



Les caractéristiques du bassin des australopithèques (*A. robustus*, *A. africanus* et *A. afarensis*) sont-elles liées à une bipédie de type humain?

Christine Berge, Jean-François Ponge

► To cite this version:

Christine Berge, Jean-François Ponge. Les caractéristiques du bassin des australopithèques (*A. robustus*, *A. africanus* et *A. afarensis*) sont-elles liées à une bipédie de type humain?. *Bulletins et Mémoires de la Société d'anthropologie de Paris*, 1983, 10 (3), pp.335-354. <hal-00507096v2>

HAL Id: hal-00507096

<https://hal.science/hal-00507096v2>

Submitted on 13 Jan 2011

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



HAL Authorization

**LES CARACTERISTIQUES
DU BASSIN DES AUSTRALOPITHEQUES
(A. ROBUSTUS, A. AFRICANUS ET A. AFARENSIS)
SONT-ELLES LIEES A UNE BIPEDIE DE TYPE HUMAIN ?**

par CHRISTINE BERGE (*) et JEAN-FRANÇOIS PONGE (**)

Résumé. — Deux bassins (STS 14, AL 288) et cinq os coxaux d'Australopithecus (SK 50, SK 3155, MLD 7), ainsi qu'un os coxal de *Homo erectus* (OH 28) ont été étudiés biométriquement à l'aide d'un programme d'analyse des correspondances, en comparaison avec la totalité des Simiens catarrhiniens (367 individus adultes appartenant à 19 genres). 16 mesures ont été prises sur le bassin, dont 11 sur l'os coxal seul. Les Australopithecus forment un groupe de Bipèdes avec le genre *Homo* (*H. sapiens* + *H. erectus*) qui s'oppose au groupe des Brachiateurs (Pongidés et Hylobatidés). Deux groupes d'Australopithecus peuvent être distingués : l'un est formé par *A. Robustus*, plus spécialisé et éloigné du genre *Homo* (autre type de spécialisation bipède), l'autre est formé par *A. afarensis* + *A. africanus*, moins spécialisés et plus proches de l'origine humaine.

Mots-clés. — *Australopithecus*, *pelvis*, locomotion bipède, analyse multivariée, allométrie.

**ARE THE MORPHOLOGICAL CHARACTERISTICS
OF THE AUSTRALOPITHECINE Pelves
(A. ROBUSTUS, A. AFRICANUS AND A. AFARENSIS)
RELATED TO A HUMAN-LIKE BIPEDAL LOCOMOTION ?**

Summary. — Two pelves (STS 14, AL 288) and five hip-bones of Australopithecines (SK 50, SK 3155, MLD 7) and one hip-bone of *Homo erectus* (OH 28) have been studied biometrically with a computer-program of « Analyse des correspondances » in comparison with the whole group of Anthroidea (367 adult individuals belonging to 19 genera). 16 measurements were made on the pelvis, 11 of them on the hip-bone only. The Australopithecines form a single group of bipeds with *Homo* (*H. sapiens* + *H. erectus*), as opposed to the brachiator group (Pongids and Hylobatids). 2 groups of Australopithecines are discerned : *A. robustus*, more specialized and far from *Homo* (other type of bipedal specialization), *A. afarensis* + *A. africanus*, less specialized and closer from the origin of Man.

Key-words. — *Australopithecus*, *pelvis*, bipedal locomotion, multivariate analysis, allometry.

(*) Laboratoire d'Anatomie comparée et Laboratoire d'Anthropologie (Musée de l'Homme) du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris.

(**) Laboratoire d'Ecologie Générale du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris, 4, avenue du Petit-Château, 91800 Brunoy.

I.— INTRODUCTION

Parmi le matériel post-crânien des Hominidés du Plio-Pléistocène, les éléments du bassin, malgré leur état fragmentaire, ont été très tôt utilisés pour appuyer l'hypothèse à la fois d'une locomotion bipède liée à une posture verticale et de leur parenté avec l'espèce humaine. Les premières descriptions des os coxaux de Makapansgat et de Sterkfontein (Dart, 1949 ; Broom et Robinson, 1950) mettent en évidence la grande similitude de forme entre la ceinture pelvienne des Australopithèques et celle de l'Homme. Il est évident que les spécialisations que l'on retrouve sur ces bassins fossiles traduisent un équilibre fonctionnel fort complexe entre facteurs locomoteurs, pondéraux et viscéraux comme la parturition, qui ne peut être que spécifique au phylum des Hominidés (la région du petit bassin, notamment, est extrêmement originale car elle est modelée à la fois par les forces de compression liées à la bipédie et, en tant que canal d'accouchement, par les contraintes viscérales qu'exerce la fonction reproductrice sur ses parois).

Malgré la grande similitude avec l'Homme actuel, le bassin des Australopithèques s'en distingue par quelques caractères, plus ou moins nets selon les spécimens. De façon générale, les caractères morphologiques qui les distinguent de l'Homme sont considérés à l'unanimité comme primitifs. Mais les opinions divergent quant à leurs significations fonctionnelles. Pour certains (Le Gros Clark, 1955 ; Mednick, 1955 ; Chopra, 1962 ; Napier, 1967 ; Zihlman et Hunter, 1972), ils traduisent un degré de spécialisation moindre à la marche, pour d'autres (Lovejoy, 1973-1979 ; Mac Henry, 1975), une même adaptation à la locomotion bipède. La distinction, au sein des Australopithèques, entre l'espèce robuste de Swartkrans et l'espèce gracile *A. africanus*, est également sujette à discussion. Selon Broom et Robinson (1950), Le Gros Clark (1955), les robustes diffèrent des graciles par la conservation de caractères plus primitifs qui les rapprochent des grands Singes. Selon d'autres, les différences entre les deux espèces n'ont pas de signification fonctionnelle et ne peuvent être utilisées pour la phylogénèse (Zihlman, 1971 ; Lovejoy, 1973-1979 ; Mac Henry, 1975).

En réalité, le problème de la séparation fonctionnelle et phylogénique des deux espèces *africanus* et *robustus* se pose différemment, si l'on sort de la comparaison classique Hominidés-Pongidés. Les auteurs font, en effet, l'hypothèse que le bassin du Chimpanzé représente la forme primitive d'où dériverait le bassin des Hominidés. Or, nous pensons que le bassin du Chimpanzé a pu hériter de caractères spécialisés (notamment à la brachiation et à la locomotion terrestre comme l'allongement de l'ischion) fort éloignés des spécialisations humaines. Il s'agit donc, en plus de la position au sein des Hominidés, de discuter des caractères de ressemblance entre les Australopithèques et les grands Singes, pour distinguer les éventuels caractères de parenté — trace d'un héritage commun — des spécialisations convergentes. Aussi, nous avons dans ce travail, étendu la comparaison à l'ensemble des Simiens Catarrhiniens pour situer à la fois l'espèce humaine et les Australopithèques parmi les grands groupes morphologiques des Singes.

Etant donné l'éventail des possibilités posturales et locomotrices des Simiens, on est amené dans cette comparaison à simplifier la définition des groupes fonctionnels. En particulier, on a regroupé ensemble des animaux considérés classiquement comme distincts du point de vue locomoteur, parcequ'ils présentent des caractères de spécialisations identiques sur le bassin associés à des aptitudes locomotrices comparables. C'est le cas surtout du Gorille et du Chimpanzé regroupés avec l'Orang et le Gibbon sous le terme de Brachiateurs, bien que leur mode de déplacement soit le plus fréquemment terrestre en raison de leur poids corporel.

L'emploi de l'analyse des correspondances (analyse statistique multifactorielle) permet de visualiser les diverses spécialisations, ainsi que les variations allométriques. Outre l'étude des spécialisations locomotrices, il est en effet essentiel de décrire les modifications allométriques humaines. L'une des hypothèses envisagées est que les différences de proportions entre l'Homme actuel et les Australopithèques de petite taille sont en rapport avec la différence de taille et de poids.

