

Évolution / Evolution

Analyse morphologique et fonctionnelle du pelvis des primates Catarrhiniens : conséquences pour l'obstétrique

July Bouhallier *, Christine Berge *

FRE 26 96 CNRS, « Anatomie comparée », Muséum national d'histoire naturelle, 57, rue Cuvier, BP 55, 75005 Paris, France

Reçu le 4 février 2005 ; accepté après révision le 16 novembre 2005

Disponible sur internet le 23 mars 2006

Rédigé à l'invitation du Comité éditorial

Résumé

La présente étude a pour but de mettre en relation l'adaptation obstétricale des primates Catarrhiniens avec (1) les spécialisations locomotrices sur la cavité pelvienne et (2) l'encéphalisation du fœtus à terme. Le matériel comprend 49 pelvis, 18 crânes de femelles adultes, et 9 crânes de fœtus à terme. Les dimensions des fœtus sont reportées dans les détroits pelviens (conformation moyenne des détroits pelviens obtenue par superposition Procuste) et comparées aux dimensions crâniennes des adultes. Les résultats montrent que les primates non humains possèdent une mécanique obstétricale simple, qui peut présenter quelques difficultés à l'accouchement, soit parce que le fœtus est proportionnellement grand (*Hylobates*), soit parce que les spécialisations locomotrices réduisent les détroits pelviens (*Papio*). L'espèce humaine est la seule à présenter une mécanique obstétricale complexe, conséquence des interactions entre bipédie et parturition. L'encéphalisation n'a pas joué un rôle déterminant dans l'évolution de la fonction obstétricale humaine. **Pour citer cet article : J. Bouhallier, C. Berge, C. R. Palevol 5 (2006).**

© 2006 Académie des sciences. Publié par Elsevier SAS. Tous droits réservés.

Abstract

Morphological and functional analysis of the pelvis in Catarrhines: consequences for obstetrics. The study aimed at connecting obstetrical adaptations in Catarrhines with (1) locomotor specializations in the pelvic cavity, and (2) neonate encephalization. The material comprised 49 pelvis, 18 skulls of adult females, and 9 neonate skulls. The neonate dimensions were placed in the pelvic inlet, midplane and outlet (mean pelvic shape obtained by Procrustes superimposition) and compared with adult dimensions. The results showed that non-human primates possess simple obstetrical mechanics that may present some difficulties, either because the fetus is proportionally large (*Hylobates*), or because locomotor specializations reduce the pelvic dimensions (*Papio*). Humans have complex obstetrical mechanics, resulting from bipedalism and parturition interactions. Encephalization did not play a determinant role in the evolution of human obstetrics. **To cite this article: J. Bouhallier, C. Berge, C. R. Palevol 5 (2006).**

© 2006 Académie des sciences. Publié par Elsevier SAS. Tous droits réservés.

Mots clés : Pelvis ; Fœtus ; Obstétrique ; Locomotion ; Encéphalisation ; *Macaca* ; *Papio* ; *Hylobates* ; *Pan* ; *Gorilla* ; *Homo*

Keywords: Pelvis; Foetus; Obstetrics; Locomotion; Encephalization; *Macaca*; *Papio*; *Hylobates*; *Pan*; *Gorilla*; *Homo*

* Auteurs correspondants.

Adresses e-mail : jbouhal@mnhn.fr (J. Bouhallier), berge@mnhn.fr (C. Berge).

Abridged English version

Introduction

The proportions of the pelvic cavity are influenced by locomotor adaptations, and more specifically by body weight forces acting differently on pelvic walls, in quadrupedalism, bipedalism, hanging, and brachiation [8,9,25,26,33,38,43]. Only humans possess ‘obstetrical mechanics’ characterized by a tilted-forward foetal trajectory, and the rotation of the foetal skull in the pelvic cavity [3–7,11,18,23,26,27,29,34]. On the contrary, non-human primates have simple obstetrical mechanics (rectilinear trajectory and no rotation of the foetal head) [23]. In general, cephalic presentation is common to all primates [5,14,34,41]. However, in small species there may be a facial presentation of the neonate [14,34,41], and sometimes birth difficulties [5,14,15,24,26]. In the evolution of humans, influence of neonate encephalization is debatable [22,25–28].

The aim of the study was to compare pelvic and cephalic dimensions to propose evolutionary hypotheses in terms of obstetrics, which may be confronted with data from the literature.

Material and methods

The material comprised 49 adult female pelvises belonging to seven genera (*Macaca*, *Papio*, *Hylobates*, *Pongo*, *Pan*, *Gorilla*, and *Homo*), nine neonate skulls and 18 adult female skulls of the same species.

Twenty-two landmarks (Fig. 1) were defined to obtain the mean shape of pelvic inlet, midplane and outlet of the different species using the Procrustes superimposition [13,31]. Five obstetrical head diameters were measured (Fig. 2).

Results

Body weight acts differently on the pelvic walls according to various modes of locomotion. The pelvic inlet is directly conditioned by body weight acting on the segment joining the sacroiliac joint to the hip joint (Figs. 3 and 4).

Foetal dimensions are given in Fig. 5 and Table 1. In absolute dimensions, the neonate skull is larger in humans than in other species (Fig. 5). However, the skull has similar proportions (SOB/OF; BP/OF; Table 1). As compared with adults, small species (*Macaca*, *Papio* and *Hylobates*) have larger foetuses than large species (*Pan*, *Pongo*, *Gorilla*, and *Homo*) (Table 2). The foetus

of *Hylobates* is particularly large in reference to adults (Table 2).

When the skulls are placed in the pelvic inlet, midplane and outlet, we observed that foetal skulls of *Macaca* and *Pan* have no difficulties going through, whereas *Papio*, *Hylobates*, and *Homo* have to reduce cranial length OF (Figs. 6 and 7). The reasons are different. *Hylobates* has a large foetus (in proportion to adult size), whereas *Papio* and *Homo* have a reduced pelvic cavity because of locomotor adaptations (short distance between sacroiliac and hip joints). The foetal head in *Hylobates* and *Papio* has to reduce its cranial length with a strong backward extension of the head, leading to a facial presentation (SMB). In humans, the foetal head reduces its cranial length by a forward flexion of the head, leading to an occipital presentation (SOB). However, the flexion is not enough to allow the head to pass through the pelvic inlet. The head enters obliquely (sagittal head diameter in the diagonal pelvic inlet diameter) and rotates in midplane and outlet (Fig. 7).

