

Université de Montréal

Le développement des proportions métaphysaires chez les hominoïdes : croissance et
influence de la locomotion

par
Marine Puech

Département d'anthropologie
Faculté des Arts et Sciences

Mémoire présenté à la Faculté d'Arts et Sciences
en vue de l'obtention du grade de M. Sc. en Anthropologie

Août, 2011

© Marine Puech, 2011

Université de Montréal
Faculté d'Arts et Sciences

Ce mémoire intitulé :
Le développement des proportions métaphysaires chez les hominoïdes : croissance et
influence de la locomotion

présenté par :
Marine Puech

a été évalué par un jury composé des personnes suivantes :

Isabelle Ribot
président-rapporteur

Michelle Drapeau
directeur de recherche

Ariane Burke
membre du jury

RESUMÉ

Dans le cadre de ce mémoire, les relations entre morphologie, locomotion et croissance chez les hominoïdes sont analysées sous l'angle des proportions métaphysaires et de leur acquisition. Plusieurs niveaux d'analyse — intermembre, supérieur et inférieur — sont abordés dans une perspective ontogénique. La masse corporelle et la direction des charges influencent la morphologie des surfaces articulaires et métaphysaires mais aussi leur développement. Les charges étant dépendantes du mode locomoteur et celui-ci se modifiant en fonction de l'âge, on tente de voir à quel(s) moment(s) les changements proportionnels ont lieu et pourquoi ils apparaissent. Des mesures linéaires ont été recueillies sur l'humérus, le radius, le fémur et le tibia sur un échantillon squelettique des espèces *H. sapiens*, *P. troglodytes*, *G. gorilla* et *P. pygmaeus*. À partir de ces mesures et du calcul de certains ratios, des comparaisons intra et interspécifiques ont été réalisées. Les différences les plus significatives entre les espèces se dévoilent au niveau intermembre et sont relatives aux différents pourcentages d'utilisation des membres supérieurs ou inférieurs. Au sein des espèces, les résultats révèlent une similarité dans les réactions des surfaces métaphysaires au niveau intermembre, supérieur et inférieur. Les changements proportionnels ont lieu entre les stades 0 et 1 pour *H. sapiens* (première marche indépendante), entre les stades 2 et 4 pour *P. troglodytes* (majorité du poids corporel soutenue par les membres inférieurs) et entre les stades 3 et 5 pour *G. gorilla* (taille adulte et quadrupédie très majoritaire). Pour *P. pygmaeus* aucun stade en particulier n'a été ciblé par les analyses et cela concorde avec l'homogénéité de ses modes de locomotion employés au cours de la vie. Les différences proportionnelles répondent à des changements locomoteurs majeurs. *Australopithecus afarensis* est intermédiaire entre *H. sapiens* et les grands singes pour de nombreuses comparaisons. Au niveau du genou, les plus jeunes individus *A. afarensis* ne montrent pas de morphologie bipède, similaire aux humains.

Mots-clés : paléanthropologie, développement, croissance, proportions métaphysaires, hominoïdes, locomotion

ABSTRACT

This thesis analyses the relationship between morphology, locomotion and growth in hominoids by studying metaphyseal proportions and development. Several levels of analysis — interlimb, upper and lower limbs — are discussed in an ontogenic perspective. Body mass and direction of loads affect the morphology of articular and metaphyseal surfaces but also their development. Taking into account the locomotion of a species and related loads during growth, we try to determine when proportions change, if at all, and why they appear. *Australopithecus afarensis* is one species for which the debate about its locomotion is still ongoing, study of the ontogeny of its proportions may shed light on the functions of its limbs during locomotion.

Linear measurements were collected on the humerus, radius, ulna, femur and tibia of *H. sapiens*, *P. troglodytes*, *G. gorilla* and *P. pygmaeus*. From these measurements, ratios have been calculated to intra and inter limb proportions of hominoid appendicular skeleton for different age groups.

Differences between species are most significant at the interlimb level and relative to the different relative percentage of upper and lower limbs use. Within species, results reveal a similarity for metaphyseal surfaces responses to loads at all levels of analyses. Proportional changes take place between dental stages 0 and 1 for *H. sapiens* (acquisition of bipedality), between stages 2 and 4 for *P. troglodytes* (majority of body weight supported by the lower limb) and between stages 3 and 5 for *G. gorilla* (*knuckle-walking* for 85 % of the time). For *P. pygmaeus*, no proportional change occur at any specific stage, which corresponds to the absence of changes in locomotor behavior from birth to adulthood in that species. From these data, it appears that proportional differences are responses to major changes in the mode of locomotion. *Australopithecus afarensis* is intermediate between *H. sapiens* and apes for many proportional comparisons while the knee joint, contrarily to expectation, is not like the bipedal humans.

Key words : paleoanthropology, development, growth, metaphyseal proportions, hominoids, locomotion

TABLE DES MATIÈRES

RESUMÉ	iii
ABSTRACT	iv
TABLE DES MATIÈRES	v
LISTE DES FIGURES	viii
LISTE DES TABLEAUX	x
REMERCIEMENTS	xiv
CHAPITRE 1 INTRODUCTION	1
CHAPITRE 2 MORPHOLOGIE ET LOCOMOTION CHEZ LES HOMINOÏDES ACTUELS ET <i>A. AFARENSIS</i>, PROBLÉMATIQUE ET HYPOTHÈSES DE RECHERCHE	3
2.1 Croissance osseuse et plasticité de l'os	3
2.2 Locomotion des grands singes adultes	6
2.3 Ontogénie locomotrice chez les grands singes	9
2.3.1 <i>Pan troglodytes</i>	10
2.3.2 <i>Gorilla gorilla</i>	11
2.3.3 <i>Pongo pygmaeus</i>	13
2.4 Locomotion de <i>Homo sapiens</i>	14
2.5 Les origines de la bipédie	16
2.6 Débats sur la locomotion et la croissance d'<i>A. afarensis</i>	19
2.6.1 Les arguments de la bipédie stricte et de la composante arboricole	20
2.6.2 Croissance d' <i>A. afarensis</i> et apports de DIK-1-1 dans ce débat	25
2.7 Problématique et hypothèses de recherche	27
2.7.1 Problématique de recherche.....	27
2.7.2 Hypothèses	29
CHAPITRE 3 MATÉRIEL ET MÉTHODES	31
3.1 Description du matériel de recherche	31

3.2 Estimation de l'âge à la mort et échantillon	32
3.3 Collecte des données linéaires	33
3.4 Traitement des données.....	35
CHAPITRE 4 PRÉSENTATION DES RÉSULTATS	37
4.1 Proportions des membres supérieurs par rapport aux membres inférieurs	37
4.1.1 Proportions métaphysaires proximales et distales de l'humérus par rapport à celles du fémur ((HSEPML/FSEPML et HSEDML/FSEDML).....	37
4.1.2 Proportions métaphysaires proximales et distales de l'avant-bras par rapport à celles du tibia ((RSEPA/TSEPA et RSEDA/TSEDA)	41
4.2 Proportions au sein du membre supérieur	47
4.2.1 Proportions métaphysaires proximales et distales de l'humérus (HSEPML et HSEDML) par rapport à la longueur diaphysaire (HL).....	47
4.2.2 Proportions de l'aire au 40% distal de la diaphyse humérale (H40A) par rapport à la longueur diaphysaire humérale (HL)	51
4.2.3 Proportions métaphysaires proximales et distales de l'avant-bras (RSEPA et RSEDA) par rapport à la longueur diaphysaire (RL)	53
4.3 Proportions au sein du membre inférieur	59
4.3.1 Proportions métaphysaires proximales et distales du fémur (FSEPML et FSEDML) par rapport à la longueur diaphysaire (FL)	59
4.3.2 Proportions de l'aire à la mi-diaphyse fémorale (F50A) par rapport à la longueur diaphysaire fémorale (FL).....	63
4.3.3 Proportions métaphysaires proximales et distales de la jambe (TSEPA et TSEDA) par rapport à la longueur diaphysaire (TL)	66
4.3.4 Proportions des piliers fémoraux latéral et médial (FPMAP/FPLAP)	71
4.3.5 Proportions des piliers latéral et médial (FPLAP et FPMAP) par rapport à la largeur métaphysaire distale (FSEDML)	74
CHAPITRE 5 DISCUSSION ET CONCLUSION.....	79
5.1 Rappel des hypothèses et discussion générale.....	79

5.2 Analyses des proportions inter-membres : reflet des différences interspécifiques	80
5.3 Analyses des proportions au sein du membre supérieur : comparaisons interspécifiques.....	83
5.4 Analyses des proportions au sein du membre inférieur.....	87
5.5 Proportions d'<i>A. afarensis</i> : intermédiaire entre grands singes et humains modernes.....	93
5.6 Conclusion et perspectives d'études	97
BIBLIOGRAPHIE.....	100

LISTE DES FIGURES

Figure 2.1 Morphologie de l'os pendant la croissance, Frost (1999).....	4
Figure 2.2 Cartilage de croissance et ossification endochondrale	5
Figure 2.3 Les différents types de charges appliquées à l'os pendant la locomotion (Lieberman et al. 2001).....	28
Figure 3.1 Mesures prises sur l'humérus (a), le radius (b), le fémur (c) et le tibia (d), illustrations de Christie A. (Scheuer et Black 2004)	34
Figure 4.1 Diagrammes en boîtes du rapport de HSEPML sur FSEPML en fonction du stade dentaire	38
Figure 4.2 Diagrammes en boîtes du rapport de HSEDML sur FSEDML en fonction du stade dentaire	38
Figure 4.3 Diagrammes en boîtes du rapport de RSEPA sur TSEPA en fonction du stade dentaire.....	42
Figure 4.4 Diagrammes en boîtes du rapport de RSEDA sur TSEDA en fonction du stade dentaire	42
Figure 4.5 Diagrammes en boîtes du rapport de HSEPML sur HL en fonction du stade dentaire.....	48
Figure 4.6 Diagrammes en boîtes du rapport de HSEDML sur HL en fonction du stade dentaire.....	48
Figure 4.7 Diagrammes en boîtes du rapport de H40A sur HL en fonction du stade dentaire.....	51
Figure 4.8 Diagrammes en boîtes du rapport de RSEPA sur RL en fonction du stade dentaire.....	54
Figure 4.9 Diagrammes en boîtes du rapport de RSEDA sur HL en fonction du stade dentaire.....	54
Figure 4.10 Diagrammes en boîtes du rapport de FSEPML sur FL du stade dentaire	60
Figure 4.11 Diagrammes en boîtes du rapport de FSEDML sur FL en fonction du stade dentaire.....	60
Figure 4.12 Diagrammes en boîtes du rapport de F50A sur FL en fonction du stade dentaire.....	64

Figure 4.13 Diagrammes en boîtes du rapport de TSEPA sur TL en fonction du stade dentaire.....	67
Figure 4.14 Diagrammes en boîtes du rapport de TSEDA sur TL en fonction du stade dentaire.....	67
Figure 4.15 Diagrammes en boîtes du rapport de FPMAP sur FPLAP en fonction du stade dentaire	72
Figure 4.16 Diagrammes en boîtes du rapport de FPLAP sur FSEDML en fonction du stade dentaire	75
Figure 4.17 Diagrammes en boîtes du rapport de FPMAP sur FSEDML en fonction du stade dentaire	75

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 2.1 Fréquence des comportements locomoteurs à l'âge adulte (modifié à partir de Ruff (2002) et Harmon (2007)).....	9
Tableau 2.2 Correspondances entre les stades de développement dentaire, les âges et les comportements locomoteurs chez <i>P. troglodytes</i> (Doran 1992; Doran 1997; Smith et al. 2010; Zihlman et al. 2007).....	10
Tableau 2.3 Correspondances entre les stades de développement dentaire, les âges et les comportements locomoteurs chez <i>G. gorilla</i> (Beynon et al. 1991; Doran 1997; Kelley et Schwartz 2009)	12
Tableau 2.4 Correspondances entre les stades de développement dentaire, les âges et les comportements locomoteurs chez <i>P. pygmaeus</i> (Beynon et al. 1991; Manduell et al. 2011)	14
Tableau 2.5 Correspondances entre les stades de développement dentaire, les âges et les comportements locomoteurs chez <i>H. sapiens</i> (Brenière et Bril 1998; Forssberg 1985; Wells et al. 2002)	16
Tableau 3.1 Description de l'échantillon	32
Tableau 3.2 Acronymes et significations.....	33
Tableau 4.1 Résultats obtenus lors de la comparaison entre stades dentaires des proportions HSEPML/FSEPML et HSEDML/FSEDML chez <i>Homo sapiens</i>	39
Tableau 4.2 Résultats obtenus lors de la comparaison entre stades dentaires des proportions HSEPML/FSEPML et HSEDML/FSEDML chez <i>Pan troglodytes</i>	40
Tableau 4.3 Résultats obtenus lors de la comparaison entre stades dentaires des proportions HSEPML/FSEPML et HSEDML/FSEDML chez <i>Gorilla gorilla</i>	40
Tableau 4.4 Résultats obtenus lors de la comparaison entre stades dentaires des proportions HSEPML / FSEPML et HSEDML / FSEDML chez <i>Pongo pygmaeus</i>	41
Tableau 4.5 Résultats obtenus lors de la comparaison entre stades dentaires des proportions RSEPA / TSEPA et RSEDA / TSEDA chez <i>Homo sapiens</i>	43
Tableau 4.6 Résultats obtenus lors de la comparaison entre stades dentaires des proportions RSEPA / TSEPA et RSEDA / TSEDA chez <i>Pan troglodytes</i>	44

Tableau 4.7 Résultats obtenus lors de la comparaison entre stades dentaires des proportions RSEPA / TSEPA et RSEDA / TSEDA chez <i>Gorilla gorilla</i>	44
Tableau 4.8 Résultats obtenus lors de la comparaison entre stades dentaires des proportions RSEPA / TSEPA et RSEDA / TSEDA chez <i>Pongo pygmaeus</i>	45
Tableau 4.9 Résultats obtenus lors de la comparaison entre stades dentaires des proportions HSEPML / HL et HSEDML / HL chez <i>Homo sapiens</i>	49
Tableau 4.10 Résultats obtenus lors de la comparaison entre stades dentaires des proportions HSEPML / HL et HSEDML / HL chez <i>Pan troglodytes</i>	49
Tableau 4.11 Résultats obtenus lors de la comparaison entre stades dentaires des proportions HSEPML/HL et HSEDML/HL chez <i>Gorilla gorilla</i>	50
Tableau 4.12 Résultats obtenus lors de la comparaison entre stades dentaires des proportions HSEPML / HL et HSEDML / HL chez <i>Pongo pygmaeus</i>	50
Tableau 4.13 Résultats obtenus lors de la comparaison entre stades dentaires des proportions H40A/HL chez <i>Homo sapiens</i>	52
Tableau 4.14 Résultats obtenus lors de la comparaison entre stades dentaires des proportions H40A / HL chez <i>Pan troglodytes</i>	52
Tableau 4.15 Résultats obtenus lors de la comparaison entre stades dentaires des proportions H40A / HL chez <i>Gorilla gorilla</i>	52
Tableau 4.16 Résultats obtenus lors de la comparaison entre stades dentaires des proportions H40A / HL chez <i>Pongo pygmaeus</i>	53
Tableau 4.17 Résultats obtenus lors de la comparaison entre stades dentaires des proportions RSEPA/RL et RSEDA/RL chez <i>Homo sapiens</i>	55
Tableau 4.18 Résultats obtenus lors de la comparaison entre stades dentaires des proportions RSEPA/RL et RSEDA/RL chez <i>Pan troglodytes</i>	56
Tableau 4.19 Résultats obtenus lors de la comparaison entre stades dentaires des proportions RSEPA/RL et RSEDA/RL chez <i>Gorilla gorilla</i>	56
Tableau 4.20 Résultats obtenus lors de la comparaison entre stades dentaires des proportions RSEPA/RL et RSEDA/RL chez <i>Pongo pygmaeus</i>	57
Tableau 4.21 Résultats obtenus lors de la comparaison entre stades dentaires des proportions FSEPML/FL et FSEDML/FL chez <i>Homo sapiens</i>	61

Tableau 4.22 Résultats obtenus lors de la comparaison entre stades dentaires des proportions FSEPML/FL et FSEDML/FL chez <i>Pan troglodytes</i>	61
Tableau 4.23 Résultats obtenus lors de la comparaison entre stades dentaires des proportions FSEPML/FL et FSEDML/FL chez <i>Gorilla gorilla</i>	62
Tableau 4.24 Résultats obtenus lors de la comparaison entre stades dentaires des proportions FSEPML/FL et FSEDML/FL chez <i>Pongo pygmaeus</i>	62
Tableau 4.25 Résultats obtenus lors de la comparaison entre stades dentaires des proportions F50A/FL chez <i>Homo sapiens</i>	64
Tableau 4.26 Résultats obtenus lors de la comparaison entre stades dentaires des proportions F50A/FL chez <i>Pan troglodytes</i>	65
Tableau 4.27 Résultats obtenus lors de la comparaison entre stades dentaires des proportions F50A/FL chez <i>Gorilla gorilla</i>	65
Tableau 4.28 Résultats obtenus lors de la comparaison entre stades dentaires des proportions F50A/FL chez <i>Pongo pygmaeus</i>	66
Tableau 4.29 Résultats obtenus lors de la comparaison entre stades dentaires des proportions TSEPA/TL et TSEDA/TL chez <i>Homo sapiens</i>	68
Tableau 4.30 Résultats obtenus lors de la comparaison entre stades dentaires des proportions TSEPA/TL et TSEDA/TL chez <i>Pan troglodytes</i>	69
Tableau 4.31 Résultats obtenus lors de la comparaison entre stades dentaires des proportions TSEPA/TL et TSEDA/TL chez <i>Gorilla gorilla</i>	69
Tableau 4.32 Résultats obtenus lors de la comparaison entre stades dentaires des proportions TSEPA/TL et TSEDA/TL chez <i>Pongo pygmaeus</i>	70
Tableau 4.33 Résultats obtenus lors de la comparaison entre stades dentaires des proportions FPMAP/FPLAP chez <i>Homo sapiens</i>	72
Tableau 4.34 Résultats obtenus lors de la comparaison entre stades dentaires des proportions FPMAP/FPLAP chez <i>Pan troglodytes</i>	73
Tableau 4.35 Résultats obtenus lors de la comparaison entre stades dentaires des proportions FPMAP/FPLAP chez <i>Gorilla gorilla</i>	73
Tableau 4.36 Résultats obtenus lors de la comparaison entre stades dentaires des proportions FPMAP/FPLAP chez <i>Pongo pygmaeus</i>	73

Tableau 4.37 Résultats obtenus lors de la comparaison entre stades dentaires des proportions FPLAP / FSEDML et FPMAP / FSEDML chez <i>Homo sapiens</i>	76
Tableau 4.38 Résultats obtenus lors de la comparaison entre stades dentaires des proportions FPLAP / FSEDML et FPMAP / FSEDML chez <i>Pan troglodytes</i>	76
Tableau 4.39 Résultats obtenus lors de la comparaison entre stades dentaires des proportions FPLAP / FSEDML et FPMAP / FSEDML chez <i>Gorilla gorilla</i>	77
Tableau 4.40 Résultats obtenus lors de la comparaison entre stades dentaires des proportions FPLAP / FSEDML et FPMAP / FSEDML chez <i>Pongo pygmaeus</i>	78

REMERCIEMENTS

Je tiens tout d'abord à remercier ma directrice de recherche, Dr. Michelle Drapeau pour ses précieux conseils, sa patience et sa participation à mon propre développement intellectuel et universitaire tout au long de la réalisation de ce projet et au cours de ces deux dernières années. Merci aux Dr. Isabelle Ribot et Dr. Ariane Burke pour leurs commentaires et suggestions quant à la forme finale de ce mémoire mais aussi pour leur accompagnement au cours de mes deux années de maîtrise.

Je remercie le National Museum of Natural History de Washington, le Cleveland Museum of Natural History et le Museum National d'Histoire Naturelle de Paris pour l'accueil et leur autorisation d'étudier les collections ostéologiques. Un merci tout particulier à Patrice Courtaud pour sa générosité et pour l'accès à l'ostéothèque de Pessac et sa fabuleuse collection.

Je tiens aussi à remercier Emeline et Fanny, collègues mais avant tout amies sans qui ces heures passées au bureau n'auraient jamais pu être aussi enrichissantes et agréables. Merci à mes parents Martine et Laurent, mon frère Romain, ma belle-sœur Anaïs, mon adorable et colérique neveu Gabin et ma meilleure amie Marie pour leur précieux et ch'ti soutien, leurs encouragements et leurs sourires au delà des six mille kilomètres qui nous séparent. Un merci tout particulier à Nicolas pour ses encouragements et sa présence. Merci à Selam, célèbre *A. afarensis* mais aussi un chat attentif et affectueux quoique dénué d'encouragement. Merci aux amis de fouilles. Finalement, merci et toutes mes excuses à tous ceux que je n'ai pas cités mais qui m'ont entourés tout au long du parcours, ils se reconnaîtront.

CHAPITRE 1 INTRODUCTION

Les relations entre les transformations développementales et évolutives ont suscité un vif intérêt avant les années quarante (Child 1941; DeBeer 1930; Huxley 1932). Ces chercheurs s'intéressaient aussi bien au développement fœtal qu'au développement postnatal. Après une vingtaine d'années sans apport majeur dans le domaine, Gould (1966; 1968; 1977) produit des travaux qui s'intéressent aux phénomènes d'allométrie et d'hétérochronie. Depuis, de nombreuses études se sont centrées sur l'allométrie et l'hétérochronie ontogénique pour parler des questions de diversité morphologique et développementale chez des espèces vivantes et éteintes (Shea 1988; 1992).

Ces concepts peuvent être utilisés dans l'étude du comportement locomoteur et son influence sur le développement squelettique chez les hominidés. Au cours de la croissance et donc en fonction de l'âge d'un individu, sa façon de se mouvoir, de se déplacer et de se positionner va évoluer. Dans le cadre de ce mémoire, on veut explorer la corrélation possible entre le comportement locomoteur d'une espèce et ses proportions métaphysiques à un certain âge. Lorsque ce comportement change, on se demande s'il y a des répercussions sur ces proportions. Nous nous intéresserons aussi aux ressemblances et aux différences entre les espèces. Si ces espèces ont une trajectoire ontogénique des proportions semblable, quels sont les aspects qu'elles partagent dans leur locomotion ? L'étude intègre des espèces encore vivantes mais s'ouvre à une espèce fossile bien particulière dont la compréhension du mode de locomotion pose encore des problèmes, *Australopithecus afarensis*. Dans l'optique de cette recherche, obtenir des données pour *A. afarensis* aurait été l'idéal or la conservation jusqu'à nos jours de plusieurs éléments squelettiques issus d'un même individu est extrêmement rare. Les comparaisons morphologiques et ontogéniques entre les hominoïdes actuels et *A. afarensis* seront donc réduites, toutefois nous espérons pouvoir extraire quelques informations pertinentes du peu d'individus dont dispose l'étude.

La rétention d'une composante arboricole dans le répertoire locomoteur des hominines fossiles du Pliocène est encore matière à débat en paléanthropologie (DeSilva 2009; Kimbel et Deleuzene 2009; Ward 2002). On ne sait pas encore si elle est le résultat d'une sélection pour une locomotion partiellement arboricole ou d'une absence de sélection vis-à-vis de ces traits (Drapeau et al. 2005). Pour inférer le (ou les) mode(s) de locomotion employé(s) par une espèce, on examine la morphologie du squelette postcrânien. Les différences de proportions des os et notamment des surfaces articulaires sont élevées entre des espèces dont la locomotion est différente (Ruff 2003b). En résumé, selon le mode de locomotion et la taille des individus, la masse et la direction des charges sur le squelette vont modifier différemment la morphologie des articulations (Godfrey et al. 1991; Godfrey et al. 1995; Jungers 1988; Lieberman et al. 2001; Ruff 2003a; Ruff et al. 1993). Il faut néanmoins faire attention aux parts génétique et environnementale de ces différences car les causes possibles sont souvent difficilement dissociables. En effet, les espèces étudiées dans le cadre de ce mémoire sont proches phylogénétiquement et des ressemblances entre elles peuvent être dues à l'inertie phylogénétique, autrement dit, le degré de parenté (Ruff 2002) menant à une absence de sélection des traits. De plus, les différences entre espèces peuvent correspondre à des différences locomotrices et être génétiques, c'est-à-dire avoir évoluées par sélection naturelle.

Dans le cadre de ce mémoire, où s'ajoute la dimension ontogénique à l'étude de la locomotion, on veut savoir quels facteurs influencent le développement des surfaces métaphysaires et la différenciation de ces proportions entre plusieurs espèces proches phylogénétiquement. L'étude a une vision exploratrice dans le sens où le nombre de proportions évaluées est grand. On s'intéresse aux proportions inter-membres et intra-membres pour savoir si certaines espèces se différencient plus d'autres espèces à divers niveaux d'analyse. Une telle approche est pertinente pour avoir une compréhension globale du développement des proportions. Dans le cadre d'un mémoire, l'étude ne peut pas être exhaustive et doit se limiter à un certain nombre de proportions dont nous tenterons néanmoins de tirer le plus possible d'informations.

CHAPITRE 2 MORPHOLOGIE ET LOCOMOTION CHEZ LES HOMINOÏDES ACTUELS ET *A. AFARENSIS*, PROBLÉMATIQUE ET HYPOTHÈSES DE RECHERCHE

Dans cette partie, nous abordons la morphologie des hominoïdes actuels et celle d'*A. afarensis* en lien avec leur locomotion. Cette dernière est changeante au cours de la vie et nous détaillerons par quelles phases locomotrices chaque espèce passe avant d'atteindre son mode de locomotion adulte. Ce chapitre permettra de mettre en lien les différentes classes d'âge, représentées par des stades dentaires, et les modes de locomotion associés avec ces derniers. Ainsi, s'il y a des changements proportionnels entre deux stades dentaires, nous verrons si on peut les corrélérer avec un changement locomoteur. Avant cela, nous nous intéressons à la croissance de l'os et à la plasticité des surfaces articulaires et métaphysaires.

2.1 Croissance osseuse et plasticité de l'os

Avant d'aborder l'ontogénie locomotrice des grands singes, il convient de rappeler les processus de croissance au niveau distal des os longs puisque le sujet de ce mémoire est le développement des proportions métaphysaires de la naissance à l'âge adulte.

Les épiphyses se développent à partir d'un cartilage sphérique dont la croissance est centripète (du dedans au dehors) et l'ossification est endochondrale tandis que la diaphyse se développe à partir d'un cartilage de croissance discoïde dont la croissance est axiale et l'ossification est périchondrale (Platzer 2005; Pous et al. 1980).

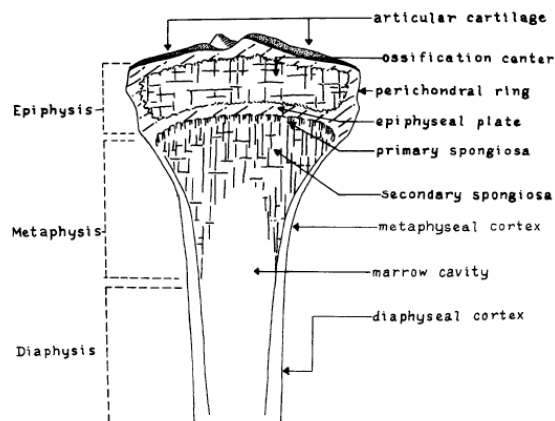


Figure 2.1 Morphologie de l'os pendant la croissance, Frost (1999)

À la frontière entre les épiphyses et la diaphyse se trouve le cartilage de conjugaison dans lequel s'activent différents processus d'ossification (Fig. 2.1 et 2.2). Au plus proche des épiphyses se situe la zone du haut cartilage de type hyalin (Fig. 2.2, #1). En-dessous, se trouve la zone du cartilage sérié (Fig. 2.2, #2). C'est là que les cellules cartilagineuses se forment et se multiplient. Vient ensuite la zone du cartilage hypertrophique (Fig. 2.2, #3) dans laquelle a lieu la calcification, suivie de la zone de destruction du cartilage par les chondroclastes (Fig. 2.2, #4) qui sont remplacés par les ostéoblastes construisant l'os (Fig. 2.2, #5). Ces ostéoblastes sécrètent des facteurs stimulant la croissance du cartilage (FGF, Fibroblast Growth Factor). Au niveau le plus bas (6) se retrouvent les cellules mésenchymateuses du tissu réticulaire de la moelle osseuse.

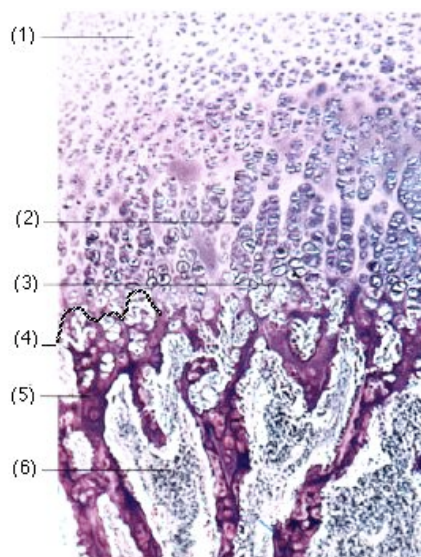


Figure 2.2 Cartilage de croissance et ossification endochondrale

Le développement de l'anneau péricondral qui entoure et supporte les plaques de croissance épiphysaire (Fig. 2.1) détermine le diamètre et la taille de nombreuses articulations (Figure 2.1). Si ce développement était contrôlé uniquement par les gènes et hormones de croissance et non par les charges induites par la croissance et le poids corporel, il n'y aurait pas de différence de taille entre une personne marchant normalement et une autre ayant son membre paralysé (Frost 1999). Amtman (1979) avait démontré la capacité plastique des articulations et des surfaces métaphysaires par le rôle majeur que tient la distribution des charges compressives imposées lors de la croissance à partir des plaques épiphysaires. Stokes et al. (2002), par l'intermédiaire d'une expérience sur les rats (extension ou compression de leur colonne vertébrale), ont noté que la taille de la zone du cartilage hypertrophique était plus grande lorsque la colonne vertébrale était compressée. Une zone de cartilage hypertrophique plus grande signifie plus de chondrocytes et donc une plus grande calcification de l'os. Les charges mécaniques peuvent donc être modulées par la croissance et donc par l'augmentation des charges sur les surfaces articulaires et métaphysaires. L'architecture trabéculaire de la métaphyse ne semble néanmoins pas être modifiée par le niveau d'activité ou le degré de sollicitation des articulations. L'étude Carlson et al. (2008) a montré, chez la souris, que

l'organisation de l'os trabéculaire ne changeait pas pendant la croissance squelettique selon la forme de ses déplacements (en ligne droite ou en virage). Ces résultats rejoignent la théorie de Lieberman et al. (2001) sur l'indépendance de la taille des articulations face aux niveaux d'activités différentiels entre les individus d'une même espèce. Selon le même auteur, la taille des articulations est relative au comportement locomoteur mais des différences dans le degré de sollicitation des articulations, suivant le niveau d'activité, auraient des conséquences négligeables sur la taille des articulations. Le but de ce mémoire est de voir s'il y a lien entre les changements des modes de locomotion et le développement de la taille des surfaces métaphysaires, que les causes soient génétiques ou environnementales. Si un changement proportionnel apparaît, le changement locomoteur peut en être le signal.

2.2 Locomotion des grands singes adultes

Les grands singes ont en commun la possession de caractères morphologiques étroitement liés à une locomotion arboricole. Leurs différences morphologiques sont attribuables aux niches écologiques associées à chaque espèce (Ward 2007) et qui sont exploitées différemment. Il y a des différences morphologiques sur le post-crânien parmi les grands singes mais elles ne sont pas si grandes. Suivant son environnement et/ou sa taille corporelle, une espèce va privilégier certains comportements locomoteurs ce qui entraîne des adaptations morphologiques par rapport à d'autres. Par exemple, plus un primate est lourd, plus il aura tendance à intégrer de la quadrupédie terrestre et de la suspension sous-branches plutôt que des sauts et de la quadrupédie arboricole dans son répertoire locomoteur. Aussi, les différences de densité d'un habitat forestier, sa disposition, l'existence d'aires ouvertes ou encore, le niveau de la forêt (partie proche du sol ou à la canopée) encourageront différentes stratégies d'adaptations locomotrices. Les niveaux les plus bas de la forêt, où la présence de supports verticaux (troncs et lianes) est la plus importante, sont accueillants pour des espèces pratiquant le saut. À l'inverse, dans

la canopée, où les supports horizontaux sont majoritaires (branches), la quadrupédie et la suspension peuvent y être pratiquées facilement.

