



Available online at www.sciencedirect.com



C. R. Palevol 3 (2004) 133–142



Paléontologie humaine et préhistoire

Clavicule : approche architecturale de l'épaule et réflexions sur le statut systématique des néandertaliens

Jean-Luc Voisin

Laboratoire de préhistoire du Muséum national d'histoire naturelle & laboratoire d'anthropologie de l'université de la Méditerranée,
UMR 6569 du CNRS, Institut de paléontologie humaine, 1, rue René-Panhard, 75013 Paris, France

Reçu le 10 juin 2003 ; révisé et accepté le 15 décembre 2003

Présenté par Henri de Lumley

Résumé

Les clavicules des hommes modernes, des néandertaliens et des grands singes présentent des morphologies distinctes, caractérisant l'architecture de leur épaule. En particulier, la morphologie claviculaire des néandertaliens, en vue dorsale, montre que leur scapula était plus haute par rapport au thorax que chez l'homme moderne, ce qui expliquerait leur extrême longueur. Par ailleurs, il existe, pour ces caractères, un gradient est–ouest allant vers des formes de plus en plus « néandertaliennes ». Ainsi, plus les individus sont occidentaux, plus leurs caractères néandertaliens sont prononcés. Les néandertaliens pourraient alors être définis comme une espèce polytypique par spéciation géographique à chevauchement circulaire. *Pour citer cet article : J.-L. Voisin, C. R. Palevol 3 (2004).*

© 2004 Académie des sciences. Publié par Elsevier SAS. Tous droits réservés.

Abstract

Clavicle: shoulder architecture and thoughts about the systematic of Neanderthals. The clavicle morphology in dorsal view, which is associated to shoulder architecture, is different in Neanderthals, great apes and modern humans. Its morphology shows that the Neanderthal scapula was in a higher position in regard to the thorax than in modern humans, which thus explains its extreme length. Moreover, among Neanderthals, there is an east–west gradient for several characters. In other words, the more the individuals come from the west part of Europe, the more their characters become Neanderthal. Thus Neanderthal man could be defined as a polytypic species with a geographic speciation by circular overlaps. *To cite this article: J.-L. Voisin, C. R. Palevol 3 (2004).*

© 2004 Académie des sciences. Publié par Elsevier SAS. Tous droits réservés.

Mots clés : Neandertal ; Taforalt ; Clavicule ; Épaule ; Spéciation ; Adaptation ; Forces de jet ; Maroc

Keywords: Neanderthal; Taforalt; Clavicle; Shoulder; Speciation; Adaptation; Throw forces; Morocco

Adresse e-mail : jfvoisin@mnhn.fr (J.-L. Voisin).

© 2004 Académie des sciences. Publié par Elsevier SAS. Tous droits réservés.
doi:10.1016/j.crpv.2003.12.003

Abridged English version

In primates, the clavicle is the only bone which links the upper limb to the axial skeleton and constitutes, with the scapula, the shoulder girdle. This bone allows primates to make arm movements outside the parasagittal plan and thus permits arboreal and manipulating behaviours. The clavicle has been poorly studied in regard to other part of the human skeleton [1,5,9,13–15,18,19,23–27,30,39,40,42,43].

This work compares the clavicle morphology between Neanderthals, modern humans (including the Taforalt population) and great apes (Tables 1 and 2), and then discusses the result to the light of adaptation and evolution.

Two characters have been studied: the clavicle curvatures [22] and the length of the clavicle. When clavicle curvatures are projected on two perpendicular planes (cranial and dorsal), they split in elementary curvatures (Fig. 1).

Curvatures in cranial view show no differences between Neanderthals, Taforalt men and modern humans (Tables 3 and 5; Fig. 2). This result is confirmed by recent work [40,42,43], even if it is in opposition with classical affirmations which consider that Neanderthal clavicle is more S-shaped than modern human one [3,10,28,37].

Except Kebara and Krapina 143, all other Neanderthal clavicles show two curvatures in dorsal view (Fig. 3). In other words, more than 78% of Neanderthal clavicles show a type-II morphology (Fig. 4; Table 6), while this proportion in modern human is 15% and in Taforalt 38%.

The Neanderthal clavicle morphology is not similar to that of any other hominoids. The superior curvature in modern humans is less pronounced, when existing, than this of Neanderthal. The mean and range of variation of the Neanderthal superior curvature is similar to that of the orang-utan. On the contrary, the inferior one is very similar to that of modern humans (Table 7; Fig. 5).

In the Taforalt population, the type-II clavicles are very similar to that of modern humans, except for one clavicle (Taf XIX-3), which morphology is very similar to that of Neanderthals.

The mean of the length of Neanderthal and modern human clavicles are similar (Table 7). However, the Neanderthal population is very heterogeneous for this character. Western Neanderthals have longer clavicles

than eastern Neanderthals and modern humans (Table 9). On the contrary, the Taforalt population is homogenous for this character and looks like modern human.

In cranial view, the Neanderthal clavicle does not show a more S-shaped morphology than the modern human one. This result is important because, in cranial view, the clavicle morphology shows [39,40,42,43]:

- the arm elevation capacity;
- the adaptation to an erect posture with hanging arm.

Thus Neanderthal, Taforalt population and modern humans share the same capacity for the upper limb.

The clavicle morphology, in dorsal view, informs on the scapula position in regard to the thorax [39,42,43], and shows that Neanderthals' scapula was in a higher position in regard to the thorax than in modern humans.

In the Taforalt population, the high proportion of type-II clavicles and the peculiar morphology of three clavicles (Taf XVIIa and Taf XXVc, with only a slightly pronounced superior curvature, and Taf XIX-3 with a morphology very close to that of Neanderthal one) could be the expression of a high endogamy present within this population [6,7]. In this case, the morphology of the Neanderthal clavicle in dorsal view, and thus their peculiar shoulder architecture, could be explained by a genetic drift in a little population. This explanation for the Neanderthal characters has been already suggested by other authors [12,35,39,41].