Discussion

Three genera pose problems at birth for different reasons. Gibbons have large foetuses, whereas baboons and humans have small pelvic cavities. The human foetus is not particularly large at birth, and we agree with hypotheses suggesting that encephalization is due to post-natal growth [25,26,28]. On the one hand, there is no argument which proves that humans at birth are more encephalized than other primates. On the other hand, brain size concerns more the breadth and height of the skull (frontal and parietal lobes) than cranial length. Obstetrical mechanics concerns the length of the skull, which may be reduced by extension or flexion of the foetal head on the vertebral axis. On the contrary, breadth and height cannot be modified at birth by obstetrical constraints [18]. Human obstetrics results from early adaptation to bipedalism, not from encephalization [3,11,42]. This viewpoint is strengthened by humanlike traits in the australopithecine pelvic cavity, which indicate that relatively human-like obstetrical mechanics (flexion of the head, anteischiatric birth) was already present in early hominids (with ape-like adult cranial dimensions) [7–9,11,13,20,34,40].

1. Introduction

Situ  e   la charni re du tronc et des membres post rieurs, le pelvis est un organe multifonctionnel. Ses paires transmettent le poids du corps et servent de zones

d'insertion aux principaux muscles moteurs des membres postérieurs (inférieurs chez les humains). La cavité pelvienne (petit bassin chez les humains) constitue à la fois un réceptacle viscéral et un canal d'accouchement. Sur la cavité pelvienne s'exercent des contraintes multiples (forces musculaires et pondérales), d'autant plus complexes que certains muscles moteurs, comme les muscles de la queue, ont pu changer de rôle fonctionnel et devenir des muscles viscéraux liés à la sphère reproductrice et à la fermeture du plancher pelvien [2,8,17]. Les parois du pelvis sont donc soumises à des forces pondérales d'amplitudes et de directions différentes selon que l'animal se déplace en quadrupédie sur le sol, plus ou moins redressé sur les membres postérieurs, bipède, suspendu par les quatre membres, ou tracté par les membres antérieurs en milieu arboricole [8–10, 33].

Depuis les travaux de Waterman [43], Reynolds [33] et Schultz [38], les auteurs s'accordent à penser que la morphologie de la cavité pelvienne est prioritairement modelée par les adaptations locomotrices [8,9,25,26]. Schultz [38] fut l'un des premiers à montrer que la bipédie a conduit à la réduction de la cavité pelvienne d'avant en arrière et de haut en bas (par comparaison avec les autres espèces) et, par voie de conséquence, à un accouchement difficile. En effet, le diamètre sagittal du détroit supérieur du pelvis est plus court que le diamètre sagittal du crâne fœtal, ce qui oblige le crâne fœtal à s'engager obliquement, ou transversalement, dans le pelvis maternel [3,7,9,11,23,26,27,34]. De fait, l'espèce humaine est caractérisée par une « mécanique obstétricale » complexe [18,29]. Le crâne foetal effectue une flexion et une rotation dans la cavité pelvienne maternelle, en suivant une trajectoire incurvée vers l'avant [7–9,11,13,25,26,34]. À l'inverse, chez les autres primates, comme chez tous les mammifères, à l'exception des humains, le fœtus suit une trajectoire rectiligne et n'effectue pas de rotation [23]. Pourtant, l'observation suggère que les singes ont parfois une naissance difficile [14,15,24,26]. Bien que la présentation céphalique soit commune à tous les primates [14, 34,41], l'accouchement par le siège peut se produire comme chez les humains et conduit à une mortalité fœto-maternelle [14–16]. En revanche, le déroulement de l'accouchement est différent. Les petits singes naissent généralement avec la face tournée vers l'avant du corps maternel [14,34,41], tandis que le nouveau-né humain, après rotation, sort le plus souvent avec la face tournée vers l'arrière du corps maternel [18,29,34].

L'encéphalisation de l'espèce humaine est souvent citée comme facteur évolutif de la fonction obstétricale. Le terme « encéphalisation » sert classiquement à dé-

crire l'augmentation du volume du cerveau relativement à la taille des espèces. La comparaison chez les adultes du poids du cerveau relativement au poids corporel montre que *Homo sapiens* a un niveau d'encéphalisation supérieur à celui des autres simiens à l'âge adulte [6]. Mais en est-il de même à la naissance ? Leutenegger [25] a montré qu'il existait une même relation d'allométrie négative entre le poids corporel du fœtus et celui de l'adulte pour l'ensemble des simiens. Les espèces de petite taille ont un fœtus proportionnellement plus grand que les espèces de grande taille. Dans cette comparaison, les humains à la naissance n'ont pas un cerveau plus grand relativement à leur corps, mais sont seulement plus grands dans toutes leurs dimensions [25, 26,28]. L'augmentation non proportionnelle du volume crânien humain se ferait donc après la naissance, grâce à une croissance plus longue et en même temps plus rapide de l'encéphale [12,22,26,27].

Notre étude a pour but de préciser les interactions entre (1) les adaptations locomotrices et obstétricales sur la cavité pelvienne et (2) les dimensions du crâne fœtal, de manière à proposer une hypothèse obstétricale pouvant être confrontée aux données de la littérature. La méthode Procuste sert à obtenir la conformation moyenne des détroits pelviens mais n'a pas pour but une analyse statistique.

2. Matériel et méthode

2.1. Matériel

Le matériel comprend : (1) 49 pelvis adultes féminins, soit cinq *Macaca mulatta*, cinq *Papio sphinx*, trois *Hylobates leucogenys*, un *Hylobates lar*, 7 *Pan troglodytes*, un *Pongo pygmaeus*, trois *Gorilla gorilla*, 24 *Homo sapiens*, (2) 18 crânes adultes femelles, soit trois *Macaca mulatta*, deux *Papio sphinx*, un *Hylobates concolor*, trois *Pan troglodytes*, trois *Pongo pygmaeus*, trois *Gorilla gorilla*, trois *Homo sapiens* et (3) neuf crânes de fœtus à terme, soit un *Macaca mulatta*, un *Papio sphinx*, un *Hylobates lar*, un *H. leucogenys*, un *Pongo pygmaeus*, deux *Pan troglodytes*, un *Gorilla gorilla*, un *Homo sapiens*. Les crânes des fœtus sont formolés, à l'exception de celui du gorille. Le matériel provient des collections du Muséum national d'histoire naturelle (Anatomie comparée).