II. — MATERIEL ET METHODES

1) Matériel fossile

Les éléments pelviens fossiles, étudiés sur moulages, appartiennent aux trois espèces d'Australopithèques : *A. africanus* représenté par le bassin de Sterkfontein (STS 14) et l'ilion juvénile de Makapansgat (MLD 7), *A. Robustus* par les deux os coxaux de Swartkrans (SK 50 et SK 3155) et *A. afarensis* par l'os coxal associé au sacrum de « Lucie » (AL 288). Pour comparaison, a été ajouté l'os coxal de *Homo erectus* de l'Olduvai (OH 28).

2) Matériel actuel

367 bassins de Simiens Catarrhiniens adultes : 60 *Macaca*, 3 *Cynopithecus*, 13 *Cercocebus*, 20 *Papio*, 8 *Mandrillus*, 10 *Theropithecus*, 44 *Cercopithecus*, 10 *Miopithecus*, 13 *Erythrocebus*, 13 *Presbytis*, 6 *Pygathrix*, 4 *Nasalis*, 17 *Colobus*, 21 *Hylobates*, 9 *Symphalangus*, 27 *Gorilla*, 18 *Pongo*, 22 *Pan*, 43 *Homo*..

Les bassins non-humains appartiennent aux collections du Laboratoire d'Anatomie comparée du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris, à la collection Schultz de l'Institut d'Anthropologie de Zurich, à la collection Stark de l'Institut d'Anatomie de l'Université de Francfort, au Seckenberg Muséum et au Musée Royal de Tervuren. Les bassins humains, d'origines diverses, proviennent des collections du Laboratoire d'Anthropologie biologique de l'Université de Paris VII. Un moulage d'os coxal de Pygmée est inclus dans le matériel humain.

3) Analyse des correspondances (Benzécri et al., 1973).

Cette méthode d'analyse multifactorielle, dont on trouvera un exposé détaillé dans Lebart et Fénelon (1973), a déjà été utilisée dans de nombreux travaux de biométrie, dont peut citer, en ce qui concerne les Primates, ceux de Lessertisseur

et al. (1974), Mahé (1976), Petit-Maire et Ponge (1977). Il ne sera question, dans cette présentation méthodologique, que de quelques additions ou modifications qui ont été apportées à la méthode habituelle.

a) Variables utilisées

16 mesures du bassin, dont 11 de l'os coxal, sont définies de la manière suivante (fig. 1) :

| | |
|------------|---|
| L B | : longueur maximum de l'os coxal |
| L il | : longueur maximum de l'ilion |
| L is | : longueur de l'ischion |
| l il | : largeur maximum de l'ilion (ou du plan glutéal) |
| l mini il | : largeur minimum de l'ilion (ou du plan glutéal) |
| pl il | : largeur maximum du plan iliaque |
| pl mini il | : largeur minimum du plan iliaque |
| pl sa | : largeur maximum du plan sacré |
| pl mini sa | : largeur minimum du plan sacré |
| L ca il | : longueur caudale de l'ilion |
| L cr il | : longueur craniale de l'ilion |
| l B | : largeur maximum du bassin |
| l Bia | : largeur biacétabulaire |
| l sa | : largeur du sacrum |
| ds | : diamètre sagittal du détroit cranial |
| dt | : diamètre transverse du détroit cranial. |

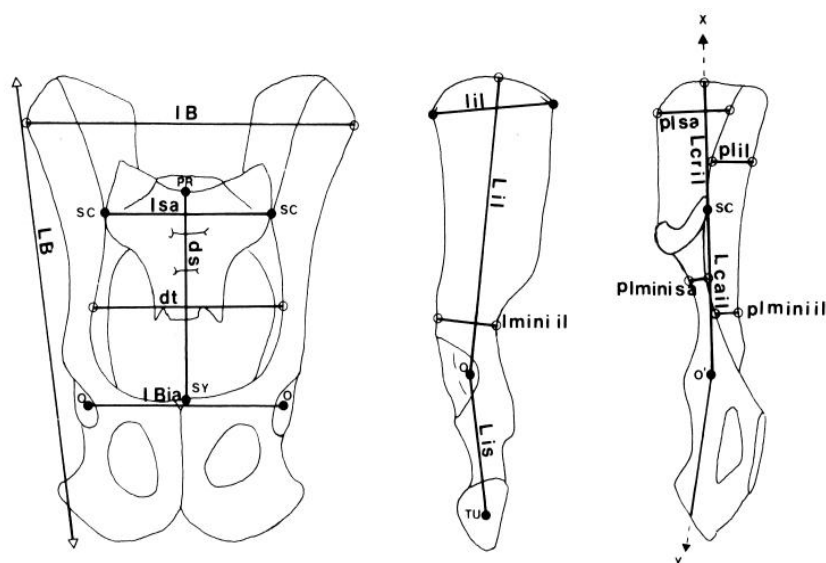


FIG. 1. — Mesures du bassin (*Cercopithecus*) :

• *Points ostéologiques* : PR : promontorium. SC : scalénion (point de tangence de O'X au bord ventral de la surface auriculaire). O : centre de l'acétabulum. O' : idem sur la face ventro-médiale de l'os coxal. TU : tubéron (centre de la tubérosité sur O'Y). SY : Symphysion.

• *Méthodes de mesures* : LB : longueur maximum. L il : longueur maximum à partir de O. Lis : O-TU. l il : largeur maximum. l mini il : largeur minimum. pl il : largeur max perp. à O'X. pl mini il : largeur minimum. pl sa : largeur max. perp. à O'X. pl mini sa : largeur minimum. L ca il : O' - SC. L cr il : Sc-maximum sur O'X. l B : largeur maximum. l Bia : O-O. l sa : SC - SC. ds : PR-SY. dt : diamètre maximum.

b) *Transformations des données*

L'utilisation des données brutes, lorsqu'il s'agit de mesures qui ne sont pas toutes du même ordre de grandeur, fournit des graphiques dont l'interprétation nécessite le calcul des contributions absolues (lorsqu'il s'agit de savoir quelles sont les variables les plus « explicatives » relativement à un axe donné). Les coordonnées factorielles ne sont pas suffisantes. Le calcul de la contribution absolue de l'élément-variable j au facteur k donne :

$$ca_j(k) = P_j \cdot \psi^2_{jk}$$

P étant le poids de l'élément j (rapport entre le total des éléments de j , et le total de tous les éléments du tableau de données), Φ_{jk} étant la coordonnée factorielle de l'élément j pour le facteur k . Le poids des divers éléments j étant, en général, très variable (opposition entre les petites et les grandes mesures sur un même os), il s'ensuit une disparité entre les coordonnées factorielles qui n'a rien à voir avec l'importance de telle ou telle variable pour l'interprétation. Pour palier à cet inconvénient, il a été choisi de transformer les données, en fixant, pour chaque variable, la moyenne à 10 (valeur tout à fait arbitraire).

