



Bulletins et mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris

16 (1-2) | 2004 2004(1-2)

Structures internes claviculaires chez Pan, Gorilla et Homo. Méthode d'analyse et résultats préliminaires

Internal structures of the clavicle in Pan, Gorilla and Homo. Method of analysis and preliminary results

J.-L. Voisin et A. Balzeau



Édition électronique

URL : http://journals.openedition.org/bmsap/583 ISSN : 1777-5469

Éditeur

Société d'Anthropologie de Paris

Édition imprimée

Date de publication : 1 juin 2004 Pagination : 5-16 ISSN : 0037-8984

Référence électronique

J.-L. Voisin et A. Balzeau, « Structures internes claviculaires chez *Pan, Gorilla* et *Homo*. Méthode d'analyse et résultats préliminaires », *Bulletins et mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris* [En ligne], 16 (1-2) | 2004, mis en ligne le 13 mai 2008, consulté le 02 mai 2019. URL : http://journals.openedition.org/bmsap/583

© Société d'anthropologie de Paris

STRUCTURES INTERNES CLAVICULAIRES CHEZ PAN, GORILLA ET HOMO. MÉTHODE D'ANALYSE ET RÉSULTATS PRÉLIMINAIRES

INTERNAL STRUCTURES OF THE CLAVICLE IN *PAN*, *GORILLA* AND *HOMO*. METHOD OF ANALYSIS AND PRELIMINARY RESULTS

Jean-Luc VOISIN¹, Antoine BALZEAU¹

Résumé

Ce travail présente les résultats préliminaires d'une étude sur les structures claviculaires internes, par l'intermédiaire du scanner à rayon X. La morphologie complexe de cet os rend impossible la détermination d'un plan de coupe similaire et reproductible d'un individu à l'autre et interdit ainsi toute analyse classique des données scanographiques bidimensionnelles. Nous proposons un protocole inédit permettant de quantifier de manière précise et répétitive les variations volumiques en trois dimensions des structures morphologiques internes des clavicules. Celles-ci sont dissociées en trois ensembles distincts (structures osseuses denses, structures osseuses peu denses et porosité) en fonction de leur densité radiologique. Les premiers résultats montrent que les structures osseuses denses sont représentées par un volume plus important que les structures osseuses peu denses. De plus, les clavicules de chimpanzé sont caractérisées par un volume relatif des structures osseuses denses plus important que chez les gorilles et les hommes. Ceci s'exprime, entre autres, chez un quart des chimpanzés, par une absence des structures osseuses peu denses au point d'inflexion de la courbure acromiale. Ces différences peuvent être interprétées comme des adaptations aux contraintes subies par les clavicules.

Mots-clés : clavicule, structures internes, hominidés, scanner RX, méthodologie.

ABSTRACT

This study presents the preliminary results of an examination of internal clavicular structures using CT scan data analysis. The complex morphology of this bone makes the determination of a reproducible CT slice plane impossible and so any classical analysis of the two-dimensional CT data is ruled out. We propose a new protocol which enables quantification in three dimensions of the variations in volume of the internal morphological structures of the clavicles. These are divided into three distinct groups (porosity, low density structures and high density structures) according to their radiological density. The first results show that the high density structures are represented by a larger volume than the low density structures. Moreover, chimpanzee clavicles are characterized by a relative volume of high density bone structure superior to that of gorillas and humans. For a quarter of chimpanzees, this is characterized by an absence of low density structures at the inflexion point of the acromial curvature. These differences can be interpreted as adaptations to the strains to which the clavicles are subjected.

Keywords: clavicle, internal structures, hominids, CT scan, methodology.

^{1.} Département de Préhistoire du Muséum National d'Histoire Naturelle, Institut de Paléontologie Humaine, 1 rue René Panhard, 75013 Paris, France, e-mail : jean-lucv@mnhn.fr

INTRODUCTION

La perspective de cette étude est de comparer les structures claviculaires internes chez trois grands groupes d'hominidés actuels, des chimpanzés, des gorilles et des hommes modernes, afin d'observer s'il existe des différences structurelles entre eux. Il a donc fallu préalablement définir un protocole d'étude qui permette, pour la première fois, de quantifier des distributions structurales internes sur un os long.

Nous l'appliquons ainsi à un premier échantillon, qui, bien que réduit, nous permet de valider notre méthodologie originale et nous apporte les premières informations concernant la distribution osseuse interne de la clavicule.

Bien que quelques travaux aient montré des variations de la morphologie claviculaire interne en fonction de l'âge chez l'homme (Walker, Lovejoy 1985 ; Kaur, Jit 1990), elle demeure cependant peu connue, notamment chez les primates non humains.