2.2. Méthodes

Vingt-deux points repères ont été définis sur les parois internes de la cavité pelvienne [13]. Ces points délimitent les détroits supérieur, moyen et inférieur du

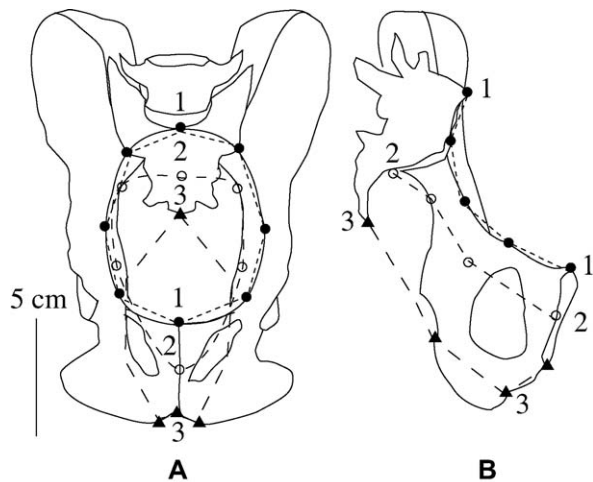


Fig. 1. Mesures des trois détroits pelviens (*Papio anubis* femelle). A : Vue ventrale ; B : Vue latérale interne (côté gauche). 1-1: détroit supérieur (8 points); 2-2: détroit moyen (6 points); 3-3: détroit inférieur (8 points).

Fig. 1. Measurements of pelvic inlet (female *Papio anubis*). A: Anterior view; B: Internal lateral view (left side). 1-1: pelvic inlet; 2-2: midplane; 3-3: outlet.

pelvis (Fig. 1). Les points ont été digitalisés à l'aide du 3D Revpro DX Microscribe (précision : 0,1 mm). Nous avons calculé la forme moyenne des trois détroits du pelvis dans chaque espèce, en utilisant la superposition Procruste (mise à l'échelle et superposition par les moindres carrés des points homologues des détroits) [13,31]. Cinq diamètres crâniens ont été définis sur les crânes des fœtus et appliqués aux adultes : OF : d. occipital-frontal ; OM : d. occipital-mentonnier ; SOB : d. sous-occipital-bregmatique ; SMB : d. sous-mentonnier-bregmatique ; et BP : d. bipariétal (Fig. 2). Nous avons préféré utiliser les dimensions du fœtus humain de Farabeuf et Varnier [18], plus représentatives d'une population européenne.

3. Résultats

3.1. Contraintes pondérales et patrons locomoteurs

Bien que les primates non humains possèdent une grande diversité de répertoires locomoteurs, il est classique de considérer que leur morphologie est prioritairement marquée par un type de locomotion [4,30]. Nous ne soulèverons pas ici le problème bien connu que posent les grands singes africains (*Pan*, *Gorilla*), qui ont hérité d'une morphologie d'animaux grimpeurs et suspendus, bien qu'ils se déplacent le plus souvent au sol en quadrupédie [4,10,19,21]. Trois principaux pa-

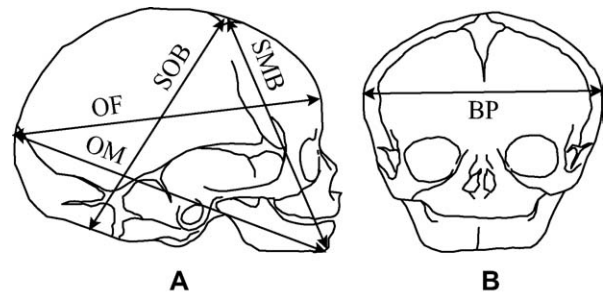


Fig. 2. Mesures du crâne du fœtus à terme (*Homo sapiens*). A : vue latérale ; B : vue antérieure. OF : Diamètre occipito-frontal; OM: d. occipito-mentonnier; SOB: d. sous-occipito-bregmatique; SMB: d. sous-mentonnier-bregmatique; BP: d. bi-pariétal.

Fig. 2. Measurements of neonate skull diameters (*Homo sapiens*). A: Lateral view; B: Anterior view. OF: occipito-frontal diameter; OM: occipito-mental d.; SOB: sub-occipito-bregmatic d.; SMB: sub-mental-bregmatic d.; BP: bi-parietal d.

trons pelviens sont clairement définis : celui des quadrupèdes terrestres (type babouin), celui des brachiacteurs et des grimpeurs arboricoles (type gibbon et chimpanzé), et celui des bipèdes terrestres permanents (type humain) [8,11]. Nous avons représenté ces trois patrons pelviens dans les conditions de leurs principales activités locomotrices (Fig. 3). Rappelons que la cavité pelvienne s'inscrit entre six articulations : l'articulation lombo-sacrée, les deux articulations sacro-iliaques, les deux articulations coxo-fémorales et la symphyse pubienne. Les distances interarticulaires, lorsqu'elles ne sont pas verticales, constituent des bras de leviers en association avec les forces pondérales. La distance entre l'articulation sacro-iliaque et l'articulation coxo-fémorale est particulièrement modifiée par la locomotion [10]. Chez les singes quadrupèdes terrestres de type babouin, dont le poids porte davantage sur le membre postérieur (plus de 50%) que chez les autres mammifères quadrupèdes [30], les forces pondérales agissent « en compression » sur la distance interarticulaire et créent des forces de cisaillement sur l'articulation sacro-iliaque [8]. Au contraire, chez le gibbon suspendu, cette même distance subit des forces de « tension » résultant de la suspension, et les forces de cisaillement sont inexistantes. Le poids du corps est tracté par les membres antérieurs, tandis que le poids des membres postérieurs agit en sens inverse sur les articulations des hanches. Chez les humains, la bipédie conduit à une situation relativement proche de celle des singes quadrupèdes terrestres. Le segment interarticulaire, dont l'inclinaison varie au cours de la marche, crée des mouvements de cisaillement sur l'articulation sacro-iliaque tendant à déséquilibrer le pelvis. La totalité du poids étant transférée aux membres inférieurs a pour consé-

