

Université de Montréal

L'orientation de la cavité glénoïde de la scapula chez les grands singes (*Gorilla*,  
*Pan* et *Pongo*) et l'humain moderne: une étude comparative et ontogénique

Par  
Marie-Christine Berthiaume

Département d'Anthropologie  
Faculté des Arts et Sciences

Mémoire présenté à la Faculté des études supérieures  
En vue de l'obtention du grade de Maîtrise ès Sciences  
En Anthropologie

Avril 2009

© Marie-Christine Berthiaume, 2009

Université de Montréal  
Faculté des études supérieures

Ce mémoire intitulé :

L'orientation de la cavité glénoïde de la scapula chez les grands singes (*Gorilla*,  
*Pan* et *Pongo*) et l'humain moderne: une étude comparative et ontogénique

présenté par

Marie-Christine Berthiaume

a été évalué par un jury composé des personnes suivantes :

Isabelle Ribot  
président-rapporteur

Michelle Drapeau  
directrice de recherche

Bernard Chapais  
membre du jury

## RÉSUMÉ

Le degré de rétention de l'arboricolisme dans le répertoire locomoteur des hominines fossiles du Pliocène est toujours matière à débat, les études ayant principalement porté sur la courbure des phalanges et la proportion des membres. Vu la récente découverte de DIK-1-1 (*A. afarensis*) et de la scapula qui lui est associée, l'étude de cet os d'un point de vue fonctionnel est intéressante, puisqu'il est directement impliqué dans la locomotion de presque tous les hominoïdes.

Le but de cette étude est de tenter d'établir un lien entre l'orientation supéro-inférieure (SI) et antéro-postérieure (AP) de la cavité glénoïde de la scapula et les comportements locomoteurs chez les grands singes et l'humain moderne. Des analyses comparatives sur les adultes ont été réalisées pour 1) voir s'il existe des différences dans la morphologie étudiée entre les espèces et 2) voir si ces différences peuvent être expliquées par la taille corporelle. Des analyses ontogéniques ont aussi été réalisées pour voir si un accroissement de la taille corporelle pendant le développement et les changements locomoteurs qui y sont associés correspondent à un changement d'orientation de la cavité glénoïde.

Les résultats montrent que les humains ont une cavité glénoïde qui est orientée moins supérieurement que les grands singes, mais que *Pongo*, bien qu'étant le plus arboricole, n'a pas l'orientation la plus supérieure. Les « knuckle-walkers » (*Pan* et *Gorilla*) se distinguent des autres hominoïdes avec une orientation de la surface glénoïde relative à l'épine plus inférieure. La taille corporelle ne semble pas influencer la morphologie étudiée, sauf parfois chez le gorille. Seuls l'humain et les mâles *Pongo* montrent un changement ontogénique dans l'orientation de la cavité glénoïde relativement à l'épine. Sur la base de ces résultats, l'orientation de la cavité glénoïde semble refléter partiellement la fonction du membre supérieur dans la locomotion, mais des recherches plus poussées sont nécessaires.

**Mots-Clés :** Scapula, cavité glénoïde, grands singes, humains, locomotion, arboricolisme.

## **ABSTRACT**

The degree to which Pliocene fossil hominins have retained some form of arborealism in their locomotor repertoire is still matter of debate, in part because studies linking upper limb morphology to locomotor behaviors in primates mostly focused on phalangeal curvature and limb proportions. Given the recent discovery of DIK-1-1 (*A. afarensis*) and its associated scapula, investigation of this bone from a functional perspective seemed of interest since it is directly involved in almost every hominoid's locomotion.

The purpose of this study is to try to establish a link between the superoinferior and anteroposterior orientation of the glenoid cavity of the scapula and locomotor behaviors in living great apes and modern humans. Comparative analyses were performed on adult individuals to 1) establish if there were differences across species and 2) verify that those differences, if any, could be linked to overall body size. Ontogenetic analyses were also performed at the intraspecific level to see if a change in body size during development, which is often associated with changes in locomotor behaviors, is related to a change in the orientation of the glenoid cavity.

These results show that humans have a more inferiorly oriented glenoid cavity than great apes, but *Pongo*, even if it is the most arboreal species, does not have the most superiorly oriented glenoid cavity. Knuckle-walkers (*Pan* and *Gorilla*) differ from other hominoids, exhibiting a more inferiorly oriented glenoid cavity relative to the spine. Body size does not seem to influence the orientation of the articulation, with a few exceptions for gorillas. Only humans and male *Pongo* show a significant ontogenetic change in the orientation of the glenoid cavity relative to the spine. On the basis of these results, the orientation of the glenoid cavity seems to reflect only in part the use of the upper limb in locomotion, however, it will need to be investigated further.

### **Keywords :**

Scapula, glenoid cavity, great apes, humans, locomotion, arboreality.

# TABLE DES MATIÈRES

<b>RÉSUMÉ</b> .....	<b>i</b>
<b>ABSTRACT</b> .....	<b>ii</b>
<b>LISTE DES TABLEAUX</b> .....	<b>v</b>
<b>LISTE DES FIGURES</b> .....	<b>vii</b>
<b>REMERCIEMENTS</b> .....	<b>ix</b>
<b>I. INTRODUCTION</b> .....	<b>1</b>
1.1 Le débat sur la locomotion des premiers hominines .....	1
1.2 Apport de l'étude morphologique pour élucider ces questions .....	2
<b>II. CADRE CONCEPTUEL DE LA RECHERCHE</b> .....	<b>3</b>
2.1 Morphologie générale de la scapula .....	3
2.2 Le développement osseux .....	5
2.2.1 Le facteur génétique.....	5
2.2.2 L'environnement mécanique .....	6
2.3 La locomotion des primates et ses conséquences sur la morphologie de l'épaule .....	8
2.3.1 La quadrupédie terrestre ou arboricole .....	10
2.3.2 La suspension .....	12
2.3.3 Le « knuckle-walking ».....	14
2.3.4 La bipédie exclusive.....	15
2.4 La variation sexuelle et ontogénique des comportements locomoteurs .....	16
2.4.1 La variation observée chez <i>Pan</i> .....	16
2.4.2 La variation observée chez <i>Gorilla</i> .....	18
2.4.3 La variation observée chez <i>Pongo</i> .....	21
2.4.4 La variation observée chez <i>Homo</i> .....	23
2.5 Problématique et hypothèses de recherche.....	24
2.5.1 Problématique de recherche .....	24
2.5.2 Hypothèses de recherche.....	26
<b>III. MATÉRIEL ET MÉTHODES</b> .....	<b>27</b>
3.1 Description du matériel de recherche.....	27
3.2 Mesures linéaires .....	28
3.3 Données tridimensionnelles .....	31
3.4 Calcul des angles .....	32
3.4.1 Description des angles calculés .....	33
3.5 Analyses statistiques.....	36
3.5.1 Analyses comparatives.....	36
3.5.2 Analyses ontogéniques.....	38
<b>IV. RÉSULTATS</b> .....	<b>39</b>

4.1 Angle relatif à l'épine (SI-Épine).....	41
4.1.1 Analyses comparatives.....	41
4.1.2 Analyses ontogéniques.....	43
4.2 Angle relatif au bord latéral (SI-BL).....	45
4.2.1 Analyses comparatives.....	45
4.2.2 Analyses ontogéniques.....	48
4.3 Angle relatif au bord médial (SI-BM).....	48
4.3.1 Analyses comparatives.....	48
4.3.2 Analyses ontogéniques.....	50
4.4 Angle antéro-postérieur (AP).....	51
4.1.1 Analyses comparatives.....	51
4.1.2 Analyses ontogéniques.....	53
<b>V. DISCUSSION.....</b>	<b>55</b>
5.1 Vérification des hypothèses.....	55
5.2 Signification des résultats obtenus .....	56
5.2.1 Interprétation de la morphologie de la cavité glénoïde de la scapula chez les adultes et les juvéniles .....	56
5.2.2 Perspectives d'études .....	62
<b>VI. BIBLIOGRAPHIE.....</b>	<b>64</b>
<b>VII. ANNEXES.....</b>	<b>69</b>
7.1 Résultats des tests de Kolmogorov-Smirnov pour la distribution normale des variables chez les adultes .....	69
7.2 Résultats des tests de Kolmogorov-Smirnov pour la distribution normale des variables chez les juvéniles .....	69
7.3 Résultats des tests de T entre les femelles et les mâles pour tous les angles étudiés.....	70

## LISTE DES TABLEAUX

<b>Tableau I.</b> Description et provenance des échantillons.....	28
<b>Tableau II.</b> Statistiques descriptives des variables utilisées pour les analyses chez les adultes. ....	39
<b>Tableau III.</b> Statistiques descriptives des variables utilisées pour les analyses chez les juvéniles. ....	40
<b>Tableau IV.</b> Résultats du test de comparaisons multiples de Tahmane T2 sur l'angle de la cavité glénoïde relativement à l'épine. ....	41
<b>Tableau V.</b> Régressions linéaires simples entre la taille de la tête fémorale SID et l'angle de la cavité glénoïde relativement à l'épine .....	42
<b>Tableau VI.</b> Régressions linéaires simples entre la taille de la cavité glénoïde et l'angle de la cavité glénoïde relativement à l'épine chez les juvéniles.....	43
<b>Tableau VII.</b> Résultats du test de comparaisons multiples de Tahmane T2 sur l'angle de la cavité glénoïde relativement au bord latéral.....	46
<b>Tableau VIII.</b> Régressions linéaires simples entre la taille de la tête fémorale SID et l'angle de la cavité glénoïde relativement au bord latéral. ....	47
<b>Tableau IX.</b> Régressions linéaires simples entre la taille de la cavité glénoïde et l'angle de la cavité glénoïde relativement au bord latéral chez les juvéniles.....	48
<b>Tableau X.</b> Résultats du test de comparaisons multiples de Tahmane T2 sur l'angle de la cavité glénoïde relativement au bord médial. ....	49
<b>Tableau XI.</b> Régressions linéaires simples entre la taille de la tête fémorale SID et l'angle de la cavité glénoïde relativement au bord médial. ....	50
<b>Tableau XII.</b> Régressions linéaires simples entre la taille de la cavité glénoïde et l'angle de la cavité glénoïde relativement au bord médial chez les juvéniles.....	51
<b>Tableau XIII.</b> Résultats du test de comparaisons multiples de Tahmane T2 sur l'angle antéro-postérieur de la cavité glénoïde relativement à l'épine.....	52
<b>Tableau XIV.</b> Régressions linéaires simples entre la taille de la tête fémorale SID et l'angle antéro-postérieur de la cavité glénoïde relativement à l'épine.....	53

<b>Tableau XV.</b> Régressions linéaires simples entre la taille de la cavité glénoïde et l'angle antéro-postérieur de la cavité glénoïde relativement à l'épine chez les juvéniles.....	54
--	----

## LISTE DES FIGURES

<b>Figure 1.</b> Morphologie générale de la scapula.....	5
<b>Figure 2.</b> Les diverses formes de scapula en fonction des modes de locomotion .	10
<b>Figure 3.</b> Forme du tronc chez le macaque et l'humain moderne .....	11
<b>Figure 4.</b> Mesures linéaires prises sur la scapula au niveau de la cavité glénoïde	29
<b>Figure 5.</b> Régression linéaire simple entre la taille de la tête fémorale SID et la taille de la cavité glénoïde .....	30
<b>Figure 6.</b> Points utilisés pour les données tridimensionnelles.....	31
<b>Figure 7.</b> Angle de la cavité glénoïde relativement à l'épine de la scapula .....	34
<b>Figure 8.</b> Angle de la cavité glénoïde relativement au bord latéral de la scapula .	34
<b>Figure 9.</b> Angle de la cavité glénoïde relativement au bord médial de la scapula	35
<b>Figure 10.</b> Angle antéro-postérieur de la cavité glénoïde relativement à l'épine de la scapula .....	36
<b>Figure 11.</b> Régressions linéaires simples entre la taille de la tête fémorale SID et l'angle de la cavité glénoïde relativement à l'épine pour chaque espèce étudiée. .	42
<b>Figure 12.</b> Régression linéaire simple entre la taille de la cavité glénoïde et l'angle de la cavité glénoïde relativement à l'épine chez les juvéniles mâles du genre <i>Pongo</i> .....	44
<b>Figure 13.</b> Régression linéaire simple entre la taille de la cavité glénoïde et l'angle de la cavité glénoïde relativement à l'épine chez les juvéniles femelles du genre <i>Homo</i> . .....	44
<b>Figure 14.</b> Régression linéaire simple entre la taille de la cavité glénoïde et l'angle de la cavité glénoïde relativement à l'épine chez les juvéniles mâles du genre <i>Homo</i> . .....	45
<b>Figure 15.</b> Régressions linéaires simples entre la taille de la tête fémorale SID et l'angle de la cavité glénoïde relativement au bord latéral pour chaque espèce étudiée .....	47

**Figure 16.** Régressions linéaires simples entre la taille de la tête fémorale SID et l'angle de la cavité glénoïde relativement au bord médial pour chaque espèce étudiée ..... 50

**Figure 17.** Régressions linéaires simples entre la taille de la tête fémorale SID et l'angle antéro-postérieur de la cavité glénoïde relativement à l'épine pour chaque espèce étudiée..... 53

## REMERCIEMENTS

Je tiens d'abord à remercier ma directrice de recherche, Dr. Michelle Drapeau, pour le support, les conseils et l'aide précieuse fournie tout au long de la réalisation de ce projet de recherche. De plus, je tiens à remercier les membres du jury, Dr. Isabelle Ribot et Dr. Bernard Chapais, pour leurs commentaires et suggestions.

J'aimerais également remercier le *Cleveland Museum of Natural History* pour m'avoir permis d'étudier leur collection. Merci à Yohannes Haile-Selassie et Lyman Jellema pour m'avoir donné accès à la collection sous leur charge et fourni de précieux renseignements sur les spécimens étudiés.

Je remercie aussi le Musée Canadien des Civilisations, Dr Jerome Cybulski et Colleen McGuire pour la permission d'étudier le matériel archéologique ainsi que l'aide apportée au cours de la collecte de données. Je remercie le *Inuit Trust Heritage* pour l'autorisation d'étudier l'imposante collection ostéologique du Nunavut.

Un merci spécial à mes deux collègues du laboratoire, Julie Robert et Claude Richer, pour m'avoir aidé dans ma collecte de données. Sans elles, mon échantillon serait beaucoup moins complet.

Finalement, merci à mon conjoint Bruno-Pierre et à mes amies Karyne et Julie pour leurs encouragements et leur soutien tout au long de ce parcours. Un gros merci à Sabrina, collègue et amie, pour ses conseils, son support et la révision finale de ce mémoire.

# I. INTRODUCTION

## *1.1 Le débat sur la locomotion des premiers hominines*

La locomotion des premiers hominines est sujette à de nombreux débats au sein de la communauté des paléanthropologues, car c'est souvent sur la base de cette caractéristique que l'on détermine si l'on inclut ou non, au sein de la lignée humaine, les différents fossiles que l'on découvre. On n'a qu'à penser, entre autres, à la fameuse Lucy (*Australopithecus afarensis*) qui, bien que découverte il y a plus de 25 ans, continue d'alimenter le débat. Même si la majorité des chercheurs s'entendent pour dire que Lucy était un individu principalement bipède, ceux-ci ne s'entendent pas sur la place qu'occupe l'arboricolisme au sein de son répertoire locomoteur. Pour certains, dont Stern et Susman (1983), *A. afarensis* se déplaçait de façon bipède, mais était quand même apte à grimper aux arbres. Pour d'autres, dont Latimer (1991) et Lovejoy (1989), Lucy possédait une série d'adaptations morphologiques à la bipédie au niveau du membre inférieur tellement poussées que son aptitude à grimper aux arbres était considérablement réduite. Comme tous s'entendent pour dire que le membre inférieur de ces hominines était adapté à la bipédie, il est important d'étudier le membre supérieur pour évaluer le degré de rétention de la locomotion arboricole. De plus, vu la récente découverte de DIK-1-1 (*Australopithecus afarensis*) et de la scapula qui lui est associée, l'étude de cet os d'un point de vue fonctionnel est intéressante, puisqu'il est directement impliqué dans la locomotion de presque tous les hominoïdes.

## ***1.2 Apport de l'étude morphologique pour élucider ces questions***

L'épaule est une région qui montre une grande variabilité parmi les espèces animales, suggérant ainsi une série de modifications adaptatives répondant à diverses contraintes environnementales ou locomotrices. C'est pourquoi son étude est particulièrement intéressante lorsque vient le moment d'interpréter la relation entre la forme et la fonction. De plus, les primates sont un groupe intéressant d'étude, car ils présentent une importante variabilité de la taille corporelle, de l'environnement dans lequel ils vivent et par conséquent, des modes de locomotion. Chacun de ces modes est caractérisé par l'utilisation spécifique des membres inférieurs et supérieurs (Fleagle, 1988). De plus, les hominoïdes forment un sous-groupe d'autant plus intéressant à étudier puisque presque tous ses représentants pratiquent l'arboricolisme à des degrés plus ou moins importants. À une extrémité de la variation, on retrouve l'orang-outan qui passe la majeure partie de son temps dans les arbres et à l'autre extrémité, l'être humain qui ne pratique plus du tout cette forme de locomotion. Entre les deux, on retrouve le chimpanzé et le gorille qui, on le verra plus tard, ont des comportements arboricoles qui varient selon le sexe ou l'âge des individus les pratiquant, mais qui demeurent en général loin des extrêmes mentionnés précédemment. Le but de cette étude est donc, via une étude morphologique comparative et ontogénique, de tenter d'établir un lien entre la morphologie de l'épaule, plus particulièrement la cavité glénoïde de la scapula, et les comportements locomoteurs chez ces hominoïdes.

## II. CADRE CONCEPTUEL DE LA RECHERCHE

### *2.1 Morphologie générale de la scapula*

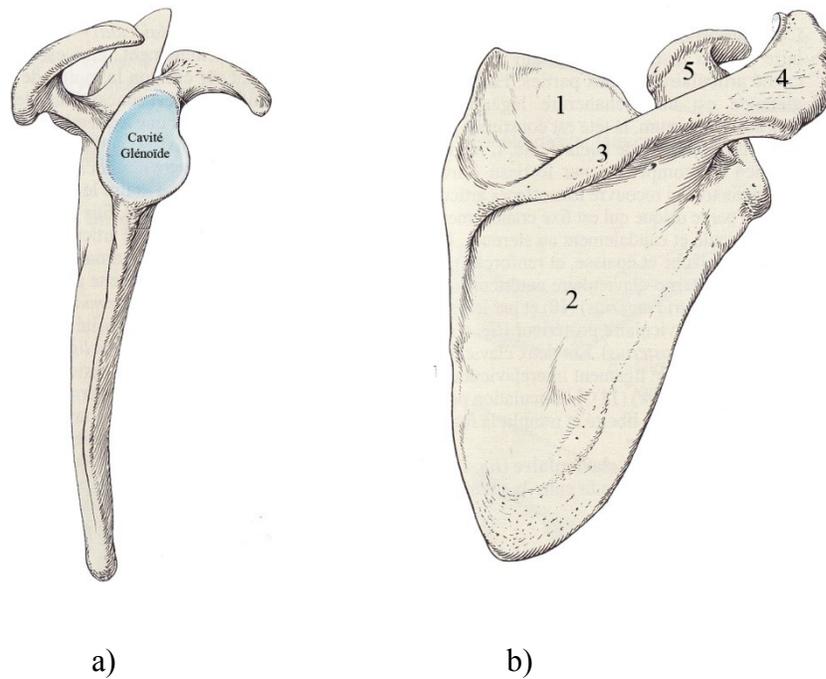
La scapula est un os plat, de forme plus ou moins triangulaire, qui s'articule avec la clavicule par l'acromion, et avec l'humérus, par la cavité glénoïde (Platzer, 2001; Tortora et Grabowski, 2001). La clavicule et la scapula forment la ceinture scapulaire, lieu d'importantes attaches musculaires.