La clavicule est un os qui a été peu étudié en anthropologie et en paléoanthropologie comparativement à d'autres structures anatomiques. Par ailleurs, la majorité des travaux étaient strictement anthropologiques et avaient pour but, soit de mettre en évidence des différences entre les groupes humains (Parson 1917 ; Kleiweg de Zwaan 1931 ; Apostolakis 1934 ; Olivier 1951a, b, 1954, 1955 ; Olivier et al. 1954 ; Olivier, Capliez 1957 ; Ray 1959), soit de déterminer le sexe ou l'âge au décès de l'individu (Szilvassy 1980 ; Walker, Lovejoy 1985 ; Webb, Suchey 1985 ; Yoldi et al. 1991 ; Stout, Paine 1992; Murphy 1994). À l'opposé, les travaux portant sur la morphologie comparée de la clavicule entre différentes espèces de primates ainsi que les études morpho-fonctionnelles sont rares (Schultz 1930; Cave 1961; Jenkins 1974; Jenkins et al. 1978; Ljunggren 1979; Harrington et al. 1993 ; Voisin 2000a, b, 2001, en prép.). L'absence de données comparatives limite les études des pièces fossiles aux seules descriptions, exception faite de quelques travaux tels que ceux de Heim (1982a, b), Trinkaus (1983), Vandermeersch et Trinkaus (1995), Sankhyan (1997). Ce manque est d'autant plus surprenant que la clavicule joue un rôle fondamental dans la réalisation des mouvements des membres supérieurs en dehors du plan parasagittal chez les mammifères claviculés². Elle autorise ainsi les comportements arboricoles et manipulateurs ainsi que le transport et le jet d'objets.

Des travaux récents (Voisin 2000a, b, 2001, en prép.), confortés par de nombreuses études électromyographiques, notamment celles de Larson et Stern (1986, 1987, 1989), ont montré que la morphologie claviculaire, très variable entre les espèces, traduit à la fois :

 l'architecture de l'épaule (telle que la position de la scapula par rapport au thorax par exemple);

- certaines fonctionnalités du membre supérieur, en particulier les capacités d'élévation du bras.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Matériel

Le matériel est composé de clavicules de chimpanzés (*Pan troglodytes*, n = 18), de gorilles (*Gorilla gorilla*, n = 14), provenant dans la mesure du possible d'individus ayant vécu en liberté, et d'hommes modernes (n = 14). Il provient du Laboratoire d'Anatomie Comparée du Muséum National d'Histoire Naturelle et de l'Institut de Paléontologie Humaine. Les pièces présentant des pathologies visibles ont été écartées.

Afin d'accéder à leurs structures internes, les clavicules ont subi un scan à rayon X (scan RX)³ selon leur grand axe, au Service de Neuro-imagerie du Centre Hospitalier National d'Ophtalmologie des Quinze-Vingts à Paris (scanner RX GEMS High Speed HSA), en coupes axiales jointives de 1mm d'épaisseur avec une collimation du faisceau de rayon X à 120kv et 100mA.

Les images scanographiques ont montré que les clavicules ne présentaient pas de transformation *post mortem* de leurs structures internes (fracturation, restauration, déminéralisation des tissus osseux lors de la préparation ou liée à une conservation différentielle...).

Méthodes

Depuis l'invention du scanner RX par Hounsfield et Cormack à la fin des années soixante et sa première mise

Les mammifères présentant une clavicule complète sont peu nombreux. Ce sont les primates, les chiroptères, les insectivores sauf Potamogale, les dermoptères et les tubilidentés – les deux derniers groupes étant représentés par trois espèces uniquement (Lessertisseur, Saban 1967).

^{3.} Scanner RX correspond à la machine et le scan RX à l'acte médical (Cabanis com. pers.).

en service en 1971 (Hounsfield 1973), celui-ci a été utilisé dans de nombreuses études anthropologiques et paléoanthropologiques (*e.g.* Tate, Cann 1982 ; Wind 1984 ; Conroy 1988 ; Hublin *et al.* 1996 ; Conroy *et al.* 1998 ; Spoor *et al.* 2000 ; Ponce de Léon, Zollikofer 2001 ; Weber 2001 ; Balzeau, Grimaud-Hervé *et al.* 2002 ; Balzeau, Jacob *et al.* 2002 ; Zollikofer *et al.* 2002 ; Balzeau *et al.* 2003). Mais la très grande majorité de ces travaux a porté sur le crâne, et très peu sur les os longs (Jungers, Minns 1979 ; Senut 1982 ; Sumner *et al.* 1985 ; Elke *et al.* 1995 ; Ohman *et al.* 1997 ; Trinkaus *et al.* 1999). Nous proposons ici les premiers résultats obtenus sur la clavicule.

Les études précédentes ont abordé principalement un aspect qualitatif. En raison des contraintes liées à cette méthode d'imagerie médicale, il est difficile d'effectuer une étude quantitative comparative portant sur l'ensemble des structures d'un objet à géométrie complexe et qui soit précise et répétitive. En effet, les images scanographiques correspondent à des plans de coupe successifs définissant l'ensemble du spécimen numérisé. Les données bidimensionnelles traversent ainsi les structures osseuses selon des orientations et des positions qui seront fonction de la taille et de la forme de l'objet ainsi que des paramètres d'acquisition. De plus, les variations de densité des différentes composantes étudiées peuvent être importantes chez un même individu comme au sein de l'échantillon. Ainsi, une étude par des protocoles de traitements classiques et par seuillage global donnera des résultats qui pourront être largement biaisés par les spécificités de minéralisation des différentes structures quantifiées.

Notre propos est de définir un protocole original permettant de s'acquitter complètement de ces limites afin de quantifier de manière rigoureuse et répétitive l'architecture interne de la clavicule. Cet os présente une morphologie très complexe, ainsi ses différentes courbures et l'absence de points homologues rendent impossible la détermination d'un plan de coupe similaire et répétitif d'un individu à l'autre.

