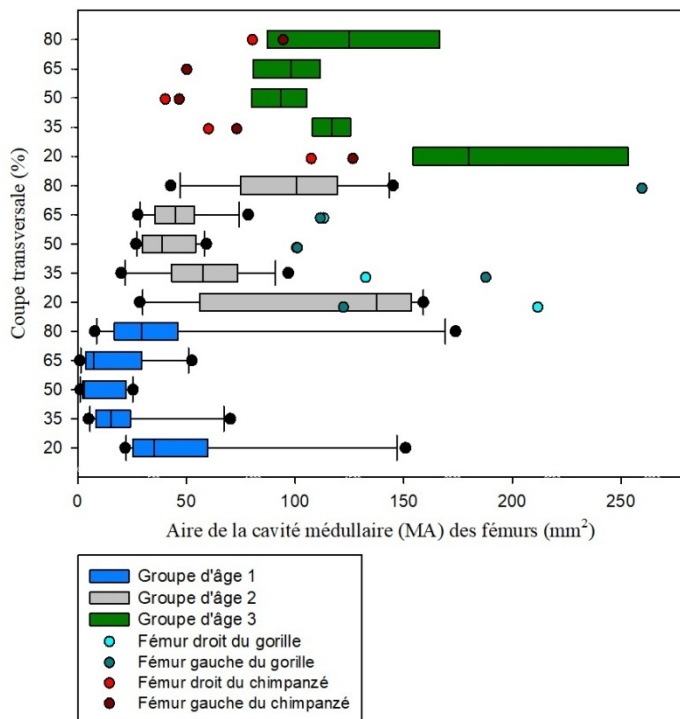
L'aire de la cavité médullaire pour les fémurs humains augmente significativement ($P < 0,001$) avec l'âge (graphique 2). Le MA semble constant dans les différents groupes malgré

certain écart-types élevés (41, 40,5 et 38,3) qui sont causés par un MA plus petit que la moyenne chez certains individus (1F, 1C1, 2E) (annexe 2, tableau 11). Le MA a également tendance à diminuer de l'extrémité distale (20%) à la diaphyse pour augmenter de la diaphyse à l'extrémité proximale (80%). Les résultats des fémurs des grands singes montrent que le gorille a un MA beaucoup plus grand que la plupart des groupes humains avec une moyenne de 191,7 mm² comparés à 70,8 mm² chez les humains. Le chimpanzé, quant à lui, a un MA plus petit que son groupe d'âge. Il se rapproche davantage de ce qui est observable chez le groupe d'âge 2.

Graphique 2 : Comparaison de l'aire de la cavité médullaire (MA) des coupes transversales des fémurs d'humains et de grands singes avec les groupes d'âge 1, 2 et 3 et les différentes zones de l'os (20%, 35%, 50%, 65% et 80%).

Légende : Les boîtes du graphique montrent les résultats entre les percentiles de 25% et 75%. La ligne verticale dans les boîtes montre la médiane. Alors que les moustaches montrent l'étendue totale. Les points aux extrémités montrent les valeurs atypiques. Le groupe d'âge 3 n'a pas d'étendue totale puisqu'il y a seulement 2 individus.

Aire de la cavité médullaire (MA) des fémurs selon le groupe et la position sur l'os.



3.1.3 Aire subpériostale totale (TA)

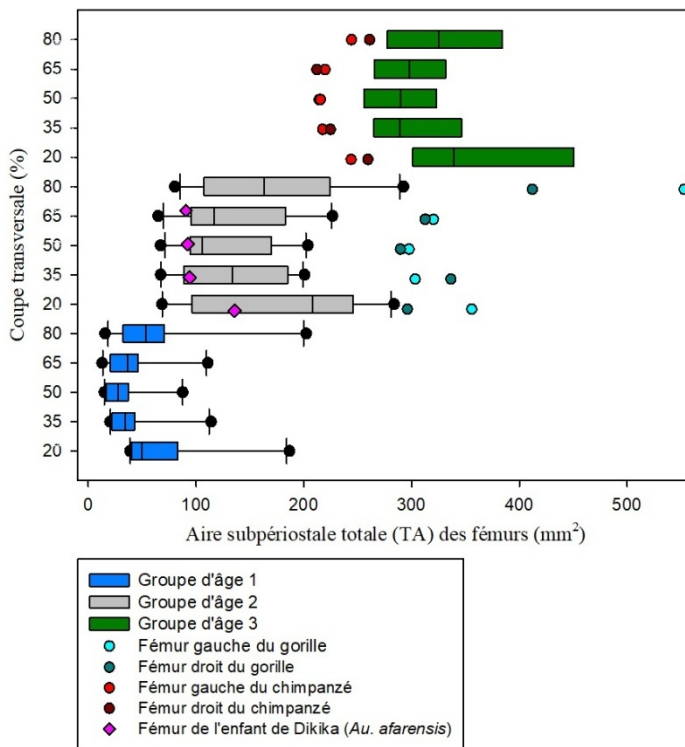
L'aire subpériostale totale a pu être évaluée pour l'enfant de Dikika. Les analyses ont également été faites pour les humains et les grands singes.

L'aire subpériostale totale des fémurs humains augmente significativement ($P = <0,001$) entre le groupe d'âge 1, 2 et 3 (graphique 3). Les données sont très variables puisque les écarts-types pour tous les groupes humains sont entre 16,8 et 76 (annexe 2, tableau 14). Le TA chez les humains a tendance à diminuer de l'extrémité distale (20%) à la mi-diaphyse (50%) pour ensuite se augmenter vers l'extrémité proximale (80%). Pour le gorille, il a un TA plus grand que les individus de son groupe d'âge. En effet, la moyenne pour le gorille est de $349,3 \text{ mm}^2$ alors que pour les humains du groupe 2, la moyenne est de $147,1 \text{ mm}^2$. Ils dépassent même le groupe 3 qui a une moyenne de $298,8 \text{ mm}^2$. Pour ce qui est du chimpanzé, ses résultats sont légèrement plus faibles que ce qui est observé dans le groupe 2. L'enfant de Dikika (*Australopithecus afarensis*), a un TA similaire à son groupe d'âge correspondant, le groupe 2. Contrairement aux humains, le TA diminue beaucoup entre l'extrémité distale (20%) et la diaphyse distale à 35% puis diminue légèrement jusqu'à la diaphyse proximale à 65%.

Graphique 3 : Comparaison de l'aire subpériostale totale (TA) des coupes transversales des fémurs d'humains, de grands singes et de l'enfant de Dikika avec les groupes d'âge 1, 2 et 3 et les différentes zones de l'os (20%, 35%, 50%, 65% et 80%).

Légende : Les boîtes du graphique montrent les résultats entre les percentiles de 25% et 75%. La ligne verticale dans les boîtes montre la médiane. Alors que les moustaches montrent l'étendue totale. Les points aux extrémités montrent les valeurs atypiques. Le groupe d'âge 3 n'a pas d'étendue totale puisqu'il y a seulement 2 individus.

Aire subpériostale totale (TA) des fémurs selon le groupe et la position sur l'os.



3.1.4 Moment quadratique (I_{\min} et I_{\max})

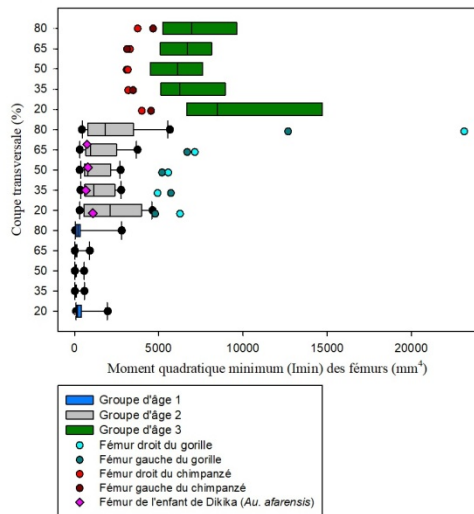
Le moment quadratique minimum (I_{\min}) et maximum (I_{\max}) de l'aire totale (incluant la cavité médullaire) a pu être évalué pour l'enfant de Dikika, donc il sera dans cette analyse. Le I_{\min} et I_{\max} des fémurs montrent une augmentation significative ($P = <0,001$) entre le groupe d'âge 1, 2 et 3. Les résultats sont plutôt variables d'un individu à l'autre et ils augmentent drastiquement entre les groupes d'âge (graphique 4). La tendance du I_{\min} et I_{\max} montre que les données diminuent entre la partie distale (20%) et la mi-diaphyse (50%) et augmentent en allant

vers la partie proximale (80%). Pour ce qui est des grands singes, le gorille a un I_{\min} et un I_{\max} plus grand que son groupe d'âge correspondant. Il se retrouve plutôt dans la distribution du groupe 3, bien que les résultats dépassent parfois ce groupe. Le chimpanzé, quant à lui, a un I_{\min} et I_{\max} plus petit que son groupe d'âge et se situe en général entre le groupe d'âge 2 et 3. La tendance des grands singes est similaire à celle des humains pour le I_{\min} et I_{\max} . Alors que le fémur de l'enfant de Dikika a un I_{\min} et I_{\max} qui se retrouvent généralement dans la portion la plus petite du groupe d'âge 2. L'enfant de Dikika montre également la même tendance de réduction du I_{\min} et du I_{\max} de la partie distale à la partie proximale.

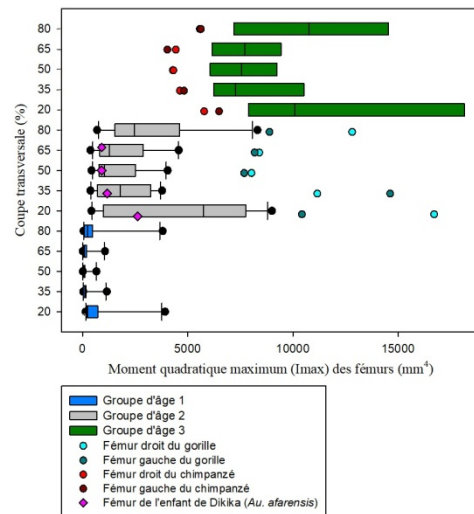
Graphique 4 : Comparaison du moment quadratique minimum et maximum (mm^4) des fémurs d'humains, de grands singes et de l'enfant de Dikika avec les groupes d'âge 1, 2 et 3 et les différentes zones de l'os (20%, 35%, 50%, 65% et 80%).

Légende : Les boîtes du graphique montrent les résultats entre les percentiles de 25% et 75%. La ligne verticale dans les boîtes montre la médiane. Alors que les moustaches montrent l'étendue totale. Les points aux extrémités montrent les valeurs atypiques. Le groupe d'âge 3 n'a pas d'étendue totale puisqu'il y a seulement 2 individus.

Moment quadratique minimum (I_{\min}) des fémurs selon le groupe et la position sur l'os.



Moment quadratique maximum (I_{\max}) des fémurs selon le groupe et la position sur l'os.



3.1.5 Moment d'inertie polaire (J)

Le moment d'inertie polaire (J) de l'aire totale (incluant la cavité médullaire) a pu être évalué pour l'enfant de Dikika, donc il sera dans cette analyse.

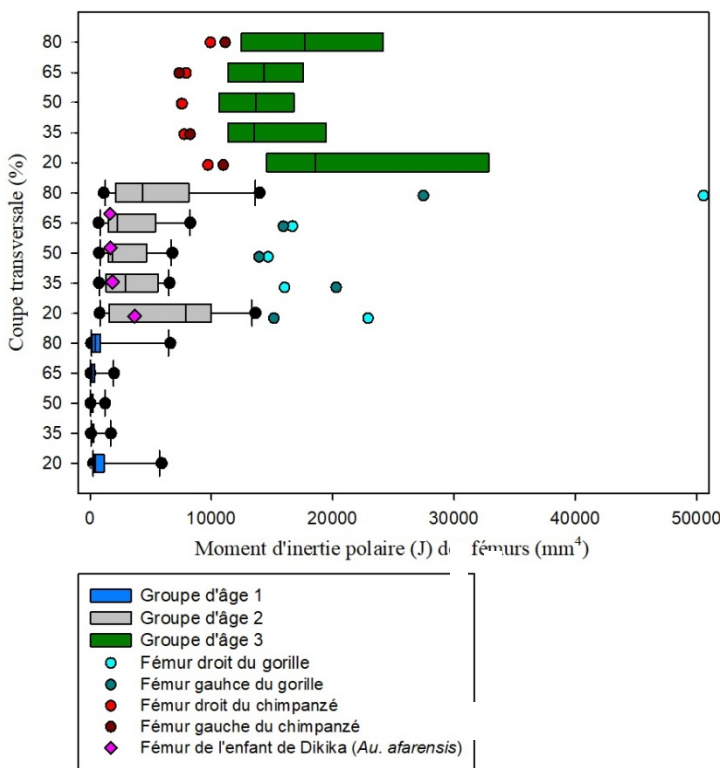
Les résultats du J ne sont pas homogènes, surtout pour les groupes 2 et 3 (graphique 5) (annexe 2, tableau 24). Pour les humains et les grands singes, le J le long de l'os est très similaire. Il semble diminuer entre l'extrémité distale (20%) et la mi-diaphyse (50%) pour ensuite augmenter jusqu'à l'extrémité proximale (80%). Chez Dikika, le J diminue entre l'extrémité distale (20%) et la diaphyse proximale (35%). Il est aussi intéressant de voir que le gorille a un J très élevé à l'extrémité proximale (80%).

Chez le groupe d'âge 1 et 2, la partie du fémur humain avec le J le plus élevé est à 80%. Alors que pour le groupe 3, le J est plus grand aux deux extrémités (20% et 80%). Pour ce qui est du Gorille, le J est constant le long de l'os, mais il montre un J beaucoup plus élevé à la coupe transversale à 80%. Le chimpanzé, lui, a un grand J au niveau des extrémités (20% et 80%). Pour l'enfant de Dikika, les résultats ressemblent beaucoup aux humains et ils semblent correspondre à son groupe d'âge, le groupe 2. Alors que le chimpanzé montre un J un peu plus bas que son groupe d'âge, le groupe 3. Le gorille, lui, semble avoir un J plus élevé que son groupe d'âge.

Graphique 5 : Comparaison du moment d'inertie polaire (J) des coupes transversales des fémurs d'humains, de grands singes et de l'enfant de Dikika avec les groupes d'âge 1, 2 et 3 et les différentes zones de l'os (20%, 35%, 50%, 65% et 80%).

Légende : Les boîtes du graphique montrent les résultats entre les percentiles de 25% et 75%. La ligne verticale dans les boîtes montre la médiane. Alors que les moustaches montrent l'étendue totale. Les points aux extrémités montrent les valeurs atypiques. Le groupe d'âge 3 n'a pas d'étendue totale puisqu'il y a seulement 2 individus.

Moment d'inertie polaire (J) des fémurs selon le groupe et la position sur l'os.



3.1.6 Index de circularité (I_{\max}/I_{\min})

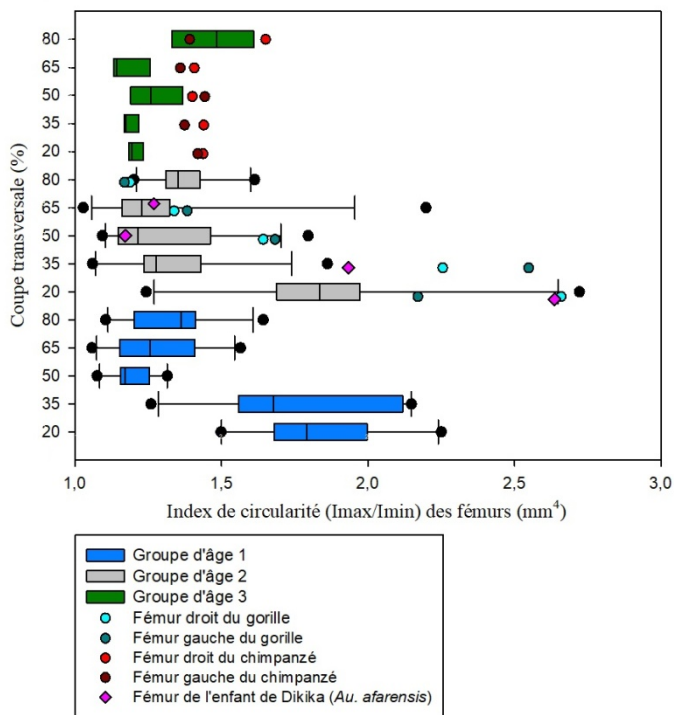
Comme , l'index de circularité (I_{\max}/I_{\min}) a pu être évalué pour l'enfant de Dikika, ce dernier sera dans cette analyse. L'index de circularité des fémurs humains montre seulement une augmentation significative avec l'âge pour les coupes transversales à 80% ($P = 0,022$). Pour les autres, la différence d'âge n'a pas d'impact significatif sur la circularité des fémurs (graphique 6). Les résultats ne sont pas homogènes puisqu'ils varient entre 1,2 (presque circulaire) et 2,1 (très ovale) (annexe 2, tableau 28). Néanmoins, les coupes transversales à

20% montrent un index, en moyenne, plus grand. Pour le gorille, l'index diminue de façon constante de l'extrémité distale (20%) jusqu'à l'extrémité proximale (80%). L'index du gorille est similaire à celui de son groupe d'âge, sauf pour les coupes transversales de 35% pour lesquelles l'index est plus élevé. Alors que l'index des fémurs du chimpanzé est relativement le même partout sur l'os. En outre, la plupart du temps l'index des fémurs du chimpanzé est plus grand (donc l'os est plus ovale) que ce qui est observé dans le groupe humain lui correspondant, le groupe 3. Pour ce qui est de l'enfant de Dikika, l'index du fémur est très similaire aux humains du groupe 2 pour les sections à 65% et 50%, mais pour les coupes transversales à 35% et 20%, il a un fémur plus ovale que ceux des humains et du chimpanzé. Il est aussi plus ovale et similaire au gorille.

Graphique 6 : Comparaison de l'index de circularité (I_{\max}/I_{\min}) des coupes transversales des fémurs d'humains, de grands singes et de l'enfant de Dikika avec les groupes d'âge 1, 2 et 3 et les différentes zones de l'os (20%, 35%, 50%, 65% et 80%).

Légende : Les boîtes du graphique montrent les résultats entre les percentiles de 25% et 75%. La ligne verticale dans les boîtes montre la médiane. Alors que les moustaches montrent l'étendue totale. Les points aux extrémités montrent les valeurs atypiques. Le groupe d'âge 3 n'a pas d'étendue totale puisqu'il y a seulement 2 individus.

Index de circularité (I_{\max}/I_{\min}) des fémurs selon le groupe et la position sur l'os.



3.1.7 Épaisseur maximum (E_{\max})

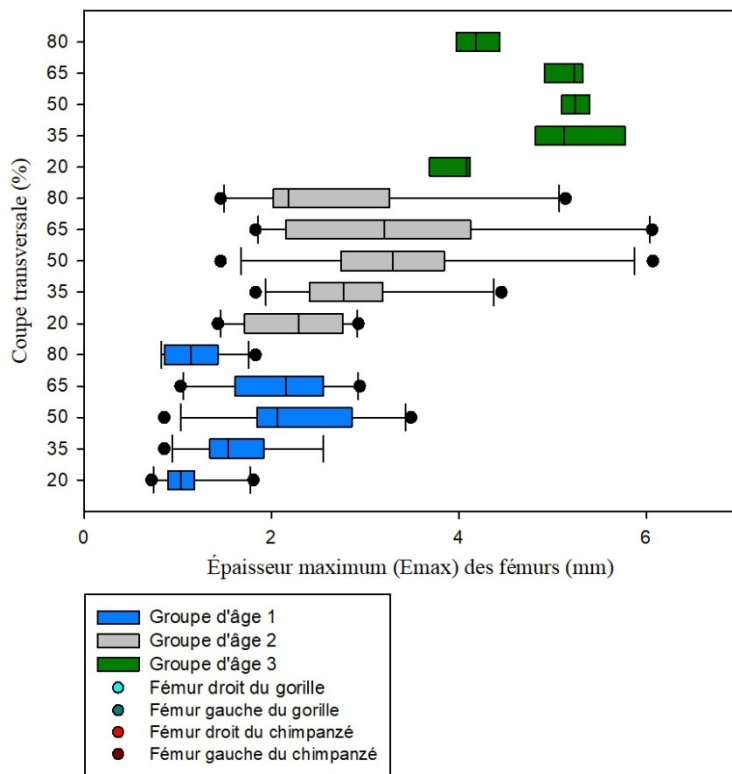
L'épaisseur maximum (E_{\max}) de l'os cortical n'a pu être analysée pour l'enfant de Dikika, car le moulage utilisé ne possédait pas de cavité médullaire, mais les analyses pour les grands singes et les humains ont été faites. Le E_{\max} des fémurs humains augmente significativement ($P = <0,001$) avec l'âge (graphique 7). Les données sont très homogènes au sein des mêmes groupes d'âge, mais plus les individus sont âgés plus l'épaisseur maximum est grande (annexe 2, tableau 18). L'épaisseur maximum augmente de l'épiphyse distale (20%) à

la mi-diaphyse (50%) et diminue en allant vers l'épiphyse proximale (80%). Cette observation peut également être faite chez les grands singes. Les résultats de ces derniers correspondent avec leur groupe d'âge, soit le groupe 2 pour le gorille et le groupe 3 pour le chimpanzé. Néanmoins, l'épaisseur maximum chez les fémurs du gorille est davantage située sur le côté élevé de son groupe d'âge.

Graphique 7 : Comparaison de l'épaisseur maximum (E_{max}) des coupes transversales des fémurs d'humains et de grands singes avec les groupes d'âge 1, 2 et 3 et les différentes zones de l'os (20%, 35%, 50%, 65% et 80%).

Légende : Les boîtes du graphique montrent les résultats entre les percentiles de 25% et 75%. La ligne verticale dans les boîtes montre la médiane. Alors que les moustaches montrent l'étendue totale. Les points aux extrémités montrent les valeurs atypiques. Le groupe d'âge 3 n'a pas d'étendue totale puisqu'il y a seulement 2 individus.

Épaisseur maximum (E_{max}) des fémurs selon le groupe et la position sur l'os.



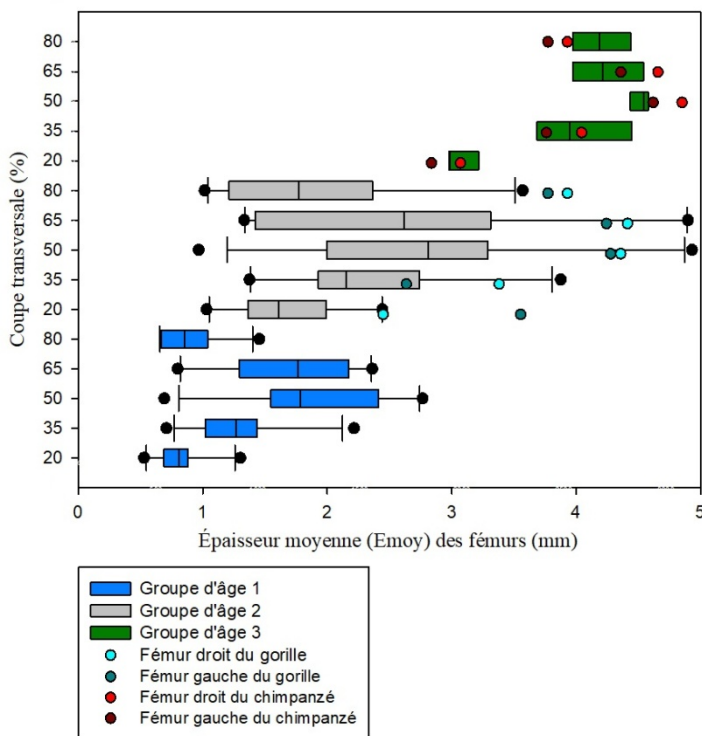
3.1.8 Épaisseur moyenne (E_{moy})

Pour l'épaisseur moyenne (E_{moy}) de l'os cortical, le même problème est survenu pour l'enfant de Dikika. Donc, ce spécimen ne sera pas dans cette analyse, mais les grands singes et les humains y seront. Le E_{moy} des fémurs humains augmente significativement ($P = <0,001$) avec l'âge (graphique 8). Les résultats de l'épaisseur moyenne des fémurs humains sont plutôt hétérogènes, surtout dans le groupe 2 (annexe 2, tableau 21). Pour les humains et les grands singes, le E_{moy} augmente, dans la plupart des cas, entre l'épiphyse distale (20%) et la mi-diaphyse (50%) et réduit en allant vers l'épiphyse proximale (80%). Le gorille, lui, a un E_{moy} très près de son groupe d'âge, bien que les résultats soient un peu plus élevés avec une moyenne de 3,7 mm, comparés à une moyenne de 2,2 mm pour le groupe d'âge 2. Le chimpanzé a également un E_{moy} qui correspond à son groupe d'âge, le groupe 3. Les deux grands singes ont aussi des résultats similaires.

Graphique 8 : Comparaison de l'épaisseur moyenne (E_{moy}) des coupes transversales des fémurs d'humains et de grands singes avec les groupes d'âge 1, 2 et 3 et les différentes zones de l'os (20%, 35%, 50%, 65% et 80%).

Légende : Les boîtes du graphique montrent les résultats entre les percentiles de 25% et 75%. La ligne verticale dans les boîtes montre la médiane. Alors que les moustaches montrent l'étendue totale. Les points aux extrémités montrent les valeurs atypiques. Le groupe d'âge 3 n'a pas d'étendue totale puisqu'il y a seulement 2 individus.

Épaisseur moyenne (E_{moy}) des fémurs selon le groupe et la position sur l'os.



3.2 Tibias

3.2.1 Aire corticale (CA)

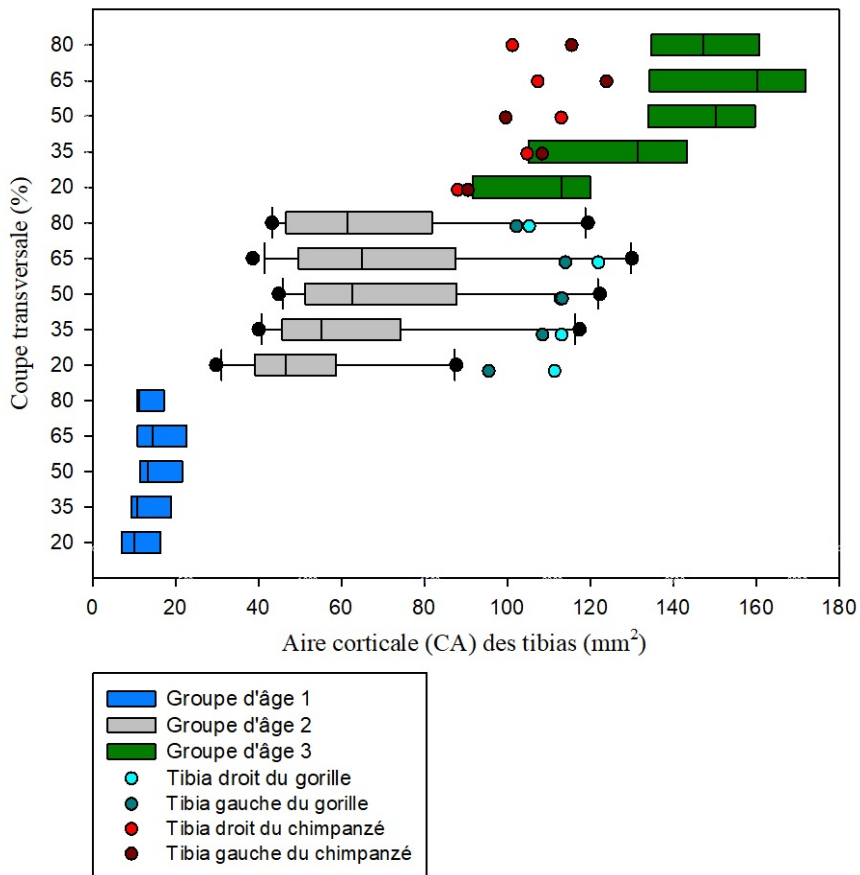
L'aire corticale des tibias humains augmente également de manière significative ($P = <0,001$) avec l'âge (graphique 9). Le CA de tous les groupes est plutôt homogène et le CA a tendance à diminuer entre l'extrémité distale de l'os (20%) et l'extrémité proximale (80%) pour les groupes 1 et 2 (annexe 2, tableau 9). Par contre, pour le groupe 3, la tendance est

complètement à l'opposée, c'est-à-dire que le CA augmente entre l'extrémité distale (20%) et proximale (80%). Pour ce qui est des tibias des grands singes, le CA du gorille est similaire à ce qui est observé pour le groupe 2. Par contre, le chimpanzé a un CA beaucoup plus faible que le groupe 3, soit une moyenne de 105,7 mm², ce qui ressemble davantage à la distribution du gorille.

Graphique 9 : Comparaison de l'aire corticale (CA) des coupes transversales des tibias d'humains et de grands singes avec les groupes d'âge 1, 2 et 3 et les différentes zones de l'os (20%, 35%, 50%, 65% et 80%).

Légende : Les boîtes du graphique montrent les résultats entre les percentiles de 25% et 75%. La ligne verticale dans les boîtes montre la médiane. Alors que les moustaches montrent l'étendue totale. Les points aux extrémités montrent les valeurs atypiques. Le groupe d'âge 3 n'a pas d'étendue totale puisqu'il y a seulement 2 individus.

Aire corticale (CA) des tibias selon le groupe et la position sur l'os.



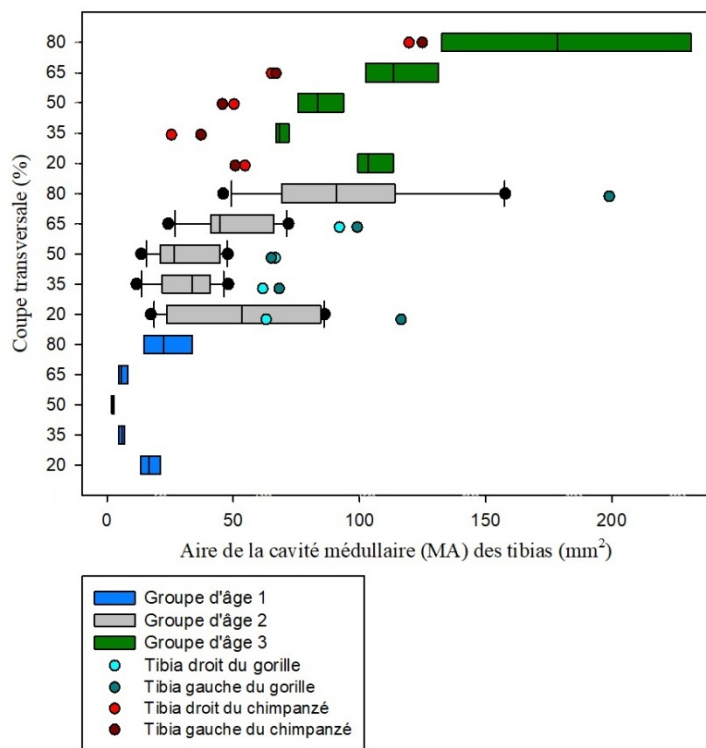
3.2.2 Aire de la cavité médullaire (MA)

L'aire de la cavité médullaire des tibias humains s'accroît significativement ($P = <0,001$) avec l'âge (graphique 10). Les groupes sont plutôt homogènes, bien que d'après l'écart-type, le MA des coupes transversales à l'extrémité proximale (80%) sont plus variables pour le groupe 2 et 3, car certains individus ont un MA plus grand que la moyenne (2F2, 2F3 et 2A1) (annexe 2, tableau 12). Des observations similaires au fémur sont faites pour le chimpanzé et le gorille. En effet, le MA du gorille est plus élevé que la plupart des groupes humains avec une moyenne de $103,4 \text{ mm}^2$ comparés à 74 mm^2 chez les humains. Le chimpanzé, lui, a un MA plus petit que son groupe d'âge. Il se rapproche davantage de ce qui est observable chez le groupe d'âge 2.