Comme pour le reste des espèces primates, les grands singes conservent de longs doigts et des phalanges courbées pour mieux saisir les branches d'arbre (Fleagle 1988). Par ailleurs, les hominoïdes ont développé des traits morphologiques bien spécifiques et adaptés à leur locomotion : une région lombaire réduite pour diminuer l'effet balancier au niveau des hanches lors de la suspension (Cartmill et Milton 1977), un sacrum élargi, un ilium large, une queue absente, des membres inférieurs relativement courts par rapport aux membres supérieurs (par rapport à ce qu'on voit chez *H. sapiens*), des condyles fémoraux larges, un hallux robuste, une cage thoracique large, une scapula positionnée dorsalement, des longs membres supérieurs, une trochlée humérale en forme de bobine, un olécrâne court, une absence d'articulation mais un ménisque fibreux entre l'ulna et la rangée proximale de carpes. Leur grande taille a forcé l'abandon du saut, remplacé par l'utilisation de leurs longs bras afin d'atteindre les branches de la canopée. La grande envergure des bras est soutenue par la position des scapulas dans un plan coronal et l'orientation latérale des cavités glénoïdes ainsi que par la longueur importante des clavicules. Ces hominoïdes pratiquent tous, à plus ou moins grande fréquence, la suspension. Elle est moins présente que chez les espèces de grands singes les plus petites (*Hylobates*) mais plus que chez les cercopithécoïdes. Aussi, ils intègrent à leur locomotion de la grimpe quadrupède. L'orang-outan (*Pongo pygmaeus*), le chimpanzé (*Pan troglodytes*) et le gorille (*Gorilla gorilla*) possèdent ces traits communs mais, étant donné leurs différences locomotrices, ils ont poussé un peu plus loin certaines spécialisations ou innové dans d'autres directions.

Pongo pygmaeus, espèce très dimorphique d'Asie du Sud-Est, est allé vers une spécialisation plus poussée des membres supérieurs pour une suspension facilitée. Ses bras, avant-bras et doigts de pieds et de mains sont encore plus longs que chez les autres grands singes. Ses épaules sont larges. Par comparaison avec les autres grands singes et l'humain moderne, sa cavité glénoïde est bien plus petite par rapport à la taille de la tête humérale conférant à l'espèce une grande mobilité de l'articulation de l'épaule. Ses

membres inférieurs courts sont extrêmement mobiles. De façon générale toutes les articulations les plus importantes (genou, coude, cheville) sont plus mobiles que chez n'importe quel hominoïde (Zihlman et Morbeck 1988). Cette mobilité, autant des membres supérieurs qu'inférieurs, lui permet de se déplacer d'arbre en arbre à l'aide de ses quatre membres. Ces spécialisations morphologiques le rendent ainsi capable d'exploiter les niveaux supérieurs de la forêt. Parmi les grands singes actuels, c'est l'espèce dont les membres supérieurs sont les plus longs et les membres inférieurs les plus courts. L'espèce est aussi capable de pratiquer la quadrupédie terrestre en s'appuyant sur ses poings (Fleagle 1988; Zihlman et Morbeck 1988). Une étude plus récente de Thorpe et Crompton (2006) vient complexifier les précédentes descriptions car ces auteurs expliquent qu'en excluant la suspension pronograde, la locomotion de *P. pygmaeus* est assez semblable à celle de *G. gorilla*. Pour *P. pygmaeus*, une fréquence bien plus grande est donnée à des positions où l'axe du corps est perpendiculaire (orthograde) plutôt que parallèle (pronograde) par rapport au sol. Ces positions compressives du membre postérieur de *P. pygmaeus* diminuent la fréquence des positions de suspension où plus de forces de traction sont à l'œuvre.

Gorilla gorilla et *P. troglodytes* sont assez semblables dans leurs comportements locomoteurs et utilisent tous les deux la quadrupédie terrestre, mais d'une autre manière que celle de *P. pygmaeus* (*knuckle-walking*). Ils ne s'appuient pas sur les poings mais sur les jointures des deuxièmes et troisièmes doigts, les pieds restant à plat. Considérant la contrainte de taille et de poids, *G. gorilla* ne pratique que très peu la suspension par rapport à *P. troglodytes* et *P. pygmaeus* et ne gagne les hauteurs qu'à des fins de repos (Doran 1997; Remis 1998). Les femelles *G. gorilla* peuvent avoir ce comportement plus aisément (Remis 1995). La suspension sous branches de *P. troglodytes* est souvent uni-manuelle (Hunt 1992). La grimpe verticale chez cette dernière espèce est utilisée notamment pour atteindre les zones alimentaires et se pratique le tronc droit avec la participation des bras et des jambes pour monter et stabiliser le corps (Fleagle 1988). La quadrupédie arboricole est pratiquée chez *P. pygmaeus* et *P. troglodytes*.

Tableau 2.1 Fréquence des comportements locomoteurs à l'âge adulte (modifié à partir de Ruff (2002) et Harmon (2007))

Genres	Modes de locomotion	Références
<i>Pan</i>	<i>Knuckle-walking</i> (87%), grimpe (12%), suspension bi-manuelle (1%)	Doran (1996, 1997), (Hunt 1992)
<i>Gorilla</i>	<i>Knuckle-walking</i> (95%), grimpe (4%), peu de suspension bi-manuelle (<1%)	Doran (1996, 1997)
<i>Pongo</i>	Suspension orthograde et pronograde (35%), Grimpe (25%), quadrupédie (18%), autres (22%)	Thorpe and Crompton (2006), (Sugardjito et van Hooff 1986)

2.3 Ontogénie locomotrice chez les grands singes

Avant d'atteindre la morphologie adulte et d'employer les comportements locomoteurs décrits plus haut, les grands singes passent par plusieurs phases locomotrices. Celles-ci s'expliquent par le degré d'autonomie par rapport à la mère, le poids corporel et le stade de développement. Pour certains auteurs, la croissance lente des primates est une réponse à un risque écologique. Par exemple, le fait que les juvéniles soit très arboricoles serait une stratégie d'évitement des prédateurs (Doran 1997; Janson et al. 1993). Afin d'assurer une certaine indépendance locomotrice relativement tôt au cours de la croissance, des modèles de croissance particuliers ont pu être mis en place, notamment une allométrie négative au niveau des extrémités distales ayant pour conséquence des pieds et des mains relativement grands chez les juvéniles (Jungers 1985). Cette stratégie permet aux jeunes de se déplacer sur des substrats mieux adaptés aux adultes. Le comportement locomoteur est donc déjà ressemblant à celui de l'adulte (Lawler 2006) et être un effet indirect d'une sélection pour des mains et des pieds de grande taille. Au niveau des surfaces articulaires, celles-ci sont souvent de grande taille puisque le poids corporel des grands singes est important. Il devient donc nécessaire de bien répartir les charges importantes sur des surfaces articulaires assez grandes (Godfrey et al. 1991; Swartz 1989).

2.3.1 *Pan troglodytes*

Nous avons vu plus haut que *P. troglodytes* était une espèce pratiquant la quadrupédie arboricole, la suspension sous-branches et la quadrupédie terrestre sous forme de *knuckle-walking*. Avant d'arriver à ce répertoire locomoteur diversifié, le jeune chimpanzé passe par plusieurs phases locomotrices. Les individus les plus jeunes, et donc les plus légers, utilisent à une plus grande fréquence leurs membres supérieurs dans les déplacements en se balançant notamment de branche en branche pour se déplacer. En grandissant, la fréquence de la part quadrupède terrestre, dans le répertoire locomoteur du chimpanzé, augmente. Ainsi, au cours du temps, il passe d'une locomotion dominée par la participation des membres supérieurs à une locomotion dominée par la participation des membres inférieurs (Doran 1992; 1993; Kimura 1987). La première marche bipède assistée arrive très précocement, vers six mois. A ce moment-là, la quadrupédie de *P. troglodytes* est encore hésitante mais ne le sera plus dès ses neuf mois. Autour de huit mois, l'espèce enchaîne avec son premier *knuckle-walking*. Jusqu'à deux ans, l'espèce est très active et rapide dans ses déplacements. De trois ans à l'âge adulte, l'activité arboricole diminue et la pratique de la quadrupédie devient régulière, montrant peu de variation de durée et de force (Kimura 1987).

Tableau 2.2 Correspondances entre les stades de développement dentaire, les âges et les comportements locomoteurs chez *P. troglodytes* (Doran 1992; Doran 1997; Smith et al. 2010; Zihlman et al. 2007)

Stade	Age	Description du stade	Comportements
0	< 3 mois	Périnatal	Dépendance S'accroche au dos de leur mère Quadrupédie. Membre supérieur supporte 60% du poids corporel
1	3 mois - 1 an	Dentition déciduale non complète	Hanche/genou/coude fléchis, quadrupédie à + de 50 %, première marche bipède à 6 mois

2	1 -3,8 ans	Dentition déciduale complète	Membre inférieur supporte 45% du poids corporel, marche rapide
3	3,8 - 6,4	Dentition déciduale + M ¹ partiellement ou complètement émergées	Lien avec la mère, moitié de la taille adulte, quadrupédie régulière surtout sur substrat terrestre, grimpe et suspension
4	6,4 - 10,5	M2 partiellement ou complètement émergée	Niveau du tronc plus haut car mbs + longs, de plus en plus de knuckle-walking. Membre inférieur supporte 75% du poids corporel, grimpe, suspension et quadrupédie arboricole
5	10,5 - 12,5	C et M3 partiellement émergées	Moins de contact maternel, 3/4 de la taille adulte.
6	> 13 (femelle) > 15 (mâle)	C et M3 complètement émergées, dents peu usées	Première reproduction, taille adulte Peu de variation de durée et de force pendant la locomotion

suite tableau 2.2

2.3.2 *Gorilla gorilla*

Vivant dans des forêts généralement plus denses que les chimpanzés, ce sont les grands singes les plus imposants et ayant le dimorphisme sexuel le plus marqué. Le gorille atteint une autonomie locomotrice plus précocement que le chimpanzé (Doran 1997). Cette variation interspécifique entre les âges est due aux différences de taille (Doran 1997). Quand la taille est similaire mais que les âges sont différents, les comportements locomoteurs sont très semblables (Fellman 2011) ce qui indique que la variation interspécifique en fonction de l'âge peut être expliquée par la taille corporelle.

Au tout début de leur vie, les jeunes gorilles, comme les chimpanzés et les orangs-outans, sont complètement dépendants de leur mère vis à vis de leur locomotion.

Vers quatre ou cinq mois, ils sont capables de tenir une position bipède assistée. Vers six mois, les activités locomotrices autonomes sont plus fréquentes mais sur de courtes distances. Pour cela, ils utilisent la quadrupédie palmigrade. Vers l'âge de dix ou quinze mois, plus de 60% de la quadrupédie se fait par *knuckle walking*, la grimpe verticale est rendue possible et le temps passé dans les arbres monte à 40%. Pour la position érigée, ils ont encore besoin d'aide. Après l'âge de vingt-et-un mois environ, la grimpe verticale est de moins en moins pratiquée en faveur du *knuckle walking* (Doran 1997).

Comme chez les autres grands singes, le gorille a un indice inter-membre (rapport entre des longueurs d'os longs du membre supérieur par rapport au membre inférieur) élevé (Ward 2007). Ces hauts indices leur permettent de mieux négocier les supports verticaux de large diamètre. Pour arriver à ces proportions, la taille des membres inférieurs diminue quand la taille générale de l'individu augmente (Franciscus et Holliday 1992; Jungers 1982). Le phénomène est appelé allométrie négative. Etant donné les modes de locomotion proches entre *P. troglodytes* et *G. gorilla*, on risque d'apercevoir des proportions similaires.

Tableau 2.3 Correspondances entre les stades de développement dentaire, les âges et les comportements locomoteurs chez *G. gorilla* (Beynon et al. 1991; Doran 1997; Kelley et Schwartz 2009)

Stade	Age	Description du stade	Comportements
0	< 3 mois	Périnatal	Dépendance à la mère, grimpe (74%), bipédie assistée (20%), suspension (8%)
1	3 mois - 1 an	Dentition déciduale non complète	Quadrupédie (55%), grimpe (30%), suspension (4%), bipédie (7%)
2	1 -3,8 ans	Dentition déciduale complète	Quadrupédie (85%) grimpe (8%), suspension (1%), bipédie (2%)
3	3,8 - 5,1	Dentition déciduale + M ¹ partiellement ou complètement émergées	Baisse du temps d'activités arboricoles

4	5,1 - 6	M2 partiellement ou complètement émergée	+ de 90 % de quadrupédie, grimpe (3%), bipédie (1%)
5	>6	C et M3 partiellement émergées	Taille adulte atteinte, absence de changement locomoteur
6		C et M3 complètement émergées, dents peu usées	

suite tableau 2.3

2.3.3 *Pongo pygmaeus*

Cette espèce asiatique, insulaire, solitaire et parfaitement arboricole est très dimorphique, les mâles pouvant être jusqu'à deux fois plus gros et plus lourds que les femelles. Ces dernières sont assez comparables aux chimpanzés adultes en terme de stature et de poids.

Les juvéniles sont très actifs pendant leurs déplacements dans les arbres. Les adultes passent 90% de leur temps dans ces derniers mais leurs mouvements sont bien plus prudents. Ils ont développé un type de déplacement particulier puisque ce sont toujours trois de leurs membres qui sont accrochés ou en appui sur un support. Les déplacements s'exécutent donc un membre à la fois soit en orthograde (majoritairement) soit en pronograde. Bien que réputé pour sa suspension sous-branches, l'importance de cette position est remise en question par Thorpe and Crompton (2006) qui mettent l'accent sur la grimpe verticale ascendante et descendante plutôt que sur la suspension. Lorsqu'au sol (10% du temps), l'orang-outan se déplace par quadrupédie mais prend appui sur ses poings plutôt que sur ses phalanges (*fist-walking*). Chez *P. pygmaeus*, on retrouve assez peu de variation locomotrice selon l'âge (Manduell et al. 2011). Lors des périodes de recherche de nourriture, on note une plus grande utilisation de la quadrupédie chez les adultes que chez les adolescents. C'est par contre l'inverse lors des déplacements. Lors des voyages entre deux lieux, la suspension est le mode de locomotion le plus fréquent, viennent ensuite la grimpe puis la quadrupédie. Le

dimorphisme sexuel chez l'espèce est très grand. Les mâles, plus lourds, ont donc tendance se déplacer plus souvent au sol que les femelles.

Tableau 2.4 Correspondances entre les stades de développement dentaire, les âges et les comportements locomoteurs chez *P. pygmaeus* (Beynon et al. 1991; Manduell et al. 2011)

Stade	Age	Description du stade	Comportements
0		Périnatal	Dépendance à la mère
1		Dentition déciduale non complète	Déplacements : suspension sous-branches (55%), quadrupédie (13%) et grimpe verticale (30%).
2	< 2,7 ans	Dentition déciduale complète	Recherche de nourriture : suspension sous branches (42%), quadrupédie (15 %), grimpe verticale (42%)
3	2,7 - 5,2 ans	Dentition déciduale + M ¹ partiellement ou complètement émergées	Déplacements : suspension sous-branches (55,2%), quadrupédie (10%) et grimpe verticale (31,4%).
4	5,2-9 ans	M2 partiellement ou complètement émergée	Recherche de nourriture : suspension sous branches (41%), quadrupédie (16,5 %), grimpe verticale (42%)
5	>9	C et M3 partiellement émergées	Comportements locomoteurs très peu variables au cours de la vie
6		C et M3 complètement émergée, dents peu usées	

2.4 Locomotion de *Homo sapiens*

Homo sapiens est un cas très particulier parmi les espèces primates. A l'âge adulte, l'humain est complètement bipède lors de ses déplacements. La lignée humaine montre une tendance progressive vers la bipédie en l'incorporant de plus en plus dans un panel locomoteur diversifié. Elle se traduit par un déplacement du centre de gravité menant à des changements morphologiques majeurs. L'humain moderne possède donc

une musculature et une structure osseuse très bien adaptées à la posture érigée et à la marche. Sa colonne vertébrale s'est courbée antérieurement et postérieurement faisant apparaître la lordose lombaire, la cyphose thoracique et la lordose cervicale. Ses ailes iliaques se sont tournées dans un plan presque sagittal afin de donner aux abducteurs leur fonction supplémentaire de stabilisateur. Ses membres inférieurs sont particulièrement longs et robustes (Ruff 2003b). Ses fémurs forment un angle déplaçant le centre de gravité au niveau des genoux et au centre du corps (Tardieu 1997; Tardieu et al. 2006; Tardieu et Trinkaus 1994). Par conséquent, ses tibias se retrouvent parfaitement perpendiculaires par rapport au sol. Ses condyles fémoraux se sont aplatis pour permettre une répartition des charges plus grandes sur le plateau tibial. Son gros orteil s'est aligné avec les autres forçant une répartition des charges bien différente des grands singes notamment sur la plante des pieds. Même par rapport à la bipédie occasionnelle des grands singes, celle de l'humain se distingue d'autant plus qu'elle est caractérisée par les articulations du genou et de la hanche en totale extension (Alexander 2004).

Avant de pouvoir acquérir une bipédie efficace, l'humain passe par des phases d'apprentissage. À la naissance, le nourrisson est évidemment complètement dépendant vis à vis de ses déplacements. Forssberg (1985) démontre que le réflexe d'un nourrisson de poser le talon en premier pendant la simulation d'une marche n'existe pas. Un type de locomotion plantigrade n'est pas du tout intégré dans les réflexes locomoteurs dès la naissance. De plus, les genoux et les hanches restent en hyperflexion. Le modèle plantigrade n'apparaît que pour les enfants de six mois à un an. Une fois l'apprentissage de la marche acquise vers un an, Brenière et Bril (1998) expliquent que la capacité de contrôle de la force gravitationnelle ne commence à être maîtrisée que trois à quatre ans après cette première marche et que cette capacité est pleinement adulte seulement une ou deux années plus tard.

Tableau 2.5 Correspondances entre les stades de développement dentaire, les âges et les comportements locomoteurs chez *H. sapiens* (Brenière et Bril 1998; Forssberg 1985; Wells et al. 2002)

Stades	Age	Description du stade	Comportements
0	< 7 mois	Périnatal	4 pattes ou sur le ventre à partir de 2 mois, support par le membre supérieur et propulsion par le membre inférieur
1	7 - 2,5 ans	Dentition déciduale non complète	Locomotion assistée puis marche indépendante à 15 mois
2	2,5 - 6,2 ans	Dentition déciduale complète	Pas assez larges, genou et hanche fléchis, pieds posés au sol ou sur la pointe des pieds
3	6,2 - 8 ans	Dentition déciduale + M ¹ partiellement ou complètement émergée	Marche complètement adulte, accélération verticale du centre de masse de type adulte
4	8 -11,9 ans	M2 partiellement ou complètement émergée	
5	11,9 -18 ans	M3 partiellement émergée	
6	> 18 ans	M3 complètement émergée, dents peu usées	

2.5 Les origines de la bipédie

Nous avons donc discuté des locomotions associées aux hominoïdes actuels mais l'étude intègre aussi des spécimens *A. afarensis* adultes et juvéniles. Ainsi, on veut voir si des informations pertinentes peuvent ressortir dans l'analyse des proportions et alimenter le débat sur la locomotion des hominines. Or celui-ci est étroitement lié à celui sur les pré-adaptations à la bipédie. Autrement dit, quel(s) type(s) de locomotion ont pu préparer les espèces à progresser vers un modèle locomoteur bipède ? Au sein de ce

débat, on retrouve principalement deux écoles, celle argumentant l'origine terrestre de la bipédie et celle défendant au contraire son origine arboricole. On s'intéresse essentiellement aux arguments liés à l'analyse morphologique et/ou morphométrique plutôt qu'aux hypothèses plus théoriques comme celles de l'origine de la bipédie apprise dans l'eau, de l'origine de la bipédie par la sélection sexuelle ou de l'origine de la bipédie dans la savane.

Pour certains, les espèces bipèdes ont évolué d'espèces pratiquant le *knuckle-walking* (Corruccini et McHenry 2001; Richmond et al. 2001; Richmond et Strait 2000; Richmond et Strait 2001; Washburn 1967). Richmond et collègues (2001) font un résumé d'observations morphologiques soutenant que le *knuckle-walking* a précédé la bipédie. L'humain moderne et les *knuckle-walkers* ont en commun une forte torsion humérale dont la fonction n'est pas similaire mais qui prédit le partage d'un ancêtre commun terrestre et *knuckle-walker*. Au niveau du coude, TM 1517 (*Paranthropus robustus*) partage avec *P. troglodytes* et *G. gorilla* une marge distale du capitulum étendue sur la face postérieure de l'humérus, signe d'une forte extension du coude. Cette hyperextension du coude permet aux *knuckle-walkers* de résister au moment de torsion (Tuttle et Basmajian 1974). En réalisant des analyses en composantes principales au niveau du radius distal, Corruccini (1978) et Richmond et Strait (2000) ont montré que la position de spécimens fossiles tels que AL 288 (*A. afarensis*) et KNM-ER 20419 (*A. anamensis*) était plus proches de celle des *knuckle-walkers* que de *P. pygmaeus* ou *H. sapiens*. Le résultat pour KNM-ER 20419 sera mis en doute par Crompton et Thorpe (2007) en raison de l'absence du processus styloïde. Ces arguments issus de l'analyse morphologique des fossiles et des hominoïdes actuels sont mis en relation avec le paléoenvironnement pour tester les résultats. L'étude isotopique de WoldeGabriel et collègues (2001) montre que 20 à 45% de la biomasse du Middle Awash était composée d'herbe et que les hominines fossiles de la fin du Miocène (*Ardipithecus*) devaient nécessairement se déplacer sur ces zones dépourvues de forêts denses. À partir de l'observation des chimpanzés qui, 80% du temps, se placent en position bipède lors de l'acquisition de nourriture, Richmond et collègues (2001) pensent que ce comportement

peut être, entre autre, à l'origine de la bipédie puisqu'il a l'avantage de laisser les mains libres.

Pour d'autres, les espèces bipèdes ont évolué d'espèces arboricoles orthogrades (Crompton et al. 2008; Senut 2006; Tuttle 1967). La principale critique de Crompton et al. (2008) envers les auteurs adverses est l'absence d'explication sur la manière dont le *knuckle-walking* a pu être une préadaptation à la bipédie. De plus, ce passage par le *knuckle-walking* vers la bipédie aurait nécessité une double évolution de l'orthograde, une fois entre les simiens pronogrades et les hominoïdes fossiles orthogrades et une autre fois entre les *knuckle-walkers* et les hominines bipèdes, se dessinant ainsi une évolution moins parcimonieuse. Certaines études morphologiques montrent que les précurseurs de la bipédie pourraient être la suspension et la grimpe verticale (Prost 1980; Tuttle 1977; Tuttle et al. 1979; Tuttle 1981). Prost (1980) annonçait que la grimpe verticale du chimpanzé était cinématiquement plus proche de la bipédie que le *knuckle-walking*. Les transformations requises pour améliorer la grimpe verticale présageraient alors les traits adaptatifs vus chez les australopithèques. Dans le même registre, Yamazaki et Ishida (1984) ont réalisé une analyse biomécanique de la grimpe verticale et de la bipédie chez le gibbon. En visualisant l'action du pied et les mouvements des articulations, les auteurs ont remarqué que la grimpe verticale nécessitait un fort développement des extenseurs de la hanche et du genou. La bipédie favorisant l'extension du genou et ce mouvement étant important dans les activités quotidiennes du gibbon, on peut donc penser à une phase arboricole ayant ouvert le chemin à la bipédie. Selon Crompton et collègues (2008), un autre argument en faveur de l'origine arboricole de la bipédie est la mise en extension aisée des articulations du membre inférieur chez l'orang-outan ainsi que sa position plus orthograde que chez les autres grands singes. Par conséquent, sa bipédie assistée serait nettement moins coûteuse énergétiquement. Thorpe et collègues (2007) continuent sur cette lancée en expliquant que l'extension de la hanche et du genou est adaptative et en proposant que la bipédie assistée pour atteindre les plus hautes branches de la canopée chez *P. pygmaeus* montre une cinématique plus proche de l'humain moderne dans ce type de locomotion plutôt que pendant la grimpe verticale. À l'inverse, on voit chez *P. troglodytes* et *G. gorilla* une

marche exécutée hanche et genou fléchis. Le lien étroit dans l'utilisation de certains muscles chez *H. sapiens* et *P. pygmaeus* est renforcé par l'étude de Halaczek (1972, citée par Crompton et al. 2008) qui démontre que la variation de l'angle biépicondylaire chez *P. pygmaeus* recouvre celle de *H. sapiens* illustrant ainsi une similarité de la répartition des charges sur les membres inférieurs. Harmon (2007) montre ailleurs que la forme du fémur proximale est proche entre ces deux espèces. Certains auteurs ont tenté de contrer certains arguments cités plus haut pour une origine arboricole de la bipédie. Begun et al. (2007) contredisent l'évolution indépendante de caractéristiques relatives au *knuckle-walking* dans trois lignages différents (*Pan*, *Gorilla* et *Homo*), surtout parce que l'humain ne pratiquant pas cette forme de locomotion, la présence de ces traits seraient hautement improbable sans l'existence d'un ancêtre commun aux grands singes africains et aux humains pratiquant lui-même le *knuckle-walking*. Ils se posent aussi la question de la distinction entre le poids relatif porté par les membres supérieurs et les membres inférieurs pendant la bipédie assistée chez *P. pygmaeus*. Sans la réponse à cela, il est difficile de savoir s'il s'agit d'une bipédie assistée par les mains ou d'une suspension assistée par les pieds. Un autre argument est relatif à l'extension exceptionnelle de la hanche possible chez l'orang-outan mais réfuté par Begun et al. (2007). Ces derniers disent que l'extension du membre inférieur est, même si plus grande que chez les autres grands singes, loin d'être si exceptionnelle et que la bipédie de l'orang-outan reste particulière avec ses hanches en abduction et ses genoux orientés latéralement. Crompton et Thorpe (2007) rétorquent en expliquant que les degrés d'extension sont similaires entre l'orang-outan et l'humain, soit aux alentours de 180° - 210°.

2.6 Débats sur la locomotion et la croissance d'*A. afarensis*

Jusqu'à récemment, les études sur la locomotion ont donc surtout décrit des morphologies adultes. Pour *A. afarensis*, ces études s'appliquent souvent à faire la part entre les traits dérivés de la bipédie et les traits primitifs de l'arboricolisme présents chez cet hominine. Au fil du temps se sont mis en place deux écoles de pensée : l'une en faveur d'une bipédie stricte et l'autre en faveur d'une bipédie associée à une composante

arboricole chez *A. afarensis*. La question est moins de savoir si un trait morphologique est bien spécifique aux espèces arboricoles que de reconnaître si *A. afarensis* le possède. Aussi, on sait que la morphologie de ce dernier n'est pas tout à fait moderne et que les adaptations morphologiques spécifiques à la bipédie ne sont pas toutes présentes. Dès lors, si bipédie stricte il y a eu, elle était bien différente de la nôtre. Cette partie du mémoire confrontera les arguments des deux écoles pour chaque région anatomique.

2.6.1 Les arguments de la bipédie stricte et de la composante arboricole

Les théories se basent sur beaucoup de régions anatomiques : les ailes iliaques, les cols fémoraux, l'articulation talo-crurale, la morphologie du calcaneus, les phalanges des pieds et des mains, les morphologies de l'humérus distal et de la scapula. Nous verrons, pour chaque région anatomique, quels sont les arguments pour et contre un mode de locomotion bipède stricte.

Au niveau du membre inférieur, on a décrit à *A. afarensis* des ailes iliaques courtes abaissant ainsi le centre de masse pour une position érigée plus aisée. Aussi sont-elles orientées sagittalement pour donner aux abducteurs leur fonction stabilisante (Lovejoy 1988). Stern et Susman (1981) relativisent cette conclusion et expliquent que la grimpe verticale a une valeur préadaptative par rapport à la bipédie. En effet, d'après des examens électromyographiques sur deux gibbons, un orang-outan et quatre chimpanzés, pendant la grimpe verticale ou la bipédie assistée, une grande similarité dans le mode de fonctionnement du moyen fessier (*gluteus medius*) a été remarquée. Ce résultat montre que chez *A. afarensis*, la position plus sagittale des ailes iliaques ne signifie pas nécessairement la perte de la fonction extensive des petits et moyens fessiers.

Toujours selon Lovejoy (1988), *A. afarensis* va encore plus loin dans la spécialisation bipède puisque ses cols fémoraux sont plus longs que ceux des humains modernes. La phase d'expansion cérébrale n'ayant pas encore eu lieu, le bassin d'*A. afarensis* a donc pu rester relativement étroit antéro-postérieurement. Toutes les

innovations favorisant la bipédie ont pu être mises en place sans la contrainte obstétrique extrême qui apparaît plus tard et atteint son apogée chez *H. sapiens*. Ce dernier a dû négocier entre le gain en largeur antéro-postérieure du canal obstétrique et une morphologie permettant la marche bipède. Les longs cols fémoraux présents chez *H. sapiens* servent à accroître la force de levier des muscles abducteurs pour la stabilisation du bassin pendant la marche. En effet, la largeur du bassin s'étant agrandie avec la mise en position des ailes iliaques dans un plan sagittal, les muscles abducteurs se sont éloignés du centre de masse de la cage thoracique demandant un effort de contraction supplémentaire pour soutenir et stabiliser le haut du corps. L'élongation des cols fémoraux permet donc de laisser plus de place à ces muscles pour accroître leur force de levier. Le col fémoral étant plus long chez *A. afarensis* que chez *H. sapiens*, les muscles ont un meilleur levier (Lovejoy 1988). Un autre argument portant sur le col du fémur est l'épaisseur de l'os cortical. En effet, le modèle de répartition de l'os cortical sur le col du fémur chez *A. afarensis* est proche de celui des humains modernes (Lovejoy et al. 2002; Ohman et al. 1997). Les défenseurs de la composante arboricole (Stern et Susman 1983) se sont intéressés à une région anatomique proche, la tête fémorale. Ils ont tenté de démontrer la capacité accrue d'abduction du membre inférieur grâce à l'observation de la tête fémorale en vue supérieure. Chez l'humain, la marge articulaire supérieure va d'un point antéro-latéral à un point plus postéro-médial. Pour les auteurs, la marge articulaire supérieure de *A. afarensis* va d'un point antéro-médial à un point plus postéro-latéral, ce qui est la morphologie typique des grands singes et serait le signe d'une grande abduction possible pour l'articulation coxo-fémorale, idéale dans un contexte arboricole.

L'articulation talo-crurale d'*A. afarensis* est, selon Latimer et al. (1987), complètement moderne et donc parfaitement adaptée à la bipédie. L'angle du tibia est perpendiculaire au sol. Selon les tenants de la théorie de la bipédie stricte chez *A. afarensis*, ces spécialisations - ou contraintes fonctionnelles imposées par la bipédie - auraient eu pour effet d'annihiler toute forme de pratique arboricole. Une étude cinématique des chimpanzés pendant la grimpe verticale réalisée par DeSilva (2009) montre que l'articulation de la cheville serait très bien adaptée à une forte dorsiflexion et inversion du pied sur le tronc pendant la grimpe verticale. Or les configurations

ostéologiques qui rendent possibles ces mouvements ne sont pas présentes chez *A. afarensis*. Contrairement à Latimer et al. (1987), DeSilva n'écarte pas définitivement la possibilité d'une composante arboricole dans la locomotion de cette espèce fossile mais pense que si pratique arboricole il y a eu, la manière de le faire n'était pas de type "chimpanzé". Stern et Susman (1983) contredisent Latimer et al. (1987) et DeSilva (2009) en disant que la flexion plantaire aurait pu être importante d'après la morphologie de l'articulation talo-crurale.