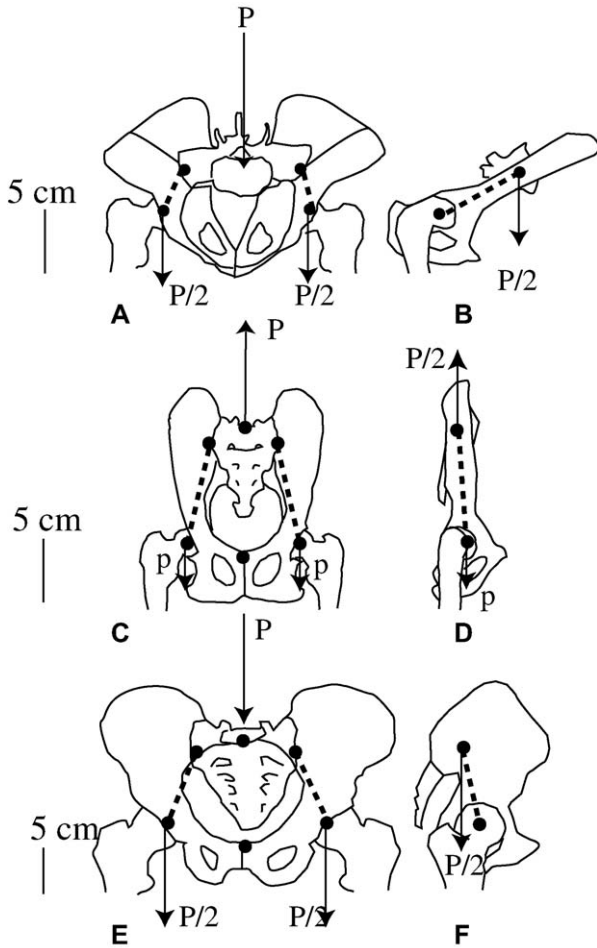


Fig. 3. Forces pondérales s'exerçant sur les parois de la cavité pelvienne. **A–B:** *Papio* en quadrupédie terrestre ; **A** : vue antérieure ; **B** : vue latérale. P : 55% du poids total du corps [30]. **C–D:** *Hylobates* en brachiation. **C** : vue antérieure ; **D** : vue latérale ; P : poids total du corps, moins la force pour se suspendre ; p : poids du membre postérieur. **E–F:** *Homo* en bipédie. **E** : vue antérieure ; **F** : vue latérale. P : poids total du corps. En pointillés : segment interarticulaire subissant des forces de compression (bipédie, quadrupédie), et de tension (suspension).

Fig. 3. Body weight forces exerted on pelvic walls. **A–B:** *Papio* in quadrupedalism; **A**: cranial view; **B**: lateral view. P: 55 % of body weight [30]. **C–D:** *Hylobates* in brachiation; **C**: ventral view; **D**: lateral view; P: body weight minus force for suspension; p: hindlimb weight. **E–F:** *Homo* in bipedalism. **E**: anterior view; **F**: lateral view. P: body weight. Dotted lines: interarticular segment differently stressed by body weight: compressive forces (bipedalism, quadrupedalism), tensile forces (suspensory behaviour).

quence une réduction drastique de ce segment [4,8,9, 38,43].

La Fig. 4 montre que les proportions du pelvis varient en fonction du segment interarticulaire décrit plus haut. La cavité pelvienne de *Papio* (quadrupède) tend à être courte d'avant en arrière et de haut en bas (déroit supérieur circulaire), tandis que chez *Hylobates* et *Pan*

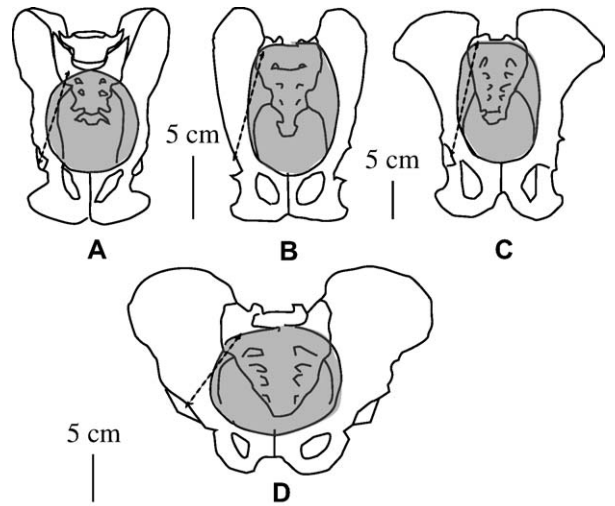


Fig. 4. Proportions du déroit supérieur dans les différents pelvis. **A** : *Papio*, **B** : *Hylobates*; **C** : *Pan*; **D** : *Homo*. En gris : déroit supérieur. En pointillés : segment interarticulaire contraint par le poids corporel (voir Fig. 3).

Fig. 4. Pelvic inlet proportions in pelvis. In grey: pelvic inlet. Dotted lines: interarticular segment stressed by body weight (see Fig. 3).

(suspendus et grimpeurs), la cavité pelvienne est allongée (déroit supérieur ovale). La cavité pelvienne humaine est fortement réduite d'avant en arrière et de haut en bas (déroit supérieur plus court que large).

3.2. Dimensions des fœtus à terme

Les crânes fœtaux sont de taille et de proportions très différentes (Tableau 1). La forme du crâne varie de presque circulaire chez les grands singes et les humains à un ovale très allongé chez les gibbons. Le trait le plus marquant qui peut poser problème à l'accouchement est la saillie de la région du menton. Sur la Fig. 5, nous avons reporté le diamètre occipito-mentonnier (OM) qui peut dépasser en longueur le diamètre occipito-frontal (OF). Les fœtus du gibbon, de l'orang-outan et du chimpanzé ont des faces particulièrement saillantes en comparaison des fœtus du macaque, du gorille et de l'humain. Curieusement, la face du babouin n'est pas tellement saillante à la naissance, alors qu'elle se développe en museau très prononcé chez l'adulte. En valeurs absolues, le nouveau-né humain possède le crâne le plus volumineux. Mais en proportions, son crâne n'est pas plus haut (SOB/OF) ni plus large (BP/OF) que celui des autres fœtus (Tableau 1).

Tableau 1

Dimensions et proportions de 9 crânes de fœtus à terme chez les primates Catarrhiniens. Mesures en millimètres, indices en pourcentage, code des mesures sur la Fig. 1

Dimensions and proportions of nine neonate skulls in Catarrhines. Measurements in millimetres, indices in percentage. See code for measurements in Fig. 1

Genres	OF	OM	SOB	SMB	BP	BP/OF	OM/OF	SOB/OF
<i>Macaca</i>	50	56	35,5	32	38	76	112	71
<i>Papio</i>	73	85	60	62	54	73	116	82
<i>Hylobates</i> ¹	68	82	42	58	47	69	121	62
<i>Hylobates</i> ²	62	62	44	47	44	71	100	71
<i>Pongo</i>	80	100	77	91	64	80	125	96
<i>Pan</i>	75	90	65	68	60	80	120	87
<i>Pan</i>	74	98	61	83	60	81	125	82
<i>Gorilla</i>	100	114	71	84	78	78	114	71
<i>Homo</i>	120	135	95	95	92,5	77	113	79

Macaca : *M. mulatta* ; *Papio* : *P. sphinx* ; *Hylobates*¹ : *H. lar* ; *Hylobates*² : *H. leucogenys* ; *Pan* : *P. troglodytes* ; *Pongo* : *P. pygmaeus* ; *Gorilla* : *G. gorilla* ; *Homo* : *H. sapiens*.