The elevation of the shoulder girdle in regard to that of modern humans explains the extreme length of the clavicle in western Neanderthal. For the same thorax width, the more the scapula lies high, the more the clavicle is long. Thus, the length of Neanderthal clavicle is not owed to an extreme shoulder breadth [10,11,28,37], or great muscular insertion [21]. Moreover, the extreme length of the west Neanderthal clavicle has an effect on throwing ability. When the arm moves from back to front, the scapula makes a semi circle around the thorax and the linear speed v of the acromial end of the clavicle is $v = R w$ (R , clavicle length; w : angular speed of the clavicle acromial end). Thus the great length of the Neanderthal clavicle in association with other characters, like the morphology of their scapula, could have provided Neanderthal men with a greater throwing ability and power than modern humans.

The absence of superior curvature on the clavicles Krapina 143 and the two from Kebara as well as the

shorter length of Krapina clavicles could be explained by a geographic east–west gradient for these characters. Moreover, other characters show this east–west gradient between Neanderthal populations (e.g., [2,21,33,35]). In other words, the Neanderthal shoulder architecture, as well as other characters, becomes more and more marked westward. The more an individual comes from the western part, the more his characters display Neanderthal characteristics. Thus Neanderthal man could be considered as a polytypic species with a geographic speciation by circular overlaps [20].

1. Introduction

La clavicule est, chez les primates, le seul os qui relie le membre supérieur au squelette axial et constitue, avec la scapula, la ceinture scapulaire. La présence de cet os leur permet de réaliser des mouvements du bras en dehors du plan parasagittal, et ainsi de développer des comportements arboricoles et manipulateurs.

Malgré son importance fonctionnelle, la clavicule est un os qui a été peu étudié en anthropologie et paléanthropologie par rapport à d'autres parties du squelette post-cranien. L'essentiel des travaux montrent sa très grande variabilité morphologique chez l'homme actuel (par exemple, [1,5,15,18,23,25–27,30]). Les études fonctionnelles sont, au contraire, moins nombreuses [9,13,14,19,24,32,39,40,42,43]. Ainsi, les clavicles fossiles ont été le plus souvent décrites sommairement et peu de travaux précis leur ont été consacrés [10,11,37,39,42,43].

Le travail proposé ici est une étude de la morphologie claviculaire néandertalienne, comparée à celle de l'homme anatomiquement moderne, actuel et fossile, afin de préciser les différences et les similitudes qui les caractérisent et de les interpréter en termes adaptatifs et évolutifs.

2. Matériel et méthodes

2.1. Matériel

Le matériel actuel comprend des clavicles de grands singes et des pièces humaines provenant de différentes régions du monde (Tableau 1). Les individus présentant des pathologies claviculaires n'ont pas été pris en compte. Le matériel fossile comprend des clavicles de néandertaliens et d'hommes modernes, représentés

Tableau 1

Effectifs de clavicles actuelles étudiées. Les pièces proviennent, dans la mesure du possible, d'individus sauvages.

Number of modern clavicle studied. Whenever possible they come from non-captive specimens

Espèces (abréviation)	Clavicule
<i>Homo sapiens sapiens</i> (Hm)	33
<i>Pan troglodytes</i> (Pt)	26
<i>Pan paniscus</i> (Pp)	19
<i>Gorilla gorilla</i> (Gor)	33
<i>Pongo pygmaeus</i> (Oo)	24

Tableau 2

Pièces fossiles étudiées ; *pièces originales et R : gauche, L : droite. Fossil clavicles studied; *original remains and R: right, L: left

Neandertal (Nd)	Taforalat (Taf)	
Régourdou (R & L)	Taf V-6* (R)	Taf XXVa* (R)
Kebara 2 (R & L)	Taf XXIII* (L)	Taf IX-39* (L)
La Ferrassie I* (R & L)	Taf XIX-3a* (L)	Taf XIIIb* (R)
Neandertal (R)	Taf V-24* (L)	Taf XVIIa* (R)
Krapina 153* (L)	Taf XI-AR* (R)	Taf XVI-15* (R)
Krapina 142* (R)	Taf XVa* (L)	Taf XVI* (R)
Krapina 143* (R)	Taf XVc* (L)	Taf XIV* (L)
Krapina 154*(L)	Taf XVII-26* (R)	Taf 24–5* (R)
Krapina 145*(R)	Taf XVIII-6* (R)	Taf XIX-3* (R)
Krapina 155*(L)	Taf XIIIa* (L)	Taf XXVc* (L)
La Chapelle-aux-Saints*(L)	Taf VIII-3bis* (L)	

par la population ibéromaurusienne de Taforalat, Maroc (Tableau 2). Les pièces, actuelles et fossiles, proviennent des collections du laboratoire d'anthropologie biologique du musée de l'Homme, de trois laboratoires (Anatomie comparée, Mammifères et Oiseaux, Préhistoire) du Muséum national d'histoire naturelle de Paris, du Musée royal d'Afrique centrale de Tervuren (Belgique), du Mammals Group du Natural History Museum de Londres (Royaume-Uni) et du Croatian Natural History Museum de Zagreb (Croatie).

Les clavicles de Taforalat et des néandertaliennes utilisées ici sont en très bon état de conservation [11,17,29,37], sauf celle de la Chapelle-aux-Saints, où seul le tiers central est conservé [3]. Certaines pièces néandertaliennes présentent cependant une érosion des extrémités.