Pour ne pas conserver une disparité entre les petites et les grandes mesures, lorsque l'on ramène la moyenne à 10, la variance de chaque paramètre est fixée à 1. La transformation utilisée est donc la suivante :

$$\underline{x} \rightarrow \underline{x}' = \frac{\underline{x} - m}{s} + 10$$

x étant la mesure effectuée sur un individu

m la moyenne de chaque variable

s l'écart-type de cette variable

Avec une telle transformation, les coordonnées factorielles s'interprètent directement en termes de contribution absolue (puisque le poids de chaque variable est alors le même), ce qui permet une interprétation directe des graphiques. La position des individus, comme cela a été vérifié, ne change pratiquement pas, la lisibilité des graphiques s'en trouve par contre grandement améliorée, du fait que l'éloignement d'un point variable de l'origine est directement lié à sa contribution aux axes factoriels.

c) *Dédoublage des variables*

Lorsque l'on effectue une analyse sur un ensemble de mesures biométriques telles que celles effectuées ici, le facteur « taille » ne ressort pas, en général, sauf lorsqu'il existe des déformations liées à la taille (et s'effectuant toujours dans le même sens dans tout le groupe étudié). En effet, en analyse des correspondances, seul le « spectre » des mesures effectuées sur un individu est pris en compte. Si deux individus se distinguent uniquement par la taille, les proportions entre les mesures ne changeant pas, ils seront représentés par le même point sur les graphiques. En aucun cas, on ne pourra « visualiser » l'opposition entre les petits et les grands bassins. C'est pourquoi il a été jugé préférable de dédoubler les variables. A chaque variable x_1 est associée une variable $x_2 = 20$

— x_1 , X_2 ayant donc un sens de variation inverse de celui de x_1 , mais étant de même moyenne (10) et même variance. Ainsi chaque mesure sera représentée par 2 points opposés par rapport à l'origine, l'un côté des valeurs fortes (x_1 , marqué + sur les graphiques), l'autre du côté des valeurs faibles (x_2 , marqué —).

d) *Individus supplémentaires et simulation des données manquantes*

Comme lors d'un travail précédent (Petit-Maire et Ponge, 1977), les bassins incomplets ont été placés en individus supplémentaires et les données manquantes simulées selon la méthode exposée dans le travail cité ci-dessus. En ce qui concerne les fossiles, et en particulier les Australopithèques, l'expérience a montré que la « reconstitution » des bassins complets à l'aide de cette méthode donnait des valeurs qui auraient été acceptables pour un bassin humain, mais pas pour un Australopithèque. En effet, les Australopithèques étant situés à proximité des bassins humains, ceux-ci étaient en quelque sorte pris comme « modèles » pour la reconstitution. Or, certains indices, et le raisonnement, montrent que de telles valeurs étaient fausses pour des Australopithèques. C'est pourquoi il a été jugé préférable de refaire une analyse partielle portant uniquement sur l'os coxal, seule pièce mesurable dans le matériel étudié ici (à l'exception de AL 288 et STS 14). Seules quelques données manquant sur l'os coxal de quelques individus ont été simulées, les valeurs fournies ayant été jugées correctes par comparaison avec des os plus complets.

Certaines valeurs ont été estimées au moment de la mesure. Cette estimation (lorsqu'un doute subsistait) a été faite selon plusieurs hypothèses, ce qui a conduit à introduire dans l'analyse 2 ou 3 individus pour un même fossile, chacun correspondant à une de ces hypothèses. La reconstitution des parties manquantes ou déformées tient compte de la morphologie de la pièce, des similitudes entre les espèces, des caractères communs à l'ensemble des Australopithèques (comme la forme du bord ventral de l'ilion, la situation du tubercule fessier, la forme de la crête iliaque). Les seules données manquantes qui ont été simulées sur ordinateur sont les longueurs de l'ischion et de l'os coxal de SK 3155 et MLD 7.

III. — RESULTATS DES ANALYSES GRAPHIQUES

1) *Interprétation des graphiques*

Les trois premiers axes extraient 98 % de la variance totale, les axes suivants ne correspondant qu'à la variabilité intraspécifique et aux fluctuations d'échantillonnage. La projection simultanée des variables et des individus sur les plans des axes 1 et 2 (fig. 2) puis 2 et 3 (fig. 3), permet de mettre en correspondance les variables et les individus de la manière suivante :

- Plus les variables s'éloignent de l'origine, plus elles sont caractéristiques des individus se trouvant dans la même direction du plan. Les variables proches les unes des autres sont corrélées entre elles.
- Plus les individus s'éloignent de l'origine, plus ils sont éloignés d'un animal généralisé hypothétique, leur spécialisation correspondant au groupe de variables le plus proche dans le plan.

Pour simplifier l'interprétation, nous avons regroupé sur les graphiques les individus actuels selon les grands groupes morphologiques : *Homo sapiens*, *Pan*, *Pongo*, *Gorilla*, *Hylobates*, *Symphalangus* et le grand groupe des Cercopithécidés correspondant à tous les genres de cette famille, seuls s'en distinguant *Miopithecus* et *Theropithecus*.

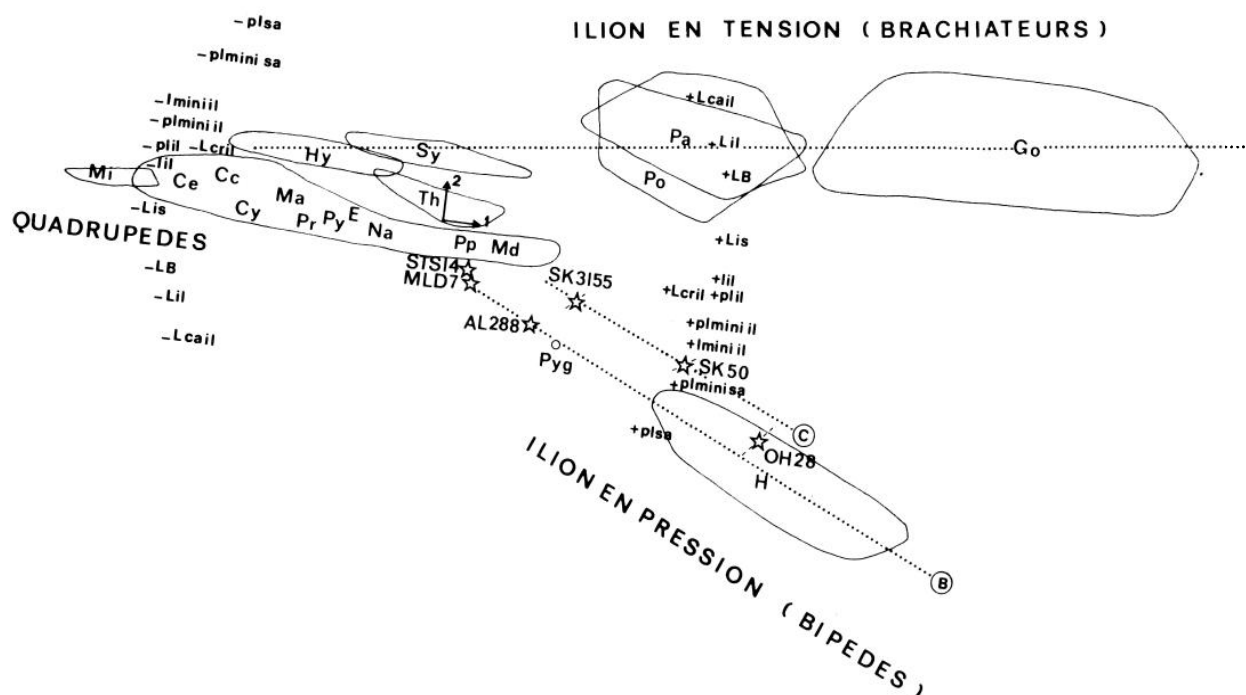


FIG. — 2. — Analyse des correspondances de l'os coxal : plan des axes 1 et 2.

Ma : *Macaca*, Cy : *Cynopithecus*, Cc : *Cercocebus*, Pp : *Papio*, Md : *Mandrillus*,
Th. : *Theropithecus*, Ce : *Cercopithecus*, Mi : *Miopithecus*, E : *Erythrocebus*,
Pr : *Presbytis*, Py : *Pygathrix*, Na : *Nasalis*, Co : *Colobus*, Hy : *Hylobates*,
Sy : *Symphalangus*, Po : *Pongo*, Go : *Gorilla*, Pa : *Pan*, H : *Homo sapiens*,
Pyg : *pygmée*.

- droite A : ilion en tension des *Hylobatidés* et des *Pongidés*.
- droite B : ilion en pression de *Homo*, *A. africanus* et *A. afarensis*.
- droite C : ilion en pression de *A. robustus*.

2) Etude de l'os coxal seul

(11 variables, 367 individus, 7 individus supplémentaires)

a) Projection dans le plan des axes 1 et 2 (fig. 2).

L'axe 1, le plus discriminant (85 % de la variance totale) correspond à un facteur de taille.