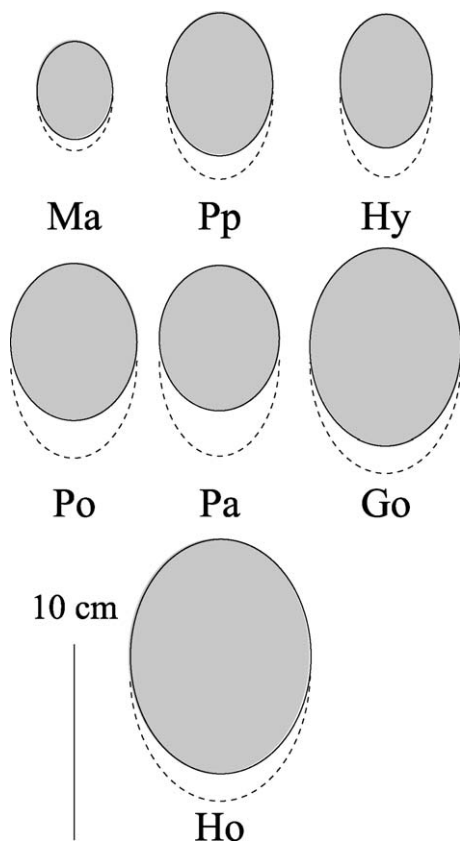


Fig. 5. Crânes des fœtus à terme (valeurs absolues). En gris: dimensions du crâne (OF, OP). En pointillés: longueur maximale de la tête (OM). Ma : *Macaca mulatta* ; Pp : *Papio sphinx* ; Hy : *Hylobates lar* ; Po : *Pongo pygmaeus* ; Pa : *Pan troglodytes* ; Go : *Gorilla gorilla* ; Ho : *Homo sapiens*.

Fig. 5. Foetal skulls (absolute values). In grey: cranial dimensions (OF, OP). Dotted lines: maximal head length (OM).

Les crânes des fœtus sont plus ou moins volumineux comparés aux crânes des adultes femelles (Tableau 2). Les indices de proportion sont élevés chez les primates de petite taille, dont les femelles adultes n'excèdent pas 15 kg (*Macaca*, *Papio*, *Hylobates*), alors que ces mêmes indices sont beaucoup plus faibles chez les primates de grande taille, dont les femelles adultes pèsent plus de 35 kg (*Pan*, *Pongo*, *Gorilla* et *Homo*). Ceci suggère que les espèces de petite taille ont des fœtus proportionnellement plus volumineux que les espèces de grande taille [25]. Le crâne du gibbon se distingue des autres espèces à la naissance, en étant le plus grand en longueur et en hauteur (SOB, SMB, OF). Le fœtus à terme humain n'est pas proportionnellement plus grand que celui des autres espèces si l'on compare ses dimensions avec celles du crâne adulte. La longueur du crâne OF est particulièrement courte, tandis que la longueur OM est la seule dimension supérieure à celles des autres

Tableau 2

Relations entre les dimensions crâniennes du fœtus à terme et de l'adulte en % (sept fœtus et 18 adultes en valeurs moyennes). ^a : Diamètre occipito-nasal chez les adultes non humains et ^b : diamètre bi-temporal chez les adultes non humains. Code des mesures

Relationships between neonate and adult cranial dimensions in % (seven foetuses, 18 adults in mean values). ^a : Occipito-nasal diameter in non-human adults; ^b : bi-temporal diameter in non-human adults. See code for measurements in Table 1

Espèces	OF ^a	OM	SOB	SMB	BP ^b
<i>Macaca mulatta</i>	64,0	46,9	93,6	34,5	67,1
<i>Papio sphinx</i>	51,7	38,8	77,9	48,4	77,4
<i>Hylobates lar</i>	59,3	45,7	83,9	60,5	73,3
<i>Pongo pygmaeus</i>	39,6	21,0	49,3	44,0	49,3
<i>Pan troglodytes</i>	38,4	26,7	55,1	39,2	63,1
<i>Gorilla gorilla</i>	32,3	50,8	68,3	42,5	73,2
<i>Homo sapiens</i>	28,5	63,1	64,7	45,9	71,2

espèces relativement aux adultes (Tableau 2). En revanche, relativement aux adultes, le crâne du fœtus humain est moins large (BP) et moins haut (SOB) que celui des fœtus de babouins, de gibbons, de gorilles (Tableau 2). Le crâne du fœtus humain est également moins haut que celui des fœtus de macaques.

Nous avons cherché dans la littérature d'autres informations pour mieux cerner l'influence de la taille des fœtus et du processus d'encéphalisation sur l'accouchement. Les données sur les fœtus fournies par Schultz [35–37,39] montrent que le gibbon a une gestation longue pour sa taille adulte (5–6 kg), et que son fœtus est le plus volumineux (poids corporel) et le plus cérébralisé (poids du cerveau) proportionnellement à l'adulte (Tableau 3). Le fœtus humain ne se distingue des autres, ni par la durée de sa gestation (équivalente à celle de l'orang-outan), ni par son poids corporel (inférieur à celui du macaque et du gibbon en proportion de l'adulte), ni par le poids de son cerveau (le plus faible de tous en proportions de l'adulte). Cette dernière information montre qu'à l'évidence, l'encéphalisation humaine résulte de la croissance post-natale.

3.3. Placement des crânes fœtaux dans les détroits pelviens

Lors de l'accouchement, le fœtus à terme franchit successivement le détroit supérieur, le détroit moyen et le détroit inférieur. Le placement de la tête dans le détroit supérieur, par lequel le fœtus aborde le pelvis, est essentiel pour le bon déroulement de l'accouchement. On connaît mal l'accouchement des primates non humains. On sait seulement que le fœtus n'effectue

pas de rotation (les diamètres crâniens sagittaux s'inscrivant dans les diamètres pelviens sagittaux) et que la face est tournée vers le ventre maternel [14,34,41]. Sur la Fig. 6, nous avons représenté les tracés du crâne des fœtus des singes Cercopithécidés (*Macaca*, *Papio*) et du petit singe Hominoidea (*Hylobates*) dans les détroits pelviens. La largeur du crâne ne varie pas, mais la longueur peut être différente selon que le fœtus est fléchi ou non. La présentation qui ne présente ni extension ni flexion est occipito-frontale (OF). C'est celle du fœ-