Graphique 10 : Comparaison de l'aire de la cavité médullaire (MA) des coupes transversales des tibias d'humains et de grands singes avec les groupes d'âge 1, 2 et 3 et les différentes zones de l'os (20%, 35%, 50%, 65% et 80%).

Légende : Les boîtes du graphique montrent les résultats entre les percentiles de 25% et 75%. La ligne verticale dans les boîtes montre la médiane. Alors que les moustaches montrent l'étendue totale. Les points aux extrémités montrent les valeurs atypiques. Le groupe d'âge 3 n'a pas d'étendue totale puisqu'il y a seulement 2 individus.

Aire de la cavité médullaire (MA) des tibias selon le groupe et la position sur l'os.



3.2.3 Aire subpériostale totale (TA)

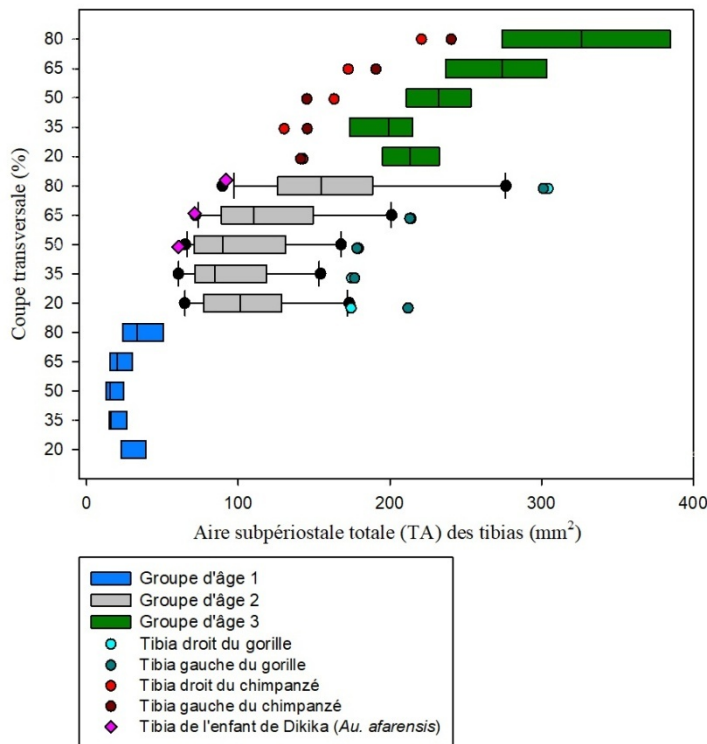
L'aire subpériostale totale pour les tibias humains montre une augmentation significative ($P < 0,001$) avec les différents groupes d'âge (graphique 11). Les données du groupe 1 sont plutôt homogènes, par contre, celles du groupe 2 et 3 sont très variables selon leur écart-type qui varient de 22,1 à 62,6 (annexe 2, tableau 15). Tout comme pour les fémurs, le TA des tibias chez les humains a tendance à diminuer de l'extrémité distale (20%) jusqu'à 35% de la diaphyse pour ensuite s'accroître vers l'extrémité proximale (80%). Le gorille a un

TA légèrement plus grand que son groupe d'âge, le groupe 2. Par contre, le TA correspond à ce qui est observable pour les humains du groupe 3. Pour ce qui est du chimpanzé, on observe l'effet contraire. C'est-à-dire que les résultats sont plus bas que ce qui est observé dans son groupe, le groupe 3. Mais les données correspondent davantage aux humains du groupe 2. L'enfant de Dikika, a un TA semblable à la distribution du groupe 2, bien que les résultats soient à l'extrémité inférieure de la distribution. De plus, la même tendance est observée chez *Au. afarensis* et chez les humains, une diminution de TA de la mi-diaphyse (50%) à l'extrémité proximale (80%).

Graphique 11 : Comparaison de l'aire subpériostale totale (TA) des coupes transversales des tibias d'humains, de grands singes et de l'enfant de Dikika avec les groupes d'âge 1, 2 et 3 et les différentes zones de l'os (20%, 35%, 50%, 65% et 80%).

Légende : Les boîtes du graphique montrent les résultats entre les percentiles de 25% et 75%. La ligne verticale dans les boîtes montre la médiane. Alors que les moustaches montrent l'étendue totale. Les points aux extrémités montrent les valeurs atypiques. Le groupe d'âge 3 n'a pas d'étendue totale puisqu'il y a seulement 2 individus.

Aire subpériostale totale (TA) des tibias selon le groupe et la position sur l'os.



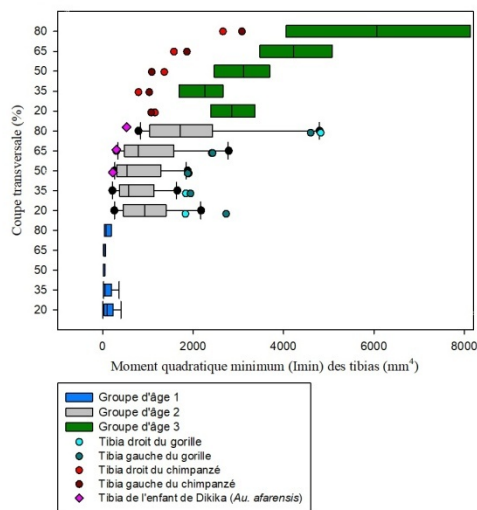
3.2.4 Moment quadratique (I_{\min} et I_{\max})

Tout comme les fémurs, les tibias humains ont un I_{\min} et I_{\max} plutôt variable d'un individu à l'autre et ils augmentent drastiquement entre les groupes d'âge (graphique 12). Le I_{\min} et I_{\max} des tibias semblent diminuer de l'extrémité distale (20%) à la mi-diaphyse (50%) et remontent jusqu'à l'extrémité proximale (80%). Le gorille a des résultats pour le I_{\min} qui correspond à l'extrémité forte de son groupe d'âge, le 2 et le I_{\max} sont légèrement plus élevés que celui de son groupe d'âge. Par contre, le I_{\min} et I_{\max} du chimpanzé ne correspond pas à son groupe d'âge, le 3. Ils ressemblent davantage à ce qui est observable dans le groupe 2. La même tendance que les humains est observés pour le I_{\min} et I_{\max} chez les grands singes. Le tibia de l'enfant de Dikika a un I_{\min} et I_{\max} correspondant à la partie faible de son groupe d'âge. Le I_{\min} et I_{\max} augmente légèrement de la mi-diaphyse (50%) à l'extrémité proximale (80%) chez l'enfant de Dikika, une tendance plus similaire aux humains et différente de celui des grands singes qui ont une augmentation plus marquée.

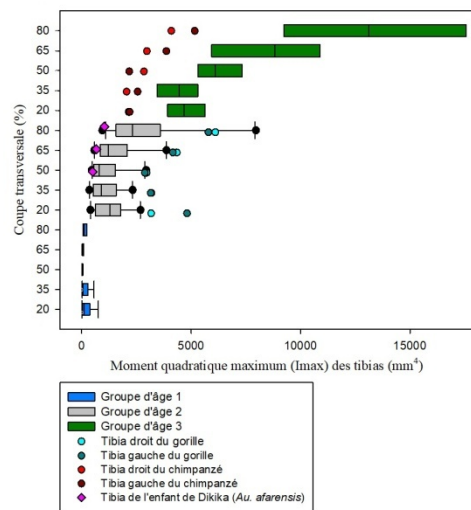
Graphique 12 : Comparaison du moment quadratique minimum et maximum (mm^4) des tibias d'humains, de grands singes et de l'enfant de Dikika avec les groupes d'âge 1, 2 et 3 et les différentes zones de l'os (20%, 35%, 50%, 65% et 80%).

Légende : Les boîtes du graphique montrent les résultats entre les percentiles de 25% et 75%. La ligne verticale dans les boîtes montre la médiane. Alors que les moustaches montrent l'étendue totale. Les points aux extrémités montrent les valeurs atypiques. Le groupe d'âge 3 n'a pas d'étendue totale puisqu'il y a seulement 2 individus.

Moment quadratique minimum (I_{\min}) des tibias selon le groupe et la position sur l'os.



Moment quadratique maximum (I_{\max}) des tibias selon le groupe et la position sur l'os.



3.2.5 Moment d'inertie polaire (J)

Les résultats du J des tibias ne sont pas homogènes surtout pour le groupe 2 et 3 (graphique 13) (annexe 2, tableau 25). De plus, il est possible de noter pour tous les individus que le J diminue très peu entre l'extrémité distale (20%) et la mi-diaphyse (50%) et augmente beaucoup de la mi-diaphyse en allant vers l'extrémité proximale (80%) (graphique 13).

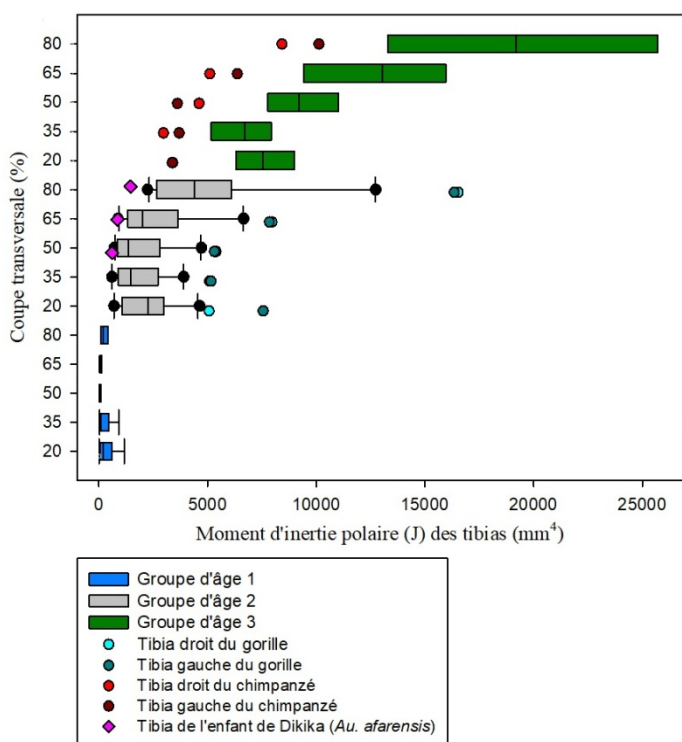
Il semble que pour tous les individus la zone avec le J le plus élevé soit à l'extrémité proximale (80%). Toutefois, cette tendance est moins perceptible pour le groupe d'âge 1. En outre, le gorille a des valeurs beaucoup plus hautes que celles de la distribution de son groupe d'âge, soit le groupe 2. Alors que le chimpanzé a un J un peu plus faible que son groupe d'âge et se situe entre le groupe 2 et 3. L'enfant de Dikika se retrouve dans la variation de son groupe

d'âge, le groupe 2, bien qu'il soit à l'extrémité la plus faible de celui-ci et même hors de la distribution à 20%.

Graphique 13 : Comparaison du moment d'inertie polaire (J) des coupes transversales des tibias d'humains, de grands singes et de l'enfant de Dikika avec les groupes d'âge 1, 2 et 3 et les différentes zones de l'os (20%, 35%, 50%, 65% et 80%).

Légende : Les boîtes du graphique montrent les résultats entre les percentiles de 25% et 75%. La ligne verticale dans les boîtes montre la médiane. Alors que les moustaches montrent l'étendue totale. Les points aux extrémités montrent les valeurs atypiques. Le groupe d'âge 3 n'a pas d'étendue totale puisqu'il y a seulement 2 individus.

Moment d'inertie polaire (J) des tibias selon le groupe et la position sur l'os.



3.2.6 Index de circularité (I_{max}/I_{min})

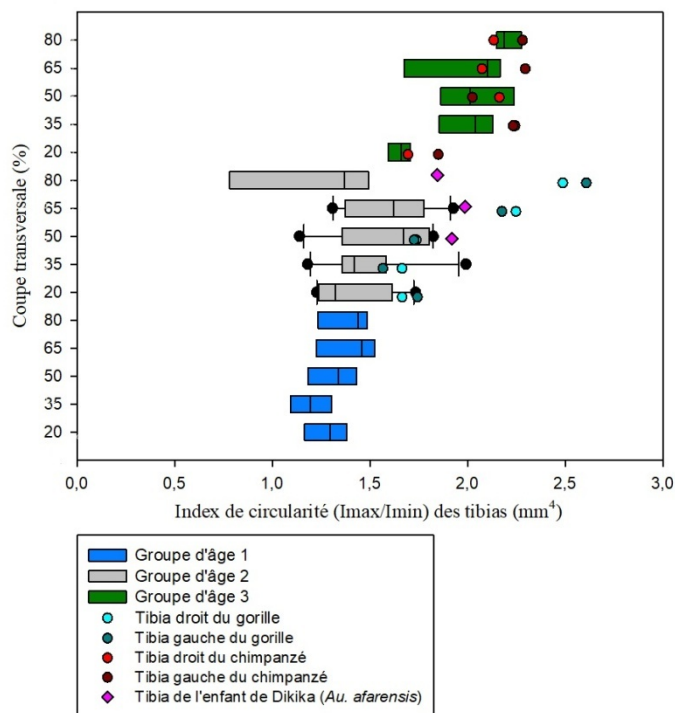
L'index de circularité des tibias humains montre une différence significative ($P = <0,001$) entre la circularité de tibias et l'âge. En fait, l'index tend à augmenter avec l'âge. Par contre, les coupes transversales à 20% ne montrent pas de différence significative ($P = 0,119$) selon l'âge (graphique 14). Les données des tibias humains tournent autour de 1,3 (quasi-

circulaires) et 2,2 (très ovales) (annexe 2, tableau 29). Les humains et le gorille montrent une tendance vers la forme plus ovale de l'extrémité distale et la mi-diaphyse (50%) et une tendance vers une forme plus ronde entre la mi-diaphyse (50%-65%) et l'extrémité proximale (80%). De plus, l'index du gorille est semblable à celui de son groupe d'âge, le 2, sauf pour la coupe transversale de 65% pour laquelle l'index indique une forme plus ovale. En outre, les résultats pour les tibias du chimpanzé sont relativement les mêmes partout le long de l'os. Aussi, la plupart du temps l'index du chimpanzé correspond à son groupe d'âge, le groupe 3, mais il est parfois légèrement plus ovale. Pour ce qui est de l'enfant de Dikika, l'index du tibia entre dans la distribution du groupe 2, bien qu'il soit un peu plus ovale par endroit. Les résultats de Dikika sont également souvent près de ceux des grands singes.

Graphique 14 : Comparaison de l'index de circularité (I_{max}/I_{min}) des coupes transversales des tibias d'humains, de grands singes et de l'enfant de Dikika avec les groupes d'âge 1, 2 et 3 et les différentes zones de l'os (20%, 35%, 50%, 65% et 80%).

Légende : Les boîtes du graphique montrent les résultats entre les percentiles de 25% et 75%. La ligne verticale dans les boîtes montre la médiane. Alors que les moustaches montrent l'étendue totale. Les points aux extrémités montrent les valeurs atypiques. Le groupe d'âge 3 n'a pas d'étendue totale puisqu'il y a seulement 2 individus.

Index de circularité (I_{max}/I_{min}) des tibias selon le groupe et la position sur l'os.



3.2.7 Épaisseur maximum (E_{max})

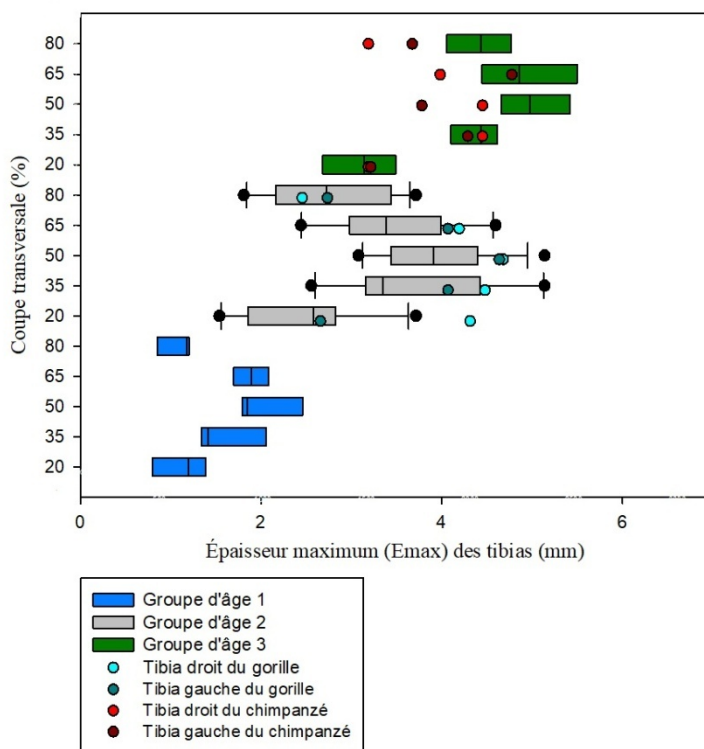
L'épaisseur maximum des tibias humains montre une augmentation significative ($P = <0,001$) avec l'âge des individus (graphique 15). Tout comme les fémurs, les résultats pour les tibias sont homogènes et montrent une grande augmentation du E_{max} entre les groupes d'âge (annexe 2, tableau 19). La tendance est également la même que les fémurs pour les tibias humains et de grands singes, soit une augmentation du E_{max} entre l'extrémité distale (20%) et la mi-diaphyse (50%) et une diminution en allant vers l'extrémité proximale (80%). De plus, le

gorille et le chimpanzé se retrouvent, la plupart du temps, dans la distribution de leur groupe d'âge, sauf pour le chimpanzé aux coupes transversales de 80% et 50% puisque le E_{max} est plus faible que le groupe d'âge.

Graphique 15 : Comparaison de l'épaisseur maximum (E_{max}) des coupes transversales des tibias d'humains et de grands singes avec les groupes d'âge 1, 2 et 3 et les différentes zones de l'os (20%, 35%, 50%, 65% et 80%).

Légende : Les boîtes du graphique montrent les résultats entre les percentiles de 25% et 75%. La ligne verticale dans les boîtes montre la médiane. Alors que les moustaches montrent l'étendue totale. Les points aux extrémités montrent les valeurs atypiques. Le groupe d'âge 3 n'a pas d'étendue totale puisqu'il y a seulement 2 individus.

Épaisseur maximum (E_{max}) des tibias selon le groupe et la position sur l'os.



3.2.8 Épaisseur moyenne (E_{moy})

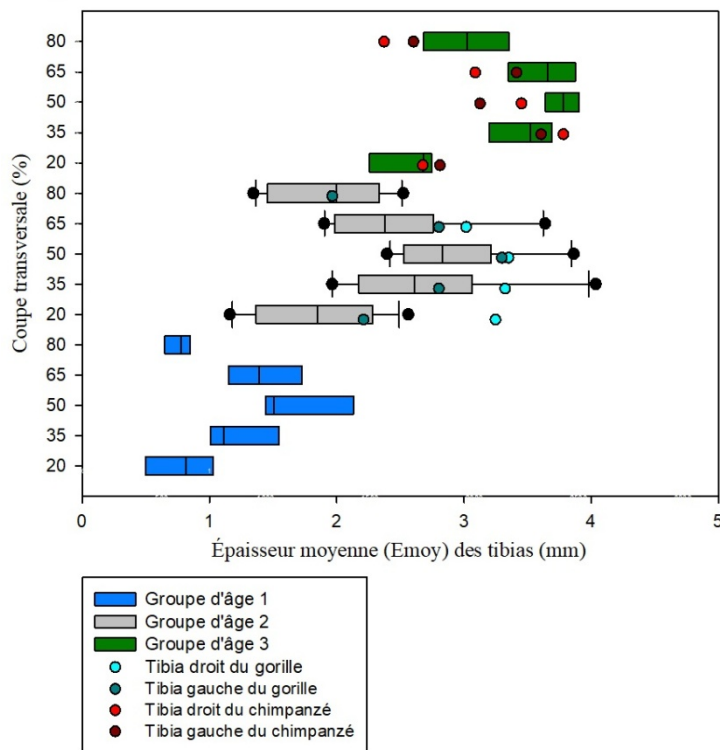
Les tibias humains ont un E_{moy} qui augmente significativement ($P = <0,001$) avec l'âge (graphique 16). Ils ont aussi des résultats très homogènes (annexe 2, tableau 28). Tout comme

les fémurs, les tibias humains et de grands singes ont un E_{moy} qui augmente, dans la plupart des cas, entre l'épiphyse distale (20%) et la mi-diaphyse (50%) et réduit en allant vers l'épiphyse proximale (80%). Le gorille, lui, a un E_{moy} semblable à son groupe d'âge. Les données pour le chimpanzé le placent, soit dans la distribution de son groupe d'âge, le groupe 3, soit légèrement inférieur à celui-ci. Encore une fois, les deux espèces de grands singes ont des résultats très similaires.

Graphique 16 : Comparaison de l'épaisseur moyenne (E_{moy}) des coupes transversales des tibias d'humains et de grands singes avec les groupes d'âge 1, 2 et 3 et les différentes zones de l'os (20%, 35%, 50%, 65% et 80%).

Légende : Les boîtes du graphique montrent les résultats entre les percentiles de 25% et 75%. La ligne verticale dans les boîtes montre la médiane. Alors que les moustaches montrent l'étendue totale. Les points aux extrémités montrent les valeurs atypiques. Le groupe d'âge 3 n'a pas d'étendue totale puisqu'il y a seulement 2 individus.

Épaisseur moyenne (E_{moy}) des tibias selon le groupe et la position sur l'os.



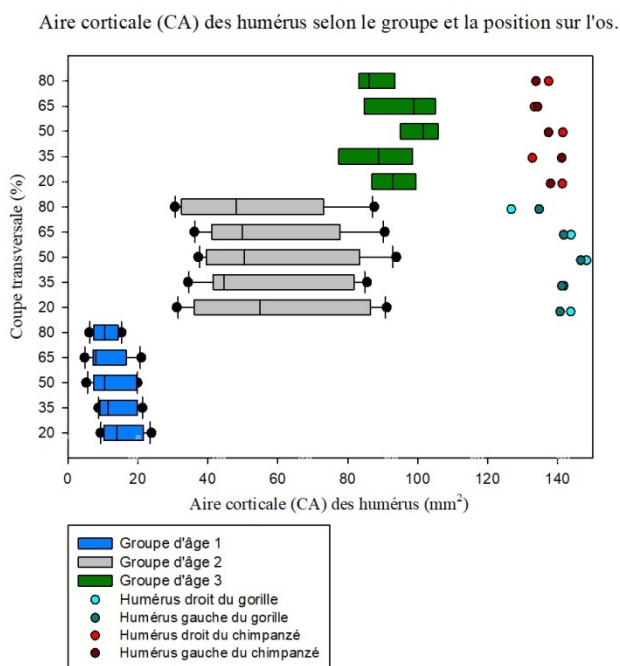
3.3 Humérus

3.3.1 Aire corticale (CA)

Les résultats des humérus montrent que le CA des humains augmente de manière significative avec l'âge ($P = <0,001$) (graphique 17). Les groupes humains semblent plutôt homogènes et il y a une tendance vers une diminution du CA des extrémités distales (20%) à proximales (80%) sauf pour le groupe 3 dans lequel le CA augmente entre l'extrémité distale (20%) et la mi-diaphyse (50%) (annexe 2, tableau 10). Les humérus du gorille et du chimpanzé ont un CA significativement plus grand que tous les groupes d'âge humains. En fait, ils ont une moyenne respective de $147,7 \text{ mm}^2$ et $137,8 \text{ mm}^2$ comparés aux humains qui ont une moyenne de $57,5 \text{ mm}^2$.

Graphique 17 : Comparaison de l'aire corticale (CA) des coupes transversales des humérus d'humains et de grands singes avec les groupes d'âge 1, 2 et 3 et les différentes zones de l'os (20%, 35%, 50%, 65% et 80%).

Légende : Les boîtes du graphique montrent les résultats entre les percentiles de 25% et 75%. La ligne verticale dans les boîtes montre la médiane. Alors que les moustaches montrent l'étendue totale. Les points aux extrémités montrent les valeurs atypiques. Le groupe d'âge 3 n'a pas d'étendue totale puisqu'il y a seulement 2 individus.



3.3.2 Aire de la cavité médullaire (MA)

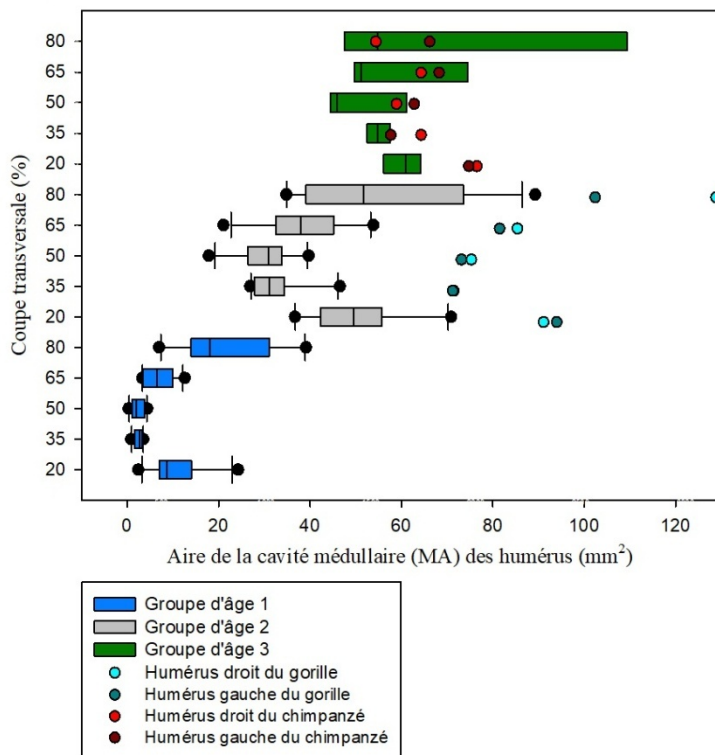
L'aire de la cavité médullaire des humérus humains montre également une augmentation significative ($P = <0,001$) de l'aire avec un accroissement de l'âge des différents groupes (graphique 18). Selon les écarts-types, il y a très peu de variances dans le MA pour les différents groupes d'âge (annexe 2, tableau 13). Malgré quelques exceptions, le MA a tendance à augmenter entre l'extrémité distale (20%) et l'extrémité proximale (80%). Chez les grands singes, le gorille présente encore des variables plus grandes que la moyenne des humains de son groupe. Une moyenne de 88 mm^2 pour le gorille alors que le groupe 3 a une moyenne de $54,5 \text{ mm}^2$. Les résultats du chimpanzé correspondent à son groupe d'âge, le groupe 2. Par

contre, l'aire de la cavité médullaire est très constant comparé aux autres groupes. En effet, de 35% à 80%, la taille de la cavité médullaire ne varie pas beaucoup, mais elle est nettement plus grande à la coupe transversale de 20%.

Graphique 18 : Comparaison de l'aire de la cavité médullaire (MA) des coupes transversales des humérus d'humains et de grands singes avec les groupes d'âge 1, 2 et 3 et les différentes zones de l'os (20%, 35%, 50%, 65% et 80%).

Légende : Les boîtes du graphique montrent les résultats entre les percentiles de 25% et 75%. La ligne verticale dans les boîtes montre la médiane. Alors que les moustaches montrent l'étendue totale. Les points aux extrémités montrent les valeurs atypiques. Le groupe d'âge 3 n'a pas d'étendue totale puisqu'il y a seulement 2 individus.

Aire de la cavité médullaire (MA) des humérus selon le groupe et la position sur l'os.



3.3.3 Aire subpériostale totale (TA)

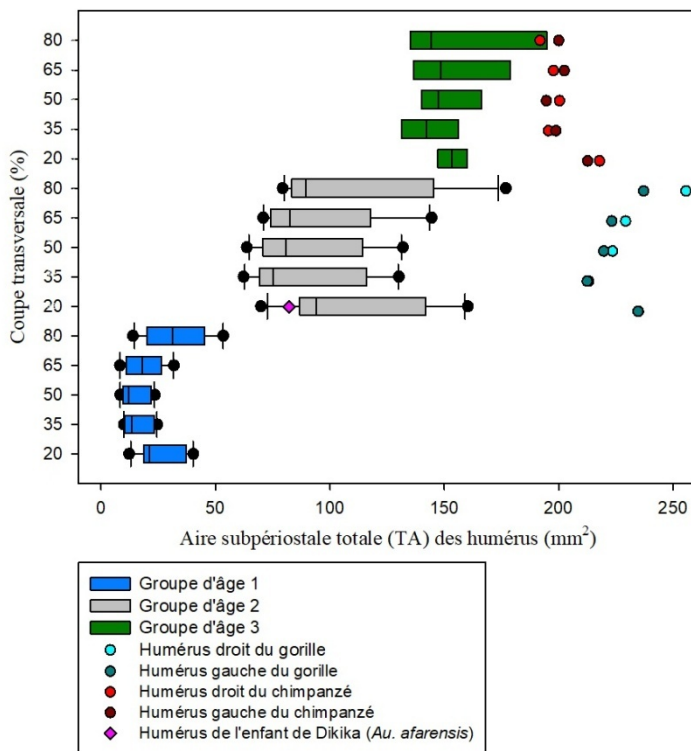
L'aire subpériostale totale des humérus humains augmente pour les différents groupes d'âge de manière significative ($P = <0,001$) (graphique 19). Selon les écarts-types, qui ne sont pas très élevés, le TA est plutôt homogène parmi l'échantillon humain (annexe 2, tableau 16).

Encore une fois, tout comme les résultats des fémurs et des tibias, le TA des humérus chez les humains a tendance à diminuer de l'extrémité distale (20%) à la mi-diaphyse (50%) pour ensuite s'accroître vers l'extrémité proximale (80%). Par contre, le gorille et le chimpanzé montrent des résultats différents. Leurs TA sont tous plus grands que ceux des humains. Ils sont même assez constants d'une part à l'autre de l'os (de 20% à 80%). En effet, le TA pour le gorille est situé entre 213,6 mm² et 257,1 mm². Alors que les données pour le chimpanzé sont toutes situées entre 192,8 mm² et 219 mm². Le TA de l'humérus de l'enfant de Dikika, tout comme les autres os longs, tombent dans la partie basse de la variation humaine du groupe 2.

Graphique 19 : Comparaison de l'aire subpériostale totale (TA) des coupes transversales des humérus d'humains, de grands singes et de l'enfant de Dikika avec les groupes d'âge 1, 2 et 3 et les différentes zones de l'os (20%, 35%, 50%, 65% et 80%).

