

Analyse morphométrique de la variabilité des extrémités distales du fémur et de l'humérus chez *Australopithecus afarensis*

Anne-Marie BACON

Résumé

La variabilité des extrémités distales du fémur et de l'humérus est analysée chez quelques Hominoidea modernes et fossiles (*Pan*, *Gorilla*, *Homo*, *A. afarensis*) au moyen d'une méthode de morphométrie géométrique. Les variables sont les coordonnées des points-repères. Quatorze et douze points-repères définissent l'humérus et le fémur respectivement. Une analyse en composantes principales est réalisée sur la matrice de covariance des coordonnées superposées. Les résultats de l'ACP montrent que la variabilité morphologique des fémurs et des humérus de Hadar ne dépasse pas celles des Hominoidea actuels. Les différences de taille et de forme entre AL 333-4 et AL 129-1 peuvent tout à fait s'expliquer en terme de variabilité intraspécifique. Notre analyse suggère pour *A. afarensis* une variabilité intermédiaire entre celle de l'homme et celle du gorille.

Abstract

The variability of distal and femoral extremities of modern Hominoidea (Pan, Gorilla, Homo) and A. afarensis is analysed using a geometrical morphometric approach. The variables are coordinates of landmarks. Fourteen and twelve landmarks are defined on the humerus and on the femur respectively. A principal components analysis is done on the covariance matrix of the superimposed coordinates. The results of the PCA suggest that the morphological variability of the femoral and humeral extremities of the Hadar hominids does not exceed the variability of modern Hominoidea. The size difference between AL 333-4 and AL 129-1 can be explained as intraspecific variability. This analysis suggests a variability intermediate between that of Homo and that of Gorilla.

1. INTRODUCTION

Dès les premières descriptions, la variabilité des éléments squelettiques attribués à *Australopithecus afarensis* a généré des interprétations controversées. Pour de nombreux auteurs, l'analyse des restes crâniens, mandibulaires et dentaires ne permet pas de distinguer plusieurs types morphologiques, spécialement à Hadar où les restes abondent (Johanson *et al.*, 1978; Johanson & White, 1979; Johanson & Edey, 1981; White, 1985; Kimbel *et al.*, 1985; Leutenegger & Shell, 1987; Leonard & Hegmon, 1987; Kimbel, 1988). Les découvertes faites dans d'autres sites (Olduvai, Belodhelie, Maka) nourrissent de même l'hypothèse d'une espèce unique au fort dimorphisme, voisin de celui du gorille (Kimbel & White, 1988; White *et al.*, 1993; Kimbel *et al.*, 1994). D'autres auteurs soutiennent au contraire la présence de plusieurs espèces par type morphologique, par localité et même par site (Coppens, 1981; Leakey, 1981; Olson, 1981; 1985; Tuttle, 1981; Ferguson, 1989).

L'analyse du squelette post-crânien trouvé à Hadar a soulevé les mêmes interrogations. Les auteurs se réfèrent soit au gorille ou à l'orang-outan pour expliquer les différences de taille et de forme (Johanson *et al.*, 1978; Johanson

& White, 1979; Stern & Susman, 1983; Susman *et al.*, 1984, 1985; McHenry, 1986a, b; Jungers, 1988b; Richmond & Jungers, 1995; Lockwood *et al.*, 1996; Lague & Jungers, 1996; Tardieu, 1997a), soit au chimpanzé (McHenry, 1992a, b), à l'homme (White *et al.*, 1993; Latimer *et al.*, 1994; Lovejoy *et al.*, 1989) ou encore à une forme intermédiaire entre le chimpanzé et le gorille (Jungers, 1988b; McHenry, 1991, 1992a, b, 1994). D'autres voient plutôt au travers de ces différences la présence de deux morphotypes, voire de deux espèces (Senut, 1978; Tardieu, 1983; Schmid, 1983; Zihlman, 1985; Senut & Tardieu, 1985). Aujourd'hui, même si l'hypothèse d'une seule espèce au fort dimorphisme sexuel trouve un large écho dans la littérature, le débat n'est pas clos aussi bien sur le plan taxinomique que sur le plan de la reconstitution du ou des modes locomoteurs.

En ce qui concerne les éléments post-crâniens d'*A. afarensis*, il n'y a donc pas de véritable consensus. On se heurte pour cet hominidé à un problème d'interprétation de la variabilité, en partie parce que celle-ci emprunte à la fois à la variabilité du chimpanzé, à celle du gorille et à celle de l'homme certaines de leurs caractéristiques. L'estimation du degré de dimorphisme dépend aussi fortement de la

méthode choisie et du manque d'une définition claire de la « taille » et de la « forme » en biométrie classique. Cette problématique nous a amenée à reconsidérer l'analyse de deux extrémités distales de fémur et de trois extrémités distales d'humérus, découvertes sur le site de Hadar et pour lesquelles l'attribution taxinomique reste toujours débattue. Nous avons utilisé une méthode de morphométrie géométrique (Bookstein, 1991; Rohlf & Marcus, 1993) basée sur des superpositions procrustéennes qui permet une analyse de la forme tout en respectant sa géométrie. Cette approche permet de porter un regard différent sur la variabilité des éléments squelettiques. Contrairement aux méthodes utilisées en morphométrie classique, elle permet aussi de calculer les paramètres de taille et de forme dans un cadre conceptuel et statistique rigoureux.

Les différences de taille entre les deux fémurs (AL 129-1 et AL 333-4) ont été interprétées à l'origine en termes de variations intraspécifiques (Johanson *et al.*, 1978; Johanson & White, 1979; Lovejoy *et al.*, 1982; McHenry, 1986b). Puis, Tardieu suggère au contraire une différence d'ordre taxinomique, avec la présence d'*Australopithecus* et d'*Homo* à Hadar, en prenant appui sur une analyse fonctionnelle de l'articulation (Tardieu, 1983; Senut & Tardieu, 1985). D'autres auteurs sont plutôt enclins à maintenir l'hypothèse d'une seule espèce très dimorphique à Hadar où les femelles de petite taille (AL 129-1) seraient plus arboricoles que les mâles (AL 333-4) de plus grande taille (Stern & Susman, 1983; Susman *et al.*, 1984; 1985). Considérant l'état primitif de l'attache méniscale, Tardieu (1986) attribue l'articulation complète (le fémur AL 333-4 et le tibia AL 333-x26) à l'espèce *A. afarensis*. Récemment, ce même auteur a proposé une autre interprétation des différences morphologiques observées entre les hominidés anciens (*A. afarensis*) et tardifs (*Homo*) en termes d'hétérochronie du développement (Tardieu, 1997a, b; 1998). Elle regroupe AL 129-1a et AL 333-4 (*Australopithecus afarensis*) sur des caractères communs et décrit pour cette espèce une période de croissance courte, proche de celle des grands singes, et pour *Homo* une période d'adolescence prolongée, pendant laquelle se développent les caractères de la bipédie qui le caractérisent.

Les trois humérus de Hadar (AL 322-1, AL 288-1 et AL 137-48) de petite taille sont communément définis comme *A. afarensis* (Johanson *et al.*, 1978; Senut, 1978; Senut, 1981a, b; Senut

& Tardieu, 1985). On a découvert depuis d'autres extrémités distales (MAK-VP-1/3 et AL 137-50) de plus grande taille attribuées à ce même taxon qui permettent de reconsidérer l'étendue de sa variabilité (White *et al.*, 1993; Kimbel *et al.*, 1994). Richmond & Jungers en 1995, puis Lockwood *et al.* en 1996, ont utilisé une méthode de « randomization » pour une nouvelle analyse des éléments trouvés à Hadar et à Maka (fémurs proximaux, mandibules et humérus). Cette méthode vise à estimer la probabilité de trouver la variabilité des éléments fossiles parmi celle des Hominoidea actuels. Sans pour autant exclure l'hypothèse d'une pluralité spécifique, ils concluent à la plausibilité d'un dimorphisme sexuel qui serait aussi accusé que celui des primates les plus dimorphiques tels que le gorille. Lague & Jungers (1996) ont dans le même temps utilisé différentes approches multivariées pour une révision morphologique des extrémités distales des humérus chez les hominidés, tous taxons confondus, à partir de mesures linéaires. Ils mettent en évidence l'homogénéité morphologique des trois humérus de Hadar, dont la variabilité ne dépasse pas celle des Hominoidea actuels. Ces auteurs estiment cependant que AL 137-48 est plus proche de TM 1517 (*Paranthropus*) que de AL 288-1 et AL 322-1.

Le but de cette étude est double : (1) reconsidérer le problème de la variabilité des extrémités humérale et fémorale chez les hominidés du Plio-Pléistocène en la comparant à celle des Hominoidea actuels (*Pan paniscus*, *Pan troglodytes*, *Gorilla gorilla* et une population humaine) et (2) préciser si la variabilité que présentent ces hominidés est d'ordre intra- ou interspécifique. En d'autres termes, il est question de voir si la morphométrie géométrique peut éclairer la taxinomie des hominidés.

2. MATÉRIEL ET MÉTHODE

2.1. Matériel

L'analyse comparative des extrémités humérales a été faite sur 22 *Pan paniscus*, 45 *Pan troglodytes*, 56 *Gorilla gorilla* et 92 *Homo sapiens*, celle des extrémités fémorales sur 23 *Pan paniscus*, 40 *Pan troglodytes*, 57 *Gorilla gorilla* et 75 *Homo sapiens*. Les grands singes proviennent de la collection de Tervuren (Belgique). La population humaine est une population homogène conservée dans la Crypte de l'église St. Bryde à Londres (Grande-Bretagne). Les pièces fossiles ont été

étudiées sur moulages conservés au Laboratoire d'Anthropologie du Musée de l'homme à Paris. Il s'agit des fémurs AL 129-1 et AL 333-4 et des humérus AL 288-1, AL 137-48 et AL 322-1.