En effet, soit :

- | | |
|------------------|--|
| $\varphi_{1, i}$ | la coordonnée factorielle de l'individu i par rapport à l'axe 1. |
| λ_1 | la valeur propre correspondant à l'axe 1. |
| $x_{i, j}$ | la mesure j effectuée sur l'individu i (valeur transformée et dédoublée, cf. ci-dessus). |

- x_j le total des éléments de la variable j ($x_j = 10 N$, N étant le nombre total d'individus).
 $\varphi_{1,j}$ la coordonnée factorielle de la variable j par rapport à l'axe 1.

$$\varphi_{1,j} = \frac{1}{\sqrt{\lambda_1}} \cdot \sum_j \frac{x_{i,j}}{x_j} \cdot \psi_{1,j}$$

soit

$$\varphi_{1,j} = \frac{1}{10 N \sqrt{\lambda_1}} \sum_j x_{i,j} \cdot \psi_{1,j}$$

Dans le cas précis de cet axe 1, $\psi_{1,j} \approx \pm 1$, les coordonnées factorielles des variables étant à peu près de même valeur absolue, mais regroupées en 2 ensembles, un ensemble positif (valeurs fortes) et un ensemble négatif (valeurs faibles). D'où la relation suivante, $x_{i,j'}$, étant la valeur complémentaire de $x_{i,j}$

$$(x_{i,j'} = 20 - x_{i,j}).$$

$$\varphi_{1,j} \approx A \cdot \sum x_{i,j} - A \cdot \sum x_{i,j'}, \text{ où } A = \frac{1}{10 N \sqrt{\lambda_1}}$$

soit $\varphi_{1,j} \approx 2 A \cdot \sum x_{i,j} - 20 A \cdot P$, où P est le nombre de mesures effectuées (le nombre de variables après dédoublement étant $2 P$).

Le facteur qui a été interprété ici comme un facteur de taille (axe 1) est donc une simple combinaison linéaire de la somme des P mesures effectuées sur un bassin (mesures ramenées, ne l'oublions pas, à une même moyenne de 10 et un même écart-type de 1), toutes les mesures ayant donc le même poids moyen dans cette estimation de la taille. Le long de l'axe 1, les différents Primates se succèdent dans l'ordre des tailles croissantes depuis *Miopithecus* jusqu'à *Gorilla*.

L'axe 2 montre, à l'intérieur du groupe des variables une séparation liée à l'opposition entre le groupe des Pongidés et le groupe des Hominidés. Chez les premiers (droite A), il s'agit de spécialisations, héritage de la locomotion suspendue, que nous appellerons « ilion en tension ». Ces spécialisations sont amorcées chez les Hylobatidés et plus nettement marquées chez les Pongidés. Chez les Hominidés (droites B et C), les spécialisations regroupées sous le nom de « ilion en pression » sont également amorcées chez les plus lourds quadrupèdes terrestres comme les Babouins.

- L'ilion en tension des Pongidés est caractérisé par un accroissement de la longueur caudale de l'ilion (+ L ca il, + L il, + L B), auquel s'ajoute une réduction de sa région axiale au niveau du plan sacré (– pl sa) et du col de l'ilion (– pl mini sa, – pl mini il, – l mini il).

- L'ilion en pression des Hominidés est caractérisé à l'inverse par le raccourcissement de sa longueur caudale ($- L_{ca\ il}$, $- L_{il}$, $- L_B$) et le développement de sa région axiale au niveau du plan sacré ($+ pl_{sa}$) et du col de l'ilion ($+ pl_{mini\ sa}$, $+ pl_{mini\ il}$, $+ l_{mini\ il}$). On note que *Homo erectus* est dans la variation humaine.
- Les Australopithèques forment un groupe proche de l'Homme actuel mais différent par la taille et par le degré de spécialisation. La direction d'allongement représentée par la droite B et correspondant à l'extension du nuage du genre *Homo*, indique par sa pente négative que l'augmentation de la taille dans l'espèce humaine s'accompagne d'une accentuation de la spécialisation de l'ilion en pression. Sur cette droite, où se situe le pygmée, se placent également les Australopithèques de petite taille : *A. afarensis* (AL 288) et *A. africanus* (STS 14, MLD 7). Par contre l'espèce *robustus* (SK 3155 un peu plus grand que AL 288, et SK 50 de taille humaine), est située sur une autre droite (droite C) parallèle à la précédente mais décalée au-dessus. Ceci signifie que, compte tenu de leur taille, l'ilion de *Australopithecus africanus* et *afarensis* est un ilion en pression tout aussi spécialisé que celui de l'Homme actuel, tandis que celui de *A. robustus* s'avère moins spécialisé. Une augmentation de taille chez les Australopithèques *afarensis* et *africanus* pourrait conduire à des proportions humaines, alors que *A. robustus* correspond à un degré de spécialisation moindre par rapport à la fois à l'Homme actuel et aux espèces d'Australopithèques graciles.

b) *Projection dans le plan des axes 2 et 3* (fig. 3).

Ce graphe visualise les principales spécialisations de l'ilion des Simiens indépendamment du facteur taille extrait par l'axe 1.

Les trois grands groupes morpho-fonctionnels mis en évidence sur le graphe précédent (quadrupèdes, brachiateurs, bipèdes) vont être scindés le long de l'axe 3. Sur ce graphe, le nuage des individus forme 6 directions d'allongement disposées en étoiles correspondant à 6 spécialisations, le degré de spécialisation étant d'autant plus élevé que l'on s'éloigne de l'origine : quadrupédie (droites A et B), brachiation des Hylobatidés, de l'Orang et du Gorille (droite C), brachiation du Chimpanzé (droite D), bipédie de type *Homo* (droite E) et bipédie de type *Australopithecus* (droite F). Aux caractères opposant l'ilion en tension à l'ilion en pression, s'ajoutent en effet d'autres spécialisations. Du côté des valeurs positives de l'axe 3 : les quadrupèdes légers, les brachiateurs (Hylobatidés, *Pongo*, *Gorilla*), la quasi totalité des *Homo sapiens* et les Australopithèques ont l'ilion caractérisé par le raccourcissement de la longueur crâniale ($- L_{cr\ il}$) et l'élargissement du plan iliaque et du plan glutéal ($+ pl_{il}$, $+ l_{il}$). Au niveau du col de l'ilion, le plan iliaque est large par rapport au plan sacré ($+ pl_{mini\ il}$, $- pl_{mini\ sa}$). A l'inverse, l'ilion des quadrupèdes lourds et du Chimpanzé, du côté des valeurs négatives de l'axe 3, est caractérisé par un allongement crânial ($+ L_{cr\ il}$) et par l'étroitesse du plan iliaque et du plan glutéal ($- pl_{il}$, $- l_{il}$). Au niveau du col de l'ilion, le plan sacré est large par rapport au plan iliaque ($- pl_{mini\ il}$, $+ pl_{mini\ sa}$).

La droite de spécialisation caractérisant les Australopithèques (droite F) est nettement distincte de celle du genre *Homo* : *H. sapiens* et *H. erectus* (droite E).