Sur la face dorsale de la scapula on retrouve l'épine, qui sépare les fosses infra- et supra-épineuse (Figure 1). La fosse infra-épineuse est le lieu d'origine du muscle infra-épineux (*M. infraspinatus*). Celui-ci renforce la capsule de l'articulation de l'épaule, ce qui la rend plus stable. Il agit également comme rotateur externe du bras (Platzer, 2001; Terry et Chopp, 2000). La fosse supra-épineuse, quant à elle, est le lieu d'origine du muscle supra-épineux (*M. supraspinatus*). Ce muscle permet à l'humérus de se maintenir dans la cavité glénoïde, donnant ainsi une meilleure stabilité à l'articulation. La principale fonction du muscle supra-épineux est l'abduction du bras (lorsqu'on l'éloigne du corps latéralement) à partir de la position anatomique (Platzer, 2001; Terry et Chopp, 2000).

Un autre muscle important prend son origine sur la scapula. En effet, c'est de l'épine et de sa continuité, l'acromion, que prennent origine deux des trois parties du muscle deltoïde (*M. deltoideus*). Ce muscle, de par sa partie acromiale, est le principal abducteur du bras jusqu'à 90 degrés. Au-delà de 90 degrés, les deux autres parties du muscle interviennent, la partie spinale et la partie claviculaire (Platzer, 2001).

Le trapèze (*M. trapezius*) joue également un rôle important dans le mouvement de la scapula, puisqu'une partie de ce muscle s'attache à son épine. En effet, bien qu'il ait un rôle statique en maintenant la scapula et en fixant la ceinture scapulaire de par sa partie ascendante, il attire également la scapula en arrière, vers la colonne vertébrale. Aussi, ses parties ascendante et descendante permettent une rotation de la scapula (Platzer, 2001).

La scapula ne dispose d'aucun lien osseux direct avec la cage thoracique, ce qui lui confère une grande mobilité et lui permet une amplitude de mouvement importante. Lorsque le bras est en abduction et qu'il passe au-dessus de l'horizontale, l'angle inférieur de la scapula se déplace latéralement, alors que lorsque le bras exécute une adduction, l'angle inférieur de la scapula est ramené médialement. La scapula peut également s'élever et se rabaisser, c'est-à-dire se déplacer supérieurement et inférieurement. Ce mouvement a lieu principalement lorsque l'on hausse les épaules ou qu'on les ramène dans la position anatomique. La scapula peut également se déplacer entièrement de manière latérale ou médiale. Par exemple, lorsque l'on donne un coup de poing, la scapula effectue un déplacement latéral et vers l'avant, alors que lorsque l'on tire sur des avirons, la scapula effectue un mouvement inverse, se déplaçant médialement et vers l'arrière (Tortora et Grabowski, 2001).



**Figure 1** : Morphologie générale de la scapula. a) Scapula droite en vue latérale montrant la cavité glénoïde b) Scapula droite en vue dorsale montrant: 1 : Fosse supra-épineuse; 2 : Fosse infra-épineuse; 3 : Épine; 4 : Acromion; 5 : Processus coracoïde. (Modifié de Platzer (2001)).

## 2.2 Le développement osseux

### 2.2.1 Le facteur génétique

Le développement de la scapula commence très tôt pendant le développement embryonnaire. Dès la 7<sup>e</sup> ou 8<sup>e</sup> semaine de développement intra-utérin, plusieurs points d'ossification apparaissent pour constituer une ébauche de scapula (Scheuer et Black, 2000).

Chez l'humain, à la naissance, l'acromion, le processus coracoïde, le bord médial, l'angle inférieur de même que la surface glénoïde sont toutes des structures cartilagineuses. Au fur et à mesure du développement, on note une

ossification progressive de ces différentes structures (Scheuer et Black, 2000). Tout d'abord, le processus coracoïde se fusionne à la scapula vers l'âge de 14-15 ans. Ensuite, vers l'âge de 17-18 ans, l'épiphyse de la surface glénoïde se fusionne complètement. Quant à l'acromion, il se fusionne complètement à la scapula entre 18 et 20 ans. Les dernières épiphyses à se fusionner sont celles du bord médial et de l'angle inférieur de la scapula. En effet, on observe la fusion complète de celles-ci vers l'âge de 23 ans.

Même s'il existe une importante variation interindividuelle quant au moment où les épiphyses commencent à se fusionner, à la durée de ces fusions ainsi que le moment de leur fusion complète, une constante demeure, soit la séquence dans laquelle celles-ci apparaissent et se fusionnent.

On peut supposer un développement de la scapula chez les grands singes similaire à celui de l'humain, au moins dans la séquence de développement. Toutefois, il ne faut pas oublier que les grands singes atteignent leur maturité plus rapidement que l'humain, c'est-à-dire à un âge moins élevé que l'humain.

### **2.2.2 L'environnement mécanique**

La structure osseuse permet non seulement au corps de se maintenir en un tout, mais également, permet aux muscles de s'y attacher afin de bouger ses différentes parties (Prendergast, 2002). Si la composition et la disposition des tissus osseux varient considérablement à travers le corps, c'est principalement pour lui permettre d'atteindre certaines propriétés mécaniques. En effet, si certaines parties du corps sont façonnées de manière à résister à des charges compressives, d'autres le sont plutôt pour résister à des charges de tension ou de torsion. Par contre, ce sont les procédés par lesquels les structures osseuses parviennent à obtenir une résistance optimale aux charges auxquelles elles sont

soumises qui sont moins bien documentés, surtout au niveau des articulations. Un des procédés par lesquels l'os atteint certaines propriétés mécaniques est le modelage osseux. Celui-ci réfère à la capacité de l'os à être plastique, c'est-à-dire à se modeler sous l'action de diverses contraintes ou actions mécaniques (Maddrel, 1998).

Au niveau de la forme de la scapula, il y a lieu de croire à une certaine plasticité, à tout le moins au cours de l'ontogénie. Selon Hrdlicka (1942), ce qui est héritable est une tendance vers une forme de scapula plus ou moins spécifique, avec un résultat sujet à des modifications fonctionnelles. De plus, une étude sur des chiens montre que le développement de la structure de la scapula est fortement influencé par les charges encourues par l'activité musculaire (Roberts, 1974). En effet, en l'absence de stress musculaire imposé à l'os pendant le développement, la scapula se développe anormalement.

Toutefois, très peu d'études portent sur la plasticité des articulations, car plusieurs croient que le déterminisme génétique joue un plus grand rôle dans la morphologie de celles-ci que dans celle de la diaphyse des os longs, plus apte à se modeler sous l'action de contraintes environnementales, puisque soumises à moins de limitations fonctionnelles (Lieberman *et al.*, 2001). Puisque la cavité glénoïde est soumise à d'importantes contraintes fonctionnelles, on ne s'attend pas nécessairement à observer d'importants changements morphologiques dûs aux activités locomotrices. De plus, plusieurs études portant sur la diaphyse des os longs (Carlson, 2005; Ruff et Hayes, 2005; Woo *et al.*, 1981) semblent supporter l'idée d'une plasticité plus grande que pour les articulations.

Toutefois, il y a lieu de croire, comme le note Plochocki *et al.* (2006), que les surfaces articulaires sont aptes à se modifier sous la force de contraintes mécaniques, du moins pendant le développement. En effet, là où les stress sont les plus importants, on s'attend à un accroissement de la taille de la surface articulaire,

de manière à distribuer plus uniformément et à réduire les charges, évitant ainsi un dommage au niveau du cartilage articulaire qui n'a pas la capacité de se renouveler, ce qui pourrait résulter en une perte de congruence et de mobilité au niveau de l'articulation (Hamrick, 1999). C'est ce qui se produit chez l'humain avec la tête fémorale (Ruff, 1988; Jungers, 1988). Puisque la majorité des charges liées à la masse corporelle passent par la tête fémorale lors de la marche bipède, il est important d'augmenter la taille de la surface articulaire afin d'assurer la santé et par conséquent, l'efficacité de l'articulation. Ces études s'intéressent surtout à la plasticité (dans un contexte non-pathologique) au niveau de la taille et de la forme des surfaces articulaires, mais très peu se penchent sur la plasticité au niveau de leur orientation.

Si la taille et la forme s'adaptent sous l'influence des contraintes de leur environnement mécanique, il est alors légitime de croire qu'il en sera de même pour l'orientation des surfaces articulaires.

### ***2.3 La locomotion des primates et ses conséquences sur la morphologie de l'épaule***

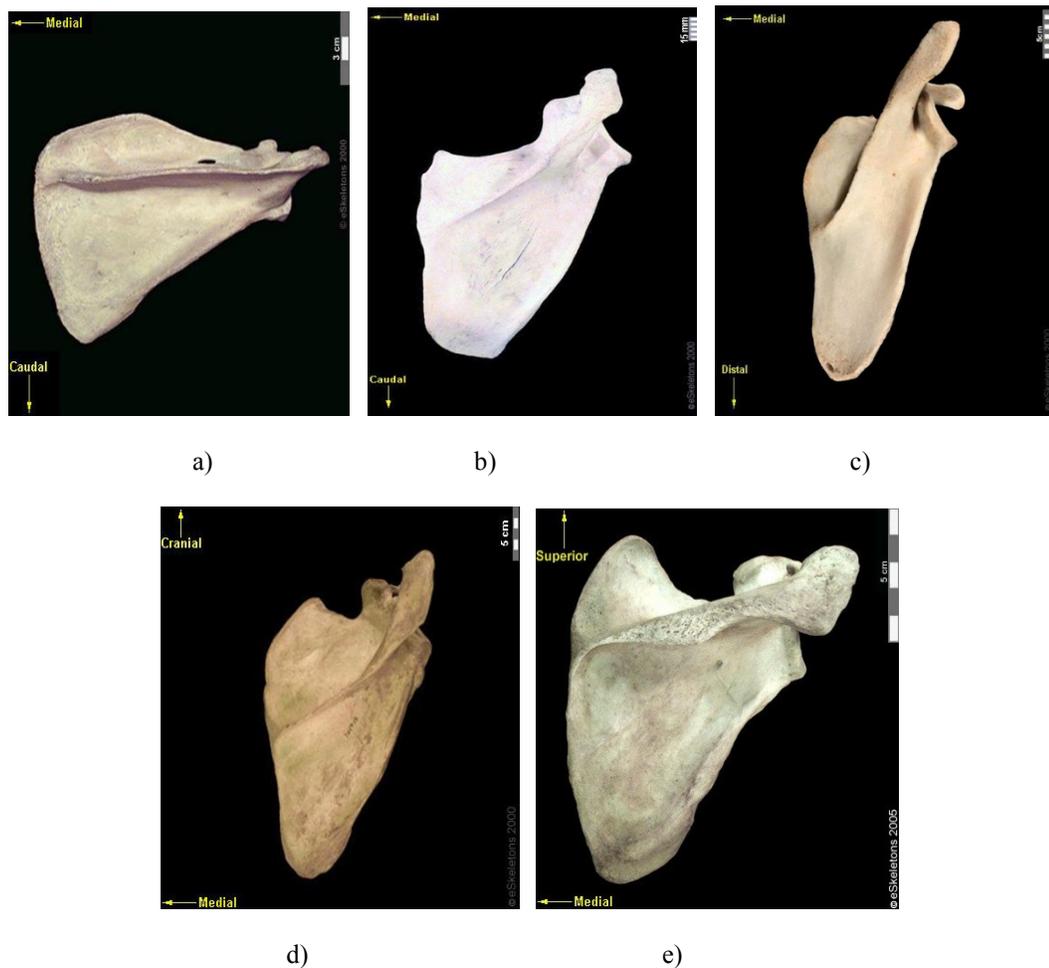
La morphologie de l'épaule est complexe, notamment à cause des nombreux muscles impliqués dans cette articulation, mais également par les multiples fonctions qu'elle remplit. Un des traits caractérisant l'ensemble des primates est la main préhensile qui, chez les grands singes, est devenue un véritable organe de manipulation (Larson, 1993). Cela se reflète par une mobilité accrue au niveau de l'articulation de l'épaule. Leur mode de locomotion incluant la suspension sous branche et la grimpe avec dominance du membre supérieur nécessite également une épaule mobile. Cette mobilité est atteinte par une série de caractères morphologiques particuliers à cette articulation, notamment une large tête humérale sphérique relativement à une surface glénoïde de petite taille sur la

scapula (Larson, 1993). Toutefois, une mobilité accrue de l'articulation a pour conséquence une réduction de la stabilité (Aiello et Dean, 1990). Or, chez tous les primates, exception faite de l'humain, le membre supérieur est utilisé d'une façon ou d'une autre à des fins locomotrices. C'est pourquoi la morphologie de cette région est toujours un compromis entre un besoin de mobilité permettant une manipulation efficace et la suspension sous les branches ainsi qu'une certaine stabilité de l'articulation pour supporter la masse corporelle et les charges encourues lors de la locomotion (Larson, 1993).

Bien que la morphologie de l'épaule, et plus particulièrement de la scapula, s'inscrive dans un continuum de variation à l'intérieur de l'ordre des primates, on peut distinguer plusieurs formes caractéristiques associées à des modes de locomotion très différents les uns des autres (Oxnard, 1967; Roberts 1974; Larson, 1993). De plus, la similarité de la structure de la scapula chez des genres ayant des masses corporelles très différentes, mais aux comportements locomoteurs semblables indique que la structure est davantage influencée par les habitudes locomotrices que par la masse corporelle (Roberts, 1974). Par contre, il ne faut pas oublier que cette dernière joue généralement un rôle primordial dans la locomotion, les espèces ayant des masses corporelles importantes étant souvent limitées à un environnement plus spécifique et une locomotion moins diversifiée.

Pour les besoins de ce mémoire, quatre grands modes de locomotion ont été retenus. Il s'agit de la quadrupédie terrestre ou arboricole, la suspension, le « knuckle-walking » et la bipédie exclusive.

Pour cerner les différences de forme de la scapula et par conséquent, la direction des charges encourues par celle-ci, cette dernière devrait être vue comme étant une structure triangulaire. Ainsi, un triangle équilatéral reflète une résistance aux charges provenant de multiples directions, alors qu'un triangle isocèle reflète davantage des charges unidirectionnelles (Roberts, 1974).

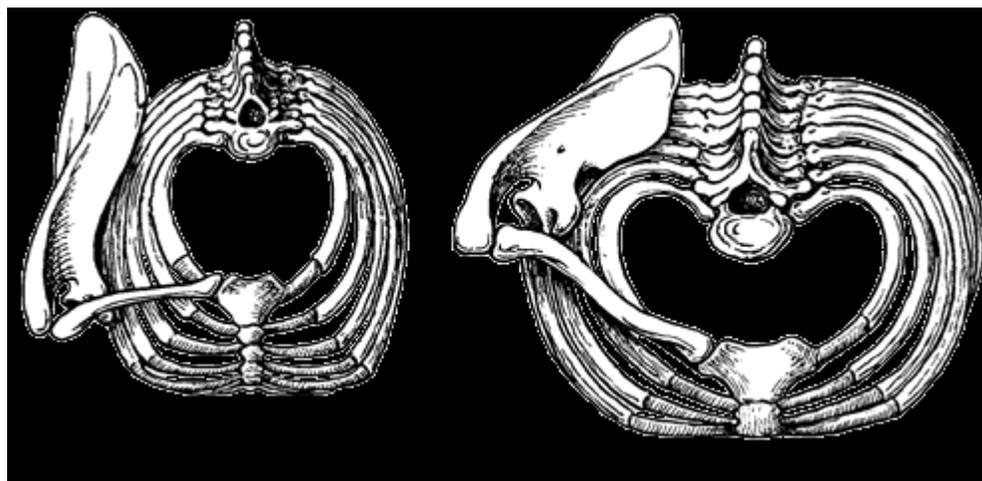


**Figure 2** : Les diverses formes de scapula en fonction des modes de locomotion.  
 a) babouin b) orang-outan c) chimpanzé d) gorille e) humain moderne  
 Modifié de The Interactive Skeleton (<http://www.eskeletons.org/>)

### 2.3.1 La quadrupédie terrestre ou arboricole

Ce qui distingue les primates quadrupèdes des hominoïdes est d'abord la forme du tronc. En effet, chez les primates quadrupèdes, la forme de la cage thoracique est cylindrique, alors qu'elle est plutôt en forme de cône chez les hominoïdes (Figure 3). C'est pourquoi, chez les quadrupèdes, la scapula est positionnée latéralement sur la cage thoracique et son articulation fait face

ventralement. Chez les hominoïdes, l'emphase sur l'orthograde, la suspension sous branches, la grimpe avec dominance du membre supérieur de même que l'élargissement du tronc ont entraîné un déplacement de la scapula dans une position dorsale, avec une cavité glénoïde orientée latéralement (Aiello et Dean, 1990; Hunt 1991).



**Figure 3:** Forme du tronc chez le macaque (à gauche) et l'humain moderne (à droite). Notez la position latérale de la scapula chez le macaque et la position dorsale de la scapula chez l'humain de même que l'orientation de la surface glénoïde chez chacune des espèces. D'après Schultz (1972).

La quadrupédie, qu'elle soit terrestre ou arboricole, implique une utilisation du membre supérieur dans laquelle le coude légèrement fléchi induit une extension de l'épaule. Les forces qui y sont appliquées sont compressives, puisque la scapula est orientée de manière telle que la surface glénoïde, comme mentionné précédemment, fait face ventralement (Hunt, 1992). Cette caractéristique offre un avantage mécanique important, soit celui d'être dans le même plan perpendiculaire que les ossements du bras (Dixson, 1981). Habituellement, ces espèces n'ont besoin que de peu d'action musculaire pour maintenir l'articulation en place, notamment à cause de la force de gravité, qui pousse la masse corporelle contre le sol ou sur la branche. Il semble également, selon Larson et Stern (2009), que la

majeure partie des charges encourues lors de la locomotion soient transférées vers les membres inférieurs.

De manière générale, chez les espèces à locomotion quadrupède, la scapula est plus longue que large (la longueur étant mesurée à partir du bord médial jusqu'à la cavité glénoïde et la largeur à partir de l'angle supérieur jusqu'à l'angle inférieur), l'épine est mince, les fosses supra- et infra-épineuse sont étroites, la cavité glénoïde est grande, étroite et orientée ventralement, et l'acromion projette peu après la cavité glénoïde (Figure 2a) (Larson, 1993; Roberts, 1974). Dans ce cas, on peut qualifier la forme d'une telle scapula comme étant un triangle isocèle dont les deux côtés longs sont le bord latéral et le bord supérieur.

Les espèces faisant partie de ce groupe sont les macaques, les babouins, plusieurs cercopithécinés et de nombreux singes du Nouveau-Monde (Larson, 1993).

### **2.3.2 La suspension**

La suspension en tant que mode de locomotion est caractéristique de peu d'espèces de primates. Selon Hunt (1992), les comportements de suspension sont associés à une diète composée principalement de fruits. Caractéristique de certaines espèces de primates de masse corporelle importante, ce mode de locomotion permet de répartir le poids sur des supports plus petits (Fleagle, 1988).