2.2. Méthode

Nous nous intéresserons, en premier lieu, aux courbures claviculaires qui, projetées sur deux plans perpendiculaires à l'aide d'un dioptographe, se décomposent en courbures élémentaires (Fig. 1). Ces deux plans

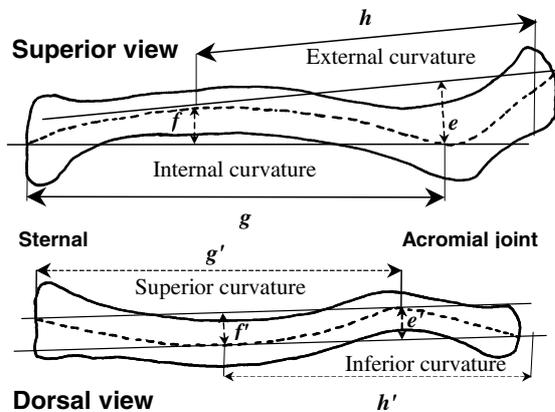


Fig. 1. Détermination des arcs de courbure [22]. Clavicule droite de *Pan troglodytes*.

Fig. 1. Determination of the clavicle curves [22]. Right clavicle of *Pan troglodytes*.

sont assimilables, l'un à la vue crâniale, l'autre à la vue dorsale.

L'arc de courbure moyen est estimé [22] en calculant le rapport entre la longueur de la corde et sa hauteur maximale (Fig. 1).

2.2.1. Vue crâniale (correspond à la face supérieure)

- Courbure externe (acromiale) : $e/h = 100$.
- Courbure interne (sternale) : $f/g = 100$.

2.2.2. Vue dorsale (correspond au bord postérieur)

- Courbure inférieure (acromiale) : $e'/h' = 100$.
- Courbure supérieure (sternale) : $f'/g' = 100$.

La longueur totale de la clavicule, correspondant à la plus grande longueur mesurée avec un pied à coulisse, a aussi été étudiée.

La description et la répartition des données ont été calculées avec le logiciel SAS 8.02[®] pour Windows[®] et, pour chaque variable, la représentation graphique inclut la valeur moyenne et \pm deux fois l'écart type.

3. Résultats

3.1. En vue crâniale

Les courbures des clavicules néandertaliennes, en vue crâniale, ne présentent de différences significatives, ni avec celles des hommes de Taforalt, ni avec celles des hommes actuels (Tableau 3, Fig. 2). Ce résultat, qui corrobore des travaux récents [40,42,43], est en opposition avec les affirmations classiques qui décrivent les clavicules néandertaliennes comme étant plus sinueuses que celles de l'homme moderne [3,10,11,28,37]. De même, les courbures, en vue crâniale, ne présentent pas de différence significative entre les clavicules humaines actuelles et celles de Taforalt [8]. Ainsi, en vue crâniale, la morphologie claviculaire est identique entre ces populations humaines. Au contraire, leurs courbures claviculaires en vue crâniale sont différentes de celles des panidés et des pongidés. En effet, autant les courbures externes présentent un développement similaire entre l'homme actuel et les panidés, autant la courbure interne est tou-

Tableau 3

Test-*t* sur les courbures interne et externe des clavicules de néandertaliens, d'hommes actuels et de la population de Taforalt.

t-Test on the internal and external curvatures of clavicle of Neanderthal, modern human and Taforalt population

Courbure interne				Courbure externe		
Groupe	N	moyenne	SD	N	moyenne'	SD
Hm	33	12,6	2,5	33	16,1	2,6
Nd	11	12,1	1,8	11	14,4	2,6
Variance égale	$T = 0,6$	$DF = 42$	$Pr = 0,6$	$T = 1,9$	$DF = 42$	$Pr = 0,07$
Variance inégale	$T = 0,7$	$DF = 23,7$	$Pr = 0,5$	$T = 1,9$	$DF = 17,4$	$Pr = 0,08$
Groupe	N	MEAN	SD	N	MEAN	SD
Nd	11	12,1	1,8	11	14,4	2,6
Taf	21	13,0	2,6	21	16,4	2,80
Variance égale	$T = -1,0$	$DF = 30$	$Pr = 0,3$	$T = -2,0$	$DF = 30,0$	$Pr = 0,06$
Variance inégale	$T = -1,1$	$DF = 26,9$	$Pr = 0,3$	$T = -2,0$	$DF = 21,9$	$Pr = 0,05$
Groupe	N	mean	SD	N	mean	SD
Hm	33	12,6	2,5	33	16,1	2,6
Taf	21	13,0	2,6	21	16,4	2,8
Variance égale	$T = -0,5$	$DF = 52$	$Pr = 0,6$	$T = -0,4$	$DF = 52$	$Pr = 0,7$
Variance inégale	$T = -0,5$	$DF = 42,2$	$Pr = 0,6$	$T = -0,4$	$DF = 40,6$	$Pr = 0,7$

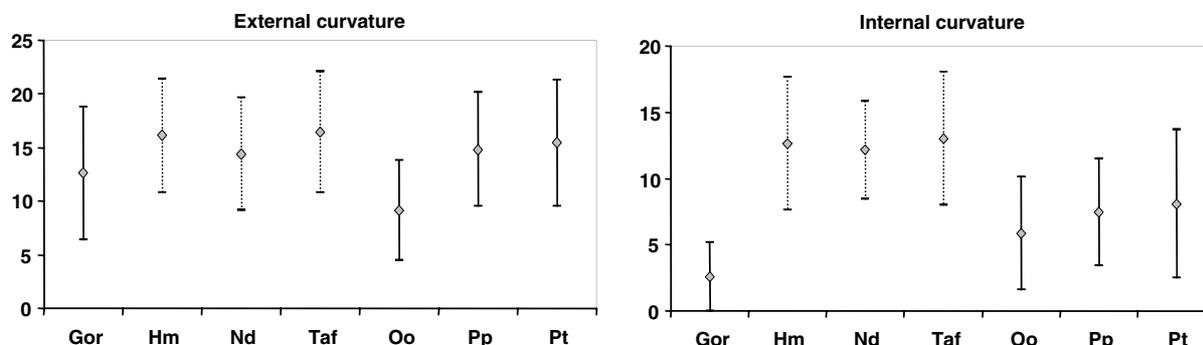


Fig. 2. Moyenne et amplitude de variations des courbures en vue supérieure chez les grands singes, l’homme actuel, la population de Tavoralt et les néandertaliens.

