

Analyse morphométrique et fonctionnelle du pelvis des *Australopithecus afarensis*, *A. africanus*) : interprétations locomotrices et obstétricales

A Morphometrical and Functional Analysis of the Pelvis of Australopithecines (*Australopithecus afarensis*, *A. africanus*) : locomotor and obstetrical interpretations

Christine Berge *

Résumé

Les résultats d'une analyse multidimensionnelle (analyse factorielle logarithmique) permettent de mettre en évidence les principales différences de proportions pelviennes entre *Australopithecus* (AL 288-1 et Sts 14) et *Homo* (représenté par un vaste échantillonnage d'humains actuels comprenant des Pygmées). Les traits les plus marquants de la morphologie pelvienne de *Australopithecus afarensis* (AL 288-1) sont ensuite interprétés en terme d'adaptations locomotrices et obstétricales. (1) La bipédie de l'*Australopithecus* était différente de celle de l'Homme. D'une part, la position debout était moins stable. D'autre part, l'*Australopithecus* marchait en balançant les bras et en effectuant d'amples mouvements de rotation des ceintures scapulaires et pelviennes autour de l'axe vertébral. (2) En revanche, la parturition de l'*Australopithecus* était assez proche de la parturition humaine par sa mécanique obstétricale. Les résultats suggèrent que l'adaptation à la bipédie humaine (conduisant à la réduction des dimensions de la cavité pelvienne) pourrait avoir joué un rôle dans le processus d'encéphalisation qui caractérise le genre *Homo*.

Abstract

The results of a multidimensional analysis (logarithmic factorial analysis) allows us to bring to light the principal differences in pelvic proportions between *Australopithecus* (AL 288-1 et Sts 14) and *Homo* (represented by a vast sampling of contemporary humans including Pygmies). The most outstanding traits of the pelvic morphology of *Australopithecus afarensis* (AL 288-1) are then interpreted in terms of locomotor and obstetrical adaptations. (1) The bipedy of *Australopithecus* was different from that of *Homo*. For one thing, the upright position was less stable. For another, *Australopithecus* walked in swinging his arms and in executing wide rotational movements of the scapular and pelvic girdles around the vertebral axis. (2) On the other hand, the parturition of *Australopithecus* was rather close to human parturition in its obstetrical mechanics. Results suggest that adaptation to human bipedy (leading to reduction in the dimensions of the pelvic cavity) could have played a role in the encephalization process which characterizes the genus *Homo*.

Mots clés : pelvis, *Australopithecus afarensis*, *Australopithecus africanus*, analyse multidimensionnelle, bipédie, parturition.

Key words : pelvis, *Australopithecus afarensis*, *Australopithecus africanus*, multidimensional analysis, bipedy, parturition.

* Christine Berge, C.N.R.S., URA 041137, Laboratoire d'Anatomie comparée, Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, 55 rue Buffon, 75005 Paris, France

Introduction

Les premiers restes pelviens d'Australopithèques ont été trouvés en Afrique australe, à Sterkfontein et à Makapansgat (*Australopithecus africanus*), ainsi qu'à Swartkrans et Kromdraai (*Australopithecus robustus*). Ces fragments d'os coxaux présentent en commun des traits morphologiques qui les situent sans conteste plus près du genre *Homo* que des singes Anthroïdes. Ainsi, l'hypothèse d'une bipédie assez proche de celle de l'Homme fut-elle très tôt proposée pour les plus anciens Hominidés (Dart, 1949a, 1949b, 1958; Broom *et al.*, 1950; Robinson, 1972). Néanmoins, des différences de proportions et d'orientation de l'aile iliaque avaient amené ces auteurs à qualifier cette bipédie de "plus primitive" et de "moins efficace" que celle de l'Homme moderne (Broom *et al.*, 1950; Le Gros Clark, 1955; Mednick, 1955; Dart, 1958; Chopra, 1962; Napier, 1967; Zihlman, 1971; Zihlman et Hunter, 1972).

Par contraste avec les nombreuses interprétations locomotrices, peu d'interprétations obstétricales ont été proposées à partir de ce matériel jugé sans doute trop fragmentaire. Malinas (1970) avait néanmoins tenté de reconstituer la cavité obstétricale de l'Australopithèque, à partir des fragments d'os coxaux juvéniles de Makapansgat, pour en déduire certains paramètres de la parturition. En dépit de nombreuses incertitudes liées au mauvais état du matériel, cette étude semble montrer que la parturition des Australopithèques était plus simple que celle de l'Homme, du point de vue mécanique.

Il était alors couramment admis que la parturition des premiers Hominidés devait être moins complexe que celle de l'Homme, en raison du faible développement cérébral que l'on attribue au fœtus à terme d'Australopithèque (Lovejoy *et al.*, 1973; Leutenegger, 1974; Lovejoy, 1975; McHenry, 1975). Partant de cette hypothèse, certains avaient même estimé (Lovejoy *et al.*, 1973; Lovejoy, 1975; Wolpoff et Lovejoy, 1975) que la cavité pelvienne des

Australopithèques devait être plus étroite que celle de l'Homme, du fait de l'absence de contraintes s'exerçant sur les parois transversales du canal d'accouchement. Pourtant, le pelvis de Sterkfontein, malgré son état incomplet et déformé, semblait, à l'inverse, très large (Robinson, 1972).

C'est seulement avec la découverte en Afrique orientale, au site d'Hadar, du squelette de "Lucie" que la morphologie pelvienne des Australopithèques a pu être précisée (Coppens, 1975; Johanson, White et Coppens, 1978; Johanson *et al.*, 1982). Le fossile d'Hadar, plus ancien que les précédents, a été attribué à une espèce différente (*Australopithecus afarensis*; Johanson, White et Coppens, 1978; Johanson et White, 1979), voire même à un genre différent (Pré-*Australopithecus*; Coppens, 1981, 1984). Deux reconstitutions du pelvis ont été proposées à partir de l'os coxal gauche et du sacrum d'Hadar, celle de Schmid (1983) et celle de Tague et Lovejoy (1986). Malgré quelques dissemblances entre ces deux reconstitutions, il semble que le fossile d'Hadar présente globalement la même morphologie pelvienne que le fossile de Sterkfontein (Berge *et al.*, 1984; McHenry, 1984, 1986; Berge et Kazmierczak, 1986). En revanche, ses proportions pelviennes le distinguent nettement du genre *Homo* (Berge et Ponge, 1983; Stern et Susman, 1983; Susman *et al.*, 1984; Berge, 1984; Berge *et al.*, 1984; Berge et Kazmierczak, 1986; Berge, 1990).