De manière générale, chez les espèces pratiquant cette forme de locomotion, la scapula, positionnée dorsalement, est large mais peu longue (Figure 2c). Cette caractéristique, combinée à une cavité glénoïde en position crânio-latérale, maximise l'étendue de rotation possible de l'humérus lors de la suspension. Dans cette position, la cavité glénoïde se situe plus près du centre de

gravité. Cela aurait pour avantage de réduire les stress au niveau de la colonne vertébrale, de la cage thoracique et de la cavité glénoïde (Hunt, 1991). Les fosses supra- et infra-épineuse sont larges indiquant ainsi des muscles *infraspinatus* et *supraspinatus* développés, l'épine est oblique et moins étroite que dans le cas des primates quadrupèdes terrestres, la cavité glénoïde est large et fait face crânio-latéralement, ce qui distribue les charges plus uniformément dans l'articulation (Larson, 1993; Hunt, 1992). Finalement, l'acromion projette loin devant la cavité glénoïde, augmentant ainsi le levier du muscle deltoïde, un important abducteur du membre supérieur (Aiello et Dean, 1990; Terry et Chopp, 2000). Chez *Pongo* (Figure 2b), la fosse infra-épineuse est tellement large que la fosse supra-épineuse semble très peu développée. Toutefois, lorsqu'on la compare aux quadrupèdes, celle-ci demeure très large. Selon Roberts (1974), cette caractéristique reflète la grimpe en utilisant les quatre membres (« quadrumanous climbing ») et la grande étendue de circumduction possible lorsque le membre supérieur est élevé au-dessus du niveau de l'épaule. On peut qualifier cette morphologie de la scapula de triangle isocèle, mais cette fois-ci, contrairement aux espèces quadrupèdes, les deux côtés longs sont ceux du bord latéral et du bord médial.

Puisque les forces appliquées sur le membre supérieur sont principalement des forces de traction, les muscles de la coiffe rotative sont développés de manière à faire face aux pressions exercées sur l'articulation lors de la suspension. Comme toute la masse corporelle doit être supportée, la stabilisation de l'articulation demeure primordiale. Une scapula étroite et une cavité glénoïde orientée crânio-latéralement, deux éléments combinés à d'autres traits morphologiques, par exemple une cage thoracique en forme de cône, favorisent une meilleure stabilité de l'articulation en ramenant le tronc plus près du centre de gravité lors de la suspension.

Les espèces faisant partie de ce groupe sont les hominoïdes (sauf les humains) et les atèles (Larson, 1993). Hunt (1991) va même jusqu'à dire que la

suspension (« arm-hanging ») est le comportement pour lequel la forme particulière de la scapula des hominoïdes, et plus particulièrement des chimpanzés, aurait évolué.

### 2.3.3 Le « knuckle-walking »

Le « knuckle-walking », en tant que mode de locomotion, est un compromis entre la suspension et la quadrupédie. En effet, il s'agit d'un moyen de combler le besoin de se déplacer de façon quadrupède chez des espèces qui ont également besoin de conserver leurs adaptations à la suspension.

Chez les espèces pratiquant cette forme particulière de quadrupédie, principalement les chimpanzés et les gorilles, la scapula ressemble à celle des hominoïdes arboricoles, c'est-à-dire positionnée dorsalement, large mais peu longue, dont les fosses supra- et infra-épineuse sont larges, indiquant des muscles *infraspinatus* et *supraspinatus* développés, avec une épine oblique et moins étroite que dans le cas des primates quadrupèdes terrestres et une cavité glénoïde large et faisant face crânio-latéralement, ce qui distribue les charges plus uniformément dans l'articulation. Toutefois, la fosse supra-épineuse est encore plus large que chez les hominoïdes arboricoles. Chez le gorille (Figure 2d), l'espèce qui pratique le plus cette forme de locomotion et qui est probablement la mieux adaptée à celle-ci, cette fosse est la plus large de toutes relativement au reste de la scapula. La taille importante de la fosse supra-épineuse chez le gorille reflète sans doute la nature très spécialisée du membre supérieur. Comparativement au chimpanzé (Figure 2c), la scapula du gorille ressemble davantage à un triangle équilatéral. Aussi, ce qui distingue la position de « knuckle-walking » de celle utilisée par les primates quadrupèdes est le fait que le coude est en extension complète et la surface glénoïde est orientée crânio-latéralement.

Chez les « knuckle-walkers », la position dorsale de la scapula présente des inconvénients majeurs au niveau mécanique (Dixson, 1981). En effet, puisque la cavité glénoïde n'est pas dans le même plan perpendiculaire que l'avant-bras, l'articulation fait face à d'importantes forces de torsion. C'est notamment la raison pour laquelle les espèces pratiquant cette forme de locomotion présentent une forte torsion humérale. Selon Larson et Stern (1989), cette torsion résulterait de l'adaptation de ces espèces à un mode de locomotion plus quadrupède.

### **2.3.4 La bipédie exclusive**

Unique à l'être humain, la bipédie exclusive, c'est-à-dire la bipédie en tant que mode de locomotion principal, est un comportement locomoteur particulier. En effet, le membre supérieur n'étant pas du tout sollicité, les adaptations particulières à ce mode de locomotion résident principalement au niveau du membre inférieur. Toutefois, quelques traits morphologiques au niveau de l'épaule sont directement liés à l'adoption d'un comportement bipède. En effet, les activités que la libération du membre supérieur a permises sont responsables des spécificités morphologiques de celle-ci. Cependant, d'autres traits semblent être un mélange de plusieurs caractéristiques liées aux autres modes de locomotion qui, bien que pouvant être une rétention de traits primitifs, semble tout de même témoigner d'une utilisation très diversifiée du membre supérieur chez l'humain.

Chez l'humain (Figure 2e), la fosse infra-épineuse est large, alors que la fosse supra-épineuse est peu développée, reflétant ainsi une réduction de la puissance musculaire et une force d'abduction réduite (Aiello et Dean, 1990). De plus, la cavité glénoïde a une orientation plutôt latérale, ce qui témoigne d'une utilisation du membre supérieur dans laquelle l'humérus est constamment maintenu au-dessous du niveau de l'épaule (Roberts, 1974; Aiello et Dean, 1990). La forme générale de la scapula fait plutôt penser, comme chez le gorille, à un triangle

équilatéral. Cela semble donc indiquer une résistance aux charges provenant de plusieurs directions. Les activités de subsistance nécessitent une grande diversité de mouvements. Par conséquent, l'articulation huméro-scapulaire subit une plus grande variété de charges. Par exemple, pour une flexion humérale lors de la cueillette, l'épaule est sujette à des forces de compression alors que pour soulever un poids, elle est sujette à des forces de tension.

## ***2.4 La variation sexuelle et ontogénique des comportements locomoteurs***

### **2.4.1 La variation observée chez *Pan***

Le chimpanzé commun présente un dimorphisme sexuel relativement important. Selon Jungers et Susman (1984) le mâle est environ 30% plus gros que la femelle. Comme la taille corporelle est souvent corrélée à des différences comportementales, par exemple au niveau des habitudes alimentaires, la taille peut également être corrélée à des différences dans les comportements locomoteurs (Doran 1993).

Hunt (1992) rapporte que les comportements liés à la suspension chez le chimpanzé sont plus souvent pratiqués en contexte d'alimentation de type frugivore. On remarque aussi que les mâles et les femelles passent la majeure partie de leur temps à se déplacer en pratiquant la quadrupédie ou le « knuckle-walking » (Doran, 1993; Hunt, 1992). Toutefois, bien que 84 % de la locomotion soit terrestre chez les deux sexes, Doran (1993) rapporte une différence sexuelle dans les comportements arboricoles. En effet, les mâles adoptent plus souvent la quadrupédie palmigrade, la grimpe, le « tree-swaying » (faire osciller un arbre en utilisant sa masse corporelle de façon à en rejoindre un autre) et la bipédie que les femelles lorsqu'ils sont dans les arbres. Les femelles, quant à elles, pratiquent la

suspension plus fréquemment que les mâles (7,4% pour les femelles versus 5,8% pour les mâles). Par contre, lors de la locomotion liée à l'alimentation, ce sont les mâles qui utilisent davantage la suspension.

La différence majeure entre les mâles et les femelles réside dans le substrat utilisé pour les activités posturales. En effet, les femelles passent environ 58% de leurs activités posturales au-dessus du niveau du sol, alors que les mâles en passent seulement 36,9% (Doran, 1993). Les femelles passent donc en général plus de temps dans les arbres que les mâles. Elles se tiennent également à des hauteurs plus élevées.

On remarque également que les comportements locomoteurs et leur fréquence varient au cours du développement des individus. En effet, Doran (1997) rapporte qu'en général, avec l'âge et par conséquent l'augmentation de la taille corporelle, il y a hausse de la fréquence de la quadrupédie et baisse des comportements liés à la suspension et à la grimpe.

Doran (1997) note que chez les chimpanzés juvéniles âgés de moins de cinq mois, la locomotion est dominée par la grimpe verticale. À cet âge, les juvéniles utilisent davantage leur membre supérieur pour se déplacer sur des substrats verticaux, principalement des lianes. Il est à noter qu'aucun comportement de « knuckle-walking » n'est observé à cet âge et que les premiers comportements de quadrupédie palmigrade commencent vers l'âge de quatre mois et demi. Ce type de comportement demeure toutefois peu fréquent.

Entre l'âge de 6 et 23 mois, les comportements associés à la suspension représentent 31,8 % de toutes les activités locomotrices des jeunes chimpanzés. De plus, bien que la fréquence de quadrupédie augmente de façon continue, elle représente seulement 11,8 % de leurs activités locomotrices. La quadrupédie pratiquée est encore principalement palmigrade, mais les juvéniles commencent

davantage à utiliser le « knuckle-walking » comme mode de locomotion (21,8% de toutes les activités quadrupèdes consistent à pratiquer le « knuckle-walking »). Toutefois, ils ne commencent à pratiquer le « knuckle-walking » de façon efficace que vers l'âge de 29 mois. Graduellement, ce comportement augmente en fréquence pour atteindre, à l'âge adulte, environ 86% de toutes les activités locomotrices (Doran 1993).

#### **2.4.2 La variation observée chez *Gorilla***

Des études sur les gorilles des plaines (*G. gorilla gorilla*) et les gorilles de montagne (*G. gorilla beringei*) montrent qu'ils sont les grands singes les plus terrestres, même s'il existe une variation du niveau de terrestrialité entre les deux sous-espèces (Williamson, 1988; Remis, 1998), en raison d'une différence d'habitat et de ressources alimentaires disponibles. En effet, il semble que les gorilles des plaines soient à la fois plus arboricoles et frugivores que les gorilles de montagne (Fleagle, 1988; Remis, 1995, 1998 et 1999; Taylor, 1997). De plus, les gorilles des plaines adultes ont en général davantage de comportements associés à la suspension que leurs congénères des montagnes (Remis 1999).

Pour les besoins de ce mémoire et puisqu'il n'y a que des différences mineures entre elles, les deux sous-espèces seront considérées comme faisant partie d'un seul et unique groupe.

Le gorille, qu'il soit des plaines ou des montagnes, est une espèce très dimorphique sexuellement. En effet, les femelles atteignent une masse corporelle moyenne de 90 kg, alors que les mâles atteignent une masse corporelle moyenne de 200 kg (Fleagle, 1988). À cause de cet important dimorphisme, le gorille présente des différences très importantes de comportements locomoteurs entre les

mâles et les femelles. Selon Doran (1996) cette différence pourrait plutôt refléter des stratégies alimentaires différentes.

De manière générale, les femelles gorilles exhibent un plus grand degré d'arboricolisme que leurs congénères mâles. En effet, celles-ci passent environ 7% de leur temps dans les arbres, alors que les mâles passent seulement 2% de leur temps au-dessus du sol (Doran, 1996). Lorsqu'elles sont dans les arbres, elles pratiquent plus fréquemment la suspension que les mâles (Remis 1995). Les substrats utilisés diffèrent aussi entre les sexes. Alors que les femelles préfèrent les supports plus petits, les mâles utilisent davantage les grosses branches stables (Remis 1995). Chez les deux sexes, il semble que le « knuckle-walking » soit le mode de locomotion le plus fréquemment utilisé, que ce soit dans les arbres ou sur le sol. Les mâles, de masse corporelle plus importante, ont probablement plus de difficulté à se trouver des supports adéquats, ce qui pourrait expliquer leur terestrialité presque exclusive.

Puisque des différences sexuelles sont présentes dans les comportements locomoteurs et sont liées à la taille corporelle, on s'imagine bien que des différences ontogéniques dans les comportements locomoteurs existent également entre les jeunes et les adultes, à cause de l'importante différence de taille corporelle entre eux. Doran (1997) rapporte chez le gorille de montagne (*G. gorilla beringei*), des changements significatifs des comportements locomoteurs durant l'ontogénie, surtout dans le mode de locomotion utilisé, mais également dans la fréquence à laquelle chacun des modes est utilisé.

Les juvéniles commencent à s'adonner à des activités locomotrices vers l'âge de 3,5 à 4 mois. La première activité est de ramper sur le ventre de la mère. Peu après, les jeunes sont capables de se tirer et de marcher de façon bipède à l'aide de leur mère. La première suspension se produit habituellement vers l'âge de 23 semaines. Par contre, cette activité locomotrice est encore très peu utilisée.

Chez les juvéniles de cette catégorie d'âge, la plupart des activités locomotrices ont lieu sur la mère plutôt que sur un autre substrat. C'est vers l'âge de 6 mois que se produit un important changement dans les comportements locomoteurs. En effet, c'est approximativement à cet âge que les jeunes gorilles commencent à s'engager fréquemment dans des activités locomotrices (fréquence environ 4 à 5 fois plus élevée que ceux de la catégorie précédente). À cet âge, la forme de locomotion la plus utilisée est la quadrupédie. Contrairement aux adultes, celle-ci n'est pas sur les jointures, mais plutôt sur les paumes. Et contrairement aux plus jeunes, les gorilles âgés de 6 mois utilisent une plus grande variété de substrats pour s'adonner aux activités locomotrices, les activités se produisant au-dessus du niveau du sol représentant environ 60 % de ces divers substrats (Doran, 1997).

Vers l'âge de 10 mois, on assiste à une autre transition importante dans les activités locomotrices. Se déplaçant encore plus fréquemment que les plus jeunes, les gorilles de cet âge commencent à adopter comme mode principal de locomotion, le « knuckle-walking ». Par contre, cela ne les empêche pas d'être très arboricoles (40% des activités de locomotion ont lieu au-dessus du niveau du sol). De nouvelles activités commencent également à apparaître, notamment la suspension et la grimpe. C'est vers cet âge (entre 10 et 15 mois) que les activités de suspension sont les plus fréquentes et ce, à travers l'ontogénie toute entière. Malgré cela, ce type d'activité représente seulement 5,9% de tous leurs comportements locomoteurs (Doran, 1997).

Par la suite, les jeunes gorilles continuent de perfectionner leur technique de « knuckle-walking » et d'utiliser une variété de substrats pour la locomotion, reflétant ainsi une plus grande part d'arboricolisme. Ils utilisent de moins en moins leur mère et le sol pour se déplacer, préférant utiliser les branches et les lianes. Cette tendance commence à se renverser dès l'âge de 2 ans. Les jeunes de ce groupe ressemblent davantage à des adultes dans leur locomotion, se déplaçant 75% du temps par le « knuckle-walking » (Doran, 1997). Ils en demeurent par

contre bien différents dans la fréquence à laquelle ils s'y adonnent. Malgré tout, les activités de grimpe et de suspension commencent à décliner, de même que le degré d'arboricolisme. En effet, 80% des activités locomotrices ont lieu au sol plutôt qu'au-dessus (Doran, 1997). Cette tendance se poursuit jusqu'à l'âge adulte, où le « knuckle-walking » représente environ de 95 à 97% des activités locomotrices et où le sol en tant que substrat représente de 87 à 94% de tous les substrats utilisés (Doran, 1997). C'est donc dire que les gorilles adultes sont principalement des individus terrestres.

### **2.4.3 La variation observée chez *Pongo***

L'orang-outan constitue probablement l'espèce de grand singe non-humain la plus particulière de toutes. En effet, c'est l'espèce ayant conservé la part la plus importante d'arboricolisme au sein de son répertoire locomoteur (Thorpe et Crompton, 2006). De plus, bien que les mâles et les femelles soient très dimorphiques sexuellement, les mâles adultes pouvant atteindre environ 80 kg, alors que les femelles adultes atteignent plutôt 40 kg, il semble, de façon générale, qu'il y ait peu de variation sexuelle au niveau des comportements locomoteurs. Les différences observées entre les mâles et les femelles concernent davantage les positions adoptées lors des déplacements que les substrats utilisés, sauf chez l'orang-outan de l'île de Bornéo (*Pongo pygmaeus pygmaeus*). En effet, chez ce dernier, les différences sont très marquées entre les mâles et les femelles. Les mâles se déplacent presque exclusivement de façon terrestre entre les différents sites d'alimentation, alors que les femelles sont, quant à elles, exclusivement arboricoles (Fleagle, 1988). Toutefois, selon Galdikas (1996), ce comportement des mâles serait plutôt récent et serait davantage lié à la déforestation. En effet, selon elle, leur importante lenteur lors des déplacements au sol ne semble pas suggérer une adaptation particulière à ce comportement.

Sugardjito et van Hooff (1986) ont quand même démontré que le « quadrumanous scrambling » (suspension et grimpe ayant pour caractéristique une utilisation des 4 membres de manière aléatoire) était corrélé négativement avec la masse corporelle (donc plus associé aux femelles), alors que le « tree swaying » était, quant à lui, corrélé positivement avec cette même variable et donc davantage associé aux mâles.

On note également des différences ontogéniques importantes dans les comportements locomoteurs des orangs-outans. En effet, les orangs-outans juvéniles et adultes diffèrent dans le type de locomotion pratiqué, les substrats utilisés ainsi que les hauteurs auxquelles il est réalisé (Sugardjito et van Hooff, 1986). Les juvéniles se déplacent principalement en « quadrumanous scrambling » (cette forme de déplacement représente 50% de toutes les activités locomotrices), alors que les adultes, surtout les mâles, se déplacent en faisant du « tree swaying ». Plus tard dans le développement, les juvéniles pratiquent une forme de déplacement utilisant les quatre membres, mais de manière plutôt transitoire. Ce type de comportement servirait à réorienter le corps entre plusieurs séquences de locomotion (Thorpe et Crompton, 2006). Ce comportement est surtout associé aux adolescents et observé en contexte de jeu.

Sugardjito et van Hoof (1986) notent également que la hauteur à laquelle la locomotion est effectuée est corrélée négativement à la masse corporelle. C'est donc dire que les juvéniles se déplacent souvent à des hauteurs plus élevées que les adultes. La différence de locomotion entre les juvéniles et les adultes, principalement les mâles, permet donc aux individus de se déplacer dans des substrats différents et ainsi exploiter des niches écologiques distinctes (Sugardjito et van Hooff, 1986).