Fig. 2. Mean and range of variation of curvatures in superior view in great apes, modern human, Neanderthals, and the Tavoralt population.

jours moins marquée chez ces derniers (Tableau 4). Au contraire, la clavicule de l’orang-outan présente des courbures très peu prononcées, ce qui lui confère un aspect presque rectiligne.

Les courbures interne et externe des clavicules des hommes actuels, des hommes de Tavoralt et des néandertaliens présentent une forte corrélation entre elles (Tableau 5). La plus faible corrélation obtenue chez les derniers peut être due au fait que leurs clavicules ne sont que rarement complètes, contrairement à celles de Tavoralt. Cette corrélation se retrouve chez les chimpanzés et les orangs-outans, mais chez aucun autre hominoïde actuel [42,43].

3.2. En vue dorsale

À l’exception des clavicules de Kebara et de Krapina 143, tous les restes néandertaliens possèdent, en vue dorsale, une courbure inférieure latérale et une

courbure supérieure médiale (Fig. 3). Autrement dit, plus de 78% des clavicules néandertaliennes étudiées présentent une morphologie de type II (Fig. 4), alors que ce taux est de 15% chez l’homme actuel (définition des trois types : 23, 42) et de 38% dans la population de Tavoralt (Tableau 6).

Cependant, la morphologie des clavicules néandertaliennes, en vue dorsale, est particulière et ne correspond à aucun schéma actuel, ni celui de l’homme actuel, ni celui des grands singes. En effet, la courbure supérieure chez l’homme actuel est nettement moins prononcée, quand elle existe, que celle des néandertaliens. L’amplitude de variation et la moyenne de la courbure supérieure des clavicules néandertaliennes sont proches de celles des orangs-outans, contrairement à l’inférieure, dont les valeurs correspondent à celles de l’homme actuel (Tableau 7, Fig. 5). En outre, certaines clavicules néandertaliennes (Régourdou

Tableau 4

Test-t sur les courbures interne et externe des panidés et des hommes actuels.

t-Test on internal and external curvatures of *Homo* and *Pan* clavicles

Courbure interne				Courbure externe		
Groupe	N	moyenne	SD	N	moyenne	SD
Hm	33	12,6	2,5	33	16,1	2,6
Pt	26	8,1	2,8	26	15,4	3,0
Variance égale	$T = -6,5$	$DF = 57$	$Pr = 0,0$	$T = -0,9$	$DF = 57$	$Pr = 0,4$
Variance inégale	$T = -6,5$	$DF = 51,1$	$Pr = 0,0$	$T = -0,9$	$DF = 50,7$	$Pr = 0,4$
Groupe	N	moyenne	SD	N	moyenne	SD
Pt	26	8,1	2,8	26	15,4	3,0
Pp	19	7,5	2,0	19	14,8	2,6
Variance égale	$T = 0,8$	$DF = 43$	$Pr = 0,4$	$T = 0,7$	$DF = 43$	$Pr = 0,5$
Variance inégale	$T = 0,9$	$DF = 43$	$Pr = 0,4$	$T = 0,7$	$DF = 41,2$	$Pr = 0,5$

Tableau 5

Facteur de corrélation de Pearson r et sa probabilité Pr entre les courbures interne et externe.

Pearson correlation factor r , and its probability Pr , between internal and external curvatures

Groupe (échantillon)	r	r^2	Pr
Homme actuel (33)	0,6	0,4	0,0
Néandertal (11)	0,5	0,3	0,1
Taforalt (21)	0,7	0,5	0,0

droite et gauche, la Ferrassie I droite, Krapina 153 et 154 gauches) présentent une courbure supérieure plus prononcée que l'inférieure, ce qui ne se retrouve chez aucun grand singe [42,43] (elles sont dans un état suffisamment complet pour que ces valeurs soient pratiquement exactes). Par ailleurs, sur l'échantillon étudié, aucune clavicle néandertalienne ne présente une morphologie de type III, contrairement au cas de l'homme actuel.

Dans la population de Taforalt, les clavicles de type II sont identiques à celles de l'homme actuel, en

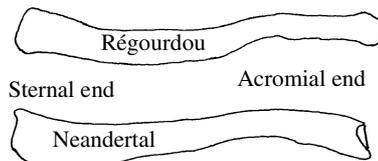


Fig. 3. Morphologie des clavicles néandertaliennes (vue dorsale ; échelles non respectées).

Fig. 3. Morphology of Neanderthal clavicles, in dorsal view (scale not respected).

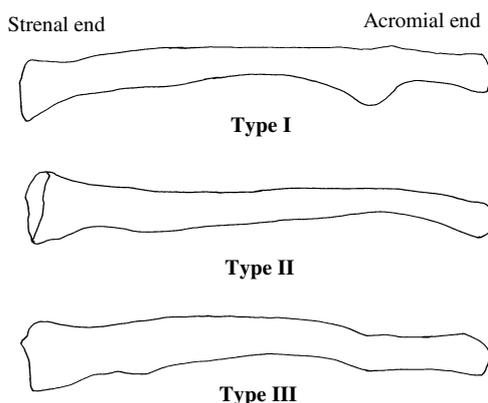


Fig. 4. Les trois types de clavicle chez l'homme actuel (définition : voir [23,42]).

Fig. 4. The three types of modern man clavicle (for a definition: see [23,42]).

Tableau 6

Proportion de clavicle de type I, II et III. Certaines clavicles présentent à la fois deux morphologies (type II et III), ce qui explique que le total puisse être supérieur à 100%.