Plusieurs hypothèses évolutives et fonctionnelles ont donc été proposées sur l'ensemble du matériel post-crânien attribué aux Australopithèques "graciles" (*Australopithecus afarensis*, *A. africanus*) : (1) Les Australopithèques avaient une bipédie complètement moderne, mais leur parturition était différente de celle de l'Homme (Lovejoy *et al.*, 1973; Lovejoy, 1975; McHenry, 1975, 1986; Wolpoff, 1978, 1983a, 1983b; Tague et Lovejoy, 1986; Leutenegger, 1987). (2) Les Australopithèques avaient une parturition semblable à celle de l'Homme moderne (Berge *et al.*, 1984; Berge,

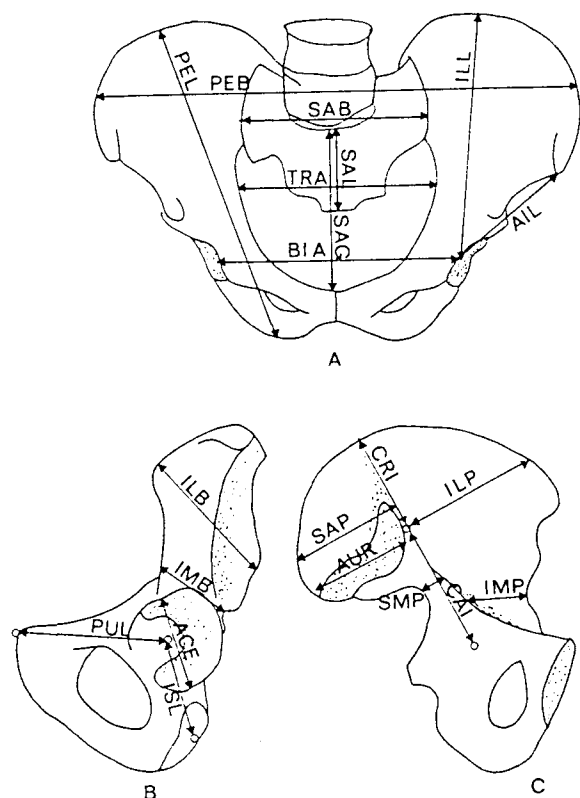


Fig. 1 Mesures du pelvis. A : vue antéro-supérieure du pelvis humain; B et C : vue externe et interne de l'os coxal humain; voir le tableau 1 pour le code des mesures.

Matériel et méthodes

1. Matériel

Les fossiles sont étudiés d'après moulages. Le pelvis d'Hadar (AL 288-1) a été reconstitué par moulage en miroir, à partir de l'os coxal gauche et du sacrum (Schmid, 1983). A ce pelvis est associé le fémur gauche d'Hadar, dont l'articulation distale a été reconstituée. Ces moulages sont actuellement conservés à l'Anthropologisches Institut der Universität, Zürich-Irchel. Le pelvis de Sterkfontein (Sts 14) comprend les deux os coxaux qui ont conservé leurs déformations d'origine, et une reconstitution des deux premières vertèbres sacrées. Ces moulages sont conservés au Laboratoire d'Anthropologie du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris (os coxal droit) et au Laboratoire de Paléontologie des Vertébrés et de Paléontologie Humaine de l'Université Paris 6 (os coxal gauche et sacrum).

Tableau 1 Liste des mesures du pelvis.

1991), leur bipédie étant par contre sensiblement différente (Zihlman, 1971; Zihlman et Hunter, 1972; McHenry, 1975; Steudel, 1978; Jungers et Stern, 1983; Deloison, 1985; Berge et Kazmierczak, 1986; Tardieu, 1986; Jungers, 1988; Berge, 1991; Berge, sous presse). (3) Les Australopithèques n'étaient pas seulement bipèdes au sol mais utilisaient aussi le grimper arboricole (McHenry, 1975; Schmid, 1983; Stern et Susman, 1983; Senut, 1984; Susman *et al.*, 1984; Senut et Tardieu, 1985; Berge, 1990, 1991).

Le but de cette étude est de discuter de ces différentes hypothèses locomotrices et obstétricales, à partir de la comparaison morphométrique du pelvis des Australopithèques "graciles" (d'Hadar et de Sterkfontein) et de l'Homme moderne. L'interprétation fonctionnelle du pelvis des Australopithèques s'appuiera surtout sur la morphologie du fossile d'Hadar, actuellement mieux reconstitué que celui de Sterkfontein.

ACE	Diamètre de l'acétabulum
AIL	Longueur antérieure de l'ilion
AUR	Largeur de la surface auriculaire
BIA	Diamètre biacétabulaire
CAI	Longueur du segment inférieur de l'ilion
CRI	Longueur du segment supérieur de l'ilion
ILB	Largeur de l'ilion
ILL	Longueur de l'ilion
ILP	Largeur maximale du plan iliaque
IMB	Largeur minimale de l'ilion
IMP	Largeur minimale du plan iliaque
ISL	Longueur de l'ischion
PEB	Largeur du pelvis
PEL	Longueur du pelvis
PUL	Longueur du pubis
SAB	Largeur du sacrum
SAG	Diamètre sagittal du détroit supérieur
SAL	Longueur du sacrum
SAP	Largeur maximale du plan sacré
SMP	Largeur minimale du plan sacré
TRA	Diamètre transverse du détroit supérieur

Le matériel de comparaison comprend 65 pelvis d'*Homo sapiens* adultes, soit 35 Européens, 17 Africains et Asiatiques, et 13 Pygmées africains. Le matériel appartient au Laboratoire d'Anatomie Comparée et au Laboratoire d'Anthropologie du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris ainsi qu'au Laboratoire d'Anthropologie Biologique de l'Université Paris 7 et à l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique.

2. Méthodes

2.1. Analyse morphométrique

21 dimensions linéaires ont été définies sur le pelvis humain, pour être ensuite appliquées à l'ensemble du matériel actuel et fossile (fig. 1; tableau 1).

Une analyse factorielle logarithmique

(AFL) a été effectuée à partir de ces 21 dimensions mesurées sur les 67 pelvis actuels et fossiles. Rappelons que l'AFL est une analyse en composantes principales (matrice de covariances) dont les données ont été préalablement log-transformées, puis bi-centrées de manière à minimiser, voire supprimer, le facteur-taille (Berge et Kazmierczak, 1986; Berge, 1990). Parmi les individus (les 67 pelvis), ceux qui se projettent loin de l'origine des axes factoriels présentent des différences de proportions que l'on évalue de la manière suivante. On a projeté les variables (les 21 dimensions pelviennes) sur le même plan factoriel. Les variables projetées loin de l'origine des axes factoriels correspondent aux caractères de différenciation. Les variables situées du même côté des axes factoriels que les individus considérés correspondent aux dimensions proportionnellement grandes pour ces mêmes individus, tandis que les variables situées du côté opposé correspondent aux dimensions proportionnellement petites.