2.2. Méthode

L'approche utilisée dans cette étude est celle des superpositions procrustéennes (Gower, 1975; Rohlf & Slice, 1990; Goodall, 1991). Les photographies des épiphyses en vue inférieure ont été prises en positionnant les os suivant la même orientation : le plan infracondyloaire pour le fémur et l'axe biépicondylaïre pour l'humérus. Les coordonnées des points-repères ont été enregistrées en deux dimensions sur

une table à numériser avec le logiciel DS-DIGIT (Slice, 1994a). Les configurations de points sont superposées (logiciel GRF-ND [Slice, 1994b]), après normalisation par un paramètre de taille isométrique ou « *centroid size* » (Gower, 1975; Bookstein, 1991), translation et rotation selon les critères d'ajustement par les moindres carrés (option GLS, « *generalized least-squared fit* » [Rohlf & Slice, 1990]). Les analyses en composantes principales sont ensuite réalisées à partir de la matrice de covariances des coordonnées superposées. La taille étant supprimée de manière isométrique, ce sont les conformations qui sont utilisées dans cette approche (Forme = Taille + Conformation). La définition de la taille centroïde est la suivante : le logarithme de la racine carrée de la somme des distances au carré entre

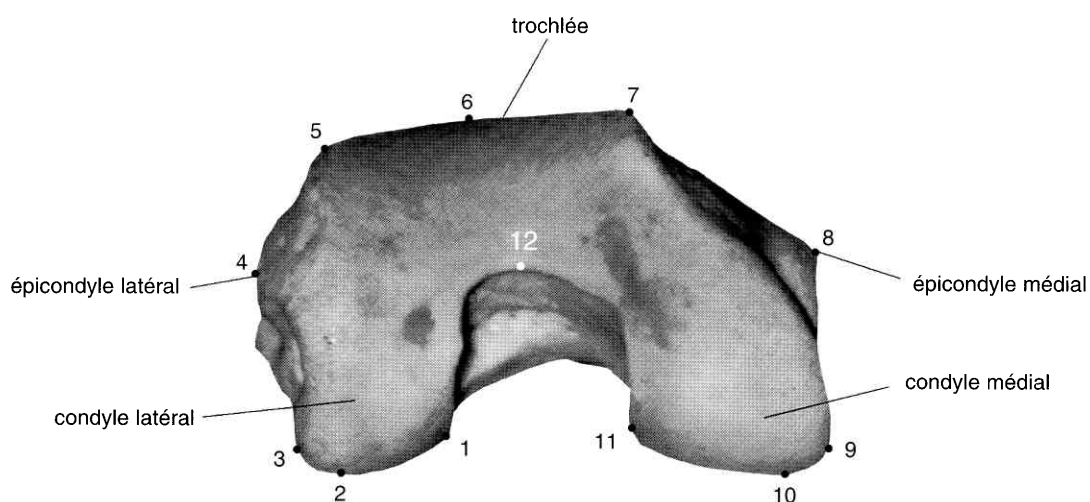


Fig. 1 — Localisation des douze points-repères définis sur l'épiphyse distale du fémur : points de plus grande largeur du condyle latéral (1 et 3) et du condyle médial (9 et 11); point le plus profond du condyle latéral (2) et du condyle médial (10); points marquant les sommets des épicondyles latéral (4) et médial (8); points situés aux limites latérale (5) et médiale (7) de la trochlée (5); milieu de la trochlée (6); milieu de la trochlée au niveau de la fosse intercondyloenne (12).

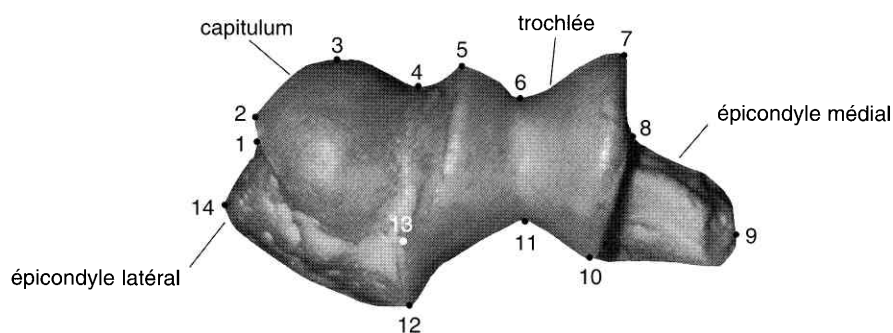


Fig. 2 — Localisation des quatorze points-repères définis sur l'épiphyse distale de l'humérus : intersection entre le capitulum et l'épicondyle latéral (1); point le plus latéral du capitulum [point de courbure maximale] (2); sommet du capitulum [point de courbure maximale] (3); point marquant la limite entre le capitulum et la trochlée (4); sommets des lèvres latérale et médiale de la trochlée sur la face antérieure (5 et 7) et postérieure (10 et 12); point le plus profond de la gorge de la trochlée sur la face antérieure (6) et postérieure (11); extrémités des épicondyles latéral (14) et médial (9); intersection entre la trochlée et l'épicondyle médial (8); intersection entre le capitulum et la trochlée sur la face inférieure de l'articulation (13).

le centroïde et chaque point-repère (Bookstein, 1991).

Tous les points sont de type II (maxima de courbure) à l'exception d'un seul de type III (point construit) du fait de la projection des contours (Bookstein, 1991) [fig. 1 et 2].

3. RÉSULTATS

3.1. L'analyse en composantes principales

3.1.1. L'extrémité distale du fémur

Les quatre premiers axes décrivent 77,3 % de la variance totale (fig. 3). L'axe 1 (55,9 %) explique avant tout des différences de conformation. Il oppose distinctement d'un côté les grands primates (*Pan* et *Gorilla*) et les hominidés fossiles, de l'autre le genre *Homo*. Les caractères impliqués ici sont la proéminence de la lèvre latérale de la trochlée (point 5), non saillante chez les premiers et relativement saillante chez *Homo*; la position relative des épicondyles (points 4 et 8) par rapport à l'épiphyse, antérieurs chez *Pan*, *Gorilla* et les fossiles et postérieurs chez *Homo*; la largeur du condyle médial (points 8 et 9), plus grande chez les grands singes (*Pan*, *Gorilla*) et les fossiles que chez *Homo*. L'axe 2 (10 %) montre qu'il existe chez ces Hominoidea une grande variabilité au niveau de la largeur et de la profondeur des condyles (points 1 et 2 pour le condyle latéral, 9 et 11 pour le condyle médial).

Le plan 3-4 (fig. 4) isole les hominidés fossiles de tous les taxons actuels avec cette combinaison de caractères : une trochlée très large (points 5 et 7), un condyle médial profond (points 10 et 11), et une fosse intercondylienne creusée (point 12). L'axe 3 (7,4 %) explique des différences mineures concernant à la fois la largeur de la trochlée du côté médial (point 7) et la profondeur du condyle médial (points 10). *Gorilla* (avec une trochlée relativement large et un condyle médial profond) s'oppose à *Pan paniscus* (trochlée relativement étroite et condyle peu profond). *Homo* et *Pan troglodytes* sont intermédiaires. Enfin, l'axe 4 (4 %) oppose l'ensemble des Hominoidea actuels aux deux fossiles qui montrent comparativement une trochlée plus large latéralement (point 5), associée à une fosse intercondylienne légèrement plus creusée (point 12).

3.1.2. L'extrémité distale de l'humérus

Les quatre premiers axes de l'ACP expliquent 58,1 % de la variance totale. L'axe 1 (25,4 %) oppose d'un côté les grands primates (*Pan*, *Gorilla*) et les trois spécimens fossiles à la population humaine, avec des différences de conformations touchant principalement la proportion relative des épicondyles par rapport à l'entité articulaire formée du capitulum et de la trochlée (fig. 5). L'épicondyle latéral (points 1, 13, 14) et l'épicondyle médial (points 8, 9, 10) apparaissent relativement plus développés chez *Homo* comparativement à *Pan*, *Gorilla*, AL 322-1, AL 137-48 et AL 288-1. Le capitulum montre aussi sur la face inférieure de l'articulation une surface moins étendue chez *Homo* par rapport à tous les autres groupes.

La variabilité observée sur l'axe 2 (14,7 %) porte sur la projection de l'épicondyle médial (point 9) par rapport aux surfaces articulaires (trochlée et capitulum), ainsi que sur le développement de la trochlée antérieurement (points 5, 6, 7). L'axe 2 oppose *Pan paniscus* et la plupart des grands singes (épicondyle médial projeté postérieurement et trochlée développée dans le plan antérieur) aux hominidés de Hadar (épicondyle antérieur et trochlée plus plate). On peut noter un faible recouvrement entre les fossiles et *Pan troglodytes*.

En ce qui concerne le plan 3-4 (fig. 6), l'aire de variation des fossiles recoupe en partie celles de *Pan troglodytes*, de *Pan paniscus* et de *Homo*.

L'axe 3 (11 %) met en évidence des différences minimes chez les hominidés touchant la profondeur de la trochlée sur sa face postérieure (points 10, 11, 12), la proéminence de la crête latérale de la trochlée (point 12), la largeur de la trochlée au niveau de la crête antérolatérale (point 5), ainsi que la projection de l'épicondyle médial latéralement (point 9). *Pan troglodytes* et les fossiles présentent une trochlée relativement massive, un épicondyle médial antérieur tandis qu'à l'opposé, *Gorilla gorilla* présente une trochlée large et peu profonde ainsi qu'un épicondyle médial plus postérieur. *Homo* et *Pan paniscus* sont intermédiaires.

Enfin, sur l'axe 4 (7 %) , la distribution des groupes est fonction des proportions des deux épicondyles (surface de l'épicondyle latéral et degré de proéminence de l'épicondyle médial). *Pan paniscus* et les hominidés fossiles montrent dans l'ensemble par rapport à *Homo*, *Gorilla* et *Pan troglodytes* (dont les aires de variabilité se recoupent) un épicondyle latéral réduit