L'acquisition des données a été effectuée selon le grand axe des clavicules avec des paramètres identiques afin d'homogénéiser les coupes scanographiques pour chacun des individus étudiés et l'appréciation des variations de densité. Nous avons ensuite choisi d'utiliser l'ensemble des données numériques pour dissocier différentes structures internes clairement identifiables sur tous les individus, l'étude est ainsi effectuée directement sur les reconstructions tridimensionnelles. La détermination tridimensionnelle de paramètres quantitatifs nous permet d'abroger, lors de l'analyse quantitative, l'utilisation des images bidimensionnelles qui sont non significatives de la morphologie interne globale de l'os, d'une part et impossibles à reproduire dans leur localisation d'un individu à l'autre, d'autre part.

Nous dissocions chaque clavicule en trois ensembles distincts présentant des écarts de densité radiologique prononcés et discriminants (ces dernières sont exprimées en unité Hounsfield, notées H, sur l'échelle du même nom ; Hounsfield 1973) et se retrouvant sur l'ensemble de l'échantillon étudié (*fig. 1*) :

- les structures osseuses denses ; il apparaît que les clavicules sont composées de deux structures osseuses présentant des coefficients d'atténuation très différents, une externe avec des valeurs très élevées et une interne, beaucoup moins dense. Nous avons choisi de quantifier avec exactitude l'extension externe de la clavicule en délimitant précisément le contact entre la structure osseuse dense et l'air. Pour discriminer cette interface, nous avons utilisé pour le seuillage la valeur moyenne des coefficients d'atténuation des structures osseuses denses et de l'air (c'est le HMH, ou Half Maximal Height, Spoor et al. 1993). Cette valeur de segmentation correspond à la limite inférieure définissant les structures osseuses denses. La limite supérieure est définie par la valeur maximale de la fenêtre d'étude utilisée, c'est-à-dire 4095 H, qui est aussi celle de l'échelle de Hounsfield, ce qui nous garantissait que l'ensemble des densités élevées définissant ces structures osseuses denses soient représentées ;

- les structures osseuses peu denses ; nous avons choisi comme limite supérieure définissant les structures osseuses peu denses, la valeur du HMH entre les structures denses et l'air. Cette approximation conduit à une légère sous-estimation du volume des structures osseuses peu denses et à une surestimation de celui des structures osseuses denses. En effet, cette valeur est légèrement inférieure au HMH entres ces deux structures, mais son utilisation permet de simplifier et de systématiser le protocole de traitement des données. De plus, la même infime erreur est répétée sur l'ensemble des os étudiés. L'utilisation des valeurs exactes aurait nécessité leur modification en fonction des variations des coefficients d'atténuation des deux structures sur l'ensemble de leur interface. De plus, ces réglages spécifiques auraient induit une marge d'erreur particulière à chaque individu en raison de différences de variation locales et de la décroissance irrégulière des unités Hounsfield à certaines interfaces (Balzeau, Grimaud-Hervé *et al.* 2002 ; Voisin *et al.*, en prép.), ce qui n'aurait pas rendu possible une étude quantitative et comparative de l'ensemble de l'échantillon. L'utilisation de ce protocole permet de s'acquitter des changements individuels de densité en quantifiant les variations volumiques des structures morphologiques de manière répétitive. Ce point est d'importance dans la perspective de l'application aux hominidés fossiles ;

- La porosité ; à l'intérieur de la clavicule se trouvent des lacunes osseuses correspondant à la cavité médullaire. Sur les données numériques, la porosité est définie par les valeurs comprises entre 0H et 200H (cette dernière correspondant à la valeur inférieure définissant les structures osseuses peu denses), 0 étant ici la limite inférieure de l'échelle de Hounsfield, 200 étant une valeur inférieure au HMH de l'ensemble des structures osseuses, qui ne sont, ainsi, pas représentées à une valeur si faible.

Pour délimiter précisément les contours de chacune des trois composantes, il est nécessaire de réaliser les seuillages manuellement et ce, coupe par coupe, en déterminant précisément les valeurs de segmentation (Balzeau, Grimaud-Hervé *et al.* 2002 ; Voisin *et al.*, en prép.). Ce travail effectué permet de reconstruire chacune des trois parties en trois dimensions (3D) et d'en calculer le volume (*fig. 1*).

La détermination des limites des trois ensembles composant les clavicules et de leurs volumes respectifs a été effectuée trois fois et séparément par les deux auteurs. Les différences entre chaque observation sont minimes et liées aux limites de la définition des données numériques (Schwartz *et al.* 1998). À partir des données numériques obtenues lors d'un scan RX, quatre méthodes de calcul différentes permettent de réaliser des reconstructions en trois dimensions pour illustrer la morphologie d'une structure ou d'un objet préalablement isolé de l'ensemble des données numériques. Nous utilisons ici le « rendu de surface » car il apparaît particulièrement adaptée à la visualisation précise des structures osseuses (Cabanis *et al.* 1996).

Les données scanographiques ont été analysées par le biais des logiciels Mimics $7.1^{\textcircled{0}}$ et eFilm $1.8.1^{\textcircled{0}}$. La description et la répartition des données ont été calculées à l'aide des logiciels Excel $2000^{\textcircled{0}}$ et SAS $8.2^{\textcircled{0}}$ et les différences testées au moyen du test-t. La représentation graphique de l'amplitude de variation de chaque variable est donnée par un diagramme représentant la valeur moyenne et +/- deux fois l'écart type.