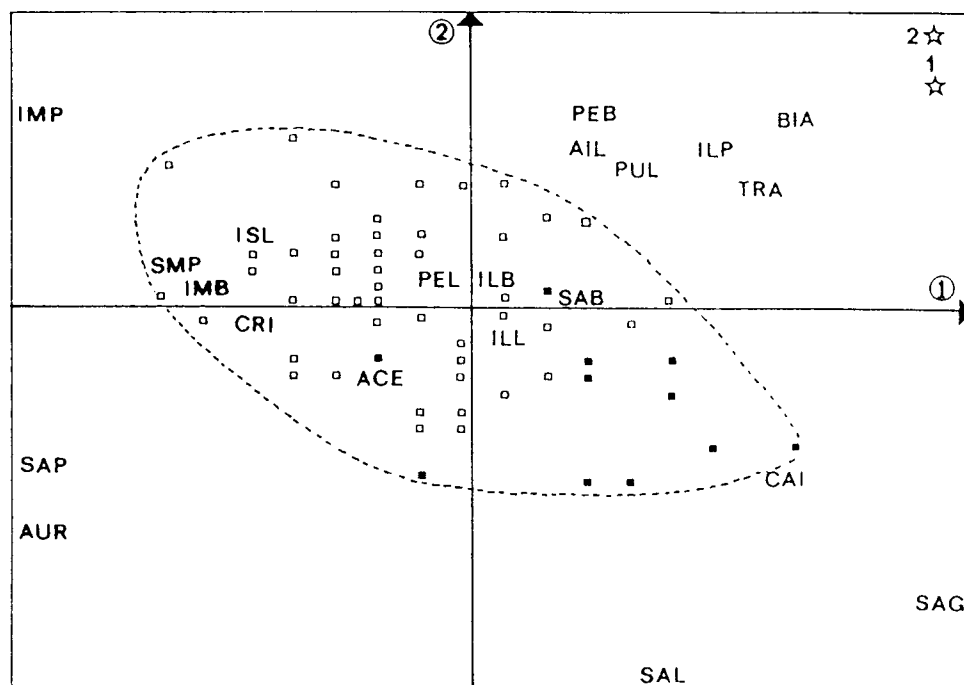


Fig. 2 Analyse factorielle logarithmique des dimensions du pelvis des Hominiés (21 mesures, 67 pelvis). Projection des individus (pelvis) dans le plan des axes factoriels 1 et 2 (respectivement 40 et 20% de la variance totale). En pointillés, le nuage des individus humains. Les pygmées sont représentés par des carrés noirs, les autres humains d'origines diverses par des carrés blancs. 1 : *Australopithecus africanus* (Sts 14); 2 : *Australopithecus afarensis* (AL 288-1). Les variables (mesures du pelvis) sont projetées sur le même plan factoriel. Voir le code des variables au tableau 1.

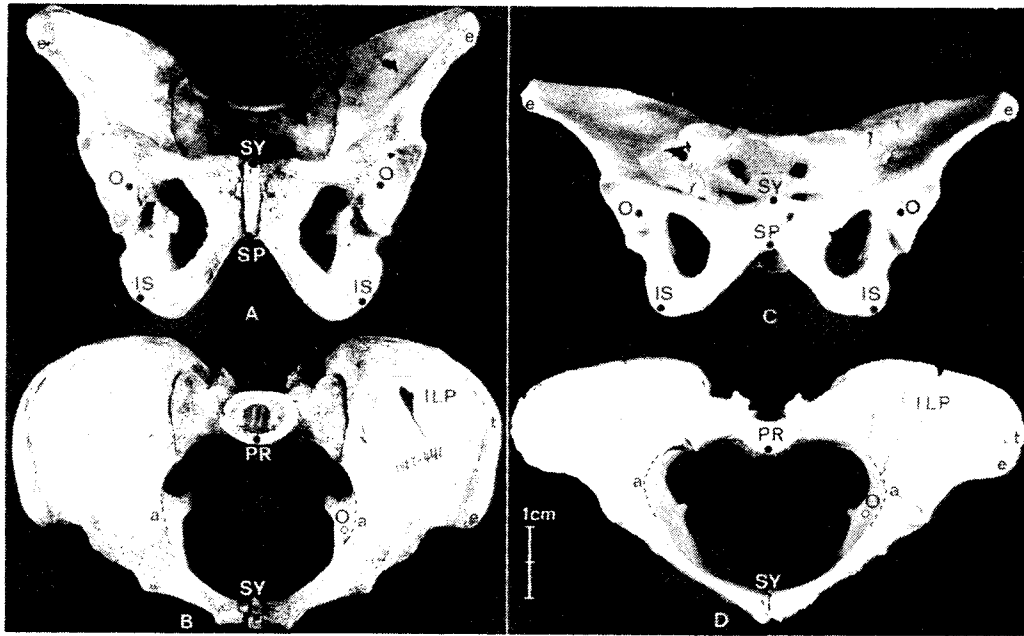


Fig. 3 Le pelvis d'Hadar comparé au pelvis humain en vue antérieure et en vue supérieure. A et B : *Homo sapiens* (femme européenne); C et D : *Australopithecus afarensis* (AL 288-1); A et C : vue antérieure du pelvis posé sur un plan horizontal; B et D : vue supérieure du détroit pelvien supérieur. a-a : diamètre transverse du détroit pelvien supérieur; e : épine iliaque antéro-supérieure; IS : centre de la tubérosité ischiatique; O : centre de la cavité cotyloïde; PR : promontorium; SP : point sous-pubien; SY : symphysis; t : tubercule fessier.

2.2. Analyse fonctionnelle locomotrice

Le membre pelvien du fossile d'Hadar est reconstitué à partir du pelvis, du fémur ainsi que d'une estimation de la diaphyse tibiale réalisée d'après différents fragments, par P. Schmid (comm. pers.). Le membre pelvien humain utilisé pour cette comparaison est celui d'une femme pygmée choisie pour sa très petite taille (stature : 137 cm). Les deux pelvis d'Hominidés ont la même hauteur d'os coxal (17 cm).

2.3. Analyse fonctionnelle obstétricale

La morphologie et les dimensions de la cavité pelvienne de AL 288-1 sont comparées à celles d'un pelvis humain féminin d'origine européenne (de manière à pouvoir associer à ce pelvis des dimensions foetales connues). Les dimensions foetales associées au pelvis AL 288-1 ont été estimées par Berge *et al.* (1984) à partir des dimensions de la cavité pelvienne. Le crâne foetal étant représenté par une ellipse, le diamètre crânien sagittal (ds) est estimé à 80-85 mm, le diamètre crânien transverse (dt) à 70-75 mm.

Les dimensions foetales associées au pelvis humain sont les dimensions moyennes d'un échantillonnage de plus de 250 crânes de fœtus à terme d'origine européenne : ds est égal en moyenne à 105 mm et dt à 95 mm (Berge *et al.*, 1984).

Résultats

1. Analyse multidimensionnelle du pelvis des Hominidés

Le plan des axes 1 et 2 de l'AFL permet de mettre en évidence les principaux caractères morphométriques qui, sur le pelvis, distinguent clairement le genre *Australopithecus* du genre *Homo* (fig. 2). Les humains forment un groupe assez homogène situé près de l'origine des axes factoriels. A l'intérieur de ce groupe, les pygmées ont néanmoins des proportions pelviennes légèrement différentes des autres humains. Leur pelvis, par exemple, est relativement allongé sur certains segments (SAL, CAI, SAG), et étroit au niveau du col de l'ilion (IMP, SMP, IMB). Les

deux Australopithèques (Sts 14 et AL 288-1) sont clairement éloignés du nuage des humains. L'écart entre les deux fossiles et les pygmées montre qu'il s'agit bien de différences morphologiques, pour la plupart indépendantes du facteur-taille (caractères non-allométriques). La projection des variables les plus éloignées de l'origine des axes factoriels donnent les principaux caractères pelviens qui différencient *Australopithecus* de *Homo*. Comparé au pelvis humain, le pelvis des Australopithèques est extrêmement large, notamment au niveau de la cavité pelvienne (BIA, TRA, PUL). Les ailes iliaques sont très larges au niveau du plan iliaque de l'ilion (PEB, AIL, ILP). En revanche, le plan sacré de l'ilion est étroit (SAP, AUR). Ces

différents caractères morphologiques sont décrits dans le paragraphe suivant.

2. Les principaux traits morphologiques du pelvis des Australopithèques

La comparaison du pelvis de *Australopithecus afarensis* d'Hadar (AL 288-1) et du pelvis humain (femme européenne) permet de préciser les caractères morphologiques des Australopithèques énoncés plus haut. Le pelvis d'Hadar est, en vue antérieure, proportionnellement très large par rapport à sa hauteur (fig. 3C). Cette largeur est surtout remarquable au niveau des crêtes iliaques (e-e), entre les cavités cotyloïdes (O-O), et de façon moindre, entre les tubérosités ischiatiques (IS-IS).