D'autres aspects morphologiques du membre inférieur d'*A. afarensis* soutiennent l'hypothèse de la bipédie stricte notamment celui des articulations métatarso-phalangiennes qui sont de type moderne (Latimer et Lovejoy 1990b). L'allure du calcaneus (soit une tubérosité calcanéenne imposante, un processus plantaire latéral discret et l'orientation des surfaces articulaires) serait aussi un reflet de répartition différente des charges et de moindre mobilité de l'articulation de la cheville (Latimer et Lovejoy 1989). Là aussi, la flexibilité étant un caractère avantageux pour le déplacement arboricole, sa disparition au profit d'une cheville plus rigide inhiberait le potentiel arboricole d'*A. afarensis*. L'orientation et la courbure de la surface articulaire distale du cunéiforme médial avec le premier métatarse auraient eu le même effet (Latimer et Lovejoy 1990a).

Au niveau des extrémités inférieures et supérieures, les phalanges d'*A. afarensis* seraient plus courtes que celles des grands singes actuels (Lovejoy 1988), rendant incompatible cette morphologie et la facilité de s'accrocher aux branches. De plus, le gros orteil serait aligné aux autres à l'image de la morphologie humaine (Latimer et Lovejoy 1989). Avant ces articles, Stern et Susman (1983) avaient décrit les différences de courbure entre les phalanges proximales des mains et des pieds de grands singes et d'humains modernes en intégrant les données du spécimen AL 333-115 dans cette variation. Les pieds et les mains d'espèces arboricoles sont plus arquées (Oxnard 1973) car la majorité du temps ils sont en flexion afin de s'adapter aux déplacements et postures de suspension et de grimpe. La courbure des phalanges aide à la flexion *quasi* constante de ces extrémités. Stern et Susman (1983) ont démontré que la courbure des phalanges

proximales d'*A. afarensis* tendait à se rapprocher de celle des grands singes plutôt que de celle des humains modernes.

Pour le squelette post-crânien, étant donné son état assez complet, Lucy (AL 288-1) suggère les proportions d'*A. afarensis*. L'emphase a été mise sur la place intermédiaire entre *H. sapiens* et *P. troglodytes*. Ainsi, si l'on imaginait une femme moderne de même poids que Lucy, son fémur aurait été bien trop court (Franciscus et Holliday 1992; Jungers et Stern 1983). Ces fémurs courts sont encore une morphologie présente chez *A. africanus* et *H. habilis*. Cette morphologie a un impact évident sur l'allure de la marche bipède de l'espèce et sur la cinématique de la marche. Des fémurs plus courts entraînent une longueur de pas réduite faisant monter en flèche l'énergie nécessaire pour effectuer une distance de marche similaire à ce que *H. sapiens* peut effectuer avec facilité (Franciscus et Holliday 1992). Cette interprétation contredit néanmoins celle de Stern et al. (1999). D'après cette description, une marche bipède de type moderne aurait donc coûté très cher énergétiquement à *A. afarensis*. La démarche devait donc être très différente, voire accompagnée et soutenue par un autre mode locomoteur. Crompton et al. (1998) démontrent que la démarche d'*A. afarensis* est plus avantageuse énergétiquement en position érigée que hanche et genou fléchis. Stern et al. (1999) écrivent un article en réponse à Crompton et al. (1988) quant à l'impossibilité pour *A. afarensis* de tenir leur hanche en hyperextension (Stern et Susman 1983; Susman et al. 1984) à cause de l'orientation presque coronale des ailes iliaques, de l'absence de prolongement de la corne antérieure de l'acetabulum, de l'inclinaison postérieure de la surface articulaire distale du tibia et des ligaments sacro-iliaques et sacro-tubéraux peu développés. Ils sont d'accord sur le coût énergétique plus élevé de la marche hanche et genou fléchis mais tentent de prouver que ces coûts ne sont pas aussi élevés que le laisse penser l'étude de Crompton et al. (1998). Ce coût aurait pu être compensé par un vecteur force vertical moins grand sur les membres et les articulations inférieurs qu'en position érigée ainsi qu'une foulée plus grande et donc une fréquence de pas plus basse. En association, ces éléments ne sont pas incompatibles avec un coût énergétique faible lié à la marche hanche et genou fléchis.

Au niveau du membre supérieur, Senut (1980) classe l'humérus distal du spécimen AL-333 dans un groupe morphologique ne contenant pas l'humain moderne. Elle mettra en avant sa gracilité, la légère projection de l'épicondyle latéral et la marge latérale rectiligne. Feldesman (1982) confirme l'observation visuelle de Senut en analysant la forme de l'articulation distale de l'humérus à travers neuf mesures linéaires. Il démontre que la morphologie d'*A. afarensis* pour cette articulation est intermédiaire entre les cébidés du Nouveau-Monde et les plus grands des grands singes.

Selon Stern et Susman (1983), l'orientation de la cavité glénoïde est plus supérieure chez *A. afarensis* par rapport à l'humain. L'orientation de la cavité glénoïde est révélatrice du rôle de la partie supérieure du corps dans la locomotion d'une espèce. Chez *H. sapiens*, sa position est latérale et illustre la position du bras rabaissé ainsi que l'absence de composante arboricole dans notre mode de locomotion. Orientée plus supérieurement, comme c'est le cas des grands singes, elle indique une tendance récurrente pour l'espèce à placer les bras au-dessus de la tête et donc une propension à grimper ou à s'accrocher aux branches. Dans le cas des animaux quadrupèdes, elle est orientée inférieurement – soit vers le sol – afin de placer les membres antérieurs sous l'ensemble du corps. *Australopithecus afarensis* est donc intermédiaire entre les humains modernes et les grands singes, ce qui pour Stern et Susman (1983) peut signifier le maintien d'une composante arboricole dans le répertoire locomoteur de l'espèce.

D'un point de vue plus général, le niveau élevé de robustesse et les proportions des os du membre supérieur de *A. afarensis* peuvent aussi être des indices de la rétention d'une composante arboricole dans le comportement locomoteur (Carlson et al. 2006; Ruff 1994).

Les défenseurs de la bipédie stricte ont tendance à se baser sur des analyses du membre inférieur alors que les défenseurs pour le maintien d'une composante arboricole se sont plus attachés au membre supérieur, au pelvis et aux proportions corporelles. Chacun défend donc sa théorie en fonction de la région anatomique à laquelle il s'intéresse. On ne peut définitivement pas écarter les observations morphologiques du

membre supérieur qui semblent tendre vers le maintien d'une morphologie plus efficace lors de potentiels déplacements arboricoles comparativement à l'humain moderne par exemple.

2.6.2 Croissance d'*A. afarensis* et apports de DIK-1-1 dans ce débat

Australopithecus afarensis apparaît dans le registre fossile entre 3,8 (Belhodelie, Ethiopie) et 3,0 Ma (Omo, Ethiopie). Le premier problème qui se présente dans les études ontogéniques en paléanthropologie est le manque de fossiles notamment à des âges jeunes – exception faite des humains et des Néandertaliens – et donc des séries ontogéniques incomplètes et limitées. C'est pourquoi la découverte de DIK-1-1, nommé Selam par ses découvreurs (Alemseged et al. 2006), est l'ajout d'une pièce supplémentaire au puzzle loin d'être complété mais qui pourrait donner un début d'image sur la croissance d'*A. afarensis*, d'autant plus que sa conservation excellente permet de mettre en connexion de nombreux traits anatomiques autant sur squelette crânien que post-crânien.

Le pattern de développement dentaire d'*A. afarensis* est proche de celui des grands singes. Pour estimer l'âge de DIK-1-1, Alemseged et al. (2006) ont donc utilisé la charte dentaire des gorilles femelles accessible via l'atlas radiographique numérique du crâne et de la dentition des grands singes (Dean et Wood 2003). Chez *A. afarensis*, la taille du cerveau est d'environ 415 cm³ chez l'adulte (Cameron 2002). À trois ans, DIK-1-1 possède une capacité cérébrale de 330 cm³ soit 80 % de la taille adulte. Chez *P. troglodytes* (env. 395 cm³), 90 % de la capacité cérébrale est atteinte à cet âge. Ce modèle se rapproche donc de l'humain moderne pour qui la capacité crânienne est équivalente à 75 % de la taille adulte qui est en moyenne de 1400 cm³ (Coqueugniot et al. 2004). Ces chiffres font donc penser à un développement plus lent du cerveau chez *A. afarensis*, peut-être dans l'optique d'un apprentissage plus long.

Certains éléments prônent en faveur d'une croissance plus courte, proche de celles de grands singes, d'une période adolescente brève et d'une croissance pubertaire précoce et de faible amplitude chez *A. afarensis* (Tardieu 1997). Dans son étude morphogénétique du fémur humain sur laquelle nous reviendrons plus tard dans ce mémoire, Tardieu (1997) a montré que les modifications qu'*A. afarensis* subit au cours de la croissance interviennent dans la période infantile et, contrairement à l'humain, ne montrent pas d'innovations à la période de l'enfance et de l'adolescence. Cette absence de changement serait l'indice d'une croissance précoce. Toujours au niveau crânien, Alemseged et al. (2006) se sont aussi intéressés à la morphologie de l'oreille interne. Cette dernière se rapproche de celle du chimpanzé laissant croire que DIK-1-1 possédait un équilibre moyen et remettant donc en question une bipédie de type moderne (Wood 2006).

DIK-1-1 commence à peine à être étudié par un ensemble de chercheurs. Alemseged et al. (2006) ont fait état de son affiliation phylogénétique, de son âge, de son sexe et des premiers résultats relatifs à ses caractéristiques locomotrices. Ils ont notamment comparé la morphologie de la scapula à celles des hominoïdes d'âge similaire suivants : *H. sapiens*, *P. troglodytes* et *G. gorilla*. Pour la première fois, la scapula de cette espèce peut être observée dans son intégralité. Elle apporterait certains arguments en faveur d'une composante arboricole dans la locomotion d'*A. afarensis*. Cependant, la variation architecturale de la scapula est très mal connue au sein des hominidés. Une corrélation forte entre la forme de la scapula et la fréquence des comportements de suspension et d'arboricolisme n'est pas démontrée, en tout cas pas chez les grands singes (Taylor et Slice 2005). Les conclusions ne devront donc pas être trop hâtives par rapport au maintien de l'arboricolisme ou à la rétention non fonctionnelle de certaines caractéristiques morphologiques. On peut tout de même rappeler qu'une cavité glénoïde plus large indique des mouvements plus petits et moins fréquents des membres supérieurs. La forme de la scapula de DIK-1-1 se rapprocherait de celle du gorille juvénile et adulte (Alemseged et al. 2006). La cavité glénoïde de *H. sapiens* est orientée plus latéralement par rapport à celle du chimpanzé qui est orientée plus supérieurement. Bien qu'on le positionne près du gorille, DIK-1-1 est intermédiaire

entre les grands singes et l'humain moderne pour ces caractéristiques anatomiques. L'orientation supérieure de la cavité glénoïde pourrait être interprétée comme un indice d'arboricolisme mais aussi comme un positionnement plus supérieur de la ceinture scapulaire ou encore comme le reflet d'une activité nécessitant l'élévation des bras au-dessus de la tête (ex : grimpe verticale). La zone d'insertion du muscle supra-épineux, abducteur de l'épaule, est réduite.

Souvent, la position d'*A. afarensis* est intermédiaire entre les grands singes et l'humain moderne, on peut donc penser que l'utilisation des bras était, sinon minimale, moins récurrente que pour les espèces arboricoles. Il est possible que l'espèce utilisait ses membres supérieurs pour atteindre certaines zones alimentaires placées en hauteur mais qu'elle se déplaçait de façon bipède dans son environnement.

2.7 Problématique et hypothèses de recherche

2.7.1 Problématique de recherche

C'est au cours de la croissance des hominoïdes qu'apparaissent ou s'accroissent les différences proportionnelles entre l'homme moderne et les grands singes. Pour ce mémoire, celles-ci concernent la longueur des os longs, la taille des surfaces métaphysaires, ainsi que la forme de la surface métaphysaire du fémur distal. Ces différences de taille et de forme, qui reflètent le transfert de poids, constituent les requis structurels au type de locomotion associé à chaque espèce soit la bipédie, la quadrupédie ou l'arboricolisme (Aiello et Dean 1990). Selon Ruff (1994) et Lieberman et al. (2001), les surfaces articulaires sont moins influencées par l'environnement que la diaphyse des os longs (charge, activités, hormones etc.). Selon la loi de Wolff (1986), le remodelage osseux répond fortement aux charges mécaniques. Celles-ci sont relatives aux forces de compression axiale, de flexion, de torsion ou de cisaillements (Fig. 2.3).

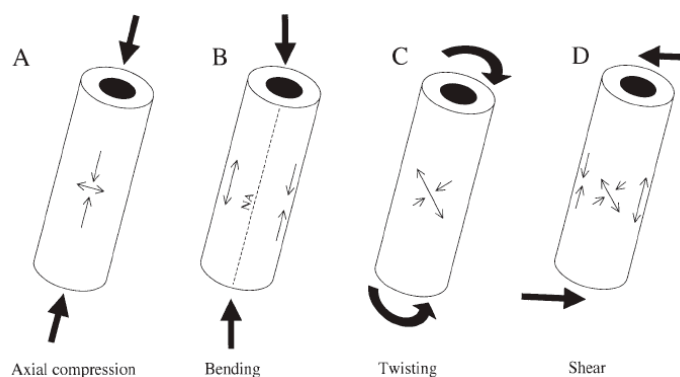


Figure 2.3 Les différents types de charges appliquées à l'os pendant la locomotion (Lieberman et al. 2001)

Néanmoins, certains auteurs pensent que le développement des surfaces articulaires est non seulement gouverné par la génétique mais qu'il est aussi affecté par le mouvement des articulations et la contraction des muscles (Carter et Beaupré 2001; Hildebrand 1988). Selon Lieberman et al. (2001) et Carlson et al. (2008), la taille des surfaces articulaires est relative au comportement locomoteur au niveau de l'espèce et à la masse corporelle au niveau individuel. Autrement dit, elle dépend des modes de locomotion mais très peu de la variation intraspécifique des niveaux d'activités. Les effets des niveaux d'activités sont négligeables relativement aux différences locomotrices interspécifiques. Les changements proportionnels qui pourraient apparaître concernent donc l'ensemble des individus d'une espèce et non pas certains individus plus actifs que d'autres.

Une analyse des modèles ontogéniques menant à la morphologie adulte pourrait donner d'importantes informations sur la mise en place de l'adaptation locomotrice. Les trajectoires ontogéniques peuvent différer d'une espèce à une autre selon les besoins fonctionnels en fonction de l'âge et du comportement locomoteur. Cette étude placera *A. afarensis*, quand cela est possible, au sein de la variation afin de discuter de ses adaptations locomotrices. Il s'agit de tenter de reconstituer un tout petit morceau de l'histoire évolutive de la croissance et du développement humain à partir de ces restes fossiles.

2.7.2 Hypothèses

H0 = Chez les hominoïdes actuels, l'acquisition des proportions métaphysaires n'a aucun lien avec les comportements locomoteurs.

H1A = Le comportement locomoteur d'une espèce va conditionner sa position par rapport aux autres espèces pour une proportion donnée (mesure linéaire A sur mesure linéaire B).

En effet, puisque des locomotions différentes infèrent des répartitions de charges différentes sur le squelette, les ratios proportionnels seront différents d'une espèce à une autre si leur locomotion diffère. Par exemple, si une espèce tend vers une utilisation majoritaire des membres supérieurs en compression, la taille des surfaces métaphysaires à ce niveau pourrait être relativement plus grande qu'au niveau des membres inférieurs. D'un côté, *H. sapiens* ayant une locomotion très singulière parmi les hominoïdes, on peut penser que les valeurs des ratios seront très différentes de celles des grands singes. D'un autre côté, on s'attend à ce que les espèces qui présentent les modes de locomotion les plus similaires auront aussi des ratios similaires.

H1B = En fonction de l'ontogénie locomotrice soit l'évolution des postures et des déplacements pendant la croissance, les espèces devraient montrer des différences de proportions entre les stades dentaires.

Chaque espèce passe par différentes phases locomotrices qui peuvent impliquer une utilisation plus soutenue des membres supérieurs lors des âges les plus jeunes. En grandissant et en modifiant les pourcentages d'utilisation des membres supérieurs par rapport aux membres inférieurs, on peut imaginer des changements dans les proportions articulaires et métaphysaires. L'acquisition de la marche bipède chez *H. sapiens* se fait dès le stade 1 (7 mois - 2,5 ans). Pour supporter les charges et les contraintes sur le membre inférieur, on s'attend à ce qu'il développe précocement voire avant la naissance des surfaces métaphysaires inférieures plus grandes que les grands singes. Ces différences entre les deux groupes devraient donc être les plus marquées dans les comparaisons inter-membres. Les *knuckle-walkers* utiliseront toujours un peu plus leur

membre supérieur lors de leurs déplacements. Cela signifie que les changements proportionnels significatifs, s'ils se produisent, arriveront plus tard que chez *H. sapiens* ou de façon moins tranchée. Chez *P. pygmaeus*, nous avons vu que le répertoire locomoteur restait relativement inchangé de la naissance à l'âge adulte. C'est donc l'espèce qui devrait montrer le moins de changements proportionnels si les proportions étudiées ont un lien, même minime, avec le comportement locomoteur.

H1C = Les spécimens *A. afarensis* devraient montrer des proportions intermédiaires entre les grands singes et les humains modernes.

Il faudra garder à l'esprit que ces quelques spécimens fossiles ne peuvent évidemment pas refléter la variabilité morphologique de la population dont ils sont issus. Il sera nécessaire d'imaginer une plage de variation relativement étendue et de voir si, malgré les résultats, une superposition des gammes de variation est possible ou pas (Jungers 2009). Selon différentes études réalisées sur des spécimens adultes, *A. afarensis* a des proportions plus de type humaine (Green et al. 2007; Hartwig-Scherer et Martin 1991; Johanson et al. 1987; Richmond et al. 2002) par rapport à *H. habilis* et *A. africanus* (McHenry et Berger 1998; McHenry et Brown 2008). De plus, il est un bipède accompli. On se demande donc si notre individu intégrera parfaitement les courbes ontogéniques de l'humain moderne car on sait aussi que les membres supérieurs de *A. afarensis* retiennent quelques caractéristiques morphologiques spécifiques à l'arboricolisme.

CHAPITRE 3 MATÉRIEL ET MÉTHODES

3.1 Description du matériel de recherche

Pour comprendre comment croissance et locomotion sont liées chez *A. afarensis*, il faut pouvoir comparer cette espèce à d'autres, proches phylogénétiquement. C'est pourquoi les espèces comparatives seront nos plus proches cousins – soit *P. troglodytes*, *G. gorilla* et *P. pygmaeus* – et nous-mêmes, *H. sapiens*. En effet, ce sont les meilleurs modèles pour comparer les données ontogéniques puisqu'ils ont en commun une période de croissance et de maturation plus longue et une accélération de la croissance à l'adolescence (Watts 1985) par rapport aux autres mammifères.

La récolte de données sur les grands singes a été réalisée au *National Museum of Natural History* (NMNH) de Washington et au *Cleveland Museum of Natural History* (CMNH). Les spécimens proviennent de campagnes de chasse datant de la première moitié du siècle. Ceux provenant de parcs zoologiques et ceux présentant des pathologies ont été exclus. Les données issues d'humains modernes ont été recueillies à l'ostéothèque de Pessac (Bordeaux, France) et au Musée de l'Homme (Paris). L'échantillon est très hétérogène puisqu'il rassemble des populations de périodes (du Néolithique aux périodes modernes) et de régions diverses. L'hétérogénéité de l'échantillon est un point fort puisque ce genre d'étude nécessite la représentation la plus grande possible de la variation humaine. La variation intra et interpopulationnelle entre peu en jeu puisque la taille des surfaces articulaires est surtout dépendante des modes de locomotion plus que des niveaux d'activités.

3.2 Estimation de l'âge à la mort et échantillon

Au sein de cette étude transversale, l'estimation de l'âge à la mort des individus étudiés pourrait être considérée comme déterminante pour pouvoir placer ces derniers sur un profil de croissance squelettique. Cependant, les collections muséales de grands singes n'ont que rarement en leur possession l'âge des spécimens dont ils disposent. En effet, nombreux sont ceux morts à l'état sauvage et, n'ayant pas été l'objet d'étude, aucun âge n'a été enregistré. D'autres, uniquement pour les humains, sont issus de sites archéologiques pour lesquels aucun registre historique n'existe. Pour s'adapter, ce mémoire suivra l'exemple de Richmond (1998) ou plus récemment de Fellman (2011) qui eux même se sont inspirés de Shea (Shea 1981). Il s'agit d'observer les stades d'émergence dentaire et de les classer dans différents stades de développement dentaire. Chaque stade est défini par un chiffre qui symbolise un état de la dentition ou l'émergence d'une ou plusieurs dents. L'émergence d'une nouvelle dent correspond bien à sa sortie du maxillaire supérieur ou inférieur et non à sa sortie de la gencive. Les stades et leurs descriptions ont déjà été vus dans le chapitre 2 de ce mémoire lors de la description des correspondances entre stade de développement dentaire, âge et comportements locomoteurs (Tableau 2.2, 2.3, 2.4 et 2.5). L'avantage d'utiliser des stades dentaires et non des classes d'âge est d'éviter les erreurs d'estimation d'âge, surtout pour les grands singes pour lesquels très peu de chercheurs ont déterminé les moments d'émergence des dents déciduales (Dean 2000; Dean et Wood 1981; Gavan 1967). Le tableau 3.1 ci-dessous résume le nombre d'individus par espèce et par stade dentaire et une description de chaque stade dentaire est rappelée en légende.

Tableau 3.1 Description de l'échantillon

Espèce	n	SD 0	SD 1	SD 2	SD 3	SD 4	SD 5	SD 6
<i>H. sapiens</i>	81	12	10	24	18	13	0	1
<i>P. troglodytes</i>	32	0	0	5	14	7	5	1
<i>G. gorilla</i>	33	0	2	4	8	9	9	2
<i>P. pygmaeus</i>	24	2	1	2	8	2	4	5
<i>A. afarensis</i>	4	0	0	0	0	0	3	1

SD = Stade Dentaire ; **SD 0**: périnatal, aucune dents déciduales visibles ; **SD 1**: dentition déciduale non complète ; **SD 2**: dentition déciduale complète ; **SD 3**: dentition déciduale + M¹ partiellement ou complètement émergées ; **SD 4**: M² partiellement ou complètement émergées ; **SD 5**: C et M³ partiellement émergées ; **SD 6**: C et M³ complètement émergées

3.3 Collecte des données linéaires

Les surfaces articulaires et métaphysaires de l'humérus, du radius, du fémur et du tibia ont été mesurées à l'aide d'un pied à coulisse électronique et la longueur des os longs avec une planche ostéométrique. Chaque individu a été sélectionné de manière à ce que les lignes épiphysaires soient encore visibles pour bien mesurer au niveau de la surface métaphysaire. Chez *H. sapiens*, les épiphyses se fusionnent à la diaphyse autour de 18-20 ans. Les troisièmes molaires pouvant sortir assez tard, les individus des stades dentaires 5 et 6 sont sous-représentés ou pas représentés du tout. Les données linéaires prises en millimètres forment une grande base de données à partir de laquelle on peut calculer les aires des métaphysaires et les ratios illustrant les proportions qui nous intéressent. Les aires ont été calculées selon la géométrie de la surface. Dans le cadre ce mémoire, les aires, largeurs et longueurs sont désignées par des acronymes afin de simplifier et faciliter la lecture (Tableau 3.2) et présentées dans la figure 3.2.

Tableau 3.2 Acronymes et significations

Acronymes	Descriptions
HL	Longueur max de l'humérus sans épiphyses
HSEPML	Largeur max médio-latérale surface métaphysaire proximale de l'humérus
HSEDML	Largeur max médio-latérale surface métaphysaire distale de l'humérus
H40A	Aire transversale au 40% inférieur de l'humérus (sous insertion du muscle deltoïde). Cavité médullaire comprise.
RL	Longueur maximale du radius sans les épiphyses
RSEPA	Aire de la surface métaphysaire proximale du radius
RSEDA	Aire de la surface métaphysaire distale du radius
TL	Longueur max du tibia sans épiphyses
TSEPA	Aire de la surface métaphysaire proximale du tibia
TSEDA	Aire de la surface métaphysaire distale du tibia
FL	Longueur max du fémur sans épiphyses
FSEPML	Largeur max médio-latérale surface métaphysaire proximale du fémur
FSEDML	Largeur max médio-latérale surface métaphysaire distale du fémur
F50A	Aire à la mi-diaphyse du fémur. Cavité médullaire comprise.
FPLAP	Largeur max antéro-postérieure du pilier latéral du fémur
FPMAP	Largeur max antéro-postérieure du pilier médial du fémur

Ruff (2002) avait déjà utilisé quelques une de ses mesures et démontré pour certaines d'entre elles que l'utilisation de largeur médio-latérale était aussi efficace que le calcul d'aire complexe. Chaque largeur et aire métaphysaire supérieur sera comparée à son homologue inférieur puis comparée à la longueur de l'os. Par exemple, HSEPML sera mis en relation avec FSEPML puis HSEPML et FSEPML seront comparés à HL et FL respectivement. À des fins de comparaison avec les changements morphologiques entre la diaphyse et la métaphyse, l'étude inclut des aires à la mi-diaphyse (H40A et F50A).

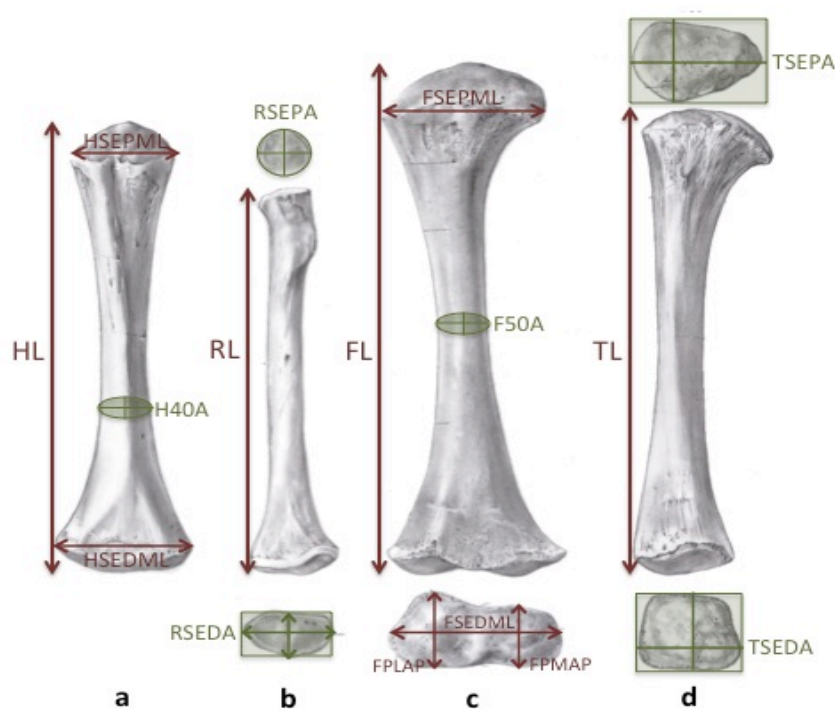


Figure 3.1 Mesures prises sur l'humérus (a), le radius (b), le fémur (c) et le tibia (d), illustrations de Christie A. (Scheuer et Black 2004)

Pour calculer l'aire de la surface des métaphyses qui ont la forme d'un disque, la formule est : $A = \frac{\pi d^2}{4}$ où d est le diamètre. Cette formule est appliquée pour H40A (d : H40ML soit la largeur médio-latérale au 40% inférieur de l'humérus et H40AP soit la largeur antéro-postérieure au 40% inférieur de l'humérus), F50A (d : F50ML soit la largeur médio-latérale au 50% du fémur et F50AP soit la largeur antéro-postérieure à

50% du fémur) et RSEPA (d : RSEPML soit la largeur médio-latérale de la surface métaphysaire proximale du radius et RSEPAP soit la largeur antéro-postérieure de la surface métaphysaire proximale du radius). Pour une surface équivalente à la forme d'un rectangle la formule est simple, il suffit de multiplier la largeur médio-latérale par la largeur antéro-postérieure. La formule s'applique pour RSEDA, TSEPA et TSEDA.

3.4 Traitement des données

Les tests statistiques ont été réalisés avec le logiciel SPSS 17. Dans l'ensemble des cas, le seuil de signification a été fixé à 0,05. Dans un premier temps, toutes les données ont été normalisées (application du logarithme népérien) afin de leur donner une forme linéaire pour la manipulation statistique. Cette étape est nécessaire dans les comparaisons interspécifiques puisque l'étendue de la variation est grande. Cette normalisation permet de stabiliser les variances et de les rendre indépendantes de leur moyenne. Elle parvient donc à préserver la proportionnalité entre des gammes de taille différentes.

La position des ratios sur les diagrammes en boîtes permettra de percevoir les différences de proportions entre les espèces, autrement dit de savoir si une proportion discrimine les espèces entre elles. Nous pourrons répondre à la question relative aux différences de proportions entre les espèces dont la locomotion est différente.

Pour tester les différences intragroupes, la distribution des proportions étudiées (FSEPML/HSEPML, HSEDML/FSEDML, RSEPA/TSEPA, RSEDA/TSEDA, HSEPML/HL, HSEDML/HL, H40A/HL, RSEPA/RL, RSEDA/RL, FSEPML/FL, FSEDML/FL, F50A/FL, TSEPA/TL, TSEDA/TL, FPMAP/FPLAP, FPLAP/FSEDML et FPMAP/FSEDML) a été testée pour chaque stade dentaire afin de déterminer le test statistique à appliquer. Si pour chaque stade dentaire la proportion est distribuée normalement, on utilise un test ANOVA. Si celui-ci est significatif ($p < 0,05$), c'est-à-dire qu'il détecte des différences, on procède à des comparaisons multiples. Dans le cas

d'une homogénéité des variances (test de Levene, $p > 0,05$), on réalise les tests grâce au *post hoc* Bonferroni. Dans le cas contraire, ce sera un *post hoc* Tamhane. Si pour un des stades dentaires la proportion n'est pas distribuée normalement, on réalise un test de Kruskal-Wallis. Si celui-ci est significatif ($p < 0,05$), on procède à des comparaisons par paire grâce au test de Mann-Whitney, avec l'application de la correction de Holm, qui n'exige ni la distribution normale des variables, ni l'homogénéité des variances. L'échantillon doit tout même être supérieur ou égal à trois pour pouvoir détecter des différences statistiquement significatives. Nous pourrions alors répondre à la question relative aux différences de proportions entre les stades dentaires suivant les changements locomoteurs au cours de la vie. Ces tests permettront aussi de voir à quel moment une espèce atteint sa maturité proportionnelle, autrement dit, à quel moment les proportions ne sont plus différentes de celles des individus adultes.

CHAPITRE 4 PRÉSENTATION DES RÉSULTATS

4.1 Proportions des membres supérieurs par rapport aux membres inférieurs

Les comparaisons intermembres pourront nous permettre de voir si des différences de réactions aux charges existent entre les surfaces métaphysaires proximales et distales des os appartenant à des niveaux différents (supérieur ou inférieur). Au sein d'une espèce, il s'agira de mieux comprendre et évaluer l'influence d'un changement locomoteur sur le développement des proportions.