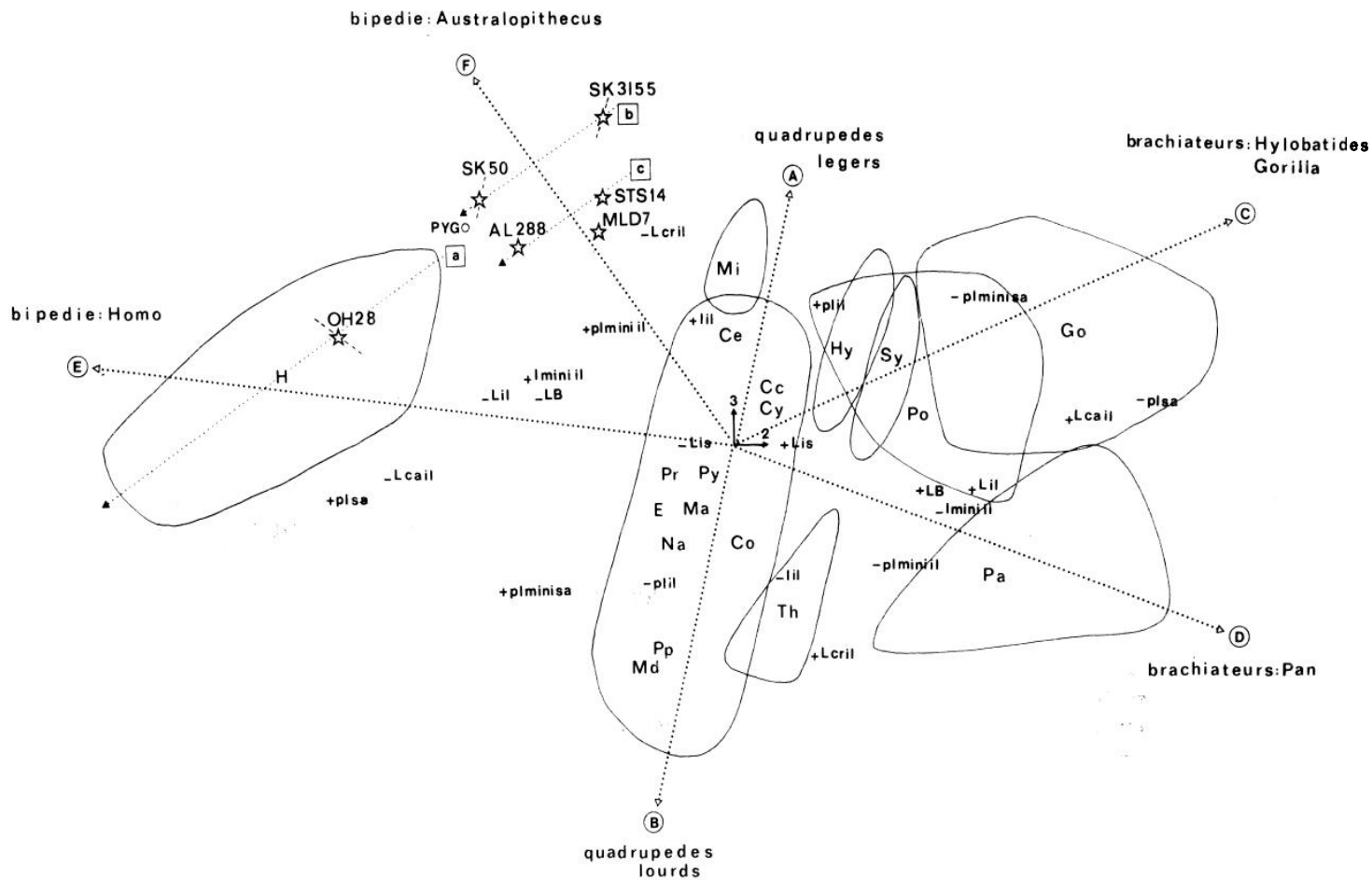


FIG. 3. — Analyse des correspondances de l'os coxal : plan des axes 2 et 3.

- droite a : allométrie de taille de *Homo sapiens*.
- droite b : allométrie de taille de *A. robustus*.
- droite c : allométrie de taille de *A. africanus-afarensis*.

Par comparaison avec l'espèce humaine, l'orientation de la droite F correspond à un degré de spécialisation moindre selon l'axe 2 (opposition ilion en pression — ilion en tension) et un degré de spécialisation plus accentué selon l'axe 3. La distinction des espèces à l'intérieur du groupe des Australopithèques nécessite tout d'abord la mise en évidence des grandes tendances allométriques non seulement humaines mais également simiennes. En effet, à l'exception des grands Singes, chaque groupe de Simiens présente des changements de proportions liés au poids corporel, se superposant aux spécialisations locomotrices : à l'intérieur des nuages de l'espèce humaine, de l'ensemble des Cercopithécidés, des genres *Hylobates* et *Symphalangus*, l'augmentation de taille est corrélée avec une décroissance des valeurs de l'axe 3. Cette décroissance correspond à une allométrie positive de la longueur crâniale de l'ilion (+ L cr il) associée à une allométrie négative des largeurs du plan iliaque (— pl il) et de l'ilion (— l il). Il est bien évident que cette affirmation est relative au choix de la référence de taille. Si l'on fait le choix de la longueur du tronc, par exemple, l'allométrie du

plan iliaque est alors positive (idée généralement retenue). Si l'on prend l'ensemble des dimensions de l'os coxal, elle se révèle alors négative, au sein de chaque genre et au sein de chaque famille.

Cependant, dans le groupe des Australopithèques, l'augmentation de la taille ne se traduit pas par une décroissance des valeurs de l'axe 3, mais par l'inverse puisque les espèces de petite taille, *africanus* (MLD 7, STS 14) et *afarensis* (AL 288), sont plus proches de l'origine que l'espèce *robustus* (SK 50, SK 3155) qui a de tous les Simiens, les valeurs les plus fortes pour cet axe. Compte tenu du sens des modifications allométriques dans le genre *Homo*, les espèces *afarensis* et *africanus* sont proches de l'Homme (et les valeurs élevées des coordonnées de l'axe 3 pourraient être liées en partie à leur petite taille) alors que l'espèce *robustus* s'en éloigne par un type de spécialisation caractérisé par l'extrême élargissement du plan iliaque et de l'ilion (+ pl il, + l il). En fait, entre *Homo* et *Australopithecus robustus* on a, par rapport à l'axe 3, la même opposition qu'entre *Pan* et *Gorilla*. Pour ces derniers non plus, les différences morphologiques ne peuvent être rapportées à une allométrie de taille.

Dans chacun des deux groupes d'Australopithèques, *robustus* d'une part, *africanus* et *afarensis* d'autre part, la projection des individus dans le plan des axes 2 et 3 se fait sur deux droites obliques (droites b et c), parallèles à la droite d'allongement des individus du genre *Homo* (droite a). Ces droites indiquent qu'une même allométrie de taille, comparable à celle de *Homo sapiens*, existe au sein de l'espèce robuste (entre SK 3155 et SK 50) comme au sein du groupe des graciles (entre STS 14 et AL 288). Les os coxaux des Australopithèques présentent donc 2 niveaux de spécialisation (droites b et c), les moins spécialisés étant *A. africanus* et *A. afarensis* (c), le plus spécialisé *A. robustus* (b).

3) Etude du bassin complet (16 variables, 367 individus, 2 individus complémentaires) (fig. 4)

Les résultats de l'analyse du bassin sont pratiquement identiques à ceux de l'os coxal : même échelle de taille sur l'axe 1, projection comparable des variables et des individus dans le plan des axes 2 et 3.

Dans le plan des axes 2 et 3 (fig. 4) le nuage des individus présente les mêmes directions d'allongement que dans l'analyse précédente, correspondant aux spécialisations locomotrices : quadrupédies (droites A et B), brachiations (droites C et D), bipédies (droites E et F). Une modification importante concerne cependant la distinction des Gorilles (droite C'), des vrais brachiateurs (droite C).

Ce graphe complète l'étude des spécialisations déjà vues sur l'os coxal : la largeur du sacrum (+ l sa) est corrélée à la largeur du plan sacré (+ pl sa), le diamètre sagittal du détroit crânial (+ ds) dépend de la longueur caudale de l'ilion (+ L ca il), l'élargissement du bassin (+ l B) de celui du plan iliaque (+ pl il).