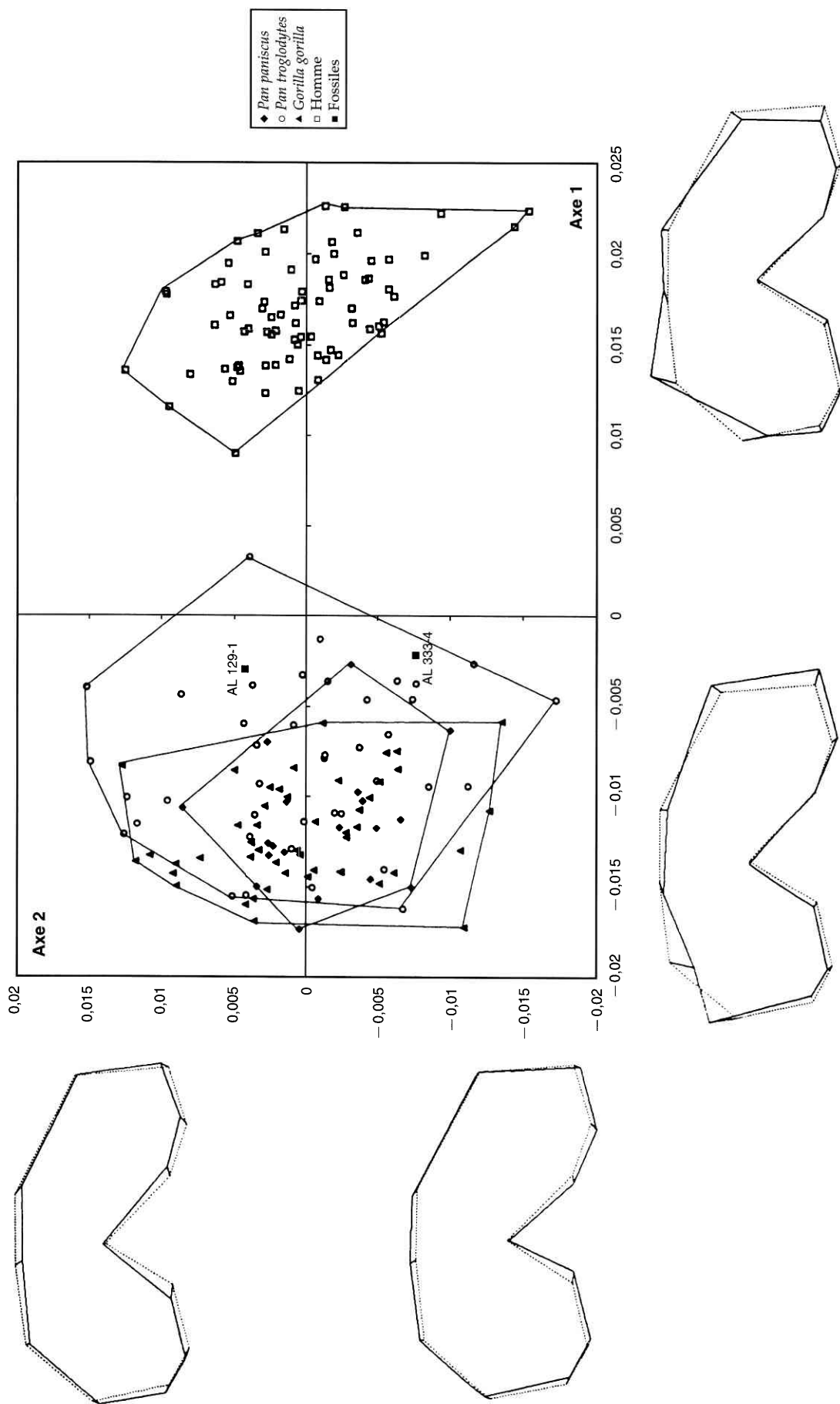


Fig. 3 — Axes 1 (55,9 %) et 2 (10 %) de l'analyse en composantes principales réalisée sur le fémur. Les déformations extrêmes (traits pleins) sont représentées en regard de chaque axe. Le contour pointillé illustre la configuration moyenne. Les groupes sont délimités par leur contour convexe (*convex hulls*).

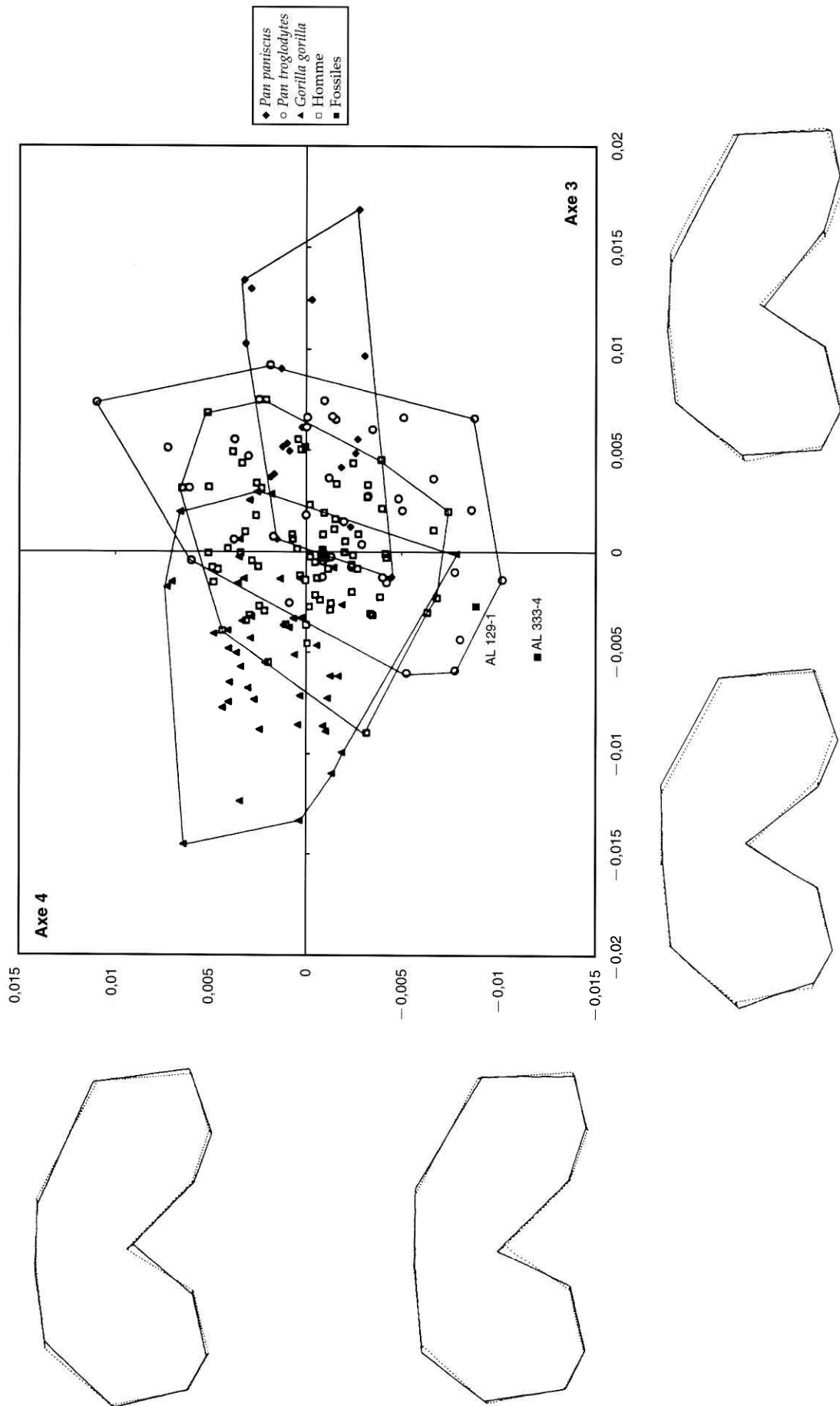


Fig 4 — Axes 3 (7,4 %) et 4 (4 %) de l'analyse en composantes principales réalisée sur le fémur. Les groupes sont délimités par leur contour convexe (*convex hulls*).

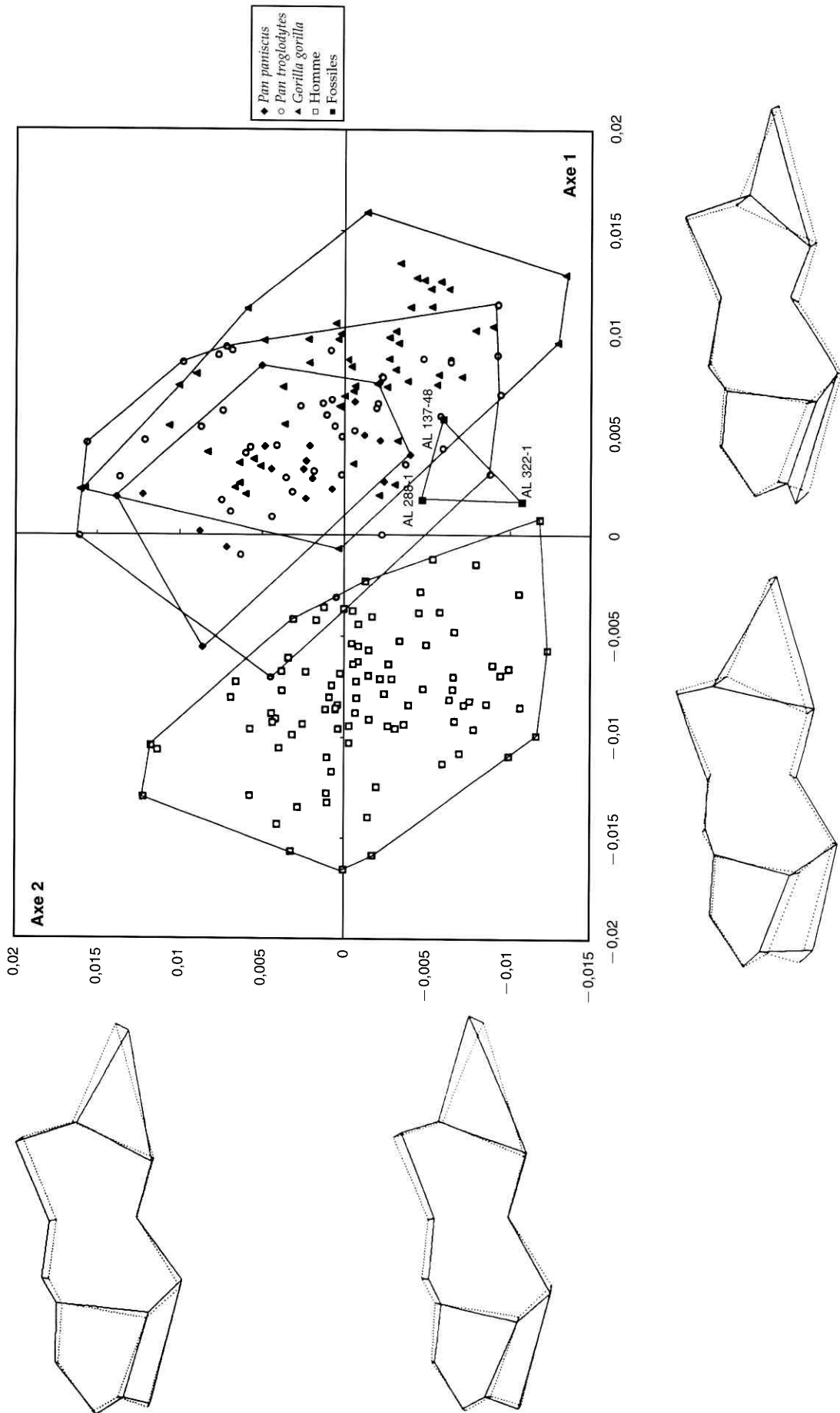


Fig. 5 — Axes 1 (25,4 %) et 2 (14,7 %) de l'analyse en composantes principales réalisée sur l'humérus. Les groupes sont délimités par leur contour convexe (convex hulls).