4.1.1 Proportions métaphysaires proximales et distales de l'humérus par rapport à celles du fémur ((HSEPML/FSEPML et HSEDML/FSEDML)

La position des indices sur les diagrammes en boîte (Fig. 4.1 et 4.2) montre, pour les deux proportions, que les largeurs proximales et distales de l'humérus chez l'humain sont plus petites par rapport à celles des grands singes relativement aux mêmes largeurs du fémur. Les grands singes forment donc un second groupe dans ces graphiques, où HSEPML et HSEDML prennent plus d'importance que chez *H. sapiens*. En effet, les indices sont à des niveaux similaires. On note plus de distinction entre les deux groupes pour les proportions métaphysaires distales puisqu'il n'y a pas de superposition des plages de variation. À noter que *P. pygmaeus* se détache des autres espèces pour les largeurs distales puisque HSEDML est relativement encore plus large que FSEDML chez cette espèce. Si on regarde les valeurs des ratios, on note que la largeur FSEPML est toujours plus grande que la largeur HSEPML. Par contre, au niveau distal, FSEDML est toujours plus grande chez l'humain par rapport à HSEDML. Chez les grands singes, FSEDML est égale ou plus étroite que HSEDML.

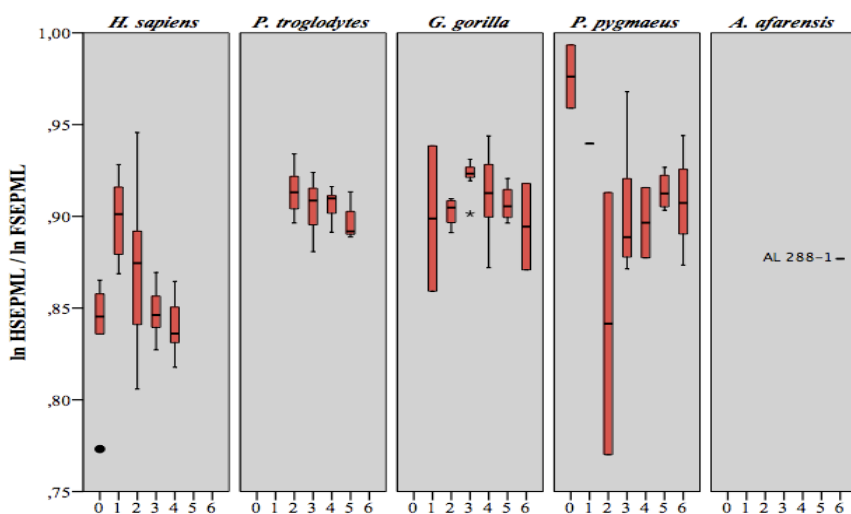


Figure 4.1 Diagrammes en boîtes du rapport de HSEPMML sur FSEPMML en fonction du stade dentaire

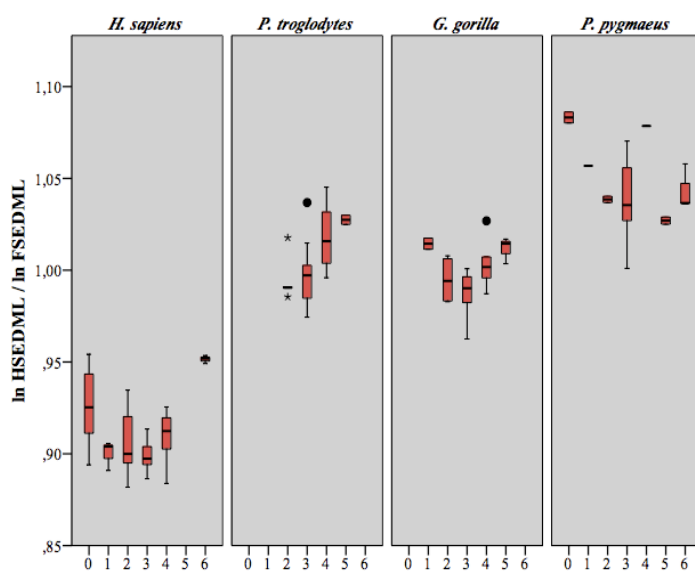


Figure 4.2 Diagrammes en boîtes du rapport de HSEDML sur FSEDML en fonction du stade dentaire

Chez *P. troglodytes* et *G. gorilla* (Tab. 4.2 et 4.3 respectivement), des différences proportionnelles apparaissent uniquement entre les largeurs des surfaces métaphysaires distales (KW, $p < 0,05$). Chez *G. gorilla*, le développement des proportions HSEDML/FSEDML est particulier puisque le rapport diminue avant de

remonter (Fig. 4.2). Cependant, les tests *post hoc* et la correction de Holm ne détectent aucune différence significative entre les stades dentaires chez *G. gorilla* comme chez *P. troglodytes*. Au contraire, ces différences au cours de la croissance n'existent qu'au niveau proximal chez *H. sapiens* (Tab. 4.1). Les différences se situent entre les stades 0 et 1 et entre les stades 1 et 4. Si on regarde le diagramme en boîtes (Fig. 4.2), on note un pic du rapport HSEPML/FSEDML au stade 1 puis un déclin, soit au moment où l'individu s'apprête ou commence tout juste à marcher de façon bipède. Chez *P. pygmaeus*, aucune différence significative n'est détectée proximale ou distalement (Tab. 4.4).

Pour le ratio HSEPML/FSEPML, le spécimen *A. afarensis* adulte (SD 6) AL 288-1 se situe à la limite supérieure des humains modernes et à la limite inférieure des grands singes (Fig. 4.2). Il est donc intermédiaire. Aucun individu *A. afarensis* n'est assez complet pour calculer le ratio HSEDML/FSEDML.

Tableau 4.1 Résultats obtenus lors de la comparaison entre stades dentaires des proportions HSEPML/FSEPML et HSEDML/FSEDML chez *Homo sapiens*

Groupe d'âge	n	Moyenne	ANOVA / KW	p
HSEPML/FSEPML			4,363 ¹	0,005
SD 0	5	0,8280	SD 1	0,021
			SD 2	0,429
			SD 3	1,000
			SD 4	1,000
SD 1	5	0,8980	SD 2	0,503
			SD 3	0,083
			SD 4	0,012
SD 2	18	0,8676	SD 3	1,000
			SD 4	0,302
SD 3	6	0,8475	SD 4	1,000
SD 4	10	0,8409		
HSEDML/FSEDML			5,9841 ²	0,200
SD 0	5	0,9212		
SD 1	4	0,9011		
SD 2	18	0,9062		
SD 3	6	0,8988		
SD 4	8	0,9098		

¹ Test ANOVA *post hoc* Bonferroni

² Test de Kruskal-Wallis

Tableau 4.2 Résultats obtenus lors de la comparaison entre stades dentaires des proportions HSEPML/FSEPML et HSEDML/FSEDML chez *Pan troglodytes*

Groupe d'âge	n	Moyenne	KW¹	p
HSEPML/FSEPML			3,487	0,322
SD 2	5	0,9139		
SD 3	14	0,9056		
SD 4	7	0,9053		
SD 5	4	0,8902		
HSEDML/FSEDML			9,226	0,026
SD 2	5	0,9949	SD 3	0,781
			SD 4	0,028
			SD 5	0,053
SD 3	14	0,9964	SD 4	0,026
			SD 5	0,057
SD 4	6	1,0180	SD 5	0,505
SD 5	2	1,0274		

¹ Test de Kruskal-Wallis post hoc Mann-Whitney si significatif

Tableau 4.3 Résultats obtenus lors de la comparaison entre stades dentaires des proportions HSEPML/FSEPML et HSEDML/FSEDML chez *Gorilla gorilla*

Groupe d'âge	n	Moyenne	KW¹	p
HSEPML/FSEPML			3,487	0,322
SD 1	2	0,8988		
SD 2	4	0,9026		
SD 3	6	0,9206		
SD 4	8	0,9114		
SD 5	3	0,9024		
HSEDML/FSEDML			10,665	0,031
SD 1	2	1,0144	SD 2	0,064
			SD 3	0,040
			SD 4	0,117
			SD 5	0,564
SD 2	4	0,9947	SD 3	0,450
			SD 4	0,396
			SD 5	0,157
SD 3	6	0,9868	SD 4	0,049
			SD 5	0,017
SD 4	8	1,0029	SD 5	0,221
SD 5	3	1,0116		

¹ Test de Kruskal-Wallis post hoc Mann-Whitney si significatif

Tableau 4.4 Résultats obtenus lors de la comparaison entre stades dentaires des proportions HSEPML / FSEPML et HSEDML / FSEDML chez *Pongo pygmaeus*

Groupe d'âge	n	Moyenne	KW	p
HSEPML/FSEPML			5,866	0,319
SD 0	2	0,9762		
SD 2	2			
SD 3	8	0,8415		
SD 4	2	0,9016		
SD 5	4			
SD 6	3	0,9150		
(SD 1)	1	0,9082		
HSEDML/FSEDML			7,116	0,130
SD 0	2	1,0832		
(SD 1)	1			
SD 2	2	1,0385		
SD 3	8	1,0385		
(SD 4)	1			
SD 5	2	1,0270		
SD 6	3	1,0435		

4.1.2 Proportions métaphysaires proximales et distales de l'avant-bras par rapport à celles du tibia ((RSEPA/TSEPA et RSEDA/TSEDA)

Ces comparaisons s'intéressent aux différences proportionnelles au niveau des surfaces métaphysaires du coude par rapport au genou et du poignet par rapport à la cheville. Nous verrons si on peut constater des différences de réactions face aux charges comme on a pu le voir dans la partie précédente. D'après les diagrammes en boîte (Fig. 4.3 et 4.4), chez *H. sapiens*, les surfaces métaphysaires proximales et distales du tibia (TSEPA et TSEDA) sont relativement plus grandes que celle des grands singes par rapport aux surfaces métaphysaires proximales et distales du radius (RSEPA et RSEDA). Les ratios sont en effet plus bas chez *H. sapiens*. Chez *P. pygmaeus*, l'aire RSEDA est proportionnellement plus grande par rapport à l'aire TSEDA comparativement aux autres espèces. Contrairement au niveau distal, l'indice RSEPA/TSEPA augmente, signifiant une aire "radiale" de plus en plus importante par rapport à l'aire "tibiale".

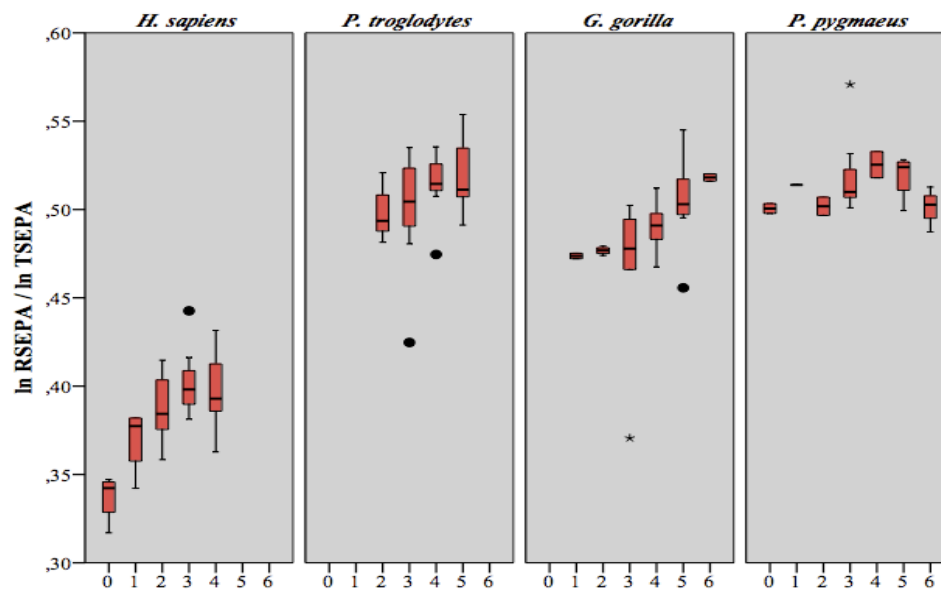


Figure 4.3 Diagrammes en boîtes du rapport de RSEPA sur TSEPA en fonction du stade dentaire

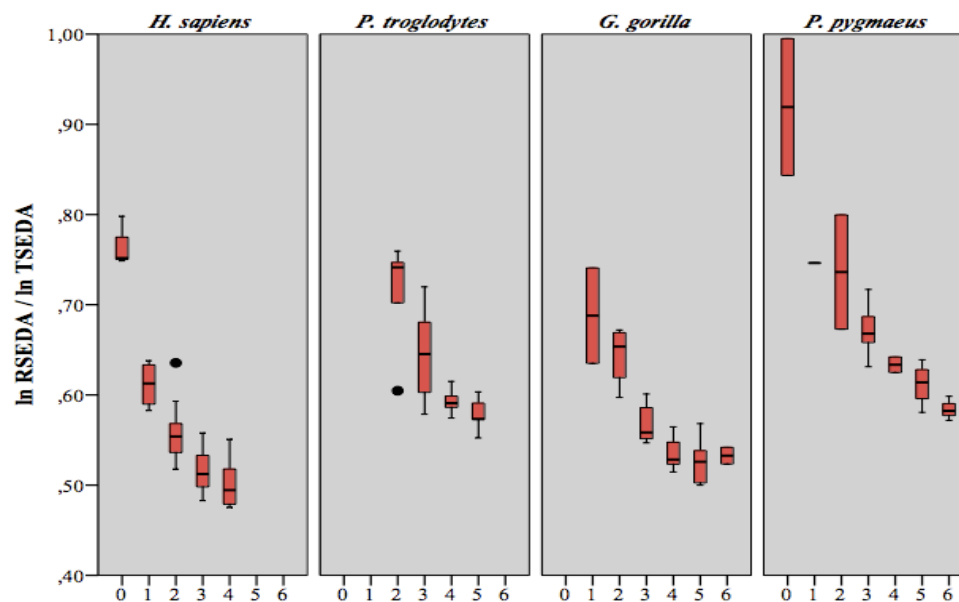


Figure 4.4 Diagrammes en boîtes du rapport de RSEDA sur TSEDA en fonction du stade dentaire

Pour les proportions proximales, *H. sapiens* et *G. gorilla* montrent une augmentation du ratio (ANOVA significative). Mais les tests *post hoc* ne détectent des différences entre les stades que pour le premier, dans le passage du stade 0 au stade 2. Chez *G. gorilla*, la différenciation proportionnelle est plus petite donc les tests *post hoc* ne détectent pas de différences entre les stades. Au niveau distal, l'ANOVA est significative pour toutes les espèces (diminution du ratio). Les mesures du membre inférieur deviennent donc proportionnellement plus grandes. Les tests *post hoc* font apparaître des différences significatives uniquement chez *H. sapiens* et *P. troglodytes*, entre les stades 0 et 1 pour le premier et entre les stades 2 et 3 pour le second. Pour les deux séries de proportions, les différences semblent donc apparaître plus précocement chez l'humain, dès le stade 1 (Tab. 4.5).

Aucun individu *A. afarensis* n'a conservé les régions distales de l'ulna et du tibia ou les régions proximales du radius et du tibia pour calculer ces proportions.

Tableau 4.5 Résultats obtenus lors de la comparaison entre stades dentaires des proportions RSEPA / TSEPA et RSEDA / TSEDA chez *Homo sapiens*

Groupe d'âge	n	Moyenne	ANOVA	p
RSEPA/TSEPA			10,607	0,000
SD 0	4	0,3372	SD 1	0,145
			SD 2	0,000
			SD 3	0,000
			SD 4	0,000
SD 1	4	0,3697	SD 2	0,957
			SD 3	0,055
			SD 4	0,172
SD 2	18	0,3867	SD 3	0,502
			SD 4	1,000
SD 3	8	0,4021	SD 4	1,000
SD 4	9	0,3966		
RSEDA/TSEDA			61,232	0,000
SD 0	3	0,7662	SD 1	0,000
			SD 2	0,000
			SD 3	0,000
			SD 4	0,000
SD 1	4	0,6115	SD 2	0,009
			SD 3	0,000
			SD 4	0,000

SD 2	18	0,5571	SD 3	0,011
			SD 4	0,000
SD 3	8	0,5159	SD 4	1,000
SD 4	8	0,5010		

¹ Test ANOVA *post hoc* Bonferroni si significatif

suite tableau 4.5

Tableau 4.6 Résultats obtenus lors de la comparaison entre stades dentaires des proportions RSEPA / TSEPA et RSEDA / TSEDA chez *Pan troglodytes*

Groupe d'âge	n	Moyenne	ANOVA/ KW	p
RSEPA/TSEPA			3,489 ¹	0,322
SD 2	5	0,4984		
SD 3	14	0,5020		
SD 4	7	0,5139		
SD 5	5	0,5196		
RSEDA/TSEDA			11,509 ²	0,000
SD 2	5	0,7109	SD 3	0,021
			SD 4	0,000
			SD 5	0,000
SD 3	14	0,6429	SD 4	0,082
			SD 5	0,033
SD 4	7	0,5929	SD 5	1,000
SD 5	5	0,5785		

¹ Test de Kruskal-Wallis

² Test ANOVA *post hoc* Tamhane

Tableau 4.7 Résultats obtenus lors de la comparaison entre stades dentaires des proportions RSEPA / TSEPA et RSEDA / TSEDA chez *Gorilla gorilla*

Groupe d'âge	n	Moyenne	KW ¹	p
RSEPA/TSEPA			12,304	0,031
SD 1	2	0,4727	SD 2	0,165
			SD 3	0,770
			SD 4	0,099
			SD 5	0,143
			SD 6	0,121
SD 2	4	0,4767	SD 3	0,850
			SD 4	0,064
			SD 5	0,059
			SD 6	0,064
SD 3	7	0,4674	SD 4	0,315
			SD 5	0,064
			SD 6	0,040
SD 4	9	0,4896	SD 5	0,081
			SD 6	0,034

SD 5	7	0,5046	SD 6	0,242
SD 6	2	0,5182		
RSEDA/TSEDA			20,117	0,001
SD 1	2	0,6879	SD 2	0,643
			SD 3	0,040
			SD 4	0,034
			SD 5	0,040
			SD 6	0,121
SD 2	4	0,6441	SD 3	0,014
			SD 4	0,005
			SD 5	0,008
			SD 6	0,064
SD 3	7	0,5687	SD 4	0,017
			SD 5	0,009
			SD 6	0,040
SD 4	9	0,5350	SD 5	0,491
			SD 6	1,000
SD 5	6	0,5251	SD 6	0,889
SD 6	2	0,5327		

¹ Test de Kruskal-Wallis *post hoc* Mann Whitney

suite tableau 4.7

Tableau 4.8 Résultats obtenus lors de la comparaison entre stades dentaires des proportions RSEPA / TSEPA et RSEDA / TSEDA chez *Pongo pygmaeus*

Groupe d'âge	n	Moyenne	KW¹	p
RSEPA/TSEPA			8,353	0,138
SD 0	2	0,5006		
(SD 1)	1			
SD 2	2	0,5018		
SD 3	8	0,5188		
SD 4	2	0,5254		
SD 5	4	0,5189		
SD 6	3	0,5009		
RSEDA/TSEDA			16,710	0,005
SD 0	2	0,9192	SD 2	0,121
			SD 3	0,037
			SD 4	0,121
			SD 5	0,064
			SD 6	0,083
SD 2	2	0,7362	SD 3	0,296
			SD 4	0,121
			SD 5	0,064
			SD 6	0,083
SD 3	8	0,6717	SD 4	0,068
			SD 5	0,011
			SD 6	0,014

SD 4	2	0,6335	SD 5	0,165
			SD 6	0,083
SD 5	4	0,6119	SD 6	0,157
SD 6	3	0,5842		
(SD 1)	1			

¹ Test de Kruskal-Wallis *post hoc* Mann Whitney

suite tableau 4.8

Chez *H. sapiens*, s'il y a différenciation des proportions (toutes sauf HSEDML/FSEDML), elle a lieu entre les stades 0 et 1. Chez *P. troglodytes*, elle n'a lieu qu'au niveau des proportions distales, entre les stades 2 et 3. Chez *G. gorilla*, elles sont détectées entre les surfaces radiales et tibiales proximales et distales mais les tests *post hoc* avec la correction de Holm ne permettent pas de déterminer entre quel(s) stade(s) les différences existent. Enfin, le test Kruskal-Wallis détecte chez *P. pygmaeus* des différenciations entre les surfaces radiales et tibiales distales sans pour autant que les tests *post hoc* ne soient capables de préciser quels stades sont différents les uns des autres.

4.2 Proportions au sein du membre supérieur

4.2.1 Proportions métaphysaires proximales et distales de l'humérus (HSEPML et HSEDML) par rapport à la longueur diaphysaire (HL)

On voit sur les diagrammes en boîtes (Fig. 4.5 et 4.6) un chevauchement des quatre groupes. Il y a donc peu de distinction entre les groupes par rapport aux proportions HSEPML/HL et HSEDML/HL.

Seul *H. sapiens* montre des changements de proportions au niveau proximal. Il y a une augmentation significative du ratio entre les stades 0 et 1 puis une stabilisation (Tab. 4.9). Au niveau distal, on note chez *H. sapiens* un modèle similaire à ce qui se passe proximement. Toujours distalement, *P. troglodytes* est le seul des grands singes à montrer une augmentation du ratio significative à partir du stade 3 (Tab. 4.10). *Gorilla gorilla* et *P. pygmaeus* ne montrent pas de différences pour ces proportions au cours de l'ontogénie. Pour le premier, on voit bien que les valeurs sont stables. Pour le second, malgré des résultats statistiques non significatifs, une observation visuelle du diagramme montre une décroissance du ratio jusqu'au stade 2 puis une remontée. Les échantillons pour chaque stade dentaire sont petits et les valeurs pour un même stade peuvent être très espacées. Par exemple, pour HSEDML/HL, les deux valeurs du stade 0 sont tellement éloignées l'une de l'autre que la plage de variation recouvre celles des autres stades. Les tests peuvent donc être en partie biaisés par la taille des échantillons mais l'observation visuelle restera limitée.

Avec un tel chevauchement des valeurs entre les espèces pour la première proportion, il est difficile d'identifier l'espèce à qui *A. afarensis* ressemble le plus (Fig. 4.5).

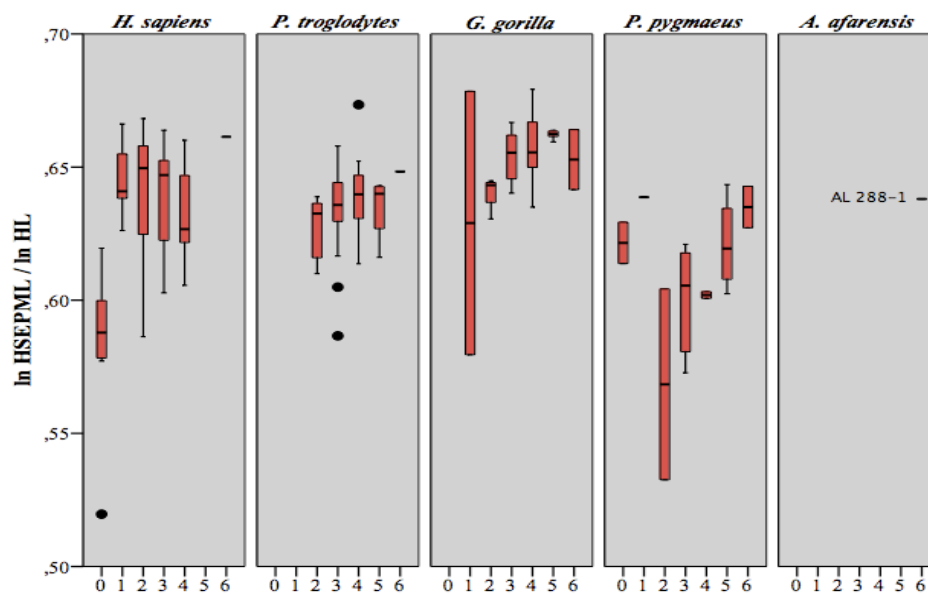


Figure 4.5 Diagrammes en boîtes du rapport de HSE PML sur HL en fonction du stade dentaire

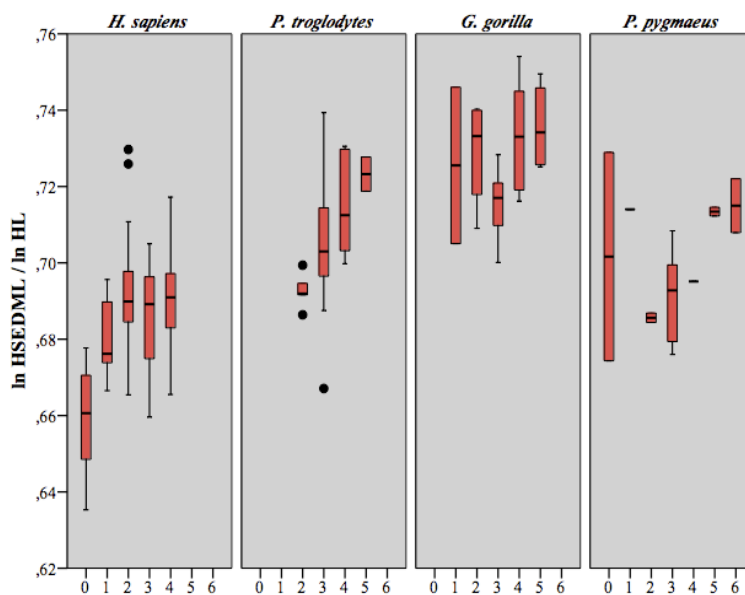


Figure 4.6 Diagrammes en boîtes du rapport de HSE DML sur HL en fonction du stade dentaire

Tableau 4.9 Résultats obtenus lors de la comparaison entre stades dentaires des proportions HSEPML / HL et HSEDML / HL chez *Homo sapiens*

Groupe d'âge	n	Moyenne	ANOVA ¹	p
HSEPML/HL			10,407	0,000
SD 0	8	0,5839	SD 1	0,000
			SD 2	0,000
			SD 3	0,000
			SD 4	0,000
SD 1	9	0,6444	SD 2	1,000
			SD 3	1,000
			SD 4	1,000
SD 2	19	0,6373	SD 3	1,000
			SD 4	1,000
SD 3	16	0,6402	SD 4	1,000
SD 4	10	0,6319		
(SD 6)	(SD 6 = 1)			
HSEDML/HL			7,906	0,000
SD 0	8	0,6590	SD 1	0,043
			SD 2	0,000
			SD 3	0,001
			SD 4	0,000
SD 1	9	0,6806	SD 2	0,481
			SD 3	1,000
			SD 4	1,000
SD 2	19	0,6927	SD 3	1,000
			SD 4	1,000
SD 3	16	0,6858	SD 4	1,000
SD 4	10	0,6906		

¹ Test ANOVA *post hoc* Bonferroni

Tableau 4.10 Résultats obtenus lors de la comparaison entre stades dentaires des proportions HSEPML / HL et HSEDML / HL chez *Pan troglodytes*

Groupe d'âge	n	Moyenne	KW ¹	p
HSEPML/HL			2,393	0,495
SD 2	5	0,6267		
SD 3	14	0,6325		
SD 4	7	0,6348		
SD 5	4	0,6400		
(SD 6)	1			
HSEDML/HL			10,425	0,015
SD 2	5	0,6928	SD 3	0,042
		0,7040	SD 4	0,006
		0,7147	SD 5	0,053
SD 3	14	0,7233	SD 4	0,187

		SD 5	0,081
SD 4	6	SD 5	0,505
SD 5	2		

¹ Test de Kruskal-Wallis *post hoc* Mann-Whitney si significatif

* Caractères gras : p-value significative avec la correction de Holm

suite tableau 4.10

Tableau 4.11 Résultats obtenus lors de la comparaison entre stades dentaires des proportions HSEPML/HL et HSEDML/HL chez *Gorilla gorilla*

Groupe d'âge	n	Moyenne	KW	p
HSEPML/HL			6,110	0,296
SD 1	2	0,6290		
SD 2	4	0,6404		
SD 3	7	0,6539		
SD 4	9	0,6577		
SD 5	6	0,6622		
SD 6	2	0,6528		
HSEDML/HL			5,765	0,217
SD 1	2	0,7255		
SD 2	4	0,7289		
SD 3	6	0,7155		
SD 4	8	0,7331		
SD 5	4	0,7358		

Tableau 4.12 Résultats obtenus lors de la comparaison entre stades dentaires des proportions HSEPML / HL et HSEDML / HL chez *Pongo pygmaeus*

Groupe d'âge	n	Moyenne	KW	p
HSEPML/HL			9,870	0,130
SD 0	SD 0 = 2	0,6215		
SD 1	SD 1 = 1			
SD 2	SD 2 = 2	0,5684		
SD 3	SD 3 = 8	0,6002		
SD 4	SD 4 = 2	0,6020		
SD 5	SD 5 = 4	0,6212		
SD 6	SD 6 = 2	0,6350		
HSEDML/HL			5,719	0,221
SD 0 = 2	SD 0 = 2	0,7016		
SD 1 = 1	SD 1 = 1			
SD 2 = 2	SD 2 = 2	0,6856		
SD 3 = 8	SD 3 = 8	0,6910		
SD 4 = 1	SD 4 = 1			
SD 5 = 2	SD 5 = 2	0,7134		
SD 6 = 2	SD 6 = 2	0,7150		

4.2.2 Proportions de l'aire au 40% distal de la diaphyse humérale (H40A) par rapport à la longueur diaphysaire humérale (HL)

D'après les diagrammes en boîtes (Fig. 4.7), il y a peu de distinction entre les groupes puisque leurs valeurs se superposent les unes aux autres. Cependant, on peut voir que *H. sapiens* et *P. pygmaeus* sont plus similaires avec des proportions plus petites que *P. troglodytes* et *G. gorilla*. Les comparaisons intraspécifiques montrent des différences pour chacune des espèces. Chez *H. sapiens*, il y a une augmentation significative du ratio lors du passage du stade 0 au stade 1 et aucun changement ensuite (Tab. 4.13). Chez *P. troglodytes* (Tab. 4.14) et *G. gorilla* (Tab. 4.15), les différences apparaissent plus tardivement, entre les stades 3 et 4 pour le premier et entre les stades 3 et 5 pour le second. Chez *P. pygmaeus* (Tab. 4.16), des différences existent entre les stades (ANOVA significative) mais les tests *post hoc* ne perçoivent pas quels stades sont concernés. AL 288-1 semble plus ressembler aux espèces *H. sapiens* et *P. pygmaeus* dans les proportions H40A/HL (Fig. 4.7).