La vue supérieure du pelvis d'Hadar (fig. 3D) montre que le plan iliaque de l'ilion (ILP) est particulièrement large et orienté plus latéralement que sur le pelvis humain. Cette morphologie de l'ilion est liée à la situation du tubercule fessier (t) qui est très proche de l'épine iliaque antéro-supérieure (e), donnant ainsi à la région de l'épine iliaque une forme "en bec" très caractéristique. Les proportions du détroit pelvien supérieur sont tout à fait remarquables (fig. 3D). Le diamètre transverse (a-a) est particulièrement long, tandis que le diamètre sagittal (PR-SY) est court. On note aussi que la branche du pubis du fossile (O-SY) est très longue (fig. 3D).

La vue postéro-supérieure du pelvis d'Hadar et du pelvis humain permet de comparer l'orientation de leurs ailes iliaques (fig. 4). Chez l'Homme, la crête iliaque de l'ilion a la forme d'un S oblique. La projection de la crête iliaque humaine sur le plan sagittal et sur le plan transverse du pelvis (en pointillés, fig. 4A) montre que l'aile iliaque humaine est plus proche d'une orientation sagittale que d'une orientation transversale. Chez l'Australopithèque, la crête iliaque a la forme d'un S oblique très aplati. En effet, l'inflexion du S correspondant à la partie antérieure de l'ilion (segment t-e) est très courte,

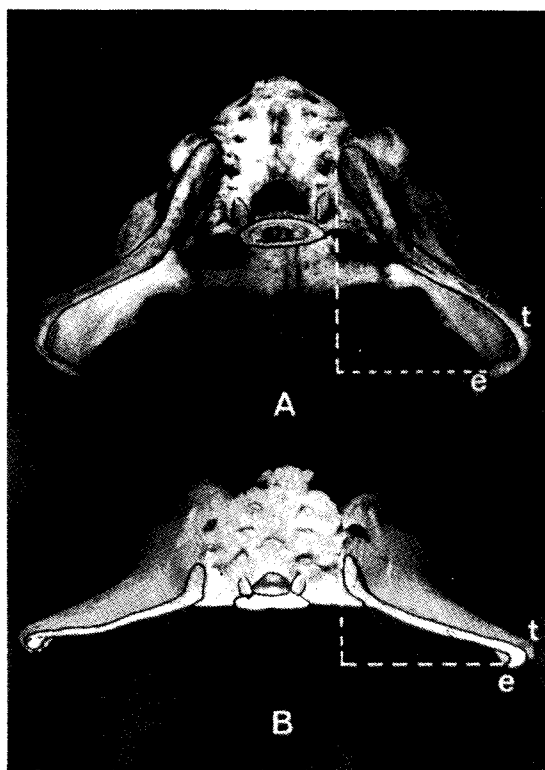


Fig. 4 Le pelvis d'Hadar comparé au pelvis humain en vue postéro-supérieure. La crête iliaque est en vue supérieure, l'avant du pelvis étant dirigé vers le bas de la figure. En pointillés, la projection de la crête iliaque dans le plan sagittal et dans le plan frontal. A : *Homo sapiens sapiens* (femme européenne); B : *Australopithecus afarensis* (AL 288-1); e : épine iliaque antéro-supérieure; t : tubercule fessier.

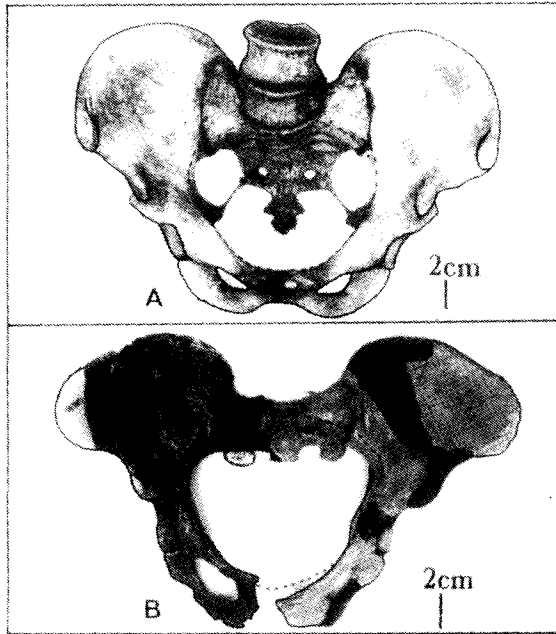


Fig. 5 Le pelvis de Sterkfontein comparé au pelvis humain en vue antéro-supérieure. A : *Homo sapiens* (femme européenne); B : *Australopithecus africanus* (Sts 14).

de même que l'inflexion postérieure correspondant au plan sacré de l'ilion. La projection de la crête iliaque d'Hadar sur le plan sagittal et sur le plan transverse du pelvis (en pointillé, fig. 4B) montre que l'aile iliaque de l'Australopithèque est plus proche d'une orientation transversale que d'une orientation sagittale.

Le pelvis de Sterkfontein (Sts 14) semble posséder les mêmes caractéristiques que le pelvis d'Hadar. D'une part, les proportions sont globalement les mêmes, d'autre part l'ilion présente les mêmes caractères spécifiques, comme par exemple, la forme "en bec" de l'épine iliaque antéro-supérieure (fig. 5B).

3. Adaptation locomotrice

Le membre pelvien de l'Australopithèque a des proportions très différentes de celles de l'Homme. Pour une même hauteur d'os coxal, le pelvis d'Hadar est beaucoup plus large que le pelvis humain (femme pygmée), alors que les os

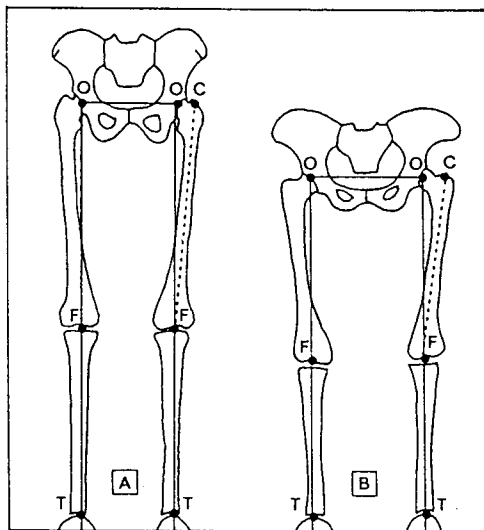


Fig. 6 L'Australopithèque d'Hadar en position bipède, comparé à l'Homme : vue antérieure du pelvis en appui sur les membres inférieurs. L'orientation des différents éléments du squelette est précisée dans le texte. A : *Homo sapiens* (femme pygmée); B : *Australopithecus afarensis* (AL 288-1). C-F : axe de la diaphyse fémorale; F : centre de l'articulation du genou; O : centre de l'articulation coxo-fémorale; O-F : axe mécanique du fémur; O-T : axe mécanique du membre inférieur vertical; T : centre de l'articulation de la cheville.