Fig. 1 - Les trois parties claviculaires, en coupe transversale et après reconstruction tridimensionnelle ; illustration avec une clavicule humaine. Fig. 1—The three clavicular parts, in transverse section and after three-dimensional reconstruction; illustration with a human clavicle.

RÉSULTATS

Les structures osseuses présentant les volumes moyens les plus importants sont celles des clavicules de gorille, c'est-à-dire les plus grandes de l'échantillon étudié (*fig.* 2). En dehors de cet effet de taille, nous constatons que le volume moyen des structures osseuses denses est toujours plus important que celui des structures osseuses peu denses pour une espèce donnée (*fig.* 2). Cette distribution se retrouve pour chacune des clavicules étudiées ici à l'exception de quatre spécimens (deux gorilles et deux humains) présentant un volume des structures osseuses peu denses supérieur à celui des structures osseuses denses.

Chez les chimpanzés, la structure osseuse dense est nettement plus volumineuse en proportion que la structure osseuse peu dense, alors que chez l'homme moderne, les deux structures tendent à présenter le même développement (*fig. 2*). Les gorilles sont caractérisés par une distribution intermédiaire par rapport à l'homme et au chimpanzé. Ces résultats se retrouvent, de nouveau, lorsque l'on détermine la proportion de chacun des trois volumes par rapport au volume claviculaire total (*fig. 3*). En effet, les analyses statistiques (*tabl. I, II*) indiquent que le volume relatif des structures osseuses denses est significativement plus important dans les clavicules de chimpanzé que dans celles des gorilles et des hommes (avec une probabilité de 1 %), même si un recouvrement des valeurs existe (*fig. 3, tabl. I, II*).

En d'autres termes, les chimpanzés sont caractérisés par une tendance à une représentation plus importante des structures osseuses denses par rapport aux structures osseuses peu denses, à la différence des deux autres groupes de primates étudiés ici.

Les hommes modernes et les gorilles ne présentent pas de différence statistiquement significative en ce qui concerne les volumes moyens respectifs de leurs composantes internes.

Par ailleurs, la densité radiologique la plus faible (0 à 200H), qui correspond à la porosité présente dans l'os, est peu représentée et négligeable par rapport au volume claviculaire total quelle que soit l'espèce étudiée dans ce travail (*fig. 2*). Cependant, la proportion de densité radiologique comprise entre 0 et 200H varie pour une espèce donnée et, très certainement, avec l'âge de l'individu. En effet, divers travaux montrent que la cavité médullaire des clavicules humaines se développe en fonction de l'âge (Walker, Lovejoy 1985 ; Kaur, Jit 1990). Il semblerait ainsi que les clavicules étudiées n'aient pas été, ou peu, affectées par une modification liée à l'âge de la distribution de leurs structures internes puisque la porosité est très faiblement représentée, voire absente, sur l'ensemble de notre échantillon.



Fig. 2 - Volume moyen (en cm³) de chacune des trois composantes osseuses claviculaires chez Pan, Gorilla et Homo sapiens sapiens et proportion de chaque composante par rapport au volume moyen total.

Fig. 2—Mean volume (in cm³) for each clavicular bony component in Pan, Gorilla and Homo sapiens sapiens and the proportion of each component compared with the total mean volume. De plus, ces résultats, ainsi que l'observation des données scanographiques, permettent de constater qu'il n'y a pas eu de pertes osseuses artificielles internes liées à l'histoire *post mortem* des individus, et ce, sur l'ensemble de l'échantillon que nous avons étudié.



Fig. 3 - Proportion, en %, de la structure osseuse dense (à gauche) et de la structure osseuse peu dense (à droite) par rapport au volume claviculaire total.

Fig. 3—Proportion, in %, of the dense bony structure (left) and the low-density bony structure (right) in relation to the total volume of the clavicle.

Espèce	Ν	Moyenne	Dév. Std
Chimpanzé	18	66,9	5,8
Gorille	14	56,6	6,3
Variance égale	DF = 30	valeur $t = 4,8$	Pr = 0,0001
Variance inégale	DF = 26,8	valeur $t = 4,7$	Pr = 0,0001
Espèce	Ν	Moyenne	Dév. Std
Gorille	14	56,7	6,3
Homme	14	54,2	6,2
Variance égale	DF = 26	valeur $t = 1,03$	Pr = 0,3
Variance inégale	DF = 26	valeur $t = 1,03$	Pr = 0,3
Espèce	Ν	Moyenne	Dév. Std
Chimpanzé	18	66,9	5,8
Homme	14	54,2	6,2
Variance égale	DF = 30	valeur $t = 6,0$	Pr = 0,0001
Variance inégale	DF = 27,1	valeur $t = 5,9$	Pr = 0,0001

Tabl. I - Tests-t comparant, entre les trois espèces de primates, les rapports des volumes des structures osseuses denses par rapport au volume claviculaire total ; N : effectif ; DF : degrés de liberté ; Pr : risque du test-t.

Table I—T-test comparing, in the three primate species, the relation of the volume of dense bony structure to the total volume of the clavicle; N: number of individuals; DF: degrees of freedom; Pr: probability for the t-test to be wrong.