Les spécialisations du bassin, comme celles de l'os coxal, opposent principalement les Hominidés au Chimpanzé :

- Le long de l'axe 2, l'ilion en tension des Pongidés (+ L ca il, - pl sa, - pl mini sa) est associé à une réduction de la région sacrée comprenant le plan sacré et le sacrum (- l sa). A l'inverse, l'ilion en pres-

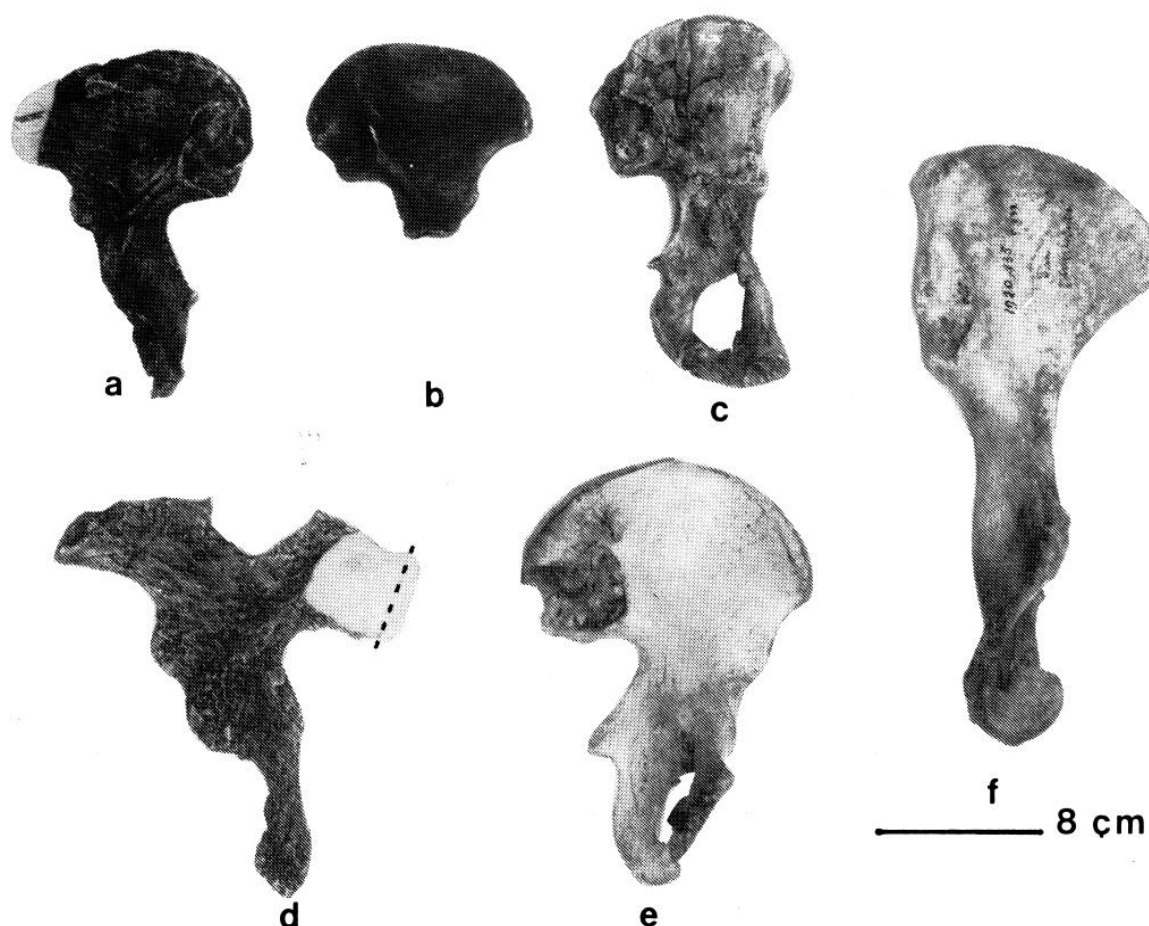


FIG. 5. — Vue ventro-médiale des os coxaux :

a : Sterkfontein (STS 14), b : Makapansgat (MLD 7), c : Afar (AI 288), d : Swartkrans (SK 50),
e : *Homo sapiens*, f : *Pan*.

IV. — DISCUSSION

Le bassin des Australopithèques, bien que présentant des caractères liés à la bipédie qui le placent dans la vaste famille des Hominidés, diffère par d'autres caractères non négligeables de celui du genre *Homo* (*H. sapiens* et *H. erectus*). Le net hiatus morphologique entre *Homo* et *Australopithecus robustus* apporte des informations essentielles à la phylogénèse des Australopithèques et, de façon plus générale, à celle des Hominidés.

1) Du point de vue fonctionnel

a) *Les spécialisations du bassin des Australopithèques liées à la bipédie sont celles du genre Homo :*

- *Leur ilion est « en pression ».* C'est un ilion raccourci, principalement dans sa partie caudale, entre l'articulation sacro-iliaque et l'articulation coxo-fémorale, partie qui supporte le poids du corps. Cette portion de

l'ilion subissant les contraintes exercées par des forces de compression est également élargie au niveau des 3 plans du col de l'ilion.

- *La région sacrée du bassin est renforcée.* En réponse aux forces pondérales et aux tractions musculaires liées au comportement vertical, le sacrum est élargi ainsi que le plan sacré de l'ilion. L'évasement de ce dernier au niveau de la surface auriculaire et de la surface d'insertion de la masse sacro-lombaire (ce système musculaire puissant aide au maintien de la posture verticale), dessine une échancrure sciatique, spécifique aux Hominidés parmi les Primates. Le sacrum élargi est de plus incliné vers l'arrière (l'angle ilio-sacré de AL 288 et STS 14 est proche de celui de l'Homme actuel) : toute la région sacrée est large et saillante dorsalement.
- *Le développement latéral de l'aile iliaque correspond à une cage thoracique plus large que celle des quadrupèdes.* A celui-ci, s'ajoute le raccourcissement de la partie crâniale de l'ilion, au-dessus de l'articulation sacro-iliaque, contribuant à la stabilisation de la région lombaire.
- *L'ischion est relativement court et incliné vers l'arrière* (l'angle ilio-ischien des 3 espèces est comparable à celui de l'Homme). L'ischion de *A. africanus* et *A. afarensis* paraît plus humain par la forme et l'orientation de la tubérosité ischiatique puisque le bord crânial se rapproche du bord caudal de l'acétabulum. Un écart plus grand entre le bord de la tubérosité et le bord de l'acétabulum donne une impression moins humaine à l'ischion de *A. robustus* (SK 50) et l'apparence d'une plus grande longueur. Rappelons qu'il n'est pas pour autant proche de celui des Pongidés.

b) *Les spécialisations du bassin des Australopithèques sont aussi celles d'une bipédie distincte de celle du genre Homo :*

- *Le renforcement axial du bassin est moins important que celui de l'Homme*, le col de l'ilion et le plan sacré étant proportionnellement plus étroits. Ces caractères, propres au groupe des Australopithèques, ont une signification différente selon les espèces. *A. africanus* et *A. afarensis* ont des proportions humaines relativement à leur poids. Par contre, *A. robustus*, quelque soit la taille du spécimen (SK 3155 un peu plus grand que AL 288 et SK 50 de taille humaine) présente un col de l'ilion et un plan étroit, ainsi que des surfaces articulaires très petites. En supposant que *A. robustus* soit plus grand et plus lourd que les 2 autres espèces, cette morphologie traduit une moins bonne adaptation à la bipédie de type humain que pour *A. africanus* et *A. afarensis*, plus proches de *Homo*.
- *L'important élargissement du plan iliaque correspond à un ensemble de caractères morphologiques différents de l'Homme* (fig. 5 et 6).
 - *le plan iliaque*, étroit au niveau du col de l'ilion, devient particulièrement large crânialement.
 - le bord ventral* de l'ilion est marqué par une profonde échancrure correspondant à la saillie « en bec » de l'épine antéro-supérieure.
 - *le pilier iliaque*, épaissement de la paroi de l'ilion au niveau de l'inflexion de l'aile iliaque, est plus proche du bord ventral de l'ilion. La tubercule fessier, terminaison de cet épaissement sur la crête iliaque se confond presque avec l'épine antéro-supérieure.
 - *l'inflexion du plan iliaque* étant proche de l'épine antéro-supérieure, l'aile iliaque des Australopithèques conserve une orientation plus frontale.