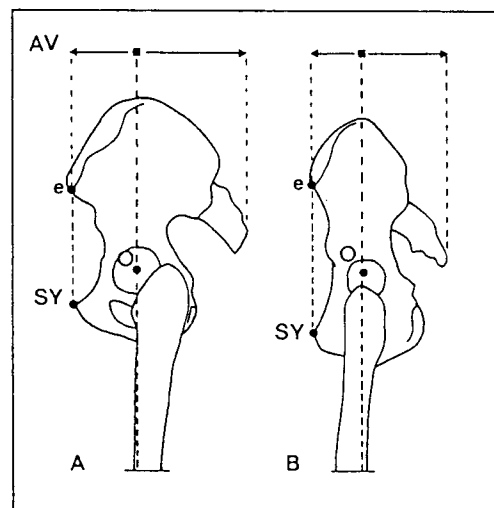


Fig. 7 L'Australopithèque d'Hadar en position bipède, comparé à l'Homme : vue latérale du pelvis articulé aux membres inférieurs. Le segment e-SY est placé verticalement (voir, texte). En pointillés, trois verticales permettent de comparer le développement antérieur et postérieur des deux pelvis (flèches). A : *Homo sapiens* (femme pygmée); B : *Australopithecus afarensis* (AL 288-1). AV : avant; e : épine iliaque antéro-supérieure; O : centre de l'articulation coxo-fémorale; SY : symphyse.

longs du membre inférieur sont nettement plus courts (figure 6B). Pour pouvoir comparer les conditions de la bipédie de l'Australopithèque à celle de l'Homme, nous avons placé le pelvis et les os des membres inférieurs du fossile d'Hadar et de la femme pygmée selon les mêmes critères d'orientation. On compare, en vue antérieure et en vue latérale, les deux squelettes placés selon la position classique de référence qui est celle "du soldat au garde-à-vous" (fig. 6 et 7).

En vue antérieur, le pelvis humain est horizontal, les membres inférieurs sont étendus

et l'axe mécanique du membre inférieur (O-T) est vertical (fig. 6A). L'écart entre les articulations coxo-fémorales (O-O) est égal à celui des genoux et des pieds. Lorsque l'on place les éléments constituant le membre pelvien du fossile d'Hadar selon ces mêmes critères, on observe que l'écart important entre les cavités cotyloïdes (O-O) a pour conséquence un écart tout aussi important des genoux et des pieds (fig. 6B). On note aussi que la diaphyse fémorale d'Hadar (C-F) est très oblique, phénomène qui est lié à la grande longueur du segment O-C.

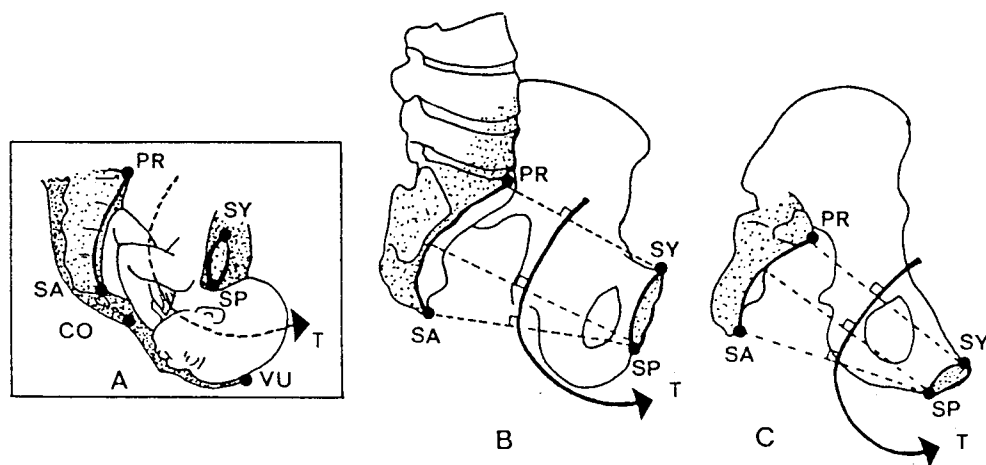


Fig. 8 La parturition de l'Australopithèque comparée à celle de l'Homme : reconstitution de la trajectoire du fœtus à terme dans le plan sagittal de la cavité pelvienne. A : le fœtus humain dans le canal d'accouchement; B : construction de la trajectoire du fœtus dans la cavité pelvienne humaine (femme européenne); C : construction de la trajectoire du fœtus dans la cavité pelvienne de l'Australopithèque (AL 288-1). Les cavités pelviennes, en vue sagittale, sont arbitrairement placées verticalement. CO : extrémité du coccyx; PR : promontorium; PR-SY : diamètre sagittal du détroit pelvien supérieur; SA : extrémité du sacrum; SA-SP : diamètre sagittal du détroit pelvien inférieur; SP : point sous-pubien; SY : symphysis; VU-SP : diamètre sagittal du détroit vulvaire. Le tracé des trajectoires dans la cavité pelvienne (T) est obtenu en joignant les perpendiculaires successives aux diamètres pelviens sagittaux PR-SY, SA-SP, CO-SP et VU-SP.

En vue latérale, le pelvis humain est orienté de manière à ce que le segment joignant l'épine iliaque antéro-supérieure (e) au symphysis (Sy) soit vertical (fig. 7A). Si l'on trace deux autres verticales, l'une passant par le centre de l'articulation coxo-fémorale (O), l'autre par le point le plus postérieur du sacrum, on observe que le pelvis humain est développé à la fois vers l'avant et vers l'arrière par rapport à la verticale passant par O. Par ailleurs, la diaphyse

fémorale est située en arrière de cette verticale, ce qui signifie que le fémur humain est tourné vers l'extérieur par rapport à l'articulation de la hanche. Le fossile d'Hadar placé selon ces mêmes critères montre des différences importantes. D'une part, le pelvis d'Hadar est moins développé vers l'avant et vers l'arrière que le pelvis humain. En effet, l'aile iliaque n'est pas orientée vers l'avant comme chez l'Homme et la région sacrée (plan sacré de l'ilion et sacrum) est moins saillante