- Tabl. II Tests-t comparant, entre les trois espèces de primates, les rapports des volumes des structures osseuses peu denses par rapport au volume claviculaire total; N : effectif; DF : degrés de liberté; Pr : risque du test-t.
- Table II—T-test comparing, in the three primate species, the relation of the volume of low-density bony structure to the total volume of the clavicle; N: number of individuals; DF: degrees of freedom; Pr: probability for the t-test to be wrong.

Espèce	Ν	Moyenne	Dév. Std
Chimpanzé	18	32,9	5,6
Gorille	14	42,1	6,0
Variance égale	DF = 30	valeur $t = 4,4$	Pr = 0,0001
Variance inégale	DF = 27,1	valeur $t = 4,4$	Pr = 0,0002
Espèce	Ν	Moyenne	Dév. Std
Gorille	14	42,1	6,0
Homme	14	43,6	6,4
Variance égale	DF = 26	valeur $t = 0,66$	Pr = 0,5
Variance inégale	DF = 25,9	valeur $t = 0,66$	Pr = 0,5
Espèce	Ν	Moyenne	Dév. Std
Chimpanzé	18	32,9	5,6
Homme	14	43,6	6,4
Variance égale	DF = 30	valeur $t = 5,0$	Pr = 0,0001
Variance inégale	DF = 26,1	valeur $t = 5,0$	Pr = 0,0001

L'information la plus marquante est la répartition spatiale des différentes structures osseuses (*fig. 4, 5*). Ces figures comparent la morphologie interne d'une clavicule humaine et de chimpanzé. Sur cette dernière, la coupe transversale (qui correspond à une coupe d'acquisition du scanner RX) montre un hiatus de structure osseuse peu dense évident. Ce dernier est observable sur quatre à cinq coupes consécutives, ce qui se traduit par une interruption nette des structures osseuses peu denses lors de la reconstruction en trois dimensions. Chez les chimpanzés, 27,7 % des clavicules étudiées présentent, au niveau de la courbure acromiale, une absence des structures osseuses peu denses. Autrement dit, il n'y a dans cette région que des structures osseuses denses. Cette configuration ne se retrouve jamais chez l'homme, la structure osseuse peu dense pouvant présenter parfois un amincissement au niveau de la courbure acromiale.



 Fig. 4 - Proportion, en %, de clavicules présentant une absence des structures osseuses peu denses au niveau de la courbure acromiale chez Pan et Homo.
Fig. 4—Proportion, in %, of clavicles with absence of low-density bony structure at the acromial curvature in Pan and Homo.



Coupes transversales



DISCUSSION

Le fait que la proportion de chacune des parties claviculaires internes présente peu de différence dans la composition générale des clavicules, entre les espèces de primates étudiées ici (Pan troglodytes, Gorilla gorilla et Homo sapiens sapiens), montre tout d'abord que la résistance aux contraintes fonctionnelles dépend plus de la morphologie claviculaire que de la répartition des structures internes. En effet, la morphologie de la clavicule répond à plusieurs contraintes, dont deux qui ont des effets opposés (Voisin 2000a, b). Elle doit faciliter les mouvements d'élévation du bras tout en étant la plus solide possible. La première contrainte tend à favoriser des clavicules présentant une forte courbure sternale alors que la deuxième induit une réduction de cette dernière. En fonction du mode locomoteur des primates, une des deux contraintes aura un effet prépondérant sur la morphologie claviculaire (Voisin 2001). En d'autres termes, plus l'espèce est quadrupède (knuckle-walking ou non), plus la courbure sternale de la clavicule s'estompe.

Cependant, les clavicules de chimpanzés montrent qu'il existe, dans une certaine mesure, une adaptation dans la distribution des structures internes. En effet, chez ces derniers, au niveau de la courbure acromiale, plus d'un quart des clavicules étudiées présentent une absence des structures osseuses peu denses. Or, cette courbure, qui est la plus prononcée, est une zone de fragilité de la clavicule où se localise la majorité des fractures chez l'homme (Harrington *et al.* 1993).

La morphologie sinueuse des clavicules de l'homme et des chimpanzés est importante pour les mouvements d'élévation du bras par effet de manivelle (Gagey 1985 ; Voisin 2001, en prép.). Cette morphologie sinueuse entraîne cependant une plus grande fragilité de l'os aux contraintes de flexions et de torsions. Or l'arboricolisme, ainsi que toute activité de suspension, imposent des contraintes importantes qui nécessitent alors un renforcement des points les plus fragiles de la clavicule. Cela se traduit, chez le chimpanzé, par une diminution générale du volume de la structure osseuse peu dense par rapport à celui de la structure osseuse dense, et parfois même, par l'existence d'une lacune de la structure osseuse peu dense, située au point d'inflexion de la courbure acromiale, qui est ainsi uniquement constituée de structures osseuses denses.

Par ailleurs, la quasi absence de porosité observée sur les clavicules de chimpanzé peut être due à deux facteurs : soit, les individus étudiés sont tous relativement jeunes, soit la perte osseuse n'a pas lieu, ou alors très faiblement. La première interprétation semble être la plus probable car la porosité se retrouve aussi bien chez le gorille que chez l'homme et semble évoluer en quantité avec l'âge chez ce dernier. Nos travaux ultérieurs, sur un plus large échantillon, permettront peut-être de dire si cette particularité a une expression statistique, si elle peut être liée à une adaptation morpho-fonctionnelle particulière et si elle dépend de l'âge chez les primates non humains.