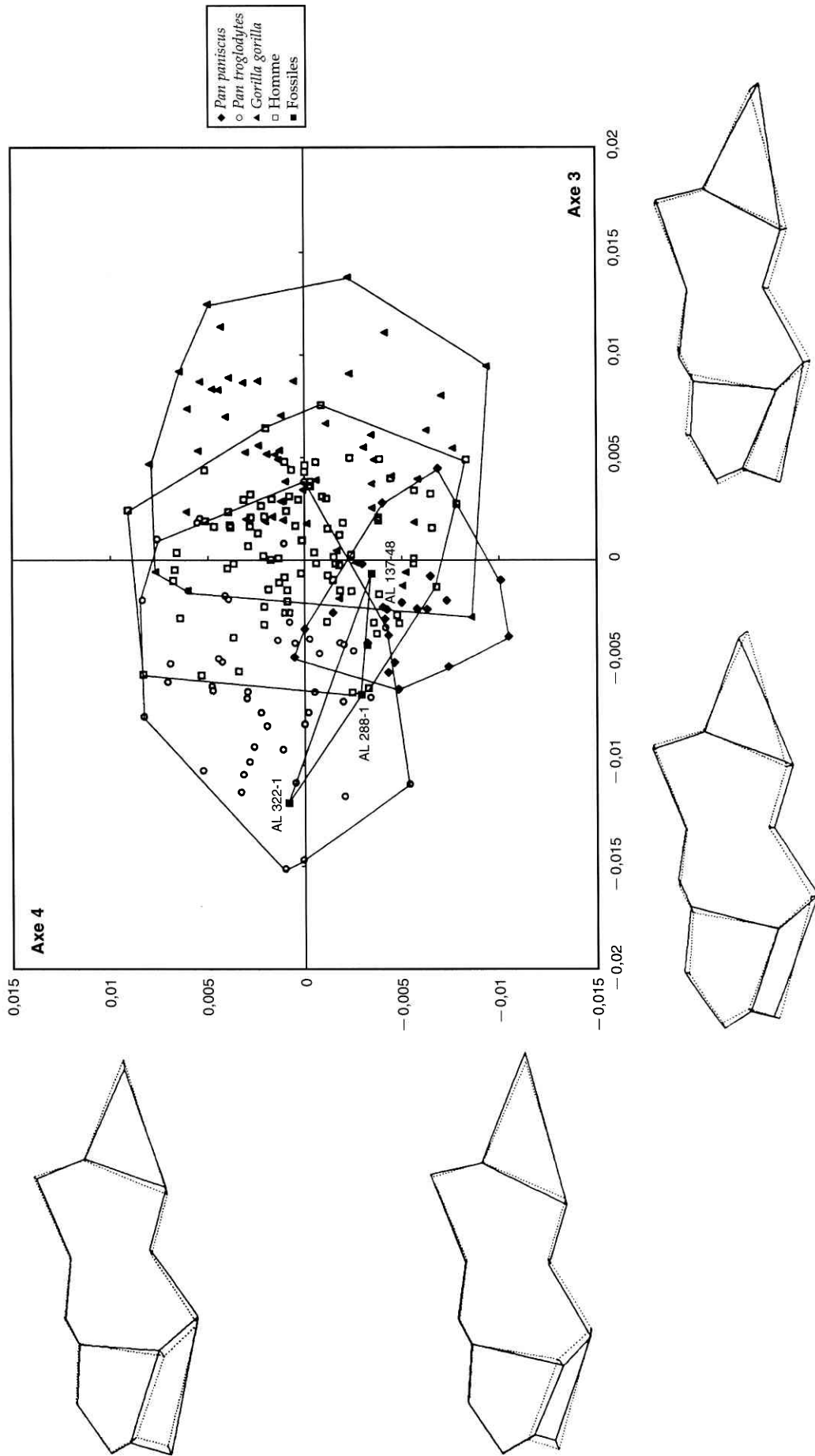


Fig. 6 — Axes 3 (11 %) et 4 (7 %) de l'analyse en composantes principales réalisée sur l'humérus. Les groupes sont délimités par leur contour convexe (*convex hulls*).

associé à un épicondyle médial légèrement plus proéminent.

3.2. Différences de taille

Au niveau interspécifique, la taille centroïde ne permet pas de différencier de manière significative *Pan paniscus* de *Pan troglodytes* que ce soit pour le fémur ($p = 0,576$) ou l'humérus ($p = 0,382$), mais il faut préciser que les effectifs de ces deux espèces sont faibles (tableaux 1 et 2). La taille de l'humérus est sensiblement la même chez les deux espèces, tandis que le fémur de *Pan paniscus* est plus petit que celui de *Pan troglodytes*. Comparativement à *Pan* et *Gorilla*, l'homme a de grandes articulations fémorales et de petites articulations humérales. Dans notre analyse, la taille centroïde du fémur humain est comparable à celle estimée chez les gorilles femelles (tableau 1). Les humérus ont par contre une taille voisine de celle des chimpanzés (tableau 2).

Taxons	Sexe	Effectif	\bar{x}	σ	min-max
Homme	M	32	4,60*	0,29	3,84 - 5,18
	F	43	4,21	0,20	3,46 - 4,66
<i>Gorilla gorilla</i>	M	30	5,24*	0,34	4,66 - 5,87
	F	18	4,10	0,17	3,67 - 4,36
<i>Pan paniscus</i>	M	10	3,11	0,17	2,82 - 3,40
	F	10	3,05	0,21	2,57 - 3,20
<i>Pan troglodytes</i>	M	14	3,32	0,21	2,95 - 3,63
	F	11	3,32	0,24	2,77 - 3,66
AL 129-1			3,09		
AL 333-4			3,98		

M : mâles, F : femelles ; \bar{x} : moyenne, σ : écart-type

* La différence de taille entre les mâles et les femelles est significative pour *Homo* ($p < 0,038$) et très significative pour *Gorilla* ($p < 0,005$).

Tabl. 1 – Taille centroïde de l'épiphyse distale du fémur chez l'ensemble des Hominoidea.

Au niveau intraspécifique, la différence de taille entre les mâles et les femelles n'est pas significative pour les deux espèces de chimpanzés. Les fémurs des mâles et des femelles chez *Homo* et *Gorilla* montrent par contre une différence de taille significative (avec $p = 0,038$ et $p < 0,005$ respectivement). Seuls les humérus de *Gorilla* présentent une différence de taille marquée entre les sexes ($p < 0,01$) (tableau 2). On peut noter également que la variabilité de taille des surfaces articulaires est

Taxons	Sexe	Effectif	\bar{x}	σ	min-max
Homme	M	44	3,01*	0,17	2,64 - 3,30
	F	48	2,62	0,13	2,20 - 2,91
<i>Gorilla gorilla</i>	M	31	4,77*	0,33	4,27 - 5,44
	F	15	3,65	0,17	3,44 - 4,00
<i>Pan paniscus</i>	M	10	2,73	0,13	2,58 - 3,09
	F	9	2,69	0,19	2,44 - 3,09
<i>Pan troglodytes</i>	M	14	2,94	0,19	2,58 - 3,29
	F	16	2,82	0,20	2,58 - 3,21
AL 288-1			2,05		
AL 322-1			2,26		
AL 137-48			2,37		

M : mâles, F : femelles ; \bar{x} : moyenne, σ : écart-type

* La différence de taille entre les mâles et les femelles est significative pour *Homo* ($p = 0,178$) et très significative pour *Gorilla* ($p = 0,01$).

Tabl. 2 – Taille centroïde de l'épiphyse distale de l'humérus chez l'ensemble des Hominoidea.

d'autant plus grande que les animaux sont de grande taille.

La différence de taille entre AL 129-1 et AL 333-4 dépasse la variabilité de taille de *Pan paniscus* et de *Pan troglodytes*. Cet écart entre les fossiles se place par contre dans la variabilité de la population humaine, mais cependant à la limite de son intervalle. Comparée à *Gorilla*, la différence de taille entre les deux fémurs est aussi importante que la différence entre la taille moyenne calculée pour les mâles et celle calculée pour les femelles. Dans l'hypothèse d'une variabilité intraspécifique calquée sur le modèle de *Gorilla*, il faudrait admettre qu'il existe des individus adultes encore plus petits que AL 129-1 et d'autres encore plus grands que AL 333-4. Les résultats de notre analyse suggèrent plutôt pour *A. afarensis* un dimorphisme intermédiaire entre celui de l'homme et celui du gorille, supérieur en tout cas à celui du chimpanzé. Comparativement, la différence de taille entre les trois humérus de Hadar est petite, compte tenu de la variabilité mise en évidence chez les Hominoidea modernes. Cette différence de taille ne dépasse pas la variabilité des mâles ou des femelles au sein d'une même espèce.

3.3. Relations taille et variabilité

Le calcul des corrélations entre le logarithme de la taille centroïde et les coordonnées des composantes principales permet de mettre en évidence les éventuels liens entre axe et

	Axe 1	Axe 2	Axe 3	Axe 4
Fémurs (n = 197)	r = 0,194 ns	r = 0,016 ns	r = -0,560 p < 0,05	r = 0,173 ns
Humérus (n = 218)	r = 0,545 p < 0,05	r = -0,019 ns	r = 0,483 ns	r = 0,055 ns

ns : non significatif

Tabl. 3 — Calcul des corrélations entre le logarithme de la taille centroïde et les composantes des quatre premiers axes de l'ACP pour le fémur et l'humérus, tous taxons confondus.

taille chez les Hominoidea (tableau 3). L'ACP fait ressortir principalement des différences de conformation entre les taxons. Une partie de ces différences est cependant liée à l'effet de taille. En ce qui concerne le fémur, pour l'ensemble des Hominoidea, seul l'axe 3 possède une corrélation significative ($r = -0,560$). Pour l'humérus, l'axe 1 ($r = 0,545$) et l'axe 3 ($r = 0,483$) décrivent des corrélations significatives et positives.

Étant établi que la relation entre la taille et la morphologie des articulations diffère fortement entre l'homme et les grands singes, nous avons séparé dans un deuxième temps ces deux groupes pour le calcul des corrélations. La largeur de la trochlée fémorale et la profondeur du condyle médial sont des caractères dont la variabilité a une signification allométrique chez les grands singes (axe 3). La corrélation y est relativement forte ($r = -0,675$) [tableau 4]. Dans la figure 7, ont été représentés en abscisses le logarithme de la taille centroïde du fémur et en ordonnées les composantes de l'axe 3. La trochlée devient plus large et le condyle médial plus profond à mesure que la taille augmente chez *Pan paniscus*, *Pan troglodytes* et *Gorilla gorilla*. Ceci est valable également au niveau intraspécifique chez *Gorilla gorilla*, entre

les femelles et les mâles. L'homme montre par contre pour ces caractères une relation opposée : le condyle médial devient moins profond et la trochlée plus étroite avec la taille.