Légende : Les boîtes du graphique montrent les résultats entre les percentiles de 25% et 75%. La ligne verticale dans les boîtes montre la médiane. Alors que les moustaches montrent l'étendue totale. Les points aux extrémités montrent les valeurs atypiques. Le groupe d'âge 3 n'a pas d'étendue totale puisqu'il y a seulement 2 individus.

Aire subpériostale totale (TA) des humérus selon le groupe et la position sur l'os.



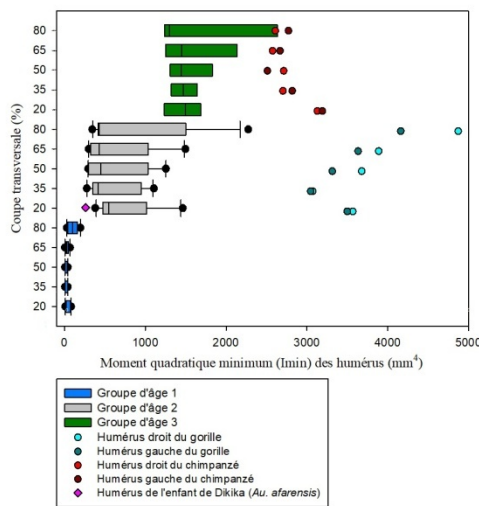
3.3.4 Moment quadratique (I_{\min} et I_{\max})

Le moment quadratique minimum et maximum des humérus humains s'accroît de manière significative ($P = <0,001$) entre le groupe d'âge 1, 2 et 3. Le I_{\max} et I_{\min} varient beaucoup et ils augmentent drastiquement entre les groupes d'âge (graphique 20). La tendance du I_{\min} et I_{\max} des humérus montre une diminution de l'extrémité distale (20%) jusqu'à la mi-diaphyse (50%) et une augmentation entre cette dernière et l'extrémité proximale (80%). Le gorille et le chimpanzé ont un I_{\max} et I_{\min} similaires, malgré le fait que le I_{\min} du chimpanzé est en moyenne plus bas que celui du gorille ($3671,5 \text{ mm}^4$ pour le gorille et $2759,8 \text{ mm}^4$ pour le chimpanzé). Le gorille et le chimpanzé ont un I_{\min} plus grand que tous les humains aux coupes transversales 80%, 65% et 50%. Pour les coupes à 35% et 20%, leurs données se situent entre le groupe 2 et 3. Alors que le I_{\max} des grands singes est plus grand que tous les groupes d'âge, particulièrement celui du gorille qui surpasse aussi celui du chimpanzé. La moyenne pour le I_{\max} du gorille est de $5007,5 \text{ mm}^4$ alors que celui du chimpanzé est de $3197,0 \text{ mm}^4$ et celui des humains du groupe 3 est de $2303,3 \text{ mm}^4$. La tendance du I_{\min} pour les grands singes est similaire aux humains, par contre le I_{\max} est différent. Pour le gorille, le I_{\max} diminue et augmente à chaque coupe transversale, alors que pour le chimpanzé, il diminue entre la coupe à 20% et 35%, puis augmente jusqu'à 65% et diminue de nouveau à 80%. Pour l'humérus de l'enfant de Dikika, il un I_{\min} et I_{\max} légèrement plus bas que le groupe 2, mais plus grand que le groupe 1.

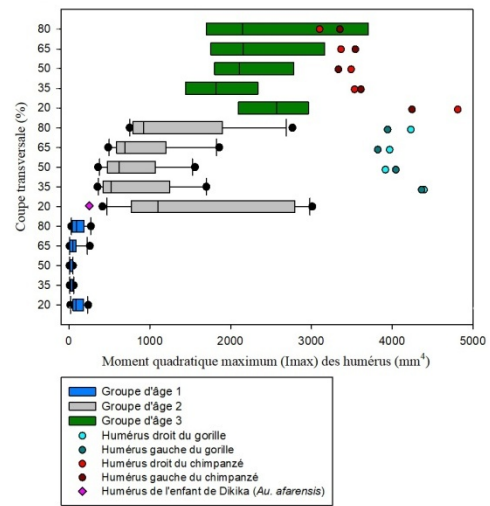
Graphique 20 : Comparaison du moment quadratique minimum et maximum (mm^4) des humérus d'humains, de grands singes et de l'enfant de Dikika avec les groupes d'âge 1, 2 et 3 et les différentes zones de l'os (20%, 35%, 50%, 65% et 80%).

Légende : Les boîtes du graphique montrent les résultats entre les percentiles de 25% et 75%. La ligne verticale dans les boîtes montre la médiane. Alors que les moustaches montrent l'étendue totale. Les points aux extrémités montrent les valeurs atypiques. Le groupe d'âge 3 n'a pas d'étendue totale puisqu'il y a seulement 2 individus.

Moment quadratique minimum (I_{\min}) des humérus selon le groupe et la position sur l'os.



Moment quadratique maximum (I_{\max}) des humérus selon le groupe et la position sur l'os.



3.3.5 Moment d'inertie polaire (J)

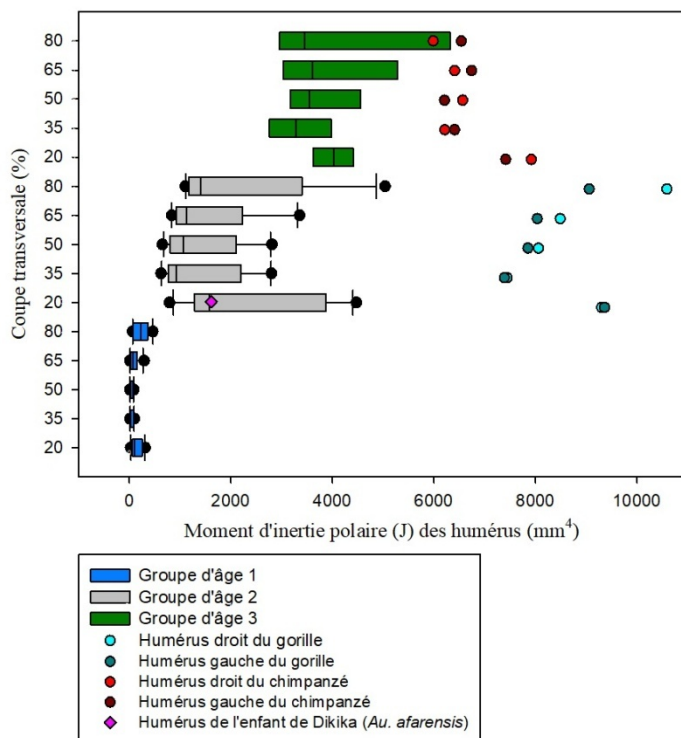
Les résultats ne sont pas homogènes (graphique 21) (annexe 2, tableau 26). La tendance observée le long de l'os est variable entre les individus et les groupes. Chez le groupe 1, le J est similaire et constant le long de l'os. Chez le gorille et les humains du groupe d'âge 2 et 3, le J diminue de l'extrémité distale (20%) à la coupe de 35% ou 50% et remonte vers l'extrémité proximale (80%). Cette tendance bien que aussi présente chez les humains est plus marquée chez le gorille. Pour ce qui est du chimpanzé, le J diminue beaucoup entre l'extrémité distale (20%) et la coupe transversale à 35% pour augmenter très peu jusqu'à la coupe à 65% et diminuer légèrement vers l'extrémité proximale (80%). Pour l'enfant de Dikika cette tendance est impossible à observer puisqu'il y a seulement le résultat pour la coupe transversale à 20%. Néanmoins, son résultat est près de celui des humains.

Le J est à son plus élevé chez les humains du groupe 3 à la mi-diaphyse (50%) et pour certains à l'extrémité proximale (80%) alors que pour les autres groupes et le gorille, la zone avec un plus grand J est la partie proximale (80%). Le chimpanzé, lui, montre un J fort à l'extrémité distale (20%). Le J chez le gorille et le chimpanzé est plus élevé que leur groupe d'âge. Pour ce qui est d'*Au. afarensis*, le J est similaire à ce qui est vu pour son groupe d'âge, soit le groupe 2.

Graphique 21 : Comparaison du moment d'inertie polaire (J) des coupes transversales des humérus d'humains, de grands singes et de l'enfant de Dikika avec les groupes d'âge 1, 2 et 3 et les différentes zones de l'os (20%, 35%, 50%, 65% et 80%).

Légende : Les boîtes du graphique montrent les résultats entre les percentiles de 25% et 75%. La ligne verticale dans les boîtes montre la médiane. Alors que les moustaches montrent l'étendue totale. Les points aux extrémités montrent les valeurs atypiques. Le groupe d'âge 3 n'a pas d'étendue totale puisqu'il y a seulement 2 individus.

Moment d'inertie polaire (J) des humérus selon le groupe et la position sur l'os.



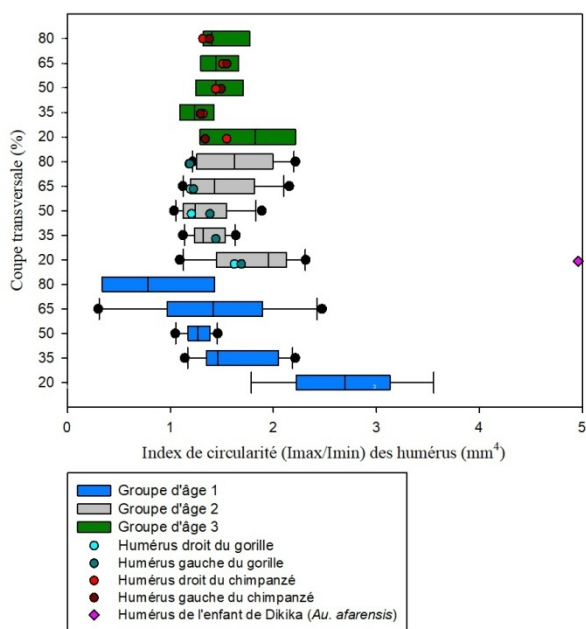
3.3.6 Index de circularité (I_{\max}/I_{\min})

L'index de circularité des humérus humains ne présente pas de différence significative ($P = 0,773$) entre les groupes d'âge. La plupart des individus se situent entre 1 et 1,5 et certains spécimens du groupe 1 et 2 ont des résultats plus élevés ($\geq 1,5$), donc une circularité plus faible (2A6, 2B12, 2A9, 2E3 et 2A1) (graphique 22) (annexe 2, tableau 30). Pour ce qui est du gorille et du chimpanzé, leur index est constant et similaire de l'extrémité distale (20%) jusqu'à l'extrémité proximale (80%). Les deux se retrouvent au milieu de la distribution humaine et ont donc une circularité similaire. L'enfant de Dikika, quant à lui, a un humérus très ovale qui est très loin de la forme des humains ou des grands singes.

Graphique 22 : Comparaison de l'index de circularité (I_{\max}/I_{\min}) des coupes transversales des humérus d'humains, de grands singes et de l'enfant de Dikika avec les groupes d'âge 1, 2 et 3 et les différentes zones de l'os (20%, 35%, 50%, 65% et 80%).

Légende : Les boîtes du graphique montrent les résultats entre les percentiles de 25% et 75%. La ligne verticale dans les boîtes montre la médiane. Alors que les moustaches montrent l'étendue totale. Les points aux extrémités montrent les valeurs atypiques. Le groupe d'âge 3 n'a pas d'étendue totale puisqu'il y a seulement 2 individus.

Index de circularité (I_{\max}/I_{\min}) des humérus selon le groupe et la position sur l'os.



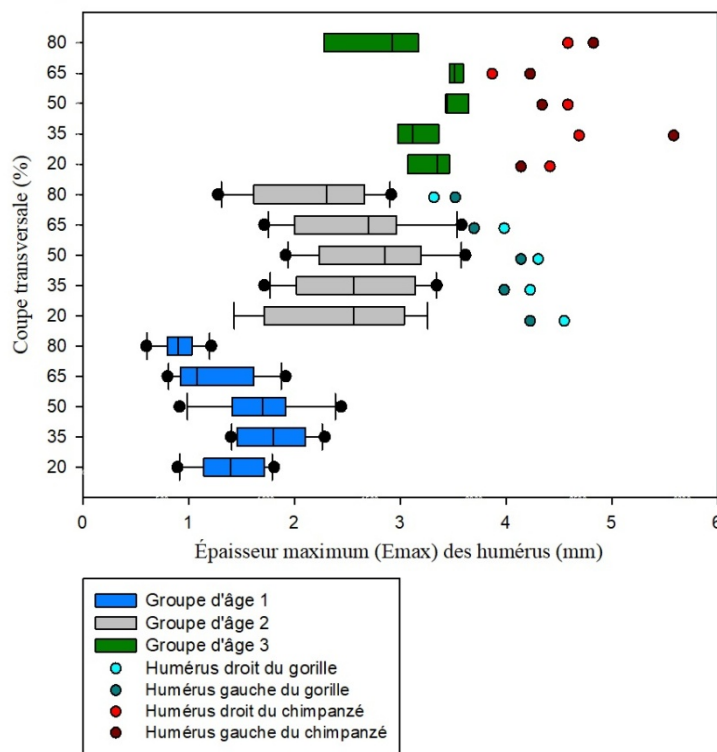
3.3.7 Épaisseur maximum (E_{\max})

Pour ce qui est des humérus humains, l'épaisseur maximum augmente aussi de façon significative ($P = <0,001$) avec l'âge des individus (graphique 23). Les résultats sont également très homogènes et ne changent pas aussi drastiquement avec l'augmentation en âge des individus (annexe 2, tableau 20). Tout comme les autres os longs des humains et des grands singes, le E_{\max} augmente entre l'épiphyse distale (20%) et la diaphyse (50%) et réduit en allant vers l'épiphyse proximale (80%), sauf pour le chimpanzé dont le E_{\max} de la partie proximale est beaucoup plus élevé que le reste des résultats. Par contre, ce qui diffère avec le reste des os longs c'est la distribution des grands singes qui montrent un E_{\max} beaucoup plus élevé, soit une moyenne de 4 mm pour le gorille et de 4,6 mm pour le chimpanzé alors que les humains du groupe 3 ont une moyenne de 3,3 mm.

Graphique 23 : Comparaison de l'épaisseur maximum (E_{max}) des coupes transversales des humérus d'humains et de grands singes avec les groupes d'âge 1, 2 et 3 et les différentes zones de l'os (20%, 35%, 50%, 65% et 80%).

Légende : Les boîtes du graphique montrent les résultats entre les percentiles de 25% et 75%. La ligne verticale dans les boîtes montre la médiane. Alors que les moustaches montrent l'étendue totale. Les points aux extrémités montrent les valeurs atypiques. Le groupe d'âge 3 n'a pas d'étendue totale puisqu'il y a seulement 2 individus.

Épaisseur maximum (E_{max}) des humérus selon le groupe et la position sur l'os.



3.3.8 Épaisseur moyenne (E_{moy})

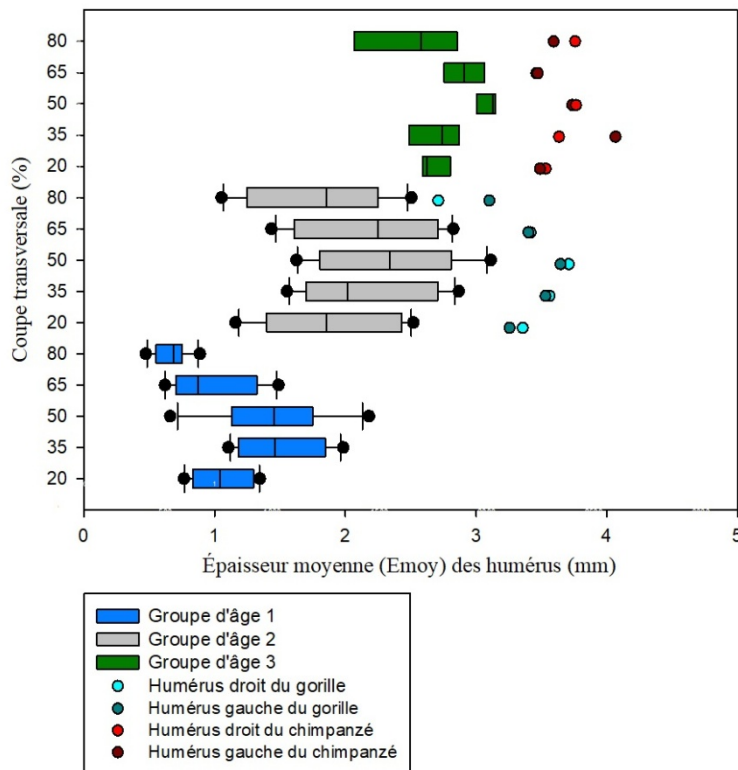
Les humérus humains, comme les autres os longs analysés, ont un E_{moy} qui augmente significativement ($P = <0,001$) avec l'âge (graphique 24) ainsi que des résultats très homogènes (annexe 2, tableau 23). La tendance du E_{moy} sur la longueur des humérus et de grands singes est traduite par une légère augmentation entre l'épiphyse distale (20%) et la mi-diaphyse (50%) et une diminution vers l'épiphyse proximale (80%). En fait, le long de la partie distale des humérus, le E_{moy} est très constant et similaire. Par contre, les grands singes ont des

résultats plus grands que tous les humains, puisque le gorille a une moyenne, pour toutes les coupes, de 3,4 mm et le chimpanzé a une moyenne de 3,7 mm alors que les humains du groupe d'âge 3 ont une moyenne de 2,8 mm.

Graphique 24 : Comparaison de l'épaisseur moyenne (E_{moy}) des coupes transversales des humérus d'humains et de grands singes avec les groupes d'âge 1, 2 et 3 et les différentes zones de l'os (20%, 35%, 50%, 65% et 80%).

Légende : Les boîtes du graphique montrent les résultats entre les percentiles de 25% et 75%. La ligne verticale dans les boîtes montre la médiane. Alors que les moustaches montrent l'étendue totale. Les points aux extrémités montrent les valeurs atypiques. Le groupe d'âge 3 n'a pas d'étendue totale puisqu'il y a seulement 2 individus.

Épaisseur moyenne (E_{moy}) des humérus selon le groupe et la position sur l'os.



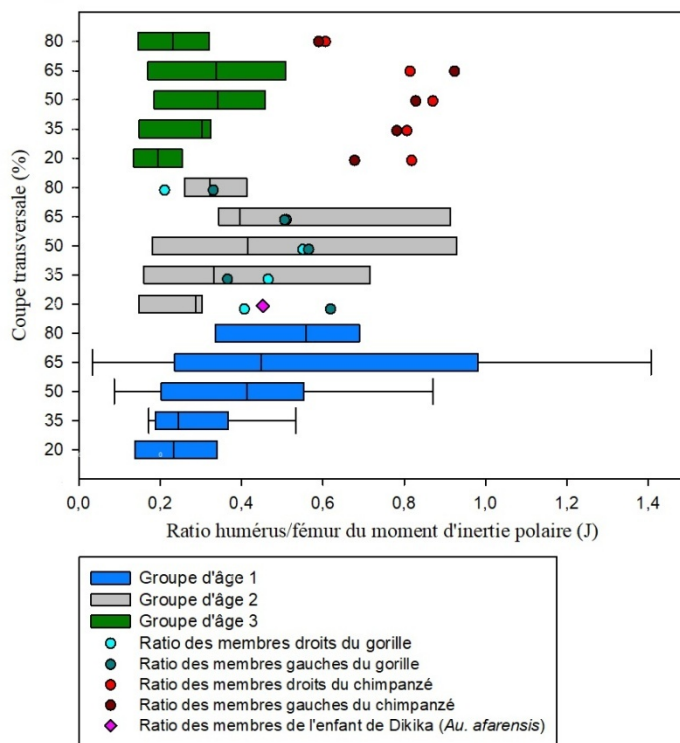
3.4 Ratio humérus/fémur du J

Les résultats pour les ratios humérus/fémur du J montrent une certaine homogénéité (graphique 19) (annexe 2, tableau 26). Le ratio chez les humains montre un J plus fort chez le fémur que l'humérus, sauf pour quelques individus qui ont un J plus grand pour l'humérus. Cette exception survient presque qu'exclusivement dans le groupe d'âge 1. Le ratio du gorille pour le J est similaire aux humains du même groupe d'âge, indiquant que l'humérus est moins résistant que le fémur. Le chimpanzé, lui, a un ratio plus élevé et plus près de 1, ce qui indique une résistance similaire entre l'humérus et le fémur. Alors que l'enfant de Dikika semble avoir un ratio comme celui du gorille, bien qu'il soit près de la tendance humaine. Son J pour le fémur reste plus grand que celui de l'humérus, mais les résultats ont seulement pu être calculés à la coupe transversale de 20%.

Graphique 25 : Comparaison du ratio humérus/fémur du moment d'inertie polaire (J) des coupes transversales d'humains, de grands singes et de l'enfant de Dikika avec les groupes d'âge 1, 2 et 3 et les différentes zones de l'os (20%, 35%, 50%, 65% et 80%).

Légende : Les boîtes du graphique montrent les résultats entre les percentiles de 25% et 75%. La ligne verticale dans les boîtes montre la médiane. Alors que les moustaches montrent l'étendue totale. Les points aux extrémités montrent les valeurs atypiques. Le groupe d'âge 3 n'a pas d'étendue totale puisqu'il y a seulement 2 individus.

Ratio humérus/fémur du moment d'inertie polaire (J) selon le groupe et la position sur l'os.



3.5 Récapitulatif des résultats

Les résultats pour les fémurs, les tibias et les humérus des humains juvéniles augmentent tous de manière significative avec l'âge des individus sauf pour certaines coupes transversales de l'index de circularité (fémur : 20%, 35%, 50% et 65%; tibia : 20%; humérus : 20%, 35%, 50%, 65%, 80%).

Le ratio entre les humérus et les fémurs montrent pour les humains et le gorille un fémur plus résistant que l'humérus. *Au. afarensis* montre des résultats semblables aux humains et au gorille, bien qu'il se rapproche davantage des humains. Le chimpanzé, lui, possède un humérus et un fémur de résistance similaire.

Membres inférieurs :

La plupart du temps les tendances entre les coupes transversales des fémurs sont similaires entre les humains, les grands singes et l'enfant de Dikika sauf pour l'index de circularité. En effet, il est constant chez les humains et les chimpanzés mais diminuent entre 20% et 80% chez le gorille. Pour le CA des fémurs, les résultats augmentent entre 20% et 80% et pour le MA c'est le contraire.

La tendance pour le CA des tibias du groupe d'âge 1 et 2 est différente de celle des fémurs, soient que les résultats montrent une diminution entre 20% et 80%.

Pour les fémurs et les tibias, la tendance est la même pour le TA, I_{\max} , I_{\min} et le J montrent une diminution entre 20% et 50% et une augmentation entre 50% et 80%. Pour le E_{moy} et E_{max} c'est le contraire, soit une augmentation entre 20% et 50% et une diminution entre 50% et 80%.

Pour la plupart des paramètres (CA, MA, TA, I_{\max} , I_{\min} , J) des fémurs et des tibias, les résultats du chimpanzé sont plus faibles que le groupe d'âge lui correspondant, le groupe d'âge 3, et les résultats du gorille sont plus élevés que son groupe d'âge, le groupe 2. Pour l'épaisseur moyenne et maximum les résultats des grands singes sont similaires aux humains et l'index de circularité du gorille est également similaire aux humains. Seul l'index de circularité des fémurs du chimpanzé est plus élevé que son groupe d'âge et seul le CA des tibias du gorille est similaire à son groupe d'âge. Aussi, le J est plus élevé aux deux extrémités pour les fémurs et seulement à l'extrémité proximale pour le tibia.

L'enfant de Dikika, lui, montre une plus grande similarité avec les humains du même âge pour le fémur sauf pour les coupes transversale à 20% et 35% de l'index de circularité pour lesquelles il ressemble davantage au gorille. Le tibia de *Au. afarensis* ressemble aussi à celui des humains du même âge, mais il est dans la partie plus faible de la distribution pour le TA, I_{\min} , I_{\max} et J.

En bref, les résultats des fémurs et des tibias sont plutôt similaires bien qu'il y ait quelques exceptions.

Membres supérieurs :

Les résultats pour les humérus sont en générales différents de ceux des membres inférieurs, bien que les tendances peuvent être similaire le long de l'os. Le TA, I_{min} , I_{max} , J, E_{max} et E_{moy} montrent les mêmes tendances pour les humains, soient une diminution entre la coupe à 20% et la mi-diaphyse et une augmentation entre la mi-diaphyse et la coupe à 80%. Le CA diminue entre 20% et 80% sauf pour le groupe 3, pour lequel il augmente entre 20% et 50% et le MA s'accroît entre 20% et 80%. Le J est également plus grand pour les humains et le gorille à 50% ou pour certains à 80%. Pour le chimpanzé, le J le plus grand est à 20%.

Dans presque tous les cas, les résultats sont plus grand chez les grands singes que les humains. Les seules exceptions montrent une similarité entre les deux groupes et concernent l'index de circularité et le MA.

Pour ce qui est de l'enfant de Dikika, les résultats montrent des similarités avec les humains, bien que souvent les données se situent dans la partie faible de la distribution humaine. De plus, l'index de circularité montre un humérus très ovale par rapport aux humains, mais aussi aux grands-singes.

Chapitre 4 : Discussion

4.1 Fémurs

4.1.1 Aire et épaisseur corticale des fémurs (CA; MA; TA; E_{max} ; E_{moy})

Chez les humains, il est normal de voir une corrélation entre l'augmentation de l'aire (CA, MA, TA) et l'âge des individus puisqu'avec la croissance périostale et endocorticale les os deviennent forcément plus gros et grands. L'aire subpériostale totale (TA) des juvéniles montre la forme attendue pour le fémur, soit des extrémités plus larges et une mi-diaphyse plus étroite. Par contre, lorsqu'on observe l'aire corticale par rapport à l'aire de la cavité médullaire, on peut voir que l'augmentation en largeur du TA entre la mi-diaphyse et l'extrémité distale est causée par un MA plus élevé que le CA pour les groupes d'âge 1 et 2. Le

MA est aussi plus élevé que le CA à l'extrémité proximale. Gosman et al. (2013) observent la même chose. Ce qui prouve que pendant la croissance et avant la puberté, la taille de l'os augmente grâce à une apposition du périoste (Bass et al., 2002). Par contre, il semble y avoir une forte variation interindividuelle, car plusieurs spécimens avaient des cavités médullaires petites comparées aux autres individus de la même catégorie d'âge. Ces mêmes spécimens avaient aussi une faible aire corticale, ce qui suggère que malgré les variations entre les individus, le ratio entre MA et le CA restent toujours constants. Donc, l'aire corticale et l'aire de la cavité médullaire semblent être fortement liées à la croissance et à la génétique, bien que les variations interindividuelles pourraient être causées par des niveaux d'activité différents ou le sexe ou encore par des variations dans la masse corporelle et l'âge à l'intérieur de la catégorie. Il est également possible de voir un plus fort changement entre le groupe d'âge 1 et 2 qu'entre les autres groupes. Malgré les facteurs génétiques et la croissance, cette forte augmentation pourrait correspondre à un changement de comportement locomoteur au cours de la croissance (ramper vers bipédie) (Hubbell et al., 2013; Ruff, 2003a, 2003c).

Le gorille a une aire subpériostale totale (TA) plus grande que tous les humains, entre autres, parce que l'aire de la cavité médullaire (MA) du gorille est beaucoup plus grande que celle des humains, alors que l'aire corticale (CA) est similaire à celui des humains. Il semble donc que l'ontogénie soient en cause pour les différences entre les humains et les gorilles puisqu'il a été démontré que chez les jeunes animaux, l'exercice provoque une expansion du périoste et chez les matures une contraction endostéale (Bass et al., 2002). Alors que pour le chimpanzé, son MA est en moyenne plus petit que le CA, ce qui s'explique par l'âge du spécimen qui est équivalent à un humain d'environ 18 ans qui ont aussi, à cet âge, un CA plus grand que le MA. Le TA du chimpanzé est, par contre, plus faible que les humains du même âge. Ces résultats pourraient être expliqués par la locomotion des chimpanzés, la quadrupédie terrestre. En effet, comme moins de poids se retrouvent sur les membres arrières comparés aux humains, les fémurs sont légèrement moins robustes (Bertram & Chang, 2001).

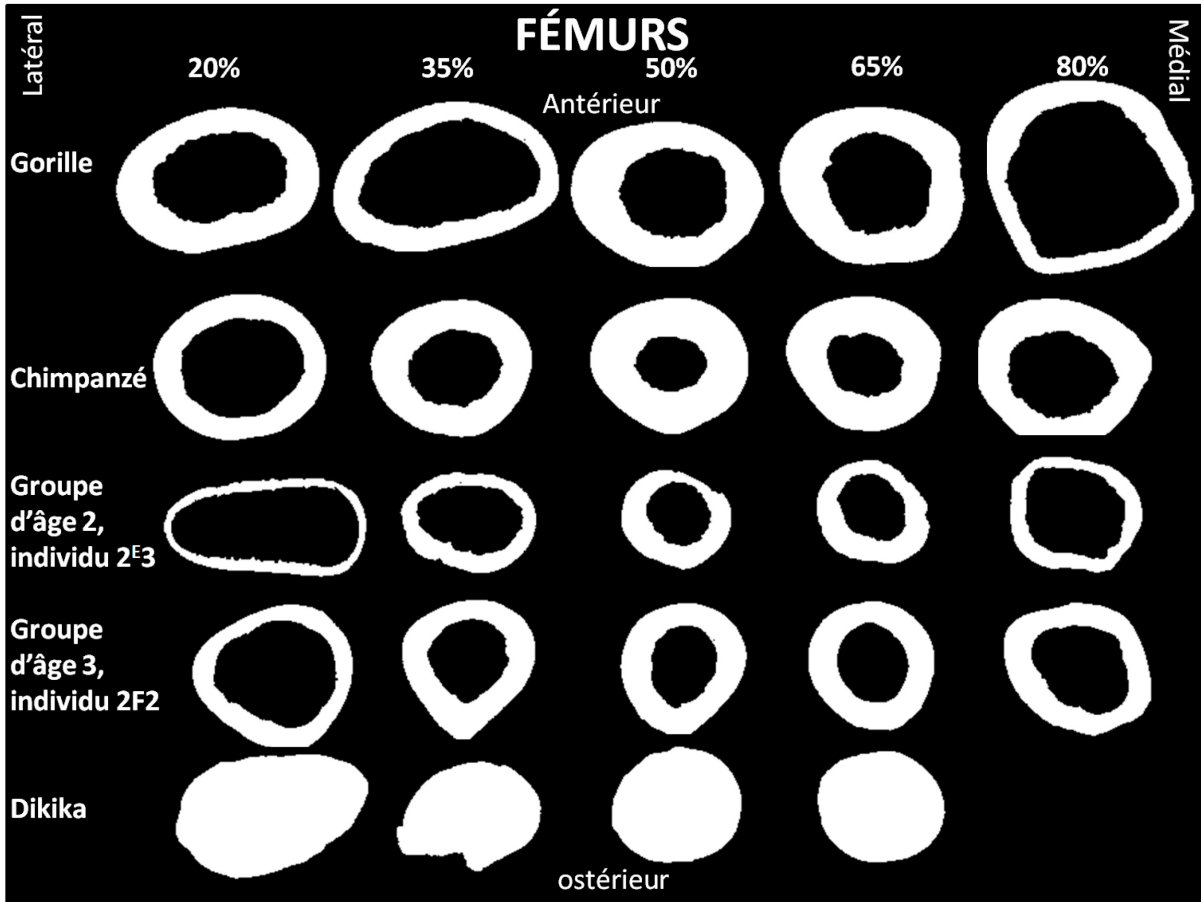
L'enfant de Dikika (*Australopithecus afarensis*), a un TA comme les humains du même âge, mais la grosseur du fémur ne fait qu'augmenter entre la partie proximale et distale. Il est difficile d'interpréter ces données sans avoir les résultats pour la coupe transversale à 20% et sans avoir le CA ainsi que le MA. Ce qui est sûr c'est que le TA d'*Au. afarensis* juvénile est

plus similaire à celui des humains qu'à celui des grands singes, probablement parce qu'*Au. afarensis* était un bipède habituel (Green & Alemseged, 2012; Larson, 2013; Lovejoy, 1989; Stern, 2000; Ward, 2002).