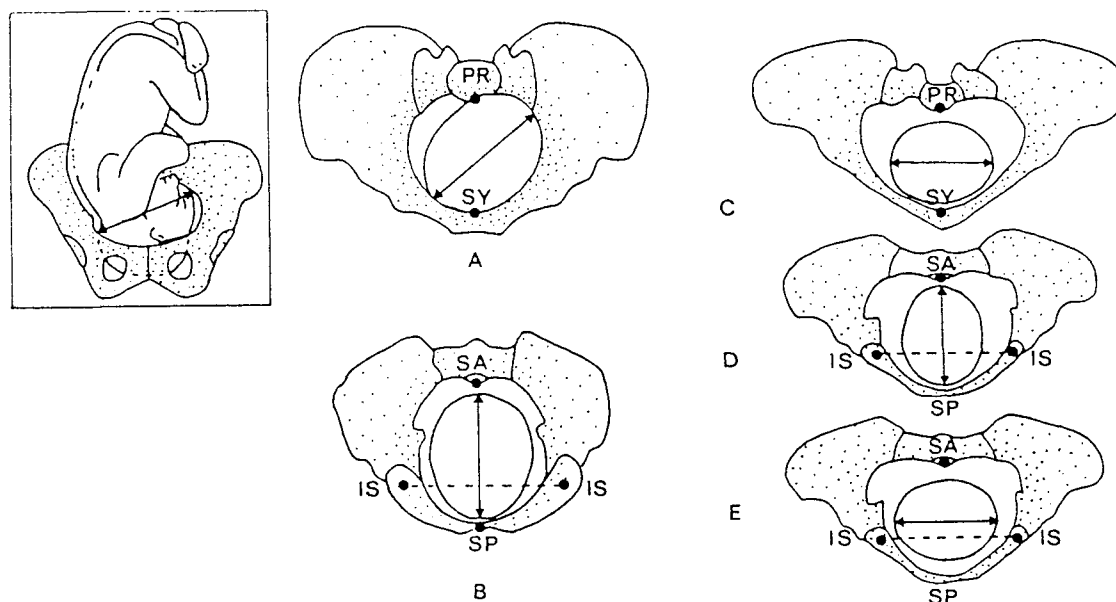


Fig. 9 La parturition de l'Australopithèque comparée à celle de l'Homme : orientation du crâne du fœtus à terme dans les détroits pelviens supérieurs et inférieurs. Dans l'encadré, on rappelle que la plus grande dimension foetale est le diamètre crânien sagittal. Le crâne foetal est représenté par une ellipse dont le grand axe est le diamètre sagittal (double flèche) et le petit axe le diamètre transverse. A : engagement du crâne du fœtus humain dans le détroit pelvien supérieur (en vue supérieure); B : engagement du crâne du fœtus humain dans le détroit pelvien inférieur (en vue inférieure); C : engagement du crâne du fœtus d'Australopithèque dans le détroit pelvien supérieur (en vue supérieure); D : engagement du crâne du fœtus d'Australopithèque dans le détroit pelvien inférieur (en vue inférieure) selon l'hypothèse de Berge *et al.* (1984); E : engagement du crâne du fœtus d'Australopithèque dans le détroit pelvien inférieur (en vue inférieure) selon l'hypothèse de Tague et Lovejoy (1986). IS : centre de la tubérosité ischiatique; IS-IS : distance entre les tubérosités ischiatiques (en pointillés); PR : promontorium; SA : extrémité du sacrum; SP : point sous-pubien; SY : symphysis.

en arrière. D'autre part, la diaphyse fémorale d'Hadar est alignée avec la verticale passant par O, ce qui signifie que le fémur de l'Australopithèque n'est pas tourné vers l'extérieur comme le fémur humain. Ces conditions statiques, différentes de celles de l'Homme, sont interprétées plus loin.

4. Adaptation obstétricale

Dans la parturition humaine, le fœtus à terme effectue un double mouvement de rotation et de flexion sur lui-même pour franchir les parois de la cavité pelvienne maternelle (Joulin, 1864; Farabeuf et Varnier, 1904; Malinas et Favier, 1979). L'orientation que prend le fœtus à terme dans les différentes phases de l'accouchement (mécanique obstétricale) est induite par la morphologie des parois pelviennes.

L'étude morphologique des parois de la cavité pelvienne d'Hadar a pour but de rechercher si le fœtus à terme de l'Australopithèque effectuait le même mouvement de rotation-flexion dans la cavité pelvienne maternelle que le fœtus humain. Nous étudions donc deux aspects de la trajectoire du fœtus dans la cavité pelvienne d'Hadar : (1) la trajectoire du fœtus dans le plan sagittal du pelvis; et (2) l'orientation du fœtus dans les différents plans perpendiculaires à cette trajectoire, c'est-à-dire dans les détroits pelviens supérieur et inférieur.

(1) En vue sagittale, le fœtus humain adopte une position fortement fléchie dans la cavité pelvienne, pour pouvoir franchir successivement les détroits pelviens PR-SY et SA-SP, puis le détroit coccygien CO-SP, et enfin le détroit vulvaire VU-SP (fig. 8A). La trajectoire

du fœtus humain est une courbe dirigée vers l'avant, qui suit la forme incurvée de la face antérieure du sacrum, et se poursuit sous la symphyse pubienne (fig. 8B). La morphologie du pelvis d'Hadar conduit à proposer une trajectoire foetale tout aussi incurvée vers l'avant que celle du fœtus humain (fig. 8C).

(2) L'orientation du fœtus à terme dans les détroits pelviens suit les principes fondamentaux de la parturition définis par Joulin (1864). Le Docteur Joulin a en effet observé que dans toutes les parturitions mammaliennes, le plus grand diamètre du crâne foetal (diamètre sagittal) se place toujours, sous l'effet de la pesanteur, dans le plus grand diamètre du détroit pelvien ("Car c'est la loi fondamentale de la parturition, que les grands diamètres du fœtus se placent en rapport avec les grands diamètres de la mère", p. 39). Ainsi, dans la parturition humaine, le diamètre sagittal du crâne foetal se place dans le diamètre oblique (droit ou gauche) du détroit pelvien supérieur (fig. 9A et encadré). Le crâne foetal effectue ensuite une rotation sur lui-même pour que son diamètre sagittal s'engage dans le diamètre sagittal du détroit pelvien inférieur (SA-SP, fig. 9B). Si nous appliquons cette loi à la parturition de l'Australopithèque, le diamètre sagittal du crâne foetal se place dans le diamètre transverse du détroit pelvien supérieur d'Hadar (fig. 9C). Ensuite, le crâne du fœtus d'Hadar peut *a priori* prendre deux orientations différentes dans le détroit pelvien inférieur, car le diamètre sagittal (SA-SP) et le diamètre transverse (IS-IS) sont de même longueur. Selon l'hypothèse de Berge *et al.* (1984), le fœtus d'Hadar s'engageait sagittalement dans le détroit pelvien inférieur après avoir effectué une rotation (fig. 9D). Selon l'hypothèse de Tague et Lovejoy (1986), le fœtus d'Hadar s'engageait transversalement sans avoir effectué de rotation (fig. 9E). Dans le premier cas, le diamètre crânien transverse se place sans difficulté dans l'arcade pubienne IS-SP-IS (fig. 9D). La parturition s'effectue en avant des tubérosités ischiatiques (parturition "anté-ischiatique", Joulin, 1864). Dans le deuxième cas, le diamètre crânien sagittal se place en arrière des tubérosités ischiatiques (fig. 9E). La parturition est alors "inter-

ischiatique" ou "rétro-ischiatique" et la trajectoire du fœtus est presque rectiligne.

Discussion

L'analyse multidimensionnelle des dimensions pelviennes des Hominidés a permis de montrer que les différences morphologiques entre *Australopithecus* et *Homo* ne sont pas uniquement liées à la petite taille des fossiles. Le pelvis des Australopithèques est surtout remarquable par sa largeur, au niveau des ailes iliaques (orientées plus latéralement que sur le pelvis humain) comme au niveau de la cavité pelvienne (diamètre biacétabulaire particulièrement long). Le pelvis des Australopithèques est en effet développé dans le plan frontal (les ailes iliaques sont latérales et le sacrum moins incliné en arrière sur l'axe lombaire), à l'inverse du pelvis humain plutôt développé dans le plan sagittal. Nous montrons ici que les différences morphologiques observées sur le pelvis des Hominidés correspondent plus à un changement dans l'adaptation locomotrice qu'à un changement dans la mécanique obstétricale.

1. Hypothèses locomotrices

La morphologie du pelvis des Australopithèques est, avant tout, marquée par des caractères de spécialisation à la bipédie. Comme le pelvis humain, le pelvis des Australopithèques présente les caractères suivants: (1) l'ilion "en pression" (Berge, 1990); (2) la cavité pelvienne en forme de cuvette; (3) l'ouverture du détroit pelvien inférieur située en avant des tubérosités ischiatiques; (4) le sacrum large et incliné en arrière sur l'axe lombaire. Notons aussi que le pelvis et le membre inférieur de l'Australopithèque peuvent être placés en extension complète, contrairement au membre pelvien des singes *Hominoidea* qui ne peut être pleinement étendu sur le pelvis.