CONCLUSION

Ces premiers résultats montrent que les proportions des volumes des différentes structures claviculaires internes varient peu par rapport au volume claviculaire total entre les espèces de primates étudiées ici, alors que la répartition de ces structures au sein de la clavicule semble présenter certaines spécificités.

Ce sont les clavicules de chimpanzés qui présentent les différences les plus importantes par rapport à celles de l'homme. Ainsi, les chimpanzés montrent certaines particularités ; les structures osseuses denses, toujours plus volumineuses que les structures osseuses peu denses, sont donc plus représentées en proportion que chez les gorilles et les hommes ; enfin, de nombreuses clavicules sont caractérisées par l'absence de structures osseuses peu denses au point d'inflexion de la courbure acromiale. Or, entre les hommes, les gorilles et les chimpanzés, ce sont ces derniers qui ont l'activité arboricole la mieux représentée. Leurs spécificités pourraient ainsi être mises en relation avec une adaptation morpho-fonctionnelle à ce mode locomoteur.

Ces résultats doivent être confirmés par des travaux ultérieurs portant à la fois sur un plus grand nombre d'individus, ainsi que sur un plus grand nombre d'espèces, notamment les gibbons, en incluant des individus de sexe, d'âge et de pathologie connus, afin d'estimer les modifications liées à toutes les formes d'arboricolisme. De plus, nous devrons prendre en considération les différents facteurs biologiques ou *post mortem* pouvant avoir une influence sur les structures internes claviculaires.

L'intérêt de la technique d'imagerie médicale utilisée ici est d'être non destructrice et donc applicable aux fossiles. De plus, la méthodologie originale, proposée ici et validée par ces travaux préliminaires, nous a permis de réaliser pour la première fois une étude quantitative et répétitive sur les structures internes d'un os long à morphologie complexe, la clavicule. Le développement de ce protocole permettra peut-être, à l'avenir, d'utiliser cet outil d'imagerie dans des études quantitatives et comparatives à large échelle sur des restes post-crâniens en paléoanthropologie.

Remerciements

Nous tenons à remercier tout particulièrement monsieur le professeur E.A. Cabanis de nous avoir autorisé à réaliser ces scanners RX au sein de son service ainsi que pour ses conseils avisés. Nos remerciements vont aussi au professeur H. de Lumley et à M^{me} M.-A. de Lumley pour leur aide constante et leur confiance toujours renouvelée. Nous remercions aussi D. Grimaud-Hervé, responsable de l'Unité d'Anthropologie, et tous les anthropologues du Département de Préhistoire du MNHN, ainsi que le personnel du Service de Neuro-imagerie du Centre Hospitalier National d'Ophtalmologie des Quinze-Vingts (Paris) sans qui ce travail aurait été impossible. Enfin, nous remercions les deux lecteurs anonymes pour leurs précieux commentaires et suggestions.

BIBLIOGRAPHIE

APOSTOLAKIS (G.) 1934, La clavicule de l'Homme, Archives d'Anatomie, d'Histologie et d'Embryologie 18 : 169-180.

- BALZEAU (A.), GRIMAUD-HERVÉ (D.), INDRIATI (E.), SÉMAH (F.), JACOB (T.) 2003, Caractères morphologiques et paléopathologiques crâniens et déformations taphonomiques chez les *Homo erectus* Ngandong 7 et Sangiran 31, *Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris*, n.s., 15, 3-4 : 276.
- BALZEAU (A.), GRIMAUD-HERVÉ (D.), JACOB (T.), SÉMAH (F.), CABANIS (E.A.) 2002, Virtual Anthropology: the internal characters of the "Mojokerto child" *Homo erectus* using CT data, *Collegium Antropologium* 26 (suppl.: 13).
- BALZEAU (A.), JACOB (T.), INDRIATI (E.) 2002, Structures crâniennes internes de l'*Homo erectus* Sambungmacan 1 (Java, Indonésie), *Comptes Rendus Palevol* 1 : 305-310.
- CABANIS (E.A.), IBA-ZIZEN (M.-T.), STIEVENART (J.L.), CAVÉZIAN (R.), NGUYEN (T.H.), MOTTIER (N.), LEBOUCQ (N.), CASTAN (P.) 1996, Anatomie topographique et régionale tridimensionnelle dite « 3D », in E.A. Cabanis, H. Bourgeois, M.-T. Iba-Zizen (éds), L'imagerie en ophtalmologie, Masson, Paris, p. 378-393.
- CAVE (A.J.E.) 1961, Nature and morphology of the costoclavicular ligament, *Journal of Anatomy* 95: 170-179.
- CONROY (G.C.) 1988, Alleged synapomorphy of the M1/I1 eruption pattern in robust australopithecines and *Homo*: evidence from high-resolution computed tomography, *American Journal of Physical Anthropology* 75: 487-492.
- CONROY (G.C.), WEBER (G.W.), SEIDLER (H.), TOBIAS (P.V.), KANE (A.), BUNSDEN (B.) 1998, Endocranial capacity in an early hominid cranium from Sterkfontein, South Africa, *Science* 280: 1730-1731.
- ELKE (R.P.E.), CHEAL (E.J.), SIMONS (C.), POSS (R.) 1995, Three-dimensional anatomy of the cancellous structures within the proximal femur from computed tomography, *Journal of Orthopedic Research* 13: 513-523.
- GAGEY (O.) 1985, Étude de l'élévation du membre supérieur, Rôle des ligaments articulaires et des muscles fléchisseurs de l'articulation scapulo-humérale, Mémoires du Laboratoire d'Anatomie de la Faculté de Médecine de Paris 76, 115 p.
- HARRINGTON (M.A.), KELLER (T.S.), SEILER (J.G.), WEIKERT (D.R.), MOELJANTO (E.), SCHWARTZ (H.S.) 1993, Geometric