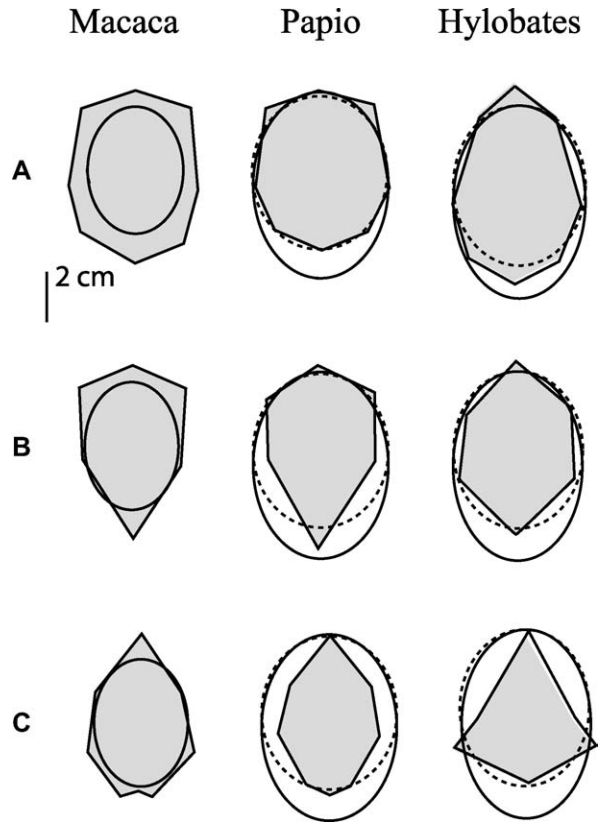


Fig. 6. Crânes des fœtus à terme dans les détroits supérieurs (A), moyens (B) et inférieurs (C) des primates Cercopithécidés (*Macaca*, *Papio*) et des petits singes Hominoidea (*Hylobates*). En gris : les détroits pelviens (conformation moyenne par superposition Procuste). Traits pleins : dimensions crâniennes (OF, OP). En pointillés : SMB (présentation faciale) chez *Papio* et *Hylobates*. La réduction de la longueur du crâne implique une forte extension de la tête en arrière. Fig. 6. Foetal skulls in pelvic inlets (A); midplanes (B) and outlets (C) in Cercopithecids (*Macaca*, *Papio*) and lesser apes (*Hylobates*). In grey: pelvic inlets, midplanes and outlets (mean shape by Procrustes superimposition). Continuous lines: skull dimensions (OF, OP). Dotted lines: SMB (facial presentation) in *Papio* and *Hylobates*. The reduced skull length involved a strong backward head extension.

Tableau 3
Taille relative et encéphalisation des fœtus à terme, d'après les données de Schultz [37,39] complétées par [5,6]
Relative size and neonate encephalization from Schultz [37,39] completed by [5,6]. First column: species; second column: gestation in weeks; third column: foetus/adult body weight; fourth column: foetus/adult brain weight

Espèces	Gestation (semaines) ^a	Poids corporel fœtus/adulte ^b	Poids du cerveau fœtus/adulte ^b
<i>Macaca</i>	20–24	6,7	40,9
<i>Papio</i>	25 ^c	3,9 ^d	—
<i>Hylobates</i>	30	7,5	62,7
<i>Pongo</i>	39	4,1	40,4
<i>Pan</i>	33–34	4,0	45,3
<i>Gorilla</i>	—	2,4	59,4
<i>Homo</i>	38	5,5	23,3

^a : [37,39] ; ^b : [39] ; ^c : [5]; ^d : [5,6].

tus du macaque, dont les dimensions fœtales passent sans problème les trois détroits. En revanche, cette présentation ne permet pas le passage du fœtus du babouin ou du gibbon. Pour réduire la longueur de la tête, deux orientations sont théoriquement équivalentes (mêmes longueurs), SOB et SMB. L'orientation sous-mento-bregmatique (SMB) est celle que prend le fœtus de *Papio* et *Hylobates*. Elle correspond à une présentation faciale, grâce à l'extension maximale de la tête vers l'arrière relativement à l'axe vertébral.

À l'image des autres grands singes (*Pongo*, *Gorilla*), l'accouchement du chimpanzé est simple. On observe sur la Fig. 7 que l'espace entre les parois du crâne fœtal et celle des détroits pelviens est vaste et ne nécessite ni flexion, ni extension du fœtus pour franchir les détroits pelviens. En revanche, le crâne du fœtus à terme humain doit réduire sa longueur par un engagement sous-occipito-bregmatique (SOB), ce qui correspond à une forte flexion du crâne vers l'avant relativement à l'axe vertébral (présentation occipitale). À la différence des autres primates, la réduction en longueur du crâne du fœtus à terme humain n'est pas suffisante pour franchir « normalement » le détroit supérieur (diamètre sagittal du crâne dans les diamètres sagittaux des détroits pelviens). Le crâne du nouveau-né s'engage obliquement dans le détroit supérieur, le diamètre sagittal du crâne entrant dans le diamètre diagonal du détroit. Le fœtus effectue ensuite une rotation pour retrouver l'orientation sagittale commune aux mammifères dans le détroit inférieur. Il est aussi obligé de se défléchir pour suivre la trajectoire imposée par les parois pelviennes [18,29,34].

4. Discussion

Le passage du fœtus à terme au travers des détroits pelviens pose problème dans trois genres de primates Catarrhiniens, et ceci pour des raisons différentes. Chez les primates non humains, il arrive que certaines espèces aient un fœtus proportionnellement grand. C'est le cas des gibbons. D'autres, comme les babouins, ont une cavité pelvienne de taille réduite en raison de l'adaptation du pelvis à la quadrupédie terrestre. La réduction en longueur du segment joignant l'articulation sacro-iliaque à l'articulation coxo-fémorale (bras de levier pondéral) réduit la cavité pelvienne d'avant en arrière et de haut en bas. Chez les gibbons et les babouins, la mécanique obstétricale est assez simple, comme dans les autres espèces de primates non humains (engagement sagittal dans les trois détroits pelviens et trajectoire fœtale rectiligne). Cependant, le crâne fœtal est contraint de réduire sa longueur par un engagement fa-