#### 2.4.4 La variation observée chez *Homo*

L'humain moderne, bien qu'il soit légèrement dimorphique sexuellement au niveau de la masse corporelle, ne présente pas de variation des comportements locomoteurs entre les sexes. En effet, comme mentionné précédemment, l'humain n'utilise pas son membre supérieur à des fins locomotrices. Tous les humains pratiquent la bipédie exclusive, ce qui ne peut être à l'origine de possibles différences dans la morphologie de l'épaule. Par contre, la différence majeure entre les mâles et les femelles se situe dans les activités de subsistance et la division sexuelle du travail, impliquant toutes deux des différences au niveau postural et se traduisant par une sollicitation mécanique différentielle des membres. Ici, l'épaule et le membre supérieur dans son ensemble sont directement impliqués, ce qui pourrait causer des différences sexuelles dans la morphologie des diverses composantes. Par exemple, les mâles de certains groupes de chasseurs-cueilleurs présentent des rugosités au niveau de certaines insertions musculaires plus marquées que les femelles (Hawkey et Merbs, 1995). Cela semble signifier une utilisation intensive de ces muscles. Dans le même ordre d'idée, on observe des différences morphologiques entre les groupes selon les activités qu'ils pratiquent (Churchill et Morris, 1999). Bref, que l'on pratique le canot, le kayak ou l'agriculture, les muscles du membre supérieur sont sollicités différemment ce qui, encore une fois, pourrait avoir un impact direct sur la morphologie de l'épaule et du membre supérieur.

L'humain ne présente pas non plus de variation notable des comportements locomoteurs pendant l'ontogénie, exception faite lorsque les juvéniles ne savent pas encore marcher. Dans ce cas, les juvéniles humains se déplacent en utilisant leurs quatre membres. Les charges associées à la locomotion passent donc par le membre supérieur. Par contre, une fois la démarche bipède maîtrisée, ce qui arrive quand même très tôt pendant l'ontogénie (dépendamment des individus, l'âge peut varier de 10 mois à 1 an et demi), les juvéniles conservent ce mode de locomotion

pour toute la durée de leur vie, peu importe la masse corporelle qu'ils atteindront. Encore ici, les différences ontogéniques reflètent donc principalement des différences dans les activités pratiquées et les postures adoptées. Les juvéniles pratiquant souvent des activités différentes ou moins intensives que les adultes, l'utilisation des muscles du membre supérieur n'est par conséquent pas la même, ce qui, encore une fois, pourrait avoir un impact sur sa morphologie.

Comme on vient de le mentionner dans les sections 2.1 à 2.4, des différences locomotrices existent entre les espèces, mais également à l'intérieur de chaque espèce. On s'attend donc à observer des différences morphologiques liées au degré de terrestrialité que pratiquent les groupes étudiés. Par exemple, puisque l'orang-outan est celui qui intègre le plus de composantes arboricoles à son répertoire locomoteur, on s'attend à ce qu'il présente une cavité glénoïde orientée de manière plus supérieure relativement aux autres groupes. On s'attend aussi à ce que l'humain, qui n'utilise pas du tout son membre supérieur à des fins locomotrices, ait la cavité glénoïde la plus inférieure des groupes étudiés. On s'attend également à voir un changement ontogénique chez les espèces qui, au cours de leur développement, intègrent une part plus importante de terrestrialité, comme c'est le cas chez le gorille. Plus spécifiquement, on s'attend à ce que sa cavité glénoïde s'oriente plus antérieurement au fur et à mesure de son développement, suite à une hausse de ses comportements locomoteurs terrestres.

## ***2.5 Problématique et hypothèses de recherche***

### **2.5.1 Problématique de recherche**

L'étude comparative d'individus adultes de groupes pratiquant divers modes de locomotion est un outil important pour évaluer l'influence de la locomotion et

de l'usage du membre supérieur sur la morphologie osseuse de l'épaule. En effet, elle permet de bien cerner les différences morphologiques entre les groupes, mais également ce qui ne varie pas entre les espèces. Ceci permet alors de distinguer les traits les plus susceptibles d'être impliqués ou modifiés par les demandes fonctionnelles liées à des modes de locomotion différents. Toutefois, pour certains traits de la scapula, et plus particulièrement l'orientation de sa cavité glénoïde, le rôle qu'ils jouent dans la locomotion est moins bien connu.

L'étude de la variation morphologique pendant le développement est également un outil de prédilection pour évaluer l'importance des facteurs mécaniques, puisque l'os, comme mentionné précédemment, possède la capacité de se modifier sous l'action de contraintes mécaniques durant la croissance, reflétant ainsi l'activité exercée au cours de la vie des individus. Toutefois, en ce qui a trait à la scapula, on ne connaît pas exactement l'importance des facteurs mécaniques qui agissent sur sa morphologie durant la croissance de l'individu.

Ce projet tentera donc de vérifier l'importance des facteurs mécaniques, liés aux modes de locomotion, agissant sur la forme de la scapula et plus particulièrement sur l'orientation de la cavité glénoïde chez les grands singes et l'humain moderne, via l'étude comparative des espèces et l'étude des changements pendant l'ontogénie. De manière encore plus spécifique, ce projet testera l'influence de la masse corporelle et de l'usage du membre supérieur pendant la locomotion sur la morphologie de la cavité glénoïde.

La question de recherche est donc la suivante : L'orientation de la cavité glénoïde de la scapula varie-t-elle selon le mode de locomotion utilisé, la masse corporelle et le stade de développement chez les grands singes et l'humain moderne? En d'autres termes, un mode de locomotion souvent associé à une certaine masse corporelle a-t-il une influence sur l'orientation de la cavité glénoïde?

## 2.5.2 Hypothèses de recherche

À partir de la problématique de recherche, on peut énoncer les hypothèses de recherche suivantes :

$H_0A$  : Il n'existe pas de différence entre les espèces de grands singes adultes (y compris l'humain moderne) dans l'orientation supéro-inférieure et antéro-postérieure de la cavité glénoïde de la scapula.

$H_1A$  : Il existe des différences entre les espèces de grands singes adultes dans l'orientation supéro-inférieure et antéro-postérieure de la cavité glénoïde de la scapula.

$H_0B$  : La taille corporelle n'influence pas l'orientation supéro-inférieure et antéro-postérieure de la cavité glénoïde de la scapula chez les grands singes et l'humain moderne adultes.

$H_1B$  : La taille corporelle influence l'orientation supéro-inférieure et antéro-postérieure de la cavité glénoïde de la scapula chez les grands singes et l'humain moderne adultes.

$H_0C$  : Il n'existe pas de différence ontogénique dans l'orientation supéro-inférieure et antéro-postérieure de la cavité glénoïde de la scapula chez les grands singes ou chez l'humain moderne.

$H_1C$  : Il existe des différences ontogéniques dans l'orientation supéro-inférieure et antéro-postérieure de la cavité glénoïde de la scapula chez au moins une des espèces de grands singes ou chez l'humain moderne.

### III. MATÉRIEL ET MÉTHODES

#### *3.1 Description du matériel de recherche*

Les données ont été recueillies au *Cleveland Museum of Natural History* (CMNH), au *National Museum of Natural History* (NMNH) à Washington, ainsi qu'au Musée Canadien des Civilisations (MCC) à Gatineau. L'échantillon d'étude se compose d'individus adultes et juvéniles appartenant à quatre genres de grands singes, soit *Pan* (N=55), *Gorilla* (N=57), *Pongo* (N=46) et *Homo* (N=91) (voir tableau I).

Les données sur les individus juvéniles et adultes des genres *Pan*, *Pongo* et *Gorilla* ont été recueillies à Cleveland (CMNH), de même que les données sur les individus juvéniles du genre *Homo*. Tous ces individus proviennent de la *Hamann-Todd Osteological Collection*. Les individus juvéniles du genre *Homo* sont tous des humains modernes et sont pour la plupart des Afro-Américains dont l'âge à la mort, le sexe, la taille et la cause du décès sont connus. Des individus juvéniles et adultes du genre *Pongo* ont également été recueillies à Washington (NMNH). Pour la majorité des spécimens de grands singes étudiés, le sexe et le stade de développement (juvénile ou adulte) sont connus et ont été fournis par le musée. En ce qui concerne certains spécimens du genre *Pongo*, plus particulièrement ceux recueillies à Washington, le stade de développement a été déterminé par observation. Il est à noter qu'étaient considérés adultes uniquement les individus présentant une fusion complète des épiphyses. Aussi, les spécimens montrant des signes évidents de pathologies ont été écartés de l'échantillon.

Des données sur des humains modernes adultes ont aussi été récoltées. Les spécimens utilisés pour cette étude proviennent tous de la collection archéologique d'humains modernes du Musée Canadien des Civilisations (MCC). Cette

collection comprend des individus provenant de plusieurs sites du Nunavut, dont Sadlermiut/Native Point, Kamarvik, Victory Lake et Oftedal Lake. Ces individus font partie de populations inuits préindustrielles de chasseurs-cueilleurs dont une des activités principales des hommes était le kayak de mer (Merbs, 1983).

La scapula droite de chacun des individus a été mesurée. Lorsque celle-ci était manquante, pathologique ou en mauvais état de conservation, la scapula gauche a été utilisée. Dans le but d'augmenter la taille de l'échantillon utilisé dans les analyses, les angles de la cavité glénoïde droite et gauche ont été combinés. Il n'y a pas de raison de croire qu'il y ait des différences significatives dans l'orientation de la cavité glénoïde entre les deux côtés et ce, particulièrement chez les grands singes. Chez l'humain, il pourrait y avoir une différence en raison des activités pratiquées par les individus, mais cette différence serait probablement liée à la latéralité manuelle (utilisation préférentielle d'un membre), ce qui demeure en-dehors des considérations de ce mémoire.

**Tableau I:** Description et provenance des échantillons.

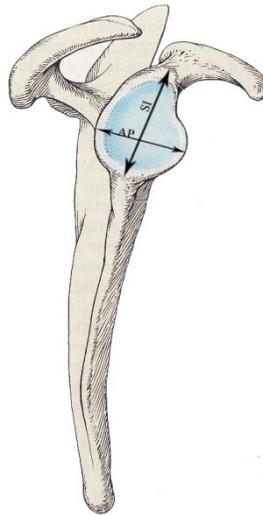
Genre	Provenance	Adultes			Juvéniles		
		Mâles	Femelles	N/D	Mâles	Femelles	N/D
<i>Pan</i>	CMNH	17	18	0	9	9	2
<i>Gorilla</i>	CMNH	18	16	0	10	10	3
<i>Pongo</i>	CMNH, NMNH	8	18	0	8	9	3
<i>Homo</i>	CMNH, MCC	25	28	11	10	17	0

\* Ces chiffres indiquent le nombre maximal d'individus pouvant être considérés pour les analyses. Il est à noter que pour certaines analyses, la taille des échantillons peut être un peu plus restreinte à cause de la préservation différentielle des spécimens.

### 3.2 Mesures linéaires

Des mesures linéaires standards sur la scapula ont été prises à l'aide d'un vernier digital au centième de millimètre près et à l'aide d'un vernier standard au

dixième de millimètre près. Il s'agit des diamètres supéro-inférieur (SI) et antéro-postérieur (AP) de la cavité glénoïde (Figure 3).

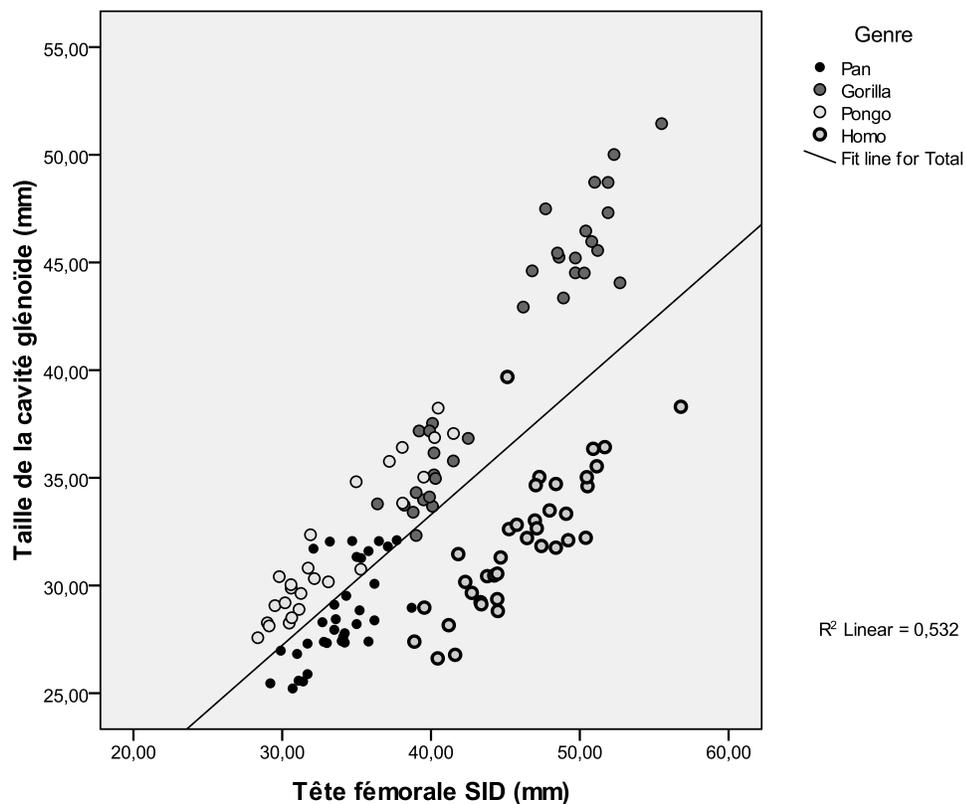


**Figure 4** : Mesures linéaires prises sur la scapula au niveau de la cavité glénoïde. Modifié de Platzer (2001).

Pour avoir une indication de la masse corporelle des individus adultes, le diamètre supéro-inférieur de la tête fémorale a été mesuré. Si les charges encourues lors de la locomotion passent complètement par le bassin pour les humains, les grands singes eux, distribuent celles-ci entre le membre supérieur et inférieur. Par conséquent, aucun élément osseux n'est complètement libéré de contraintes mécaniques liées à la locomotion. Selon Ruff (1988) cette mesure semble toutefois être l'indicateur optimal de la masse corporelle adulte et est le plus souvent utilisé pour en faire des estimations. Aussi, cette mesure aura tendance à surestimer le poids des humains par rapport aux grands singes. En effet, chez les humains, la tête fémorale est relativement grosse par rapport à la masse. De la même manière, cette mesure aura également tendance à sous-estimer

la masse corporelle des grands singes. Il faudra donc tenir compte de ce facteur dans l'analyse des résultats.

Pour les juvéniles, la tête fémorale n'étant pas disponible pour tous les individus, la taille de la cavité glénoïde a été choisie comme indicateur de la masse corporelle. Elle a été calculée selon la méthode formulée par Larson (1995) et reprise par Alemseged (2006). Dans cette formule, la taille est égale à la racine carrée du produit SI\*AP. Toutefois, la taille d'une surface articulaire pourrait davantage refléter la fonction plutôt que la masse corporelle (Jungers, 1988; Ruff, 1988; Plochocki, 2004). C'est pourquoi, à partir des données obtenues, une évaluation de la taille de la cavité glénoïde en tant que proxy pour la masse corporelle a été réalisée chez les adultes, par une régression linéaire simple de la tête fémorale SID et de la taille de la cavité glénoïde (Figure 5).

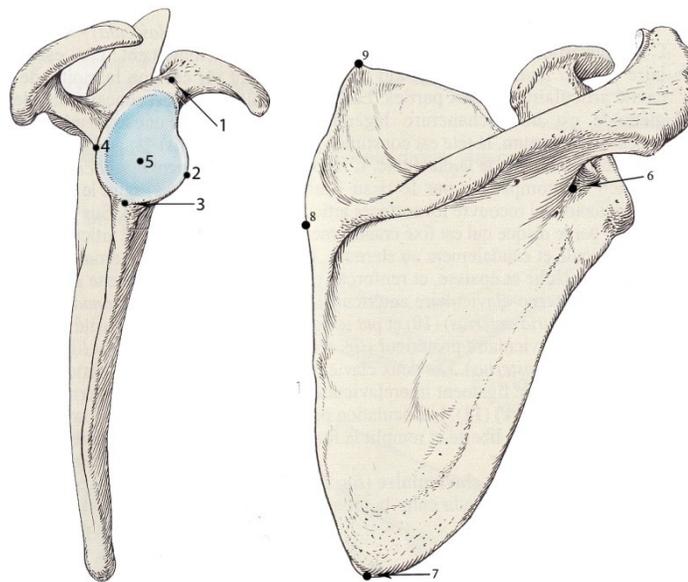


**Figure 5:** Régression linéaire simple entre la taille de la tête fémorale SID et la taille de la cavité glénoïde

Comme la régression linéaire de la tête fémorale SID et de la taille de la cavité glénoïde est significative ( $p \leq 0,05$ ), le choix de la taille de la cavité glénoïde en tant qu'indicateur de masse corporelle chez les juvéniles est justifié.

### 3.3 Données tridimensionnelles

Des données tridimensionnelles sur la scapula ont également été recueillies à l'aide d'un Microscribe 2X. Ces données servent à situer certains points spécifiques de la scapula dans un espace en trois dimensions. Les points utilisés sont mis en évidence à la figure 6.



**Figure 6** : Points utilisés pour les données tridimensionnelles. 1 : SGSUP (cavité glénoïde, point supérieur) 2 : SGANT (cavité glénoïde, point antérieur) 3 : SGINF (cavité glénoïde, point inférieur) 4 : SGPOS (cavité glénoïde, point postérieur) 5 : SGCEN (cavité glénoïde, point central) 6 : SEB (base de l'épine) 7 : SBINF (bord médial inférieur) 8 : SBEPI (bord médial à l'épine) 9 : SBSUP (bord médial supérieur).

Modifié de Platzer (2001).

### 3.4 Calcul des angles

Les angles ont été calculés à partir des données recueillies avec le Microscribe. Le programme GRF-ND a été utilisé afin de réaligner les données de façon à enlever une dimension (la dimension  $z$ ). Ceci a été nécessaire pour le calcul des angles, car on ne peut calculer directement un angle entre deux lignes qui ne se croisent pas. En écrasant la dimension  $z$ , tous les points se situent dans un même plan et le calcul des angles peut s'effectuer. Les données ont donc été réalignées selon les points 8, 5 et 1 pour l'angle de l'épine, les points 7, 9 et 3 pour l'angle du bord médial, et 8, 5 et 2 pour l'angle antéro-postérieur. Cela signifie par exemple que les points 8, 5 et 1, une fois les données réalignées, avaient les coordonnées suivantes : (0,0,0), (1,0,0) et (0,1,0).