properties and the predicted mechanical behaviour of adult human clavicles, *Journal of Biomechomics* 26: 417-426.

- HEIM (J.-L.) 1982a, Les hommes fossiles de la Ferrassie II, Archives de l'Institut de Paléontologie Humaine 38: 1-72.
- HEIM (J.-L.) 1982b, Les enfants néandertaliens de la Ferrassie, Étude anthropologique et analyse ontogénique des hommes de Néandertal, Masson, Paris, 169 p.
- HOUNSFIELD (G.) 1973, Computerized transverse axial scanning (tomography), *British Journal of Radiology* 46: 1016-1022.
- HUBLIN (J.-J.), SPOOR (F.), BRAUN (M.), ZONNEVELD (F.), CONDEMI (S.) 1996, A late Neanderthal with upper Palaeolithic artefacts, *Nature* 381: 224-226.
- JENKINS (F.A.) 1974, The movement of the shoulder in claviculate and aclaviculate Mammals, *Journal of Morphology* 144: 71-84.
- JENKINS (F.A.), DUMBROWSKI (P.J.), GORDON (E.P.) 1978, Analysis of the shoulder in brachiating spider monkeys (Ateles geoffroyi), American Journal of Physical Anthropology 48: 65-75.
- JUNGERS (W.L.), MINNS (R.J.) 1979, Computed tomography and biomechanichal analysis of fossil long bones, *American Journal of Physical Anthropology* 50: 285-290.
- KAUR (H.), JIT (I.) 1990, Age estimation from cortical index of the human clavicle in northwest Indians, *American Journal* of *Physical Anthropology* 83: 297-305.
- KLEIWEG DE ZWAAN (J.P.) 1931, La clavicule des Javanais de l'est de Java, *L'Anthropologie* 41 : 273-287.
- LARSON (S.G.), STERN Jr (J.T.) 1986, EMG of scapulohumeral muscles in the chimpanzee during reaching and "arboreal" locomotion, *American Journal of Anatomy* 176: 171-190.
- LARSON (S.G.), STERN Jr (J.T.) 1987, EMG of chimpanzee shoulder muscles during Knuckle-Walking: problems of terrestrial locomotion in a suspensory adapted primate, *Journal of Zoology* 212: 629-655.
- LARSON (S.G.), STERN Jr (J.T.) 1989, Role of supraspinatus in the quadrupedal locomotion of vervets (*Cercopithecus aethiops*): implications for interpretation of humeral morphology, *American Journal of Physical Anthropology* 79: 369-377.

- LESSERTISSEUR (J.), SABAN (R.) 1967, Squelette appendiculaire, in P.P. Grassé (éd.), *Traité de zoologie, anatomie,* systématique, biologie, XVI, Mammifères, Masson, Paris, p. 709-1078.
- LJUNGGREN (A.E.) 1979, Clavicular function, Acta Orthopedica Scandinavia 50: 261-268.
- MURPHY (A.M.C.) 1994, Sex determination of prehistoric New Zealand Polynesian clavicles, *New Zealand Journal of Archaeology* 16: 85-91.
- OHMAN (J.C.), KROCHTA (T.J.), LOVEJOY (C.O.), MENSFORTH (R.P.), LATIMER (B.) 1997, Cortical bone distribution in the femoral neck of hominoids: implications for the locomotion of *Australopithecus afarensis*, *American Journal of Physical Anthropology* 104: 117-131.
- OLIVIER (G.) 1951a, Anthropologie de la clavicule, *Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropropologie de Paris* 10^e série, 2 : 67-99.
- OLIVIER (G.) 1951b, Anthropologie de la clavicule, *Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropropologie de Paris*, 10^e série, 2 : 121-157.
- OLIVIER (G.) 1954, Anthropologie de la clavicule, Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropropologie de Paris, 10^e série, 5 : 144-153.
- OLIVIER (G.) 1955, Anthropologie de la clavicule, *Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropropologie de Paris*, 10^e série, 6 : 282-302.
- OLIVIER (G.), CAPLIEZ (S.) 1957, Anthropologie de la clavicule, Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropropologie de Paris, 10^e série, 8 : 225-261.
- OLIVIER (G.), CHABEUF (M.), LALUQUE (P.) 1954, Anthropologie de la clavicule, *Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropropologie de Paris*, 10^e série, 5 : 35-46.
- PARSON (F.G.) 1917, On the modern English clavicle, *Journal* of Anatomy and Physiology 51: 71-93.
- PONCE DE LÉON (M.S.), ZOLLIKOFER (C.P.E.) 2001, Neanderthal cranial ontogeny and its implications for late hominid diversity, *Nature* 412: 534-538.
- RAY (L.J.) 1959, Metrical and non-metrical features of the clavicle of the Australian Aboriginal, *American Journal of Physical Anthropology* 17: 217-226.