Clavicle-type proportion. Some clavicles show sometimes both type-II and -III morphologies. Thus the sum can be superior to 100%

	Type I	Type II	Type III
Taforalt	61,9%	38,1%	33,0%
Homme	84,9%	15,1%	24,2%
Néandertal	21,4%	78,6%	0,0%
Grands singes	0,0%	100,0%	0,0%

dehors de trois d'entre elles : Taf XIX-3, Taf VIIa et Taf XXVc. La première possède une morphologie proche de celle des néandertaliens et les deux autres (Taf VIIa et Taf XXVc) ne présentent pas de courbure inférieure, mais seulement une courbure supérieure. Cette dernière est peu prononcée et traduit alors une morphologie rectiligne, comme dans le cas de la clavicle Taf XVc, où il est impossible de déterminer des courbures.

Dans l'ensemble, les clavicles de Taforalt ne sont pas significativement différentes de celles de l'homme actuel, en dehors d'une plus forte proportion de clavicles de type II.

3.3. Longueur clavulaire

Les valeurs moyennes des longueurs clavulaires des hommes actuels, des néandertaliens et des hommes de Taforalt sont identiques (Tableau 8). Cependant, la population néandertalienne est hétérogène pour ce caractère. En effet, les clavicles provenant d'individus d'Europe occidentale sont très longues, alors que celles de Krapina sont beaucoup plus courtes (Tableau 9). Cette observation, confirmée par [21,34], montre que les clavicles néandertaliennes d'Europe occidentale tendent à être plus longues que celles d'Europe centrale et du Proche-Orient. La population de Taforalt est, au contraire, homogène pour ce caractère et entre dans la variabilité de l'homme actuel.

4. Discussion

4.1. Les courbures en vue crâniale

Comme nous l'avons vu, les clavicles néandertaliennes ne sont pas plus sinueuses que celles de l'homme anatomiquement moderne en vue crâniale. Cette impression de forte sinuosité est due à l'extrême longueur des clavicles néandertaliennes étudiées.

Tableau 7

Test-*t* comparant les courbures inférieure et supérieure entre les néandertaliens, les orangs-outans et l’homme actuel.
t-Test comparing the inferior and superior curvatures between Neanderthal, modern human and orang-utan

Groupe	Courbure supérieure			Courbure inférieure		
	<i>N</i>	moyenne	SD	<i>N</i>	moyenne	SD
Nd	11	3,8	2,9	11	5,7	1,8
Oo	24	5,6	2,5	24	9,2	1,9
Variances égales	$T = -1,8$	$DF = 33$	$Pr = 0,1$	$T = -5,1$	$DF = 33$	$Pr = 0,0$
Variances inégales	$T = -1,7$	$DF = 17$	$Pr = 0,1$	$T = -5,2$	$DF = 20,9$	$Pr = 0,0$
Groupe	<i>N</i>	moyenne	SD	<i>N</i>	moyenne	SD
Hm	33	1,1	1,7	33	5,0	2,4
Nd	11	3,8	2,9	11	5,7	1,8
Variances égales	$T = -3,8$	$DF = 42$	$Pr = 0,0$	$T = -1,0$	$DF = 42$	$Pr = 0,3$
Variances inégales	$T = -2,9$	$DF = 12,3$	$Pr = 0,0$	$T = -1,1$	$DF = 23,1$	$Pr = 0,3$

La morphologie claviculaire en vue crâniale permet d’approcher deux capacités fonctionnelles importantes [39,40,42,43] pour un être bipède possédant des membres supérieurs manipulateurs et présentant donc une masse totale non négligeable :

- les capacités d’élévation du bras ;
- la plus ou moins grande adaptation à la station érigée, bras pendants.

Ainsi, les clavicules néandertaliennes et celles des hommes de Taforalt présentent une morphologie similaire en vue crâniale, ce qui montre que leur capacité d’élévation du bras et leur adaptation à la posture érigée étaient identiques.

4.2. Courbures en vue dorsale

Les valeurs des courbures et leurs proportions relatives, en vue dorsale, chez les néandertaliens sont spécifiques, car elles ne se retrouvent chez aucun primate

actuel, homme inclus. Or, la morphologie claviculaire en vue dorsale traduit l’architecture de l’épaule, et plus particulièrement la hauteur de la scapula par rapport au thorax [39,42,43]. Au sein des hominoïdes, cette dernière peut être basse par rapport au thorax, comme c’est le cas chez l’homme actuel, ou au contraire haute, comme c’est le cas chez les grands singes [31,38] (Fig. 6). La position de la scapula est révélée par la présence, ou l’absence, d’une courbure supérieure prononcée. En effet, la présence de cette courbure permet à l’extrémité sternale de rester parallèle au manubrium, tout en présentant une extrémité acromiale, donc une scapula, haute par rapport au thorax. Ainsi, le muscle subclavier, et surtout le ligament costo-claviculaire, ne subissent aucune élongation [39,42,43]. Or, ce dernier contrôle, pour l’essentiel, les mouvements de l’extrémité sternale de la clavicule [16], et son allongement augmenterait la mobilité de cette extrémité et donc les

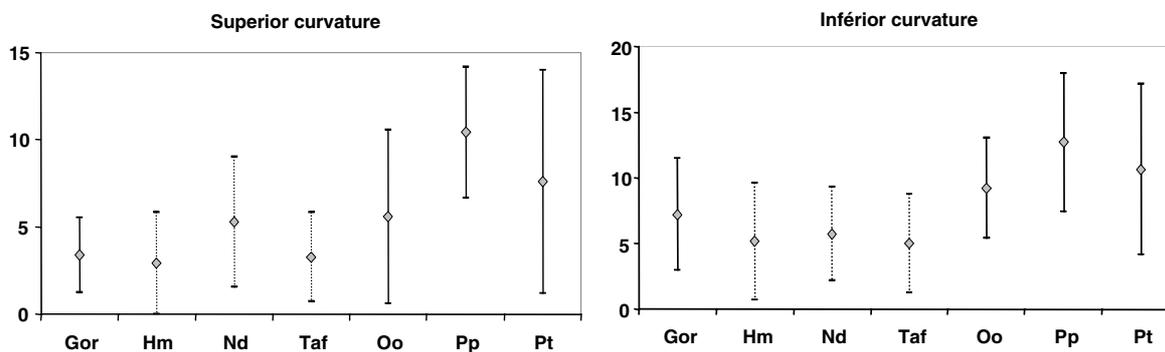


Fig. 5. Moyenne et amplitude de variations des courbures en vue dorsale chez les grands singes, l’homme actuel, la population de Taforalt et les néandertaliens

Fig. 5. Mean and range of variation of curvatures in dorsal view in great apes, modern human, Neanderthals, and the Taforalt population.