Une comparaison de la position debout de l'Australopithèque et de l'Homme est utilisée pour estimer certains paramètres de la bipédie

des Australopithèques. L'équilibre du pelvis de l'Australopithèque en position debout était équivalent à celui de l'Homme dans le plan frontal (l'écartement des pieds était néanmoins plus important que chez l'Homme), mais pas dans le plan sagittal. Dans ce dernier, la position debout était instable en raison du faible développement sagittal du pelvis. Du point de vue dynamique, la bipédie de l'Australopithèque n'était pas non plus équivalente à celle de l'Homme. Etant donné l'écart important entre les articulations coxo-fémorales, l'Australopithèque devait effectuer de larges mouvements de rotation horizontale du pelvis, de manière à rapprocher le membre en appui de l'axe sagittal du corps pour le stabiliser (Berge, 1991). Les Australopithèques marchaient en effectuant d'amples mouvements alternés des ceintures scapulaires et pelviennes autour de l'axe vertébral, grâce au balancement des membres supérieurs très longs.

Les proportions corporelles des Australopithèques, tout en étant celles de bipèdes, nous amènent à ne pas exclure l'hypothèse d'une locomotion occasionnellement arboricole. Ainsi, il semble que l'on puisse interpréter l'orientation latérale des ailes iliaques comme un caractère de la locomotion arboricole, dans la mesure où cette orientation favoriserait les mouvements latéraux et horizontaux du membre inférieur (Berge, sous presse).

2. Hypothèses obstétricales

La cavité pelvienne de l'Australopithèque ressemble, dans ses grandes lignes, à celle de l'Homme. D'après l'orientation des parois osseuses, la trajectoire du fœtus à terme de l'Australopithèque serait incurvée vers l'avant comme celle de l'Homme. Le fœtus franchirait le détroit pelvien inférieur en avant des tubérosités ischiatiques (le triangle formé par les branches ischio-pubiennes marque l'emplacement du triangle uro-génital). La parturition des

Australopithèques était donc *a priori* "anté-ischiatique", comme celle de l'Homme.

Si l'on ne tient pas compte de ces caractéristiques morphologiques mais seulement des dimensions pelviennes, il est possible de proposer deux types de parturition dans le pelvis d'Hadar, soit : (1) une parturition de type humain, le fœtus à terme effectuant le même mouvement de rotation-flexion dans la cavité pelvienne (Berge *et al.*, 1984; Berge, 1991); (2) une parturition sans rotation du fœtus à terme, celui-ci sortant en position transverse (Tague et Lovejoy, 1986; Leutenegger, 1987). Mais si l'on tient compte des caractéristiques morphologiques décrites plus haut, seule la première hypothèse est réalisable. En effet, dans la seconde hypothèse (parturition transverse), la trajectoire du fœtus à terme serait pratiquement rectiligne, car il sortirait plus en arrière. Le risque de déchirer la paroi périnéale durant l'accouchement serait alors très élevé (Malinas, comm. pers.).

En conclusion, il semble que les changements de proportions du pelvis des Hominidés puissent être interprétés comme le résultat d'adaptations aux contraintes gravitationnelles, de plus en plus fortes avec le passage à la bipédie exclusivement terrestre, chez des espèces de plus en plus lourdes (Berge, 1990). L'adaptation à la bipédie humaine a pu, secondairement, jouer un rôle dans le processus d'encéphalisation du genre *Homo*. Nous avons émis l'hypothèse, dans un précédent travail, que l'accroissement des contraintes obstétricales aurait pu favoriser un changement du rythme de la croissance foetale, permettant ainsi au crâne du fœtus de naître à un stade moins ossifié (Berge *et al.*, 1984). L'adaptation obstétricale humaine a dû aussi mettre en jeu d'autres processus évolutifs, permettant à la fois la réduction des dimensions foetales (possibilités de compression et de flexion du fœtus) et l'agrandissement des dimensions pelviennes (par les mouvements de nutation-contrenutation du sacrum et l'ouverture de la symphyse pubienne).

Remerciements

Les principaux résultats de l'étude obstétricale du pelvis d'Hadar ont été réalisés en collaboration avec Rosine Orban-Segebarth et Peter Schmid : qu'ils soient ici vivement remerciés. Je remercie particulièrement Michel Toussaint qui m'a invitée à présenter ce travail dans le cadre du Colloque "Cinq millions d'années, l'aventure humaine" et a permis la réalisation de ce volume. Ce travail a été financé par le C.N.R.S. (URA 041137).

Bibliographie

- BERGE, Ch., 1984, Multivariate Analysis of the Pelvis for Hominids and Other Extant Primates : Implications for the Locomotion and Systematics of the Different Species of Australopithecines, *J. Hum. Evol.*, 13, pp. 555-562.
- BERGE, Ch., 1990, Size- and locomotion-related Aspects of Hominid and Anthropoid Pelves : An Osteometrical Multivariate Analysis, in F.K. JOUFFROY, M.H. STACK et C. NIEMITZ, C (eds), *Gravity, Posture, and Locomotion in Primates*, Firenze, Il Sedicesimo, pp. 97-108.
- BERGE, Ch., 1991, Interprétation fonctionnelle des dimensions de la cavité pelvienne de *Australopithecus afarensis* (AL 288-1), *Z. Morph. Anthropol.*, 78, pp. 321-330.
- BERGE, Ch., (sous presse), Quelle est la signification fonctionnelle du pelvis très large de *Australopithecus afarensis* (AL 288-1)?, in Y. COPPENS ET B. SENUT (éds), *Origines de la bipédie chez les Hominidés* (Cahiers de Paléanthropologie), Paris, Editions du C.N.R.S.
- BERGE, Ch., ORBAN-SEGEBARTH, R. et SCHMID, P., 1984, Obstetrical Interpretation of the Australopithecine Pelvic Cavity, *J. Hum. Evol.*, 13, pp. 573-587.
- BERGE, Ch. et KAZMIERCZAK, J.-B., 1986, Effects of Size and Locomotor Adaptations on the Hominid Pelvis : Evaluation of Australopithecine Bipedality with a New Multivariate Method, *Folia primatol.*, 46, pp. 185-204.
- BERGE, Ch. et PONGE, J.-F., 1983, Les caractéristiques du bassin des Australopithèques sont-elles liées à une bipédie de type humain?, *Bull. Mém. Soc. Anthropol. Paris*, 10, pp. 335-354.
- BROOM, R., ROBINSON, J. T. et SCHEPERS, G. N. H., 1950, Sterkfontein Ape-Man *Plesianthropus*, *Transvaal. Mus.*, 4, pp. 1-117.
- CHOPRA, S.R.K., 1962, The Innominate Bone of the Australopithecines and the Problem of Erect Posture, *Bibl. Primatol.*, 1, pp. 93-102.
- COPPENS, Y., 1975, La grande aventure paléontologique est-africaine, *Courrier du C.N.R.S. H.S.*, n° 16.
- COPPENS, Y., 1981, L'origine du genre *Homo*, *Les processus de l'Hominisation*, Coll. Int. C.N.R.S., 599, pp. 55-60.
- COPPENS, Y., 1984, Hominoïdés, Hominidés et Hommes, *La Vie des Sciences*, C. R. 3, pp. 227-243.
- DART, R.A., 1949 a, The First Pelvic Bones of *Australopithecus Prometheus* : Preliminary Note, *Am. J. Phys. Anthropol.*, 7, pp. 255-258.
- DART, R.A., 1949b, Innominate Fragments of *Australopithecus Prometheus*, *Am. J. Phys. Anthropol.* 7, pp. 255-258.
- DART, R.A., 1958, A Further Adolescent Australopithecine Ilium from Makapansgat, *Am. J. Phys. Anthropol.* 16, pp. 473-479.
- DELOISON, Y., 1985, Le pied des Australopithèques, *Doss. Préhist. Archéol.*, 20, pp. 24-28.
- FARABEUF, L.H. et VARNIER, H., 1904, *Introduction à l'étude clinique et à la pratique des accouchements*, Paris, Steinhel, n. éd.