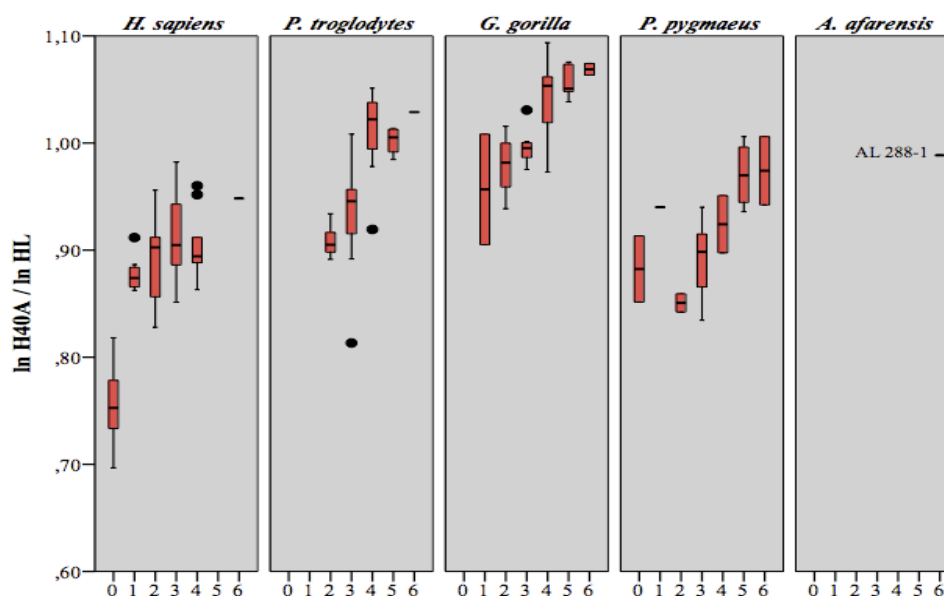


Figure 4.7 Diagrammes en boîtes du rapport de H40A sur HL en fonction du stade dentaire

Tableau 4.13 Résultats obtenus lors de la comparaison entre stades dentaires des proportions H40A/HL chez *Homo sapiens*

Groupe d'âge	n	Moyenne	ANOVA ¹	p
			31,046	0,000
SD 0	8	0,7555	SD 1	0,000
			SD 2	0,000
			SD 3	0,000
			SD 4	0,000
SD 1	9	0,8778	SD 2	0,960
			SD 3	0,024
			SD 4	0,338
SD 2	19	0,8893	SD 3	0,457
			SD 4	0,975
SD 3	16	0,9147	SD 4	0,995
SD 4	10	0,9031		
(SD 6)	1			

¹ Test ANOVA post hoc Tamhane (Statistique de Levene, $p < 0,05$)

Tableau 4.14 Résultats obtenus lors de la comparaison entre stades dentaires des proportions H40A / HL chez *Pan troglodytes*

Groupe d'âge	n	Moyenne	ANOVA ¹	p
			8,706	0,000
SD 2	5	0,9090	SD 3	1,000
			SD 4	0,002
			SD 5	0,015
SD 3	14	0,9350	SD 4	0,005
			SD 5	0,049
SD 4	7	1,0082	SD 5	1,000
SD 5	4	1,0022		
(SD 6)	1			

¹ Test ANOVA post hoc Bonferroni

Tableau 4.15 Résultats obtenus lors de la comparaison entre stades dentaires des proportions H40A / HL chez *Gorilla gorilla*

Groupe d'âge	n	Moyenne	KW ¹	p
			16,122	0,003
SD 1	2	0,9567	SD 2	0,643
			SD 3	0,770
			SD 4	0,068
			SD 5	0,040
SD 2	4	0,9794	SD 3	0,345
			SD 4	0,027
			SD 5	0,008

SD 3	7	0,9964	SD 4	0,028
			SD 5	0,002
SD 4	8	1,0419	SD 5	0,418
SD 5	7	1,0583		
(SD 6)	1			

¹ Test de Kruskal-Wallis *post hoc* Mann-Whitney

suite tableau 4.15

* Caractères gras : p-value significative avec la correction de Holm

Tableau 4.16 Résultats obtenus lors de la comparaison entre stades dentaires des proportions H40A / HL chez *Pongo pygmaeus*

Groupe d'âge	n	Moyenne	KW ¹	p
			11,636	0,020
SD 0	2	0,8824	SD 2	0,439
			SD 3	0,794
			SD 5	0,064
			SD 6	0,121
SD 2	2	0,8507	SD 3	0,192
			SD 5	0,064
			SD 6	0,121
SD 3	8	0,8916	SD 5	0,011
			SD 6	0,037
SD 5	2	0,9704	SD 6	0,643
SD 6	2	0,9741		
(SD 1)	1			
(SD 4)	1			

¹ Test de Kruskal-Wallis et *post hoc* Mann-Whitney

4.2.3 Proportions métaphysaires proximales et distales de l'avant-bras (RSEPA et RSEDA) par rapport à la longueur diaphysaire (RL)

D'après les diagrammes en boîtes (Fig. 4.8 et 4.9), il y a peu de distinction entre les groupes puisque leurs valeurs se superposent les unes aux autres. Néanmoins, on peut voir que *P. troglodytes* et *G. gorilla*, tous deux *knuckle-walkers*, tendent à avoir des ratios légèrement plus élevés.

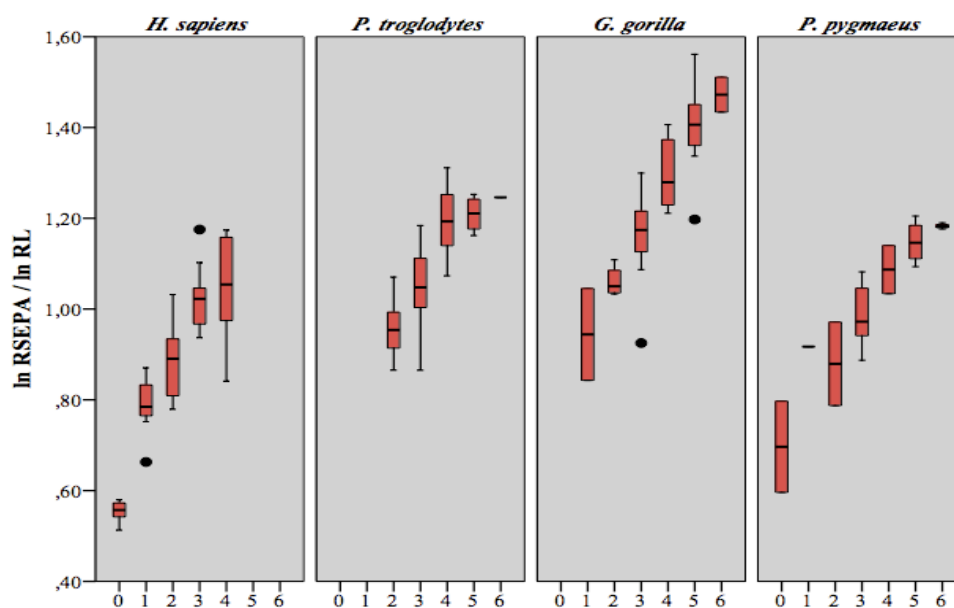


Figure 4.8 Diagrammes en boîtes du rapport de RSEPA sur RL en fonction du stade dentaire

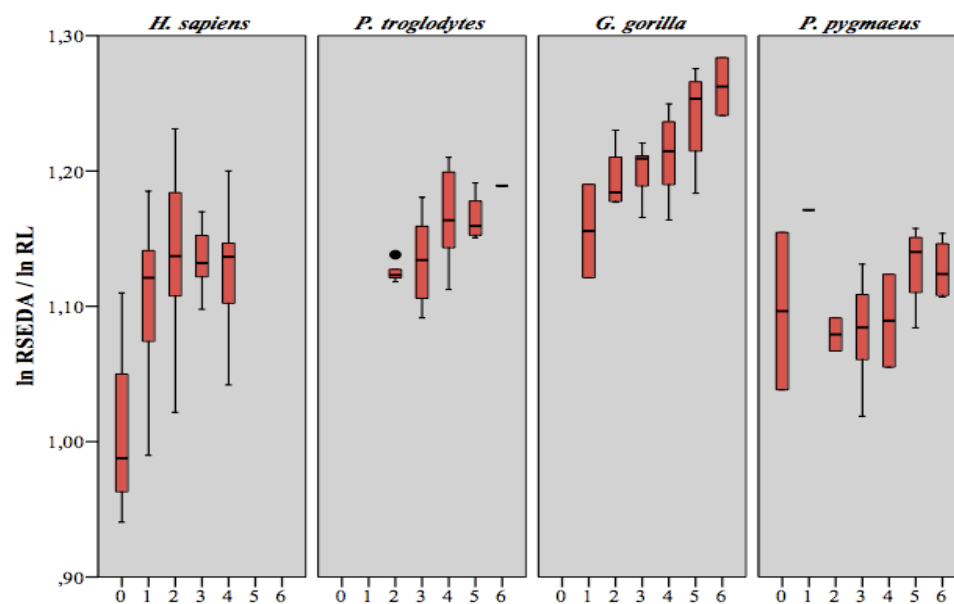


Figure 4.9 Diagrammes en boîtes du rapport de RSEDA sur HL en fonction du stade dentaire

Pour toutes les espèces, le ratio RSEPA/RL va augmenter avec l'âge. Cela veut dire que la taille des surfaces métaphysaires va prendre de plus en plus d'importance par rapport à la longueur diaphysaire du radius. Les tests *post hoc* sont significatifs pour *H. sapiens* et *P. troglodytes*. Chez *H. sapiens* (Tab. 4.17), ces différences se situent entre tous les stades sauf entre le 3 et 4. Chez *P. troglodytes* (Tab. 4.18), on note une augmentation du ratio entre les stades 3 et 4. Chez *G. gorilla* et *P. pygmaeus* (Tab 4.19 et 4.20), l'augmentation du ratio est claire visuellement mais le conservatisme de la correction de Holm, associé à la faiblesse de certains échantillons, masque peut-être certaines différences entre les stades. Au niveau distal (RSEDA/RL), *H. sapiens* montre un saut du ratio entre les stades 0 et 1 pour ensuite stagner. Chez *P. troglodytes* et *G. gorilla*, une augmentation du ratio est détectée. Chez *P. pygmaeus*, aucune différence significative entre les stades n'a été détectée statistiquement. Néanmoins, une tendance à l'augmentation est visible à partir du stade 2. L'étendue large des valeurs du stade 0 a certainement empêché la détection des différences proportionnelles entre les stades dentaires.

Aucun individu découvert appartenant à l'espèce *A. afarensis* n'a un radius complet qui aurait permis son inclusion dans l'étude de ces proportions.

Tableau 4.17 Résultats obtenus lors de la comparaison entre stades dentaires des proportions RSEPA/RL et RSEDA/RL chez *Homo sapiens*

Groupe d'âge	n	Moyenne	ANOVA	p
RSEPA / RL			48,696 ¹	0,000
SD 0	6	0,5537	SD 1	0,000
			SD 2	0,000
			SD 3	0,000
			SD 4	0,000
SD 1	8	0,7873	SD 2	0,040
			SD 3	0,000
			SD 4	0,000
SD 2	20	0,8824	SD 3	0,000
			SD 4	0,010
SD 3	11	1,0231	SD 4	1,000
SD 4	10	1,0464		
RSEDA / RL			5,695 ²	0,001
SD 0	8	1,0064	SD 1	0,028

			SD 2	0,000
			SD 3	0,001
			SD 4	0,003
SD 1	2	1,1059	SD 2	1,000
			SD 3	1,000
			SD 4	1,000
SD 2	4	1,1358	SD 3	1,000
			SD 4	1,000
SD 3	7	1,1343	SD 4	1,000
SD 4	3	1,1250	SD 4	1,000

¹ Test ANOVA *post hoc* Tamhane (Statistique de Levene, $p < 0,05$)

suite tableau 4.17

² Test ANOVA *post hoc* Bonferroni

Tableau 4.18 Résultats obtenus lors de la comparaison entre stades dentaires des proportions RSEPA/RL et RSEDA/RL chez *Pan troglodytes*

Groupe d'âge	n	Moyenne	ANOVA	p
RSEPA / RL			8,706 ¹	0,000
SD 2	5	0,9593	SD 3	0,347
			SD 4	0,000
			SD 5	0,001
SD 3	14	1,0462	SD 4	0,005
			SD 5	0,013
SD 4	7	1,1945	SD 5	1,000
SD 5	4	1,2090		
(SD 6)	1			
RSEDA / RL			3,533 ²	0,029
SD 2	5	1,1255	SD 3	0,910
			SD 4	0,136
			SD 5	0,095
SD 3	14	1,1343	SD 4	0,342
			SD 5	0,186
SD 4	7	1,1673	SD 5	1,000
SD 5	4	1,1652		
(SD 6)	1			

¹ Test ANOVA *post hoc* Bonferroni

² Test ANOVA *post hoc* Tamhane (Statistique de Levene, $p < 0,05$)

Tableau 4.19 Résultats obtenus lors de la comparaison entre stades dentaires des proportions RSEPA/RL et RSEDA/RL chez *Gorilla gorilla*

Groupe d'âge	n	Moyenne	KW ¹	p
RSEPA / RL			23,439	0,000
SD 1	2	0,9441	SD 2	0,355
			SD 3	0,770
			SD 4	0,079

			SD 5	0,037
			SD 6	0,121
SD 2	4	1,0605	SD 3	0,089
			SD 4	0,005
			SD 5	0,007
			SD 6	0,064
SD 3	7	1,1546	SD 4	0,010
			SD 5	0,004
			SD 6	0,040
SD 4	9	1,2980	SD 5	0,034
			SD 6	0,034
SD 5	8	1,3991	SD 6	0,296
SD 6	2			
RSEDA / RL			12,821	0,025
SD 1	2	1,1557	SD 2	0,355
			SD 3	0,143
			SD 4	0,157
			SD 5	0,068
			SD 6	0,121
SD 2	4	1,1939	SD 3	0,571
			SD 4	0,355
			SD 5	0,042
			SD 6	0,064
SD 3	7	1,1994	SD 4	0,368
			SD 5	0,021
			SD 6	0,040
SD 4	9	1,2110	SD 5	0,068
			SD 6	0,099
SD 5	8	1,2409	SD 6	0,433
SD 6	2	1,2624		

¹ Test de Kruskal-Wallis *post hoc* Mann-Whitney

suite tableau 4.19

Tableau 4.20 Résultats obtenus lors de la comparaison entre stades dentaires des proportions RSEPA/RL et RSEDA/RL chez *Pongo pygmaeus*

Groupe d'âge	n	Moyenne	KW ¹	p
RSEPA / RL			17,333	0,008
SD 0	2	0,6966	SD 2	0,439
			SD 3	0,037
			SD 4	0,121
			SD 5	0,064
			SD 6	0,083
SD 2	2	0,8794	SD 3	0,296
			SD 4	0,121
			SD 5	0,064
			SD 6	0,083

SD 3	8	0,9860	SD 4	0,117
			SD 5	0,007
			SD 6	0,014
SD 4	2	1,1476	SD 5	0,355
			SD 6	0,083
SD 5	4	1,1829	SD 6	0,289
SD 6	3			
(SD 1)	1			
RSEDA / RL			6,886	0,229
SD 0	2	1,0964		
SD 2	2	1,0792		
SD 3	8	1,0822		
SD 4	2	1,0894		
SD 5	4	1,1305		
SD 6	4	1,1271		
(SD 1)	1			

¹ Test de Kruskal-Wallis et *post hoc* Mann-Whitney si significatif

suite tableau 4.20

Pour chacune des proportions étudiées chez *H. sapiens*, les différences significatives de proportions se font invariablement entre les stades 0 et 1. Chez *P. troglodytes*, elles ont lieu plus tardivement soit entre les stades 3 et 4 pour toutes les proportions sauf HSEPML/HL. Chez *G. gorilla*, des changements proportionnels existent pour les proportions au sein du radius et pour l'aire au 40% diaphysaire. *Pongo pygmaeus* étant l'espèce la moins bien représentée par âge dentaire, il arrive que des différences ne soient pas détectées. On peut quand même dire qu'elles existent pour l'aire au 40% de la diaphyse et pour la surface radiale distale même si on ne peut pas détecter quels stades sont concernés.

4.3 Proportions au sein du membre inférieur

4.3.1 Proportions métaphysaires proximales et distales du fémur (FSEPML et FSEDML) par rapport à la longueur diaphysaire (FL)

Les diagrammes en boîte pour ces deux proportions (Fig. 4.10 et 4.11) ne montrent pas de grande différence proportionnelle entre les espèces. *Gorilla gorilla* se détache néanmoins des autres espèces avec des largeurs métaphysaires proximales et distales plus larges proportionnellement à FL par rapport aux trois autres espèces.

Les comparaisons intraspécifiques montrent des différences de proportions pour *H. sapiens* et *G. gorilla*. Pour le premier, une augmentation du ratio apparaît entre le stade 0 et le stade 1 pour les deux proportions. Ensuite, le ratio devient plus stable sauf entre les stades 1 et 2 et le stade 4 pour la proportion FSEDML/FL (Tab. 4.21). Pour le second, la différence de ratio opère uniquement au niveau proximal (Tab. 4.23). *Pan troglodytes* ne montre pas de différence de proportion en fonction de l'âge (Tab. 4.22). Comme *H. sapiens*, *P. pygmaeus* montre un ratio bas au stade 0 avec une augmentation brusque au stade 1 surtout au niveau proximal. Néanmoins, ces différences ne sont pas détectées chez cette dernière espèce à cause de la faiblesse de l'échantillon (Tab. 4.24).

Aucune espèce *A. afarensis* juvénile n'a de fémur suffisamment complet pour étudier ces proportions.

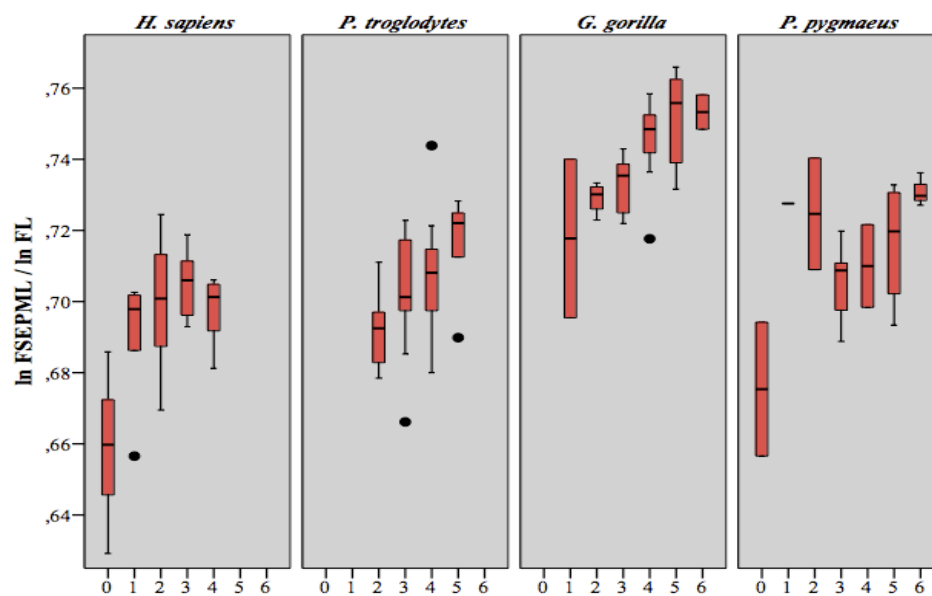


Figure 4.10 Diagrammes en boîtes du rapport de FSEPML sur FL du stade dentaire

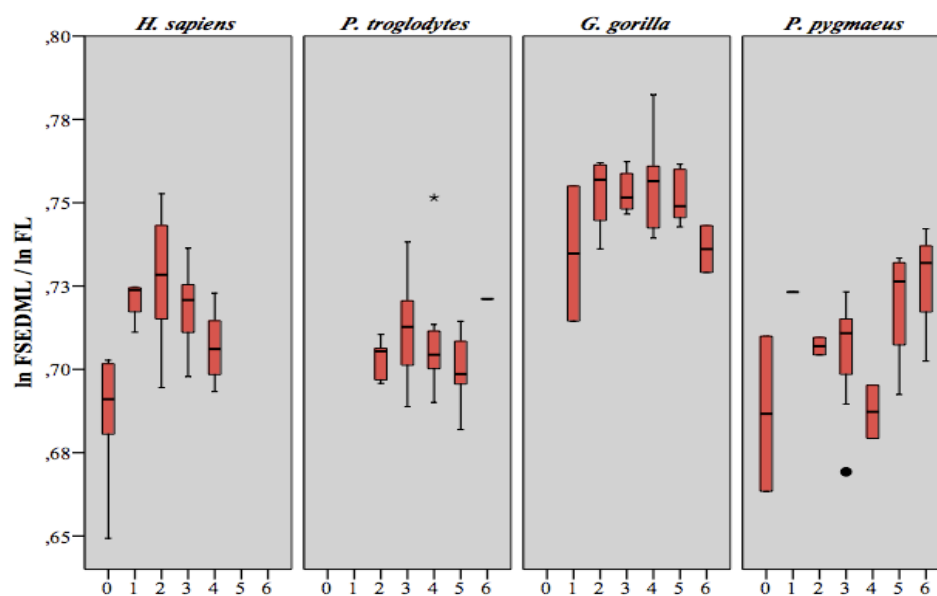


Figure 4.11 Diagrammes en boîtes du rapport de FSEDML sur FL en fonction du stade dentaire

Tableau 4.21 Résultats obtenus lors de la comparaison entre stades dentaires des proportions FSEPML/FL et FSEDML/FL chez *Homo sapiens*

Groupe d'âge	n	Moyenne	ANOVA/KW	p
FSEPML/FL			9,154 ¹	0,000
SD 0	6	0,6588	SD 1	0,032
			SD 2	0,000
			SD 3	0,000
			SD 4	0,000
SD 1	5	0,6890	SD 2	1,000
			SD 3	0,895
			SD 4	1,000
SD 2	21	0,6998	SD 3	1,000
			SD 4	1,000
SD 3	8	0,7048	SD 4	1,000
SD 4	8	0,6979		
FSEDML/FL			18,387 ²	0,001
SD 0	6	0,6861	SD 1	0,011
			SD 2	0,001
			SD 3	0,007
			SD 4	0,071
SD 1	4	0,7209	SD 2	0,415
			SD 3	0,497
			SD 4	0,042
SD 2	21	0,7275	SD 3	0,143
			SD 4	0,008
SD 3	8	0,7186	SD 4	0,093
SD 4	8	0,7068		

¹ Test ANOVA *post hoc* Bonferroni

² Test de Kruskal-Wallis *post hoc* Mann-Whitney

* Caractères gras : p-value significative avec la correction de Holm

Tableau 4.22 Résultats obtenus lors de la comparaison entre stades dentaires des proportions FSEPML/FL et FSEDML/FL chez *Pan troglodytes*

Groupe d'âge	n	Moyenne	ANOVA	p
FSEPML/FL			1,776	0,176
SD 2	5	0,6924		
SD 3	14	0,7032		
SD 4	7	0,7080		
SD 5	5	0,7155		
FSEDML/FL			1,033	0,394
SD 2	5	0,7030		
SD 3	14	0,7113		
SD 4	7	0,7099		
SD 5	5	0,6998		
(SD 6)	1			

Tableau 4.23 Résultats obtenus lors de la comparaison entre stades dentaires des proportions FSEPML/FL et FSEDML/FL chez *Gorilla gorilla*

Groupe d'âge	n	Moyenne	KW ¹	p
FSEPML/FL			14,538	0,013
SD 1	2	0,7177	SD 2	1,000
			SD 3	0,794
			SD 4	0,099
			SD 5	0,182
			SD 6	0,121
SD 2	4	0,7291	SD 3	0,308
			SD 4	0,031
			SD 5	0,019
			SD 6	0,064
SD 3	8	0,7329	SD 4	0,021
			SD 5	0,020
			SD 6	0,037
SD 4	9	0,7452	SD 5	0,289
			SD 6	0,346
SD 5	6	0,7518	SD 6	0,739
SD 6	2	0,7533		
FSEDML/FL			4,502	0,480
SD 1	2	0,7347		
SD 2	4	0,7530		
SD 3	8	0,7532		
SD 4	9	0,7560		
SD 5	6	0,7513		
SD 6	2	0,7361		

¹ Test de Kruskal-Wallis *post hoc* Mann-Whitney si significatif

Tableau 4.24 Résultats obtenus lors de la comparaison entre stades dentaires des proportions FSEPML/FL et FSEDML/FL chez *Pongo pygmaeus*

Groupe d'âge	n	Moyenne	KW	p
FSEPML/FL			10,055	0,074
SD 0	2	0,6754		
SD 2	2	0,7247		
SD 3	8	0,7054		
SD 4	2	0,7100		
SD 5	4	0,7164		
SD 6	3	0,7310		
(SD 1)	1			
FSEDML/FL			6,574	0,254
SD 0	2	0,6867		
SD 2	2	0,7070		
SD 3	8	0,7052		

SD 4	2	0,6873
SD 5	4	0,7197
SD 6	3	0,7255
(SD 1)	1	

¹ Test de Kruskal-Wallis *post hoc* Mann-Whitney

suite tableau 4.24

4.3.2 Proportions de l'aire à la mi-diaphyse fémorale (F50A) par rapport à la longueur diaphysaire fémorale (FL)

Le rapport F50A / FL illustre la forme que prend le fémur ou sa robustesse par rapport à sa longueur. Les diagrammes en boîtes (Fig. 4.12) permettent de classer les ratios des espèces dans l'ordre croissant suivant : *H. sapiens*, *P. pygmaeus*, *P. troglodytes* et *G. gorilla*. Pour les premiers, le ratio est plus petit que celui des seconds illustrant une longueur fémorale relativement plus grande que l'aire à la mi-diaphyse. En d'autres termes, *P. troglodytes* et surtout *G. gorilla* ont des fémurs plus trapus.

Chez les quatre espèces, le ratio croît ce qui signifie qu'au cours de la croissance, l'aire à la mi-diaphyse gagne de l'importance par rapport à la longueur du fémur. Les comparaisons intraspécifiques des proportions F50A / FL par stade dentaire chez *H. sapiens* montrent un saut du ratio entre les stades 0 et 1. Le ratio n'étant pas stable par après, comme pour les surfaces métaphysaires vues auparavant, on retrouve encore des différences de proportions entre les stades 1 et 3 (Tab. 4.25). Chez *P. troglodytes*, des différences entre les stades 2/3 et 4/5 sont détectées (Tab. 4.26). Chez *G. gorilla*, les différences les plus significatives se situent entre les stades 3 et 5 (Tab. 4.27). Chez *P. pygmaeus* des différences sont présentes mais non détectées par les tests *post hoc* (Tab 4.28).

AL 288-1 est proche des variations de *P. troglodytes* et *P. pygmaeus* (Fig. 4.12).

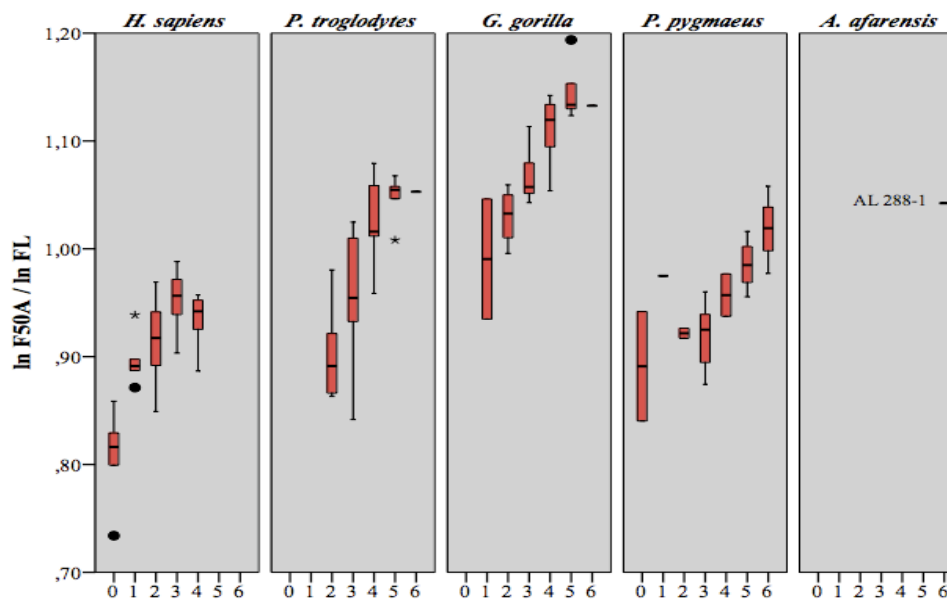


Figure 4.12 Diagrammes en boîtes du rapport de F50A sur FL en fonction du stade dentaire

Tableau 4.25 Résultats obtenus lors de la comparaison entre stades dentaires des proportions F50A/FL chez *Homo sapiens*

Groupe d'âge	n	Moyenne	ANOVA ¹	p
			21,305	0,000
SD 0	6	0,8090	SD 1	0,000
			SD 2	0,000
			SD 3	0,000
SD 1	4	0,8972	SD 4	0,000
			SD 2	1,000
			SD 3	0,029
			SD 4	0,370
SD 2	21	0,9150	SD 3	0,051
			SD 4	1,000
SD 3	8	0,9532	SD 4	1,000
SD 4	8	0,9355		

¹ Test ANOVA *post hoc* Bonferroni

Tableau 4.26 Résultats obtenus lors de la comparaison entre stades dentaires des proportions F50A/FL chez *Pan troglodytes*

Groupe d'âge	n	Moyenne	ANOVA	p
			11,799	0,000
SD 2	5	0,9045	SD 3	0,124
			SD 4	0,000
			SD 5	0,000
SD 3	14	0,9620	SD 4	0,023
			SD 5	0,007
SD 4	7	1,0278	SD 5	1,000
SD 5	5	1,0470		
(SD 6)	1			

¹ Test ANOVA *post hoc* Bonferroni

Tableau 4.27 Résultats obtenus lors de la comparaison entre stades dentaires des proportions F50A/FL chez *Gorilla gorilla*

Groupe d'âge	n	Moyenne	KW ¹	p
			21,725	0,001
SD 1	2	0,9905	SD 2	0,643
			SD 3	0,068
			SD 4	0,034
			SD 5	0,046
			SD 6	0,121
SD 2	4	1,0301	SD 3	0,042
			SD 4	0,009
			SD 5	0,011
			SD 6	0,064
SD 3	8	1,0666	SD 4	0,012
			SD 5	0,002
			SD 6	0,037
SD 4	9	1,1074	SD 5	0,099
			SD 6	0,480
SD 5	6	1,1446	SD 6	0,505
SD 6	2	1,1327		

¹ Test de Kruskal-Wallis *post hoc* Mann-Whitney

* Caractères gras : p-value significative avec la correction de Holm

Tableau 4.28 Résultats obtenus lors de la comparaison entre stades dentaires des proportions F50A/FL chez *Pongo pygmaeus*

Groupe d'âge	n	Moyenne	KW ¹	p
			13,698	0,018
SD 0	2	0,8911	SD 2	1,000
			SD 3	0,794
			SD 4	0,439
			SD 5	0,064
			SD 6	0,083
SD 2	2	0,9217	SD 3	1,000
			SD 4	0,121
			SD 5	0,064
			SD 6	0,083
SD 3	8	0,9190	SD 4	0,192
			SD 5	0,011
			SD 6	0,014
SD 4	2	0,9571	SD 5	0,165
			SD 6	0,083
SD 5	4	0,9854	SD 6	0,289
SD 6	3	1,0181		
(SD 1)	1			

¹ Test de Kruskal-Wallis et *post hoc* Mann-Whitney

4.3.3 Proportions métaphysaires proximales et distales de la jambe (TSEPA et TSEDA) par rapport à la longueur diaphysaire (TL)

Les diagrammes en boîte pour ces deux proportions (Fig. 4.13 et 4.14) ne montrent pas de grande différence proportionnelle entre les espèces. Chez les quatre espèces, le ratio augmente, signifiant des surfaces métaphysaires tibiales de plus en plus importantes par rapport à la longueur diaphysaire. *Gorilla gorilla* se détache néanmoins des autres espèces au cours de la croissance avec des largeurs métaphysaires proximales et distales de plus en plus larges proportionnellement à TL par rapport aux trois autres espèces.