Tableau 8

Test-*t* sur les longueurs claviculaires des hommes actuels, des néandertaliens et de la population de Taforalt.

t-Test on clavicle lengths of modern humans, of Neanderthals and of the Taforalt population

Groupe	<i>N</i>	moyenne	SD
Hm	33	145,2	10,0
Nd	11	149,5	17,4
Variance égale	<i>T</i> = -1,0	<i>DF</i> = 42	<i>Pr</i> = 0,3
Variance inégale	<i>T</i> = -0,8	<i>DF</i> = 12,3	<i>Pr</i> = 0,4
Groupe	<i>N</i>	moyenne	SD
Hm	33	145,2	10,0
Taf	21	149,8	11,4
Variance égale	<i>DF</i> = 52	<i>T</i> = -1,6	<i>Pr</i> = 0,1
Variance inégale	<i>DF</i> = 38,6	<i>T</i> = -1,5	<i>Pr</i> = 0,1
Groupe	<i>N</i>	moyenne	SD
Nd	11	149,5	17,4
Taf	21	149,8	11,4
Variance égale	<i>DF</i> = 30	<i>T</i> = -0,05	<i>Pr</i> = 0,9
Variance inégale	<i>DF</i> = 14,6	<i>T</i> = -0,05	<i>Pr</i> = 0,9

risques de luxation de l'articulation sterno-claviculaire [39,42,43].

Ainsi, la morphologie claviculaire des néandertaliens montre que leur scapula était plus haute par rapport au thorax qu'elle ne l'est chez l'homme anatomiquement moderne, actuel ou fossile.

La population de Taforalt est caractérisée par :

- un taux élevé de clavicules de type II ;
- deux clavicules (Taf XVIIa, Taf XXVc) ayant une unique courbure supérieure (faiblement prononcée) ;
- une clavicule (Taf XIX-3) présentant une morphologie, en vue dorsale, similaire à celle des néandertaliens.

Tableau 9

Longueur des clavicules néandertaliennes.
Lengths of Neanderthal clavicles

Individu	Longueur totale (mm)
Régourdou R	152
Régourdou L	146
Kebara L	162
Kebara R	150,5
La Ferrassie 1 R	173,5
La Ferrassie 1 L	178
Neanderthal R	140
Krapina 142 R	149
Krapina 143 R	130,9
Krapina 153 L	145
Krapina 154 L	118

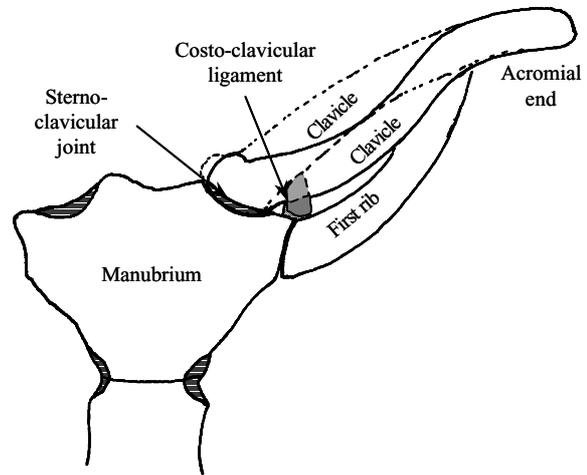


Fig. 6. Clavicules associées à une scapula haute par rapport au thorax. En pointillés : clavicule humaine. En traits pleins : clavicule de grand singe (d'après [38]).

Fig. 6. Clavicles associated with a high scapula in regard to the thorax. Dotted line: modern human clavicle. Full line: the great apes clavicle (from [38]).

Ces trois particularités ne pourraient-elles pas s'expliquer par la forte endogamie qui semblait exister au sein de cette population [6,7] ? Si c'est le cas, alors la morphologie des clavicules néandertaliennes, et donc aussi l'architecture particulière de leur épaule, peut être le fait d'une dérive génétique importante dans une population de petite taille. Cette interprétation des caractères néandertaliens rejoint celles déjà proposées par d'autres travaux [12,35,39,41].

4.3. Longueur claviculaire

L'élévation du complexe scapulaire chez les néandertaliens en regard de celui des hommes modernes permet d'expliquer l'extrême longueur des clavicules néandertaliennes de l'Ouest de l'Europe. En effet, pour un diamètre thoracique identique, plus la scapula est haute par rapport au thorax, plus la clavicule est longue. Ainsi, cette grande longueur claviculaire n'est due, ni à une largeur d'épaule exceptionnelle chez les néandertaliens [10,11,28,36,37], ni à un développement important des insertions claviculaires des muscles trapèzes et sterno-cleido-mastoïdiens [21].

La position haute de la scapula néandertalienne et l'allongement claviculaire associé ne sont pas sans conséquence sur l'efficacité du jet, car la clavicule maintient la distance manubrio-scapulaire constante.