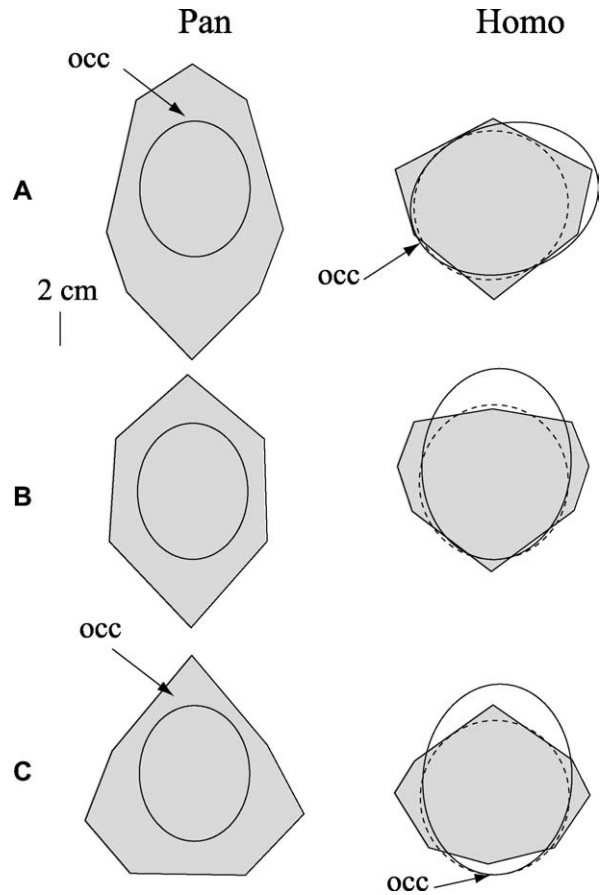


Fig. 7. Crânes des fœtus à terme dans les détroits supérieurs (A), moyens (B) et inférieurs (C) des grands singes (*Pan*) et des humains (*Homo*). En gris : détroits supérieurs, moyens et inférieurs (conformation moyenne par superposition Procrustes). Traits pleins : dimensions crâniennes (OF, OP). En pointillés : SOB (présentation occipitale) chez *Homo*. La réduction de la longueur du crâne implique une forte flexion de la tête en avant. occ: occipital. Le crâne du nouveau-né humain s'engage en oblique dans le détroit supérieur, puis effectue une rotation pour entrer sagittalement dans le détroit inférieur.

Fig. 7. Foetal skulls in pelvic inlets (A), midplanes (B), and outlets (C) in apes (*Pan*) and humans (*Homo*). In grey: pelvic inlets, midplanes and outlets (mean shape by Procrustes superimposition). Continuous lines: skull dimensions (OF, OP). Dotted lines: SOB (occipital presentation) in *Homo*. The reduced skull length involved a strong forward head flexion. occ: occipital. The human neonate skull is obliquely oriented in inlet, and sagittally oriented in outlet.

cial avec l'extension vers l'arrière de la tête. En revanche, l'accouchement humain est beaucoup plus complexe. Nos résultats montrent que l'encéphalisation n'a joué aucun rôle déterminant dans l'évolution de la fonction obstétricale, et ceci pour deux raisons. (1) D'une part, nous n'avons pas trouvé d'arguments pour démontrer que les humains sont plus cérébralisés à la

naissance que les autres primates. Certes, le crâne du fœtus humain est plus grand, en valeur absolue, comparé à celui des grands singes. Mais on peut objecter que ces derniers sont particulièrement petits, étant presque de même taille que les fœtus de macaques et de gibbons. En valeurs relatives, le fœtus humain n'est pas plus grand (poids corporel) et n'a pas un crâne plus volumineux que les fœtus des autres espèces (poids du cerveau, dimensions crâniennes). (2) D'autre part, l'encéphalisation des espèces se fait par l'accroissement des dimensions de largeur et de hauteur du crâne (lobes frontaux et pariétaux) et non par l'augmentation des longueurs. Mais, lorsque l'accouchement pose problème, ce sont les longueurs du crâne et non les largeurs et les hauteurs qui sont en cause. Dans la mécanique obstétricale humaine, la longueur du crâne fœtal peut être fortement modifiée (flexion de la tête) par l'action des forces exercées par les parois pelviennes sur le crâne fœtal, mais ce n'est pas le cas de la largeur et de la hauteur du crâne, qui sont des dimensions incompressibles [18]. Le pelvis fixe donc des limites à l'accroissement de ces dimensions cérébrales. Un autre argument nous amène à penser que l'encéphalisation, processus récent de l'évolution humaine, n'a joué qu'un rôle négligeable dans l'évolution obstétricale [1,8,11]. Les premiers hominidés bipèdes (australopithèques), dont le niveau d'encéphalisation à l'âge adulte était à peine supérieur à celui des actuels grands singes, possédaient déjà les traits morphologiques qui sont l'indice d'une parturition modifiée, comparée à celle des primates non humains. Comme chez les humains, ils avaient une cavité pelvienne de taille réduite d'avant en arrière et de haut en bas, et la forme des parois indique que l'accouchement se faisait vers l'avant du corps maternel (entre les branches du pubis délimitant le triangle urogénital) [7–10,13,20,34,40]. Washburn [42] suggère que la sélection pour la bipédie a représenté un « dilemme obstétrical » que les premiers hominidés ont résolu en naissant à un stade prématuré. Dans la croissance humaine, on a observé, en effet, que la croissance du fœtus humain se ralentit quelques semaines avant la naissance (le nouveau-né a donc la taille d'un fœtus plus jeune), ce qui facilite l'accouchement [32].

Remerciements

L'étude a été réalisée dans le cadre de la FRE 26 96 du CNRS, USM 302 du Muséum national d'histoire naturelle. Nous remercions S. Renous pour les discussions fructueuses sur le sujet, ainsi que les responsables des collections du Muséum national d'histoire naturelle

(Paris) pour l'accès aux collections. Nos remerciements vont aussi aux experts anonymes qui, par leurs questions, ont contribué à l'élaboration de cet article dans sa phase finale.