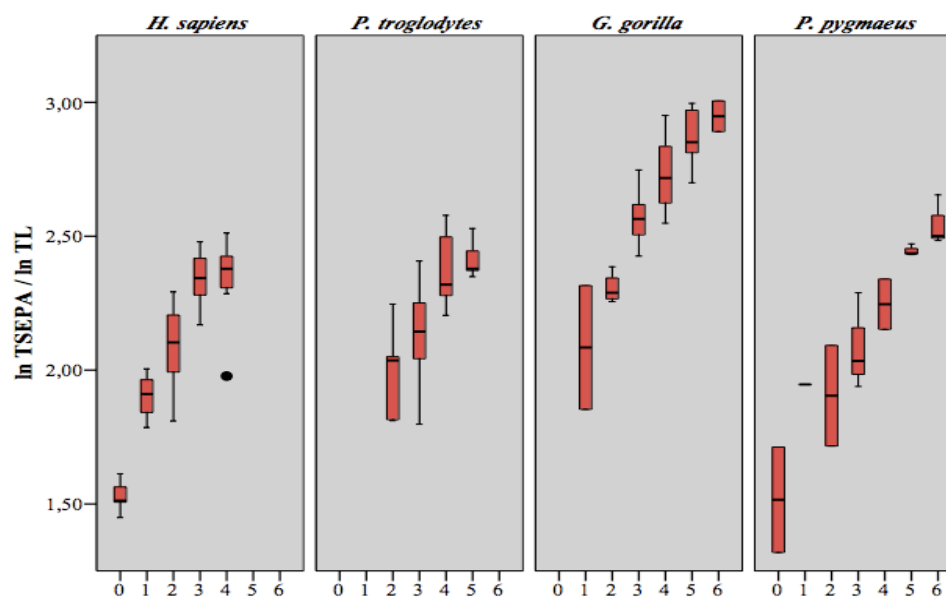


Figure 4.13 Diagrammes en boîtes du rapport de TSEPA sur TL en fonction du stade dentaire

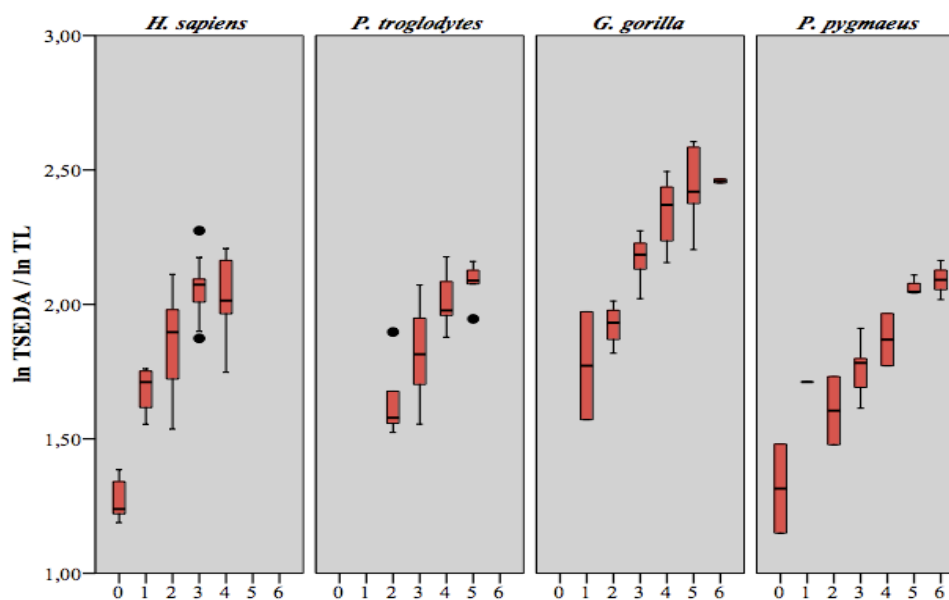


Figure 4.14 Diagrammes en boîtes du rapport de TSEDA sur TL en fonction du stade dentaire

Les comparaisons intraspécifiques sont très similaires pour les deux proportions étudiées. Chez *H. sapiens*, une augmentation forte et significative des ratios s'opère entre les stades 0 et 1. Les ratios s'élevant au fil du temps, on retrouve encore des différences significatives entre les stades 1/2 et 3/4 pour le niveau proximal et distal (Tab. 4.29). Chez *P. troglodytes*, une hausse des deux ratios apparaît entre les stades 3 et 4 (Tab. 4.30) tandis que chez *G. gorilla* elle apparaît entre les stades 3 et 5 (Tab. 4.31). Enfin, une hausse du ratio apparaît de façon plus floue chez *P. pygmaeus*, puisque les tests *post hoc* n'arrivent pas à séparer des stades dentaires (Tab. 4.32).

Aucune espèce *A. afarensis* juvénile n'a de tibia suffisamment complet pour étudier ces proportions.

Tableau 4.29 Résultats obtenus lors de la comparaison entre stades dentaires des proportions TSEPA/TL et TSEDA/TL chez *Homo sapiens*

Groupe d'âge	n	Moyenne	ANOVA¹	p
TSEPA/TL			43,911	0,000
SD 0	5	1,5289	SD 1	0,001
			SD 2	0,000
			SD 3	0,000
			SD 4	0,000
SD 1	4	1,9029	SD 2	0,069
			SD 3	0,000
			SD 4	0,000
SD 2	21	2,0995	SD 3	0,000
			SD 4	0,000
SD 3	9	2,3389	SD 4	1,000
SD 4	9	2,3469		
TSEDA/TL			29,552	0,000
SD 0	5	1,2749	SD 1	0,001
			SD 2	0,000
			SD 3	0,000
			SD 4	0,000
SD 1	4	1,6842	SD 2	0,180
			SD 3	0,001
			SD 4	0,002
SD 2	21	1,8797	SD 3	0,033
			SD 4	0,069
SD 3	9	2,0605	SD 4	1,000
SD 4	9	2,0447		

¹ Test ANOVA *post hoc* Bonferroni

Tableau 4.30 Résultats obtenus lors de la comparaison entre stades dentaires des proportions TSEPA/TL et TSEDA/TL chez *Pan troglodytes*

Groupe d'âge	n	Moyenne	ANOVA¹	p
TSEPA/TL			10,066	0,000
SD 2	5	1,9916	SD 3	0,411
			SD 4	0,001
			SD 5	0,001
SD 3	14	2,1431	SD 4	0,015
			SD 5	0,013
SD 4	7	2,3790	SD 5	1,000
SD 5	5	2,4145		
TSEDA/TL			10,235	0,000
SD 2	5	1,6468	SD 3	0,159
			SD 4	0,001
			SD 5	0,000
SD 3	14	1,8242	SD 4	0,047
			SD 5	0,013
SD 4	7	2,0172	SD 5	1,000
SD 5	5	2,0795		

¹ Test ANOVA *post hoc* Bonferroni

Tableau 4.31 Résultats obtenus lors de la comparaison entre stades dentaires des proportions TSEPA/TL et TSEDA/TL chez *Gorilla gorilla*

Groupe d'âge	n	Moyenne	KW¹	p
TSEPA/TL			23,157	0,000
SD 1	2	2,0843	SD 2	0,643
			SD 3	0,040
			SD 4	0,034
			SD 5	0,040
			SD 6	0,121
SD 2	4	2,3048	SD 3	0,008
			SD 4	0,005
			SD 5	0,008
			SD 6	0,064
SD 3	7	2,5691	SD 4	0,039
			SD 5	0,003
			SD 6	0,040
SD 4	9	2,7335	SD 5	0,050
			SD 6	0,059
SD 5	7	2,8731	SD 6	0,242
SD 6	2	2,9480		
TSEDA/TL			22,568	0,000
SD 1	2	1,7720	SD 2	0,643
			SD 3	0,037

			SD 4	0,034
			SD 5	0,040
			SD 6	0,121
SD 2	4	1,9236	SD 3	0,007
			SD 4	0,005
			SD 5	0,008
			SD 6	0,064
SD 3	8	2,1728	SD 4	0,016
			SD 5	0,004
			SD 6	0,037
SD 4	9	2,3372	SD 5	0,153
			SD 6	0,157
SD 5	7	2,4496	SD 6	0,770
SD 6	2	2,4591		

¹ Test de Kruskal-Wallis *post hoc* Mann-Whitney

suite tableau 4.31

* Caractères gras : p-value significative avec la correction de Holm

Tableau 4.32 Résultats obtenus lors de la comparaison entre stades dentaires des proportions TSEPA/TL et TSEDA/TL chez *Pongo pygmaeus*

Groupe d'âge	n	Moyenne	KW ¹	p
TSEPA/TL			15,986	0,007
SD 0	2	1,5158	SD 2	0,121
			SD 3	0,037
			SD 4	0,121
			SD 5	0,083
			SD 6	0,083
SD 2	2	1,9043	SD 3	0,602
			SD 4	0,121
			SD 5	0,083
			SD 6	0,083
SD 3	8	2,0724	SD 4	0,117
			SD 5	0,014
			SD 6	0,014
SD 4	2	2,2460	SD 5	0,083
			SD 6	0,083
SD 5	3	2,4463	SD 6	0,050
SD 6	3	2,5463		
(SD 1)	1			
TSEDA/TL			15,705	0,008
SD 0	2	1,3149	SD 2	0,439
			SD 3	0,037
			SD 4	0,121
			SD 5	0,083
			SD 6	0,083
SD 2	2	1,6047	SD 3	0,117

			SD 4	0,121
			SD 5	0,083
			SD 6	0,083
SD 3	8	1,7588	SD 4	0,296
			SD 5	0,014
			SD 6	0,014
SD 4	2	1,8690	SD 5	0,083
			SD 6	0,083
SD 5	3	2,0661	SD 6	0,827
SD 6	3	2,0909		
(SD 1)	1			

¹ Test de Kruskal-Wallis *post hoc* Mann-Whitney

suite tableau 4.32

Les résultats sur le membre inférieur sont assez semblables à ceux du membre supérieur. Pour chacune des proportions étudiées chez *H. sapiens*, les différences significatives de proportions se font aussi entre les stades 0 et 1 (sauf pour FSEDML/FL). Chez *P. troglodytes*, elles ont aussi lieu plus tardivement soit entre les stades 3 et 4 pour toutes les proportions sauf celles au sein du fémur. Chez *G. gorilla*, des changements proportionnels entre les stades 3 et 5 existent pour les proportions au sein du radius et pour l'aire au 40% diaphysaire. *Pongo pygmaeus* affiche des différences proportionnelles pour l'aire au 40% de la diaphyse fémorale et pour les surfaces tibiales proximale et distale même si on ne peut pas détecter quels stades sont concernés.

4.3.4 Proportions des piliers fémoraux latéral et médial (FPMAP/FPLAP)

Le ratio des humains modernes est plus bas que celui des grands singes. L'humain a donc un pilier latéral relativement plus long que le pilier médial par rapport aux grands singes (Fig. 4.15). Les ratios de ces derniers tournent autour 1 tandis que chez l'humain, il est tout le temps inférieur à 1 et ce, dès la naissance. La valeur des ratios confirme donc la différence de longueur antéro-postérieure relative des piliers entre les humains modernes et les grands singes.

Il y a une certaine décroissance du ratio chez *H. sapiens* en fonction du stade dentaire mais les tests *post hoc* ne détectent pas de différences de proportions entre les stades (Tab. 4.33). Chez les grands singes, aucune tendance de baisse ou d'augmentation n'est détectée pour ces espèces (Tab. 4.34, 4.35 et 4.36).

Tous les spécimens *A. afarensis* sont classés dans le stade 5 parce que, même si leurs épiphyses ne sont pas fusionnées, leur morphologie générale (longueur, volume) est très proche de celle des *A. afarensis* adultes. En comparant AL 333-140, AL 333-110 et AL 333-111 aux autres espèces, on voit qu'ils se placent dans la variation "grands singes" et qu'ils sont très différents de *H. sapiens* à un même stade de développement (Fig. 4.15).

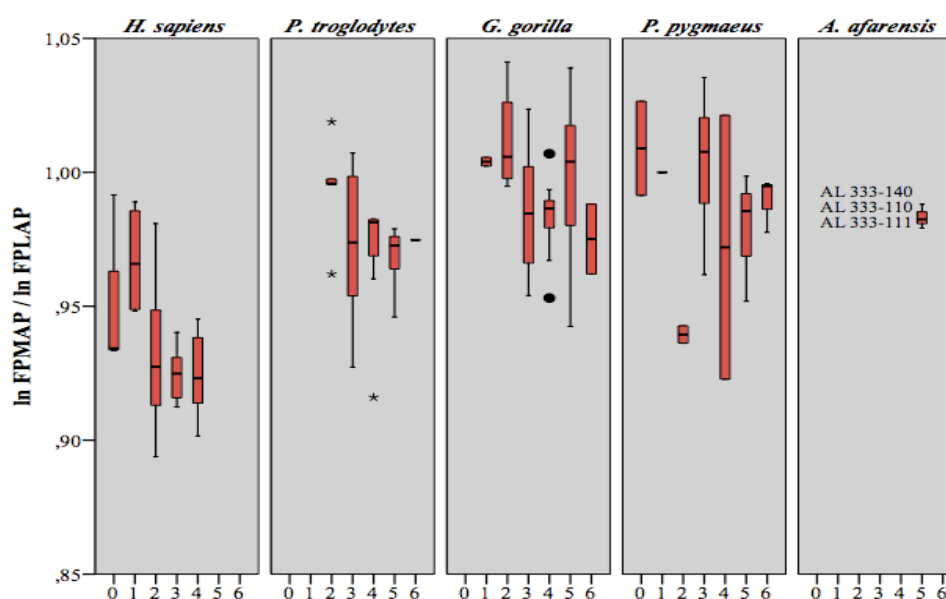


Figure 4.15 Diagrammes en boîtes du rapport de FPMAP sur FPLAP en fonction du stade dentaire

Tableau 4.33 Résultats obtenus lors de la comparaison entre stades dentaires des proportions FPMAP/FPLAP chez *Homo sapiens*

Groupe d'âge	n	Moyenne	KW	p
			10,586	0,032
SD 0	4	0,9484	SD 1	0,248
			SD 2	0,266

			SD 3	0,027
			SD 4	0,174
SD 1	4	0,9672	SD 2	0,022
			SD 3	0,007
			SD 4	0,007
SD 2	21	0,9312	SD 3	0,464
			SD 4	0,464
SD 3	8	0,9245	SD 4	0,834
SD 4	8	0,9247		

¹ Test de Kruskal-Wallis *post hoc* Mann-Whitney

suite tableau 4.33

Tableau 4.34 Résultats obtenus lors de la comparaison entre stades dentaires des proportions FPMAP/FPLAP chez *Pan troglodytes*

Groupe d'âge	n	Moyenne	KW	p
			3,808	0,283
SD 2	5	0,9939		
SD 3	14	0,9724		
SD 4	7	0,9689		
SD 5	5	0,9675		
(SD 6)	1			

Tableau 4.35 Résultats obtenus lors de la comparaison entre stades dentaires des proportions FPMAP/FPLAP chez *Gorilla gorilla*

Groupe d'âge	n	Moyenne	KW	p
			7,737	0,171
SD 1	2	1,0040		
SD 2	4	1,0119		
SD 3	8	0,9854		
SD 4	9	0,9831		
SD 5	6	0,9976		
SD 6	2	0,9979		

Tableau 4.36 Résultats obtenus lors de la comparaison entre stades dentaires des proportions FPMAP/FPLAP chez *Pongo pygmaeus*

Groupe d'âge	n	Moyenne	KW	p
			7,395	0,193
SD 0	2	1,0089		
SD 2	2	0,9395		
SD 3	8	1,0038		
SD 4	2	0,9720		
SD 5	4	0,9804		
SD 6	3	0,9895		
(SD 1)	1			

4.3.5 Proportions des piliers latéral et médial (FPLAP et FPMAP) par rapport à la largeur métaphysaire distale (FSEDML)

Le rapport FPLAP / FSEDML s'intéresse plus à la forme de la surface métaphysaire fémorale distale en comparant sa largeur médio-latérale maximum à sa largeur antéro-postérieure maximum. En parallèle, on veut aussi savoir comment est modifié le pilier médial.

Pour ces deux proportions, il y a très peu de différences entre les espèces (Fig. 4.16 et 4.17). Pour chaque espèce, les diagrammes en boîte (Fig. 4.16) montrent nettement une augmentation du ratio FPLAP/FSEDML, c'est-à-dire que le pilier latéral devient de plus en plus long par rapport à la largeur médio-latérale de la métaphyse. Chaque stade dentaire est, presque dans tous les cas, différent des autres pour cette proportion, sauf chez *P. pygmaeus* et *G. gorilla*. *Homo sapiens* présente des différences significatives dans le passage entre les stades 0 et 2 et les stades 2 et 3. (Tab. 4.37). Chez *P. troglodytes*, on retrouve des différences en passant du stade 2 au stade 4 et en passant du stade 3 au stade 4 (Tab. 4.38). Une hausse plus tardive du ratio existe chez *G. gorilla* entre les stades 4 et 5 (Tab. 4.39). Chez *P. pygmaeus*, des différences sont détectées (Tab. 4.40). Toutefois, l'échantillon par stade dentaire est assez petit et parfois, au sein même d'un stade, il est très variable, ce qui cause des plages de variation énormes (par exemple le stade 0) qui sont comparées à d'autres plages extrêmement petites (par exemple le stade 4) menant à l'impossibilité pour les tests *post hoc* de déterminer quel stade est différent d'un autre. Les ratios FPMAP/FSEDML augmentent aussi au cours de la croissance mais de façon beaucoup moins nette, le nombre de différences significatives entre les stades est donc moindre. Chez *H. sapiens*, ces différences font apparaître une césure entre les stades 2 et 3 (Tab. 4.37). Chez *P. troglodytes*, cette césure apparaît entre les stades 3 et 4 (Tab. 4.38). Chez *G. gorilla*, il y a une différence entre les stades détectée par le test de Kruskal-Wallis uniquement (Tab. 4.39). Chez *P. pygmaeus*, la particularité de l'échantillonnage a pour conséquence de masquer les probables différences proportionnelles entre les stades (Tab. 4.40).

Etant donné le manque de séparation entre les grands singes et les humains aux âges les plus avancés, les *A. afarensis* AL 333-110 et AL 333-140 ne peuvent pas être placés avec l'un ou l'autre groupe (Fig. 4.16 et 4.17).

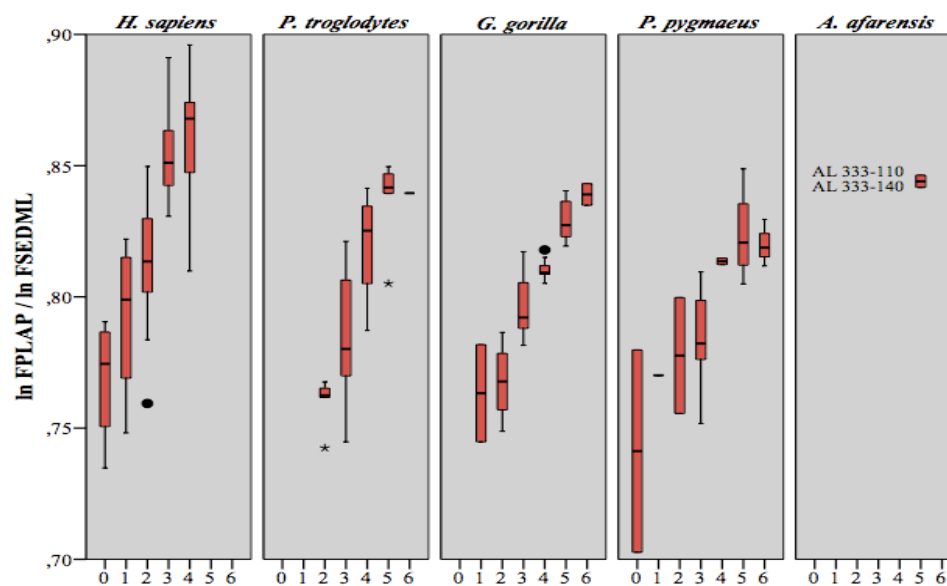


Figure 4.16 Diagrammes en boîtes du rapport de FPLAP sur FSEDML en fonction du stade dentaire

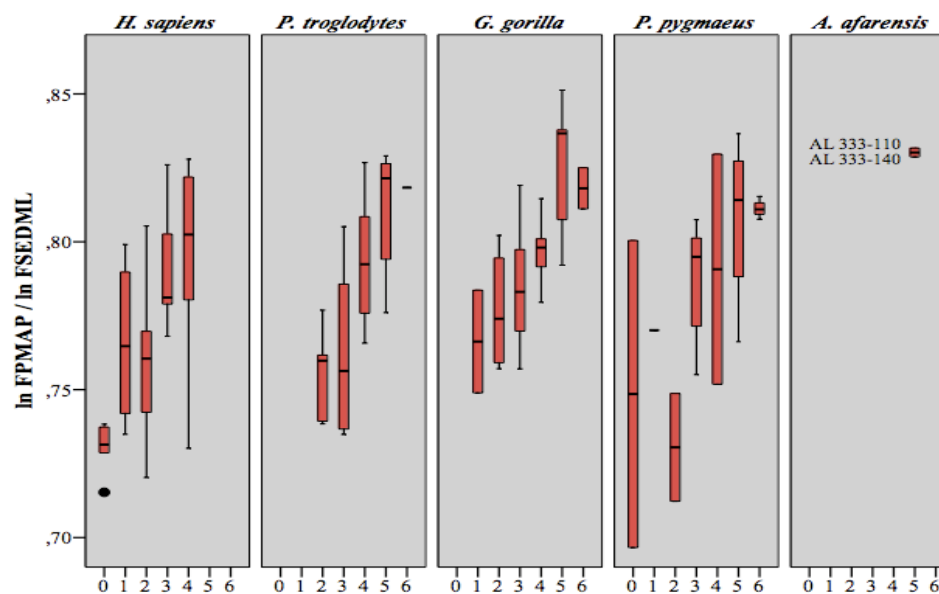


Figure 4.17 Diagrammes en boîtes du rapport de FPMAP sur FSEDML en fonction du stade dentaire

Tableau 4.37 Résultats obtenus lors de la comparaison entre stades dentaires des proportions FPLAP / FSEDML et FPMAP / FSEDML chez *Homo sapiens*

Groupe d'âge	n	Moyenne	ANOVA¹	p
FPLAP/FSEDML			16,577	0,000
SD 0	4	0,7686	SD 1	1,000
			SD 2	0,008
			SD 3	0,000
			SD 4	0,000
SD 1	4	0,7920	SD 2	0,787
			SD 3	0,001
			SD 4	0,000
SD 2	21	0,8150	SD 3	0,002
			SD 4	0,000
SD 3	8	0,8545	SD 4	1,000
SD 4	8	0,8606		
FPMAP/FSEDML			8,770	0,000
SD 0	5	0,7302	SD 1	0,279
			SD 2	0,183
			SD 3	0,001
			SD 4	0,000
SD 1	4	0,7659	SD 2	1,000
			SD 3	0,992
			SD 4	0,413
SD 2	21	0,7587	SD 3	0,025
			SD 4	0,004
SD 3	8	0,7899	SD 4	1,000
SD 4	8	0,7959		

¹ Test ANOVA *post hoc* Bonferroni

Tableau 4.38 Résultats obtenus lors de la comparaison entre stades dentaires des proportions FPLAP / FSEDML et FPMAP / FSEDML chez *Pan troglodytes*

Groupe d'âge	n	Moyenne	KW/ANOVA	p
FPLAP/FSEDML			19,060 ¹	0,000
SD 2	5	0,7599	SD 3	0,033
			SD 4	0,004
			SD 5	0,009
SD 3	14	0,7828	SD 4	0,006
			SD 5	0,004
SD 4	7	0,8190	SD 5	0,062
SD 5	5	0,8365		
(SD 6)	1			
FPMAP/FSEDML			8,875 ²	0,000
SD 2	5	0,7552	SD 3	1,000
			SD 4	0,039

SD 3	14	0,7609	SD 5	0,004
			SD 4	0,023
			SD 5	0,002
SD 4	7	0,7934	SD 5	1,000
SD 5	5	0,8094		
(SD 6)	1			

¹ Test de Kruskal-Wallis *post hoc* Mann-Whitney

suite tableau 4.38

² Test ANOVA *post hoc* Bonferroni

* Caractères gras : p-value significative avec la correction de Holm

Tableau 4.39 Résultats obtenus lors de la comparaison entre stades dentaires des proportions FPLAP / FSEDML et FPMAP / FSEDML chez *Gorilla gorilla*

Groupe d'âge	n	Moyenne	KW ¹	p
FPLAP/FSEDML			25,322	0,000
SD 1	2	0,7633	SD 2	0,643
			SD 3	0,068
			SD 4	0,034
			SD 5	0,046
			SD 6	0,121
SD 2	4	0,7677	SD 3	0,011
			SD 4	0,005
			SD 5	0,011
			SD 6	0,064
SD 3	8	0,7962	SD 4	0,043
			SD 5	0,002
			SD 6	0,037
SD 4	9	0,8105	SD 5	0,001
			SD 6	0,034
SD 5	6	0,8290	SD 6	0,182
SD 6	2	0,8390		
FPMAP/FSEDML			15,863	0,007
SD 1	2	0,7663	SD 2	0,355
			SD 3	0,296
			SD 4	0,099
			SD 5	0,046
			SD 6	0,121
SD 2	4	0,7768	SD 3	0,610
			SD 4	0,165
			SD 5	0,019
			SD 6	0,064
SD 3	8	0,7846	SD 4	0,124
			SD 5	0,007
			SD 6	0,068
SD 4	9	0,7968	SD 5	0,025
			SD 6	0,059

SD 5	6	0,8270	SD 6	0,505
SD 6	2	0,8181		

¹ Test de Kruskal-Wallis *post hoc* Mann-Whitney

suite tableau 4.39

* Caractères gras : p-value significative avec la correction de Holm

Tableau 4.40 Résultats obtenus lors de la comparaison entre stades dentaires des proportions FPLAP / FSEDML et FPMAP / FSEDML chez *Pongo pygmaeus*

Groupe d'âge	n	Moyenne	KW	p
FPLAP/FSEDML			14,766	0,011
SD 0	2	0,7412	SD 2	0,439
			SD 3	0,296
			SD 4	0,121
			SD 5	0,064
			SD 6	0,083
SD 2	2	0,7776	SD 3	0,794
			SD 4	0,121
			SD 5	0,064
			SD 6	0,083
SD 3	8	0,7844	SD 4	0,037
			SD 5	0,011
			SD 6	0,014
SD 4	2	0,8135	SD 5	0,355
			SD 6	0,564
SD 5	4	0,8238	SD 6	0,724
SD 6	3	0,8200		
(SD 1)	1			
FPMAP/FSEDML			10,171	0,071
SD 0	2	0,7485		
SD 2	2	0,7305		
SD 3	8	0,7872		
SD 4	2	0,7907		
SD 5	4	0,8077		
SD 6	3	0,8113		
(SD 1)	1			

¹ Test de Kruskal-Wallis *post hoc* Mann-Whitney si significatif

Les comparaisons entre chacun de piliers montrent des différences nettes entre les humains et les grands singes puisque les premiers affichent des différences de proportions au cours de l'ontogénie. Lors de la comparaison du pilier latéral avec la largeur métaphysaire distale, *H. sapiens* a montré une plus grande hausse du ratio que les grands singes.

CHAPITRE 5 DISCUSSION ET CONCLUSION

Au sein de chaque niveau d'analyse (inter-membre, supérieur et inférieur), le développement des proportions a été étudié en fonction des stades dentaires et ces derniers ont été comparés entre eux. Les résultats ont montré des modèles souvent semblables pour différentes proportions au sein de chacune des espèces. Les différentes proportions étudiées réagissent donc souvent de manière identique en montrant des changements proportionnels entre les mêmes stades.

5.1 Rappel des hypothèses et discussion générale

Pour chacun des niveaux d'analyses — soit les proportions inter-membres, les proportions au sein du membre supérieur et celles au sein du membre inférieur — nous verrons si les hypothèses de recherche sont confirmées ou pas.

La première hypothèse (H1A) était de nature statique et posait la question de l'existence de différences proportionnelles entre des espèces dont la locomotion est différente. L'observation des ratios par l'intermédiaire des diagrammes en boîtes ont tous confirmé l'hypothèse et montré une certaine logique dans la valeur des ratios rattachée à une espèce définie par un certain type locomoteur. Pour les proportions inter-membres par exemple, on note une grande distance entre les ratios de l'humain moderne et ceux des grands singes. Par la suite, on retrouve souvent le couple de *knuckle-walkers* à des niveaux similaires. Néanmoins, les contraintes biomécaniques influençant la morphologie locomotrice ne sont parfois pas si différentes d'une espèce à une autre, on ne voit donc pas toujours une distance importante entre les espèces.

La seconde hypothèse (H1B) proposait que des différences de proportions aient lieu entre les stades dentaires où un changement locomoteur majeur apparaissait. On

remarque que, pour presque chaque espèce, des différences significatives entre les stades dentaires existent. Néanmoins, on ne peut pas être certain que ces modifications sont dues aux charges encourues liées à la locomotion plutôt qu'au programme ontogénétique de l'espèce. Pour une espèce, les nombreuses différences proportionnelles apparaissent très souvent entre les mêmes stades. Elles pourraient donc être corrélées avec le changement locomoteur. Bien que certains auteurs pensent que les articulations sont des régions anatomiques peu plastiques (Lieberman et al. 2001; Ruff 1988), les charges résultant de la masse corporelle et de la locomotion ainsi que de l'insertion de nombreux muscles dont la fonction est de faire bouger un segment squelettique par rapport à un autre produisent des stress mécaniques importants au niveau des articulations et les modifient. En effet, plus les charges sont grandes, plus la taille de l'articulation est grande (voir chapitre 2). Néanmoins, pour chaque changement locomoteur il n'y a pas forcément de réponse dans la proportion. Il se peut donc qu'un changement locomoteur précédant ait déjà préparé le corps à un nouveau mode de locomotion et que l'adaptation morphologique à une locomotion soit déterminée génétiquement plutôt qu'acquise par l'entremise des charges modifiées lors du changement locomoteur.

5.2 Analyses des proportions inter-membres : reflet des différences interspécifiques

Comme vu dans le chapitre 2, les humains modernes et les grands singes utilisent en proportions très différentes leurs membres inférieurs et supérieurs. On ne s'étonnera donc pas que les proportions inter-membres distinguent particulièrement bien ces deux groupes. En effet, le calcul des ratios et leur placement au sein des diagrammes en boîtes ont permis de voir les grandes différences de valeurs entre ces deux groupes. Cette distinction montre que les proportions inter-membres sont étroitement liées à la mise en place des différences locomotrices entre les espèces. Voyons, proportion par proportion, comment on peut expliquer plus précisément ces différences morphologiques et ontogéniques.

Chez *H. sapiens*, bipède, les largeurs métaphysaires médio-latérales proximale et distale du fémur (FSEPML et FSEDML) sont plus larges que les largeurs métaphysaires médio-latérales proximale et distale de l'humérus (HSEPML et HSEDML) par rapport aux grands singes. Les différences interspécifiques pour le ratio HSEDML/FSEDML sont très marquées car aucune plage de variation ne se superpose. Ces différences doivent donc être mises en place très tôt dans l'ontogénie, au cours de la vie fœtale. Ces différences apparaissant précocement, il y a évidence d'une conservation génétique de cette proportion en association avec le mode locomoteur puisqu'on ne constate pas de différences proportionnelles significatives entre les stades (Ruff 2002; Temple et al. 2011). Chez l'humain, cette proportion, qui n'évolue pas au cours de la croissance, semble programmée génétiquement. L'enfant qui apprendra à marcher dans sa première année a déjà des proportions métaphysaires et articulaires des membres consistantes avec son mode de locomotion très spécialisé. *Pongo pygmaeus* a un ratio plus élevé donc une surface métaphysaire distale humérale plus large que son équivalent au niveau fémoral, ce qui est cohérent avec ses déplacements arboricoles plus fréquents par l'entremise du membre supérieur. Au niveau proximal, les différences de ratio sont moindres entre les grands singes et les humains modernes pour les premiers stades mais elles sont accentuées par la baisse du ratio HSEPML/FSEPML chez l'humain seulement. Ce dernier acquiert donc ces proportions graduellement. Chez *H. sapiens*, le passage entre les stades 0 et 1 — soit celui de la première marche bipède — semble être le signal pour un développement accru de la largeur FSEPML. L'accroissement de l'aire articulaire associée à la surface métaphysaire a possiblement été stimulé par l'importance des charges sur celle-ci et les résultats sont cohérents avec le modèle de Frost (1999). Il n'y a pas de différences entre les grands singes pour ce ratio et aucun ne présente de changements proportionnels. Ce résultat est concordant avec l'étude de Ruff (2002) qui n'avait pas trouvé de variation interspécifique pour cette proportion. La croissance des surfaces métaphysaires proximales du fémur et de l'humérus semble donc corrélée au type de locomotion puisqu'elle répond à des changements locomoteurs et des différences de répartition de charges au cours de la croissance, possiblement en suivant la loi de Wolff (Wolff 1986). La croissance accrue du membre inférieur chez *H. sapiens* est requise pour bien s'adapter aux contraintes de la démarche (Buschang 1982). Chez *P.*

troglydites, *G. gorilla* et *P. pygmaeus*, l'absence de différences significatives entre les stades dentaires selon les tests *post hoc* semble directement lié au mode de locomotion dont le pourcentage d'utilisation des membres inférieurs et supérieurs est mieux partagé chez les grands singes que chez les humains, complètement bipèdes dès l'enfance.