- JOHANSON, D.C., LOVEJOY, C.O., KIMBEL, W.H., WHITE, T.D., WARD, S.C., BUSH, M.E., LATIMER, B. M. et COPPENS, Y., 1982, Morphology of the Pleistocene Partial Hominid Skeleton (A.L. 288-1) from the Hadar Formation, Ethiopia, *Am. J. Phys. Anthropol.*, 57, pp. 403-451.
- JOHANSON, D.C. et WHITE, T.D., 1979, Systematic Assessment of early african hominids, *Science*, 202, p. 321-330.
- JOHANSON, D.C., WHITE, T.D. et COPPENS, Y., 1978, A New Species of the Genus *Australopithecus* (Primates, Hominoidea) from the Pliocene of Eastern Africa, *Kirtlandia*, 28, pp. 2-14.
- JOULIN, Dr., 1864, Anatomie et physiologie comparée du bassin des Mammifères, *Arch. Gén. de Méd.*, p. 29-46
- JUNGERS, W.L., 1988, Relative Joint Size and Hominoid Locomotor Adaptations with Implications for the Evolution of Hominid Bipedalism, *J. Human Evol.*, 17, pp. 247-265.
- JUNGERS, W.L. et STERN, J. T. Jr., 1983, Body Proportions, Skeletal Allometry and Locomotion in the Hadar Hominids. A Reply to Wolpoff, *J. Human Evol.*, 12, pp. 673-684.
- LE GROS CLARK, W.E., 1955, The Os Innominatum of the Recent Ponginae with Special Reference to that of the Australopithecine, *Am. J. Phys. Anthropol.*, 13, pp. 19-27.
- LEUTENEGGER, W., 1974, Functional Aspects of Pelvic Morphology in Simian Primates, *J. H. Evol.*, 3, p. 207-222.
- LEUTENEGGER, W., 1987, Neonatal Brain Size and Neurocranial Dimensions in Pliocene Hominids : Implications for Obstetrics, *J. Human Evol.*, 16, pp. 291-296.
- LOVEJOY, C.O., 1975, Biomechanical Perspectives on the Lower Limb of Early Hominids, in R. H. TUTTLE (ed.), *Primate Functional Morphology and Evolution*, pp. 29-51, The Hague, Mouton.
- LOVEJOY, C.O., HEIPLE, K. G. et BURSTEIN, A.H., 1973, The Gait of *Australopithecus*, *Am. J. Phys. Anthropol.*, 38, pp. 757-779.
- MALINAS, Y., 1970, La cavité pelvienne d'*Australopithecus prometheus* (Dart). Essai de paléo-obstétrique, *Bull. de l'Acad. et Soc. lorraines des Sciences*, IX, pp. 253-269.
- MALINAS, Y. et FAVIER, M., 1979, *ABC de mécanique obstétricale*, Paris, Masson.
- McHENRY, H.M., 1975, Biomechanical Interpretations of the Early Hominid Hip, *J. Hum. Evol.*, 4, pp. 343-355.
- McHENRY, H.M., 1984, The Common Ancestor. A Study of the Post Cranium of *Pan paniscus*, *Australopithecus*, and Other Hominoids, R.L. Susman (ed.), *Pygmy Chimpanzee*, Plenum publ. corp., pp. 201-230.
- McHENRY, H.M., 1986, The First Bipeds : a Comparison of the *A. afarensis* and *A. africanus* Postcranium and Implications for the Evolution of Bipedalism, *J. Hum. Evol.*, 15, pp. 177-191.
- MEDNICK, L. W., 1955, The Evolution of the Human Ilium, *Am. J. of Phys. Anthropol.*, 13, pp. 203-216.
- NAPIER, J., 1967, The Antiquity of Human Walking, *Scient. Am.*, 216, pp. 56-66.
- ROBINSON, J.T., 1972, *Early Hominid Posture and Locomotion*, Chicago, London, University of Chicago Press.
- SCHMID, P., 1983, Eine Rekonstruktion des Skelettes von A.288-1 (Hadar) und deren Konsequenzen, *Folia primatol.*, 40, pp. 283-306.
- SENUT, B., 1984, Des Australopithèques dans les arbres?, *La Recherche*, 15, pp. 864-865.
- SENUT, B. et TARDIEU, Ch., 1985, Functional aspects of Plio-Pleistocene Hominid Limb Bones : Implications for Taxonomy and Phylogeny, in *Ancestors : The Hard Evidence*, Alan R. Liss Inc, pp. 193-201.

- STERN, J.T. Jr. et SUSMAN, R.L., 1983, The Locomotor Anatomy of *Australopithecus afarensis*, *Am. J. Phys. Anthrop.*, 60, pp. 279-317.
- STEUDEL, K., 1978, A Multivariate Analysis of the Pelvis of Early Hominids, *J. of Human Evol.*, 7, pp. 583-595.
- SUSMAN, R.L., STERN, J.T., Jr. et JUNGERS, W.L., 1984, Arboreality and Bipedality in the Hadar Hominids, *Folia Primatol.*, 43, pp. 113-156.
- TAGUE, R. G. et LOVEJOY, C. O., 1986, The Obstetrics Pelvis of AL 288-1 (Lucy), *J. of Human Evol.*, 15, pp. 237-255.
- TARDIEU, C., 1986, The Knee Joint in three Hominoid Primates : Application to Plio-Pleistocene Hominids, *Current Perspectives in Primate Biology*, pp. 182-192, New York, Van Nostrand Reinhold Comp.
- WOLPOFF, M.H., 1978, Some Implications of the Relative Biomechanical Neck Length in Hominid Femora, *Am. J. Phys. Anthrop.*, 48, pp. 143-148.
- WOLPOFF, M.H., 1983a, Lucy's Lower Limbs : Long enough for Lucy to be Fully Bipedal? *Nature*, 304, pp. 59-61.
- WOLPOFF, M.H., 1983b, Lucy's Little Legs, *J. Human Evol.*, 12, pp. 443-453.
- WOLPOFF, M.H. et LOVEJOY, C.O., 1975, A Rediagnosis of the Genus *Australopithecus*, *J. of Human Evol.*, 4, pp. 275-276.
- ZIHLMAN, A.L., 1971, The Question of Locomotor Differences, in *Australopithecus*, Proc. 3rd Int. Congr. Primatology, Zürich, 1970, vol 1, pp. 54-66.
- ZIHLMAN, A.L. et HUNTER, W.S., 1972, A Biomechanical Interpretation of the Pelvis of *Australopithecus*, *Folia Primatol.*, 18, pp. 1-19.