En ce qui concerne l'humérus, la corrélation entre les composantes de l'axe 3 et la taille centroïde est forte chez les grands singes ($r = 0,666$). L'épaisseur de la trochlée ainsi que l'orientation de l'épicondyle médial par rapport aux surfaces articulaires sont positivement allométriques. La figure 8 représente en abscisses le logarithme de la taille centroïde de l'humérus et en ordonnées les composantes de l'axe 3. La trochlée est ainsi massive chez les primates de petite taille (*Pan*), large et comparativement moins massive chez *Gorilla*. Notons également que le degré de proéminence de la crête latérale (point 12) dépend aussi du degré de massivité de la trochlée, et donc de la taille, la crête étant plus saillante chez *Pan* que chez *Gorilla*. De même, on note un épicondyle médial très antérieur chez *Pan* et postérieur chez *Gorilla*. L'homme montre une relation allométrique opposée pour ces caractères : la trochlée devenant plus massive et l'épicondyle médial plus antérieur chez les sujets de grande taille.

	Taxons	Effectif	Axe 1	Axe 2	Axe 3	Axe 4
Fémurs	Grands singes	n = 121	r = -0,225 ns	r = -0,022 ns	r = -0,675 p < 0,05	r = 0,280 ns
	Homme moderne	n = 74	r = -0,275 ns	r = 0,163 ns	r = 0,159 ns	r = -0,338 p < 0,05
Humérus	Grands singes	n = 123	r = 0,371 ns	r = -0,159 ns	r = 0,666 p < 0,05	r = 0,093 ns
	Homme moderne	n = 92	r = 0,380 p < 0,05	r = -0,322 ns	r = -0,123 ns	r = -0,059 ns

ns : non significatif

Tabl. 4 — Calcul des corrélations entre la taille centroïde et les composantes des quatre premiers axes de l'ACP pour le fémur et l'humérus chez les grands singes et l'homme.

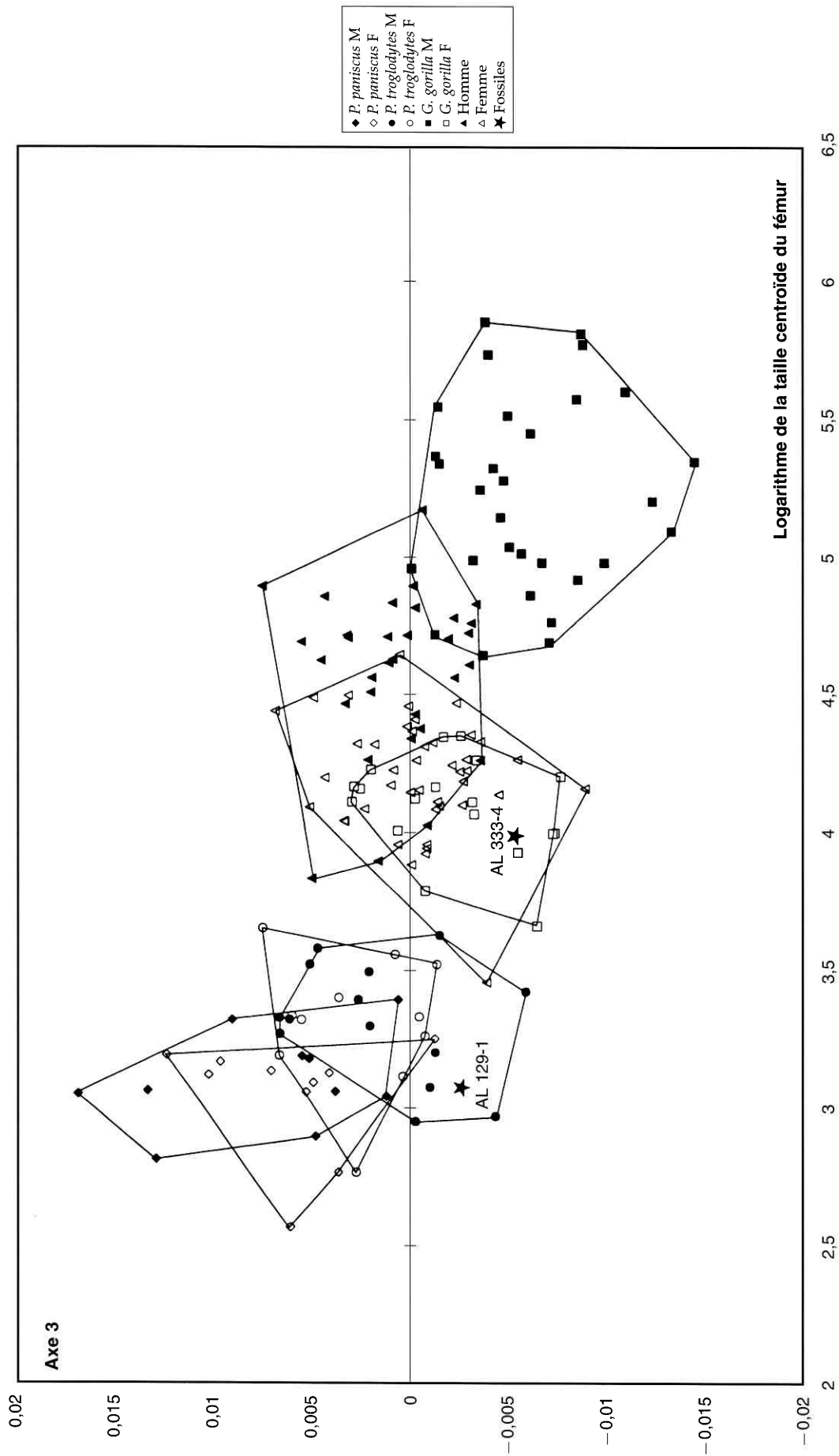


Fig. 7 — Relations entre le logarithme de la taille centroïde du fémur et les composantes de l'axe 3 chez les Hominoidea actuels et fossiles. Les groupes sont délimités par leur contour convexe (*convex hulls*).

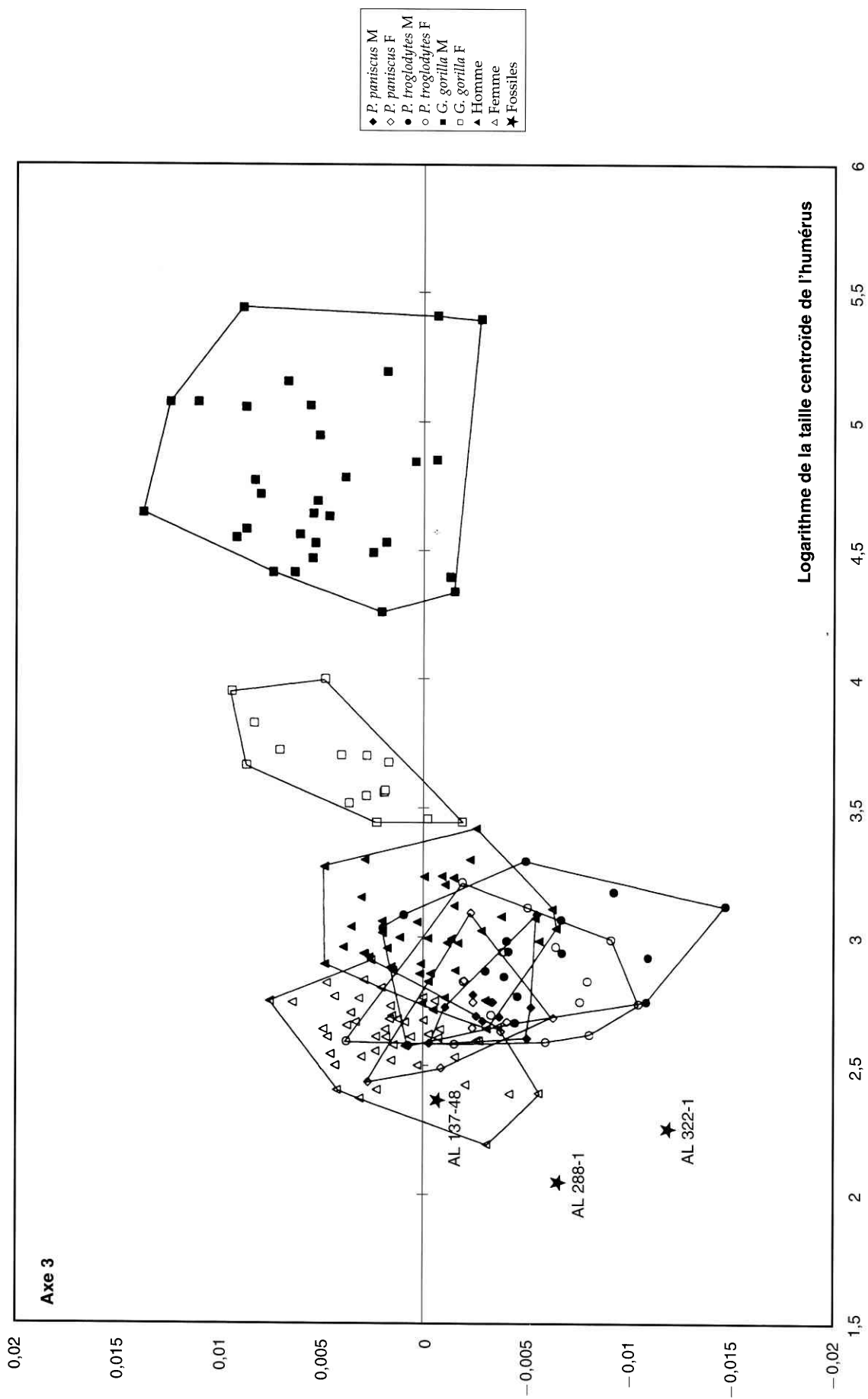


Fig. 8 — Relations entre le logarithme de la taille centroïde de l'humérus et les composantes de l'axe 3 chez les Hominoidea actuels et fossiles. Les groupes sont délimités par leur contour convexe (*convex hulls*).

4. DISCUSSION

4.1. L'extrémité distale du fémur

Les résultats de l'ACP montrent que les différences de conformation entre les fémurs de Hadar n'excèdent jamais la variabilité que l'on observe chez les Hominoidea actuels. La plus grande différence entre les deux fémurs porte sur la largeur des condyles au niveau de la fosse intercondylienne sur l'axe 2 (fig. 3), mais cette variabilité apparaît normale à l'intérieur des taxons actuels. De même, nous avons vu que la différence de taille entre les deux fémurs pouvait entrer dans la variabilité d'une espèce dont le dimorphisme est intermédiaire entre celui de l'homme et celui du gorille.