La comparaison interspèce de la valeur des ratios RSEPA/TSEPA suit le même modèle que HSEDML/FSEDML. C'est logique puisque les deux proportions se rapportent à une comparaison du coude avec le genou. Les aires métaphysaires au niveau supérieur sont donc, encore une fois, importantes chez des espèces ayant une forte activité arboricole tandis qu'elles sont importantes au niveau inférieur chez l'espèce favorisant la bipédie. Ces résultats sont concordants avec l'étude de Ruff (2002) qui dit que les espèces intégrant une large part d'arboricolisme et de suspension dans leur locomotion ont des membres supérieurs plus forts par rapport aux membres inférieurs puisque les charges appliquées aux membres supérieures sont plus élevées. On remarque qu'il y a plus de différences entre les espèces dans la comparaison "coude/genou" que dans les comparaisons "poignet/cheville" ou encore "épaule/hanche" vues précédemment. Dit de façon très générale, le ratio RSEPA/TSEPA tend à augmenter (*H. sapiens*, *G. gorilla*) ou à être stable (*P. troglodytes*, *P. pygmaeus*) alors que le ratio RSEDA/TSEDA diminue pour toutes les espèces. La diminution de la surface TSEPA mais l'augmentation de la surface TSEDA par rapport aux surfaces homologues du radius reflètent des réactions très différentes aux changements locomoteurs. Il se peut que la surface métaphysaire proximale du tibia, après s'être assez développée vers une meilleure morphologie bipède, décélère un temps sa croissance par rapport au radius proximal. La mise en place de la taille de cette surface tibiale proximale serait donc plus précoce que celle de la surface tibiale distale par rapport au radius proximal. La baisse significative du ratio RSEDA/TSEDA peut refléter l'accroissement des forces axiales compressives et des forces musculaires (muscle tibial postérieur et muscles fléchisseurs de l'hallux), pendant la bipédie chez l'humain, pendant la quadrupédie terrestre chez les *knuckle-walkers* et pendant la bipédie assistée et la montée verticale chez *P. pygmaeus*. Pour ce dernier et *H. sapiens*, le changement proportionnel le plus significatif entre RSEDA et TSEDA se situe entre les stades 0 et 1 (lecture graphique pour *P. pygmaeus*

au vu de la faiblesse des échantillons et de l'absence totale de superposition entre les valeurs du stade 0 et les autres). Pour *P. pygmaeus*, la ressemblance ontogénique avec *H. sapiens* pourrait résider dans un changement locomoteur, et plus précisément, le passage d'une dépendance à la mère à des pratiques locomotrices plus indépendantes incluant de la suspension, de la quadrupédie et de la grimpe verticale. Pendant leurs déplacements, les orangs-outans peuvent facilement faire entrer leur genou et hanche en extension complète et être ainsi dans une posture assez proche de celle bipède (Crompton et al. 2008). De cette posture identique entre *H. sapiens* et *P. pygmaeus* naissent des charges similaires appliquées aux articulations du membre inférieur à des stades identiques. Cette similarité qui, entre autre, conduira certains auteurs à juger de l'origine arboricole de la bipédie (voir Chapitre 2, partie 2.5 sur "Les origines de la bipédie") peut peut-être se refléter dans l'ontogénie des proportions. En ce qui concerne la valeur des ratios, il n'y a pas de grandes différences entre les grands singes. Selon Thorpe et Crompton (2006), il y a moins de différences locomotrices entre *P. pygmaeus* et les grands singes africains que ce qu'on a pu penser. La suspension ne définit pas la locomotion de *P. pygmaeus* puisqu'ils ont observé une grande part de positions orthogrades compressives au niveau du membre inférieur. Il semble donc cohérent de ne pas percevoir de grandes différences entre les grands singes les plus arboricoles (*P. pygmaeus*) et les *knuckle-walkers*, *P. troglodytes* et *G. gorilla*. Pour les grands singes, les ANOVA sont significatives mais pas nécessairement les tests *post hoc*, signifiant une plus grande stabilité des ratios entre les stades dentaires. Peut-être est-ce dû aux modes de locomotion intégrant les membres supérieurs et inférieurs de façon plus partagée ? Pour le tibia et le radius, les proportions métaphysaires semblent donc aussi en lien avec la locomotion, comme nous l'avons vu avec les surfaces métaphysaires distales de l'humérus et du fémur.

5.3 Analyses des proportions au sein du membre supérieur : comparaisons interspécifiques

Contrairement au niveau inter-membre, les proportions au sein du membre supérieur ne distinguent plus les humains modernes d'un côté et les grands singes de

l'autre. En effet, le calcul des ratios et leur placement au sein des diagrammes en boîtes montrent plus un détachement de *P. pygmaeus* par rapport aux autres espèces d'hominoïdes. *Pongo pygmaeus* a une utilisation plus accrue de cette région anatomique, on peut donc penser que cette distinction concerne les différences dans le mode et la durée d'utilisation du membre supérieur dans la locomotion

Contrairement aux proportions inter-membres, les surfaces métaphysaires proximale (HSEPML) et distale (HSEDML) de l'humérus comparées à sa longueur distinguent peu les espèces entre elles. Les proportions HSEPML et HSEDML par rapport à la longueur humérale répondent donc de façon assez similaire. Chez *H. sapiens* on remarque que les métaphyses humérales sont petites relativement à la longueur de l'os au stade 0 mais que leur croissance accélère à partir du stade 1 pour ensuite maintenir la stabilisation des ratios HSEPML/HL et HSEDML/HL. Chez les grands singes, ces deux proportions ne sont pas modifiées au cours de la croissance sauf au niveau distal chez *P. troglodytes*, chez qui il y a une augmentation significative du ratio entre les stades 2 et 4. L'augmentation du ratio signifie une accélération de la croissance pour HSEDML ou une diminution du rythme de croissance de la longueur humérale. Le passage au stade 3 (3,8-6,4 ans) est signalé, au niveau comportemental, par une quadrupédie majoritaire par rapport au comportement de suspension et un *knuckle-walking* très pratiqué. Entre les stades 2 et 3, il y a un gain de 20% dans le support du poids corporel par les membres inférieurs mais aussi un gain en forces compressives sur l'articulation du coude à cause du *knuckle-walking* plus pratiqué et de la suspension moins utilisée. La croissance nettement plus rapide de HSEDML à ce moment-là a certainement un rapport direct avec les charges importantes appliquées à l'articulation distale de l'humérus lors du *knuckle-walking*. Pour *G. gorilla*, les tests statistiques ne donnent pas les mêmes résultats que ceux de *P. troglodytes*. En effet, la variation par stade dentaire est plus grande et s'il existe des différences entre les stades dans la réalité, elles ne sont pas détectées. Graphiquement (Fig. 4.6), on voit quand même une tendance vers l'augmentation du ratio ce qui laisse présager un élargissement de HSEDML comme on l'a vu chez *P. troglodytes* mais sans pouvoir le confirmer. Les faibles différences morphologiques et ontogéniques entre les grands singes pour ces proportions rejoignent

l'idée de Thorpe et Crompton (2006) pour qui la locomotion par l'entremise des membres supérieurs ne définit pas la locomotion de *P. pygmaeus* par rapport aux autres hominoïdes actuels.

Alors que l'étude des proportions métaphysaires au cours de l'ontogénie montrait plutôt une stabilité chez les grands singes, celle des proportions à la mi-diaphyse montre une augmentation du ratio H40/HL chez toutes les espèces (ANOVA significatives). Les résultats montrent donc que la forme de l'humérus au niveau de la diaphyse a un rapport étroit avec les différents types de locomotion employés par l'espèce au cours de sa vie. En effet, les *knuckle-walkers* ont l'humérus le plus trapu avec une aire au 40% de la diaphyse plus grande relativement à la longueur humérale (HL) par rapport à *H. sapiens* et *P. pygmaeus*. Les aires à la mi-diaphyse sont influencées autant par la longueur de l'os (qui détermine la longueur du levier des charges en flexion) que par les charges appliquées sur l'os (forces de compression, tension, flexion et torsion). La grande aire chez les *knuckle-walkers* est le reflet de forces de compression et de flexion importantes lors de leur locomotion particulière. Les diagrammes en boîtes révèlent une augmentation du ratio chez les *knuckle-walkers* en fonction du stade dentaire. Une différence de proportions significative apparaît au stade 4 pour les deux espèces. À ce moment, le *knuckle-walking* augmente encore en fréquence dans la locomotion de *P. troglodytes* qui se compose aussi toujours de grimpe verticale et de suspension. Chez *G. gorilla* le *knuckle-walking* assure 85% des déplacements. Chez *P. pygmaeus*, la composition de l'échantillon ne permet pas aux tests *post-hoc* de spécifier les stades concernés par le(s) changement(s) proportionnel(s). De plus, l'espèce change très peu son comportement locomoteur de la naissance à l'âge adulte et le déplacement en quadrupédie sur ses poings n'est pas du tout majoritaire. Il se peut donc que ces différences locomotrices affectent la taille de l'aire au 40% de la diaphyse humérale d'une façon plus graduelle, sans changement proportionnel brutal. Les humains modernes, comme pour les proportions vues précédemment, affichent un changement proportionnel significatif entre les stades 0 et 1. Le bras gagne donc en robustesse dès la fin de la première et le début de la deuxième année. Avant de marcher, l'humain passe par différentes phases dans ses tentatives de déplacement. Quand il a la force de tenir sa

tête sans assistance, il aura, peu de temps après, la capacité de la relever lorsqu'il est couché sur le ventre. Au fur et à mesure, vers la fin du stade 0 donc vers 7 mois, il commencera à ramper, puis éventuellement, au début du stade 2, à se mettre à quatre pattes pour se déplacer. Les charges encourues par ses bras et avant-bras vont augmenter. L'augmentation du ratio H40A/HL (gain en robustesse) entre les stades 0 et 1 peut être corrélée avec cette nouvelle forme de locomotion. La stabilisation du ratio pourrait être maintenue ensuite par les activités assurées par le membre supérieur (fabrication d'outils, port d'objets, etc.).

Les ratios RSEPA/RL de chaque espèce se superposent beaucoup. Le radius proximal semble donc être un faible indicateur de la locomotion parmi les hominoïdes et concorde avec les études de Patel (2005) sur la forme de la tête radiale, de Reno et al. (2000) sur la longueur du col radial et de Ruff (2002) sur les proportions articulaires et diaphysaires. Les trois études ont montré soit par l'analyse uni et multi-variée, soit par la moyenne géométrique, soit par la proportion de l'aire articulaire proximale radiale sur l'aire à la mi-diaphyse qu'il n'y avait pas de variation entre des espèces dont la locomotion était très différente, notamment entre *Hylobates* et le couple *Pan/Gorilla*. Le ratio est un peu plus élevé chez *G. gorilla*, comme tous les autres ratios à l'étude pour le membre supérieur, on peut penser qu'il existe un lien entre ces valeurs et la robustesse de l'espèce. Néanmoins on peut constater des moments au cours de la croissance où les proportions vont significativement changer. On a vu pour *H. sapiens* que ce moment était celui du passage entre les stades 0 et 1, pour *P. troglodytes* entre les stades 3 et 4. Pour les deux autres, l'ANOVA est significative mais pas les tests *post hoc*. Les raisons de l'augmentation des ratios RSEPA/RL et RSEDA/RL donc celles de surfaces métaphysaires proximale et distale de plus en plus grandes par rapport à la longueur diaphysaire sont différentes selon l'espèce concernée. Elles peuvent être relative à la locomotion arboricole (*P. pygmaeus*), à l'augmentation des charges au niveau du coude (pour *G. gorilla* et *P. troglodytes*) ou encore à l'adaptation pour une meilleure efficacité dans le port et la fabrication d'objets chez *H. sapiens*. Le ratio plus bas chez l'humain moderne ne signifie pas un radius plus long, bien au contraire, mais une surface métaphysaire proximale bien plus petite. En effet, pour Lovejoy et al. (2009), le

raccourcissement du radius chez *H. sapiens* est étroitement lié aux nouvelles proportions de l'avant-bras et de la main pour une meilleure efficacité de fonctions ayant un lien direct avec la manipulation, le port d'objets et la fabrication d'outils. L'indice brachial des gorilles serait issu d'un allongement de l'humérus associé à un léger raccourcissement du radius. Toujours selon les mêmes auteurs, l'avantage et la raison de ce schéma est la réduction des stress au niveau de l'articulation du coude, ces derniers étant induits par l'imposante masse corporelle de *G. gorilla*. On peut penser que les surfaces métaphysaires plus grandes sont aussi utiles à la réduction de ces stress grâce à un plus grand contact entre les surfaces articulaires.

5.4 Analyses des proportions au sein du membre inférieur

Mis à part les orangs-outans qui gardent, au cours de leur vie, un comportement locomoteur relativement inchangé et donc un taux d'utilisation des membres supérieurs et inférieurs qui varie peu, les autres hominoïdes, eux, utilisent de plus en plus le membre inférieur. Les humains modernes, dès l'enfance, sont évidemment à un extrême de la variation puisque c'est exclusivement le membre inférieur qui assure les fonctions locomotrices. Les charges au niveau du membre inférieur augmentent donc significativement. Malgré cela, il semble que les proportions au sein du membre inférieur, tous âges confondus, ne discriminent pas si bien les espèces entre elles. De façon générale, *G. gorilla* a toujours des valeurs de ratios plus élevées. Les proportions sont donc aussi liées au poids corporel. Pour cette espèce, les largeurs ou les aires métaphysaires sont plus larges relativement aux longueurs diaphysaires par rapport aux autres espèces.

Gorilla gorilla montre le même modèle qu'au niveau supérieur en présentant des surfaces métaphysaires proximale (FSEPML) et distale (FSEDML) plus larges dans une comparaison avec la longueur diaphysaire fémorale (FL) par rapport aux autres espèces, mais *G. gorilla* se détache des autres espèces surtout pour la largeur proximale. Comme pour le membre supérieur, *H. sapiens* montre une augmentation brutale du ratio

entre les stades 0 et 1. À ce niveau, comme le faisait l'humérus, la longueur fémorale ralentit son taux de croissance à partir du stade 1 en faveur de FSEPML et FSEDML. Cette trajectoire ontogénique commune entre les membres homologues, supérieurs et inférieurs pourrait peut-être avoir un lien génétique (effet pléiotropique). Les facteurs génétiques agissant sur l'un ou l'autre des niveaux doivent avoir des répercussions sur les surfaces métaphysaires analogues. La corrélation génétique devrait agir comme contrainte pendant leur croissance. Elle doit donc être prise en compte lors de l'analyse des résultats, en complément des changements locomoteurs et de leurs effets sur la morphologie et les proportions des espèces. Cependant, selon Young (2010), l'effet pléiotropique est réduit, et non pas inexistant, chez les hominoïdes actuels et leur dernier ancêtre commun. Par exemple, les écarts de longueurs entre les membres inférieurs et supérieurs chez les hominoïdes sont grands par rapport à des espèces parfaitement bipèdes par exemple. Chez *H. sapiens*, l'augmentation des ratios FSEPML/FL et FSEDML/FL a donc lieu entre les stades 0 (moins de 7 mois) et 1 (7 mois - 2,5 ans) — soit le moment où l'individu commence à marcher de façon bipède. Ensuite, les ratios se stabilisent. Une fois l'individu capable de marcher, il n'y a donc plus d'évolution quant à la taille des surfaces métaphysaires du fémur par rapport à leur longueur. Nous verrons dans quelques paragraphes que le tibia ne réagit de façon similaire.

La robustesse des fémurs illustrée par le rapport F50A/FL révèle des différences entre chacune des espèces. L'aire à la mi-diaphyse fémorale suit l'ordre croissant suivant : *G. gorilla*, *P. troglodytes*, *P. pygmaeus* et *H. sapiens*. Cette aire reflète les charges issues des forces de flexion liées à la longueur de l'os et celles issues des forces de compression. *Homo sapiens* est un cas assez particulier. En effet, son aire à la mi-diaphyse est la plus petite et son fémur est le plus long comparativement aux autres espèces et utilise exclusivement ses jambes lors de la locomotion. La taille et la forme de son fémur permettent une économie énergétique lors de la pratique de la marche. La forme et la croissance des os sont en réalité soumises à une programmation génétique favorisant la réduction des dépenses en tissu osseux (Lieberman 1997). Tout en gardant un épaissement important de l'aire corticale, que l'on a pas pu calculer pour ce mémoire, le fémur s'est aussi courbé de façon à mieux supporter les charges

asymétriques distribuées (différence de charges entre les faces médiale et latérale) en les dirigeant sous les genoux, sous le centre de gravité. Encore une fois, le changement proportionnel le plus significatif s'opère entre les stades 0 et 1 avec une augmentation du ratio donc une aire à la mi-diaphyse devenant plus grande accompagnant ainsi les premières marches bipèdes de l'humain.

Encore une fois, *G. gorilla* est le seul à atteindre des valeurs particulièrement élevées pour TSEPA/TL et TSEDA/TL avec notamment une hausse significative du ratio entre les stades 3 et 5. Il n'y a pas de grande différence entre les espèces quant à la valeur moyenne des ratios tous âges confondus. Par rapport aux proportions homologues du fémur vues précédemment, celles du tibia sont en augmentation chez toutes les espèces. Les différences significatives entre les stades dentaires sont plus fréquentes chez les espèces dont le nombre d'individus par stade dentaire est le plus grand, donc *H. sapiens* et *P. troglodytes*. Pour l'humain moderne, quasiment tous les stades dentaires sont différents les uns des autres. Graphiquement, c'est la différence entre les stades 0 et 1 qui est la plus grande. Jusqu'à l'âge adulte, les proportions tibiales vont donc changer. Nous avons vu dans le chapitre 2 que, pendant les premières années, l'enfant peut manquer de force musculaire pour contrôler sa propulsion et rester sur une jambe (Brenière et Bril 1998). Il peut donc marcher genou et hanche un peu fléchis, voire parfois sur la pointe des pieds afin de mieux contrôler le mouvement de son corps vers l'avant. Avant le stade 3, soit le stade à partir duquel le comportement locomoteur ne va plus changer, les charges passant par le genou de *H. sapiens* n'ont pas les mêmes directions ni les mêmes valeurs. Pour Jungers (1988), la taille des surfaces articulaires augmente avec le poids corporel chez les bipèdes et expliquerait aussi en partie pourquoi les aires métaphysaires du tibia s'élargissent significativement par rapport à la forme du fémur avant le stade 3.

En ce qui concerne les proportions des piliers médial (FPMAP) et latéral (FPLAP) entre eux et chacun par rapport à la largeur médio-latérale de la surface métaphysaire distale du fémur (FSEDML), *H. sapiens* se distingue des autres espèces (tous âges confondus). En vue inférieure, on sait qu'il y a des différences de forme entre

les grands singes et les humains modernes au niveau de la métaphyse distale du fémur. La profondeur antéro-postérieure relative à la largeur médio-latérale est plus courte chez les grands singes par rapport aux humains (Preuschoft 1970; Stern et Susman 1983; Tardieu 1997). Chez ces derniers, le condyle latéral est plus long que le médial et les valeurs du ratio FPMAP/FPLAP plus basses chez *H. sapiens* en attestent. Une grande portion du condyle latéral chez l'humain est antérieure à l'axe de flexion/extension du genou (ou axe transépicondylaire). La distance entre cet axe et l'insertion du muscle quadriceps fémoral (ou bras de levier) est donc plus longue que chez les grands singes augmentant ainsi l'efficacité de l'avantage mécanique. Le muscle quadriceps étant un extenseur de la jambe et un fléchisseur de la cuisse, une efficacité élevée est pertinente pour rester debout et se déplacer à moindre coût énergétique.

La baisse du ratio FPMAP/FPLAP chez les humains modernes signifie que le taux de croissance du pilier latéral va dépasser celui du pilier médial. Ces résultats sont en accord avec ceux de Tardieu et al. (2006) qui avaient trouvé une allométrie négative du pilier médial par rapport au pilier latéral chez *H. sapiens* et une isométrie chez tous les grands singes. L'acquisition de la bipédie est accompagnée d'angles biépicondylaires croissants de 0 à 6 ans (Lovejoy et al. 1982; Tardieu 1983; Tardieu 1997; Tardieu et Trinkaus 1994) et par une élongation du condyle fémoral latéral. Selon Tardieu et ses collègues (2006), l'accroissement rapide de la longueur antéro-postérieure du pilier latéral semble compenser l'augmentation proximo-distale du condyle médial induite par des charges médiales de plus en plus grandes. Autrement dit, le vecteur force du centre de masse devenant de plus important médialement, le pilier médial réagit avec une plus grande apposition métaphysaire médiale relativement au pilier latéral. En réaction à cet allongement proximo-distal du pilier médial, le pilier latéral s'allonge antéro-postérieurement afin d'assurer à l'articulation une stabilité dans les plans coronal et sagittal. En effet, l'élongation du pilier latéral augmente la surface de contact entre le condyle et le plateau tibial pour mieux répartir les charges (Tardieu et al. 2006). L'obliquité du fémur réduit le déplacement latéral du centre de masse pendant la marche humaine, c'est-à-dire quand un pied est en élévation et que le poids est transféré de l'autre côté. On s'attendait donc à voir chez les humains un condyle latéral plus allongé antéro-postérieurement en réponse à des charges plus grandes pendant ou juste après

l'acquisition de la posture bipède. Les résultats ont d'ailleurs montré une baisse significative du ratio avec le test ANOVA mais les tests *post hoc* n'ont pas déterminé quel(s) stade(s) étai(en)t concerné(s). Graphiquement, on note un changement relativement abrupt du ratio dans le passage du stade 1 au stade 2. Au stade 2, l'humain a entre deux et cinq ans, il est donc déjà bipède depuis au moins un an. À ce point, il a atteint des proportions entre les piliers médial et latéral similaires aux adultes. Comme attendu, la plus grande différence dans la longueur relative des piliers apparaît quand la marche bipède est bien contrôlée. Il faut se souvenir que l'analyse des précédentes proportions sur la taille générale des surfaces métaphysaires par rapport aux longueurs diaphysaires montrait des changements proportionnels significatifs entre les stades 0 et 1. Cette précocité peut signifier une plus large contribution génétique à la mise en place de ces proportions relative à l'élaboration de la forme du fémur distal qui, comme il a déjà été démontré (Tardieu et al. 2006) est plastique et répond aux charges encourues. L'absence d'obliquité du fémur (ou d'angle de support) chez les grands singes s'accompagne d'une absence de différences de proportions entre le pilier médial et le pilier latéral pendant la croissance puisque les charges sont distribuées de façon plus homogène. On ne s'attendait donc pas à voir une élongation antéro-postérieure du condyle latéral et les résultats l'ont confirmé, notamment par une valeur des ratios autour de 1. L'absence de changement proportionnel clair pourrait aussi vouloir dire qu'il n'y a pas de signal locomoteur assez puissant pour induire un changement morphologique.

Chez toutes les espèces sauf *P. pygmaeus*, les piliers latéral et médial tendent à grandir plus vite que la largeur métaphysaire distale du fémur (FSEDML) donnant à la forme de l'articulation distale une allure de plus en plus carrée en vue inférieure. Chez *H. sapiens*, comme pour la comparaison entre les deux piliers, les ratios FPLAP/FSEDML et FPMAP/FSEDML augmentent plus tardivement que ceux relatifs aux proportions mettant en relation les aires ou largeurs métaphysaires et les longueurs diaphysaires soit entre les stades 0 et 2 pour le premier et 2 et 3 pour le second. Jusqu'à 11-12 ans, *H. sapiens* retient une morphologie plésiomorphe (Tardieu et al. 2006) semblable à celle des grands singes, c'est à dire qu'en vue inférieure, la surface métaphysaire reste assez rectangulaire. C'est à l'adolescence que la lèvre latérale du fémur s'élève et que la forme devient plus carrée. La morphologie adulte apparaît donc assez tard et confirme les

résultats des auteurs cités précédemment. Chez l'humain, l'accélération du taux de croissance du pilier médial par rapport à la largeur métaphysaire distale est moins claire puisque le stade 4 montre une grande variation des valeurs du ratio. De plus, la petite étendue des valeurs au stade 0 par rapport aux autres genres peut amener à la significativité des tests sans réel changement morphologique. Chez *P. troglodytes*, le changement proportionnel pour FPLAP/FSEDML et FPMAP/FSEDML se produit entre les stades 2 et 4 tandis qu'il est plus tardif chez *G. gorilla*, entre les stades 4 et 5 (graphiquement pour le pilier médial). Pour *P. pygmaeus*, aucune différence entre les âges n'est détectée au niveau du pilier médial, possiblement à cause de petits échantillons pour chaque stade dentaire. Cependant, l'ANOVA est significative pour le pilier latéral. Chez les grands singes, les piliers médial et latéral grandissent plus vite résultant en la réduction de la différence proportionnelle entre les piliers et la largeur distale et en une forme plus carrée de la métaphyse avec l'âge bien que sans jamais atteindre une morphologie de type humaine. Les changements proportionnels chez *P. troglodytes* et *G. gorilla* apparaissent à des moments où la quadrupédie devient régulière voire majoritaire dans le comportement locomoteur. Chez l'humain, d'autre part, seul le pilier latéral grandit clairement plus vite résultant en un pilier latéral devenant de plus en plus long par rapport au médial à mesure que l'âge augmente. L'augmentation moins nette du taux de croissance du pilier médial par rapport à la largeur distale tend à montrer qu'il accompagne la croissance de la largeur distale. C'est intéressant de noter que bien que la métaphyse soit plus carrée chez l'humain, les piliers médial et latéral ne grandissent pas plus vite que la largeur distale par rapport aux grands singes. Peut-être que le condyle latéral était déjà un peu plus long à la naissance. Si on se réfère aux diagrammes en boîte pour la proportion FPMAP/FPLAP, on note que seul *H. sapiens* montre un ratio inférieur à 1 et ce, dès la naissance.

5.5 Proportions d'*A. afarensis* : intermédiaire entre grands singes et humains modernes

Quatre individus *A. afarensis* ont pu être étudiés à la lumière de quelques unes des proportions abordées dans ce mémoire. L'échantillon est petit et ne peut rien nous apprendre sur le modèle de croissance de ces proportions mais il peut nous donner quelques indices sur la morphologie et les adaptations d'*A. afarensis* à un certain type de locomotion. Pour la taille des surfaces métaphysaires et les longueurs diaphysaires, seul AL 288-1 rassemble assez d'éléments osseux pour faire des comparaisons avec les espèces hominoïdes à l'étude. Pour la morphologie du genou, les individus juvéniles A.L. 333-140, A.L. 333-110 et A.L. 333-111 sont assez complets pour les prendre en compte.

Les auteurs ont souvent montré que les proportions inter-membres de AL 288-1 étaient intermédiaires entre celles des grands singes et des humains modernes. Par exemple, l'indice huméro-fémoral de AL 288-1 est de 85 (Johanson et al. 1982; Jungers 2009). AL 288-1 est donc intermédiaire entre *H. sapiens* et *P. troglodytes*. La raison de cet indice intermédiaire est la courte longueur du fémur et non l'élongation des bras (Jungers 1994). McHenry et Coffing (2000) précisent que chez *A. afarensis*, si les bras ne sont pas forcément très longs, ils sont tout de même robustes. C'est d'ailleurs ce qu'on peut confirmer à travers la proportion H40A/HL où le ratio de AL 288-1 se place assez haut (Fig. 4.7), donc à un niveau similaire à celui des grands singes adultes. Cette tendance pour des membres supérieurs robustes restera chez *H. habilis* avant de disparaître chez les *Homo* plus tardifs, avec des membres supérieurs plus petits et graciles (McHenry et Coffing 2000). Selon Jungers (1983), cette proportion n'est pas incompatible avec une marche bipède. Cependant, son étude cinématique et fonctionnelle montre que les besoins énergétiques pour AL 288-1 seraient énormes si l'espèce s'appliquait à le faire de manière strictement moderne. Les pas devaient donc être plus courts, plus lents et effectués hanche et genou fléchis. Le débat est néanmoins encore en cours puisque d'autres auteurs font des interprétations différentes, notamment Crompton (1998) pour qui la démarche d'*A. afarensis* est énergétiquement plus

avantageuse en position érigée que hanche et genou fléchis. Pour les proportions de ce membre, on a vu que la proportion de la largeur métaphysaire proximale humérale (HSEPML) par rapport à la largeur métaphysaire proximale fémorale (FSEPML) de AL 288-1 est aussi intermédiaire entre celles de *H. sapiens* et des grands singes (Fig. 4.1). La valeur du ratio de l'espèce fossile se situe entre les valeurs hautes de l'humain et les valeurs basses des grands singes. AL 288-1 a donc une largeur métaphysaire proximale fémorale relative plus large que celle des grands singes. Ce résultat est cohérent avec les hypothèses exposées ci-dessus pour l'indice huméro-fémoral. Rares sont les spécimens fossiles associant du matériel squelettique du membre supérieur et inférieur. Or un niveau d'analyse intermembre est très intéressant puisqu'il met en relation les spécificités locomotrices des deux niveaux. De plus, nous avons vu auparavant que c'est ce niveau d'analyse qui discriminait le mieux les grands singes des humains modernes.

Les proportions au sein du membre supérieur montrent une plus grande similarité entre AL 288-1 et les grands singes, et plus particulièrement *P. troglodytes*. Les études de Asfaw et al. (1999), Reno et al. (2005) et Lovejoy et al. (2009) sur l'indice brachial (valeur estimée à 91) associé à AL 288-1 ont montré que ce dernier se plaçait assez nettement dans la variation de *P. troglodytes*. La similarité de l'indice entre *P. troglodytes* et *A. afarensis* ainsi que d'autres espèces fossiles intermédiaires est interprétée par les auteurs comme une absence de modification de l'indice depuis le dernier ancêtre commun de *H. sapiens*, *P. troglodytes* et *G. gorilla*. Pour la proportion de la largeur métaphysaire proximale humérale (HSEPML) par rapport à la longueur humérale (HL), les hominoïdes actuels se distinguent difficilement les uns des autres sur les diagrammes en boîte (Fig. 4.5). Par conséquent, on ne peut définitivement pas attester d'une ressemblance entre *A. afarensis* et une des espèces étudiées en particulier. On ne peut donc pas conclure autre chose qu'une grande similarité entre les hominoïdes actuels et AL 288-1.