Une fois les données réalignées, les angles ont pu être calculés selon les formules suivantes :

*Calcul de la pente  $m$  d'une droite dont on connaît deux points distincts  $A (x_1y_1)$  et  $B (x_2y_2)$*

$$m = \tan \alpha = \frac{y_2 - y_1}{x_2 - x_1}$$

*Calcul de l'angle  $\theta$  entre les lignes de deux pentes  $m_1$  et  $m_2$*

$$\tan \theta = \frac{m_2 - m_1}{1 + m_1 m_2}$$

$$a = \frac{\tan^{-1}(\tan \theta) * 180}{\pi} \quad \text{où } a \text{ est égal à l'angle en degrés.}$$

Dans les cas où les deux lignes se croisent parce qu'elles passent par un même point (ici, pour l'angle du bord latéral), il n'a pas été nécessaire de réaligner les données et de les écraser sur un même plan. La formule suivante a donc été utilisée :

*Calcul de l'angle  $\theta$  entre deux lignes dans un espace en trois dimensions*

$$a = x_2 - x_1 \quad b = y_2 - y_1 \quad c = z_2 - z_1$$

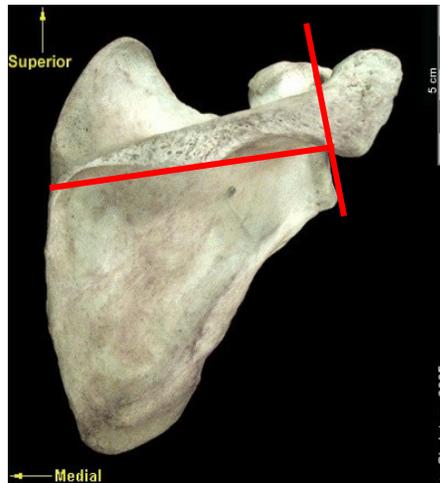
$$\cos \theta = \frac{a_1 a_2 + b_1 b_2 + c_1 c_2}{\sqrt{a_1^2 + b_1^2 + c_1^2} \sqrt{a_2^2 + b_2^2 + c_2^2}}$$

$$a = \frac{\cos^{-1}(\cos \theta) * 180}{\pi} \text{ où } a \text{ est égal à l'angle en degrés}$$

### 3.4.1 Description des angles calculés

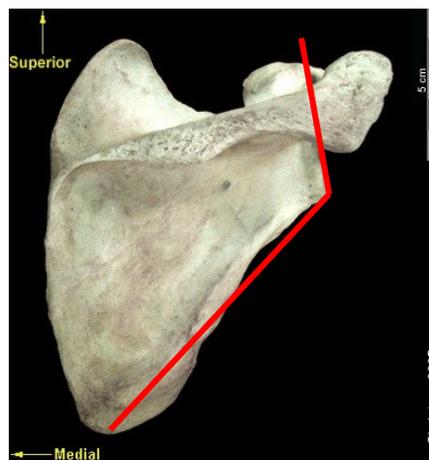
Quatre angles ont été calculés à l'aide des différentes formules. Il s'agit de l'orientation de la surface glénoïde relativement à l'épine, aux bords latéral et médial, et l'angle antéro-postérieur.

*Angle relatif à l'épine (SI-Épine) (Figure 7):* Cet angle mesure l'orientation supéro-inférieure de la cavité glénoïde en relation avec l'épine de la scapula. Un angle de 90 degrés signifie que la cavité glénoïde de la scapula est orientée latéralement, c'est-à-dire perpendiculaire à l'épine, un angle plus petit que 90 degrés signifie une cavité glénoïde orientée davantage inférieurement alors qu'un angle plus grand signifie une cavité glénoïde orientée supérieurement.



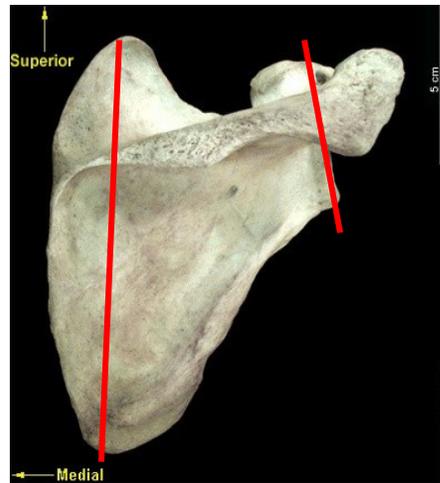
**Figure 7:** Angle de la cavité glénoïde relativement à l'épine de la scapula.  
Modifié de The Interactive Skeleton (<http://www.eskeletons.org/>)

*Angle relatif au bord latéral (SI-BL)* (Figure 8): Cet angle mesure l'orientation supéro-inférieure de la cavité glénoïde en relation avec le bord latéral de la scapula. Ici, un angle plus petit signifie une cavité glénoïde orientée plutôt inférieurement, alors qu'un angle plus grand signifie que la cavité glénoïde est orientée plus supérieurement relativement au bord latéral de la scapula. (Il est à noter que pour des raisons de clarté et d'interprétation des résultats, les valeurs ont été multipliées par -1).



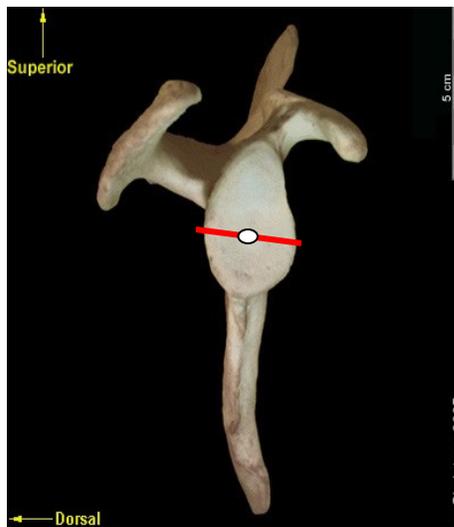
**Figure 8:** Angle de la cavité glénoïde relativement au bord latéral de la scapula.  
Modifié de The Interactive Skeleton (<http://www.eskeletons.org/>)

*Angle relatif au bord médial (SI-BM)* (Figure 9): Cet angle mesure l'orientation supéro-inférieure de la cavité glénoïde en relation avec le bord médial de la scapula. Ici, un angle plus petit signifie une cavité glénoïde orientée plutôt inférieurement, alors qu'un angle plus grand signifie que la cavité glénoïde est orientée plus supérieurement relativement au bord médial de la scapula.



**Figure 9:** Angle de la cavité glénoïde relativement au bord médial de la scapula.  
Modifié de The Interactive Skeleton (<http://www.eskeletons.org/>)

*Angle antéro-postérieur (AP)* (Figure 10): Cet angle mesure l'orientation antéro-postérieure de la cavité glénoïde en relation avec l'épine de la scapula. Ici, un angle plus grand signifie une cavité glénoïde orientée plutôt antérieurement. Un angle de 90 degrés signifie une orientation latérale de la cavité glénoïde. Quant à un angle de moins de 90 degrés, cela signifierait une orientation plus postérieure de la cavité glénoïde.



**Figure 10:** Angle antéro-postérieur de la cavité glénoïde relativement à l'épine de la scapula. On doit s'imaginer une ligne partant du point central de la cavité glénoïde et se terminant à la base de l'épine de la scapula (point 8; voir figure 6). Modifié de The Interactive Skeleton (<http://www.eskeletons.org/>)

### 3.5 Analyses statistiques

Pour chaque groupe d'âge, chaque espèce et pour chaque sexe de chacune des espèces, la distribution normale des variables utilisées (les angles calculés et les indicateurs de taille corporelle) a été testée par un test de Kolmogorov-Smirnov. Toutes les distributions se sont révélées normales (voir résultats en annexe).

#### 3.5.1 Analyses comparatives

Pour ces analyses, seulement les individus adultes de chaque espèce ont été utilisés.

En premier lieu, des tests de comparaisons de moyennes pour échantillons indépendants ont été réalisés, afin de voir si chaque espèce présentait des

différences entre les mâles et les femelles et ce, pour chacun des angles mesurés. S'il n'y avait pas de différences significatives entre les sexes pour une même variable, tous les individus étaient regroupés pour la suite des analyses. Si, par contre, des différences significatives étaient trouvées au niveau d'une des variables, les analyses subséquentes relatives à cette variable portaient sur chaque sexe séparé.

Il est à noter que les gorilles ont dû être séparés pour les analyses portant sur l'angle antéro-postérieur (angle AP), alors que les humains ont dû l'être pour les analyses portant sur l'angle du bord latéral (angle SI-BL) (voir résultats en annexe).

Par la suite, un test de comparaison de moyennes d'ANOVA a été réalisé sur chaque groupe et pour chaque angle. Ce test permet de vérifier l'influence de la locomotion et de l'usage du membre supérieur dans la morphologie de la cavité glénoïde de la scapula. Lorsque l'ANOVA était significative, un test d'homogénéité des variances (test de Levene) a été réalisé pour déterminer quel test était approprié pour comparer les groupes en paires. Lorsque la variance était homogène ( $p > 0,05$ ), les groupes taxons étaient comparés avec un facteur de correction (Bonferroni), alors que lorsqu'elle était hétérogène ( $p \leq 0,05$ ), le test de Tahmane T2 a été utilisé pour voir quels groupes, pour un angle donné, se rapprochent le plus les uns des autres

Pour évaluer le lien entre la taille corporelle et l'orientation de la cavité glénoïde, les sexes ont à nouveau été regroupés dans les deux cas où ils avaient été séparés. Des régressions linéaires simples ont été faites pour chacune des espèces.

### **3.5.2 Analyses ontogéniques**

Pour les analyses ontogéniques, seulement les individus juvéniles de chaque espèce ont été utilisés. On cherche à établir une relation entre l'orientation de la cavité glénoïde et la taille en fonction de l'âge chez chacune des espèces étudiées. Comme il se pourrait que pour une même taille, les sexes soient à des stades de développement différents, les sexes ont été séparés.

Afin de voir si une augmentation de la taille cause un changement dans l'orientation de la cavité glénoïde, des régressions linéaires simples entre la taille et les angles pour chaque groupe de juvéniles ont été réalisées.

## IV. RÉSULTATS

Les tableaux II et III présentent respectivement les statistiques descriptives des variables prises en compte dans cette étude pour les échantillons adultes et juvéniles.

**Tableau II :** Statistiques descriptives des variables utilisées pour les analyses chez les adultes.

		<i>Pan</i>		<i>Gorilla</i>		<i>Pongo</i>		<i>Homo</i>	
		Femelles	Mâles	Femelles	Mâles	Femelles	Mâles	Femelles	Mâles
Angle Épine	Moyenne	87,012	86,075	87,633	87,24	96,667	100,875	96,425	95,310
	Écart-type	4,294	4,201	4,087	3,584	7,754	7,389	3,897	3,705
	Minimum	79,525	76,662	80,072	81,375	85,005	90,263	88,740	88,857
	Maximum	95,160	94,499	94,926	94,622	110,533	112,157	105,316	100,95
	N	18	17	16	18	18	8	28	25
Angle SI-BL	Moyenne	-112,719	-113,814	-116,743	-119,522	-115,692	-115,666	-133,5	-136,74
	Écart-type	3,642	4,708	5,100	4,100	7,516	6,868	3,696	5,136
	Minimum	-117,499	-119,261	-127,445	-126,225	-131,678	-123,472	-139,3	-147,34
	Maximum	-103,978	-104,277	-105,783	-108,912	-103,009	-102,242	-123,58	-128,66
	N	17	17	16	18	18	8	27	25
Angle SI-BM	Moyenne	-141,406	-142,885	-151,402	-154,111	-153,920	-156,334	-170,99	-173,03
	Écart-type	4,703	4,948	4,804	5,396	7,929	9,033	3,710	5,284
	Minimum	-148,045	-150,495	-161,705	-163,538	-168,260	-170,717	-178,24	-182,97
	Maximum	-128,976	-133,871	-139,690	-142,004	-141,030	-143,139	-160,097	-163,68
	N	17	17	16	17	18	8	27	25
Angle AP	Moyenne	81,196	82,722	85,908	90,976	86,736	85,725	83,106	82,487
	Écart-type	4,401	5,041	2,981	4,483	3,578	3,489	5,153	6,475
	Minimum	72,408	74,688	81,281	83,183	80,784	82,458	73,171	65,676
	Maximum	88,618	91,196	91,279	97,552	96,064	92,910	92,794	97,370
	N	18	17	15	18	17	8	28	25
TF SID*	Moyenne	32,905	34,647	39,675	50,228	30,879	38,798	42,877	48,791
	Écart-type	2,537	1,667	1,355	2,275	1,578	2,026	2,120	2,781
	Minimum	29,200	32,100	36,400	46,200	28,360	35,280	38,880	44,680
	Maximum	37,700	38,700	42,500	55,500	34,970	41,510	46,980	56,790
	N	18	17	16	18	18	8	17	20

\*TF SID= tête fémorale SID

**Tableau III :** Statistiques descriptives des variables utilisées pour les analyses chez les juvéniles.

		<i>Pan</i>		<i>Gorilla</i>		<i>Pongo</i>		<i>Homo</i>	
		Femelles	Mâles	Femelles	Mâles	Femelles	Mâles	Femelles	Mâles
Angle Épine	Moyenne	83,400	84,874	91,189	91,050	99,336	95,242	94,701	91,990
	Écart-type	7,924	5,927	6,303	5,637	8,891	8,448	6,702	6,669
	Minimum	71,412	77,043	83,916	83,146	81,827	84,258	82,529	84,363
	Maximum	99,114	92,965	104,644	98,761	115,674	108,424	105,780	105,949
	N	10	9	10	10	10	9	24	12
Angle SI-BL	Moyenne	-113,993	-114,879	-114,499	-116,023	-114,648	-116,571	-128,337	-131,434
	Écart-type	6,285	7,993	6,885	5,897	8,500	9,978	4,421	3,678
	Minimum	-124,483	-127,225	-125,146	-126,819	-130,448	-129,307	-135,377	-136,327
	Maximum	-101,685	-105,800	-101,603	-108,086	-101,768	-100,996	-121,089	-125,863
	N	10	9	10	10	10	8	24	12
Angle SI-BM	Moyenne	-144,578	-145,542	-151,026	-150,431	-157,804	-158,924	-169,558	-172,238
	Écart-type	7,152	6,841	6,984	5,216	8,469	9,001	5,046	1,657
	Minimum	-157,332	-156,427	-160,67	-159,971	-170,175	-169,664	-178,785	-174,285
	Maximum	-132,459	-138,232	-140,594	-145,675	-144,805	-140,605	-162,512	-169,300
	N	10	9	10	9	10	9	24	12
Angle AP	Moyenne	82,662	84,716	89,150	89,426	84,440	86,963	84,288	82,047
	Écart-type	6,783	9,437	6,479	4,927	3,167	5,302	5,5	5,495
	Minimum	75,005	76,457	77,512	77,468	78,321	77,358	72,831	71,593
	Maximum	100,364	101,769	95,978	95,713	88,276	93,980	93,444	92,499
	N	10	8	10	10	10	9	24	12
CG*	Moyenne	22,631	23,426	30,200	33,638	25,720	27,874	24,996	29,549
	Écart-type	4,011	4,866	4,186	4,368	3,999	5,196	4,398	6,627
	Minimum	17,850	12,938	25,274	25,803	19,150	21,185	16,687	18,060
	Maximum	27,787	29,630	36,418	42,041	29,619	36,052	31,116	34,921
	N	9	9	10	10	9	8	17	10

\*CG= Taille de la cavité glénoïde

## 4.1 Angle relatif à l'épine (SI-Épine)

### 4.1.1 Analyses comparatives

#### *Comparaisons de moyennes*

Les résultats de l'ANOVA montrent des différences significatives ( $p \leq 0,05$ ) entre certaines espèces pour l'orientation de la cavité glénoïde relativement à l'épine. La variance étant hétérogène ( $p \leq 0,05$ ), le test de Tahmane T2 a été utilisé. En se référant au tableau IV, deux sous-groupes semblent se former. D'un côté on retrouve les chimpanzés et les gorilles qui exhibent une morphologie similaire entre eux, et de l'autre, les orangs-outans et les humains, également similaires entre eux. Ces deux sous-groupes présentent des différences significatives au niveau de la morphologie étudiée. Les chimpanzés et les gorilles ont une cavité glénoïde orientée plus inférieurement relativement à l'épine, alors que les orangs-outans et les humains ont une cavité glénoïde orientée plus supérieurement relativement à l'épine.

**Tableau IV:** Résultats du test de comparaisons multiples de Tahmane T2 sur l'angle de la cavité glénoïde relativement à l'épine de la scapula. Ce tableau montre la différence de moyennes des espèces comparées sur la première ligne et le seuil de signification sur la deuxième.

	<b>Gorilla</b>	<b>Pongo</b>	<b>Homo</b>
<i>Pan</i>	-0,868 0,938	-11,405 <b>0,000*</b>	-9,344 <b>0,000*</b>
<i>Gorilla</i>		-10,537 <b>0,000*</b>	-8,475 <b>0,000*</b>
<i>Pongo</i>			2,061 0,749

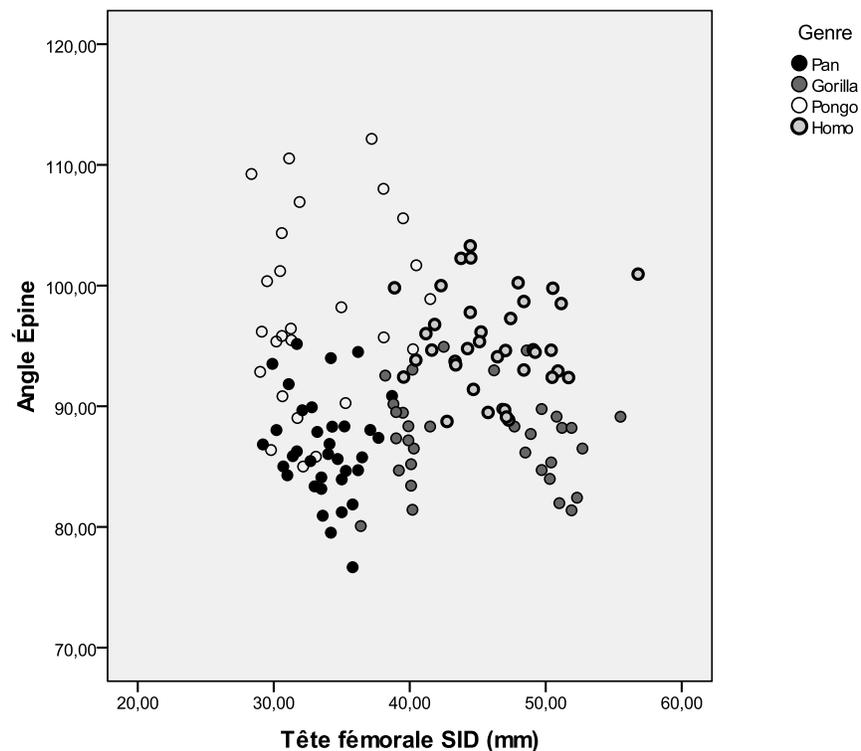
\*Significatif à  $p \leq 0,05$

### Régressions linéaires simples

Le tableau V et la figure 11 présentent tous deux les résultats des régressions linéaires simples effectuées sur chaque espèce entre la taille de la tête fémorale SID (utilisée comme mesure de la masse corporelle) et l'angle de la cavité glénoïde relativement à l'épine. Aucune des régressions effectuées ne s'avère significative ( $p > 0,05$ ).

**Tableau V:** Régressions linéaires simples entre la taille de la tête fémorale SID et l'angle de la cavité glénoïde relativement à l'épine de la scapula.

	<i>Pan</i>	<i>Gorilla</i>	<i>Pongo</i>	<i>Homo</i>
R <sup>2</sup>	0,025	0,007	0,035	0,000
Pente	-0,292	-0,057	0,353	0,014
Sig.	0,360	0,633	0,362	0,936



**Figure 11 :** Régressions linéaires simples entre la taille de la tête fémorale SID et l'angle de la cavité glénoïde relativement à l'épine pour chaque espèce étudiée. Les droites de régression ne sont pas présentées puisqu'aucune régression n'est significative.

Cela signifie donc que la taille, au niveau intraspécifique, n'a pas d'influence sur l'orientation de la cavité glénoïde relativement à l'épine. Toutefois, visuellement et en se référant à la figure 11, on remarque une certaine tendance au niveau interspécifique.