L'approche géométrique permet de mettre en évidence l'affinité morphologique entre les extrémités fémorales des hominidés de Hadar et celles des grands singes (fig. 3, axe 1 de l'ACP). La faible prééminence de la lèvre latérale de la trochlée, les proportions de l'épiphyse plus large (médio-latéralement) que profonde (antéro-postérieurement) et la largeur du condyle médial plus importante que celle du condyle latéral donnant à l'épiphyse un contour asymétrique, sont les caractères qui rapprochent AL 129-1 et AL 333-4 de *Pan* et de *Gorilla*. Ajoutons une caractéristique qui concerne la position relative des épicondyles, en particulier l'épicondyle latéral mis en évidence précédemment (Bacon & Baylac, 1995) : compte tenu des proportions épiphysaires, on note parallèlement chez les grands singes et les fossiles un épicondyle latéral très antérieur tandis que chez l'homme, cet épicondyle « migre » très postérieurement en corrélation avec l'allongement antéro-postérieur de l'épiphyse. Ces différences entre les grands singes et l'homme ont été mises en évidence par la morphométrie classique, mais cependant à partir de caractères isolés (Preuschoft, 1970; Heiple & Lovejoy, 1971; Tardieu, 1983; Stern & Susman, 1983). Rien ne permet d'avancer que AL 333-4 ait une affinité particulière avec *Homo* tandis que AL 129-1 se rapprocherait plutôt des Pongidés (*contra* Tardieu, 1983; Senut & Tardieu, 1985). La largeur du condyle médial, la prééminence de la lèvre latérale de la trochlée et les proportions globales de l'épiphyse ne permettent pas en effet de distinguer les deux fémurs, ceux-ci présentant une même position sur l'axe 1. Bien au contraire, dans notre analyse, le fémur de grande taille AL 333-4 s'éloigne de la population humaine, bien plus que AL 129-1,

par la présence d'une trochlée très large et d'une fosse intercondylienne légèrement plus creusée (fig. 4, axe 4). Stern & Susman (1983) avaient auparavant noté que le rapprochement de AL 333-4 avec le genre *Homo* était peu évident, principalement pour deux caractères dont ils minimisaient l'affinité humaine : la forme de la trochlée fémorale et la largeur relative des condyles.

La singularité morphologique des hominidés fossiles (par rapport à *Pan*, *Gorilla* et *Homo*) se résume dans notre analyse à deux traits majeurs : une grande profondeur du condyle médial et une trochlée exceptionnellement large (fig. 4). La profondeur du condyle médial et la largeur de la trochlée sont deux caractères qui présentent une grande variabilité chez les grands singes (axe 3). Nous avons vu précédemment que cette variabilité a une signification allométrique, le condyle médial devenant proportionnellement plus profond et la trochlée plus large chez *Pan paniscus*, *Pan troglodytes* et *Gorilla gorilla* avec la taille (fig. 7). Les résultats de notre analyse ne permettent pas d'attribuer les fémurs à deux taxons distincts, la variabilité morphologique entre AL 129-1 de petite taille et AL 333-4 de grande taille, suivant le modèle allométrique que l'on observe chez les grands singes.

Les caractères partagés par les fossiles de Hadar et les grands singes ont été rapportés à une grande mobilité médio-latérale de l'articulation (surtout pour la rotation), une mobilité compatible pour certains auteurs avec des déplacements arboricoles (Tardieu, 1983; Stern & Susman, 1983; Bacon, 1994). Récemment, Tardieu (1997a, b; 1998) a proposé une interprétation basée sur l'hétérochronie du développement. Elle regroupe AL 129-1a, AL 333-4 (avec AL 333-x26) (*Australopithecus afarensis*) sur la base de trois caractères partagés avec les grands singes : une trochlée plate, une épiphyse au fort élargissement médio-latéral et un contour circulaire en vue latérale du condyle externe. L'homme et les premiers représentants du genre *Homo* présentent les états apomorphes de ces caractères, une lèvre externe de la trochlée fémorale saillante, un condyle latéral de profil elliptique et une épiphyse distale allongée antéro-postérieurement. Cet auteur décrit pour *A. afarensis* une période de croissance courte, proche de celle des grands singes, et pour *Homo* une période d'adolescence prolongée, pendant laquelle se développent les caractères de la bipédie.

4.2. L'extrémité distale de l'humérus

Les humérus des formes de Hadar présentent également de nombreuses ressemblances avec les grands singes (fig. 5). L'axe 1 de l'ACP montre que les différences entre d'un côté, *Pan*, *Gorilla* et les fossiles et de l'autre *Homo*, portent sur les proportions relatives des différents éléments de l'articulation. Chez *Homo*, on trouve un plus grand développement des épicondyles par rapport à l'entité articulaire formée du capitulum et de la trochlée. Le capitulum est particulièrement peu étendu distalement. Inversement, chez les grands singes et chez les hominidés, les épicondyles sont proportionnellement plus petits. La singularité des hominidés est de combiner à la fois des proportions de l'extrémité humérale semblables à celles de *Pan* et de *Gorilla*, et une trochlée moins épaisse avec un épicondyle médial fortement projeté antérieurement comme chez *Homo*. Sur l'axe 3 (fig. 6), les hominidés sont plus proches des chimpanzés que du gorille, par la présence d'une trochlée massive et d'un épicondyle médial très antérieur, deux caractéristiques dépendant fortement de l'effet de taille.

On retrouve dans cette analyse les caractères qualitatifs mis en évidence par Senut (1981a, b), Senut & Tardieu (1985) : (1) la présence d'un capitulum très développé distalement chez les fossiles et les Hominoidea (*Pan*, *Gorilla*, *Hylobates*, *Pongo*) (peu développé chez *Homo*) [axe 1]; (2) l'aplatissement antéro-postérieur et le fort développement de l'épicondyle latéral partagés par ces mêmes groupes (axe 1); (3) la présence chez les fossiles d'une crête latérale antérieure fortement saillante qui sépare la surface articulaire en deux parties subégales, plus proche de *Pan*, *Gorilla* que de *Homo* (axe 3). Mais ce qui est nouveau ici est que l'approche géométrique permet de voir comment ces caractères varient par rapport à la morphologie globale de l'épiphyse. Ainsi, le développement de l'épicondyle latéral apparaît fortement lié aux différences de proportions entre les surfaces articulaires et non articulaires (fig. 5, axe 1). De même, le développement de la crête antérieure est fortement corrélé avec les proportions globales de la trochlée (fig. 6, axe 3). Cette analyse permet aussi de préciser que l'épaisseur relative de la trochlée décrit en partie une relation allométrique (fig. 8) : la trochlée est massive chez les Hominoidea de petite taille (*Pan* et *Australopithecus*) tandis qu'elle « s'élargit » chez

Gorilla. Le degré de développement et de robustesse de l'épicondyle médial présente également une allométrie positive (axe 3). Précisons encore que la ressemblance entre *Pan paniscus* et *Homo* pour ces caractères (robustesse de l'épicondyle médial, profondeur antéro-postérieure de la trochlée) mise en évidence sur l'axe 3 est liée à l'effet de taille (McHenry & Corruccini, 1975; 1981).

Un caractère particulier rapproche nettement les humérus de Hadar de ceux des chimpanzés. Il s'agit de la proéminence relative de la crête latérale de la trochlée. L'estimation de ce degré de proéminence varie fortement selon les auteurs (Senut, 1981a, b; Senut & Tardieu, 1985; Hill & Ward, 1988; Lague & Jungers, 1996). La crête est estimée peu proéminente chez *Homo* et très proéminente chez *Pan*, AL 288-1 et AL 137-48 (Senut & Tardieu, 1985). Hill & Ward (1988) sont moins catégoriques. Ils précisent en effet que la variabilité de cette crête (degré de proéminence, angulation et longueur) est importante chez les Hominoidea et ajoutent que dans une population homogène d'*Homo sapiens*, cette variabilité recouvre celles obtenues chez les pongidés et les hominidés. Dans une étude récente faite par l'auteur (Bacon, 1999), il apparaît clairement que l'expression en vue inférieure de la crête latérale chez les grands singes varie de manière allométrique avec les proportions globales de la trochlée (et avec celles du capitulum), ce qui est confirmé ici. La crête est ainsi saillante chez les primates de petite taille (*Pan paniscus* et *Pan troglodytes*) qui présentent une trochlée massive tandis qu'elle est réduite chez les primates de grande taille (*Gorilla gorilla*) chez qui la trochlée est large et peu profonde (fig. 8). Senut (1981b) donne une explication fonctionnelle à ce caractère et associe la présence d'une crête développée à des activités de grimper et de suspension. Compte tenu de la relation allométrique mise en évidence dans cette analyse chez les Hominoidea non humains, nous rapprochons plutôt la présence d'une trochlée massive et d'une crête latérale relativement développée chez les sujets de Hadar à l'effet de taille. Enfin, nos résultats décrivent une relation allométrique opposée chez l'homme : la trochlée devient massive et la crête plus fortement développée lorsque la taille des individus diminue.