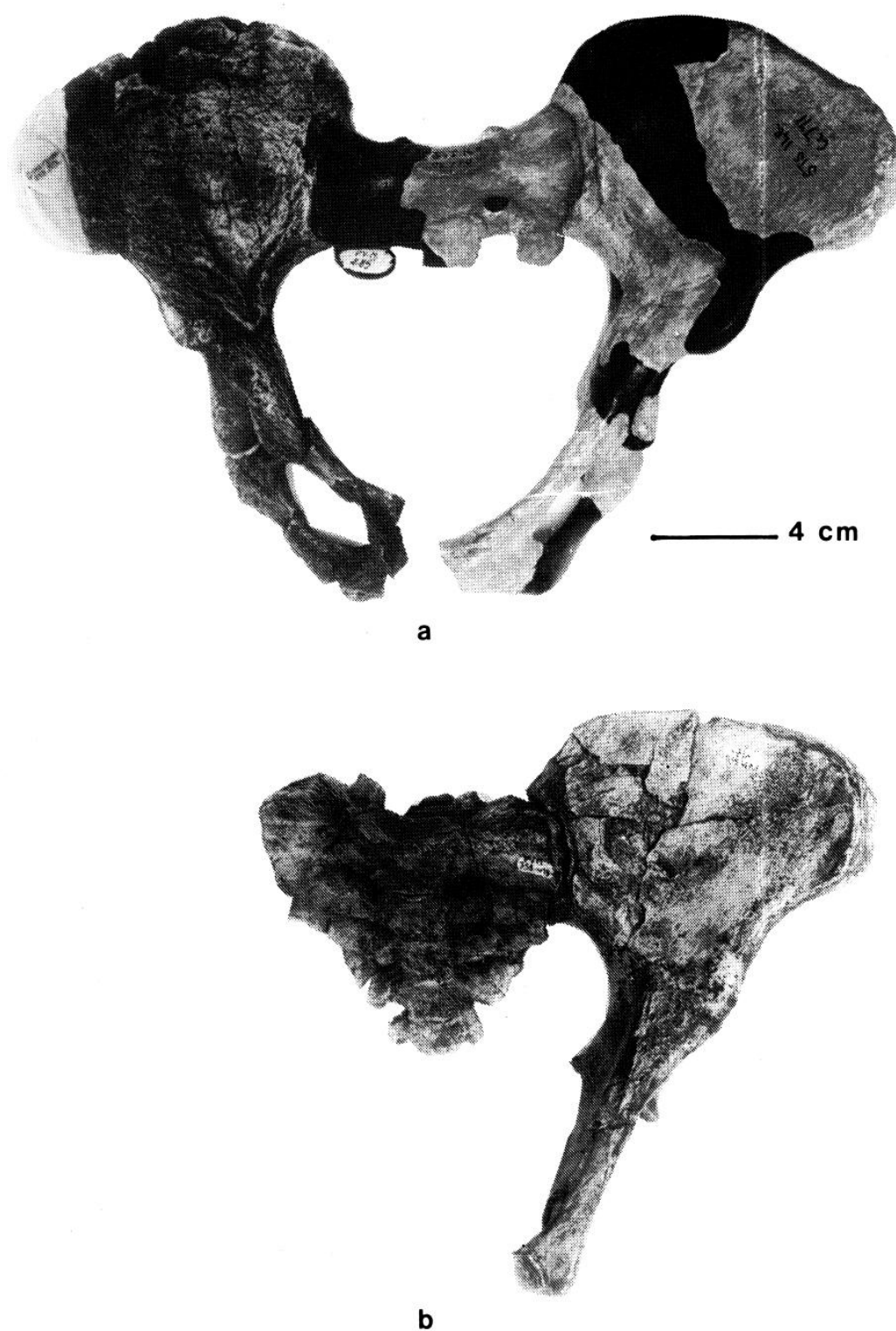


FIG. 6. — Vue ventrale du bassin des Australopithèques :
a : Sterkfontein, b : Afar.

Cet ensemble de caractères différentiels communs aux 3 espèces d'Australopithèques, s'accroît particulièrement chez *A. robustus*.

Nous pensons que l'élargissement très important de l'aile iliaque de *A. robustus* résulte d'une compensation au faible développement de la région axiale du bassin (voir précédemment). Une partie du poids corporel se trouve ainsi supportée musculairement par une puissante musculature thoracique et abdominale, ainsi que fessière. Chez *Homo*, par contre, le poids est essentiellement pris en charge par la région axiale du bassin constituant un support plus osseux que musculaire.

Selon Chopra (1962), Napier (1967), Zihlman et Hunter (1972), l'orientation plus latérale des ailes iliaques des Australopithèques conduirait à une moins bonne stabilisation du bassin au cours de la marche, par l'action musculaire des fessiers. Pour Lovejoy et al. (1973) et Mac Henry (1975), l'orientation plus frontale du plan iliaque est compensée au niveau du fémur. De toute façon, il s'agit sans aucun doute d'un type de bipédie sensiblement différent de celui qui s'est développé dans le genre *Homo*.

Les Australopithèques *A. africanus* et *A. afarensis* de plus faible poids corporel, sont en fait à la charnière entre ces 2 types de spécialisation à la bipédie.

Une même allométrie pourrait être en partie responsable des différences de proportions entre les Australopithèques graciles et le genre *Homo*, plus grand. Par contre, si l'on se rapporte aux résultats de l'analyse de l'os coxal, le bassin *A. robustus* ne peut conduire à un bassin de type humain par une modification de nature allométrique.

c) Remarques concernant l'allométrie de taille chez les Hominidés

Au sein du genre *Homo*, l'allométrie de taille va dans le sens d'une *accentuation* des caractères de l'ilion en pression (raccourcissement de la longueur caudale de l'ilion, élargissement du col de l'ilion), du renforcement de la région sacrée (élargissement du sacrum et du plan sacré) d'une part, et d'une *diminution relative* de la largeur de l'aile iliaque et du bassin, d'autre part. Si l'on considère séparément les 2 groupes d'Australopithèques, *robustus* et *africanus-afarensis*, chacun d'eux présente la même tendance allométrique que l'espèce humaine, que ce soit entre les 2 fossiles de Swartkrans, ou entre les bassins de Sterkfontein et de l'Afar.

2) Du point de vue phylogénique

a) Les Australopithèques appartiennent à la lignée des Hominidés. Ils possèdent en effet un bassin hautement spécialisé à la bipédie, avec la plupart des caractères spécifiques aux Hominidés (raccourcissement crânial et caudal de l'ilion, échancrure sciatique, inflexion du plan iliaque soulignée par le pilier iliaque et le tubercule fessier, inclinaison vers l'arrière du sacrum et de l'ischion). Ces caractères prouvent l'ancienneté du phylum des Hominidés, séparé très tôt de la lignée des Pongidés. Les Australopithèques n'ont d'ailleurs aucun caractère de Pongidé sur leur bassin. C'est seulement par convergence que certaines spécialisations, comme le plan iliaque très large de *A. robustus*, rappellent les grands Singes.

b) Le phylum des Australopithèques s'est différencié du phylum humain. Un certain nombre de caractères, comme la morphologie du plan iliaque, les distin-

guent fondamentalement du genre *Homo*. Dans la lignée des Australopithèques l'espèce *A. robustus* est plus avancée dans un type de spécialisation éloigné de celui du genre *Homo*.

c) *Les espèces afarensis et africanus*, étant les moins spécialisées de la lignée des Australopithèques sont aussi les plus proches des ancêtres de l'Homme. L'espèce *robustus*, hautement spécialisée, se révèle comme l'expression terminale de cette lignée. Des espèces graciles, le spécimen de l'Afar (*A. afarensis*), le plus ancien des Australopithèques connus, est celui qui se rapproche le plus de l'Homme par la morphologie de son bassin. En réalité ce bassin ne diffère pas de façon notable de celui de Sterkfontein (*A. africanus*) en ce sens que les différences se rapportent à l'allométrie de taille existant entre les 2 spécimens.