Pour le niveau inférieur, les spécimens *A. afarensis* disponibles se positionnent alternativement dans la variation humaine et dans la variation "grands singes". Comme pour la proportion H40A/HL, le ratio F50A/FL de AL 288-1 se positionne au niveau de

celui des grands singes, notamment *P. troglodytes* et *P. pygmaeus* qui sont les espèces intégrant le plus d'arboricolisme dans leur répertoire locomoteur. Les proportions de la partie distale du fémur chez *A. afarensis* sont abordées grâce aux spécimens juvéniles AL 333-110, AL 333-111 et AL 333-140 classés dans le stade dentaire 5. En effet, même si leurs épiphyses ne sont pas fusionnées, leur morphologie générale (longueur et volume) est très proche de celle des *A. afarensis* adultes. Pour la proportion liant les deux piliers fémoraux (FPMAP et FPLAP), les trois individus sont placés au sein de la variation "grands singes" dans les diagrammes en boîte. Ils sont très différents de *H. sapiens* à un même stade de développement. La proportion mettant en relation FPLAP et la largeur métaphysaire distale fémorale (FSEDML) et indiquant la forme approximative de la surface métaphysaire montre des résultats moins tranchés puisque AL 333-110 et AL 333-140 sont intermédiaires entre *H. sapiens* et *P. troglodytes*. Pour la proportion entre FPMAP et FSEDML, les valeurs sont très concentrées et les individus *A. afarensis* encore difficilement associables à la morphologie d'une espèce plutôt qu'une autre. En conclusion pour ces résultats, il n'y a pas ou peu de différences de longueur antéro-postérieure entre les piliers médial et latéral pour les pré-adultes *A. afarensis*. Ceci supporte les résultats d'études précédentes mais ayant des interprétations différentes. La morphologie du fémur distal de l'espèce fossile est plus proche de celle des grands singes mais est associée à des caractéristiques bipèdes tel que l'angle de support. Certains pensent que cette morphologie intermédiaire est relative à une position hanche et genou pliés (Jungers 1982; 1983; Stern et Susman 1983). L'idée est que la morphologie intermédiaire d'*A. afarensis* pourrait signifier une bipédie imparfaite. Nos spécimens rassemblent des caractéristiques qui ne correspondent pas complètement à l'un ou l'autre groupe (humain ou grands singes). Dans un modèle de bipédie humaine, l'angle biépicondylaire et les différences entre les piliers latéral et médial sont déjà atteints au stade 5. Pour ces trois individus ce n'est pas le cas puisqu'ils présentent uniquement un angle de support. On peut donc supposer que l'élongation du pilier latéral n'apparaît pas au niveau métaphysaire chez *A. afarensis*. Cette morphologie plus intermédiaire pourrait être expliquée par une bipédie hanche et genou pliés peu efficace (Stern et Susman 1983; Susman et al. 1984). L'absence d'élongation du pilier latéral chez *A. afarensis* signifie une efficacité de l'avantage mécanique moindre et le besoin de

générer une force musculaire plus intense pour effectuer une extension du genou. Logiquement, cela signifierait un coût métabolique ou des performances locomotrices réduites. Néanmoins, une étude récente menée par Sylvester et al. (2011) a démontré que l'absence de pilier latéral plus long n'était pas nécessairement due à une marche différente mais à une masse corporelle moindre. Cette faible masse ne nécessiterait pas la présence d'un long levier par le muscle quadriceps fémoral et donc pas non plus son corollaire osseux soit un condyle latéral allongé. Dans leur article de 2006, Tardieu et ses collègues disaient que l'accroissement de l'angle bicondyalaire était corrélé à l'allongement antéro-postérieur du pilier latéral. Or on voit que pour les trois individus *A. afarensis*, ce n'est pas le cas. En effet, bien que l'angle bicondyalaire soit présent dans cette espèce fossile, il n'y a pas de différence de longueur entre les deux piliers.

Les proportions qui discriminent le mieux les différents types de locomotion sont HSEPML/FSEPML, F50A/FL et FPMAP/FPLAP. Rares sont les proportions pour lesquelles les individus *A. afarensis* se positionnent du côté des humains modernes. Souvent, une morphologie intermédiaire apparaît et, à d'autres moments, on ne peut distinguer *A. afarensis* de *P. troglodytes*. Ces données proportionnelles vont dans le sens d'une bipédie couplée à la sauvegarde d'une composante arboricole dans leur mode de locomotion. Néanmoins, par souci de prudence et d'honnêteté, plusieurs choses sont à souligner pour relativiser cette conclusion. D'abord, certaines proportions font peu la distinction entre les espèces réduisant les chances de classer *A. afarensis* dans un certain type morphologique. Ensuite, l'échantillon *A. afarensis* est extrêmement restreint compte tenu du nombre rare de spécimens qui conservent différentes parties du squelette et qui permettraient d'évaluer comme il le faut des proportions. Enfin, l'étude des proportions a ses limites. On peut certes comparer des longueurs, largeurs et aires homologues mais selon le choix, on pourrait obtenir des résultats et des conclusions différentes quant aux mécanismes qui génèrent les différences proportionnelles. En ce qui concerne les études ontogéniques et allométriques, il est clair que le nombre de juvéniles découverts jusqu'à nos jours est trop petit pour se faire une idée fiable de ce à quoi ressemble le modèle de croissance *A. afarensis*. Dans un avenir proche, il sera très intéressant d'intégrer à ce genre d'étude DIK-1-1, squelette *quasi* complet d'une enfant *A. afarensis* (sexe

déterminé à partir des ressemblances dentaires marquées avec la femelle gorille), âgée d'environ trois ans et datée à 3,3 millions d'années . La conservation exceptionnelle du squelette permettrait d'étudier ses proportions de manière assez complète et de les comparer aux proportions de Lucy (AL 288-1).

5.6 Conclusion et perspectives d'études

Cette étude exploratoire a permis de mettre en lumière la complexité des relations entre morphologie et ontogénie. Complexe car, d'une région anatomique à l'autre, les largeurs et aires métaphysaires ne répondent pas nécessairement de la même manière à un comportement locomoteur. Les réponses aux pressions biomécaniques montrent des variations intra et interspécifiques tant au niveau morphologique qu'ontogénique. Un des plus grands défis à réaliser est de faire la part entre l'acquisition de proportions liées à un comportement et celle programmée génétiquement. Il semble que, bien souvent, les deux restent liés l'un à l'autre et, en association, amènent à des morphologies adaptées à certains modes de locomotion. On peut néanmoins dire, après discussion des résultats, que les différences les plus significatives entre les espèces se situent au niveau des proportions inter-membres. Les hominoïdes ont une morphologie générale très similaire qui leur permet potentiellement des mouvements assez identiques. Néanmoins, pour s'adapter à une certaine niche écologique, ils augmenteront la fréquence d'un comportement locomoteur aux dépens d'un autre. Une conséquence sera la transformation des proportions due aux contraintes mécaniques et le passage de charges plus fréquentes et puissantes au niveau supérieur ou inférieur ou encore également réparties selon le cas. La fréquence d'utilisation du membre supérieur ou du membre inférieur étant différente d'une espèce à une autre, les ratios liant ces deux niveaux sont très différents interspécifiquement et intraspécifiquement, en fonction du mode de locomotion en fonction de l'âge.

Chez *H. sapiens*, spécialisé pour la bipédie, lorsqu'il y a des différenciations proportionnelles au niveau de la taille des surfaces métaphysaires, elles ont toujours lieu

entre les stades 0 et 1 soit au tout début de l'apprentissage de la bipédie. Avec une étude plus précise du fémur distal, on a remarqué le retard dans l'acquisition de la morphologie adulte pour cette région anatomique. L'élongation du pilier latéral par rapport au médial et l'augmentation du taux de croissance des piliers par rapport à la largeur métaphysaire distale se font de manière significative à des stades dentaires plus avancés, entre les stades 2 et 3 où l'humain maîtrise depuis au moins un an la marche bipède. Ces résultats montrent l'importance de l'environnement et de la locomotion sur les changements de forme des surfaces métaphysaires et sur la taille de ces surfaces. On a vu que la morphologie et l'acquisition des proportions chez *H. sapiens* étaient étroitement liées à l'apprentissage de la bipédie. La *quasi* absence de cette pratique chez les grands singes suffit souvent à expliquer les différences proportionnelles et ontogéniques.

Chez *P. troglodytes*, les différences proportionnelles, s'il y en a, s'opèrent entre les stades 2 et 3 pour les proportions inter-membres et juste avant le stade 4 pour les autres. À partir du stade 3, l'espèce supporte sur ses membres inférieurs plus de 50 % de son poids corporel, au stade 4 la tendance se poursuit jusqu'à 75 %. Pour *G. gorilla*, les différenciations se placent entre les stades 3 et 5 donc à peu près au même moment, ou parfois plus tard, que *P. troglodytes*. *Gorilla gorilla* supporte beaucoup de poids sur ses membres inférieurs aussi. Il est difficile d'expliquer pourquoi les changements de proportions les plus significatifs arrivent plus tard chez cette espèce plutôt que chez *P. troglodytes* mais on sait que les ratios n'ont pas les mêmes valeurs chez les deux espèces. Les différences proportionnelles entre les deux espèces s'accroissent avec l'âge et les changements sont plus amples pour *G. gorilla*. Nous avons vu dans le chapitre 2 que *G. gorilla* atteignait une autonomie locomotrice plus précocement que le chimpanzé or ses proportions adultes sont atteintes plus tardivement. On peut simplement penser que l'état des proportions aux stades juvéniles n'est pas un obstacle à l'autonomie dans ses déplacements.

Les changements de proportions de *P. pygmaeus* sont les plus flous. Jamais les tests *post hoc* n'ont montré de différences entre les stades dentaires bien que les tests ANOVA pouvaient parfois détecter une baisse ou une augmentation générale du ratio.

Certes il peut s'agir d'un artefact dû à la composition de l'échantillon mais les résultats restent cohérents avec les faibles modifications du comportement locomoteur de la naissance à l'âge adulte.

Le rôle de l'ontogénie dans la reconstruction de l'évolution des hominoïdes, l'étendue de la variation intraspécifique au niveau ontogénique, l'identification de différences interspécifiques claires, les relations potentielles entre le développement et la croissance de différentes espèces et le rôle de l'hétérochronie dans l'évolution des hominoïdes sont autant de pistes de recherche qui restent à être exploitées grâce à ce type d'étude (Winkler et Anemone 1996). Les hétérochronies sont d'ailleurs un aspect qui aurait pu logiquement compléter la discussion précédente. Néanmoins, dans le cadre de ce travail avec des échantillons restreints, il aurait été peut-être trop ambitieux et prématuré de développer des théories liées aux différences de rythmes et de taux de croissance dans une perspective phylogénétique. De plus, beaucoup s'accordent à dire qu'un simple changement hétérochronique est inadéquat pour expliquer les différences interespèces (Ramirez Rozzi 2000). Pour pouvoir le faire de façon sérieuse, notamment avec *A. afarensis*, il faudrait des échantillons très grands dont les âges et les sexes sont bien connus pour les hominoïdes actuels. L'utilisation de matériel radiographique serait un moyen de connaître le degré de calcification dentaire afin d'affiner les tranches d'âges dans ce type d'étude ontogénique. Dans l'idéal, on pourrait pousser les recherches vers l'utilisation de techniques 3D afin de mieux cerner les changements de forme plutôt que de taille au cours de la croissance. Pour le problème intrinsèque au petit nombre d'individus fossiles, il faudra encore longtemps se contenter d'échantillons restreints d'individus, mais la voie s'ouvre de plus en plus à des études ontogéniques notamment grâce à la découverte de DIK-1-1 qui, son squelette étant presque complet, aura parfaitement sa place dans les études sur les proportions.

BIBLIOGRAPHIE

- Aiello A, et Dean C. 1990. An Introduction to Human Evolutionary Anatomy. London.
- Alemseged Z et al. 2006. A juvenile early hominin skeleton from Dikika, Ethiopia. Nature 443.
- Alexander RM. 2004. Bipedal animals, and their differences from humans. Journal of Anatomy 204:321-330.
- Amtman E. 1979. Biomechanical interpretation of form and structure of bones: role of genetics and fusion in growth and remodeling. In: Morbeck ME, Preuschoft H, et Gomberg N, editors. Environment, behavior and morphology: dynamic interactions in primates. New York: Gustav Fisher. p 347-366.
- Asfaw B et al. 1999. *Australopithecus garhi*: A new species of early hominid from Ethiopia. Science 284:629-635.
- Begun DR et al. 2007. Comment on "Origin of Human Bipedalism As an Adaptation for Locomotion on Flexible Branches". Science 318:1066.
- Beynon AD et al. 1991. Histological study on the chronology of the developing dentition in gorilla and orangutan. American Journal of Physical Anthropology 86:189-203.
- Biren A P. 2005. The hominoid proximal radius: re-interpreting locomotor behaviors in early hominins. Journal of Human Evolution 48:415-432.
- Brenière Y, et Bril B. 1998. Development of postural control of gravity forces in children during the first 5 years of walking. Experimental Brain Research 121:255-262.
- Buschang PH. 1982. Differential long bone growth of children between two months and eleven years of age. American Journal of Physical Anthropology 58:291-295.

- Cameron N. 2002. Human and growth development. San Diego: Academic Press.
- Carlson KJ et al. 2006. Locomotor behavior and long bone morphology in individual free-ranging chimpanzees. *Journal of Human Evolution* 50:394-404.
- Carlson KJ et al. 2008. Do different locomotor modes during growth modulate trabecular architecture in the murine hind limb? *Integrative and Comparative Biology* 48:385-393.
- Carter DR, et Beaupré GS. 2001. *Skeletal Function and Form: Mechanobiology of Skeletal Development, Aging, and Regeneration*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Cartmill M, et Milton K. 1977. The lorisiform wrist joint and the evolution of “brachiating” adaptations in the hominoidea. *American Journal of Physical Anthropology* 47:249-272.
- Child CM. 1941. *Patterns and Problems in Development*. Chicago, IL: University of Chicago Press.
- Coqueugniot H et al. 2004. Early brain growth in *Homo erectus* and implications for cognitive ability. *Nature* 431:299-302.
- Corruccini RS. 1978. Primate Skeletal Allometry and Hominoid Evolution. *Evolution* 32:752-758.
- Corruccini RS, et McHenry HM. 2001. Knuckle-walking hominid ancestors. *Journal of Human Evolution* 40:507-511.
- Crompton RH, et Thorpe SKS. 2007. Response to Comment on "Origin of Human Bipedalism As an Adaptation for Locomotion on Flexible Branches". *Science* 318:1066.

- Crompton RH et al. 2008. Locomotion and posture from the common hominoid ancestor to fully modern hominins, with special reference to the last common panin/hominin ancestor. *Journal of Anatomy* 212:501-543.
- Crompton RH et al. 1998. The mechanical effectiveness of erect and "bent-hip, bent-knee" bipedal walking in *Australopithecus afarensis*. *Journal of Human Evolution* 35:55-74.
- Dean C. 2000. Progress in understanding hominoid dental development. *Journal of Anatomy* 197:77-101.
- Dean MC, et Wood BA. 1981. Developing pongid dentition and its use for ageing individual crania in comparative cross-sectional growth studies. *Folia Primatologica* 36:111-127.
- Dean MC, et Wood BA. 2003. A digital radiographic atlas of the great ape skull and dentition. In: Bondioli L, et Machchiarelli R, editors. *Digital Archives of human paleobiology* 3 [Software]. Milano, Italy: Consiglio Nazionale delle Ricerche, ADS Solutions.
- DeBeer GR. 1930. *Embryology and Evolution* Oxford: Clarendon.
- DeSilva JM. 2009. Functional morphology of the ankle and the likelihood of climbing in early hominins. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106:6567-6572.
- Doran DM. 1992. The ontogeny of chimpanzee and pygmy chimpanzee locomotor behavior: a case study of paedomorphism and its behavioral correlates. *Journal of Human Evolution* 23:139-157.
- Doran DM. 1993. Comparative locomotor behavior of chimpanzees and bonobos: The influence of morphology on locomotion. *American Journal of Physical Anthropology* 91:83-98.

- Doran DM. 1997. Ontogeny of locomotion in mountain gorillas and chimpanzees. *Journal of Human Evolution* 32:323-344.
- Drapeau MSM et al. 2005. Associated cranial and forelimb remains attributed to *Australopithecus afarensis* from Hadar, Ethiopia. *Journal of Human Evolution* 48:593-642.
- Feldesman MR. 1982. Morphometric analysis of the distal humerus of some cenozoic catarrhines: The late divergence hypothesis revisited. *American Journal of Physical Anthropology* 59:73-95.
- Fellman CD. 2011. Ontogenetic Scaling of Anatomical Mechanical Advantage of the Fore- and Hind Limb Musculature of Catarrhines: Implications for the Juvenile Risk Aversion Hypothesis. NYC: New York University.
- Fleagle JG. 1988. *Primate adaptation & evolution* / John G. Fleagle. San Diego :: Academic Press.
- Forssberg H. 1985. Ontogeny of human locomotor control I. Infant stepping, supported locomotion and transition to independent locomotion. *Experimental Brain Research* 57:480-493.
- Franciscus RG, et Holliday TW. 1992. Hindlimb skeletal allometry in plio-pleistocene hominids with special reference to AL-288-1 ("Lucy"). *Bulletins et Mémoires de la Société d'anthropologie de Paris*:5-20.
- Frost HM. 1999. Joint anatomy, design, and arthroses: Insights of the Utah paradigm. *The Anatomical Record* 255:162-174.
- Gavan JA. 1967. Eruption of Primate Deciduous Dentition: A Comparative Study. *Journal of Dental Research* 46:984-988.
- Godfrey L et al. 1991. Scaling of limb joint surface areas in anthropoid primates and other mammals. *Journal of Zoology* 223:603-625.

- Godfrey LR et al. 1995. Limb joint surface areas and their ratios in Malagasy lemurs and other mammals. *American Journal of Physical Anthropology* 97:11-36.
- Gould SJ. 1966. Allometry and size in ontogeny and phylogeny. *Biological Reviews* 41:587-638.
- Gould SJ. 1968. *Ontogeny and the Explanation of Form: An Allometric Analysis. Memoir (The Paleontological Society)* 2:81-98.
- Gould SJ. 1977. *Ontogeny and phylogeny*. Cambridge, Mass.: Belknap Press of Harvard University Press.
- Green DJ et al. 2007. Limb-size proportions in *Australopithecus afarensis* and *Australopithecus africanus*. *Journal of Human Evolution* 52:187-200.
- Halaczek B. 1972. *Die Langknochen der Hinterextremitat bei simischen Primaten*. Zurich: Juris Druck und Verlag.
- Harmon EH. 2007. The shape of the hominoid proximal femur: a geometric morphometric analysis. *Journal of Anatomy* 210:170-185.
- Hartwig-Scherer S, et Martin RD. 1991. Was "Lucy" more human than her "child"? Observations on early hominid postcranial skeletons. *Journal of Human Evolution* 21:439-449.
- Hildebrand M. 1988. Mechanics of support and movement. In: Hildebrand M, editor. *Analysis of vertebrate structure*. New York: John Wiley & Sons. p 443-464.
- Hunt KD. 1992. Positional behavior of Pan troglodytes in the Mahale Mountains and Gombe Stream National Parks, Tanzania. *American Journal of Physical Anthropology* 87:83-105.
- Huxley JS. 1932. *Problems of relative growth*. London: Methuen.

- Janson CH et al. 1993. Ecological risk aversion in juvenile primates: slow and steady wins the race. In: Press OU, editor. *Juvenile Primates: Life History, Development, and Behavior*. New York. p 54-74.
- Johanson DC et al. 1982. Morphology of the Pliocene partial hominid skeleton (A.L. 288-1) from the Hadar formation, Ethiopia. *American Journal of Physical Anthropology* 57:403-451.
- Johanson DC et al. 1987. New partial skeleton of *Homo habilis* from Olduvai Gorge, Tanzania. *Nature* 327.
- Jungers WL. 1982. Lucy's limbs: skeletal allometry and locomotion in *Australopithecus afarensis*. *Nature* 297:676-678.
- Jungers WL. 1985. Body size and scaling of limb proportions in primates. In: Jungers WL, editor. *Size and Scaling in Primate Biologie*: Plenum Press. p 345-381.
- Jungers WL. 1988. Relative joint size and hominoid locomotor adaptations with implications for the evolution of hominid bipedalism. *Journal of Human Evolution* 17:247-265.
- Jungers WL. 1994. Ape and hominid limb length. *Nature* 369:194-194.
- Jungers WL. 2009. Interlimb Proportions in Humans and Fossil Hominins: Variability and Scaling. In: Grine FE, Fleagle JG, et Leakey RE, editors. *The First Humans – Origin and Early Evolution of the Genus Homo*: Springer Netherlands. p 93-98.
- Jungers WL, et Stern JJT. 1983. Body proportions, skeletal allometry and locomotion in the hadar hominids: a reply to Wolpoff. *Journal of Human Evolution* 12:673-684.
- Kelley J, et Schwartz GT. 2009. Dental development and life history in living African and Asian apes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*.

- Kimbel WH, et Delezene LK. 2009. "Lucy" redux: A review of research on *Australopithecus afarensis*. *American Journal of Physical Anthropology* 140:2-48.
- Kimura T. 1987. Development of chimpanzee locomotion on level surfaces. *Human Evolution* 2:107-119.
- Latimer B, et Lovejoy CO. 1989. The calcaneus of *Australopithecus afarensis* and its implications for the evolution of bipedality. *American Journal of Physical Anthropology* 78:369-386.
- Latimer B, et Lovejoy CO. 1990a. Hallucal tarsometatarsal joint in *Australopithecus afarensis*. *American Journal of Physical Anthropology* 82:125-133.
- Latimer B, et Lovejoy CO. 1990b. Metatarsophalangeal joints of *Australopithecus afarensis*. *American Journal of Physical Anthropology* 83:13-23.
- Latimer B et al. 1987. Talocrural joint in African hominoids: Implications for *Australopithecus afarensis*. *American Journal of Physical Anthropology* 74:155-175.
- Lawler RR. 2006. Sifaka positional behavior: Ontogenetic and quantitative genetic approaches. *American Journal of Physical Anthropology* 131:261-271.
- Lieberman DE. 1997. Making Behavioral and Phylogenetic Inferences from Hominid Fossils: Considering the Developmental Influence of Mechanical Forces. *Annual Review of Anthropology* 26:185-210.
- Lieberman DE et al. 2001. Articular area responses to mechanical loading: effects of exercise, age, and skeletal location. *American Journal of Physical Anthropology* 116:266-277.
- Lovejoy CO. 1988. Evolution of human walking. *Scientific American* 259:118-125.

- Lovejoy CO et al. 1982. Hominid upper limb bones recovered from the Hadar formation: 1974–1977 collections. *American Journal of Physical Anthropology* 57:637-649.
- Lovejoy CO et al. 2002. The Maka femur and its bearing on the antiquity of human walking: Applying contemporary concepts of morphogenesis to the human fossil record. *American Journal of Physical Anthropology* 119:97-133.
- Lovejoy CO et al. 2009. The Great Divides: *Ardipithecus ramidus* Reveals the Postcrania of Our Last Common Ancestors with African Apes. *Science* 326:73, 100-106.
- Manduell KL et al. 2011. Locomotor behavior of wild orangutans (*Pongo pygmaeus wurmbii*) in disturbed peat swamp forest, Sabangau, Central Kalimantan, Indonesia. *American Journal of Physical Anthropology*:n/a-n/a.
- McHenry H, et Coffing K. 2000. *Australopithecus* to *Homo*: Transformations in Body and Mind. *Annual Review of Anthropology* 29:125-146.
- McHenry HM, et Berger LR. 1998. Body proportions in *Australopithecus afarensis* and *A. africanus* and the origin of the genus *Homo*. *Journal of Human Evolution* 35:1-22.
- McHenry HM, et Brown CC. 2008. Side steps: the erratic pattern of hominin postcranial change through time. *Journal of Human Evolution* 55:639-651.
- Ohman JC et al. 1997. Cortical bone distribution in the femoral neck of hominoids: Implications for the locomotion of *Australopithecus afarensis*. *American Journal of Physical Anthropology* 104:117-131.
- Oxnard CE. 1973. *Form and Pattern in Human Evolution*. Chicago: University of Chicago Press.
- Platzer W. 2005. *Atlas de Poche d'Anatomie 1. Appareil locomoteur 4e édition*. Stuttgart: Flammarion.

- Pous JG et al. 1980. Cartilages de conjugaison et croissance. Notions fondamentales en orthopédie. Paris: Doin.
- Preuschoft H. 1970. Functional anatomy of the lower extremity. In: Bourne GH, editor. The Chimpanzee. Basel: Karger-Verlag. p 221-294.
- Prost JH. 1980. Origin of bipedalism. *American Journal of Physical Anthropology* 52:175-189.
- Ramirez Rozzi FV. 2000. Hétérochronies: état des lieux. *Primatologie* 3:479 - 511.
- 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 MJ. 1998. The gorilla paradox: The effects of body size and habitat on the positional behavior of lowland and mountain gorillas. In: Strasser J, Fleagle JG, Rosengerger A, et McHenry H, editors. *Primate Locomotion: Recent Advances*: Plenum Press. p 95-108.
- Reno PL et al. 2005. Plio-pleistocene hominid limb proportions evolutionary reversals or estimation errors? Commentaries. Authors' reply. Chicago, IL, ETATS-UNIS: University of Chicago Press. 14 p.
- Reno PL et al. 2000. Adaptationism and the anthropoid postcranium: Selection does not govern the length of the radial neck. *Journal of Morphology* 246:59-67.
- Richmond BG. 1998. Ontogeny and biomechanics of phalangeal form in primates. Stony Brook: State University at New York at Stony Brook.
- Richmond BG et al. 2002. Early hominin limb proportions. *Journal of Human Evolution* 43:529-548.
- Richmond BG et al. 2001. Origin of human bipedalism: The knuckle-walking hypothesis revisited. *American Journal of Physical Anthropology* 116:70-105.

- Richmond BG, et Strait DS. 2000. Evidence that humans evolved from a knuckle-walking ancestor. *Nature* 404:382-385.
- Richmond BG, et Strait DS. 2001. Knuckle-walking hominid ancestor: a reply to Corruccini & McHenry. *Journal of Human Evolution* 40:513-520.
- Ruff C. 1988. Hindlimb articular surface allometry in hominoidea and *Macaca*, with comparisons to diaphyseal scaling. *Journal of Human Evolution* 17:687-714.
- Ruff CB. 1994. Morphological adaptation to climate in modern and fossil hominids. *American Journal of Physical Anthropology* 37:65-107.
- Ruff CB. 2002. Long bone articular and diaphyseal structure in old world monkeys and apes. I: Locomotor effects. *American Journal of Physical Anthropology* 119:305-342.
- Ruff CB. 2003a. Long bone articular and diaphyseal structure in Old World monkeys and apes. II: Estimation of body mass. *American Journal of Physical Anthropology* 120:16-37.
- Ruff CB. 2003b. Ontogenetic adaptation to bipedalism: age changes in femoral to humeral length and strength proportions in humans, with a comparison to baboons. *Journal of Human Evolution* 45:317-349.
- Ruff CB et al. 1993. Postcranial robusticity in *Homo*. I: Temporal trends and mechanical interpretation. *American Journal of Physical Anthropology* 91:21-53.
- Ruff CB et al. 1994. Postcranial robusticity in *Homo*. III: Ontogeny. *American Journal of Physical Anthropology* 93:35-54.
- Scheuer L, et Black S. 2004. *The Juvenile Skeleton*. London: Elsevier Academic Press.
- Senut B. 1980. New data on the humerus and its joints in plio-pleistocene hominids. *Collegium Anthropologicum* 1:87-93.

- Senut B. 2006. Arboreal Origin of Bipedalism. In: Ishida H, Tuttle R, Pickford M, Ogiwara N, et Nakatsukasa M, editors. Human Origins and Environmental Backgrounds: Springer US. p 199-208.
- Shea BT. 1981. Relative growth of the limbs and trunk in the African apes. *American Journal of Physical Anthropology* 56:179-201.
- Shea BT. 1988. Heterochrony in primates. In: McKinney ML, editor. Heterochrony in evolution: A multidisciplinary approach. New York: Plenum Press. p 237-266.
- Shea BT. 1992. Developmental perspective on size change and allometry in evolution. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews* 1:125-134.
- Smith TM et al. 2010. Dental development of the Tai Forest chimpanzees revisited. *Journal of Human Evolution* 58:363-373.
- Stern JT. 1999. The cost of bent-knee, bent-hip bipedal gait. A reply to Crompton et al. *Journal of Human Evolution* 36:567-570.
- Stern JT, et Susman RL. 1981. Electromyography of the gluteal muscles in *Hylobates*, *Pongo* and *Pan*: Implications for the evolution of hominid bipedality. *American Journal of Physical Anthropology* 55:153-166.
- Stern JT, et Susman RL. 1983. The locomotor anatomy of *Australopithecus afarensis*. *American Journal of Physical Anthropology* 60:279-317.
- Sugardjito J, et van Hooff J. 1986. Age-sex class differences in the positional behavior of the Sumatran orang utan (*Pongo pygmaeus abelii*) in the Gunung Leuser National Park, Indonesia. *Folia Primatologica* 47:14-25.
- Susman RL et al. 1984. Arboreality and Bipedality in the Hadar Hominids. *Folia Primatologica* 43:113-156.
- Swartz SM. 1989. The functional morphology of weight bearing: limb joint surface area allometry in anthropoid primates. *Journal of Zoology* 218:441-460.

- Sylvester AD et al. 2011. The Effective Mechanical Advantage of A.L. 129-1a for Knee Extension. *The Anatomical Record: Advances in Integrative Anatomy and Evolutionary Biology* 294:1486-1499.
- Tardieu C. 1983. L'articulation de genou: analyse morpho-fonctionnelle chez les primates et les hominidés fossiles. Application aux Hominidés fossiles. Paris: CNRS. 108 p.
- Tardieu C. 1997. Femur ontogeny in humans and great apes : heterochronic implications for hominid evolution. Paris: Elsevier.
- Tardieu C et al. 2006. Relationship between formation of the femoral bicondylar angle and trochlear shape: Independence of diaphyseal and epiphyseal growth. *American Journal of Physical Anthropology* 130:491-500.
- Tardieu C, et Trinkaus E. 1994. Early ontogeny of the human femoral bicondylar angle. *American Journal of Physical Anthropology* 95:183-195.
- Taylor AB, et Slice DE. 2005. A Geometric Morphometric Assessment of the Relationship between Scapular Variation and Locomotion in African Apes Modern Morphometrics in Physical Anthropology. In: Slice DE, editor: Springer US. p 299-318.
- Temple DH et al. 2011. Ontogeny of limb proportions in late through final Jomon period foragers. *American Journal of Physical Anthropology* 145:415-425.
- Thorpe SKS, et Crompton RH. 2006. Orangutan positional behavior and the nature of arboreal locomotion in Hominoidea. *American Journal of Physical Anthropology* 131:384-401.
- Thorpe SKS et al. 2007. Origin of Human Bipedalism As an Adaptation for Locomotion on Flexible Branches. *Science* 316:1328-1331.
- Tuttle R. 1977. Naturalistic positional behavior of apes and models of hominid evolution. *Progress in ape research*. New York: Academic Press. p 277-296.

- Tuttle R et al. 1979. Anthropology on the move: Progress in experimental studies of nonhuman primate positional behavior. *Yearbook of Physical Anthropology* 22:187-214.
- Tuttle RH. 1967. Knuckle-walking and the evolution of hominoid hands. *American Journal of Physical Anthropology* 26:171-206.
- Tuttle RH. 1981. Evolution of Hominid Bipedalism and Prehensile Capabilities. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences* 292:89-94.
- Tuttle RH, et Basmajian JV. 1974. Electromyography of brachial muscles in *Pan gorilla* and hominoid evolution. *American Journal of Physical Anthropology* 41:71-90.
- Ward CV. 2002. Interpreting the posture and locomotion of *Australopithecus afarensis*: Where do we stand? *American Journal of Physical Anthropology* 119:185-215.
- Ward CV. 2007. Postcranial and Locomotor Adaptations of Hominoids. In: Henke W, et Tattersall I, editors. *Handbook of Paleoanthropology*: Springer Berlin Heidelberg. p 1011-1030.
- Washburn SL. 1967. Behaviour and the Origin of Man. *Proceedings of the Royal Anthropological Institute of Great Britain and Ireland*:21-27.
- Watts ES. 1985. Adolescent growth and development of monkeys, apes and humans. In: Watts ES, editor. *Nonhuman primate models for human growth and development*. New York: A. R. Liss. p 41-65.
- Wells J et al. 2002. Biomechanics of growth and development in the healthy human infant: a pilot study. *J Am Osteopath Assoc* 102:313-319.
- WoldeGabriel G et al. 2001. Geology and palae-ontology of the Late Miocene Middle Awash valley, Afar rift, Ethiopia. *Nature* 412:175-178.

- Wolff J. 1986. *The Law of Bone Remodeling* [translation of the German 1892 edition]. New York: Springer.
- Wood B. 2006. Palaeoanthropology: A precious little bundle. *Nature* 443:278-281.
- Yamazaki N, et Ishida H. 1984. A biomechanical study of vertical climbing and bipedal walking in gibbons. *Journal of Human Evolution* 13:563-571.
- Young NM et al. 2010. Development and the evolvability of human limbs. *Proceedings of the National Academy of Sciences*.
- Zihlman AL et al. 2007. Skeletal and dental growth and development in chimpanzees of the Taï National Park, Côte D'Ivoire. *Journal of Zoology* 273:63-73.
- Zihlman AL, et Morbeck ME. 1988. Body composition and limb proportions in orangutans. In: Schwartz J, editor. *Orangutan Biology*. New York: Oxford University Press. p 285-297.