Notre étude montre qu'il existe des différences morphologiques entre *Pan paniscus* et *Pan troglodytes* (par ailleurs plus marquées ici sur

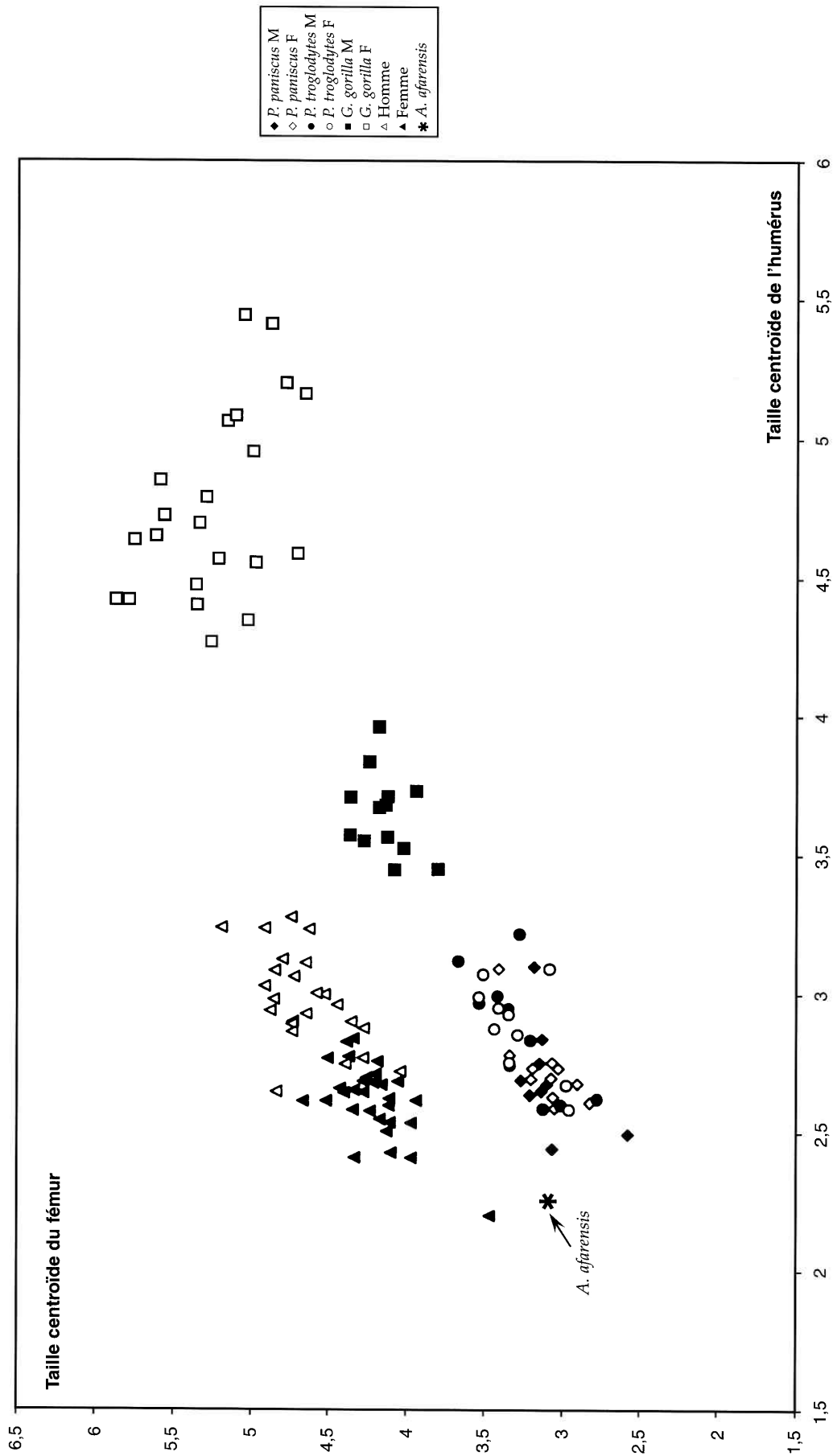


Fig. 9 — Relations allométriques entre la taille centroïde de l'humérus en abscisses et la taille centroïde du fémur en ordonnées chez les Hominoïdea. *Australopithecus afarensis* est représenté par le fémur AL 129-1 et l'humérus AL 288-1.

l'humérus que sur le fémur), non corrélées avec la taille (fig. 6). Sur l'humérus, ces différences portent sur le degré de développement des deux épicondyles. Chez *Pan troglodytes*, l'épicondyle latéral est relativement saillant, à l'inverse du médial. On observe un schéma contraire pour *Pan paniscus* avec un épicondyle latéral peu saillant, le médial étant plus développé. Nos résultats s'accordent avec ceux de plusieurs auteurs (Zihlman & Cramer, 1978; Zihlman, 1979; McHenry & Corrucini, 1981) qui ont montré sur d'autres caractères du squelette post-crânien, des différences morphologiques entre *Pan paniscus* et *Pan troglodytes*. Notre analyse permet également de mettre en évidence des différences de proportions entre les surfaces articulaires chez *Pan paniscus* et *Pan troglodytes*. La taille centroïde de l'humérus est sensiblement la même chez les deux espèces, tandis que le fémur de *Pan paniscus* est plus petit que celui de *Pan troglodytes* (tableaux 1 et 2), ce qui confirme les différences de robustesse et de proportions des membres entre les deux espèces (Zihlman & Cramer, 1978).

4.3. La taille des surfaces articulaires

Le poids du corps chez les Hominoidea n'a pas la même influence sur la morphologie des articulations, en relation avec leur mécanisme et la transmission des forces au cours de la locomotion (Ruff, 1987; Jungers, 1988a, b; 1990; Ruff, 1988; Swartz, 1989; McHenry, 1991; Ruff & Runestad, 1992; Godfrey *et al.*, 1991; Berge, 1991). L'homme, dont le poids du corps repose essentiellement sur les membres pelviens, a comparativement à *Pan* et *Gorilla*, de grandes articulations fémorales et de petites articulations humérales (Jungers, 1988a; Ruff, 1988). Dans notre analyse, la taille centroïde du fémur humain est comparable à celle estimée chez les gorilles femelles. Les humérus ont par contre une taille voisine de celle des chimpanzés (tableaux 1 et 2). En ce qui concerne les hominidés de Hadar, nous retrouvons ces proportions différentes avec des fémurs dont les tailles centroïdes s'échelonnent entre celles des chimpanzés (AL 129-1) et celles des gorilles femelles (AL 333-4) tandis que la taille des humérus relativement petite n'a pas d'équivalent dans notre échantillon.

La figure 9 montre un diagramme bivarié avec en abscisses la taille de l'humérus et en ordonnées la taille du fémur pour l'ensemble de notre échantillon. Un seul individu représentant

Australopithecus afarensis y a été représenté avec l'humérus AL 288-1 et le fémur AL 129-1 (de taille voisine de celle du fémur AL 288-1 très abîmé). Ce diagramme confirme la place intermédiaire de l'individu de Hadar entre les grands singes (*Pan* et *Gorilla*) et la population humaine. De nombreux auteurs se sont en effet attelés, non sans divergences, à l'interprétation des proportions corporelles chez *A. afarensis* en comparaison avec celles des Hominoidea modernes dans les années quatre-vingts (Aiello, 1981; Jungers, 1982; Jungers & Stern, 1983). Dans leurs analyses, *A. afarensis* se place entre l'homme et les grands singes. Il a été démontré que ce rapport pouvait s'expliquer par des membres inférieurs de petite taille (comparable aux grands singes de poids similaire), tandis que les membres supérieurs présentent une taille comparable à celle des pygmées de même poids (Jungers, 1982; Jungers & Stern, 1983; Stern & Susman, 1983). Ces données allométriques indiquent que l'élargissement des articulations du membre inférieur (et son allongement), qui caractérisent le squelette humain, n'apparaît que très modestement chez cet hominidé (Jungers, 1988a), ce que confirme également notre étude.

Remerciements

Je remercie Christine Berge, Michel Baylac et les lecteurs pour les corrections qu'ils m'ont permis d'apporter à ce manuscrit et les conversations fructueuses échangées sur la morphométrie. Je remercie également Danièle Fouchier pour la composition graphique de toutes les figures. Cette étude n'aurait pu se faire sans l'aimable autorisation des personnes suivantes : Dr. Wim Van Neer (Musée Royal de l'Afrique Centrale à Tervuren) pour l'étude des grands singes; Dr. J. L. Scheuer (Royal Free Hospital School of Medicine in London) pour l'étude de la collection de squelettes humains de l'église St. Bryde à Londres et le Professeur A. Langaney pour l'accès aux moulages du Laboratoire d'anthropologie biologique du Musée de l'Homme à Paris. Ce travail a été réalisé dans le cadre du groupe de travail « Morphométrie et Analyse de forme » au Muséum national d'Histoire naturelle.

Bibliographie

- AIELLO L.C., 1981. The allometry of primate body proportions. *Symposium of the Zoological Society of London*, 48 : 331-358.
- BACON A.-M., 1994. Interprétation fonctionnelle des proportions de la trochlée fémorale en relation avec l'aptitude à la rotation axiale

- du genou chez les primates Simiiformes actuels. Comparaison avec *Proconsul*, *Australopithecus* et *Homo*. *Annales de paléontologie*, **80** (3) : 194–210.
- BACON A.-M., 1999. Analyse de la variabilité de taille et de forme de l'extrémité distale de l'humérus chez les grands singes par la morphométrie géométrique. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, **329**. Paris : 675–681.
- BACON A.-M. & BAYLAC M., 1995. Landmark analysis of distal femoral epiphysis of modern and fossil primates with particular emphasis on *Australopithecus afarensis* (AL 129-1 and AL 333-4). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, **321**. Paris, série IIa : 553–560.
- BERGE C., 1991. Interprétation fonctionnelle des dimensions de la cavité pelvienne de *Australopithecus afarensis* (AL 288-1). *Zeitschrift für Morphologie und Anthropologie*, **78** : 321–330.
- BOOKSTEIN F. L., 1991. Morphometric tools for landmark data. *Geometry and Biology*. Cambridge University Press, 435 p.
- COPPENS Y., 1981. Le cerveau des hommes fossiles. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, supplément à la Vie académique, **292**. Paris : 3–24.
- DELOISON Y., 1993. Étude des restes fossiles des pieds des premiers Hominidae : *Australopithecus* et *Homo habilis*. Essai d'interprétation de leur locomotion. Thèse de l'Université René Descartes, Paris V, 782 p.
- FERGUSON W. W., 1989. Critique of "*Australopithecus afarensis*" as a single species based on dental metrics and morphology. *Primates*, **30** : 561–569.
- GODFREY L., SUTHERLAND M., BOY D. & GOMBERG N., 1991. Scaling of limb joint surface areas in anthropoid primates and other mammals. *Journal of Zoology*, **223**. London : 603–625.
- GOODALL C., 1991. Procrustes methods in the statistical analysis of shape. *J. R. Statist. Soc. B.*, **53** (2) : 285–339.
- GOWER J. C., 1975. Generalized Procrustes analysis. *Psychometrika*, **40** : 33–50.
- HEIPLE K. G. & LOVEJOY C. O., 1971. The distal femoral anatomy of *Australopithecus*. *American Journal of Physical Anthropology*, **35** : 75–84.
- HILL A. & WARD S., 1988. Origin of the Hominidae: The record of african large hominoid evolution between 14 My and 4 My. *Yearbook of Physical Anthropology*, **31** : 49–83.
- JOHANSON D. C., WHITE T. D. & COPPENS Y., 1978. A new species of the genus *Australopithecus* (Primates: Hominidae) from the Pliocene of Eastern Africa. *Kitlandia*, **28** : 2–14.
- JOHANSON D. C. & WHITE T. D., 1979. A systematic assessment of early african Hominids. *Science*, **203** : 321–330.
- JOHANSON D. C. & EDEY M., 1981. Lucy. The beginnings of humankind. New York, Simon and Schuster.
- JUNGERS W. L., 1982. Lucy's limbs: skeletal allometry and locomotion in *Australopithecus afarensis*. *Nature*, **97** : 676–678.
- JUNGERS W. L., 1988a. Relative joint size and hominoid locomotor adaptations with implications for the evolution of hominid bipedalism. *Journal of Human Evolution*, **17** : 247–265.
- JUNGERS W. L., 1988b. New estimates of body size in Australopithecines. In : F. E. Grine (éd.), *Evolutionary of the robust Australopithecines*. New York, Plenum Press : 115–125.
- JUNGERS W. L., 1990. Scaling of postcranial joint size in hominoid primates. In : F. K. Jouffroy, M. H. Stack, C. Niemitz (éd.), *Gravity, Posture and locomotion in Primates*. Florence, Il Sedicesimo : 87–95.
- JUNGERS W. L. & STERN J. T., 1983. Body proportions, skeletal allometry and locomotion in the Hadar Hominids: a reply to Wolpoff. *Journal of Human Evolution*, **12** : 673–684.
- JUNGERS W. L. & SUSMAN R. L., 1984. Body size and skeletal allometry in african apes. In : R. L. Susman (éd.), *The Pygmy chimpanzee. Evolutionary biology and Behavior*. New York, Plenum Press : 131–176.
- KIMBEL W. H., 1988. Identification of a partial cranium of *Australopithecus afarensis* from the Koobi Fora formation, Kenya. *Journal of Human Evolution*, **17** : 647–656.
- KIMBEL W. H., WHITE T. D. & JOHANSON D. C., 1985. Craniodental morphology of the Hominids from Hadar and Laetoli: evidence