Dans le même ordre d'idées, en observant les zones les plus épaisses et l'épaisseur moyenne des fémurs, il a été possible de mieux comprendre l'impact des charges mécaniques sur les fémurs. Dans tous les cas, la croissance des individus fait augmenter l'épaisseur de l'os cortical des fémurs. De plus, pour tous les spécimens humains et de grands singes, l'épaisseur corticale est plus grande à la mi-diaphyse qu'aux extrémités puisque la mi-diaphyse semble être la partie la plus affectée par les charges mécaniques et parce que l'os y est plus étroit (Hubbell et al., 2013). Les données entre les grands singes et les humains sont aussi très similaires.

Si les images des coupes transversales sont comparées, on voit que l'épaisseur corticale la plus large est sur le côté postérolatéral chez les humains et latéral pour le gorille (figure 1). Alors que pour le chimpanzé l'épaisseur est très uniforme autour du fémur. Cette épaisseur plus marquée pour les humains s'explique probablement par la présence du pilastre et de la ligne âpre sur le fémur qui sont situés au niveau postérieur et latéral de la diaphyse fémorale et supportant la ligne âpre (Aiello & Dean, 1990; Chevalier, 2014). L'épaisseur est visible chez tous les groupes humains 2 et 3, bien que ce soit à des niveaux différents, plus l'individu est âgé plus l'épaisseur est marquée. Ce qui concorde avec le fait que la ligne âpre peut apparaître très tôt chez l'humain, mais le pilastre apparaît plus tard, soit à l'enfance ou à l'adolescence (Aiello & Dean, 1990; Chevalier, 2014). La ligne âpre est également présente chez les os des grands singes africains, mais elle est moins marquée, car le levier des muscles qui s'y attachent a un avantage dû à leur posture habituelle avec flexion des hanches et des genoux (Aiello & Dean, 1990). Le fait que le pilastre et la ligne âpre soient plus marqués chez les humains supporte le fait que la bipédie chez l'humain a renforcé les muscles adducteurs de la cuisse puisque ces muscles s'attachent à la ligne âpre. Dans les deux cas, l'épaisseur marquée est le résultat des comportements locomoteurs des individus, puisque chez les juvéniles humains trop jeunes pour pratiquer la bipédie, cette épaisseur n'est pas présente.

Figure 1: Comparaison des images de certains fémurs humains, de grands singes et de l'enfant de Dikika obtenues par CT-Scan.



4.1.2 Forme des fémurs (Index de circularité)

Le I_{max} et le I_{min} permettent, entre autres, de déterminer la forme de l'os lorsqu'ils sont utilisés dans un ratio (I_{max}/I_{min}) puisqu'ils estiment le degré de circularité d'un os. Pour les fémurs humains, la circularité ne va pas augmenter ou diminuer de façon constante avec l'âge. La seule tendance détectée chez les fémurs humains est une diminution de la circularité de la mi-diaphyse vers l'extrémité distale. Ces résultats ont aussi été remarqués par Gosman et al. (2013). La forme ovale de l'extrémité distale fémorale est le reflet d'une expansion de l'os dans l'axe médiolatéral relié au développement des condyles fémoraux et l'élargissement de l'articulation du genou qui est une adaptation pour la marche et pour la course.

Le gorille a une circularité qui diminue de la partie proximale à distale du fémur. La partie la plus circulaire est donc sur l'extrémité proximale et la partie la moins circulaire est l'extrémité distale. La partie distale est moins circulaire que la proximale pour la même raison que les humains, soit un reflet du développement des condyles fémoraux. Alors que pour la partie proximale, le fait de recevoir des charges mécaniques de plusieurs directions différentes pourrait expliquer la plus grande circularité (Sarringhaus et al., 2016). Le chimpanzé a une circularité très constante sur toute la longueur de l'os, il ne montre pas le développement des condyles fémoraux comme les deux autres.

Pour ce qui est de l'enfant de Dikika, l'index indique une forme plutôt ronde au niveau proximale et plutôt ovale au niveau distale. Ces données correspondent à ce qui est vu pour les humains du même âge, mais aussi à celle du gorille (point 3.7, graphique 20). Il a aussi une partie distale moins circulaire attribuable au développement des condyles. Donc, sa position à l'extrême de la distribution humaine et similaire à celle du gorille suggère un développement intermédiaire des condyles.

En regardant les images faites par CT-scan, il est possible de déterminer que les ossements de toutes les espèces sont relativement circulaires, sauf à la mi-diaphyse pour les humains du groupe d'âge 3 (point 4.1, image 1). En effet, les humains ont une protubérance au niveau postérieur de l'os qui correspond à la crête intertrochantérienne, la ligne âpre et le pilastre du fémur. Ces parties sont bien développées chez les humains en raison de la bipédie, mais chez les chimpanzés et les gorilles, ils sont peu développés ou absents (Morimoto et al., 2012; Swindler & Wood, 1982). L'enfant de Dikika semble présenter cette caractéristique à la coupe transversale de 65%. Cependant, comme le fossile semble être endommagé au niveau postérieur, il est difficile d'être sûr de cette information. Si cette marque correspond à une protubérance du pilastre, cela suggère fortement qu'*Au. afarensis* juvénile pratiquait la bipédie habituelle. Il est possible que l'enfant de Dikika ait un pilastre, puisque les adultes *Au. afarensis* présente aussi cette caractéristique (point 1.2.4). Sa présence chez un juvénile *Au. afarensis* indique que la bipédie est pratiquée dès un jeune âge comme chez les humains.

4.1.3 Résistance à la torsion des fémurs (I_{\min} ; I_{\max} ; J ; Z_{pol})

Le moment quadratique permet de connaître la résistance des os en flexion et torsion. I_{\min} et I_{\max} sont corrélées à l'âge des individus bien qu'il y ait certaines variations interindividuelles. De plus, pour toutes les espèces évaluées, ces valeurs sont plus grandes à la mi-diaphyse qu'aux extrémités.

Le module d'inertie polaire (Z_{pol}) donne des informations similaires au moment d'inertie polaire (J), soit la résistance de l'os à la tension et la torsion. Néanmoins, il sera comparé au J pour confirmer les informations obtenues et afin de permettre la comparaison avec d'autres recherches qui auraient calculé le module d'inertie polaire (Z_{pol}) au lieu du moment d'inertie polaire (J).

La résistance à la torsion des fémurs humains semble être corrélée avec l'âge des individus pour le moment de l'aire polaire (J) et le module d'inertie polaire (Z_{pol}), lui, montre que la résistance des fémurs augmente avec l'âge. L'étude de Sarringhaus et al. (2016) fait sur les chimpanzés montrent aussi une augmentation de la résistance avec l'âge des individus.

Les extrémités des fémurs chez les humains du groupe 1 et 2 sont plus résistants à l'extrémité proximale, alors que la mi-diaphyse est moins résistante (J et Z_{pol}). Ce qui semble montrer que les charges mécaniques sont plus importantes aux extrémités, ce qui est peut-être dû à la présence des articulations. Effectivement, les condyles fémoraux sont affectés par les contraintes de la masse corporelle, ce qui peut avoir une répercussion sur la résistance de la diaphyse distale. Pour la diaphyse proximale, il est possible que les charges médiolatérales, dues à un centre de gravité positionné médialement au fémur lors de la phase de support de la marche, induise une forme plus ovale chez les humains (Johanson & Taieb, 1976; Kimbel & Delezene, 2009; Ward, 2002). De plus, la forme pourrait aussi être causée par différentes insertions musculaires comme la tubérosité glutéale et la fosse hypothrochantérienne situées à l'extrémité proximale et qui reçoivent le muscle *gluteus maximus*. Cette dernière est même généralement plus marquée chez les juvéniles humains et chez les adultes (Aiello & Dean, 1990; Platzer et al., 2007). Pour les mêmes raisons, le groupe d'âge 3 montre une résistance plus grande aux deux extrémités du fémur. L'enfant de Dikika montre une résistance similaire

aux humains du même âge, ce qui est attendu de la part d'un bipède habituel (Green & Alemseged, 2012; Larson, 2013; Lovejoy, 1989; Stern, 2000; Ward, 2002).

Les résultats pour le J et le Z_{pol} des grands singes montrent aussi une forte résistance aux extrémités (annexe 3, graphique 26). Il est possible de voir une résistance légèrement plus grande chez le gorille par rapport aux humains du même âge et, le chimpanzé a une résistance légèrement plus faible que les humains du même âge. Ces résultats sont donc difficiles à interpréter. On peut voir que la résistance des fémurs des chimpanzés est assez faible, et considérant leur mode de locomotion arboricole et terrestre, ces résultats ne sont pas surprenants. En effet, il n'y a pas autant de masse corporelle qui passe par les membres inférieurs pendant la locomotion des grands singes par rapport à celle des humains (Aiello & Dean, 1990). Pour ce qui est du gorille, les résultats peuvent être expliqués par le fait que les gorilles ont une masse corporelle plus élevée que les humains du même âge et donc, ils ont développé une résistance plus grande (Cant, 1987; Doran, 1993b; Hunt, 1994; Mendel, 1976). Comme mentionnée précédemment, la masse corporelle est l'un des principaux facteurs influençant la morphologie et la résistance des os chez les juvéniles et ce facteur n'a malheureusement pas pu être contrôlé dans cette étude (Ruff, 2003c).

4.2 Tibias

4.2.1 Aire et épaisseur des tibias (CA; MA; TA; E_{max} ; E_{moy})

Tout comme les fémurs humains, il est normal de voir une corrélation entre l'augmentation de l'aire (CA, MA, TA) et l'âge des individus puisqu'avec la croissance périostale et endocorticale les os deviennent forcément plus gros et grands. Le TA des tibias humains pour tous les groupes d'âge montre la tendance attendue, c'est-à-dire une diminution de l'extrémité proximale jusqu'à la coupe transversale à 35% et une augmentation en allant vers l'extrémité distale. En effet, les tibias humains ont des extrémités plus larges que les mi-diaphyse. Le CA du groupe 1 et 2 a une tendance opposée, mais la variation du MA explique ce phénomène. Lorsqu'on observe l'aire corticale par rapport à l'aire de la cavité médullaire, on peut voir que le TA entre la mi-diaphyse et l'extrémité distale est caractérisé par un MA plus élevé que le CA pour les groupes d'âge 1 et 2, alors que pour le groupe 3, c'est le CA qui est

plus grand. Par contre, pour tous les groupes, le MA est plus élevé que le CA à l'extrémité proximale. Gosman et al. (2013) observe la même chose. Tout comme pour les fémurs, ces résultats prouvent que pendant la croissance et avant la puberté la taille de l'os augmente grâce à une apposition du périoste (Bass et al., 2002). Il est également possible de voir une augmentation du TA plus drastique entre le groupe d'âge 1 et 2 que le groupe 2 et 3, ce qui correspond au changement de comportement locomoteur au cours de la croissance (ramper vers bipédie) (Hubbell et al., 2013; Ruff, 2003a, 2003c).

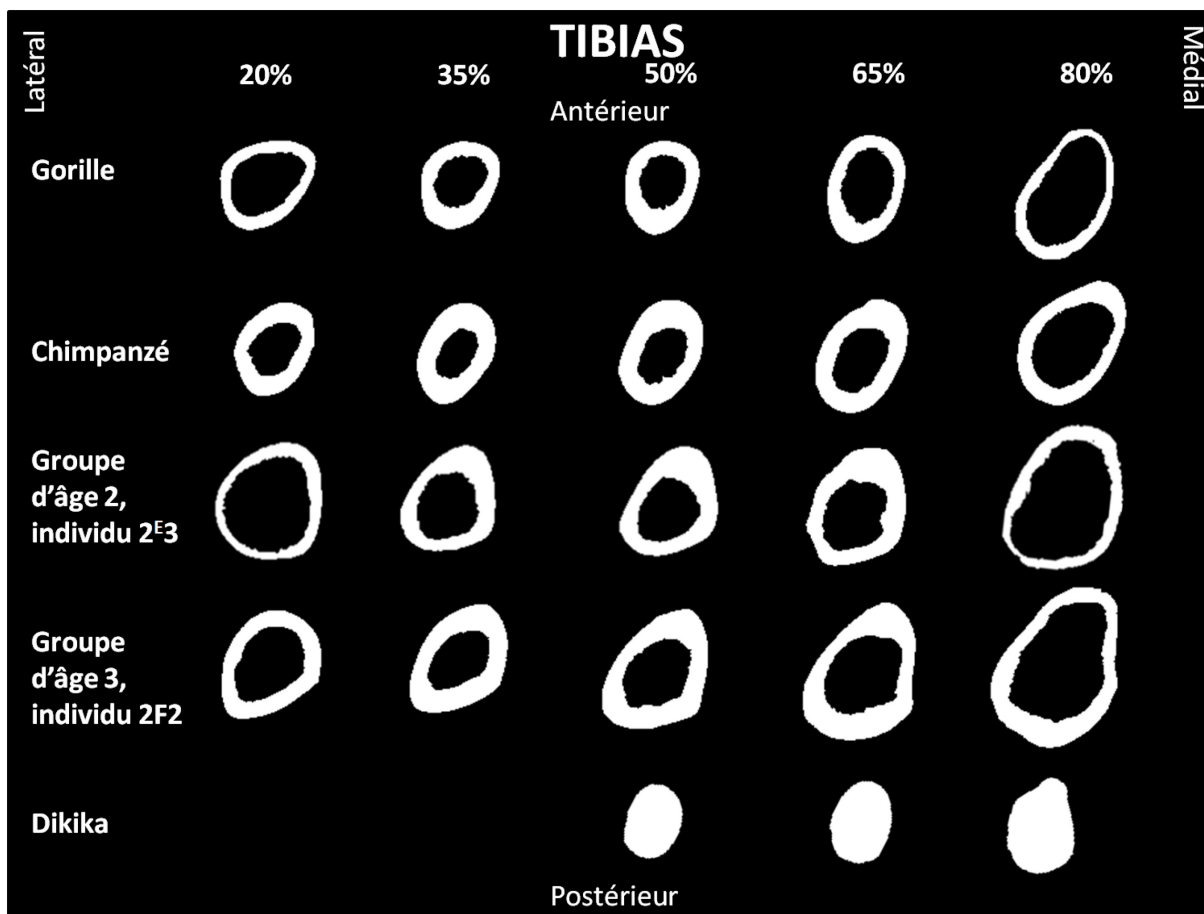
Pour ce qui est des tibias des grands singes, les résultats sont plutôt similaires pour le gorille et le chimpanzé, bien qu'ils n'appartiennent pas au même groupe d'âge. Néanmoins, le ratio CA et MA du gorille est en moyenne plus grand que celui du chimpanzé, ce qui est attendu considérant le fait que le gorille est jeune et que le ratio CA et MA diminue pendant la croissance. De plus, le CA et le MA du gorille sont en moyenne plus grands que celui du chimpanzé qui est plus âgé, probablement en raison d'une masse corporelle plus élevée et possiblement dû à des différences génétiques. En effet, la masse corporelle a un impact de 65% à 80% sur la morphologie osseuse des juvéniles (Ruff, 2003c). Le TA du chimpanzé est plus faible que les humains du même âge. Ces résultats pourraient être expliqués par la masse corporelle ou la locomotion des chimpanzés, la quadrupédie terrestre. Néanmoins, l'impact de la locomotion est moins perceptible pour les résultats des aires des tibias que ceux des fémurs.

L'enfant de Dikika, a un TA comme les humains du même âge, ce qui supporte l'hypothèse d'une bipédie habituelle (Green & Alemseged, 2012; Larson, 2013; Lovejoy, 1989; Stern, 2000; Ward, 2002).

Pour ce qui est de l'épaisseur moyenne et maximum des tibias. Les données sont comparables à l'observation faite sur les fémurs. Les grands singes et les humains sont très similaires. L'augmentation de l'âge est corrélée avec l'augmentation de l'épaisseur en raison de la croissance et la mi-diaphyse est la partie la plus épaisse sur l'os en raison des charges mécaniques (Hubbell et al., 2013). Par contre, si les images des coupes transversales sont comparées, on voit que l'épaisseur corticale sur la mi-diaphyse (50%-65%) est concentrée sur la partie antérieure chez les humains et plus postérolatérale pour le gorille (figure 2). Alors que pour le chimpanzé l'épaisseur est très uniforme autour du tibia. Aussi, l'épaisseur est homogène sur les extrémités du tibia de toutes les espèces. Le fait que l'épaisseur est

légèrement plus grande sur la partie postérolatérale du tibia chez le gorille est probablement lié aux muscles y étant attachés (point 1.2.3) puisque les muscles contribuent à 10%-25% de la morphologie osseuse des juvéniles (Ruff, 2003c). L'origine de l'épaisseur marquée chez les humains semble être le muscle *quadriceps femoris* et s'insèrent sur la patella, qui elle est reliée à la tubérosité tibiale par un fort ligament (*ligamentum patella*). Ce muscle est davantage sollicité chez les humains lors de la posture érigée (Chevalier, 2014). La forme triangulaire des tibias humains pourrait aussi jouer un rôle dans la grande épaisseur antérieure, probablement pour renforcer l'os à cet endroit. Par contre, cette caractéristique semble être davantage liée à la génétique, puisque les très jeunes individus humains (même ceux de moins d'un an dont la marche n'était probablement pas encore acquise de l'échantillon ont cette même forme et cette même épaisseur marquée sur la diaphyse antérieure.

Figure 2 : Comparaison des images de certains tibias humains, de grands singes et de l'enfant de Dikika obtenues par CT-Scan.



4.2.2 Forme des tibias (Index de circularité)

Pour ce qui est de l'indice de circularité, contrairement aux fémurs, la circularité des tibias diminue avec l'accroissement en âge des individus sauf pour l'extrémité distale. En effet, la forme de la diaphyse tibiale est majoritairement circulaire en dessous de l'âge de 5 ans et change de forme vers l'âge de 9 ans. Aussi, les tibias deviennent plus résistants de façon antéropostérieure (Gosman et al., 2013). Le gorille a des tibias similaires ou moins circulaires que ceux des humains du même âge. Le tibia du gorille est plus circulaire à la mi-diaphyse (50% et 65%) que vers les extrémités, mais il reste peu circulaire. Le chimpanzé aussi a des tibias similaires aux humains du même âge ou légèrement moins circulaires. Il est possible de penser que ces grands singes pratiquaient une locomotion avec peu de variation dans

l'orientation des charges mécaniques comme une locomotion plus terrestre le « Knuckle-Walking » (Carlson, 2005). Normalement, les locomotions arboricoles impliquent une grande variation et imprévisibilité dans la position des membres ainsi que moins de répétition qu'au cours de la locomotion terrestre, ce qui entraîne des ossements plus circulaires (Carlson, 2005). De plus, considérant que le chimpanzé était à un âge plus avancé que la plupart des individus (correspondant à environ 18 ans chez l'humain), il ne pratiquait probablement moins la locomotion arboricole (Doran, 1997).

Pour ce qui est de l'enfant de Dikika, son tibia montre une certaine ressemblance à ceux des humains, mais aussi à celle du gorille. Aussi, les résultats montrent une circularité faible comparée à la plupart des individus évalués. Ces résultats correspondent aux observations faites par Organ & Ward (2006) et Senut & Tardieu (1985), c'est-à-dire que le tibia des *Au. afarensis* ne semble pas être aussi bien adapté à la bipédie que le fémur. Il est raisonnable de penser que ceci puisse indiquer une rétention d'un comportement locomoteur arboricole.

En observant les images des coupes transversales, il est possible de voir que les tibias humains montrent la forme triangulaire typique (annexe 1, image 2) (Kimbel & Delezenne, 2009; Latimer, 1991; Latimer et al., 1987). Par contre, cette caractéristique semble être davantage liée à la génétique, puisque les très jeunes individus humains de l'échantillon ont cette même forme. De plus, le fossile de l'enfant de Dikika ne semble pas avoir cette forme triangulaire du tibia. Si cette dernière est effectivement fortement déterminée par la génétique, ces résultats pourraient supporter l'hypothèse que les *Au. afarensis* n'avait pas dans leur développement génétique la forme triangulaire du tibia. Par contre, les adultes *Au. afarensis* ont cette forme triangulaire, ce qui laisse croire que cette caractéristique se développe tout de même avant l'âge adulte chez cette espèce et est donc une caractéristique influencée par les activités locomotrices des individus (Organ & Ward, 2006; Senut & Tardieu, 1985).

4.2.3 Résistance à la torsion des tibias (I_{\min} ; I_{\max} ; J ; Z_{pol})

Le Moment quadratique (I_{\min} et I_{\max}) permet de connaître la résistance des os qui est corrélée à l'âge des individus pour les tibias, bien qu'il y ait certaines variances interindividuelles. Pour la plupart des individus les valeurs les plus basses se situent à la mi-

diaphyse (35% ou 50%). Le gorille et le chimpanzé ont des valeurs similaires, ce qui pourrait être lié à leur mode de locomotion. Les valeurs chez l'enfant de Dikika ressemblent à celles des humains.

Selon J et Z_{pol} , la résistance à la tension et à la torsion augmente avec l'âge (annexe 3, graphique 27). La résistance du tibia est plus forte au niveau de l'extrémité proximale et à son plus faible pour l'extrémité distale (20% et 35%) pour les humains, pour les grands singes et pour l'enfant de Dikika. Seulement certains individus humains du groupe d'âge 1 ne présentent pas cette tendance. La raison est la même que pour le fémur, les individus de cet âge, ne pratique pas ou peu la bipédie (Hubbell et al., 2013; Ruff, 2003a, 2003c). La plus grande résistance de la partie proximale des tibias s'explique par la présence de nombreux muscles nécessaire à la locomotion. Par exemple, le muscle *quadriceps femoris* qui s'insère sur la patella, qui elle est reliée à la tubérosité tibiale par un fort ligament et dont la fonction est similaire chez les humains et les grands singes, soit l'extension du genou (Aiello & Dean, 1990). Néanmoins, ils sont davantage sollicités chez les humains lors de la posture érigée (Chevalier, 2014). De plus, il y a le *popliteus* qui s'attache sur la surface postéroproximale du tibia et permet de faire l'extension complète du genou. En fait, il aide aussi à stabiliser l'articulation du genou (Aiello & Dean, 1990). Le muscle *tibialis posterior* s'attache aussi à la surface postérieure de la diaphyse proximale du tibia et permet l'inversion du pied. L'inversion du pied est importante lors de la bipédie et diffère seulement légèrement de celui du chimpanzé puisqu'il est utilisé de la même façon lors de la quadrupédie terrestre (Aiello & Dean, 1990; Platzer et al., 2007). Il y a aussi le muscle *flexor digitorum longus* qui effectue la flexion des phalanges et origine de la partie postéromédiale du tiers proximal du tibia (Aiello & Dean, 1990; Platzer et al., 2007). Mais, la taille du tibia proximale est certainement nécessaire pour accommoder le plateau tibial qui doit lui-même accommoder les condyles fémoraux. Aussi, les extrémités distales des membres chez les animaux « coureurs » comme les humains ont tendance à être affinées pour réduire la quantité d'énergie nécessaire pour bouger le membre. Effectivement, l'effort requis pour bouger un membre dépend de sa masse et de la distance entre celle-ci et le centre de gravité de l'articulation. Plus la distance est grande, plus l'effort est grand (Myers, 2019).

Pour ce qui est du gorille et de l'enfant de Dikika, ils montrent une résistance aux tensions et torsions (J et Z_{pol}) similaires aux humains de leur âge. Par contre, les chimpanzés ont une résistance légèrement plus faible que les humains du même âge. Cette différence pourrait être expliquée par le fait que les locomotions arboricoles impliquent une grande variation et imprévisibilité dans la position des membres, mais rarement de grandes charges comme chez les humains bipèdes (Carlson, 2005).

4.3 Humérus

4.3.1 Aire et épaisseur corticale des humérus (CA; MA; TA; E_{max} ; E_{moy})

Il y a une corrélation entre l'augmentation de l'aire (CA, MA, TA) des humérus et l'âge des individus. Les os deviennent plus gros en raison de la croissance périostale et endocorticale. L'aire subpériostale totale (TA) des juvéniles montre la forme attendue pour l'humérus, soit une diaphyse plus grosse aux extrémités avec une morphologie plus petite à la mi-diaphyse. Le TA est également moins grand que ceux des grands singes, ce qui supporte l'hypothèse que la locomotion bipède affecte la taille de l'os. Les humérus humains sont soumis à moins de charges mécaniques puisque la masse corporelle des individus n'est pas supportée par les membres supérieurs au contraire des grands singes (Davies & Stock, 2014; Ruff, 2005).

Chez les grands singes, les résultats sont très différents de ceux des humains. Le CA et TA des deux espèces est beaucoup plus grand que ce qui est observable chez les humains. Ce qui supporte l'hypothèse d'une plus grande utilisation des membres supérieurs chez les grands singes. Cette différence pourrait également être la cause de la masse corporelle puisqu'elle est également supportée par les membres supérieurs chez les grands singes pendant leur locomotion quadrupède. La masse corporelle a un impact de 65% à 80% sur la morphologie osseuse des juvéniles (Ruff, 2003c). Néanmoins, le ratio CA et MA du gorille est en moyenne plus grand que celui du chimpanzé ce qui est attendu considérant le fait que le gorille est jeune et que le ratio CA et MA diminue pendant la croissance.

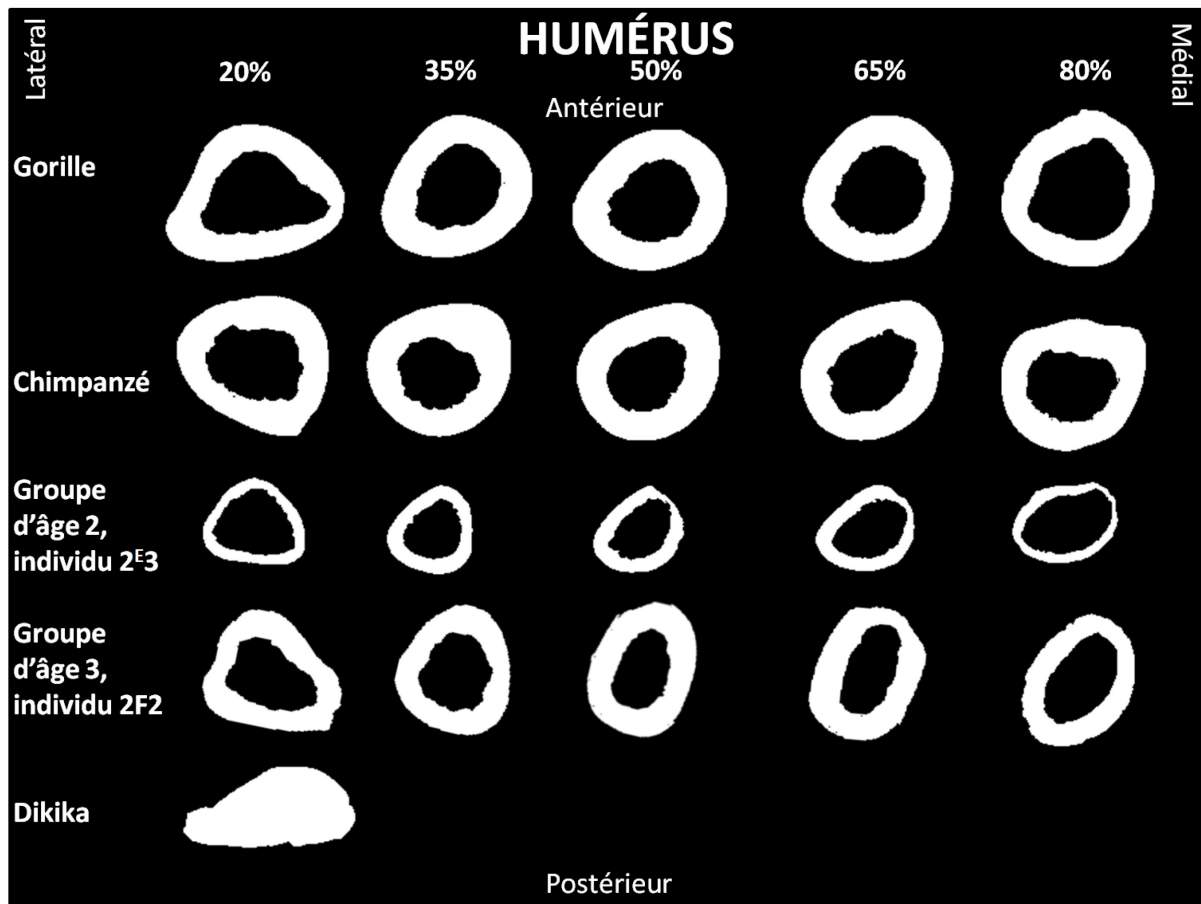
Le TA de l'humérus distal de l'enfant de Dikika ressemble beaucoup à la distribution des humains du même âge, bien que la forme de l'humérus est davantage similaire au gorille.

Par contre, les interprétations sont difficiles à tirer de ce résultat puisque seule la coupe transversale à 20% est disponible.

Lorsqu'on observe l'épaisseur des humérus humains, d'autres informations apparaissent. Bien sûr l'épaisseur de l'os augmente avec l'âge en raison de la croissance, mais il est également possible de voir que la mi-diaphyse est généralement plus épaisse que vers les extrémités. Probablement parce que les charges mécaniques sont plus grande à la mi-diaphyse et donc celle-ci doit être plus résistante (Hubbell et al., 2013). De plus, le diamètre de l'os étant plus petit, il est nécessaire d'avoir davantage de tissus osseux pour résister aux grande charges de flexions à la mi-diaphyse. Les grands singes ont une épaisseur maximum beaucoup plus élevée parce qu'ils utilisent leurs membres supérieurs régulièrement dans le cadre de leur locomotion, ce qui n'est pas le cas des humains. Les gorilles et les chimpanzés ont des résultats similaires malgré leur différence d'âge peut-être en raison de leur mode de locomotion.