Ainsi, lors des mouvements du bras d'avant en arrière, la scapula parcourt un arc de cercle autour du thorax, d'autant plus grand que la clavicule est longue. Or, pour une vitesse angulaire (w) donnée, plus la clavicule (R) est grande, plus la vitesse linéaire finale (v) sera importante, car $v = R w$. La grande longueur claviculaire des néandertaliens, associée à des capacités d'abduction et de flexion puissantes, liée à une morphologie scapulaire particulière [4,39] et à une forte musculature, entraîne des mouvements de jet beaucoup plus puissants chez eux que chez les hommes anatomiquement modernes, actuels et fossiles.

4.4. Discussion taxonomique

L'absence de courbure supérieure sur les clavicules Krapina 143 et les deux de Kebara ainsi que la plus faible longueur des clavicules des individus d'Europe centrale peuvent s'expliquer par l'existence d'un gradient géographique est-ouest, comme cela a déjà été remarqué pour d'autres caractères néandertaliens (hauteur de la voûte crânienne, largeur du thorax, stature... (par exemple, [2,21,33,35])). En d'autres termes, la spécificité de l'architecture de l'épaule néandertalienne dépendrait, comme pour ces autres caractères, de la provenance géographique des individus. Entre les néandertaliens occidentaux et les hommes modernes, les différences morphologiques observées sont importantes et vont dans le sens de l'existence de deux espèces humaines distinctes [12]. Au contraire, les individus provenant de régions plus orientales, comme Kebara et Krapina, modèrent cette affirmation [33]. Ce gradient est-ouest permet alors d'interpréter les néandertaliens comme une espèce polytypique présentant une variation morphologique clinale. Les populations d'*Homo erectus*, après s'être répandues dans l'Ancien Monde, et entre autre en Europe occidentale, ont évolué en un taxon polytypique, caractérisé par une succession de populations présentant des caractères néandertaliens de plus en plus prononcés à mesure que l'on progresse vers l'ouest. Pour les populations les plus occidentales, la différenciation aurait atteint un tel niveau lors de l'arrivée des premiers hommes modernes dans l'Ouest de l'Europe, que l'hybridation avec les populations locales n'aurait plus été possible, alors qu'elle aurait pu l'être encore au Proche-Orient : c'est la spéciation géographique par chevauchement circulaire [20], fréquente dans le monde animal en général, et chez les vertébrés en particulier [20].

5. Conclusion

La clavicule des néandertaliens présente de nombreuses spécificités par rapport à celle de l'homme anatomiquement moderne actuel et fossile, et reflète une architecture particulière de leur épaule, caractérisée par une scapula haute par rapport au thorax. Cette disposition scapulaire entraîne un allongement de la clavicule néandertalienne par rapport à celle de l'homme moderne et explique ainsi sa très grande longueur. Cet allongement claviculaire, associé à d'autres caractères scapulaires, implique une puissance supérieure à celle de l'homme actuel, lors des mouvements de jet.

Par ailleurs, la morphologie en vue dorsale et la longueur claviculaire suivent un gradient est-ouest comme celui observé pour d'autres caractères [2,21,33]. En d'autres termes, la morphologie claviculaire, en vue dorsale, présente un aspect d'autant plus « néandertalien » que les individus proviennent de contrées situées le plus à l'ouest en Europe. Ce gradient qui, à notre connaissance n'a jamais été explicitement décrit, a été la source de nombreux débats sur le statut taxonomique des néandertaliens et pourrait simplement montrer que ceux-ci constituent un taxon polytypique, caractérisé par une spéciation géographique à chevauchement circulaire. Ce type de spéciation est favorisé par la formation et la disparition successive de barrières géographiques telles que les populations humaines occidentales ont pu en connaître lors des différentes glaciations.

Remerciements

Je tiens à remercier les professeurs H. de Lumley, A. Langaney, D. Robinau, W. van Neer, P. Jenkins, C. Stringer et J. Radović, responsables des collections que j'ai été amené à consulter.

Références

- [1] G. Apostolakis, La clavicule de l'Homme, Arch. Anat. Histol. Embryol. 18 (1934) 169–180.
- [2] O. Bar Yosef, B. Vandermeersch, Premiers hommes modernes et néandertaliens au Proche-Orient : chronologie et culture, in: J.-J. Hublin, A.-M. Tillier (Eds.), Aux origines d'Homo sapiens, PUF, Paris, 1991, pp. 217–250.
- [3] M. Boule, L'Homme fossile de la Chapelle-aux-Saints, Ann. Paleontol. 7 (1912) 21–192.