- of "*Paranthropus*" and *Homo* in the Mid-Pliocene of Eastern Africa? In : E. Delson (éd.), *Ancestors: The Hard Evidence*. New York, Alan R. Liss Inc. : 120-137.
- KIMBEL W.H. & WHITE T.D., 1988. Variation, sexual dimorphism and the taxonomy of *Australopithecus*. In : F.E. Grine (éd.), *Evolutionary History of the Robust Australopithecines*. Hawthorne, New York, Aldine de Gruyter : 175-192.
- KIMBEL W.H., JOHANSON D.C. & RAK Y., 1994. The first skull and other new discoveries of *Australopithecus afarensis* at Hadar. *Nature*, **368** : 449-451.
- LAGUE M.R. & JUNGERS W.L., 1996. Morphometric variation in Plio-Pleistocene hominid distal humeri. *American Journal of Physical Anthropology*, **101** : 401-427.
- LEONARD W.R. & HEGMON M., 1987. Evolution of P3 morphology in *Australopithecus afarensis*. *American Journal of Physical Anthropology*, **73** : 41-63.
- LEUTENEGGER W. & SHELL B., 1987. Variability and sexual dimorphism in canine size of *Australopithecus* and extant hominoids. *Journal of Human Evolution*, **16** : 359-367.
- LOCKWOOD C.A., RICHMOND B.G., JUNGERS W.L. & KIMBEL W.H., 1996. Randomization procedures and sexual dimorphism in *Australopithecus afarensis*. *Journal of Human Evolution*, **31** : 537-548.
- LOVEJOY C.O., JOHANSON D.C. & COPPENS Y., 1982. Hominid lower limb bones recovered from the Hadar Formation: 1974-1977 collections. *American Journal of Physical Anthropology*, **57** (4) : 679-700.
- MCHENRY H.M., 1986a. Size variation in the postcranium of *Australopithecus afarensis* and extant species of Hominoidea. *Human Evolution*, **1** (2) : 149-156.
- MCHENRY H.M., 1986b. The first bipeds: a comparison of the *A. afarensis* and *A. africanus* postcranium and implications for the evolution of bipedalism. *Journal of Human Evolution*, **15** : 177-191.
- MCHENRY H.M., 1991. Sexual dimorphism in *Australopithecus afarensis*. *Journal of Human Evolution*, **20** : 21-32.
- MCHENRY H.M., 1992a. Body size and proportion in early hominids. *American Journal of Physical Anthropology*, **87** : 407-431.
- MCHENRY H.M., 1992b. How big were early hominids? *Evolutionary Anthropology*, **1** : 15-20.
- MCHENRY H.M., 1994. Behavioral ecological implications of early hominid body size. *Journal of Human Evolution*, **27** : 77-87.
- MCHENRY H.M. & CORRUCINI R.S., 1975. Distal humerus in hominoid evolution. *Folia primatologica*, **23** : 227-244.
- MCHENRY H.M. & CORRUCINI R.S., 1981. *Pan paniscus* and human evolution. *American Journal of Physical Anthropology*, **54** : 355-367.
- OLSON T.R., 1981. Basicranial morphology of extant hominoids and Pliocene hominids: new material from the Hadar formation. In : C.B. Stringer (éd.), *Aspects of Human Evolution, Symposia for the Society of Human Biology*. London, Taylor & Francis : 99-128.
- OLSON T.R., 1985. Cranial morphology and systematics of the Hadar formation hominids. In : E. Delson (éd.), *Ancestors: The Hard Evidence*. New York, Alan R. Liss Inc. : 102-119.
- PREUSCHOFT H., 1970. Functional anatomy of the lower extremity. In : G.H. Bourne (éd.), *The chimpanzees*. Basel, Karger-Verlag, **3** : 221-294.
- RICHMOND B.G. & JUNGERS W.L., 1995. Size variation and sexual dimorphism in *Australopithecus afarensis* and living hominoids. *Journal of Human Evolution*, **29** : 229-245.
- ROHLF F.J. & SLICE D.E., 1990. Extension of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. *Systematic Zoology*, **39** (1) : 40-59.
- ROHLF F.J. & MARCUS L.S., 1993. A revolution in morphometrics. *TREE*, **8** (4) : 129-132.
- RUFF C., 1987. Structural allometry of the femur and tibia in Hominoidea and *Macaca*. *Folia primatologica*, **48** : 9-49.
- RUFF C., 1988. Hindlimb articular surface allometry in Hominoidea and *Macaca*, with comparisons to diaphyseal scaling. *Journal of Human Evolution*, **17** : 687-714.
- RUFF C.B. & RUNESTAD J.A., 1992. Primate limb bone structural adaptations. *Annual Review of Anthropology*, **21** : 407-433.
- SCHMID P., 1983. Eine Rekonstruktion des Skelettes von AL 288-1 (Hadar) und deren Konsequenzen. *Folia Primatologica*, **40** : 283-306.

- SENUIT B., 1978. Contribution à l'étude de l'humérus et de ses articulations chez les Hominidés du Plio-Pléistocène. Thèse de Doctorat de 3^e cycle. Université Pierre et Marie Curie, Paris, T. I, texte 104 p.; T. II, planches 50 p.
- SENUIT B., 1981a. Humeral outlines in some Hominoid primates and in Plio-Pleistocene Hominids. *American Journal of Physical Anthropology*, **56** : 275–283.
- SENUIT B., 1981b. L'humérus et ses articulations chez les Hominidae plio-pléistocènes. *Cahiers de Paléanthropologie*. Paris, CNRS.
- SENUIT B. & TARDIEU C., 1985. Functional aspects of Plio-Pleistocene hominid limb bones: implications for taxonomy and phylogeny. In : E. Delson (éd.), *Ancestors: The Hard Evidence*. New York, Alan R. Liss Inc : 193–201.
- SLICE D. E., 1994a. *GRF-ND generalized rotational fitting of n-dimensional landmark data*. Department of ecology and evolution, Stat. Univ. New York, Stony Brook.
- SLICE D. E., 1994b. *DS-DIGIT, basic digitizing software*. Department of ecology and evolution, Stat. Univ. New York, Stony Brook.
- STERN J. T. & SUSMAN R. L., 1983. The locomotor anatomy of *Australopithecus afarensis*. *American Journal of Physical Anthropology*, **60** : 279–317.
- SUSMAN R. L., STERN J. T. & JUNGERS W. L., 1984. Arboreality in the Hadar hominids. *Folia primatologica*, **43** : 153–156.
- SUSMAN R. L., STERN J. T. & JUNGERS W. L., 1985. Locomotor adaptations in the Hadar Hominids. In : E. Delson (éd.), *Ancestors: The Hard Evidence*. New York, Alan R. Liss Inc : 184–192.
- SWARTZ S. M., 1989. The functional morphology of weight bearing: limb joint surface area allometry in anthropoid primates. *Journal of Zoology*, **218**. London : 441–460.
- TARDIEU C., 1983. Analyse morphofonctionnelle de l'articulation du genou chez les primates et les Hominidae fossiles. *Cahiers de Paléanthropologie*. Paris, CNRS.
- TARDIEU C., 1986. Evolution of the knee menisci in Primates. In : J. Else & J. Lee (éd.), *Primate Evolution*. Cambridge, Cambridge Univ. Press : 183–190.
- TARDIEU C., 1997a. Femur ontogeny in humans and great apes: heterochronic implications for hominid evolution. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, **325**. Paris : 899–904.
- TARDIEU C., 1997b. Evolution of the angle of obliquity of the femoral diaphysis during growth correlations. *Surg. Radiol. Anat.*, **19** : 91–97.
- TARDIEU C., 1998. Short adolescence in Early hominids: infantile and adolescent growth of the human femur. *American Journal of Physical Anthropology*, **107** : 163–178.
- TUTTLE R. H., 1981. Evolution of hominid bipedalism and prehensile capabilities. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, **292** : 89–94.
- WHITE T. D., 1985. The hominids of Hadar and Laetoli: an element-by-element comparison of the dental sample. In : E. Delson (éd.), *Ancestors: The hard evidence*. New York, Alan R. Liss Inc. : 138–152.
- WHITE T. D., SUWA G., HART W. K., WALTER R. C., WOLDEGABRIEL G., DE HEINZELIN J., CLARK J. D., ASFAW B. & VRBA E., 1993. New discoveries of *Australopithecus* at Maka in Ethiopia. *Nature*, **366** : 261–265.
- ZIHLMAN A. L., 1979. Pygmy chimpanzee morphology and the interpretation of Early Hominids. *South African Journal of Sciences*, **75** : 165–168.
- ZIHLMAN A. L., 1985. *Australopithecus afarensis*: two sexes or two species? In : P. V. Tobias (éd.), *Hominid Evolution: Past, Present and Future*. New York, Alan R. Liss Inc. : 213–220.
- ZIHLMAN A. L. & CRAMER D. L., 1978. Skeletal differences between pygmy (*Pan paniscus*) and common chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Folia primatologica*, **29** (2) : 86–94.

Adresse de l'auteur :

Anne-Marie BACON
UPR 2147 du CNRS

« Dynamique de l'évolution humaine »
44, rue de l'Amiral Mouchez
F-75014 Paris (France)