En observant les images des coupes transversales pour voir la répartition de l'épaisseur, il est possible de voir une épaisseur très uniforme autour des humérus pour toutes les espèces (figure 3). Néanmoins, chez les humains la partie proximale de l'humérus semble moins épaisse du côté antéromédial. Le muscle *brachialis* s'attache à cet endroit. Il permet la flexion du coude et les muscles fléchisseurs du coude sont plus développés chez les grands singes que les humains, entre autres pour la locomotion (Aiello & Dean, 1990; Platzer et al., 2007). Ce qui peut expliquer la moins grande épaisseur chez les humains. Pour le gorille, il est possible de voir une proéminence sur la partie antérieure de l'humérus à 20% qui semble correspondre à la crête du tubercule majeur qui permet l'insertion du muscle *pectoralis major*. Pour le chimpanzé à la mi-diaphyse, il est possible de voir une proéminence qui pourrait être la crête deltoïdienne où le muscle *deltoideus* ci-attache (Platzer et al., 2007). Ces muscles sont utiles aux mouvements des bras et des épaules. Le fait que ces crêtes soient marquées est cohérent avec une locomotion arboricole ou une quadrupédie terrestre et donc une utilisation plus grande des bras dans la locomotion.

Figure 3: Comparaison des images de certains humérus humains, de grands singes et de l'enfant de Dikika obtenues par CT-Scan.



4.3.2 Forme des humérus (Index de circularité)

L'index de circularité (I_{\max}/I_{\min}) des humérus ne montrent pas de tendance entre les groupes d'âge. Cette absence de tendance a également observé chez les chimpanzés de Sarringhaus et al. (2016) (point 1.4). Les données sont très homogènes et montrent des humérus humains plutôt ovales. En effet, ils sont en général moins circulaires que les fémurs et les tibias, mais sont plutôt elliptiques sur l'axe antéropostérieur. Cette forme ovale marquée peut être expliquée par divers facteurs comme le système musculaire. Effectivement, certains muscles peuvent affecter la forme de l'os. D'abord au niveau proximal, il y a de nombreux muscles impliqués dans le mouvement de l'épaule, qui s'attachent sur l'humérus comme le groupe musculaire du *triceps brachial* (Platzer et al., 2007). Au niveau mi-diaphysaire et distal

de l'humérus, il y a le *brachialis* très actif lors de la manipulation d'objet en faisant une flexion de l'avant-bras lorsque la main est en position de supination (Aiello & Dean, 1990; Platzer et al., 2007). Il y a aussi le muscle *brachioradialis* qui permet au coude de faire des mouvements de flexion et de supination (Platzer et al., 2007). Donc, la forme ovale peut être expliquée par l'application de stress et tension causée par la manipulation d'objet typique des humains.

Les grands singes ont aussi une forme ovale, bien que celle-ci soit moins marquée que chez les humains. Tout comme les humains, leur os est plutôt elliptique sur l'axe antéropostérieur. Cette forme a également été vue par Sarringhaus et al. (2016) dans son étude sur les chimpanzés. Des facteurs comme la torsion humérale (moins grande, que chez les humains, mais tout de même présente) ainsi que le système musculaire expliquent la plupart de ces données. Les grands singes ont des humérus plus circulaires malgré le fait qu'ils ont une plus grande force musculaire en pronation et supination et l'habileté pour l'articulation du coude de supporter la masse corporelle au cours de la locomotion (Aiello & Dean, 1990). Aussi, les muscles fléchisseurs du coude sont plus développés chez les grands singes que les humains, soit le muscle *biceps brachii*, le muscle *brachialis* et le muscle *brachioradialis* (Aiello & Dean, 1990). Cette circularité pourrait donc, être expliquée par le fait que les grands singes pratiquent une locomotion arboricole. En effet, les locomotions arboricoles impliquent une grande variation et imprévisibilité dans la position des membres ainsi que moins de répétition qu'au cours de la locomotion terrestre, ce qui entraîne des diaphyses plus circulaires (Carlson, 2005).

L'enfant de Dikika, quant à lui, a un humérus à 80% très ovale comparé à ceux des grands singes et des humains. Il est très large médiolatralement. Cette observation a également été faite chez d'autres spécimens australopithèques et paranthropes dont *Au. afarensis* (Lague, 2015; Senut, 1980). Plusieurs auteurs parlent aussi d'une trochlée humérale bien développée et large médiolatralement chez les australopithèques (Bacon, 2000; Feldesman, 1982; Stern, 2000). Ces résultats pourraient être expliqués par une morphologie articulaire spécifique. Par exemple, une plus grande force provenant du côté médial de l'articulation huméro-ulnaire (peut-être en raison d'une musculature forte de l'épicondyle médiale) pourrait nécessiter une augmentation de la surface médiale de la trochlée et donc une

augmentation médiolatérale de la diaphyse distale (Largue, 2015). Par contre, ces explications restent incertaines (Lague, 2015; Senut, 1980).

4.3.3 Résistance à la torsion des humérus (I_{\min} ; I_{\max} ; J ; Z_{pol})

Le moment quadratique (I_{\min} et I_{\max}) permet de connaître la résistance des os en flexion. Celui de l'humérus augmente avec à l'âge des individus, malgré certaines variances interindividuelles. De plus, pour toutes les espèces évaluées, la mi-diaphyse est plus résistante que les extrémités.

Le moment d'inertie polaire (J) et le module d'inertie polaire (Z_{pol}) montrent que la résistance de l'os augmente avec l'âge (annexe 3, graphique 28). Les données du J montrent des tendances très variées entre les groupes. En effet, l'humérus est plus résistant à la mi-diaphyse pour les humains du groupe 3. Ce qui correspond avec ce qui est attendu et avec les informations de l'aire corticale puisque la mi-diaphyse semble être la partie la plus affectée par les forces de flexion (Hubbell et al., 2013). Par contre, les humains du groupe 1 et 2 ont une résistance plus constante le long de l'os, ce qui pourrait peut-être s'expliquer par un faible niveau d'activité physique des membres supérieurs, ce qui fait du sens considérant que les individus sont très jeunes. Le gorille et le chimpanzé montre aussi une résistance plus forte au niveau des extrémités, ce qui concorde avec les résultats obtenus aux points 4.1.3 et 4.2.3. C'est à dire, une musculature plus forte pour les mouvements des bras et des épaules cohérents avec une locomotion arboricole et donc une utilisation plus grande des bras dans la locomotion

Les grands singes sont très similaires. Ils montrent une résistance en moyenne plus grande que ceux des humains du même âge. Cette tendance montre que les grands singes juvéniles utilisent davantage leurs membres supérieurs pour leur locomotion.

Ce qui est aussi très intéressant, c'est que l'humérus de l'enfant de Dikika ne montre pas une forte résistance aux tensions et torsions (J et Z_{pol}). Il se retrouve dans les valeurs faibles de la distribution humaine du même âge et loin des grands singes. Ces résultats laissent croire que l'enfant de Dikika ne pratiquait pas l'arboricolisme comme mode de locomotion et semblait même utiliser peu ses bras. Il faut tout de même être prudent avec cette observation puisque la seule coupe transversale disponible pour l'humérus de Dikika est celle de 20%.

4.4 Ratio humérus/fémur du J

Le ratio chez les humains montre une plus forte résistance des fémurs que des humérus. Ce qui correspond à ce qui est attendu pour des bipèdes habituels dont la masse corporelle est supportée complètement par les membres inférieurs lors de la locomotion (Alba et al., 2003). Les seules exceptions surviennent presque qu'exclusivement dans le groupe d'âge 1 avec des individus qui ne pratiquent pas ou peu la bipédie en raison de leur bas âge (Hubbell et al., 2013; Ruff, 2003a, 2003c). Ruff et al.(2013) ont remarqué cette différence entre les groupes d'âge pour les gorilles juvéniles. Le gorille a, aussi, un humérus moins résistant que le fémur, quoique moins marqué que ce qu'on voit chez les humains. Ce qui concorde avec les résultats du 4.3.1, soit un fémur résistant. La raison en est peut-être la masse corporelle plus grande qui cause des fémurs plus résistants (Cant, 1987; Doran, 1993b; Hunt, 1994; Mendel, 1976). Comme mentionnée précédemment, la masse corporelle est l'un des principaux facteurs influençant la morphologie et la résistance des os chez les juvéniles (Ruff, 2003c). Le chimpanzé, lui, a des humérus aussi résistants que les fémurs, ce qui concorde également avec les modes de locomotions de ces animaux, soit la quadrupédie terrestre (Carlson, 2005; Ibáñez-Gimeno et al., 2014; Tuttle & Watts, 1985). En effet, ces locomotions nécessitent une plus grande implication des membres supérieurs. Alors que l'enfant de Dikika semble avoir un ratio comme celui des gorilles, soit un fémur plus résistant que l'humérus, mais pas autant que chez l'humain. Encore une fois, ces résultats suggèrent que l'enfant de Dikika ne mettait pas l'emphase sur ses membres supérieurs, du moins pas autant que le chimpanzé. Toutefois, étant donné qu'on sait qu'il était bipède, son ratio humérus/fémur suggère quand même une utilisation plus grande du membre supérieur à celle des humains, possiblement due à des comportements arboricoles.

4.5 Limites de la recherche et des méthodes

Malgré les nombreuses recherches dans le domaine, il existe de nombreux problèmes liés à l'analyse de coupes transversales dans le but de déterminer les activités physiques, dont la locomotion. Certains biais et limites proviennent de la recherche spécifique (taille et nature de l'échantillon) à ce mémoire comme :

- La longueur des ossements de l'enfant de Dikika a dû être estimée. Le fait d'estimer la longueur d'un os peut biaiser les résultats puisque la position des coupes transversales est identifiée à l'aide de la longueur maximale de l'os. Néanmoins, le cas d'une erreur de la longueur de l'os de 5%, les résultats changent peu pour la résistance du fémur, mais sont plus sensibles pour le tibia (Sládek, Berner, Galeta, Friedl, & Kudrnová, 2010).
- L'échantillon humain et de grands singes utilisés dans ce mémoire est petit (humains : N=21; grands singes : N=2) et pourrait ne pas représenter la variation normale des populations humaines et, surtout, des grands singes juvéniles. De plus, l'échantillon d'*Au. afarensis* juvénile est d'un individu. Aussi, ces os ne sont pas complets et ils ne pouvaient pas être comparés à toutes les statistiques en raison de l'absence du profil de la cavité médullaire.
- Pour l'échantillon humain, le contexte archéologique ou le sol dans lequel l'échantillon a été trouvé peut aussi avoir un impact sur les résultats. Particulièrement le cortex qui peut avoir été détériorées par le sol et par le temps. Considérant que l'échantillon humain vient du Québec et que les sols québécois ont tendance à être très acide, ce biais n'est pas à exclure. De plus, la nappe phréatique du cimetière Sainte-Marie a probablement fragilisé les os (Etnoscop, 2006).
- La provenance de l'échantillon peut aussi être une limite, puisque les ossements représentent les variations et caractéristiques d'une population spécifique qui peut ne pas être comparable à d'autres populations. Pour les grands singes, la provenance est inconnue, ce qui pourrait avoir un impact sur les résultats. Par exemple, la différence entre des spécimens captifs et sauvages peut influencer les données puisqu'il a été démontré que les grands singes en captivité n'ont pas nécessairement le même mode de locomotion ou habitudes que ceux à l'état sauvage (Morimoto, Ponce De León, & Zollikofer, 2011).
- L'âge des spécimens a été évalué seulement par des techniques ostéologiques et aucune archive n'a pu confirmer ces déterminations. Certains individus ont pu être placés dans la mauvaise catégorie d'âge pour cette raison. Comme la croissance influence la

morphologie des os (Doyle, Lazenby, & Pfeiffer, 2011). Une erreur dans la détermination de l'âge pourrait donc biaiser les résultats.

D'autres biais et limites proviennent de la technique d'analyse de coupes transversales en soi, ou encore de la prémisse que les charges mécaniques influencent la morphologie osseuse telle que :

- D'abord, la nutrition peut affecter le développement, la morphologie et la résistance d'un os puisque celle-ci est un élément important dans le développement de la forme de l'os comme mentionné dans l'étude de Bridges (1989). En effet, un os qui ne reçoit pas assez de nutriment ne sera pas aussi résistant qu'un os qui en reçoit plus. Le statut économique peut également affecter la nutrition et donc l'os (Mays, Ives, & Brickley, 2009). De plus, des nutriments complètement différents peuvent aussi avoir une influence sur le développement comme le cas des différentes espèces de gorilles qui ont une alimentation très différentes (Popovich & Dierenfeld, 1997). Le fait de ne pas connaître l'espèce de gorille pour ce mémoire peut donc avoir entraîné des biais.
- Les données dépendent aussi de la combinaison de plusieurs facteurs incluant la génétique (Cowgill, 2010). Mizushima et al. (2016) démontrent dans leur étude que la robustesse d'un os peut être déterminée génétiquement. Ils comparent deux populations japonaises dont l'une des populations a une robustesse marquée des os longs. Cette robustesse a été observée pendant la vie foetale et elle était caractérisée par un diamètre et une masse de l'os plus grande (Mizushima, Suwa, & Hirata, 2016). Donc, elle est génétique. L'aspect génétique des caractéristiques osseuses est également à prendre en compte lors de comparaisons inter- et intra-espèces. Selon divers auteurs comme Ruff, Holt, and Trinkaus (2006) et Morimoto, Ponce De León, and Zollikofer (2011), cet aspect prend une place très importante dans la détermination de la morphologie osseuse. En effet, Morimoto, Ponce De León, and Zollikofer (2011) montrent que la forme est principalement contrôlée par les gènes et la croissance. Aussi, le système musculosquelettique est le même et donc, il tend à maintenir la même forme osseuse. Il apparaît donc que la forme de la diaphyse fémorale est fortement influencée par le taxon. De plus, puisque les espèces sélectionnées pour ce mémoire sont très proches phylogénétiquement, il faut considérer le facteur de l'inertie

phylogénétique. C'est-à-dire que des structures et des morphologies similaires peuvent être héritées d'un ancêtre commun et non le reflet des activités courantes comme la locomotion (Ruff, 2002).

- Selon Daegling (2002), le moment d'inertie polaire n'est pas le meilleur moyen pour identifier la résistance à la torsion chez les primates sauf si l'échantillon montre seulement une légère différence dans la symétrie axiale ou lorsque la variation de forme est faible. Sinon, il est préférable d'utiliser un modèle basé sur de minces sections elliptiques des creux tubulaires, ce qui donnera des données plus précises (Daegling, 2002). Ce modèle prédit les contraintes les plus élevées qui surviennent sur les fibres externes adjacentes à la section de l'axis mineur.
- Les interprétations des coupes transversales peuvent également être biaisées puisqu'elles sont basées sur un paradigme d'optimisation de la forme tel que les os offrent une résistance mécanique maximum avec un minimum de matériel. Certaines études récentes ont questionné ces interprétations en montrant que la diaphyse des os longs n'est pas nécessairement déposée dans le plan dans lequel elle offre une meilleure résistance (Demes, 2007).
- De plus, il est important de prendre en compte la longueur de l'os et la masse corporelle dans les analyses de coupes transversales, car cela peut faire changer les résultats. Par exemple, Ruff (2000) a démontré qu'en incorporant la longueur de l'os, les membres inférieurs qu'il a analysés n'étaient pas plus résistants que les membres supérieurs chez les humains. La zone corticale montre aussi plus de variation. Par contre, il faut incorporer la masse corporelle, car utiliser seulement la longueur de l'os comme mesure biaise les données surtout lorsque la masse varie beaucoup entre les individus (Ruff, 2000). Les résultats des mesures externes peuvent être mieux comparés à celles des coupes transversales si elles sont standardisées avec un produit de la masse corporelle et de la longueur des os analysés (Stock & Shaw, 2007). Aussi, prédire la masse corporelle à partir de l'aire corticale (CA) mène à des résultats erronés et des masses corporelles anormalement élevées, selon Holliday (2002).
- Finalement, de faibles variations dans le positionnement des coupes transversales pourraient biaiser les résultats. Mongle et al. (2015) ont noté que le risque de biais est

plus grand pour l'humérus que pour le fémur. Entre les individus d'une même espèce, le risque de biais est également plus grand particulièrement chez les gorilles et plus faiblement chez les humains. Il n'y avait pas de tendance pour les paramètres structurels, les biais sont différents pour chaque os et chaque espèce. Les biais sont principalement causés par des définitions différentes de la longueur maximale d'un os (Mongle, Wallace, & Grine, 2015a, 2015b).

Donc, la manière dont la forme des diaphyses est reliée aux fonctions locomotrices va dépendre de plusieurs facteurs tels que l'influence de la génétique, la croissance ainsi que les processus d'adaptation à long terme (évolutive) et à court terme (acclimatation) (Morimoto, Ponce De León, & Zollikofer, 2011). L'impact relatif de chacun des facteurs est difficile à déterminer (Pearson & Lieberman, 2004). Plusieurs études (Burr et al., 1989; Carlson, 2005; Carlson et al., 2006; Carlson et al., 2008; Demes & Jungers, 1993; Jungers et al., 1998; Polk et al., 2000; Ruff, 2002; Yamanaka et al., 2005) sur la forme osseuse liée à la locomotion démontrent le besoin de prudence quand on infère la locomotion seulement à l'aide des résultats de coupes transversales, surtout chez les juvéniles (Demes et al. 1998; Lieberman et al. 2004). Effectivement, la forme d'un os peut être influencée par plusieurs facteurs et sans les données *in vivo* montrant comment les os se déforment sous les tensions et le stress, il est difficile d'être certain des interprétations faites à l'aide de coupes transversales. Par exemple, selon Lovejoy et al. (2003), la forme d'un os long est largement et principalement reflétée par le programme de croissance. Il faut se rappeler que la morphologie d'un squelette est un compromis entre les contraintes mécaniques et les autres influences comme la diète, les maladies, l'âge, les hormones et la génétique. En fait, il faut se rappeler qu'il peut y avoir diverses explications pour un changement de morphologie, soit :

- la réponse *in vivo* d'une adaptation fonctionnelle à différents comportements locomoteurs (Morimoto, Ponce De León, & Zollikofer, 2011).
- une adaptation évolutive spécifique à un taxon (Wallace et al., 2010).
- les différences de croissance entre deux taxons différents et qui n'ont pas de lien avec la locomotion (Wallace et al., 2010).

4.6 Vérification des hypothèses

Les résultats de ce mémoire supportent les hypothèses suivantes:

- H1₁ : il y a des différences morphologiques entre les humains juvéniles et les grands singes juvéniles sur les coupes transversales du fémur, du tibia et de l'humérus.
- H2₁ : les aires et la résistance des fémurs et tibias de l'enfant de Dikika sont plus près de ce qui est observé chez les humains alors que la forme est plus près des grands singes ce qui rend le fémur et tibia de l'enfant de Dikika intermédiaire entre l'humain et les grands singes.
- H3₁ : L'humérus de l'enfant de Dikika ressemble beaucoup aux humains pour de la résistance aux charges et tensions. Par contre, la forme et les aires placent l'humérus de l'enfant de Dikika intermédiaire entre l'humain et les grands singes.

En comparant toutes les données concernant l'enfant de Dikika, il était difficile de déterminer une locomotion spécifique puisque les données variaient beaucoup. Du point de vue de la résistance, les os ressemblaient davantage aux humains. En particulier l'humérus de l'enfant de Dikika, a montré une résistance très faible qui ne concorde pas du tout avec la pratique d'une locomotion arboricole. Néanmoins, les données sur l'humérus concernent seulement la coupe transversale à 20% et pourraient donc être insuffisantes pour tirer des conclusions claires. Par contre, le reste des données suggèrent un humérus de forme intermédiaire, ce qui laisse croire que la forme de l'humérus est une rétention d'un trait primitif provenant d'un ancêtre commun avec les grands singes et non une rétention causée par l'utilisation des membres supérieurs pour la locomotion arboricole. Pour ce qui est du fémur, il montre la présence du pilastre, ce qui est très caractéristique des humains et de la bipédie. Par contre, le tibia ne montre pas la forme triangulaire caractéristique des humains et il est plutôt très similaire au gorille.

En bref, l'aire, la forme et la résistance aux charges et tensions des os dépendent énormément des muscles y étant attachés, au processus ontogénique et à la génétique des taxons. Les charges mécaniques provenant de l'environnement peuvent avoir causé certaines

différences interindividuelles, mais il semble que la forme des os de juvéniles est fortement dictée par les modèles de croissance et la génétique. De plus, de façon générale, les ossements de l'enfant de Dikika semblent avoir une morphologie intermédiaire entre les humains et les grands singes suggérant une locomotion habituelle bipède, mais avec de la rétention d'une locomotion arboricole occasionnelle.

Conclusion

En conclusion, ce mémoire a exploré les différences morphologiques entre les coupes transversales des os longs (fémurs, tibias, humérus) de juvéniles humains (*Homo sapiens*) et de ceux de grands singes africains juvéniles (gorille et chimpanzé), afin de les comparer ultimement à ceux de l'enfant de Dikika, un *Australopithecus afarensis* juvénile. Le but de ce mémoire était surtout d'inférer ou de confirmer un mode de locomotion pour l'enfant de Dikika. Les informations déjà présentes concernant les *Au. afarensis* montrent qu'ils étaient des bipèdes habituels et pouvaient se déplacer de façon plus aisée dans les arbres que les humains modernes (Green & Alemseged, 2012; Larson, 2013; Lovejoy, 1989; Stern, 2000; Ward, 2002). Par contre, considérant que lors de l'ontogénie, la locomotion d'un individu peut varier comme c'est le cas des gorilles et des chimpanzés, celle de *Au. afarensis* a peut-être variée aussi (Doran, 1997).

Les résultats de ce mémoire, concordent avec les informations déjà présentes pour l'enfant de Dikika, soit une morphologie intermédiaire entre les humains et les grands singes suggérant une locomotion habituelle bipède, mais avec de la rétention d'une locomotion arboricole occasionnelle.

Ces résultats sont importants pour le domaine de la paléontologie humaine, et surtout pour les connaissances concernant l'enfant de Dikika, puisqu'ils apportent des informations différentes de celles déjà existantes. En effet, ce mémoire présente des données quantitatives analysées à partir de coupes transversales, ce qui n'avait pas été fait sur le spécimen de l'enfant de Dikika. Ces analyses confirment ce qui était déjà connu : une bipédie habituelle et des membres inférieurs similaires aux humains, mais un humérus intermédiaire entre ce qui est observable chez les humains et les grands singes. Par contre, ce mémoire apporte une piste de solution en ce qui attrait au débat concernant les membres supérieurs et la raison de leur aspect intermédiaire, soit une rétention d'un trait primitif provenant d'un ancêtre commun ou l'utilisation des membres supérieurs dans une locomotion occasionnelle arboricole. Ce mémoire tend vers l'hypothèse de la rétention d'un trait primitif provenant d'un ancêtre commun puisque l'humérus de l'enfant de Dikika montre une résistance aux charges et

tensions très faible, ce qui laisse croire à une faible utilisation des membres supérieurs dans des activités physiques comme la locomotion.

De façon plus large, ces données sont pertinentes puisque peu de choses sont connues pour les juvéniles des espèces australopithèques et ces analyses pourront donc être utiles dans le futur à titre comparatif. Les résultats pour les humains juvéniles peuvent également être utilisés dans différents domaines dont l'archéologie biologique ou funéraire.

Annexe 1: images

Image 14 : Photo montrant le CT-Scan et le positionnement d'un os dans ce dernier.

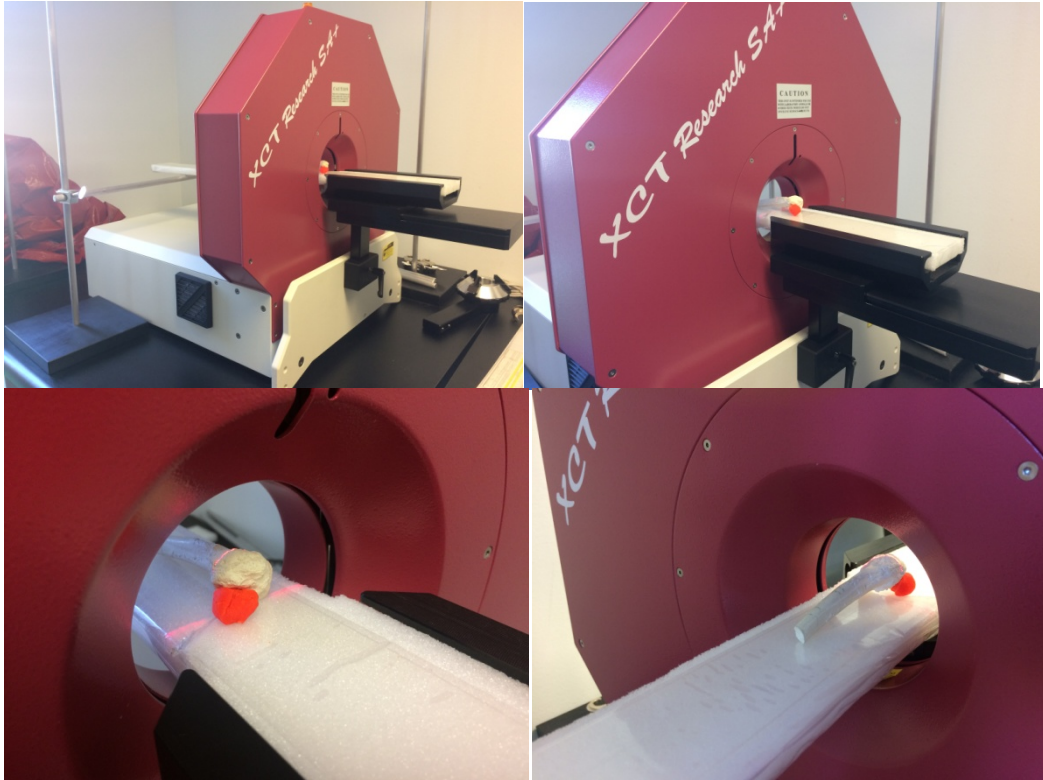
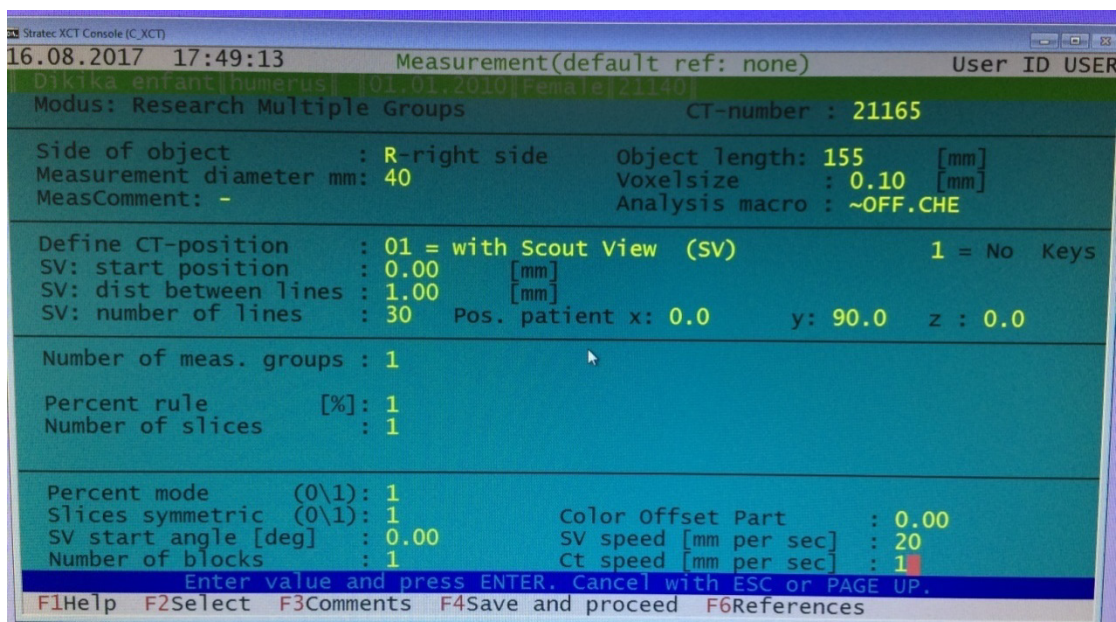


Image 15 : Logiciel d'entrée de données pour démarrer la numérisation de l'os.



Annexe 2: tableaux

Tableau 4 : Échantillon des juvéniles humains de l'Université de Montréal

Individus	No identification	Fémur	Tibia	Humérus	Âge*	Groupe d'âge
1	2E3	2	2	2	~6 ans	2
2	2E1	2	2	2	~10 mois	1
3	2E2	2	2	0	~1,5 an	1
4	2E	2	0	2	~10 mois	1
5	1K1	1 (D)**	1 (D)	0	~4,5 ans	2
6	1J	1 (D)	0	0	~4,5 ans	2
7	IF	1 (D)	0	0	~8,5 ans	2
8	2A2	1 (G)***	0	2	~8,5 ans	2
9	2A1	2	2	2	~7 ans	2
10	2A4	2	2	2	~1,5 mois	1
11	2A6	0	0	1 (D)	~8-9,5 mois	1
12	2A7	0	0	2	~2,5 mois	1
13	2A9	0	0	1 (G)	~6 ans	2
14	2B12	2	2	2	~4,5 ans	2
15	2B13	1 (G)	1 (G)	2	~8 mois	1
16	1C1	2	2	2	~8 mois	1
17	BJFa-1	2	2	2	~11 ans	3
18	2F2	2	2	1 (D)	~15 ans	3
19	2F3	2	2	2	~8,5 ans	2
20	2G8	0	1 (G)	0	~5,5 ans	2
21	2A13	0	0	1 (D)	~10,5 ans	1
Total		27	23	28	-	-

*Âge moyen calculé en recoupant diverses méthodes (Anderson & al., 1976; Scheur and Black, 2000:289, citing Maresh 1970 & 395, citing Anderson & al., 1964; Fazekas & Kosa, 1978; Gustafson & Knoch, 1974; Ubelaker, 1979, 1983)
 ** (D) os droit
 *** (G) os gauche

Tableau 5 : Nombre d'individus humains et d'os selon les groupes d'âges.

Groupe d'âge	Nombre de fémurs	Nombre de tibias	Nombre d'humérus	Total
1	12	7	13	32
2	11	12	11	34
3	4	4	4	12
Total	27	23	28	78

Tableau 6 : Données et différentes variables des analyses par coupes transversales avec la cavité médullaire non-remplie pour les humains et grands singes africains juvéniles (F=fémur; T= tibia; H=humérus).