- SANKHYAN (A.R.) 1997, Fossil clavicle of a Middle Pleistocene hominid from the central Narmada valley, India, *Journal of Human Evolution* 32: 3-16.
- SCHULTZ (A.H.) 1930, The skeleton of the trunk and limbs of higher primates, *Human Biology* 2: 303-438.
- SCHWARTZ (G.T.), THACKERY (J.F.), REID (C.), VAN REENAN (J.F.) 1998, Enamel thickness and the topography of the enamel-dentine junction in South Africa Plio-Pleistocene hominids with special reference to the Carabelli trait, *Journal of Human Evolution* 35 : 523-542.
- SENUT (B.) 1982, L'extrémité distale humérale chez *Pan* et *Pongo* : premiers résultats d'une approche tomodensimétrique, *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, série III, 294 : 613-619.
- SPOOR (F.C.), JEFFERY (N.), ZONNEVELD (F.) 2000, Imaging skeletal growth and evolution, in P. O'Higgins, M. Cohn (eds), Development, growth and evolution: implications for the study of the hominid skeleton, Academic Press, London, p. 123-161.
- SPOOR (F.C.), ZONNEVELD (F.W.), MACHO (G.A.) 1993, Linear measurements of cortical bone and dental enamel by computed tomography: applications and problems, *American Journal of Physical Anthropology* 91: 469-484.
- STOUT (S.D.), PAINE (R.R.) 1992, Brief communication: histological age estimation using rib and clavicle, *American Journal of Physical Anthropology* 87: 111-115.
- SUMNER (D.R.), MOCKBEE (B.), MORSE (K.), CRAM (T.), PITT (M.) 1985, Computed tomography and automated image analysis of prehistoric femora, *American Journal of Physical Anthropology* 68: 225-232.
- SZILVASSY (J.) 1980, Age determination on the sternal articular faces of the clavicula, *Journal of Human Evolution* 9: 609-610.
- TATE (J.R.), CANN (C.E.) 1982, High-resolution computed tomography for the comparative study of fossil and extant bone, *American Journal of Physical Anthropology* 58: 67-73.
- TRINKAUS (E.) 1983, *The Shanidar Neandertals*, Academic Press, New Yok, 502 p.
- TRINKAUS (E.), STRINGER (C.), RUFF (C.B.), HENNESSY (R.J.), ROBERTS (M.B.), PARFITT (S.A.) 1999, Diaphyseal cross-

sectional geometry of the Boxgrove 1 middle Pleistocene human tibia, *Journal of Human Evolution* 37: 1-25.

- VANDERMEERSCH (B.), TRINKAUS (E.) 1995, The postcranial remains of the Regourdou 1 Neandertal: the shoulder and arm remains, *Journal of Human Evolution* 29: 439-476.
- VOISIN (J.-L.) 2000a, La clavicule humaine : adaptation à la station érigée ? *Biométrie Humaine et Anthropologie* 18 : 15-22.
- VOISIN (J.-L.) 2000b, L'épaule des hominidés, Aspects architecturaux et fonctionnels, références particulières à la clavicule, Thèse Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, 442 p.
- VOISIN (J.-L.) 2001, Évolution de la morphologie claviculaire au sein du genre *Homo*, conséquence architecturale et fonctionnelle sur la ceinture scapulaire, *L'Anthropologie* 105 : 449-468.
- VOISIN (J.-L.), en prép., The clavicle, a neglected bone; morphology and relation to arm movements and shoulder architecture.
- VOISIN (J.-L.), BALZEAU (A.), CABANIS (E.A.), LUMLEY (DE) (H.) en prép., Paléoanthropologie et scanner à Rayons X : réflexions sur l'exploitation des images numériques.

- WALKER (R.A.), LOVEJOY (C.O.) 1985, Radiographic changes in the clavicle and proximal femur and their use in the determination of skeletal age at death, *American Journal of Physical Anthropolgy* 68: 67-78.
- WEBB (P.A.O.), SUCHEY (J.M.) 1985, Epiphyseal union of the anterior iliac crest and medial clavicle in a modern multiracial sample of american males and females, *American Journal of Physical Anthropolgy* 68: 457-466.
- WEBER (G.W.) 2001, Virtual anthropology (VA): a call for Glasnost in paleoanthropology, *The Anatomical Record* (New Anat.) 265: 193-201.
- WIND (J.) 1984, Computerized X-ray tomography of fossil hominid skulls, *American Journal of Physical Anthropolgy* 63: 265-282.
- YOLDI (A.), MALDONADO (I.), HIGUERA (J. DE LA), BOTELLA (M.C.) 1991, Análísis de sexo y edad a través de costillas y clavicula: metodologia y resultados en una población mediterránea, *Nuevas Perspectivas en Anthropologia*, Granada: 1097-1111.
- ZOLLIKOFER (C.P.E.), PONCE DE LÉON (M.C.), VANDERMEERSCH (B.), LÉVÊQUE (F.) 2002, Evidence for interpersonal violence in the St. Césaire Neanderthal, *Proceedings of the National Academy of Sciences* 99, 9: 6444-6448.