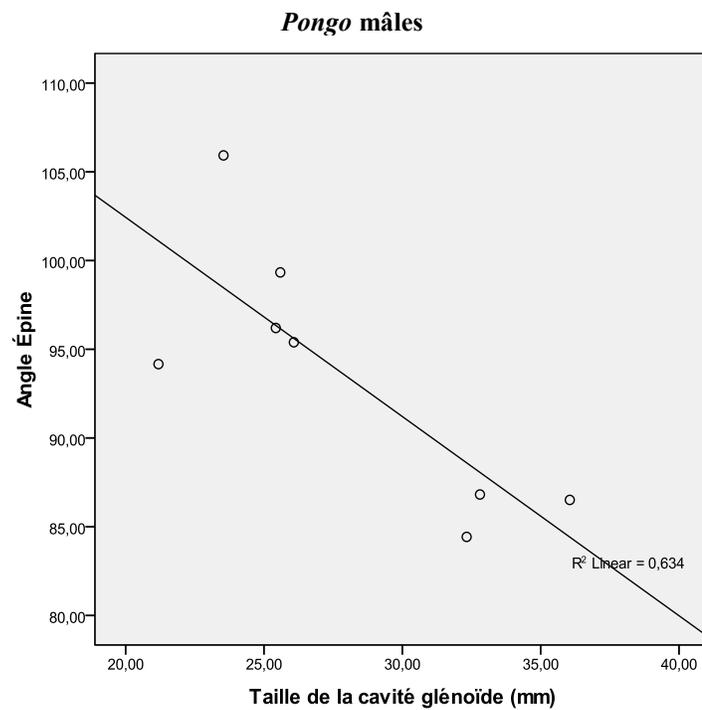
#### 4.1.2 Analyses ontogéniques

Le tableau VI présente les résultats des régressions linéaires simples effectuées sur chaque espèce entre la taille de la tête de la cavité glénoïde (utilisée comme mesure de la taille corporelle) et l'angle de la cavité glénoïde relativement à l'épine. Les régressions montrent une relation significative ( $p \leq 0,05$ ) entre la taille et l'orientation de la cavité glénoïde relativement à l'épine chez les juvéniles mâles du genre *Pongo* de même que chez les deux groupes de juvéniles humains. Pour les trois groupes, la morphologie étudiée varie dans le même sens, soit une augmentation de la taille associée à une diminution de l'angle de la cavité glénoïde relativement à l'épine. En d'autres termes, plus la taille, et donc l'âge augmente, plus la cavité glénoïde prend une orientation plus inférieure relativement à l'épine. Les droites de régressions pour les trois groupes sont présentées aux figures 12, 13 et 14.

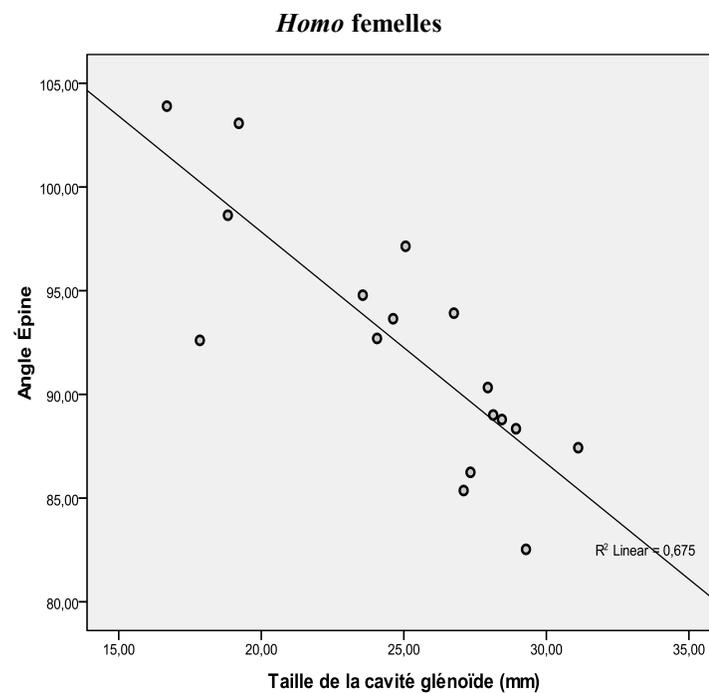
**Tableau VI :** Régressions linéaires simples entre la taille de la cavité glénoïde et l'angle de la cavité glénoïde relativement à l'épine chez les juvéniles.

	<i>Pan</i>		<i>Gorilla</i>		<i>Pongo</i>		<i>Homo</i>	
	Femelles	Mâles	Femelles	Mâles	Femelles	Mâles	Femelles	Mâles
R <sup>2</sup>	0,034	0,004	0,001	0,208	0,007	0,634	0,675	0,924
Pente	0,276	-0,080	-0,056	-0,589	-0,202	-1,123	-1,116	-0,699
Sig.	0,636	0,867	0,919	0,185	0,827	<b>0,018*</b>	<b>0,000*</b>	<b>0,000*</b>

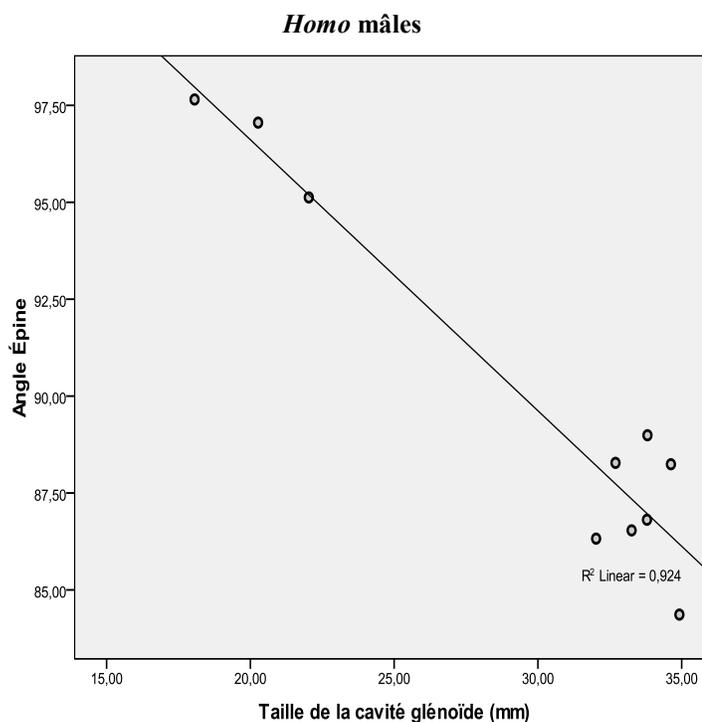
\*Significatif à  $p \leq 0,05$



**Figure 12** : Régression linéaire simple entre la taille de la cavité glénoïde et l'angle de la cavité glénoïde relativement à l'épine chez les juvéniles mâles du genre *Pongo*.



**Figure 13** : Régression linéaire simple entre la taille de la cavité glénoïde et l'angle de la cavité glénoïde relativement à l'épine chez les juvéniles femelles du genre *Homo*.



**Figure 14 :** Régression linéaire simple entre la taille de la cavité glénoïde et l'angle de la cavité glénoïde relativement à l'épine de la scapula chez les juvéniles mâles du genre *Homo*.

## 4.2 Angle relatif au bord latéral (SI-BL)

### 4.2.1 Analyses comparatives

#### *Comparaisons de moyennes*

Les résultats de l'ANOVA montrent des différences significatives ( $p \leq 0,05$ ) entre certaines espèces pour l'orientation de la cavité glénoïde relativement au bord latéral. La variance étant hétérogène ( $p \leq 0,05$ ) le test de Tahmane T2 a été utilisé. En se référant au tableau V, on remarque que les humains sont différents de tous les autres groupes, mais les humains mâles et femelles ne diffèrent pas entre eux. (Lorsque les mâles et les femelles sont comparés directement entre eux ils présentent une différence significative, alors que lorsque corrigée par le facteur

de Tahmane T2 pour les comparaisons multiples, la différence observée n'est plus significative). Les humains ont une cavité glénoïde orientée plutôt inférieurement par rapport aux grands singes. Les orangs-outans ne sont pas statistiquement différents des autres grands singes dans la morphologie étudiée. Un fait intéressant à noter est que les chimpanzés et les gorilles sont statistiquement différents les uns des autres, les chimpanzés ayant une cavité glénoïde orientée de manière plus supérieure que les gorilles.

**Tableau VII :** Résultats du test de comparaisons multiples de Tahmane T2 sur l'angle de la cavité glénoïde relativement au bord latéral. Ce tableau montre la différence de moyennes des espèces comparées sur la première ligne et le seuil de signification sur la deuxième.

	<b>Gorilla</b>	<b>Pongo</b>	<b>Homo femelles</b>	<b>Homo mâles</b>
<i>Pan</i>	4,948 <b>0,000*</b>	2,418 0,764	20,229 <b>0,000*</b>	23,476 <b>0,000*</b>
<i>Gorilla</i>		-2,530 0,745	15,281 <b>0,000*</b>	18,526 <b>0,000*</b>
<i>Pongo</i>			17,811 <b>0,000*</b>	21,058 <b>0,000*</b>
<i>Homo femelles</i>				3,247 0,120

\*Significatif à  $p \leq 0,05$

### *Régressions linéaires simples*

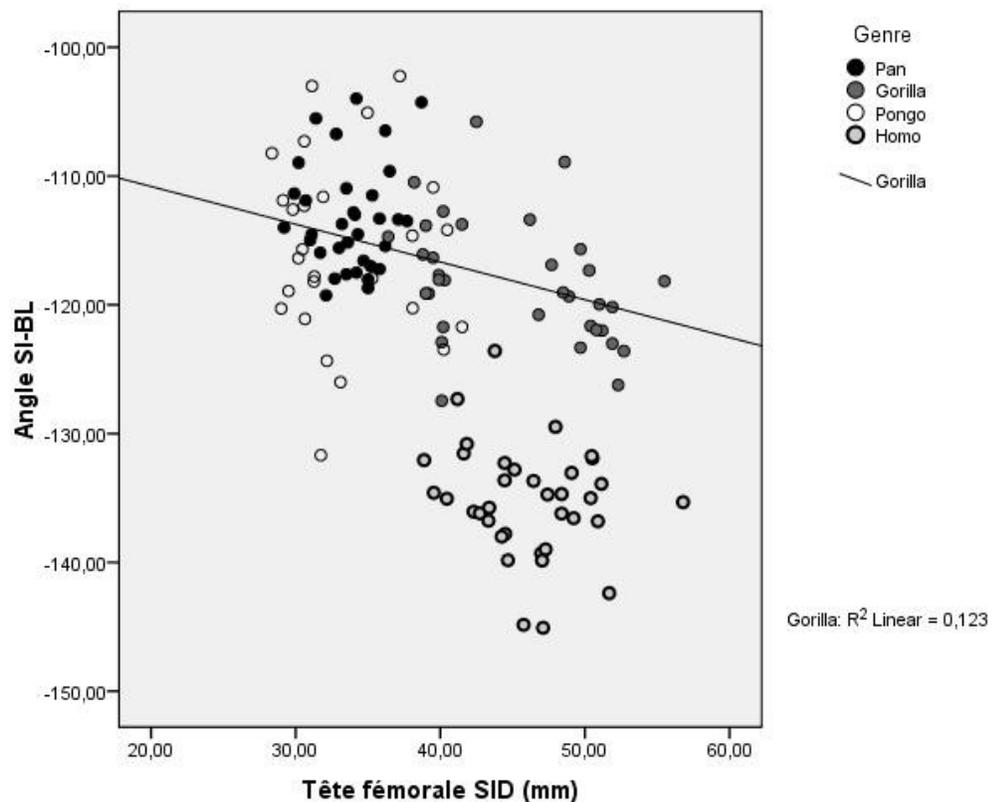
Le tableau VIII et la figure 15 présentent tous deux les résultats des régressions linéaires simples effectuées sur chaque groupe entre la taille de la tête fémorale SID et l'angle de la cavité glénoïde relativement au bord latéral. Seulement la régression des gorilles est statistiquement significative. Cela signifie qu'une augmentation de la taille chez le gorille entraîne une diminution de l'angle de la cavité glénoïde relativement au bord latéral, c'est-à-dire que la cavité glénoïde est orientée de manière plus inférieure à mesure que la taille augmente. De plus, si on exclut l'humain qui apparaît très différent des autres groupes, visuellement et en se référant à la figure 15, il semble qu'il y ait un lien entre la

taille et l'orientation de la cavité glénoïde chez les grands singes. En effet, il semble que plus la taille augmente, plus l'angle diminue, ce qui témoigne d'une orientation relativement plus inférieure de la cavité glénoïde.

**Tableau VIII:** Régressions linéaires simples entre la taille de la tête fémorale SID et l'angle de la cavité glénoïde relativement au bord latéral.

	<i>Pan</i>	<i>Gorilla</i>	<i>Pongo</i>	<i>Homo</i>
R <sup>2</sup>	0,005	0,123	0,004	0,046
Pente	0,130	-0,293	-0,114	-0,238
Sig.	0,686	<b>0,042*</b>	0,753	0,209

\*Significatif à  $p \leq 0,05$



**Figure 15 :** Régressions linéaires simples entre la taille de la tête fémorale SID et l'angle de la cavité glénoïde relativement au bord latéral pour chaque espèce étudiée. Il est à noter que la droite de régression présente sur la figure est celle des gorilles ( $p \leq 0,05$ ).

## 4.2.2 Analyses ontogéniques

Le tableau IX présente les résultats des régressions linéaires simples effectuées sur chaque groupe de juvéniles entre la taille de la cavité glénoïde et l'angle de la cavité glénoïde relativement au bord latéral. Aucune des régressions effectuées ne s'avère significative ( $p > 0,05$ ).

**Tableau IX:** Régressions linéaires simples entre la taille de la cavité glénoïde et l'angle de la cavité glénoïde relativement au bord latéral chez les juvéniles.

	<i>Pan</i>		<i>Gorilla</i>		<i>Pongo</i>		<i>Homo</i>	
	Femelles	Mâles	Femelles	Mâles	Femelles	Mâles	Femelles	Mâles
R <sup>2</sup>	0,000	0,023	0,091	0,199	0,303	0,353	0,056	0,008
Pente	0,025	-0,246	-0,497	-0,603	-1,179	-1,036	-0,256	-0,050
Sig.	0,957	0,700	0,396	0,196	0,125	0,160	0,358	0,803

Cela signifie qu'une augmentation de la taille pendant l'ontogénie n'entraîne pas de changements significatifs dans l'orientation de la cavité glénoïde relativement au bord latéral chez aucun des groupes étudiés.

## 4.3 Angle relatif au bord médial (SI-BM)

### 4.3.1 Analyses comparatives

#### *Comparaisons de moyennes*

Les résultats de l'ANOVA montrent des différences significatives ( $p \leq 0,05$ ) entre certaines espèces pour l'orientation de la cavité glénoïde relativement au bord médial. La variance étant hétérogène ( $p \leq 0,05$ ) le test de Tahmane T2 a été utilisé. En se référant au tableau X, on remarque encore une fois que les humains sont différents de tous les autres groupes. Dans ce cas-ci, contrairement à l'angle

du bord latéral, les chimpanzés sont également uniques dans la morphologie étudiée. Les humains ont une cavité glénoïde orientée plutôt inférieurement relativement au bord médial par rapport aux grands singes. À l’opposé, les chimpanzés ont l’orientation de la cavité glénoïde la plus supérieure de tous les groupes étudiés. Dans le cas des orangs-outans et des gorilles, ils ne sont pas statistiquement différents les uns des autres.

**Tableau X:** Résultats du test de comparaisons multiples de Tahmane T2 sur l’angle de la cavité glénoïde relativement au bord médial. Ce tableau montre la différence de moyennes des espèces comparées sur la première ligne et le seuil de signification sur la deuxième.

	<i>Gorilla</i>	<i>Pongo</i>	<i>Homo</i>
<i>Pan</i>	10,651 <b>0,000*</b>	12,517 <b>0,000*</b>	29,554 <b>0,000*</b>
<i>Gorilla</i>		1,865 0,899	18,902 <b>0,000*</b>
<i>Pongo</i>			17,036 <b>0,000*</b>

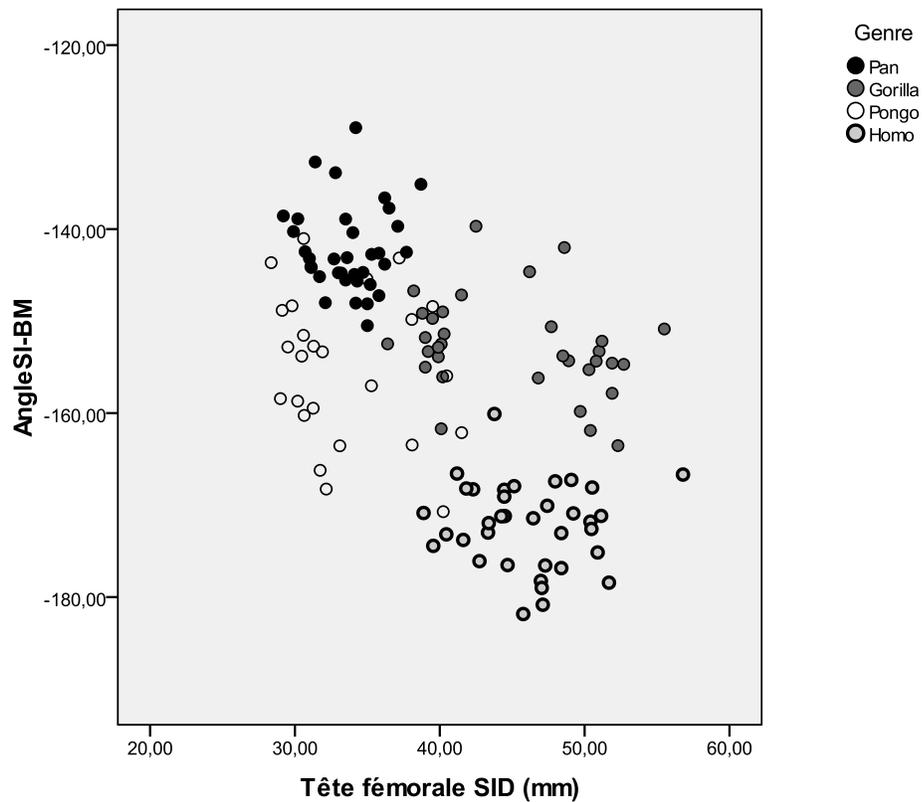
\*Significatif à  $p \leq 0,05$

### *Régressions linéaires simples*

Le tableau XII présente les résultats des régressions linéaires simples effectuées sur chaque espèce entre la taille de la tête fémorale SID et l’angle de la cavité glénoïde relativement au bord médial. Aucune des régressions effectuées ne s’avère significative ( $p > 0,05$ ). Par contre, si on exclut l’humain qui apparaît très différent des autres groupes, visuellement et en se référant à la figure 16, il semble qu’il y ait un lien entre la taille et l’orientation de la cavité glénoïde, au moins chez *Pan* et *Gorilla*. En effet, il semble que plus la taille augmente chez ces deux groupes, plus l’angle diminue, ce qui témoigne d’une orientation relativement plus inférieure de la cavité glénoïde.

**Tableau XI:** Régressions linéaires simples entre la taille de la tête fémorale SID et l'angle de la cavité glénoïde relativement au bord médial.

	<i>Pan</i>	<i>Gorilla</i>	<i>Pongo</i>	<i>Homo</i>
R <sup>2</sup>	0,001	0,081	0,058	0,004
Pente	-0,056	-0,261	-0,482	-0,073
Sig.	0,879	0,108	0,235	0,719



**Figure 16 :** Régressions linéaires simples entre la taille de la tête fémorale SID et l'angle de la cavité glénoïde relativement au bord médial pour chaque espèce étudiée. Les droites de régression ne sont pas présentées puisqu'aucune régression n'est significative.