Spécimens	Os	Coupes transversales	CA (mm ²)	MA (mm ²)	TA (mm ²)	Indexe de circularité (Imax/Imin)	Imin (mm ⁴)	Imax (mm ⁴)	J (mm ⁴)	Zmax (mm ³)	Zmin (mm ³)	Zpol (mm ³)	Emoy (mm)	Emax (mm)
Humains groupe d'âge 1	F	20%	21,5	47,5	66,2	1,6	160,8	261,2	422,0	40,2	33,6	64,7	0,8	1,1
	F	35%	23,7	18,5	38,5	0,8	160,8	135,8	296,6	28,5	23,8	49,0	1,3	1,6
	F	50%	27,8	7,8	30,7	1,2	88,1	103,7	191,8	24,9	22,8	45,1	1,8	2,2
	F	65%	28,0	15,7	38,3	1,3	105,8	134,2	240,0	28,9	25,5	51,1	1,6	2,0
	F	80%	20,9	39,5	58,9	1,3	181,1	229,6	410,6	37,9	32,4	66,7	0,9	1,2
	T	20%	11,5	17,5	29,1	1,2	40,7	49,6	90,4	11,7	11,7	20,4	0,8	1,1
	T	35%	14,0	6,2	20,1	1,2	27,7	34,0	61,7	11,9	9,7	20,3	1,3	1,7
	T	50%	15,8	2,5	18,3	1,3	24,6	32,5	57,1	11,3	9,7	19,6	1,7	2,0
	T	65%	16,6	6,4	22,9	1,4	35,2	50,2	85,4	15,0	12,2	25,4	1,4	1,9
	T	80%	13,3	24,0	37,3	1,3	60,6	80,3	141,0	19,3	16,7	32,7	0,8	1,1
	H	20%	16,2	10,8	27,0	0,3	224,9	76,9	301,9	18,8	13,2	13,2	1,1	1,4
	H	35%	14,8	2,6	17,4	0,2	145,5	30,8	176,3	11,0	9,2	9,2	1,6	1,8
	H	50%	13,5	2,6	16,1	1,2	20,6	25,1	45,7	9,8	8,7	8,7	1,5	1,7
H	65%	12,2	7,6	19,8	1,3	26,7	35,3	62,0	11,8	10,0	10,0	1,0	1,3	
H	80%	11,2	21,9	33,0	1,3	48,2	63,1	111,3	16,4	14,1	14,1	0,7	0,9	
Humains groupe d'âge 2	F	20%	75,2	112,4	179,4	1,7	1307,6	2285,9	3593,4	226,6	180,6	324,6	1,6	2,1
	F	35%	83,4	58,1	133,0	1,0	1483,4	1457,4	2940,8	185,7	158,9	319,9	2,2	2,8
	F	50%	92,0	41,6	122,6	1,3	1049,6	1343,0	2392,6	182,6	159,1	322,1	2,7	3,2
	F	65%	93,0	47,0	127,6	1,2	1143,8	1398,2	2542,0	186,4	163,0	324,1	2,5	3,3
	F	80%	92,6	97,3	173,0	1,4	1565,5	2242,8	3808,3	245,0	198,1	403,3	1,9	2,7
	T	20%	148,0	84,2	107,9	1,4	624,9	857,8	1482,7	123,1	99,5	206,9	1,8	2,5
	T	35%	155,5	115,7	96,1	1,5	602,8	880,9	1483,8	126,4	100,7	208,6	2,7	3,7
	T	50%	147,6	180,8	103,0	1,5	701,0	1069,1	1770,2	145,5	114,5	236,6	2,9	3,9
	T	65%	72,4	49,1	121,5	1,5	900,3	1358,0	2258,3	171,0	136,4	280,9	2,5	3,5
	T	80%	69,5	96,8	166,3	1,6	1265,4	1978,0	3243,4	205,4	172,8	329,5	1,9	2,8
	H	20%	100,8	50,5	111,6	0,8	1483,4	1203,1	2686,5	149,9	106,3	106,3	1,9	2,4
	H	35%	96,2	58,5	90,7	0,6	1226,7	732,1	1958,9	112,1	97,1	97,1	2,2	2,6
	H	50%	87,6	70,5	91,1	1,2	571,2	696,4	1267,6	113,2	101,4	101,4	2,3	2,7
H	65%	58,7	38,2	96,9	1,3	583,7	763,4	1347,1	119,5	102,1	102,1	2,1	2,6	
H	80%	54,4	54,9	109,3	1,4	667,6	912,4	1580,0	131,1	109,5	109,5	1,8	2,2	
Humains groupe d'âge 3	F	20%	172,1	167,1	320,2	1,1	5550,2	6346,1	11896,3	583,3	547,7	1040,9	3,0	3,9
	F	35%	188,9	116,8	300,0	1,0	7070,4	6766,8	13837,2	605,4	540,3	1092,8	4,0	5,2
	F	50%	205,0	88,6	278,3	1,3	4885,2	6336,6	11221,8	604,2	514,4	1049,6	4,5	5,3
	F	65%	209,1	92,5	286,8	1,2	5391,9	6395,9	11787,8	627,1	558,8	1122,4	4,3	5,1
	F	80%	206,7	112,0	308,8	1,5	5397,1	8184,8	13581,9	705,1	572,8	1165,5	4,3	4,3
	T	20%	72,4	49,1	213,6	1,6	2197,3	3485,3	5682,6	353,2	282,1	569,3	2,6	3,1
	T	35%	69,5	96,8	195,8	2,0	1898,4	3838,7	5737,1	380,8	258,2	563,4	3,5	4,4
	T	50%	148,0	84,2	232,2	2,1	2622,8	5472,2	8095,0	492,4	325,9	722,1	3,8	5,0
	T	65%	155,5	115,7	271,3	2,1	3406,1	7042,6	10448,7	579,3	398,6	850,8	3,6	4,9
	T	80%	147,6	180,8	328,3	2,1	4157,7	8658,7	12816,4	586,8	450,1	864,0	3,0	4,4
	H	20%	58,7	38,2	153,5	0,3	7070,4	2060,9	9131,4	240,4	192,2	192,2	2,7	3,3
	H	35%	54,4	54,9	143,2	0,3	5660,1	1563,9	7224,0	212,2	187,4	187,4	2,7	3,2
	H	50%	100,8	50,5	151,3	1,4	1352,9	1947,1	3300,1	249,5	210,0	210,0	3,1	3,5
H	65%	96,2	58,5	154,6	1,4	1362,6	1954,7	3317,3	244,4	200,9	200,9	2,9	3,5	
H	80%	87,6	70,5	158,1	1,4	1347,2	1875,3	3222,5	224,1	194,8	194,8	2,5	2,8	

Chimpanzé	F	20%	135,2	117,4	252,6	1,4	3376,0	4669,8	8045,8	470,3	410,8	806,7	3,0	3,5
	F	35%	155,2	66,6	221,8	1,4	3025,2	4192,2	7217,4	455,3	383,8	775,5	3,9	4,5
	F	50%	172,2	43,2	215,5	1,4	2989,2	4227,2	7216,4	458,3	371,8	776,0	4,8	5,3
	F	65%	166,5	50,0	216,5	1,4	3020,0	4153,5	7173,4	441,9	376,4	763,1	4,5	5,1
	F	80%	166,0	87,5	253,6	1,5	3695,0	5532,3	9227,2	539,9	431,7	883,5	3,9	3,9
	T	20%	89,6	52,6	142,2	1,8	1048,1	1844,9	2893,0	235,3	176,9	367,7	2,8	3,2
	T	35%	107,1	31,1	138,2	2,2	967,9	2157,0	3124,9	259,6	172,0	374,6	3,7	4,4
	T	50%	106,8	47,9	154,7	1,5	1655,0	2499,9	4154,9	295,7	197,3	434,5	3,3	4,1
	T	65%	116,2	66,1	182,3	1,7	1968,2	3418,7	5386,8	367,3	244,1	533,4	3,3	4,4
	T	80%	108,8	122,8	231,6	1,6	2820,2	4634,6	7454,7	423,0	281,9	610,8	2,5	3,4
	H	20%	140,4	76,0	216,4	1,2	3376,0	3922,3	7298,3	409,8	344,9	344,9	3,5	4,3
	H	35%	137,7	60,5	198,2	1,1	3025,2	3218,0	6243,2	369,9	316,1	316,1	3,9	5,2
	H	50%	140,2	58,3	198,5	1,4	2396,3	3429,9	5826,3	385,9	323,8	323,8	3,8	4,5
	H	65%	134,5	66,6	201,1	1,5	2364,4	3472,4	5836,7	383,2	320,9	320,9	3,5	4,1
H	80%	136,4	60,6	196,9	0,7	4829,4	3242,8	8072,2	357,9	315,6	315,6	3,7	4,7	
Gorille	F	20%	159,8	167,7	327,5	1,1	4117,7	4669,8	8787,5	707,6	470,7	1022,5	3,0	3,7
	F	35%	160,6	160,8	321,4	2,2	4117,7	9003,9	13121,5	699,2	474,7	1011,9	3,0	3,7
	F	50%	193,7	101,1	294,8	1,7	4696,2	7804,6	12500,8	676,6	541,8	1082,2	4,3	5,7
	F	65%	205,1	169,5	317,8	1,4	5966,1	8243,7	14209,8	761,1	636,0	1275,1	4,4	5,4
	F	80%	155,5	329,6	485,1	1,2	8972,2	10819,9	19792,1	711,7	628,4	1265,0	3,9	3,6
	T	20%	103,9	90,0	193,9	1,6	1814,0	2964,0	4778,0	315,2	247,4	499,2	2,7	3,5
	T	35%	111,3	65,0	176,3	1,6	1684,4	2679,9	4364,3	307,8	240,7	490,6	3,2	4,3
	T	50%	113,5	65,9	179,4	1,8	1655,0	2921,7	4576,6	332,0	248,9	512,3	3,3	4,7
	T	65%	118,5	95,9	214,4	2,2	1968,2	4259,0	6227,1	414,3	290,7	605,0	2,9	4,1
	T	80%	104,2	200,0	304,2	2,1	2820,2	5962,2	8782,3	426,7	346,3	627,5	2,0	2,6
	H	20%	143,0	93,1	216,4	1,2	4117,7	4844,6	8962,3	452,5	349,5	349,5	3,3	4,4
	H	35%	142,3	71,7	213,9	1,0	4083,9	3881,2	7965,1	413,2	351,8	351,8	3,6	4,1
	H	50%	148,3	74,6	222,9	1,3	3088,0	4002,2	7090,2	441,6	373,4	373,4	3,7	4,2
	H	65%	143,6	83,9	227,5	1,2	3246,0	3915,8	7161,8	436,2	381,7	381,7	3,4	3,9
H	80%	131,4	116,3	247,8	1,2	3524,8	4108,6	7633,4	427,3	402,2	402,2	2,9	3,4	

Tableau 7 : Données et différentes variables des analyses par coupes transversales avec la cavité médullaire remplie pour les humains et grands singes africains juvéniles (F=fémur; T=tibia; H=humérus).

Spécimens	Os	Coupes transversales	TA (mm ²)	Indexe de circularité (Imax/Imin)	Imin (mm ⁴)	Imax (mm ⁴)	J (mm ⁴)	Zmax (mm ³)	Zmin (mm ³)	Zpol (mm ³)
Humains groupe d'âge 1	F	20%	66,2	1,9	490,6	912,0	1402,6	126,4	94,1	193,9
	F	35%	38,5	0,2	1483,7	266,2	1750,0	51,4	45,9	91,0
	F	50%	30,7	0,8	141,6	117,2	258,8	36,3	33,5	66,1
	F	65%	38,3	1,2	211,3	256,3	467,6	48,8	44,1	88,2
	F	80%	58,9	1,3	632,4	804,0	1436,4	110,6	97,5	195,8
	T	20%	29,1	1,6	129,8	210,4	340,2	42,1	33,4	67,7
	T	35%	20,1	1,5	101,3	147,2	248,5	30,1	26,3	51,3
	T	50%	18,3	1,3	25,7	33,0	58,7	11,5	10,3	20,1
	T	65%	22,9	1,4	39,6	53,5	93,0	17,0	13,8	28,7
	T	80%	37,3	1,3	107,3	144,6	251,9	35,0	29,9	59,9
	H	20%	27,0	2,5	41,9	106,8	148,7	25,9	15,2	35,7
	H	35%	17,4	1,4	22,6	31,6	54,2	11,3	9,4	19,1
	H	50%	16,1	1,2	21,8	26,2	47,9	10,2	9,1	18,2
	H	65%	19,8	1,8	34,6	61,0	95,6	13,5	12,2	22,9
H	80%	33,0	1,2	101,2	122,8	223,9	31,4	25,9	52,4	

Humains groupe d'âge 2	F	20%	179,4	2,1	2311,7	4747,2	7059,0	453,5	314,3	673,2
	F	35%	133,0	1,3	1483,7	1994,8	3478,5	252,5	215,1	432,7
	F	50%	122,6	1,2	1312,5	1528,0	2840,5	230,6	199,7	397,2
	F	65%	127,6	1,2	1520,3	1883,1	3403,3	245,8	216,8	436,0
	F	80%	173,0	1,4	2319,6	3250,3	5569,9	358,4	301,0	515,9
	T	20%	107,9	1,3	1000,6	1322,6	2323,2	181,2	160,0	276,9
	T	35%	96,1	1,4	760,9	1087,3	1848,2	154,0	126,1	219,4
	T	50%	103,0	1,5	790,0	1177,2	1967,2	161,9	129,8	265,6
	T	65%	121,5	1,5	1103,7	1616,7	2720,4	210,3	165,5	349,0
	T	80%	166,3	1,5	2090,9	3168,6	5259,5	341,5	265,2	547,9
	H	20%	111,6	2,0	776,2	1574,3	2350,5	196,8	133,9	290,9
	H	35%	90,7	1,4	603,5	849,7	1453,2	130,8	112,2	202,3
	H	50%	91,1	1,2	642,4	793,2	1435,6	129,9	114,9	211,9
	H	65%	96,9	1,4	681,0	921,9	1602,9	144,6	122,7	227,9
	H	80%	109,3	1,5	868,4	1280,3	2148,7	184,3	146,2	281,5
Humains groupe d'âge 3	F	20%	320,2	1,2	9939,9	12042,9	21982,8	1007,0	887,9	1791,3
	F	35%	300,0	1,2	6766,4	8007,6	14773,9	755,3	655,9	1312,7
	F	50%	278,3	1,3	6076,0	7625,9	13701,9	723,4	637,1	1266,6
	F	65%	286,8	1,2	6643,7	7765,4	14409,1	747,5	685,1	1362,5
	F	80%	308,8	1,5	7266,5	10827,0	18093,5	895,4	735,1	1495,9
	T	20%	213,6	1,7	2868,5	4746,5	7615,0	476,0	363,2	761,4
	T	35%	195,8	2,0	2203,6	4400,6	6604,1	442,1	296,8	660,2
	T	50%	232,2	2,0	3092,1	6240,3	9332,3	563,8	376,7	835,6
	T	65%	271,3	2,0	4255,6	8552,4	12808,0	725,3	491,1	1071,7
	T	80%	328,3	2,2	6083,4	13307,3	19390,7	967,8	656,8	1403,6
	H	20%	153,5	1,7	1472,6	2543,9	4016,5	292,0	226,2	452,5
	H	35%	143,2	1,3	1476,8	1865,5	3342,2	249,8	220,9	443,5
	H	50%	151,3	1,5	1526,0	2230,9	3756,9	287,0	238,9	474,7
	H	65%	154,6	1,5	1613,7	2358,4	3972,1	294,5	247,5	494,0
	H	80%	158,1	1,5	1724,2	2517,8	4242,0	299,6	249,4	500,3
Chimpanzé	F	20%	252,6	1,4	4255,8	6071,8	10327,6	621,2	518,5	1050,1
	F	35%	221,8	1,4	3311,0	4650,7	7961,8	499,6	421,9	849,4
	F	50%	215,5	1,4	3108,6	4418,2	7526,8	477,9	386,9	807,4
	F	65%	216,5	1,4	3185,6	4406,7	7592,3	469,0	398,9	807,7
	F	80%	253,6	1,5	4192,1	6318,2	10510,3	615,2	497,7	1001,4
	T	20%	142,2	1,8	1212,4	2154,3	3366,7	273,2	204,3	424,8
	T	35%	138,2	2,2	1019,4	2291,7	3311,1	277,7	183,2	399,6
	T	50%	154,7	2,1	1317,8	2781,2	4099,1	333,6	224,6	490,8
	T	65%	182,3	2,2	1789,1	3942,4	5731,6	422,6	281,3	614,5
	T	80%	231,6	2,2	2884,8	6413,9	9298,7	585,5	391,9	848,8
	H	20%	216,4	1,4	3154,7	4554,0	7708,7	476,5	388,8	776,2
	H	35%	198,2	1,3	2751,8	3592,1	6343,9	418,9	358,9	717,4
	H	50%	198,5	1,5	2601,6	3817,9	6419,6	418,8	353,0	695,9
	H	65%	201,1	1,5	2610,9	3998,4	6609,4	435,7	357,0	714,3
	H	80%	196,9	1,3	2680,2	3615,1	6295,3	396,6	357,8	673,2

Gorille	F	20%	327,5	2,5	5522,6	13556,7	19079,3	1055,6	650,2	1481,8
	F	35%	321,4	2,4	5321,0	12874,7	18195,7	1020,1	637,4	1438,4
	F	50%	294,8	1,7	5373,7	8938,7	14312,3	798,9	608,9	1278,0
	F	65%	317,8	1,4	6921,5	9406,3	16327,8	844,9	734,8	1463,8
	F	80%	485,1	1,2	18002,1	21217,7	39219,8	1424,5	1361,9	2596,2
	T	20%	193,9	1,7	2324,0	3993,8	6317,8	428,2	318,7	668,4
	T	35%	176,3	1,6	1953,3	3164,5	5117,8	373,1	278,1	596,7
	T	50%	179,4	1,7	1952,2	3395,2	5347,4	380,7	287,8	596,0
	T	65%	214,4	2,2	2457,6	5460,9	7918,5	539,6	361,9	782,2
	T	80%	304,2	2,6	4640,2	11876,5	16516,8	925,6	578,9	1281,3
	H	20%	216,4	1,7	3530,6	5855,8	9386,4	534,2	412,4	852,9
	H	35%	213,9	1,4	3052,0	4403,1	7455,1	464,3	396,7	781,4
	H	50%	222,9	1,3	3493,0	4507,9	8000,9	495,6	429,7	860,6
	H	65%	227,5	1,2	3760,2	4546,7	8306,9	505,3	448,9	891,3
H	80%	247,8	1,2	4521,9	5359,3	9881,2	571,9	520,5	996,8	

Tableau 8 : Tableau des moyennes et écarts-types de l'aire corticale (mm²) des fémurs humains.

Fémurs humains					
	Groupe d'âge 1				
	20%	35%	50%	65%	80%
Moyenne	21,5154	23,6878	27,7561	27,9997	20,8646
Écart-type	10,5454449	13,2920782	19,6488164	18,0000367	9,46488303
	Groupe d'âge 2				
	20%	35%	50%	65%	80%
Moyenne	75,2335	83,3635455	92,0282727	93,0331818	80,0209
Écart-type	32,2111936	34,1547749	41,9280058	47,0593293	41,3481567
	Groupe d'âge 3				
	20%	35%	50%	65%	80%
Moyenne	172,08	188,9	205,013333	209,066667	199,88
Écart-type	35,6947503	44,943707	22,1127414	19,1201674	15,4997806

Tableau 9 : Tableau des moyennes et écarts-types de l'aire corticale (mm²) des tibias humains.

Tibias humains					
	Groupe d'âge 1				
	20%	35%	50%	65%	80%
Moyenne	11,5187143	13,972	15,8068571	16,5508571	13,2708571
Écart-type	4,4754609	5,67726698	4,75467904	5,41304358	3,7637718
	Groupe d'âge 2				
	20%	35%	50%	65%	80%
Moyenne	52,0934167	64,4533333	108,22	126,69	148,01
Écart-type	18,536582	26,1062796	15,8667283	21,2021225	14,126868
	Groupe d'âge 3				
	20%	35%	50%	65%	80%
Moyenne	108,22	126,69	148,01	52,0934167	64,4533333
Écart-type	15,8667283	21,2021225	14,126868	18,536582	26,1062796

Tableau 10 : Tableau des moyennes et écarts-types de l'aire corticale (mm²) des humérus humains.

Humérus humains					
	Groupe d'âge 1				
	20%	35%	50%	65%	80%
Moyenne	16,1511538	14,8259231	13,5406923	12,2101538	11,1695833
Écart-type	5,37558142	5,28842145	5,76156054	5,64016746	3,69403555
	Groupe d'âge 2				
	20%	35%	50%	65%	80%
Moyenne	60,7515455	57,5634545	93,06475	88,25675	100,82475
Écart-type	24,66951	20,5385291	6,66936905	11,1744907	5,62464437
	Groupe d'âge 3				
	20%	35%	50%	65%	80%
Moyenne	93,06475	88,25675	100,82475	60,7515455	57,5634545
Écart-type	6,66936905	11,1744907	5,62464437	24,66951	20,5385291

Tableau 11 : Tableau des moyennes et écarts-types de l'aire de la cavité médullaire (mm²) des fémurs humains.

Fémurs humains					
	Groupe d'âge 1				
	20%	35%	50%	65%	80%
Moyenne	47,484	18,5219	7,7738	15,6799	39,5182
Écart-type	38,343437	19,0645148	9,38638888	16,8923901	41,0816502
	Groupe d'âge 2				
	20%	35%	50%	65%	80%
Moyenne	115,592455	58,0738182	41,6119091	46,9852727	95,0739
Écart-type	50,3319612	22,8301616	12,2558389	14,8073951	30,8603435
	Groupe d'âge 3				
	20%	35%	50%	65%	80%
Moyenne	195,8	116,8	88,5733333	92,4666667	88,64
Écart-type	51,4034551	8,82061222	13,3448017	5,31744299	3,95979797

Tableau 12 : Tableau des moyennes et écarts-types de l'aire de la cavité médullaire (mm²) des tibias humains.

Tibias humains					
	Groupe d'âge 1				
	20%	35%	50%	65%	80%
Moyenne	17,541	6,155	2,48957143	6,35485714	24,034
Écart-type	5,78060522	1,36008505	0,73098697	2,24030418	10,2199727
	Groupe d'âge 2				
	20%	35%	50%	65%	80%
Moyenne	53,2858333	31,602	105,35	69,08	84,17
Écart-type	27,3324784	11,065303	7,67655305	2,97455879	9,63860986
	Groupe d'âge 3				
	20%	35%	50%	65%	80%
Moyenne	105,35	69,08	84,17	53,2858333	31,602
Écart-type	7,67655305	2,97455879	9,63860986	27,3324784	11,065303

Tableau 13 : Tableau des moyennes et écarts-types de l'aire de la cavité médullaire (mm²) des humérus humains.

Humérus humains					
	Groupe d'âge 1				
	20%	35%	50%	65%	80%
Moyenne	10,8487692	2,55761538	2,561	7,56969231	21,8730833
Écart-type	5,92667595	0,91826136	1,34740912	3,27958449	10,7862386
	Groupe d'âge 2				
	20%	35%	50%	65%	80%
Moyenne	50,875	33,1717273	60,427	54,944	50,4745
Écart-type	10,9073824	6,647661	4,24289013	2,68539097	10,3290486
	Groupe d'âge 3				
	20%	35%	50%	65%	80%
Moyenne	60,427	54,944	50,4745	50,875	33,1717273
Écart-type	4,24289013	2,68539097	10,3290486	10,9073824	6,647661

Tableau 14 : Tableau des moyennes et écarts-types de l'aire subpériostale totale (mm²) des fémurs humains.

Fémurs humains					
	Groupe d'âge 1				
	20%	35%	50%	65%	80%
Moyenne	66,1646	38,4966	30,6612	38,338	58,8673
Écart-type	44,9240397	27,6766453	21,2771625	25,7491213	49,3576469
	Groupe d'âge 2				
	20%	35%	50%	65%	80%
Moyenne	187,678818	133,017545	122,598909	127,566273	162,9031
Écart-type	77,0849618	48,2861069	44,4525563	48,6511267	62,3397584
	Groupe d'âge 3				
	20%	35%	50%	65%	80%
Moyenne	363,693333	300,04	278,293333	286,786667	278,42
Écart-type	77,663905	41,7425442	37,5725503	1,92333044	2,74357431

Tableau 15 : Tableau des moyennes et écarts-types de l'aire subpériostale totale (mm²) des tibias humains.

Tibias humains					
	Groupe d'âge 1				
	20%	35%	50%	65%	80%
Moyenne	29,0597143	20,127	18,2964286	22,9057143	37,3048571
Écart-type	9,03045668	5,9890689	5,31522508	7,29892437	13,499632
	Groupe d'âge 2				
	20%	35%	50%	65%	80%
Moyenne	107,901083	96,0553333	102,963417	121,527833	166,309833
Écart-type	37,1987808	32,6217484	37,0793846	43,5246445	58,6965518
	Groupe d'âge 3				
	20%	35%	50%	65%	80%
Moyenne	213,57	195,77	232,18	271,28	328,34
Écart-type	19,4631515	22,7819666	22,083804	34,5892931	62,5809811

Tableau 16 : Tableau des moyennes et écarts-types de l'aire subpériostale totale (mm²) des humérus humains.

Humérus humains					
	Groupe d'âge 1				
	20%	35%	50%	65%	80%
Moyenne	26,9999231	17,3835385	16,1016923	19,7798462	33,0426667
Écart-type	9,85396752	5,94999135	6,12791424	8,23352059	14,0802109
	Groupe d'âge 2				
	20%	35%	50%	65%	80%
Moyenne	111,626545	90,7351818	91,1056364	96,8732727	109,342545
Écart-type	31,6606961	25,9687327	25,0129862	13,2363919	14,7957652
	Groupe d'âge 3				
	20%	35%	50%	65%	80%
Moyenne	153,49175	143,20075	151,29925	154,63475	158,089
Écart-type	7,03867925	13,2363919	14,7957652	23,2383562	35,6309491

Tableau 17 : Résultats de l'analyse des coupes transversales pour l'enfant de Dikika (*Au. afarensis*).

OS	TA (mm ²)	Indice de circularité (I _{max} /I _{min})	I _{min} (mm ⁴)	I _{max} (mm ⁴)	J (mm ⁴)	Z _{max} (mm ³)	Z _{min} (mm ³)	Z _{pol} (mm ³)
Fémur 20%-156mm	136,335	2,609022377	922,728	2407,418	3330,146	278,808	171,645	385,433
Fémur 35%-148mm	97,585	1,952757959	544,515	1063,306	1607,821	156,414	113,754	234,993
Fémur 50%-156mm	95,89	1,242451171	657,188	816,524	1473,712	141,948	125,644	252,718
Fémur 65%-164mm	94,286	1,333205071	613,325	817,688	1431,013	138,097	118,621	238,28
Tibia 50%-124mm	64,404	1,913363199	239,067	457,422	696,489	87,115	61,998	132,593
Tibia 65%-124mm	74,43	1,976466106	314,95	622,488	937,438	105,91	73,89	159,285
Tibia 80%-124mm	93,584	1,843780544	523,84	965,846	1489,686	135,072	106,343	206,378
Humerus presque 20%	83,512	4,824504148	265,049	1278,73	1543,779	148,039	65,754	178,371

Tableau 18 : Tableau des moyennes et écarts-types de l'épaisseur maximum (mm) des fémurs humains.

Fémurs humains					
	Groupe d'âge 1				
	20%	35%	50%	65%	80%
Moyenne	1,0725	1,559	2,1511	1,9694	1,2228
Écart-type	0,29809106	0,45103387	0,70413106	0,61127466	0,31665432
	Groupe d'âge 2				
	20%	35%	50%	65%	80%
Moyenne	2,19436364	2,79181818	3,24381818	3,26581818	2,448
Écart-type	0,51659351	0,61897929	1,01533234	1,25940238	0,96396242
	Groupe d'âge 3				
	20%	35%	50%	65%	80%
Moyenne	3,96166667	5,236	5,30566667	5,13833333	4,4235
Écart-type	0,23780314	0,48613064	0,11943757	0,05374012	0,03747666

Tableau 19 : Tableau des moyennes et écarts-types de l'épaisseur maximum (mm) des tibias humains.

Tibias humains					
	Groupe d'âge 1				
	20%	35%	50%	65%	80%
Moyenne	1,11014286	1,67485714	2,046	1,85514286	1,09385714
Écart-type	0,27789412	0,46218951	0,36261826	0,28080446	0,22258439
	Groupe d'âge 2				
	20%	35%	50%	65%	80%
Moyenne	2,48733333	3,66791667	3,94675	3,46841667	2,78083333
Écart-type	0,68075324	0,86321623	0,58898651	0,70977851	0,64753797
	Groupe d'âge 3				
	20%	35%	50%	65%	80%
Moyenne	3,1025	4,38425	5,0195	4,93575	4,4195
Écart-type	0,42328911	0,27953339	0,40999878	0,56209037	0,3796573

Tableau 20 : Tableau des moyennes et écarts-types de l'épaisseur maximum (mm) des humérus humains.

Humérus humains					
	Groupe d'âge 1				
	20%	35%	50%	65%	80%
Moyenne	1,443	1,818	1,69376923	1,26684615	0,91875
Écart-type	0,31564299	0,30381793	0,38948602	0,36169827	0,18664898
	Groupe d'âge 2				
	20%	35%	50%	65%	80%
Moyenne	2,399	2,59945455	2,72772727	2,586	2,15072727
Écart-type	0,70408039	0,57587627	0,56204236	0,20567673	0,1396791
	Groupe d'âge 3				
	20%	35%	50%	65%	80%
Moyenne	3,296	3,15225	3,50575	3,52425	2,78975
Écart-type	0,21878909	0,20567673	0,1396791	0,06914417	0,49562915

Tableau 21 : Tableau des moyennes et écarts-types de l'épaisseur moyenne (mm) des fémurs humains.

Fémurs humains					
	Groupe d'âge 1				
	20%	35%	50%	65%	80%
Moyenne	0,8005	1,2586	1,8186	1,586	0,9222
Écart-type	0,20742455	0,40024942	0,59887509	0,5254395	0,25425176
	Groupe d'âge 2				
	20%	35%	50%	65%	80%
Moyenne	1,69318182	2,22718182	2,66709091	2,51790909	1,769
Écart-type	0,48170797	0,64126981	0,97807285	1,10742291	0,66740859
	Groupe d'âge 3				
	20%	35%	50%	65%	80%
Moyenne	3,05933333	4,025	4,518	4,33066667	4,4235
Écart-type	0,13656622	0,38660186	0,09693812	0,08838835	0,03747666

Tableau 22 : Tableau des moyennes et écarts-types de l'épaisseur moyenne (mm) des tibias humains.

Tibias humains					
	Groupe d'âge 1				
	20%	35%	50%	65%	80%
Moyenne	0,78028571	1,294	1,70842857	1,42285714	0,78142857
Écart-type	0,22916058	0,39851474	0,34108203	0,26997681	0,11939271
	Groupe d'âge 2				
	20%	35%	50%	65%	80%
Moyenne	1,84358333	2,69241667	2,94308333	2,51283333	1,92908333
Écart-type	0,46853591	0,67937879	0,49360979	0,59504023	0,43388948
	Groupe d'âge 3				
	20%	35%	50%	65%	80%
Moyenne	2,56175	3,4705	3,77425	3,62625	3,02075
Écart-type	0,29093799	0,26741291	0,13816265	0,2783743	0,35018507

Tableau 23 : Tableau des moyennes et écarts-types de l'épaisseur moyenne (mm) des humérus humains.

Humérus humains					
	Groupe d'âge 1				
	20%	35%	50%	65%	80%
Moyenne	1,12676923	1,56515385	1,47584615	1,02346154	0,682
Écart-type	0,27711494	0,30817037	0,41496101	0,31637678	0,12808875
	Groupe d'âge 2				
	20%	35%	50%	65%	80%
Moyenne	1,90736364	2,208	2,34709091	2,13336364	1,77636364
Écart-type	0,52755327	0,50560934	0,52187938	0,20869515	0,08362765
	Groupe d'âge 3				
	20%	35%	50%	65%	80%
Moyenne	2,6735	2,6985	3,09275	2,90825	2,49975
Écart-type	0,12214336	0,20869515	0,08362765	0,16596059	0,4297731

Tableau 24 : Tableau des moyennes et écarts-types du moment d'inertie polaire (mm⁴) des fémurs humains.