- [4] S.E. Churchill, E. Trinkaus, Neandertal Scapular Glenoid Morphology, *Am. J. Phys. Anthropol.* 83 (1990) 147–160.
- [5] R. Dongen (van), The shoulder girdle and humerus of the Australian aborigine, *Am. J. Phys. Anthropol.* 21 (1963) 469–488.
- [6] D. Ferembach, Les restes humains épipaléolithiques de la grotte de Taforalt (Maroc oriental), *C. R. Acad. Sci. Paris* 248 (1959) 3465–3467.
- [7] D. Ferembach, Les Hommes du mésolithiques d’Afrique du Nord et le problème des isolats, *Bolm. Soc. Port. Cienc. Nat.* 8 (1960) 1–16.
- [8] D. Ferembach, Les hommes du mésolithiques d’Afrique du Nord et le problème des isolats, *Bolm. Soc. Port. Cienc. Nat.* 8 (1960) 1–16.
- [9] M.A. Harrington, T.S. Keller, J.G. Seiler, D.R. Weikert, E. Moeljanto, H.S. Schwartz, Geometric properties and the predicted mechanical behavior of adult human clavicles, *J. Biomech.* 26 (1993) 417–426.
- [10] J.-L. Heim, Les Hommes fossiles de la Ferrassie (Dordogne) et le problème de la définition des Néandertaliens classiques, *L’Anthropologie* 78 (1974) 81–112.
- [11] J.-L. Heim, Les hommes fossiles de la Ferrassie II, *Arch. Inst. Paléontol. Hum.* 38 (1982) 1–272.
- [12] J.-J. Hublin, Les origines de l’homme moderne : Europe occidentale et Afrique du Nord. Hominidae, in: G. Giacobini (Ed.), 2^e Congr. Int. Paléontol. Hum., Turin, Italie, Jaca Book, Milan, 1989, pp. 423–430.
- [13] F.A. Jenkins, The movement of the shoulder in clavicate and a clavicate, *Mammals, J. Morphol.* 144 (1974) 71–84.
- [14] F.A. Jenkins, P.J. Dumbrowski, E.P. Gordon, Analysis of the shoulder in brachiating spider monkeys (*Ateles geoffroyi*), *Am. J. Phys. Anthropol.* 48 (1978) 65–75.
- [15] I. Jit, H. Kaur, Rhomboid fossa in the clavicles of North Indians, *Am. J. Phys. Anthropol.* 70 (1986) 97–103.
- [16] I.A. Kapandji, Physiologie articulaire, tome 1, Membre supérieur, 5^e édition, Maloine, Paris, 1994.
- [17] W. King, The reputed fossil man of the Neanderthal, *Q. J. Sci.* 1 (1864) 88–97.
- [18] J.-P. Kleiweg de Zwaan, La clavicle des javanais de l’Est de Java, *L’Anthropologie* 41 (1931) 273–287.
- [19] A.E. Ljunggren, Clavicular function, *Acta. Orthop. Scand.* 50 (1979) 261–268.
- [20] E. Mayr, Populations, espèces et évolution, Hermann, Paris, 1974, Nouveau tirage, 1994.
- [21] T. Nara, Etude de la variabilité de certains caractères métriques et morphologiques des néandertaliens, thèse, université de Bordeaux-1, 1994 212 p.
- [22] G. Olivier, Technique de mesure des courbures de la clavicle, *C. R. Assoc. Anat.* 69 (39^e réunion, Nancy) (1951) 753–764.
- [23] G. Olivier, Anthropologie de la clavicle, *Bull. Mém. de la Soc. Anthropol. Paris* 2 (10^{ème} série) (1951) 67–99 et 121–157.
- [24] G. Olivier, La clavicle du Semnopithèque, *Mammalia* 17 (1953) 173–186.
- [25] G. Olivier, S. Capliez, Anthropologie de la clavicle, *Bull. Mém. Soc. Anthropol. Paris* 8 (10^e série) (1957) 225–261.
- [26] G. Olivier, M. Chabeuf, P. Lалуque, Anthropologie de la clavicle, *Bull. Mém. Soc. Anthropol. Paris* 5 (10^e série) (1954) 35–46.
- [27] F.G. Parson, On the modern English clavicle, *J. Anat. Physiol.* 51 (1917) 71–93.
- [28] E. Patte, Les Néandertaliens, Masson, Paris, 1955.
- [29] J. Radović, F.H. Smith, M.H. Wolpoff, The Krapina Hominids, An illustrated catalog of skeletal collection, Mladost Publishing House and Croatian Natural History Museum, Croatia, 1988.
- [30] L.J. Ray, Metrical and non-metrical features of the clavicle of the Australian Aboriginal, *Am. J. Phys. Anthropol.* 17 (1959) 217–226.
- [31] M. Sakka, Morphologie évolutive de la tête et du cou chez l’Homme et les Grands Singes. Application aux Hominidés fossiles, tome I : Ensembles anatomiques et cervicaux, *Cah. Paléanthropol.*, CNRS, Paris, 1985.
- [32] A.H. Schultz, The skeleton of the trunk and limbs of higher primates, *Hum. Biol.* 2 (1930) 303–438.
- [33] F.H. Smith, E. Trinkaus, Les origines de l’homme moderne en Europe centrale : un cas de continuité., in: J.-J. Hublin, A.-M. Tillier (Eds.), Aux origines d’Homo sapiens, PUF, Paris, 1991, pp. 251–290.
- [34] E. Trinkaus, The Shanidar neandertals, Academic Press, New York, 1983.
- [35] B. Vandermeersch, Homogénéité ou hétérogénéité des néandertaliens. Hominidae, in: G. Giacobini (Ed.), 2^e Congr. Int. Paléontol. Hum., Turin, Italie, Jaca Book, Milan, 1989, pp. 311–317.
- [36] B. Vandermeersch, La ceinture scapulaire et les membres supérieurs, in: O.B. Yosef, B. Vandermeersch (Eds.), Le squelette Moustérien de Kebara 2, CNRS édition, Paris, 1991, pp. 157–178.
- [37] B. Vandermeersch, E. Trinkaus, The postcranial remains of the Regourdou 1 Neandertal: the shoulder and arm remains, *J. Hum. Evol.* 28 (1995) 439–476.
- [38] H.-V. Vallois, L’omoplate humaine. Étude anatomique et anthropologique, *Bull. Mém. Soc. Anthropol. Paris* 9 (7^e série) (1928) 129–168.
- [39] J.-L. Voisin, L’épaule des hominidés. Aspects architecturaux et fonctionnels, références particulières à la clavicle, Muséum national d’histoire naturelle, thèse, Paris, 2000, 442 p.
- [40] J.-L. Voisin, La clavicle humaine : adaptation à la station érigée ?, *Bioméd. Hum. Anthropol.* 18 (2000) 15–22.
- [41] J.-L. Voisin, Remarque sur l’extrémité proximale de l’humérus des hominoïdes et des atèles et des néandertaliens en particulier, *Bull. Mém. Soc. Anthropol. Paris* 12 (2000) 508–509.
- [42] J.-L. Voisin, Évolution de la morphologie claviculaire au sein du genre *Homo*. Conséquences architecturales et fonctionnelles sur la ceinture scapulaire, *L’Anthropologie* 105 (2001) 449–468.
- [43] J.-L. Voisin, The clavicle, a neglected bone. Morphology and relation to arm movements and shoulder architecture, *Anat. Rec.* (in prep.).