### 4.3.2 Analyses ontogéniques

Le tableau XII présente les résultats des régressions linéaires simples effectuées sur chaque groupe de juvéniles entre la taille de la cavité glénoïde et

l'angle de la cavité glénoïde relativement au bord médial. Aucune des régressions effectuées ne s'avère significative ( $p > 0,05$ ).

**Tableau XII :** Régressions linéaires simples entre la taille de la cavité glénoïde et l'angle de la cavité glénoïde relativement au bord médial chez les juvéniles.

	<i>Pan</i>		<i>Gorilla</i>		<i>Pongo</i>		<i>Homo</i>	
	Femelles	Mâles	Femelles	Mâles	Femelles	Mâles	Femelles	Mâles
R <sup>2</sup>	0,003	0,002	0,091	0,283	0,186	0,014	0,057	0,070
Pente	0,085	-0,056	-0,504	-0,603	-0,832	-0,144	-0,295	0,071
Sig.	0,886	0,919	0,396	0,141	0,246	0,776	0,355	0,461

Cela signifie qu'une augmentation de la taille pendant l'ontogénie n'entraîne pas de changements significatifs dans l'orientation de la cavité glénoïde relativement au bord médial chez aucun des groupes étudiés.

#### **4.4 Angle antéro-postérieur (AP)**

##### **4.4.1 Analyses comparatives**

###### *Comparaisons de moyennes*

Les résultats de l'ANOVA montrent des différences significatives ( $p \leq 0,05$ ) entre certaines espèces pour l'orientation antéro-postérieure de la cavité glénoïde relativement à l'épine. La variance étant hétérogène ( $p \leq 0,05$ ) le test de Tahmane T2 a été utilisé. En se référant au tableau XIII, on remarque que les gorilles mâles sont différents de tous les autres groupes, et même des femelles gorilles. Ils ont un angle plus grand ce qui signifie une cavité glénoïde orientée de manière plus antérieure que les autres groupes étudiés. À l'autre extrême de la variation, on retrouve les chimpanzés qui, bien que similaires aux humains avec une orientation plutôt postérieure de la cavité glénoïde en relation avec l'épine, sont différents de

tous les autres grands singes. S'il fallait ordonner les groupes étudiés du plus antérieur au plus postérieur, on aurait: les gorilles mâles, les orangs-outans, les gorilles femelles, les humains et finalement, les chimpanzés.

**Tableau XIII :** Résultats du test de comparaisons multiples de Tahmane T2 sur l'angle antéro-postérieur de la cavité glénoïde relativement à l'épine. Ce tableau montre la différence de moyennes des espèces comparées sur la première ligne et le seuil de signification sur la deuxième.

	<b>Gorilla femelles</b>	<b>Gorilla mâles</b>	<b>Pongo</b>	<b>Homo</b>
<i>Pan</i>	-3,971 <b>0,009*</b>	-9,039 <b>0,000*</b>	-4,475 <b>0,001*</b>	-0,876 0,997
<i>Gorilla femelles</i>		-5,067 <b>0,005*</b>	-0,503 1,000	3,094 0,072
<i>Gorilla mâles</i>			4,564 <b>0,011*</b>	8,162 <b>0,000*</b>
<i>Pongo</i>				3,598 <b>0,011*</b>

\*Significatif à  $p \leq 0,05$

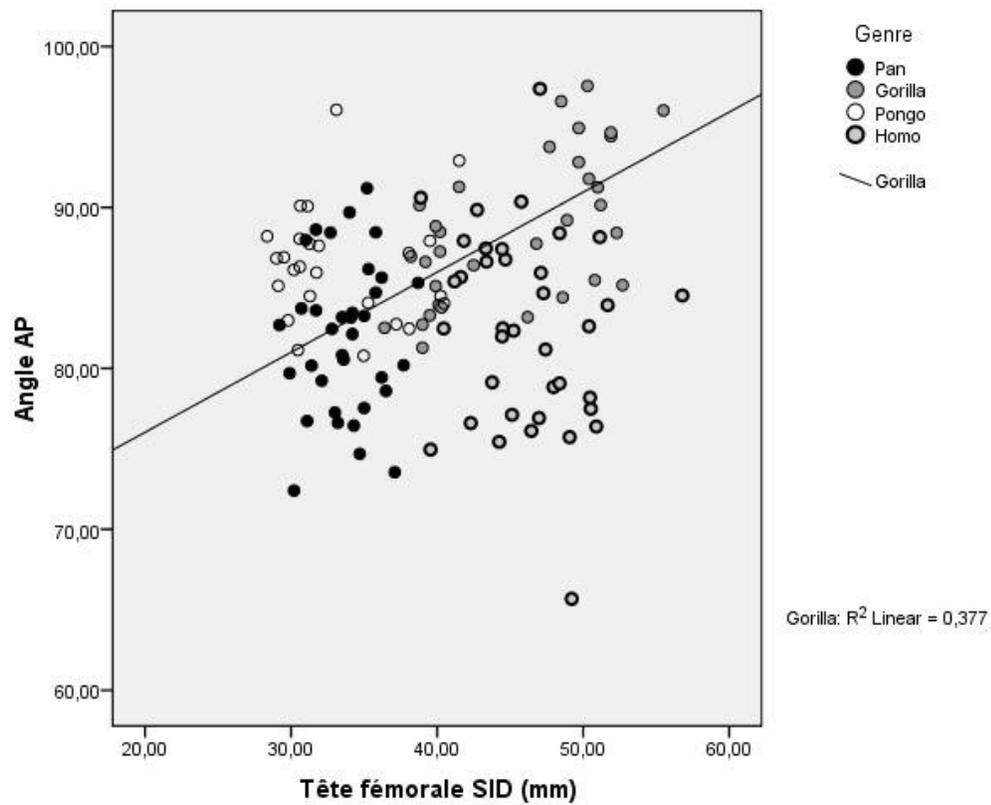
### *Régressions linéaires simples*

Le tableau XIV présente les résultats des régressions linéaires simples effectuées sur chaque espèce entre la taille de la tête fémorale SID et l'angle antéro-postérieur de la cavité glénoïde relativement à l'épine. Les régressions effectuées montrent une relation significative ( $p \leq 0,05$ ) entre la taille et l'orientation antéro-postérieure de la cavité glénoïde chez le gorille seulement (voir figure 17). Pour toutes les autres espèces, il ne semble pas y avoir de lien entre la taille et l'orientation antéro-postérieure de la cavité glénoïde. Par contre, visuellement et en se référant à la figure 17, on s'aperçoit que la taille semble avoir un lien avec l'orientation antéro-postérieure de la cavité glénoïde chez *Pan* et *Gorilla*, le groupe de masse corporelle plus importante ayant une cavité glénoïde orientée plus antérieurement que le groupe de masse corporelle moindre.

**Tableau XIV :** Régressions linéaires simples entre la taille de la tête fémorale SID et l'angle antéro-postérieur de la cavité glénoïde relativement à l'épine.

	<i>Pan</i>	<i>Gorilla</i>	<i>Pongo</i>	<i>Homo</i>
R <sup>2</sup>	0,005	0,377	0,002	0,032
Pente	0,141	0,497	-0,035	-0,281
Sig.	0,694	<b>0,000*</b>	0,846	0,286

\*Significatif à  $p \leq 0,05$



**Figure 17 :** Régressions linéaires simples entre la taille de la tête fémorale SID et l'angle antéro-postérieur de la cavité glénoïde relativement à l'épine pour chaque espèce étudiée. Il est à noter que la droite de régression présente sur la figure est celle des gorilles ( $p \leq 0,05$ ).

#### 4.4.2 Analyses ontogéniques

Le tableau XV présente les résultats des régressions linéaires simples effectuées sur chaque groupe de juvéniles entre la taille de la cavité glénoïde et

l'orientation antéro-postérieure de la cavité glénoïde relativement à l'épine. Aucune des régressions effectuées ne s'avère significative ( $p > 0,05$ ).

**Tableau XV :** Régressions linéaires simples entre la taille de la cavité glénoïde et l'angle antéro-postérieur de la cavité glénoïde relativement à l'épine chez les juvéniles.

	<i>Pan</i>		<i>Gorilla</i>		<i>Pongo</i>		<i>Homo</i>	
	Femelles	Mâles	Femelles	Mâles	Femelles	Mâles	Femelles	Mâles
R <sup>2</sup>	0,182	0,007	0,250	0,075	0,006	0,170	0,006	0,014
Pente	0,305	0,152	0,774	0,308	-0,063	-0,449	0,105	-0,102
Sig.	0,252	0,847	0,141	0,445	0,849	0,310	0,770	0,741

Cela signifie qu'une augmentation de la taille pendant l'ontogénie n'entraîne pas de changements significatifs dans l'orientation antéro-postérieure de la cavité glénoïde relativement à l'épine de la scapula chez aucun des groupes étudiés.

## V. DISCUSSION

### *5.1 Vérification des hypothèses*

En premier lieu, les résultats des comparaisons de moyennes présentés dans ce mémoire permettent de réfuter la première hypothèse stipulant qu'il n'y a pas de différences dans l'orientation supéro-inférieure et antéro-postérieure de la cavité glénoïde de la scapula chez les grands singes et l'humain moderne. Les résultats démontrent que pour tous les angles étudiés au niveau de la cavité glénoïde, au moins une espèce diffère des autres.

En second lieu, les résultats des régressions linéaires simples chez les adultes permettent de réfuter en partie seulement la seconde hypothèse stipulant que la taille corporelle n'a aucune influence sur l'orientation de la cavité glénoïde. En effet, seul le gorille montre un effet de la taille corporelle sur l'angle relatif au bord latéral et l'angle antéro-postérieur. Pour tous les autres groupes et angles étudiés, l'hypothèse nulle doit être acceptée.

Finalement, les résultats des analyses ontogéniques permettent de réfuter, également en partie seulement, la troisième hypothèse stipulant qu'il n'y a pas de différences ontogéniques dans l'orientation supéro-inférieure et antéro-postérieure de la cavité glénoïde de la scapula chez les grands singes et l'humain moderne. Les résultats démontrent qu'il existe des changements morphologiques pendant l'ontogénie, mais seulement pour l'angle relatif à l'épine chez certains groupes de juvéniles, c'est-à-dire les orangs-outans mâles et les humains des deux sexes.

## ***5.2 Signification des résultats obtenus***

### **5.2.1 Interprétation de la morphologie de la cavité glénoïde de la scapula chez les adultes et les juvéniles**

Les résultats obtenus dans cette étude et présentés au chapitre 4 reflètent la complexité de la morphologie de l'épaule chez les grands singes et l'humain moderne ainsi que la complexité des mécanismes (génétiques ou mécaniques) par lesquels une morphologie finale particulière peut être atteinte. Cette étude n'établit pas de relation claire entre l'orientation de la cavité glénoïde et la fonction que celle-ci remplit ou doit remplir. En effet, bien qu'il existe des différences marquées entre les espèces pour ce trait, ces différences ne peuvent pas toutes être expliquées, d'un point de vue fonctionnel, par des différences de comportements locomoteurs entre les espèces étudiées.

Toutefois, les résultats obtenus portent à croire à une certaine différenciation des espèces pratiquant le « knuckle-walking » par rapport aux autres hominoïdes. En effet, l'orientation de la cavité glénoïde relativement à l'épine indique une séparation nette entre « knuckle-walkers » d'un côté, et *Pongo* et *Homo* de l'autre. Comme on s'y attendait, il semble que les « knuckle-walkers » aient une orientation plus inférieure que *Pongo*, ce qui est tout à fait compatible avec une interprétation fonctionnelle basée sur le degré d'arboricolisme différent que ces espèces présentent.

Les résultats portant sur l'angle relatif au bord latéral, médial et antéro-postérieur semblent également compatibles avec une interprétation fonctionnelle. En effet, *Homo*, l'espèce qui ne pratique pas du tout l'arboricolisme, possède une orientation de la cavité glénoïde à la fois plus inférieure et postérieure que les autres hominoïdes, ce qui correspond à la morphologie attendue. Aussi, comme on s'y attendait, *Gorilla* a une cavité glénoïde orientée plus inférieurement et

antérieurement que *Pan*, ce qui semble lié à des différences locomotrices pas tant dans le type de locomotion utilisé que dans la fréquence à laquelle ils sont pratiqués. On sait que *Gorilla* est plus terrestre que *Pan*, et plus particulièrement les mâles à cause de leur masse corporelle très importante. Donc, il n'est pas surprenant que l'orientation de la cavité glénoïde soit orientée de manière à accommoder les charges mécaniques liées à cette hausse de la terrestrialité. Lors de la locomotion terrestre, les charges encourues devant être distribuées plus uniformément au niveau de l'épaule pour assurer un meilleur support de la masse corporelle, il est nécessaire d'aligner les différentes composantes de l'articulation huméro-scapulaire. Par conséquent, une orientation antérieure de la cavité glénoïde permet une meilleure diffusion des stress mécaniques à l'articulation.

La régression significative entre l'angle relatif au bord latéral et la masse corporelle chez *Gorilla* suggère également que ce trait est lié à des différences locomotrices. En effet, l'important dimorphisme sexuel présent chez le gorille est lié à des différences de comportements locomoteurs entre les mâles et les femelles, les mâles étant plus terrestres que les femelles. Dans ce cas, il n'est pas surprenant non plus que la cavité glénoïde des mâles soit orientée plus inférieurement que celle des femelles et que plus la taille augmente à l'intérieur de cette espèce, plus la cavité glénoïde se positionne inférieurement. Ces deux éléments sont en étroite relation, les groupes de masse corporelle importante étant souvent limités dans le type de locomotion à adopter. L'adaptation à une locomotion plus terrestre nécessitant une moins grande amplitude de l'articulation huméro-scapulaire, une orientation plus inférieure de la cavité glénoïde est donc justifiée.

Il est intéressant que la régression entre l'angle du bord latéral avec la masse corporelle ne soit significative que chez *Gorilla* et pas chez *Pan*. L'absence de relation significative chez *Pan* peut possiblement s'expliquer si cet angle est déterminé surtout par une variation de la position de l'angle inférieur de la scapula qui change avec l'augmentation de la taille et de la masse musculaire. Pour

atteindre certaines propriétés mécaniques, les éléments osseux ont deux possibilités : soit ils effectuent un changement dans la forme de la structure, soit ils effectuent un changement dans sa taille. Une des façons d'élargir la fosse infra-épineuse pour répondre à des contraintes mécaniques est d'éloigner de l'épine le bord latéral en déplaçant l'angle inférieur inférieurement afin d'augmenter la surface d'insertion musculaire. Ce n'est donc peut-être pas tant l'orientation de la surface glénoïde qui change avec une augmentation de la taille, mais la partie sous l'épine de la scapula qui devient plus grande. Parce que *Gorilla* possède une importante masse musculaire, la scapula doit s'adapter à la fois en changeant de forme et de taille. Ceci pourrait également expliquer les résultats non significatifs chez les autres espèces étudiées, le changement de taille corporelle (et ainsi de mode de locomotion) étant probablement de moindre importance et plus subtil chez les autres groupes que chez les gorilles.

Toutefois, certains résultats rendent plus complexe une interprétation fonctionnelle basée sur le degré d'arboricolisme et ce, au niveau de tous les angles étudiés.

Le fait que *Pongo* présente une morphologie intermédiaire et non-statistiquement différente de *Pan* et *Gorilla* pour l'angle relatif au bord latéral suggère que la taille corporelle joue un plus grand rôle dans l'orientation de la cavité glénoïde que l'utilisation différentielle du membre supérieur pendant la locomotion. Cela signifierait donc qu'à partir du moment où l'espèce intègre des composantes arboricoles à son répertoire locomoteur, l'orientation de la cavité glénoïde relativement au bord latéral se modifie en fonction de la taille corporelle et de la musculature qui lui est associée et non pas en fonction du degré d'arboricolisme que ces espèces présentent.

En outre, tel que mentionné précédemment, les résultats obtenus chez *Pan* et *Gorilla* au niveau de l'angle relatif au bord médial suggèrent que l'écart est lié à

des différences dans le degré de terrestrialité. Cependant, contre toutes attentes, *Pongo*, pour une taille similaire à *Pan*, exhibe une morphologie de la cavité glénoïde statistiquement différente de *Pan*. En effet, *Pongo* a une cavité glénoïde relativement au bord médial orientée plus inférieurement que *Pan*. Cela est très difficile à expliquer d'un point de vue fonctionnel, parce qu'on s'attend à ce que les espèces ayant une plus haute composante arboricole au sein de leur répertoire locomoteur aient une orientation de la cavité glénoïde plus supérieure de manière à rendre la locomotion avec le bras souvent au-dessus de la tête plus efficace. Par conséquent, il faudrait regarder d'autres aspects du membre supérieur pouvant expliquer les différences observées, par exemple l'orientation de la surface articulaire de la tête humérale par rapport à la diaphyse. Peut-être la surface articulaire de la tête humérale de *Pongo* a-t-elle une orientation relativement plus supérieure que celle de *Pan*, ce qui compenserait l'orientation relativement plus inférieure de sa cavité glénoïde.

Un autre résultat qui ne cadre pas avec ce à quoi on s'attendait est le fait que l'orientation de la cavité glénoïde relativement à l'épine chez *Homo* ne s'avère pas différente de celle de *Pongo*. En effet, chez *Homo*, la cavité glénoïde est orientée plus supérieurement que chez *Pan* et *Gorilla*, ce qui rend plus complexe une interprétation fonctionnelle basée sur ce trait.

Un des facteurs pouvant peut-être expliquer ces résultats, au moins chez l'humain, est l'orientation même de l'épine de la scapula. Chez l'humain, l'épine a une faible inclinaison verticale par rapport à *Pan*, *Gorilla* et *Pongo* (Larson, 1995). Le fait de posséder une épine moins verticale comme chez l'humain pourrait rendre nécessaire une surface glénoïde tournée supérieurement relativement à l'épine afin de conserver la mobilité du membre supérieur. En effet, si ce n'était pas le cas, la surface glénoïde, et donc l'épaule, serait orientée inférieurement au lieu de latéralement. Chez *Pan* et *Gorilla*, l'épine étant déjà très inclinée, cet ajustement de l'orientation de la cavité glénoïde n'est pas nécessaire.

Aussi, les résultats des analyses ontogéniques pour l'angle relatif à l'épine semblent appuyer une telle interprétation de la morphologie étudiée. En effet, ces analyses ont démontré un changement ontogénique dans l'orientation de la cavité glénoïde en relation avec l'épine chez les espèces dont la morphologie adulte comporte une orientation plus supérieure, *Homo* et *Pongo*. Par contre, chez *Pongo*, seulement les mâles présentent une régression significative. Cela signifie que chez les juvéniles humains et orangs-outans mâles, l'orientation de la cavité glénoïde relativement à l'épine devient plus inférieure avec une augmentation de la taille. Donc, les juvéniles *Pongo* et humains ont une surface glénoïde orientée plus supérieurement relativement à l'épine comparativement aux adultes et à tous les individus des genres *Pan* et *Gorilla*.