Fémurs humains					
	Groupe d'âge 1				
	20%	35%	50%	65%	80%
Moyenne	1402,62073	4,12E+02	1,89381818	4,78E+02	1436,37291
Écart-type	2026,44746	604,31936	0,62050122	690,745827	2390,75536
	Groupe d'âge 2				
	20%	35%	50%	65%	80%
Moyenne	7058,969	3,48E+03	2,85575	3403,33908	5569,88518
Écart-type	4489,29255	2160,81852	1,13875699	2642,85006	4212,50608
	Groupe d'âge 3				
	20%	35%	50%	65%	80%
Moyenne	21982,844	14773,906	4,518	14409,1318	18093,504
Écart-type	9625,11365	4204,07817	0,07914965	3511,82424	6429,41976

Tableau 25 : Tableau des moyennes et écarts-types du moment d'inertie polaire (mm⁴) des tibias humains.

Tibias humains					
	Groupe d'âge 1				
	20%	35%	50%	65%	80%
Moyenne	340,182444	248,501111	1,70842857	93,0251429	251,883143
Écart-type	414,868911	355,784659	0,34108203	55,6443311	170,223295
	Groupe d'âge 2				
	20%	35%	50%	65%	80%
Moyenne	2223,1633	1848,193	2,94308333	2720,42175	5462,07182
Écart-type	1308,19982	1213,67621	0,49360979	2006,19614	3770,29779
	Groupe d'âge 3				
	20%	35%	50%	65%	80%
Moyenne	7615,03375	6604,12825	3,77425	12808,0155	19390,6613
Écart-type	1404,93384	1473,31628	0,13816265	3395,94671	6957,53542

Tableau 26 : Tableau des moyennes et écarts-types du moment d'inertie polaire (mm⁴) des humérus humains.

Humérus humains					
	Groupe d'âge 1				
	20%	35%	50%	65%	80%
Moyenne	148,670385	54,215	1,47584615	92,5412308	232,5252
Écart-type	96,874675	32,7047561	0,41496101	77,7336398	159,041199
	Groupe d'âge 2				
	20%	35%	50%	65%	80%
Moyenne	2350,49445	1453,16691	2,34709091	1602,94045	2148,67818
Écart-type	1348,13102	834,677695	0,52187938	646,122738	0,08362765
	Groupe d'âge 3				
	20%	35%	50%	65%	80%
Moyenne	4016,537	3342,245	3,09275	3972,118	4242,007
Écart-type	435,595511	646,122738	0,08362765	1249,47836	2008,73117

Tableau 27 : Tableau des moyennes et écarts-types du ratio humérus/fémurs du moment d'inertie polaire (mm⁴) des humains.

humérus/fémurs					
	Groupe d'âge 1				
	20%	35%	50%	65%	80%
Moyenne	2,03396204	0,2892504	0,40276191	0,59668822	0,7044092
Écart-type	0,59776964	0,11788378	0,2429851	0,45340973	0,71327978
	Groupe d'âge 2				
	20%	35%	50%	65%	80%
Moyenne	0,2426606	0,42641254	0,56736418	0,54467972	0,49537668
Écart-type	0,09455827	0,33427261	0,45146414	0,36338135	0,50110238
	Groupe d'âge 3				
	20%	35%	50%	65%	80%
Moyenne	0,19419245	0,25825282	0,32807008	0,33866169	0,23260642
Écart-type	0,05962467	0,09606389	0,13704427	0,16952745	0,08769343

Tableau 28 : Tableau des moyennes et écarts-types de l'index de circularité (mm⁴) des fémurs humains.

Fémurs humains					
	Groupe d'âge 1				
	20%	35%	50%	65%	80%
Moyenne	1,84970421	0,16910012	1,19563384	1,28019365	1,32196243
Écart-type	0,25088241	0,15488811	0,07598488	0,15388443	0,15943657
	Groupe d'âge 2				
	20%	35%	50%	65%	80%
Moyenne	2,09762932	1,33030299	1,30919919	1,30364477	1,49814281
Écart-type	0,87806747	0,20698673	0,21170664	0,29745953	0,42561184
	Groupe d'âge 3				
	20%	35%	50%	65%	80%
Moyenne	1,20397517	1,18669538	1,27218453	1,17496437	1,47252703
Écart-type	0,02680559	0,02703677	0,09486121	0,05609001	0,11442933

Tableau 29 : Tableau des moyennes et écarts-types de l'index de circularité (mm⁴) des tibias humains.

Tibias humains					
	Groupe d'âge 1				
	20%	35%	50%	65%	80%
Moyenne	1,57400843	1,28469366	1,32409583	1,39286057	1,40230522
Écart-type	0,50180387	0,18095558	0,11746688	0,13627162	0,12345169
	Groupe d'âge 2				
	20%	35%	50%	65%	80%
Moyenne	1,39168641	1,47714045	1,57262855	1,55765864	1,54978556
Écart-type	0,19196659	0,22098995	0,25053734	0,21573688	0,8898249
	Groupe d'âge 3				
	20%	35%	50%	65%	80%
Moyenne	1,65235172	2,00748	2,03772913	2,07258763	2,20986392
Écart-type	0,06219675	0,14671217	0,19841894	0,29196669	0,06763018

Tableau 30 : Tableau des moyennes et écarts-types de l'index de circularité (mm⁴) des humérus humains.

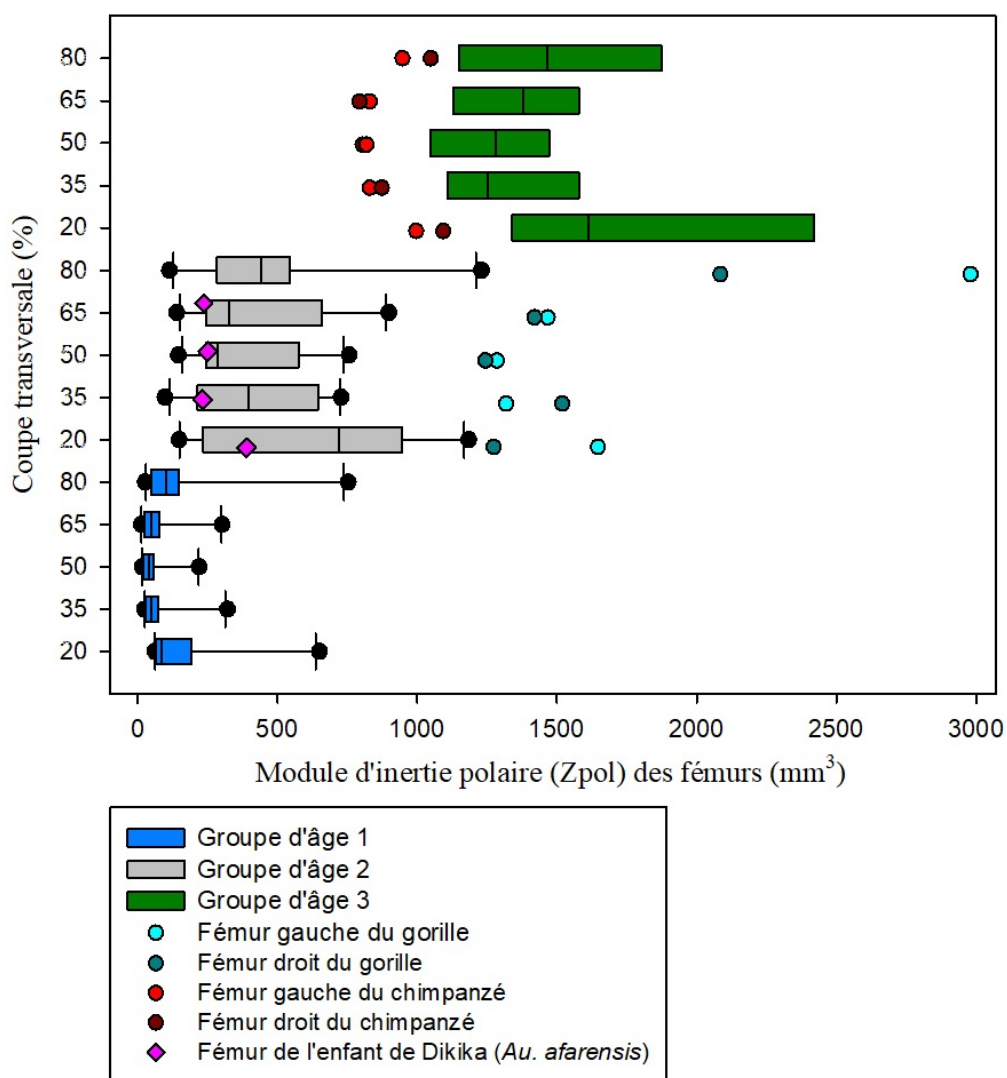
Humérus humains					
	Groupe d'âge 1				
	20%	35%	50%	65%	80%
Moyenne	2,72815468	1,56951949	1,20983848	1,80033838	1,56406129
Écart-type	0,93412189	0,37122205	0,18637453	1,72320528	1,46115186
	Groupe d'âge 2				
	20%	35%	50%	65%	80%
Moyenne	1,9139429	1,37389668	1,32816142	1,50152063	1,70950707
Écart-type	0,48874706	0,17184395	0,25833667	0,33630029	0,42106316
	Groupe d'âge 3				
	20%	35%	50%	65%	80%
Moyenne	1,77593698	1,2490926	1,4656323	1,48781463	1,44733126
Écart-type	0,48733379	0,17164161	0,23933782	0,2012722	0,25971582

Annexe 3: graphiques

Graphique 26 : Comparaison du module d'inertie polaire (Z_{pol}) des coupes transversales des fémurs d'humains, de grands singes et de l'enfant de Dikika avec les groupes d'âge 1, 2 et 3 et les différentes zones de l'os (20%, 35%, 50%, 65% et 80%).

Légende : Les boîtes du graphique montrent les résultats entre les percentiles de 25% et 75%. La ligne verticale dans les boîtes montre la médiane. Alors que les moustaches montrent l'étendue totale. Les points aux extrémités montrent les valeurs atypiques. Le groupe d'âge 3 n'a pas d'étendue totale puisqu'il y a seulement 2 individus.

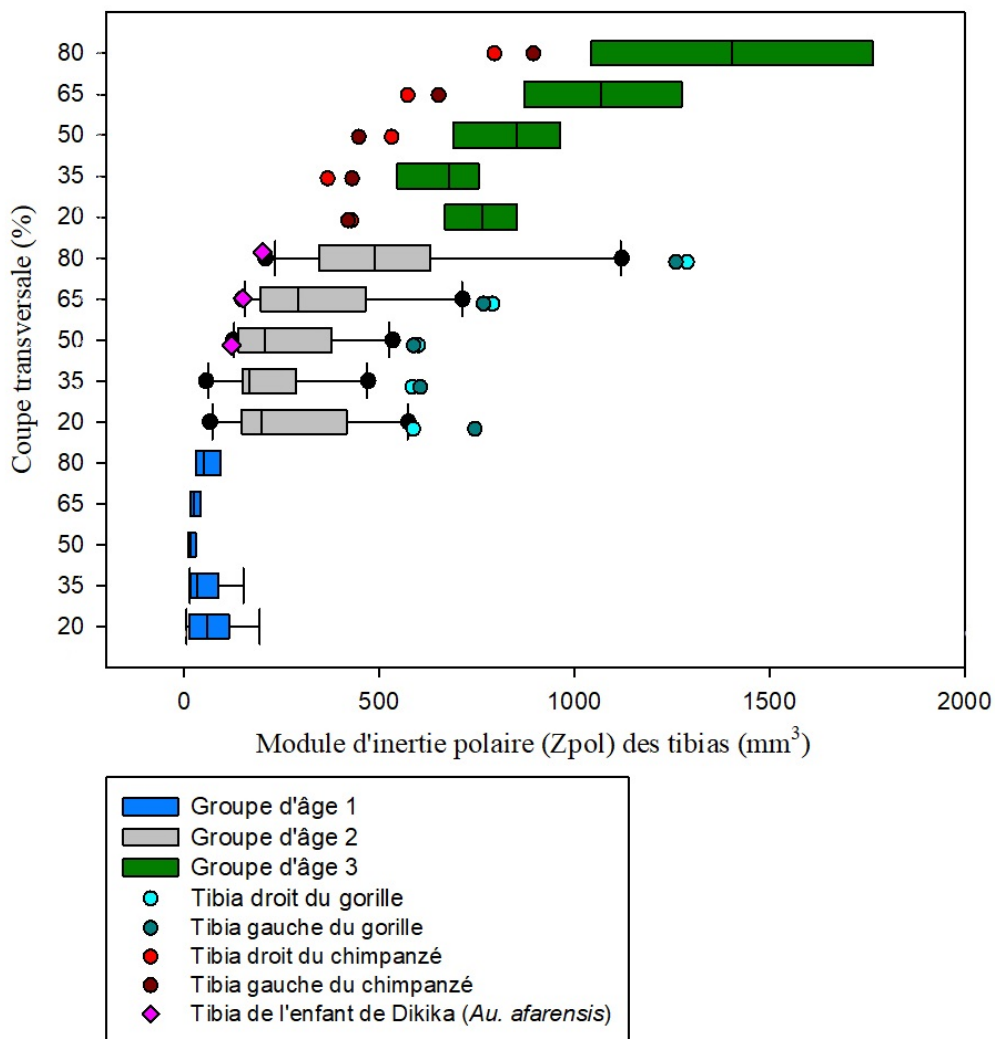
Module d'inertie polaire (Z_{pol}) des fémurs selon le groupe et la position sur l'os.



Graphique 27 : Comparaison du module d'inertie polaire (Z_{pol}) des coupes transversales des tibias d'humains, de grands singes et de l'enfant de Dikika avec les groupes d'âge 1, 2 et 3 et les différentes zones de l'os (20%, 35%, 50%, 65% et 80%).

Légende : Les boîtes du graphique montrent les résultats entre les percentiles de 25% et 75%. La ligne verticale dans les boîtes montre la médiane. Alors que les moustaches montrent l'étendue totale. Les points aux extrémités montrent les valeurs atypiques. Le groupe d'âge 3 n'a pas d'étendue totale puisqu'il y a seulement 2 individus.

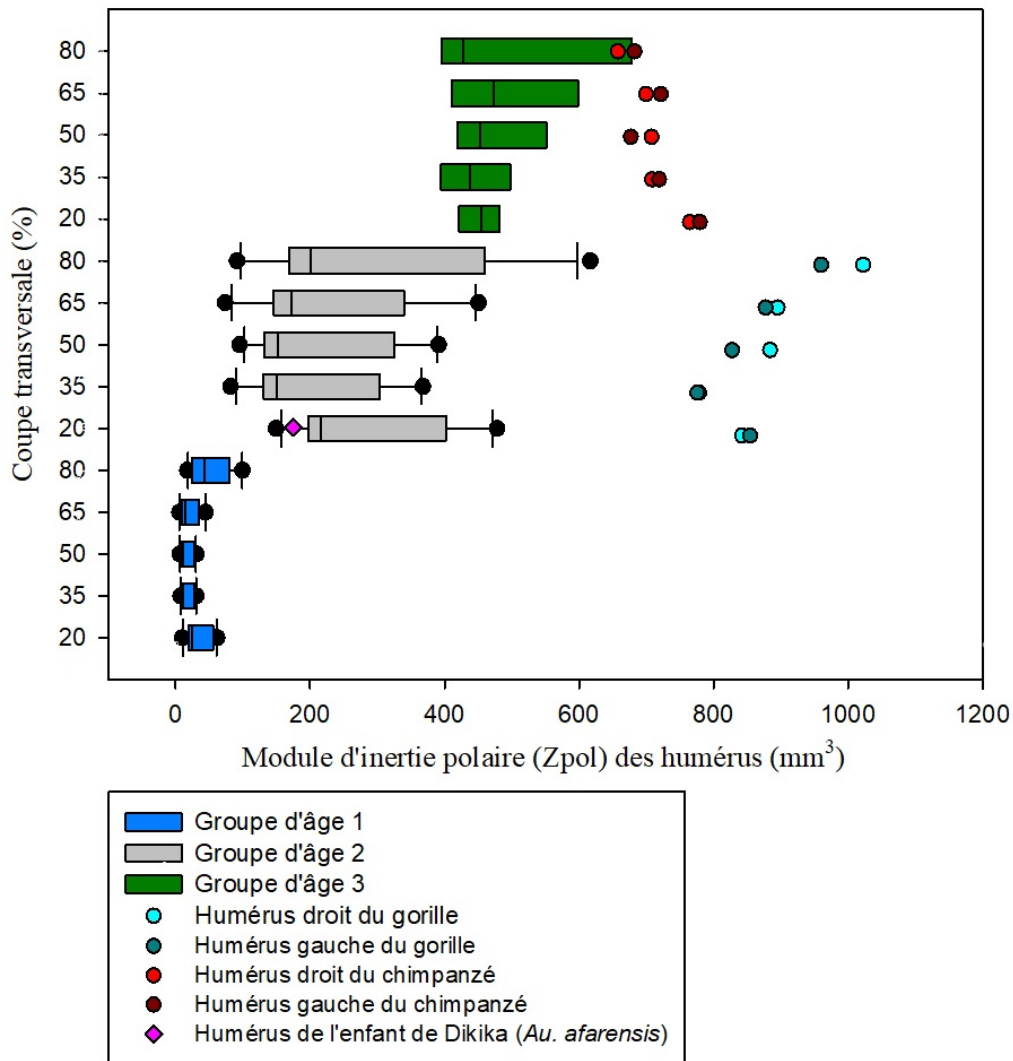
Module d'inertie polaire (Z_{pol}) des tibias selon le groupe et la position sur l'os.



Graphique 28 : Comparaison du module d'inertie polaire (Z_{pol}) des coupes transversales des humérus d'humains, de grands singes et de l'enfant de Dikika avec les groupes d'âge 1, 2 et 3 et les différentes zones de l'os (20%, 35%, 50%, 65% et 80%).

Légende : Les boîtes du graphique montrent les résultats entre les percentiles de 25% et 75%. La ligne verticale dans les boîtes montre la médiane. Alors que les moustaches montrent l'étendue totale. Les points aux extrémités montrent les valeurs atypiques. Le groupe d'âge 3 n'a pas d'étendue totale puisqu'il y a seulement 2 individus.

Module d'inertie polaire (Z_{pol}) des humérus selon le groupe et la position sur l'os.



Bibliographie

- Aiello, L., & Dean, C. (1990). *An introduction to human evolutionary anatomy*. London ; Toronto: Academic Press.
- Alba, D. M., Moyà-Solà, S., & Köhler, M. (2003). Morphological affinities of the *Australopithecus afarensis* hand on the basis of manual proportions and relative thumb length. *Journal of Human Evolution*, 44(2), 225-254.
- Alemseged, Z., Spoor, F., Kimbel, W. H., Bobe, R., Geraads, D., Reed, D., & Wynn, J. G. (2006). A juvenile early hominin skeleton from Dikika, Ethiopia. *Nature*, 443(7109), 296-301. doi: http://www.nature.com/nature/journal/v443/n7109/suppinfo/nature05047_S1.html
- Anderson, D. L., Thompson, G. W., & Popovich, F. (1976). Age of attainment of mineralization stages of the permanent dentition. *Journal of Forensic Science*, 21(1), 191-200.
- Atchley, W. R. (1984). Ontogeny, Timing of Development, and Genetic Variance-Covariances Structure. *The American Naturalist*, 123(4), 519-540. doi: 10.2307/2460996
- Bacon, A. M. (2000). Principal components analysis of distal humeral shape in Pliocene to recent African hominids: the contribution of geometric morphometrics. *American Journal of Physical Anthropology: The Official Publication of the American Association of Physical Anthropologists*, 111(4), 479-487.
- Barondess, D. A. (1998). *Anthropometric and biomechanical assessment of skeletal structural adaptations in bioarchaeological populations from Michigan and western New York*. (9909258 Ph.D.), Michigan State University, Ann Arbor. ProQuest Dissertations & Theses Global database.
- Bass, S. L., Saxon, L., Daly, R. M., Turner, C. H., Robling, A. G., Seeman, E., & Stuckey, S. (2002). The Effect of Mechanical Loading on the Size and Shape of Bone in Pre-, Peri-, and Postpubertal Girls: A Study in Tennis Players. *Journal of Bone and Mineral Research*, 17(12), 2274-2280. doi: 10.1359/jbmr.2002.17.12.2274
- Bertram, J. E. A., & Chang, Y. H. (2001). Mechanical energy oscillations of two brachiation gaits: Measurement and simulation. *American Journal of Physical Anthropology*, 115(4), 319-326. doi: 10.1002/ajpa.1088
- Biewener, A. A. (1990). Biomechanics of mammalian terrestrial locomotion. *Science*, 250(4984), 1097.
- Bridges, P. S. (1989). Bone cortical area in the evaluation of nutrition and activity levels. *American Journal of Human Biology*, 1(6), 785-792.
- Burr, D. B., Ruff, C. B., & Johnson, C. (1989). Structural adaptations of the femur and humerus to arboreal and terrestrial environments in three species of macaque. *American Journal of Physical Anthropology*, 79(3), 357-367. doi: 10.1002/ajpa.1330790312
- Cant, J. G. H. (1987). Effects of sexual dimorphism in body size on feeding postural behavior of Sumatran orangutans (*Pongo pygmaeus*). *American Journal of Physical Anthropology*, 74(2), 143-148.
- Cardoso, H.F.V., Gomes, J., Campanacho, V. et al. (2013). Age estimation of immature human skeletal remains using the post-natal development of the occipital bone. *Int J Legal Med* 127, 997–1004. <https://doi.org/10.1007/s00414-013-0818-7>

- Carlson, K. J. (2005). Investigating the form-function interface in African apes: Relationships between principal moments of area and positional behaviors in femoral and humeral diaphyses. *American Journal of Physical Anthropology*, 127(3), 312-334. doi: 10.1002/ajpa.20124
- Carlson, K. J., Doran-Sheehy, D. M., Hunt, K. D., Nishida, T., Yamanaka, A., & Boesch, C. (2006). Locomotor behavior and long bone morphology in individual free-ranging chimpanzees. *Journal of Human Evolution*, 50(4), 394-404. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.jhevol.2005.10.004>
- Carlson, K. J., Sumner, D. R., Morbeck, M. E., Nishida, T., Yamanaka, A., & Boesch, C. (2008). Role of Nonbehavioral Factors in Adjusting Long Bone Diaphyseal Structure in Free-ranging Pan troglodytes. *International Journal of Primatology*, 29(6), 1401-1420. doi: 10.1007/s10764-008-9297-y
- Carter, D. R., & Beaupré, G. S. (2007). *Skeletal function and form: mechanobiology of skeletal development, aging, and regeneration*: Cambridge University Press.
- Cartmill, M. (1974). Pads and claws in arboreal locomotion. *Primate locomotion*, 45-83.
- Chevalier, T. (2014). Du pilastre et de la linea aspera et de leurs relations avec la bipédie permanente. *BMSAP*, 26(1), 34-51. doi: 10.1007/s13219-013-0084-8
- Cowgill, L. W. (2010). The ontogeny of Holocene and Late Pleistocene human postcranial strength. *American Journal of Physical Anthropology: The Official Publication of the American Association of Physical Anthropologists*, 141(1), 16-37.
- Cowgill, L. W., Warrener, A., Pontzer, H., & Ocozbek, C. (2010). Waddling and toddling: the biomechanical effects of an immature gait. *American Journal of Physical Anthropology*, 143(1), 52-61.
- Crompton, R. H. (1983). Age differences in locomotion of two subtropical Galaginae. *Primates*, 24(2), 241-259.
- Daegling, D. J. (2002). Estimation of torsional rigidity in primate long bones. *Journal of Human Evolution*, 43(2), 229-239.
- Daly, R. M., Saxon, L., Turner, C. H., Robling, A. G., & Bass, S. L. (2004). The relationship between muscle size and bone geometry during growth and in response to exercise. *Bone*, 34(2), 281-287. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.bone.2003.11.009>
- Davies, T. G., & Stock, J. T. (2014). The Influence of Relative Body Breadth on the Diaphyseal Morphology of the Human Lower Limb. *American Journal of Human Biology*, 26(6), 822-835. doi: 10.1002/ajhb.22606
- Demes, B. (2007). In vivo bone strain and bone functional adaptation. *American Journal of Physical Anthropology*, 133(1), 717-722. doi: 10.1002/ajpa.20584
- Demes, B., & Jungers, W. L. (1993). Long bone cross-sectional dimensions, locomotor adaptations and body size in prosimian primates. *Journal of Human Evolution*, 25(1), 57-74.
- Demes, B., Qin, Y. X., Stern, J. T., Larson, S. G., & Rubin, C. T. (2001). Patterns of strain in the macaque tibia during functional activity. *American Journal of Physical Anthropology*, 116(4), 257-265.
- Doran, D. M. (1993a). Comparative locomotor behavior of chimpanzees and bonobos: The influence of morphology on locomotion. *American Journal of Physical Anthropology*, 91(1), 83-98. doi: 10.1002/ajpa.1330910106

- Doran, D. M. (1993b). Sex differences in adult chimpanzee positional behavior: the influence of body size on locomotion and posture. *American Journal of Physical Anthropology*, 91(1), 99-115.
- Doran, D. M. (1997). Ontogeny of locomotion in mountain gorillas and chimpanzees. *Journal of Human Evolution*, 32(4), 323-344. doi: <http://dx.doi.org/10.1006/jhev.1996.0095>
- Doube, M. (2016). Slice Geometry. Retrieved 10-07-2017, from <http://bonej.org/slice>
- Doube, M., Klosowski, M. M., Arganda-Carreras, I., Cordelières, F., Dougherty, R. P., Jackson, J., . . . Shefelbine, S. (2010). Bone J : free and extensible bone image analysis in ImageJ. *Bone*, 47, 1076-1079.
- Doyle, L. E., Lazenby, R. A., & Pfeiffer, S. (2011). Cortical bone mass and geometry: Age, sex, and intraskeletal variation in nineteenth-century Euro-Canadians. *American Journal of Human Biology*, 23(4), 534-545.
- Drapeau, M. S. M. (2012). 12 Forelimb adaptations in Australopithecus afarensis. *African Genesis: Perspectives on Hominin Evolution*, 62, 223.
- Drapeau, M. S. M., Ward, C. V., Kimbel, W. H., Johanson, D. C., & Rak, Y. (2005). Associated cranial and forelimb remains attributed to Australopithecus afarensis from Hadar, Ethiopia. *Journal of Human Evolution*, 48(6), 593-642. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.jhevol.2005.02.005>
- Ducher, G., Bass, S. L., Saxon, L., & Daly, R. M. (2011). Effects of repetitive loading on the growth-induced changes in bone mass and cortical bone geometry: A 12-month study in pre/perio- and postmenarcheal tennis players. *Journal of Bone and Mineral Research*, 26(6), 1321-1329. doi: 10.1002/jbmr.323
- Ducher, G., Daly, R. M., & Bass, S. L. (2009). Effects of Repetitive Loading on Bone Mass and Geometry in Young Male Tennis Players: A Quantitative Study Using MRI. *Journal of Bone and Mineral Research*, 24(10), 1686-1692. doi: 10.1359/jbmr.090415
- Epker, B. N., & Frost, H. M. (2005). Periosteal appositional bone growth from age two to age seventy in man. A tetracycline evaluation. *The Anatomical Record*, 154(3), 573-577.
- Etnoscop. (2006). *Site du premier cimetière de Ste-Marie, Cces-01 : Inventaire et fouilles archéologiques 2003-2004*. Chaudière-Appalaches.
- Farr, J. N., Blew, R. M., Lee, V. R., Lohman, T. G., & Going, S. B. (2011). Associations of physical activity duration, frequency, and load with volumetric BMD, geometry, and bone strength in young girls. *Osteoporosis International*, 22(5), 1419-1430. doi: 10.1007/s00198-010-1361-8
- Fazekas, I. G., & Kósa, F. (1978). *Forensic fetal osteology*: Akadémiai Kiadó.
- Feldesman, M. R. (1982). *Morphometrics of the Ulna of Some Cenozoic Hominoids*. Paper presented at the American Journal of Physical Anthropology.
- Feldman, S., Capozza, R. F., Mortarino, P. A., Reina, P. S., Ferretti, J. L., Rittweger, J., & Cointy, G. R. (2012). Site and sex effects on tibia structure in distance runners and untrained people. *Medicine and science in sports and exercise*, 44(8), 1580-1588.
- Fleagle, J. G. (1985). Size and adaptation in primates *Size and scaling in primate biology* (pp. 1-19): Springer.
- Fleagle, J. G. (1988). *Primate adaptation & evolution*. San Diego ; Toronto: Academic Press.
- Fossey, D. (1979). Development of the mountain gorilla (*Gorilla gorilla beringei*): The first thirty-six months. *The great apes*, 139-184.