Remerciements. — Nous remercions Messieurs les Professeurs Y. Coppens, directeur du Laboratoire d'Anthropologie du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris, J. Anthony, directeur du Laboratoire d'Anatomie comparée du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris, J.M. Lalouel, directeur du Laboratoire d'Anthropologie biologique de l'Université de Paris VII, J.J. Jaeger, directeur du Laboratoire de Paléontologie des Vertébrés et Paléontologie humaine de l'Université de Paris VI, J. Biegert, directeur de l'Institut d'Anthropologie de Zurich, D. Stark, directeur de l'Institut d'Anatomie de Francfort, pour l'accès aux moulages et aux collections ostéologiques ainsi que pour l'accueil qu'ils nous ont toujours réservé. Ce travail a été réalisé grâce à l'assistance technique de Mmes S. Arnold, G. Sanchez M. A. Gordon (photos) que nous remercions également.

BIBLIOGRAPHIE

- BENZEGRI (J.P.) et al., 1973. *L'analyse des données*. T. II : *L'analyse des correspondances*, Dunod, Paris, 619 p.
- BERGE (C.), 1980. *Biométrie du bassin des Primates. Application aux Primates fossiles de Madagascar et aux Anciens Hominidés*. Thèse de 3^e cycle, t. 1, 160 p. ; t. 2, 71 p.
- BIEGERT (J.), MAUGER (R.), 1972. Rumpfskelettlänge, Allometrien und Körperproportionen bei Catarrhinen Primaten. *Folia Primat.*, 17, p. 142-156.
- BRAIN (C.K.), VRBA (E.S.), ROBINSON (J.T.), 1974. A new hominid innominate bone from Swartkrans. *Ann. Trans. Mus.*, 29, p. 55-56.
- BROOM (R.), ROBINSON (J.T.), 1950. Notes on the pelves of the fossil Ape-men. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 8, p. 489-494.
- CHOPRA (S.R.K.), 1962. The innominate bone of the Australopithecinae and the problem of erect posture. *Bibl. primat.*, I, p. 93-102, Karger edit., Basel, New York.
- COPPENS (Y.), 1979. Les Hominidés du Pliocène et du Pleistocène de la Rift Valley, *Bull. Soc. Géol. France*, p. 313-320.
- DART (R.A.), 1949. Innominate fragments of *Australopithecus prometheus*. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 7, p. 301-338.
- DART (R.A.), 1958. A further adolescent Australopithecine ilium from Makapansgat. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 16, p. 473-479.
- DAY (M.H.), 1971. Post cranial remains of *Homo erectus* from Bed IV. Olduvai Gorge, Tanzania. *Nature*, p. 383-387.
- DAY (M.H.), 1973. Locomotor features of the lower limb in Hominids. *Symp. Zool. Soc. London*, 33, p. 29-51.

- LEBART (L.), FÉNELON (J.P.), 1973. *Statistique et informatique appliquées*. 457 p., Dunod édit., Paris.
- LE GROS CLARK (W.E.), 1955. The os innominatum of the recent pongidae with special reference to that of the Australopithecinae. *Am. J. Phys. Anthrop.*, 13, p. 19-27.
- LESSERTISSEUR (J.), NAKACHE (J.P.), PETIT MAIRE (N.), 1974. Application of principal component analysis using the chi-square metric (« analyse factorielle des correspondances ») to the study of cranial characters in Primates. *J. Human Evol.*, 3, p. 19-35.
- LEUTENEGGER (W.), 1977. Functional interpretation of the sacrum of *Australopithecus africanus*. *South Afr. J. Sci.*, 73, p. 308-310.
- LOVEJOY (C.O.), 1975. Biomechanical perspectives on the lower limb of early Hominids. In : *Primate Functional Morphology and Evolution*, p. 291-326, Tuttle édit., Mouton, La Hague.
- LOVEJOY (C.O.), 1979. Contemporary methodological approaches to individual Primate fossil Analysis. In : *Environment, Behavior and Morphology. Dynamic Interactions in Primates*, p. 229-258, Morbeck, Preuschoft, Gomberg édit., New York, Stuttgart.
- LOVEJOY (C.O.), HEIPLE (K.G.), BURSTEIN (A.H.), 1973. The gait of *Australopithecus*. *Am. J. Phys. Anthrop.*, 38, p. 757-779.
- Mac HENRY (H.), 1975. Biomechanical interpretations of the Early Hominid hip. *J. Hum. Evol.*, 4, p. 343-355.
- Mac HENRY (H.), 1975. The ischium and hip extensor mechanism in Human evolution. *Am. J. Phys. Anthrop.*, 43, p. 39-46.
- Mac HENRY (H.), 1975. A new pelvic from Swartkrans and the relationship between the robust and gracile Australopithecines. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 43, p. 245-261.
- Mac HENRY (H.), CORRUCINI (R.S.), 1975. Multivariate analysis of Early Hominid pelvic bones. *Am. J. Phys. Anthrop.*, 43, p. 263-270.
- MAHÉ (J.), 1976. Craniométrie des Lémuriens. Analyses multivariées. Phylogénie. *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat. Paris*, 32, 342 p.
- MEDNICK (L.W.), 1955. The evolution of the human ilium. *Am. J. Phys. Anthrop.*, 13, p. 203-216.
- NAPIER (J.R.), 1967. The antiquity of human walking. *Scient. Am.*, 216, p. 56-66.
- OXNARD (C.E.), 1975. *Uniqueness and diversity in human evolution. Morphometric studies of Australopithecines*. 133 p. Univ. Chicago Press édit., Chicago, London.
- OXNARD (C.E.), 1979. Relationship of *Australopithecus* and *Homo* : Another view. *J. Hum. Evol.*, 8, p. 427-432.
- PETIT MAIRE (N.), PONGE (J.F.), 1977. Morphogénèse du crâne des Primates : analyse factorielle, implications taxinomiques, place et redéfinition du genre *Homo*. *Bull. Mém. Soc. Anthrop. Paris*, 4, p. 275-285.
- PROST (J.H.), 1980. Origin of Bipedalism. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 52, p. 175-189.
- ROBINSON (J.T.), 1972. *Early Hominid posture and locomotion*. 360 p. Univ. Chicago Press édit., Chicago, London.
- SEGEBARTH-ORBAN (R.), 1977. Comparaison de quelques dimensions de l'os coxal du Chimpanzé, de l'Homme et d'un Australopithèque (Sts 14). *Bull. Soc. roy. belge, Anthrop.-Préhist.*, 88 ; p. 101-116.

- STEUDEL (K.), 1978. A multivariate analysis of the pelvis of Early Hominids. *J. Hum. Evol.*, 7, p. 583-595.
- TAIEB (M.), JOHANSON (D.C.), COPPENS (J.), 1975. Expédition internationale de l'Afar, Ethiopie (3^e campagne 1974). Découverte d'hominidés plio-pleistocène à Hadar. *C.R. Acad. Sci.*, Paris, 281, p. 1297-1300.
- WATERMAN (H.C.), 1929. Studies of the evolution of the pelvis of Man and other Primates. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* New York, 58, p. 585-642.
- ZIHLMAN (A.L.), 1971. The question of locomotor differences in *Australopithecus*. In : 3rd Congr. *Primatol*, 1970, p. 54-56, Proc. I, S. Karger édit., Zurich, Basel.
- ZIHLMAN (P.L.), HUNTER (W.S.), 1972. A biomechanical interpretation of the pelvis of *Australopithecus*. *Folia Primat.*, 18, p. 1-19.
- ZUCKERMAN (F.R.S.), ASHTON (E.H.), FLINN (R.M.), OXNARD (C.E.), SPENCE (T.F.), 1973. Some locomotor features of the pelvic girdle in Primates. In : *The concepts of human evolution*. Symp. Zool. Soc. London, 33, p.71-165, Zuckerman édit.