L'orientation de l'épine pourrait être l'élément qui explique la variation interspécifique de ce trait. Alemseged *et al.* (2006) rapportent un changement ontogénique dans l'orientation de l'épine chez l'humain, soit que l'épine devient plus inclinée verticalement avec l'âge. Ce changement dans l'orientation de l'épine chez l'humain pourrait être lié au développement de la fosse supra-épineuse. Chez les juvéniles, la fosse semble quasi-absente tellement elle est peu développée. En effet, le muscle supra-épineux est rudimentaire chez les juvéniles, mais au fur et à mesure que la masse musculaire augmente, la fosse se développe en réponse à l'activité musculaire (Scheuer et Black, 2001), ce qui aurait pour effet de faire descendre la partie médiale de l'épine et donc, d'induire une inclinaison accrue de celle-ci. Par conséquent, un changement dans l'orientation de l'épine entraîne certainement un changement dans l'orientation de la cavité glénoïde relativement à celle-ci.

Alemseged *et al.* (2006) ne voient pas de changement significatif dans l'orientation de l'épine avec l'âge chez *Pan* et *Gorilla*. Cela semble concorder avec les résultats obtenus dans cette étude et appuyer l'interprétation précédente.

Chez les juvéniles *Pan* et *Gorilla*, la fosse supra-épineuse est déjà bien développée, ce qui témoignerait d'une musculature développée très tôt pendant l'ontogénie, rendant moins nécessaire un accroissement de la taille de la fosse supra-épineuse via un changement de forme. L'augmentation de la taille pendant le développement suffirait à rendre la fosse supra-épineuse plus grande et satisferait ainsi aux exigences mécaniques. Pour ce qui est de *Pongo*, lorsqu'on observe visuellement la scapula, la taille de la fosse supra-épineuse semble aussi réduite chez les juvéniles, particulièrement à cause de la fosse infra-épineuse qui est très large. Dans ce cas, on ne peut exclure la possibilité que les résultats des analyses ontogéniques soient dûs à un échantillonnage réduit. Là aussi, ces résultats devront être supportés ou infirmés par d'autres études.

Chez les espèces qui conservent le même mode de locomotion pendant l'ontogénie ou qui ne se servent pas du tout de leur membre supérieur à des fins locomotrices, c'est-à-dire chez *Pongo* et *Homo* respectivement, on ne s'attendait pas à ce qu'il y ait de changement ontogénique dans l'orientation de la cavité glénoïde. Par contre, contrairement à ce qui était attendu, les résultats des analyses ontogéniques sur l'orientation supéro-inférieure relativement aux bords latéral et médial ainsi que sur l'orientation antéro-postérieure chez *Pan* et *Gorilla* ne corroborent pas un changement morphologique conséquent à un changement de comportements locomoteurs pendant l'ontogénie. Ces résultats contredisent ceux d'Alemseged *et al.* (2006). Ceux-ci rapportent un changement ontogénique vers une cavité glénoïde orientée supérieurement relativement au bord médial chez *Pan* et *Gorilla*. Il est à noter toutefois que les résultats d'Alemseged *et al.* (2006) ne vont pas non plus dans le sens de prédictions liées à une hausse des comportements de terrestrialité chez ces deux espèces jumelée à une baisse des comportements arboricoles. Là aussi, ces différents résultats devront être supportés ou infirmés par d'autres études.

L'échantillon réduit de la présente étude pourrait être la cause de certains des résultats non significatifs obtenus. De plus, puisque les épiphyses au niveau de la cavité glénoïde ne sont pas fusionnées chez les jeunes individus et qu'elles ne le sont que partiellement chez les individus plus âgés, l'orientation réelle de la cavité glénoïde chez les juvéniles pourrait s'avérer différente de celle mesurée à partir de la surface osseuse préservée. Chez les juvéniles, les épiphyses sont liées à la cavité glénoïde par du cartilage hyalin. Comme celui-ci est souvent absent sur les spécimens étudiés en raison de la faible préservation des éléments cartilagineux, l'orientation réelle de la cavité glénoïde n'est possiblement pas aussi précise sur les spécimens squelettiques qu'elle pourrait l'être sur des individus vivants.

Que ce soit par le processus biologique et par conséquent génétique de formation osseuse de la scapula ou parce qu'il existe des différences comportementales au niveau locomoteur, il n'en demeure pas moins que la morphologie adulte diffère de la morphologie juvénile chez certains groupes. Certains traits, dont l'orientation supéro-inférieure de la cavité glénoïde relativement au bord latéral et médial et l'orientation antéro-postérieure de celle-ci sont plus facilement explicables d'un point de vue fonctionnel chez les « knuckle-walkers » et l'humain. Par contre la morphologie de *Pongo* demeure énigmatique fonctionnellement, présentant une morphologie intermédiaire entre les grands singes africains et ce, même si cette espèce est celle qui intègre le plus de composantes arboricoles à son répertoire locomoteur.

### ***5.3 Perspectives d'études***

À partir des concepts de biomécanique appliqués à la cavité glénoïde de la scapula, il n'aura pas été possible de cerner complètement l'influence de l'usage du membre supérieur pendant la locomotion et de la taille corporelle dans

l'orientation de la cavité glénoïde. Chez l'humain et les espèces pratiquant le « knuckle-walking », il semble en effet que les différences morphologiques soient en partie attribuables à des différences locomotrices ou à des différences de taille corporelle, ce qui concorde en quelque sorte avec une interprétation fonctionnelle. Il serait donc intéressant de refaire cette étude avec de plus gros échantillons, de manière à ce que tous les groupes d'âge soient bien représentés et qu'on dispose d'un maximum de l'étendue de la variation.

Aussi, la morphologie particulière de *Pongo* soulève d'autres questionnements quand à la pertinence et l'importance de ce trait dans l'interprétation de la morphologie fonctionnelle des fossiles, particulièrement lors de l'interprétation du degré de rétention des composantes arboricoles au sein du répertoire locomoteur de ces espèces. Il apparaît donc nécessaire d'étudier d'autres traits morphologiques du membre supérieur pouvant être plus facilement modifiables et attribuables à des facteurs mécaniques, par exemple l'orientation de la surface articulaire de la tête humérale par rapport à la diaphyse.

## VI. BIBLIOGRAPHIE

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: 296-301.

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. Supplementary information. *Nature*, 443: 296-301.

AIELLO L. ET DEAN C. 1990. The hominoid arm. In *An introduction to human evolutionary anatomy*. Academic Press, London, 596pp.

CARLSON, K. 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.

CHURCHILL S.E., ET MORRIS A.G. 1999. Muscle marking morphology and labour intensity in prehistoric Khoisan foragers. *International Journal of Osteoarchaeology*, 8 (5): 390-411.

DIXSON, A.F. 1981. *The natural history of the gorilla*. Columbia university Press, New York, 202 pp.

DORAN, D.M. 1993. Sex differences in adult chimpanzee positional behavior: the influence of body size on locomotion and posture. *American Journal of Physical Anthropology*, 91: 99-115.

DORAN, D.M. 1993. Comparative locomotor behavior of chimpanzees and bonobos: the influence of morphology on locomotion. *American Journal of Physical Anthropology*, 91: 83-98.

DORAN, D.M. 1996. Comparative positional behavior of the African apes. In *Great Apes Societies*. W.C. McGrew, L.F. Marchant et T. Nishida (Eds), Cambridge University Press, Cambridge, 328pp.

DORAN, D.M. 1997. Ontogeny of locomotion in mountain gorillas and chimpanzees. *Journal of Human Evolution*, 32: 323-344.

FLEAGLE, J.G. 1988. *Primate adaptation and evolution*. Academic Press, Toronto, 486 pp.

GALDIKAS, B. 1996. Reflections of Eden: My Years with the Orangutans of Borneo. Back Bay Books, New York, 408pp.

HAMRICK, M.W. 1999. A chondral modeling theory revisited. *Journal of Theoretical Biology*, 201: 201-208.

HAWKEY D. ET MERBS C. 1998. Activity-induced musculoskeletal stress markers (MSM) and subsistence strategy changes among ancient Hudson Bay Eskimos. *International Journal of Osteoarchaeology*, 5: 324-338.

HRDLICKA, A. 1942. The scapula: visual observations. *American Journal of Physical Anthropology*, 29: 73-94.

HUNT, K.D. 1991. Mechanical implications of chimpanzee positional behavior. *American Journal of Physical Anthropology*, 86: 521-536.

HUNT, K.D. 1992. Positional Behavior of *Pan troglodytes* in the Mahale Mountains and Gombe Stream National Parks, Tanzania. *American Journal of Physical Anthropology*, 87: 83-105.

JUNGERS, W.L. 1988. Relative joint size and hominoid locomotor adaptations with implications for the evolution of hominid bipedalism, *Journal of Human Evolution*, 17 (1-2): 247-265.

JUNGERS W.L. ET SUSMAN R.L. 1984. Body size and skeletal allometry in African apes. In *The Pygmy Chimpanzee*, ed. RL Susman, p137-177, New York: Plenum Press, 435pp.

KAPPELMAN J., McINNIS MARTIN L., ROSS S., BRAMBLETT C., LAMB C., MORGAN, N., WITZEL A. 2009. *The Interactive Skeleton*, <http://www.eskeleton.org/>, University of Texas at Austin, Liberal Arts Instructional Technology Services.

LARSON S.G. ET STERN J.R. 1989. Role of supraspinatus in the quadrupedal locomotion of vervets (*Cercopithecus aethiops*): implications for interpretation of humeral morphology. *American Journal of Physical Anthropology*, 79(3): 369-377.

LARSON, S.G. 1993. Functional morphology of the shoulder in primates. In *Postcranial adaptation in nonhuman primates*. Edited by D.L. Gebo, Northern Illinois University Press, DeKalb, 281pp.

LARSON, S.G. 1995. New characters for the functional interpretation of primate scapulae and proximal humeri. *American Journal of Physical Anthropology*, 98: 13-35.

LARSON S.G. ET STERN J.R. 2009. Hip extensor EMG and forelimb/hind limb weight support asymmetry in primate quadrupeds. *American Journal of Physical Anthropology*, 138 (3): 343-355.

LATIMER, B. 1991. *Locomotor adaptations in Australopithecus afarensis: the issue of arboreality*. In Origine(s) de la bipédie chez les hominidés, Cahiers de Paléanthropologie, Édition du CHRS, Paris, p169-176, 301pp.

LIEBERMAN D.E., DEVLIN M.J., PEARSON O.M. 2001. Articular area responses to mechanical loading : effects of exercise, age, and skeletal location. *American Journal of Physical Anthropology*, 116: 266-277.

LOVEJOY, O. 1989. Quand l'Homme se leva. *Pour la Science*, 135: 64-74.

MADDREL, S. 1998. Bone design and biomechanics. 4.1 Overview. In *Principles of animal design : the optimization and symmorphosis debate*. Edited by Ewald R. Weibel, C. Richard Taylor, Liana Bolis, Cambridge University Press, New York, p 63-64, 314pp.

MERBS, C.F. 1983. *Patterns of Activity-induced Pathology in a Canadian Inuit Population*. Musée national de l'Homme, Commission archéologique du Canada Collection Mercure, Dossier 119, 200pp.

OXNARD, C.E. 1967. The functional morphology of the primate shoulder as revealed by comparative anatomical, osteometric and discriminant function techniques. *American Journal of Physical Anthropology*, 26: 219-240.

PLATZER, W. 2001. *Atlas de poche d'Anatomie : 1. Appareil Locomoteur*. Ed. Médecine-Sciences-Flammarion, Paris, 461pp.

PLOCHOCKI, J.H. 2004. Bilateral Variation in Limb Articular Surface Dimensions. *American Journal of Human Biology*, 16: 328-333.

PLOCHOCKI, J.H. 2006. Functional Adaptation of the Femoral Head to Voluntary Exercise. *Anatomical Record*, 288A: 776-781.

PRENDERGAST, P.J. 2002. Mechanics applied to skeletal ontogeny and phylogeny. *Meccanica*, 37: 317-334.

REMIS, M. 1995. Effects of body size and social context on the arboreal activities of lowland gorillas in the Central African Republic. *American Journal of Physical Anthropology*, 97: 413-433.

REMIS, M.J. 1998. The gorilla paradox: The effects of body size and habitat on the positional behavior of lowland and mountain gorillas. In *Primate Locomotion: Recent advances*. Strasser et al Editors, New York: Plenum Press, p95-108, 492pp.

REMIS, M.J. 1999. Tree structure and sex differences in arboreality among western lowland gorillas (*Gorilla gorilla gorilla*) at Bai Hokou, Central African Republic. *Primates*, 40(2): 383-396.

ROBERTS, D. 1974. *Structure and function of the primate scapula*, in *Primate Locomotion*. Edited by Farish A. Jenkins Jr, Academic Press, New York, 390 pp.

RUFF, C. 1988. Hindlimb articular surface allometry in Hominoidea and Macaca, with comparisons to diaphyseal scaling. *Journal of Human Evolution*, 17: 687-714.

RUFF, C.B. ET HAYES, W.C. 2005. Cross-sectional geometry of Pecos Pueblo femora and tibiae-A biomechanical investigation: I. Method and general patterns of variation. *American Journal of Physical Anthropology*, 60 (3): 359-381.

SCHEUER L. ET BLACK S. 2000. *Developmental Juvenile Osteology*. Elsevier Academic Press, New York : 587pp.

SCHULTZ, A.H. 1972. *Les Primates*. Collection La grande encyclopédie de la nature, vol. 17, Paris Bordas Montréal, 383 pp.

STERN J. ET SUSMAN R. 1983. The locomotor anatomy of *Australopithecus afarensis*. *American Journal of Physical Anthropology*, 60: 279-317.

SUGARDJITO J. ET VAN HOOFF J.A.R.A.M. 1986. Age-sex class differences in the positional behaviour of the Sumatran orang-utan (*Pongo pygmaeus abelii*) in the Gunung Leuser National Park, Indonesia. *Folia Primatologica*, 47: 14-25.

TAYLOR, A.B. 1997. Effects of ontogeny and sexual dimorphism on scapula morphology in the mountain gorilla (*Gorilla gorilla beringei*). *American Journal of Physical Anthropology*, 98: 431-445.

TAYLOR, A.B. 1997. Scapula form and biomechanics in gorillas. *Journal of Human Evolution*, 33: 529-553.

TAYLOR, A.B. 1997. Relative growth, ontogeny, and sexual dimorphism in Gorilla (*Gorilla gorilla gorilla* and *G.g. beringei*): evolutionary and ecological considerations. *American Journal of Primatology*, 43: 1-31.

TERRY, G.C. ET CHOPP, T.M. 2000. Functional anatomy of the shoulder. *Journal of Athletic Training*, 35(3): 248-255.

THORPE S.K.S ET CROMPTON R.H.. 2006. Orangutan positional behavior and the nature of arboreal locomotion in Hominoidea. *American Journal of Physical Anthropology*, 131: 384-401.

TORTORA, G.J & GRABOWSKI, S.R. 2001. *Principes d'Anatomie et de Physiologie*. Editions du Renouveau Pédagogique Inc., Saint-Laurent (Québec), 1121pp.

WILLIAMSON E.A. 1988. Behavioural ecology of western lowland gorillas in Gabon. Ph.D.dissertation, University of Stirling, Stirling, UK.

WOO S.L., KUEI S.C., AMIEL D., GOMEZ M.A., HAYES W.C., WHITE F.C., ET AKESON W.H. 1981. The effect of prolonged physical training on the properties of long bone : a study of Wolff's law. *Journal of Bone and Joint Surgery*, 63A(5): 780-787.

## VII. ANNEXES

### 7.1 Résultats des tests de Kolmogorov-Smirnov pour la distribution normale des variables chez les adultes

		Tête fémorale SID		Angle Épine		Angle SI-BL		Angle SI-BM		Angle AP	
		Z	Sig.	Z	Sig.	Z	Sig.	Z	Sig.	Z	Sig.
<i>Pan</i>	F	0,775	0,585	0,779	0,579	0,736	0,651	0,968	0,306	0,520	0,950
	M	0,442	0,990	0,378	0,999	0,791	0,559	0,713	0,389	0,447	0,988
	Tous	0,417	0,995	0,641	0,805	0,782	0,574	1,004	0,266	0,422	0,994
<i>Gorilla</i>	F	0,789	0,562	0,321	1,000	0,532	0,940	0,499	0,965	0,565	0,907
	M	0,352	1,000	0,541	0,931	0,510	0,957	0,598	0,867	0,517	0,952
	Tous	1,290	0,072	0,52	0,949	0,434	0,992	0,612	0,848	0,513	0,955
<i>Pongo</i>	F	0,507	0,959	0,523	0,948	0,441	0,99	0,494	0,967	0,676	0,751
	M	0,389	0,998	0,376	0,999	0,466	0,982	0,394	0,998	0,742	0,641
	Tous	1,156	0,138	0,595	0,871	0,397	0,998	0,407	0,996	0,722	0,674
<i>Homo</i>	F	0,470	0,980	0,666	0,767	0,643	0,802	0,674	0,754	0,532	0,940
	M	0,480	0,975	0,674	0,754	0,677	0,749	0,562	0,911	0,541	0,932
	Tous	0,443	0,989	0,698	0,714	0,784	0,570	0,463	0,983	0,470	0,980

F : Femelles M : Mâles

### 7.2 Résultats des tests de Kolmogorov-Smirnov pour la distribution normale des variables chez les juvéniles

		Taille cavité glénoïde		Angle Épine		Angle SI-BL		Angle SI-BM		Angle AP	
		Z	Sig.	Z	Sig.	Z	Sig.	Z	Sig.	Z	Sig.
<i>Pan</i>	F	0,781	0,576	0,408	0,996	0,502	0,963	0,361	0,999	1,097	0,800
	M	0,837	0,485	0,589	0,878	0,568	0,904	0,931	0,352	0,931	0,352
	Tous	0,699	0,713	0,482	0,974	0,329	1,000	0,758	0,614	1,181	0,123
<i>Gorilla</i>	F	0,565	0,907	0,654	0,785	0,483	0,974	0,429	0,993	0,883	0,417
	M	0,569	0,902	0,616	0,842	0,586	0,882	0,772	0,590	0,815	0,519
	Tous	0,653	0,787	0,870	0,436	0,379	0,999	0,641	0,806	0,789	0,563
<i>Pongo</i>	F	0,750	0,628	0,708	0,697	0,399	0,997	0,572	0,899	0,514	0,954
	M	0,736	0,651	0,522	0,948	0,419	0,995	0,602	0,861	0,491	0,969
	Tous	0,502	0,962	0,575	0,896	0,800	0,544	0,558	0,914	0,455	0,986
<i>Homo</i>	F	0,763	0,606	0,548	0,925	0,662	0,774	0,524	0,946	0,547	0,926
	M	1,093	0,183	0,890	0,407	0,600	0,865	0,540	0,933	0,513	0,955
	Tous	0,508	0,958	0,905	0,385	0,891	0,405	0,548	0,925	0,560	0,913

F : Femelles M : Mâles

**7.3 Résultats des tests de T entre les femelles et les mâles pour tous les angles étudiés.**

	Angle Épine		Angle SI-BL		Angle SI-BM		Angle AP	
	Diff. Moyennes	Sig.	Diff. Moyennes	Sig.	Diff. Moyennes	Sig.	Diff. Moyennes	Sig.
<i>Pan</i>	0,938	0,518	1,094	0,454	1,479	0,378	-1,526	0,348
<i>Gorilla</i>	0,393	0,769	2,780	0,093	2,709	0,137	-5,068	<b>0,001*</b>
<i>Pongo</i>	-4,209	0,208	-0,264	0,993	2,413	0,527	1,011	0,513
<i>Homo</i>	1,115	0,291	3,247	<b>0,013*</b>	2,041	0,117	0,618	0,704

\*La différence de moyennes (femelles-mâles) est significative à  $p \leq 0,05$ .