- Gebo, D. L., & Chapman, C. A. (1995). Habitat, annual, and seasonal effects on positional behavior in red colobus monkeys. *American Journal of Physical Anthropology*, 96(1), 73-82.
- Gosman, J. H., Hubbell, Z. R., Shaw, C. N., & Ryan, T. M. (2013). Development of cortical bone geometry in the human femoral and tibial diaphysis. *The Anatomical Record*, 296(5), 774-787.
- Gosman, J. H., & Ketcham, R. A. (2009). Patterns in ontogeny of human trabecular bone from SunWatch Village in the prehistoric Ohio Valley: general features of microarchitectural change. *American Journal of Physical Anthropology*, 138(3), 318-332.
- Gosman, J. H., Stout, S. D., & Larsen, C. S. (2011). Skeletal biology over the life span: A view from the surfaces. *American Journal of Physical Anthropology*, 146(S53), 86-98. doi: 10.1002/ajpa.21612
- Green, D. J., & Alemseged, Z. (2012). Australopithecus afarensis Scapular Ontogeny, Function, and the Role of Climbing in Human Evolution. *Science*, 338(6106), 514-517. doi: 10.1126/science.1227123
- Grine, F. E., Fleagle, J. G., & Leakey, R. E. (2009). *The First Humans: origin and early evolution of the genus homo*: Springer Science & Business Media.
- Gustafson, G., & Koch, G. (1974). Age estimation up to 16 years of age based on dental development. *Odontologisk revy*, 25(3), 297.
- Hamada, Y. (1985). Primate hip and thigh muscles: comparative anatomy and dry weights. *Primate Morphophysiology, Locomotor Analyses and Human Bipedalism*, 131-152.
- Hamada, Y., Udono, T., Teramoto, M., Sugawara, T. (1996). The growth pattern of chimpanzees: Somatic growth and reproductive maturation in Pan troglodytes . *Primates* 37, 279–295. <https://doi.org/10.1007/BF02381860>
- Harmon, E. H. (2009). The shape of the early hominin proximal femur. *American Journal of Physical Anthropology*, 139(2), 154-171. doi: 10.1002/ajpa.20966
- Henke, W., Tattersall, I., & Hardt, T. (2007). *Handbook of paleoanthropology*. New York: Springer.
- Hill, E. C., & Durband, A. C. (2014). Mobility and subsistence at the Willandra Lakes: A comparative analysis of femoral cross-sectional properties in the Lake Mungo 3 skeleton. *Journal of Human Evolution*, 73(10), 3e106.
- Höglér, W., Blimkie, C. J. R., Cowell, C. T., Kemp, A. F., Briody, J., Wiebe, P., . . . Woodhead, H. J. (2003). A comparison of bone geometry and cortical density at the mid-femur between prepuberty and young adulthood using magnetic resonance imaging. *Bone*, 33(5), 771-778. doi: [http://dx.doi.org/10.1016/S8756-3282\(03\)00266-7](http://dx.doi.org/10.1016/S8756-3282(03)00266-7)
- Holliday, T. W. (2002). Body size and postcranial robusticity of European Upper Paleolithic hominins. *Journal of Human Evolution*, 43(4), 513-528.
- Hrdlička, A. (1937). The gluteal ridge and gluteal tuberosities (3rd trochanters). *American Journal of Physical Anthropology*, 23(2), 127-198.
- Hubbell, Z. R., Gosman, J. H., Shaw, C. N., & Ryan, T. M. (2013). *Ontogenetic changes in the human tibial and femoral diaphyses: Mechanobiological analysis of cortical shape from a whole-bone perspective*. Paper presented at the American Journal of Physical Anthropology.
- Hunt, K. D. (1991). Mechanical implications of chimpanzee positional behavior. *American Journal of Physical Anthropology*, 86(4), 521-536. doi: 10.1002/ajpa.1330860408

- Hunt, K. D. (1994). Body size effects on vertical climbing among chimpanzees. *International Journal of Primatology*, 15(6), 855-865.
- Ibáñez-Gimeno, P., Galtés, I., Manyosa, J., Malgosa, A., & Jordana, X. (2014). Analysis of the forearm rotational efficiency in extant hominoids: New insights into the functional implications of upper limb skeletal structure. *Journal of Human Evolution*, 76, 165-176.
- Isler, K. (2005). 3D-kinematics of vertical climbing in hominoids. *American Journal of Physical Anthropology*, 126(1), 66-81. doi: 10.1002/ajpa.10419
- Johanson, D. C., & Taieb, M. (1976). Plio-pleistocene hominid discoveries in Hadar, Ethiopia. *Nature*, 260(5549), 293-297.
- Jungers, W. L., Burr, D. B., & Cole, M. S. (1998). Body size and scaling of long bone geometry, bone strength, and positional behavior in cercopithecoid primates *Primate locomotion* (pp. 309-330): Springer.
- Kelley, J., & Schwartz, G. T. (2012). Life-history inference in the early hominins Australopithecus and Paranthropus. *International Journal of Primatology*, 33(6), 1332-1363.
- Kennedy, G. E. (1983a). A morphometric and taxonomic assessment of a hominine femur from the lower member, Koobi Fora, Lake Turkana. *American Journal of Physical Anthropology*, 61(4), 429-436. doi: 10.1002/ajpa.1330610405
- Kennedy, G. E. (1983b). Some aspects of femoral morphology in Homo erectus. *Journal of Human Evolution*, 12(7), 587-616.
- Kimbel, W. H., & Deleuzene, L. K. (2009). “Lucy” redux: A review of research on Australopithecus afarensis. *American Journal of Physical Anthropology*, 140(S49), 2-48. doi: 10.1002/ajpa.21183
- Kimura, T. (1991). Long and robust limb bones of primates. In K. T. Ehara A, Takenaka O, Iwamoto M, editors (Ed.), *Primate today* (pp. 495-498). New York: Elsevier.
- Kimura, T. (1995). Long bone characteristics of primates. *Zeitschrift für Morphologie und Anthropologie*, 265-280.
- Kimura, T. (2002). Primate limb bones and locomotor types in arboreal or terrestrial environments. *Zeitschrift für Morphologie und Anthropologie*, 83, 201-219.
- Kivell, T. L., Lemelin, P., & Richmond, B. G. (2016). *The Evolution of the Primate Hand Anatomical, Developmental, Functional, and Paleontological Evidence Biomedical and Life Sciences (Springer-11642)* (pp. XI, 589 p. 564 illus. in color). Retrieved from CaQMU database Retrieved from <http://dx.doi.org/10.1007/978-1-4939-3646-5> Accès réservé UdeM doi:10.1007/978-1-4939-3646-5
- Lague MR. 2015. Taxonomic identification of Lower Pleistocene fossil hominins based on distal humeral diaphyseal cross-sectional shape. *PeerJ* 3:e1084
- Larson, S. G. (2013). Shoulder Morphology in Early Hominin Evolution. In R. K. al. (Ed.), *The paleobiology of Australopithecus* (pp. 247-261).
- Larson, S. G., & Stern, J. T. (1987). EMG of chimpanzee shoulder muscles during knuckle-walking: problems of terrestrial locomotion in a suspensory adapted primate. *Journal of Zoology*, 212(4), 629-655. doi: 10.1111/j.1469-7998.1987.tb05961.x
- Latimer, B. (1991). Locomotor adaptations in Australopithecus afarensis: the issue of arboreality. *Origine (s) de la Bipédie chez les Hominidés*, 169-176.

- Latimer, B., Ohman, J. C., & Lovejoy, C. O. (1987). Talocrural joint in African hominoids: implications for *Australopithecus afarensis*. *American Journal of Physical Anthropology*, 74(2), 155-175.
- Leigh, S. R. (2001). Evolution of human growth. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 10(6), 223-236. doi: 10.1002/evan.20002
- Lewis, O. J. (1964). The tibialis posterior tendon in the primate foot. *Journal of Anatomy*, 98(Pt 2), 209.
- Lieberman, D. E. (1997). Making Behavioral And Phylogenetic Inferences From Hominid Fossils: Considering the Developmental Influence of Mechanical Forces. *Annual Review of Anthropology*, 26(1), 185-210. doi: doi:10.1146/annurev.anthro.26.1.185
- Lieberman, D. E., Polk, J. D., & Demes, B. (2004). Predicting long bone loading from cross-sectional geometry. *American Journal of Physical Anthropology*, 123(2), 156-171. doi: 10.1002/ajpa.10316
- Looker, A. C., Beck, T. J., & Orwoll, E. S. (2001). Does Body Size Account for Gender Differences in Femur Bone Density and Geometry? *Journal of Bone and Mineral Research*, 16(7), 1291-1299. doi: 10.1359/jbmr.2001.16.7.1291
- Looker, A. C., Melton, L. J., III, Harris, T., Borrud, L., Shepherd, J., & McGowan, J. (2009). Age, gender, and race/ethnic differences in total body and subregional bone density. *Osteoporosis International*, 20(7), 1141-1149. doi: 10.1007/s00198-008-0809-6
- Lovejoy, C. O. (1989). Quand l'homme se leva. *Pour la science*, 135, 64-74.
- Lovejoy, C. O., Cohn, M. J., & White, T. D. (1999). Morphological analysis of the mammalian postcranium: A developmental perspective. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 96(23), 13247-13252. doi: 10.1073/pnas.96.23.13247
- Lovejoy, C. O., Johanson, D. C., & Coppens, Y. (1982). Hominid lower limb bones recovered from the Hadar Formation: 1974–1977 collections. *American Journal of Physical Anthropology*, 57(4), 679-700.
- Lovejoy, C. O., McCollum, M. A., Reno, P. L., & Rosenman, B. A. (2003). Developmental biology and human evolution. *Annual Review of Anthropology*, 85-109.
- Lovejoy, C. O., Meindl, R. S., Ohman, J. C., Heiple, K. G., & White, T. D. (2002). The Maka femur and its bearing on the antiquity of human walking: Applying contemporary concepts of morphogenesis to the human fossil record. *American Journal of Physical Anthropology*, 119(2), 97-133. doi: 10.1002/ajpa.10111
- Lovejoy, C. O., Suwa, G., Spurlock, L., Asfaw, B., & White, T. D. (2009). The pelvis and femur of *Ardipithecus ramidus*: the emergence of upright walking. *Science*, 326(5949), 71e71-71e76.
- Macé, B. (2008). *Histologie : bases fondamentales*. Sophia-Antipolis (Alpes-Maritimes): Omniscience.
- Mahoney, P. (2019). Root growth and dental eruption in modern human deciduous teeth with preliminary observations on great apes. *J Hum Evol*, 129, 46-53. doi.org/10.1016/j.jhevol.2018.12.011.
- Manouvrier, L. (1893). *Étude sur les variations morphologiques du corps du fémur dans l'espèce humaine*: G. Masson.
- Marchi, D. (2005). The cross-sectional geometry of the hand and foot bones of the hominoidea and its relationship to locomotor behavior. *J Hum Evol*, 49(6), 743-761. doi: 10.1016/j.jhevol.2005.08.002

- Marchi, D. (2007). Relative strength of the tibia and fibula and locomotor behavior in hominoids. *J Hum Evol*, 53(6), 647-655. doi: 10.1016/j.jhevol.2007.05.007
- Marchi, D., & Borgognini-Tarli, S. M. (2004). Cross-sectional geometry of the limb bones of the Hominoidea by biplanar radiography and moulding techniques. *J. Anthropol. Sci*, 82(8).
- Mariotti, V., Facchini, F., & Giovanna Belcastro, M. (2004). Enthesopathies—proposal of a standardized scoring method and applications. *Collegium Antropologicum*, 28(1), 145-159.
- Martin, R. B., R. Bruce Martin, R. B., David B. Burr, D. B., David P. Fyhrie, D. P., & Neil A. Sharkey, N. A. (2015). *Skeletal Tissue Mechanics*.
- Marzke, M., Morbeck, M. E., Alongi, C., & Fritz, P. (1987). *Ossification of the Hand and Wrist in the Chimpanzee (Pan-troglodytes)*. Paper presented at the American Journal of Primatology.
- Mays, S., Ives, R., & Brickley, M. (2009). The effects of socioeconomic status on endochondral and appositional bone growth, and acquisition of cortical bone in children from 19th century Birmingham, England. *American Journal of Physical Anthropology*, 140(3), 410-416. doi: 10.1002/ajpa.21076
- Mazurier, A., Nakatsukasa, M., & Macchiarelli, R. (2010). The Inner Structural Variation Of The Primate Tibial Plateau Characterized By High-Resolution Microtomography. Implications For The Reconstruction Of Fossil Locomotor Behaviours. *Comptes Rendus Palevol*, 349-359.
- McGraw, W. S. (1996). *The positional behavior and habitat use of six monkeys in the Tai Forest, Ivory Coast*. State University of New York at Stony Brook.
- McMahon, T. A. (1975). Allometry and biomechanics: limb bones in adult ungulates. *The American Naturalist*, 109(969), 547-563.
- Meiring, R. M., Micklesfield, L. K., Avidon, I., & McVeigh, J. A. (2014). Osteogenic effects of a physical activity intervention in South African black children. *Journal of Musculoskeletal & Neuronal Interactions*, 14(3), 276-285.
- Mendel, F. (1976). Postural and locomotor behavior of *Alouatta palliata* on various substrates. *Folia Primatologica*, 26(1), 36-53.
- Miller, R. A. (1932). Evolution of the pectoral girdle and fore limb in the Primates. *American Journal of Physical Anthropology*, 17(1), 1-56. doi: 10.1002/ajpa.1330170113
- Mittlmeier, T., Mattheck, C., & Dietrich, F. (1994). Effects of mechanical loading on the profile of human femoral diaphyseal geometry. *Medical engineering & physics*, 16(1), 75-81.
- Mizushima, S., Suwa, G. E. N., & Hirata, K. (2016). A comparative analysis of fetal to subadult femoral midshaft bone distribution of prehistoric Jomon hunter-gatherers and modern Japanese. *Anthropological Science, advpub*. doi: 10.1537/ase.151104
- Mongle, C. S., Wallace, I. J., & Grine, F. E. (2015a). Cross-sectional structural variation relative to midshaft along hominine diaphyses. I. The forelimb. *American Journal of Physical Anthropology*, 158(3), 386-397.
- Mongle, C. S., Wallace, I. J., & Grine, F. E. (2015b). Cross-sectional structural variation relative to midshaft along hominine diaphyses. II. The hind limb. *American Journal of Physical Anthropology*, 158(3), 398-407.

- Moore, S. R., Milz, S., & Tate, M. L. K. (2014). The Linea Aspera: A Virtual Case Study Testing Emergence of Form and Function. *Anatomical Record-Advances in Integrative Anatomy and Evolutionary Biology*, 297(2), 273-280. doi: 10.1002/ar.22840
- Morimoto, N., Ponce De León, M. S., Nishimura, T., & Zollikofer, C. P. E. (2011). Femoral Morphology and Femoropelvic Musculoskeletal Anatomy of Humans and Great Apes: A Comparative Virtopsy Study. *The Anatomical Record: Advances in Integrative Anatomy and Evolutionary Biology*, 294(9), 1433-1445. doi: 10.1002/ar.21424
- Morimoto, N., Ponce De León, M. S., & Zollikofer, C. P. E. (2011). Exploring Femoral Diaphyseal Shape Variation in Wild and Captive Chimpanzees by Means of Morphometric Mapping: A Test of Wolff's Law. *The Anatomical Record: Advances in Integrative Anatomy and Evolutionary Biology*, 294(4), 589-609. doi: 10.1002/ar.21346
- Morimoto, N., Zollikofer, C. P. E., & De Leon, M. S. P. (2012). Shared human-chimpanzee pattern of perinatal femoral shaft morphology and its implications for the evolution of hominin locomotor adaptations. *PloS one*, 7(7), e41980.
- Morrison, J. B. (1968). Bioengineering analysis of force actions transmitted by the knee joint. *Bio-Med*, 3, 164-170.
- Morrison, J. B. (1970). The mechanics of the knee joint in relation to normal walking. *Journal of biomechanics*, 3(1), 51-61.
- Myers, P., R. Espinosa, C. S. Parr, T. Jones, G. S. Hammond, and T. A. Dewey. (2019). The Animal Diversity Web. Retrieved 12-11-2019, from <https://animaldiversity.org>
- Nagaoka, T., Kawakubo, Y. & Hirata, K. (2012). Estimation of fetal age at death from the basilar part of the occipital bone. *Int J Legal Med* 126, 703–711. <https://doi.org/10.1007/s00414-012-0718-2>
- Niinimäki, S. (2012). The relationship between musculoskeletal stress markers and biomechanical properties of the humeral diaphysis. *American Journal of Physical Anthropology*, 147(4), 618-628.
- Niinimäki, S., Söderling, S., Junno, J. A., Finnilä, M., & Niskanen, M. (2013). Cortical bone thickness can adapt locally to muscular loading while changing with age. *HOMO - Journal of Comparative Human Biology*, 64(6), 474-490. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.jchb.2013.07.004>
- Nissen, H. W., & Riesen, A. H. (1964). The eruption of the permanent dentition of chimpanzee. *American Journal of Physical Anthropology*, 22(3), 285-294.
- Ohman, J. C. (1993). *Cross-sectional geometric properties from biplanar radiographs and computed tomography: Functional application to the humerus and femur in hominoids.* (9421284 Ph.D.), Kent State University, Ann Arbor. ProQuest Dissertations & Theses A&I; ProQuest Dissertations & Theses Global database.
- Organ, J. M., & Ward, C. V. (2006). Contours of the hominoid lateral tibial condyle with implications for Australopithecus. *Journal of Human Evolution*, 51(2), 113-127.
- Pauwels, F. (1980). Principles of construction of the lower extremity. Their significance for the stressing of the skeleton of the leg *Biomechanics of the Locomotor Apparatus* (pp. 193-204): Springer.
- Pearson, O. M., & Lieberman, D. E. (2004). The aging of Wolff's "law": Ontogeny and responses to mechanical loading in cortical bone. *American Journal of Physical Anthropology*, 125(S39), 63-99. doi: 10.1002/ajpa.20155

- Platzer, W., Fritsch, H., Kahle, W., & Kahle, W. (2007). *Atlas de poche d'anatomie* (4e éd. ed.). Paris: Flammarion médecine-sciences.
- Polguj, M., Blizniewska, K., Jędrzejewski, K., Majos, A., & Topol, M. (2013). Morphological study of linea aspera variations: proposal of classification and sexual dimorphism. *Folia Morphologica*, 72(1), 72-77. doi: 10.5603/fm.2013.0012
- Polk, J. D., Demes, B., Jungers, W. L., Biknevicius, A. R., Heinrich, R. E., & Runestad, J. A. (2000). A comparison of primate, carnivoran and rodent limb bone cross-sectional properties: are primates really unique? *Journal of Human Evolution*, 39(3), 297-325.
- Popovich, D.G. and E.S. Dierenfeld (1997) Gorilla Nutrition. *Management of Gorillas in Captivity: Husbandry Manual*, Gorilla Species Survival Plan. J. Ogden and D. Wharton, Eds. American Association of Zoos and Aquariums.
- Preuschoft, H. (1990). Gravity in primates and its relation to body shape and locomotion. *Human evolution*, 5(6), 559-578.
- Puymeraïl, L. (2013). The functionally-related signatures characterizing the endostructural organisation of the femoral shaft in modern humans and chimpanzee. *Comptes Rendus Palevol*, 12(4), 223-231. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.crpv.2013.04.001>
- Rabey, K.N., Green D.J., Taylor A.B., Begun D.R., Richmond B.G., McFarlin S.C. (2015), Locomotor activity influences muscle architecture and bone growth but not muscle attachment site morphology, *Journal of Human Evolution*, 78, 91-102. doi: <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2014.10.010>.
- Richmond, B. G., Aiello, L. C., & Wood, B. A. (2002). Early hominin limb proportions. *Journal of Human Evolution*, 43(4), 529-548.
- Richmond, B. G., & Jungers, W. L. (2008). Orrorin tugenensis Femoral Morphology and the Evolution of Hominin Bipedalism. *Science*, 319(5870), 1662-1665. doi: 10.1126/science.1154197
- Robb, J. E. (1998). The interpretation of skeletal muscle sites: a statistical approach. *International Journal of Osteoarchaeology*, 8(5), 363-377.
- Rose, M. D. (1977). Positional behaviour of olive baboons (*Papio anubis*) and its relationship to maintenance and social activities. *Primates*, 18(1), 59-116.
- Rouvière, H., & Delmas, A. (2002). *Anatomie humaine: descriptive, topographique et fonctionnelle. Tête et cou* (Vol. 1): Elsevier Masson.
- Rubin, C. T., & Lanyon, L. E. (1984). Dynamic strain similarity in vertebrates; an alternative to allometric limb bone scaling. *Journal of theoretical biology*, 107(2), 321-327.
- Ruff, C. B. (1995). Biomechanics of the hip and birth in early Homo. *American Journal of Physical Anthropology*, 98(4), 527-574. doi: 10.1002/ajpa.1330980412
- Ruff, C. B. (2000). Body size, body shape, and long bone strength in modern humans. *Journal of Human Evolution*, 38(2), 269-290.
- Ruff, C. B. (2002). Long bone articular and diaphyseal structure in old world monkeys and apes. I: Locomotor effects. *American Journal of Physical Anthropology*, 119(4), 305-342. doi: 10.1002/ajpa.10117
- Ruff, C. B. (2003a). Growth in bone strength, body size, and muscle size in a juvenile longitudinal sample. *Bone*, 33(3), 317-329.
- Ruff, C. B. (2003b). Long bone articular and diaphyseal structure in Old World monkeys and apes, II: estimation of body mass. *American Journal of Physical Anthropology*, 120, 16-37.

- Ruff, C. B. (2003c). Ontogenetic adaptation to bipedalism: age changes in femoral to humeral length and strength proportions in humans, with a comparison to baboons. *Journal of Human Evolution*, 45(4), 317-349.
- Ruff, C. B. (2005). Mechanical determinants of bone form: Insights from skeletal remains. *Journal of Musculoskeletal & Neuronal Interactions*, 5(3), 202-212.
- Ruff, C. B. (2008). Biomechanical Analyses of Archaeological Human Skeletons. In A. Katzenberg & S. Saunders (Eds.), *The biological anthropology of the human skeleton* (pp. 24). New-Jersey: Wiley-Liss.
- Ruff, C. B., Burgess, M. L., Bromage, T. G., Mudakikwa, A., & McFarlin, S. C. (2013). Ontogenetic changes in limb bone structural proportions in mountain gorillas (*Gorilla beringei beringei*). *Journal of Human Evolution*, 65(6), 693-703. doi: <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2013.06.008>
- Ruff, C. B., Holt, B. M., Slađek, V., Berner, M., Murphy, W. A., Nedden, D., . . . Reicheis, W. (2006). Body size, body shape, and long bone strength of the Tyrolean ice man. *Journal of Human Evolution*, 51, 91-101.
- Ruff, C. B., Holt, B. M., & Trinkaus, E. (2006). Who's afraid of the big bad Wolff?: "Wolff's law" and bone functional adaptation. *American Journal of Physical Anthropology*, 129(4), 484-498. doi: 10.1002/ajpa.20371
- Ruff, C. B., & Larsen, C. S. (2001). Reconstructing behavior in Spanish Florida: the biomechanical evidence. In e. Larsen CS (Ed.), *Bioarchaeology of Spanish Florida: The Impact of Colonialism* (pp. 113-145). Gainesville: University press of Florida.
- Ruff, C. B., Larsen, C. S., & Hayes, W. C. (1984). Structural changes in the femur with the transition to agriculture on the Georgia coast. *American Journal of Physical Anthropology*, 64(2), 125-136. doi: 10.1002/ajpa.1330640205
- Ruff, C. B., & Leo, F. P. (1986). Use of computed tomography in skeletal structure research. *American Journal of Physical Anthropology*, 29(S7), 181-196. doi: 10.1002/ajpa.1330290508
- Ruff, C. B., & Runestad, J. A. (1992). Primate Limb Bone Structural Adaptations. *Annual Review of Anthropology*, 21(1), 407-433. doi: doi:10.1146/annurev.an.21.100192.002203
- Ruff, C. B., Trinkaus, E., Walker, A., & Larsen, C. S. (1993). Postcranial robusticity in Homo. I: Temporal trends and mechanical interpretation. *American Journal of Physical Anthropology*, 91(1), 21-53. doi: 10.1002/ajpa.1330910103
- Ruff, C. B., Walker, A., & Trinkaus, E. (1994). Postcranial robusticity in Homo. III: ontogeny. *American Journal of Physical Anthropology*, 93(1), 35-54.
- Sarringhaus, L. A., MacLatchy, L. M., & Mitani, J. C. (2016). Long bone cross-sectional properties reflect changes in locomotor behavior in developing chimpanzees. *American Journal of Physical Anthropology*, n/a-n/a. doi: 10.1002/ajpa.22930
- Scerpella, T. A., Dowthwaite, J. N., & Rosenbaum, P. F. (2011). Sustained skeletal benefit from childhood mechanical loading. *Osteoporosis International*, 22(7), 2205-2210. doi: 10.1007/s00198-010-1373-4
- Schaller, G. B. (1963). *The Mountain Gorilla*. Chicago and London: Univ. of Chicago Press.
- Scheuer, L., Black, S., *Developmental Juvenile Osteology*. (2000). *Academic Press*. 587. doi: <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-624000-9.X5000-X>

- Schneider, C. A., Rasband, W. S., & Eliceiri, K. W. (2012). NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature Methods*, 9, 671-675.
- Schwartz, G. T. (2012). Growth, development, and life history throughout the evolution of Homo. *Current Anthropology*, 53(S6), S395-S408.
- Seeman, E. (2008). Structural basis of growth-related gain and age-related loss of bone strength. *Rheumatology (Oxford, England)*, 47(Suppl 4), iv2-iv8. doi: 10.1093/rheumatology/ken177
- Senut, B. (1980). Outlines of the Distal Humerus in Hominoid Primates: Application to Some Plio-Pleistocene Hominids. 81-92.
- Senut, B., & Tardieu, C. (1985). Functional aspects of Plio-Pleistocene hominid limb bones: implications for taxonomy and phylogeny. *Ancestors: The hard evidence*, 193, 201.
- Sládek, V., Berner, M., Galeta, P., Friedl, L., & Kudrnová, Š. (2010). The effect of midshaft location on the error ranges of femoral and tibial cross-sectional parameters. *American Journal of Physical Anthropology*, 141(2), 325-332.
- Smith, B. H. (1989). Dental development as a measure of life history in primates. *Evolution*, 43(3), 683-688.
- Smith, B. H. (1994). Patterns of dental development in Homo, Australopithecus, Pan, and Gorilla. *American Journal of Physical Anthropology*, 94(3), 307-325.
- Smith, B. H., Crummett, T. L., & Brandt, K. L. (1994). Ages of eruption of primate teeth: a compendium for aging individuals and comparing life histories. *American Journal of Physical Anthropology*, 37(S19), 177-231.
- Smith, S. L., & Buschang, P. H. (2004). Variation in longitudinal diaphyseal long bone growth in children three to ten years of age. *American Journal of Human Biology*, 16(6), 648-657. doi: 10.1002/ajhb.20077
- Stern, J. T. (1972). Anatomical and functional specializations of the human gluteus maximus. *American Journal of Physical Anthropology*, 36(3), 315-339.
- Stern, J. T. (2000). Climbing to the top: A personal memoir of Australopithecus afarensis. *Evolutionary Anthropology*, 9, 113-133.
- Stern, J. T., & Oxnard, C. E. (1973). *Primate locomotion: some links with evolution and morphology*: S. Karger.
- Stern, J. T., & Susman, R. L. (1983). The locomotor anatomy of Australopithecus afarensis. *American Journal of Physical Anthropology*, 60(3), 279-317.
- Stock, J. T. (1998). *Structural and Allometric Variability in Human Long Bone Diaphyses*. (Master of science), University of Guelph.
- Stock, J. T., & Shaw, C. N. (2007). Which measures of diaphyseal robusticity are robust? A comparison of external methods of quantifying the strength of long bone diaphyses to cross-sectional geometric properties. *American Journal of Physical Anthropology*, 134(3), 412-423.
- Sumner, D. R., & Andriacchi, T. P. (1996). Adaptation to differential loading: comparison of growth-related changes in cross-sectional properties of the human femur and humerus. *Bone*, 19(2), 121-126.
- Susman, R. L., Stern Jr, J. T., & Jungers, W. L. (1984). Arboreality and bipedality in the Hadar hominids. *Folia Primatologica*, 43(2-3), 113-156.
- Swindler, D. R., & Wood, C. D. (1982). *An atlas of primate gross anatomy : baboon, chimpanzee, and man*. Malabar, Fla.: R.E. Krieger Pub. Co.
- Systat Software. (2017). SYSTAT. San Jose, CA.

- Tan, V. P. S., Macdonald, H. M., Kim, S., Nettlefold, L., Gabel, L., Ashe, M. C., & McKay, H. A. (2014). Influence of Physical Activity on Bone Strength in Children and Adolescents: A Systematic Review and Narrative Synthesis. *Journal of Bone and Mineral Research*, 29(10), 2161-2181. doi: 10.1002/jbmr.2254
- Testut, L. (1899). *Traité d'anatomie humaine, Tome 1 (4e éd.)*. Paris, France: Bibliothèque Nationale de France.
- Tortora, G. J., & Grabowski, S. R. (2001). *Principes d'anatomie et de physiologie (3e éd. française. ed.)*. Bruxelles, Belgique: De Boeck Université.
- Turner, C. H. (1998). Three rules for bone adaptation to mechanical stimuli. *Bone*, 23(5), 399-407.
- Tuttle, R. H., & Watts, D. P. (1985). The positional behavior and adaptive complexes of Pan gorilla. *Primate morphophysiology, locomotor analyses and human bipedalism*. Tokyo University Press, Tokyo, 261-288.
- Ubelaker, D. H. (1978). Human skeletal remains, excavation, analysis, interpretation. *The Aldine manuals on archaeology*, 36-40.
- Ubelaker, D. H. (1989). *Human Skeletal Remains : Excavation, Analysis, Interpretation*. Washington: Taraxacum.
- Van Gerven, D. P., Hummert, J. R., & Burr, D. B. (1985). Cortical bone maintenance and geometry of the tibia in prehistoric children from Nubia's Batn el Hajar. *American Journal of Physical Anthropology*, 66(3), 275-280.
- van Lawick-Goodall, J. (1968). The behaviour of free-living chimpanzees in the Gombe Stream Reserve. *Animal behaviour monographs*, 1, 161IN161-311IN112.
- Villotte, S. (2006). Connaissances médicales actuelles, cotation des enthésopathies: nouvelle méthode. *Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris*(18 (1-2)), 65-85.
- Walker, A. (1973). New Australopithecus femora from East Rudolf, Kenya. *Journal of Human Evolution*, 2(6), 545-555.
- Wallace, I. J., Middleton, K. M., Lublinsky, S., Kelly, S. A., Judex, S., Garland, T., & Demes, B. (2010). Functional significance of genetic variation underlying limb bone diaphyseal structure. *American Journal of Physical Anthropology*, 143(1), 21-30. doi: 10.1002/ajpa.21286
- Walsh-Haney, H. A. (2006). *Physical activity markers in human limb bones: Comparison of industrialists and hunter-gatherers from North America*. (3293976 Ph.D.), University of Florida, Ann Arbor. ProQuest Dissertations & Theses A&I; ProQuest Dissertations & Theses Global database.
- Wang, Q. J., Suominen, H., Nicholson, P. H. F., Zou, L. C., Alen, M., Koistinen, A., & Cheng, S. (2005). Influence of physical activity and maturation status on bone mass and geometry in early pubertal girls. *Scandinavian Journal of Medicine & Science in Sports*, 15(2), 100-106. doi: 10.1111/j.1600-0838.2004.00402.x
- Ward, C. V. (2002). Interpreting the posture and locomotion of Australopithecus afarensis: Where do we stand? *Yearbook of Physical Anthropology*, 45, 185-215.
- Wetzsteon, R. J., Hughes, J. M., Kaufman, B. C., Vazquez, G., Stoffregen, T. A., Stovitz, S. D., & Petit, M. A. (2009). Ethnic differences in bone geometry and strength are apparent in childhood. *Bone*, 44(5), 970-975. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.bone.2009.01.006>

- Wetzsteon, R. J., Zemel, B. S., Shults, J., Howard, K. M., Kibe, L. W., & Leonard, M. B. (2011). Mechanical loads and cortical bone geometry in healthy children and young adults. *Bone*, 48(5), 1103-1108. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.bone.2011.01.005>
- White, T. D. (1977). New fossil hominids from Laetoli: Tanzania.
- White, T. D., Asfaw, B., Beyene, Y., Hailé-Selassié, Y., Lovejoy, C. O., Suwa, G., & WoldeGabriel, G. (2009). *Ardipithecus ramidus* and the paleobiology of early hominids. *Science*, 326, 64-86.
- Willoughby, D. P. (1978). All about gorillas. Cranbury, NJ: AS Barnes and Co: Inc.
- Wood, B., & Harrison, T. (2011). The evolutionary context of the first hominins. *Nature*, 470(7334), 347-352.
- Wood, B. A. (1991). Hominid cranial remains. Koobi Fora research project, Vol. 4. Clarendon, Oxford.
- Yamanaka, A., Gunji, H., & Ishida, H. (2005). Curvature, length, and cross-sectional geometry of the femur and humerus in anthropoid primates. *American Journal of Physical Anthropology*, 127(1), 46-57.