Références

- [1] M.M. Abitbol, Obstetrics and posture in pelvic anatomy, *J. Hum. Evol.* 16 (1987) 243–255.
- [2] M.M. Abitbol, Evolution of the ischial spine and of the pelvic floor in the Hominoidea, *Am. J. Phys. Anthropol.* 75 (1988) 53–67.
- [3] M.M. Abitbol, Ontogeny and evolution of pelvic diameters in Anthropoid primates and in *Australopithecus afarensis* (AL 288–1), *Am. J. Phys. Anthropol.* 85 (1991) 135–148.
- [4] L. Aiello, C. Dean, *An Introduction To Human Evolutionary Anatomy*, Academic Press London, San Diego, New York, Boston, Sydney, Tokyo, Toronto, 1990.
- [5] J. Altmann, *Baboon mothers and infants*, Harvard Univ. Press, Cambridge, MA, USA, 1980.
- [6] R. Bauchot, H. Stephan, Encéphalisation et niveau évolutif chez les simiens, *Mammalia* 33 (2) (1969) 225–275.
- [7] C. Berge, Interprétations fonctionnelles des dimensions de la cavité pelvienne de *Australopithecus afarensis* (AL 288–1), *Z. Morphol. Anthropol.* 78 (1991) 321–330.
- [8] C. Berge, L'évolution de la hanche et du pelvis des hominidés : bipédie, parturition, croissance, allométrie, *Cah. Paléanthropol.*, CNRS, Paris, 1993.
- [9] C. Berge, L'évolution du bassin humain : approche fonctionnelle, in: C. Susanne, E. Rebatto, B. Chiarelli (Eds.), *Anthropologie biologique, Evolution et Biologie Humaine*, De Broeck & Larcier, Bruxelles, 2003, pp. 225–231.
- [10] C. Berge, X. Penin, Effet de taille, convergence de forme et adaptations locomotrices sur le pelvis des simiens non humains, *Primatologie* 4 (2001) 139–231.
- [11] C. Berge, R. Orban-Segebarth, P. Schmid, Obstetrical interpretation of the australopithecine pelvic cavity, *J. Hum. Evol.* 13 (1984) 573–587.
- [12] B. Bogin, *Patterns of Human Growth*, University Press, Cambridge, 1998.
- [13] J. Bouhallier, C. Berge, X. Penin, Analyse Procuste de la cavité pelvienne des australopithèques (AL 288, Sts 14), des humains et des chimpanzés : conséquences obstétricales, *C. R. Palevol* 3 (2004) 295–304.
- [14] D. Bowden, P. Winter, D. Ploog, Pregnancy and delivery behavior in squirrel monkey (*Saimiri sciureus*) and other primates, *Folia Primatol. (Basel)* 5 (1967) 1–42.
- [15] E.M. Brandt, G. Mitchell, Parturition in primates: behavior related to birth, in: L.A. Rosenblum (Ed.), *Primate Behavior, Developments in Field and Laboratory Research*, Vol. 2, Academic Press, New York, 1971, pp. 177–223.
- [16] F. Cho, K. Hanari, M.T. Suzuki, S. Honlo, Relationship between fetal position and stillbirth in the *Cynomolgus* Monkeys (*Macaca fascicularis*): retrospective analysis, *J. Med. Primatol.* 14 (1985) 169–174.
- [17] H.O. Elftman, The evolution of the pelvic floor of primates, *Am. J. Anat.* 51 (1932) 307–346.
- [18] L.H. Farabeuf, H. Varnier, *Introduction à l'étude clinique et à la pratique des accouchements*, Nouv. ed. Steinel, Paris, 1904.
- [19] D.L. Gebo, Climbing, brachiation, and terrestrial quadrupedalism: Historical precursors of Hominid bipedalism, *Am. J. Phys. Anthropol.* 101 (1) (1996) 55–92.

- [20] M. Häusler, P. Schmid, Comparison of the pelvis of Sts 14 and AL 288-1: implications for birth and sexual dimorphism in australopithecines, *J. Hum. Evol.* 29 (1995) 363–383.
- [21] K.D. Hunt, The evolution of human bipedality: ecology and functional morphology, *J. Hum. Evol.* 26 (1994) 183–202.
- [22] H.V.F. Jordean, Newborn: adult brain ratios in Hominid evolution, *Am. J. Phys. Anthropol.* 44 (1976) 271–278.
- [23] D. Joulin, Anatomie et Physiologie Comparée du Bassin des Mammifères, *Arch. Gén. Méd.* (1864) 29–46.
- [24] W. Leutenegger, Beziehungen Zwischen der Neugeborenen-grösse und dem Sexualdimorphism am Becken bei simischen Primaten, *Folia Primatol.* (Basel) 12 (1970) 224–235.
- [25] W. Leutenegger, Functional aspects of pelvic morphology in simian primates, *J. Hum. Evol.* 3 (1974) 207–222.
- [26] W. Leutenegger, Encephalization and obstetrics in primates with particular reference to human evolution, in: E. Armstrong, D. Falk (Eds.), *Primate Brain Evolution: Methods and Concepts*, Plenum Press, New York, 1982, pp. 85–95.
- [27] D.G. Lindburg, Primate obstetrics: the biology of birth, *Am. J. Primatol.* (suppl. 1) (1982) 193–199.
- [28] G. Lynch, G.S. Hechtel, D. Jacobs, Neonate size and evolution of brain size in the anthropoid primates, *J. Hum. Evol.* 12 (1983) 519–522.
- [29] Y. Malinas, M. Favier, *Mécanique obstétricale*, Masson, Paris, 1979.
- [30] R.D. Martin, *Primate Origins and Evolution: a Phylogenetic Reconstruction*, Chapman & Hall, London, 1990.
- [31] X. Penin, <http://www.cpod.com/monoweb/aps>, 2001.
- [32] J.-C. Pineau, A.-M. Guihard-Costa, P. Droullé, Only two-phase models, Computed indendently for males and females are appropriate to describe fetal head growth, *Fetal Diagn. Ther.* 18 (2003) 207–216.
- [33] E. Reynolds, The evolution of the human pelvis in relation to the mechanics of the erect posture, *Papers Peabody Mus. Am. Archaeol. Ethnol. Harvard Univ.* XI (1931) 255–334.
- [34] K.R. Rosenberg, The evolution of the modern childbirth, *Yearb. Phys. Anthropol.* 35 (1992) 85–124.
- [35] A.H. Schultz, Observations on the growth, classification and evolutionary specialization of gibbons and siamangs, *Hum. Biol.* (1933) 212–255.
- [36] A.H. Schultz, The relative size of the cranial capacity in primates, *Am. J. Phys. Anthropol.* 28 (1941) 273–287.
- [37] A.H. Schultz, Ontogenetic specializations of man, *Arch. Julius Klaus Stiftung* 24 (1949) 197–216.
- [38] A.H. Schultz, Sex differences in the pelvis of primates, *Am. J. Phys. Anthropol.* 7 (1949) 401–423.
- [39] A.H. Schultz, Postembryonic age changes, in: H. Hofer, A.H. Schultz, D. Starck (Eds.), *Primatologia, Tome I: Systematic, Phylogeny, Ontogeny*, Basel, 1956, pp. 887–964.
- [40] R.G. Tague, C.O. Lovejoy, The obstetric pelvis of A. L. 288 (Lucy), *J. Hum. Evol.* 15 (1986) 237–255.
- [41] W. Trevathan, *Human Birth: an Evolutionary Perspective*, Aldine de Gruyter, New York, 1987.
- [42] S.L. Washburn, Tools and human evolution, *Sci. Am.* 203 (6) (1960) 62–75.
- [43] H.C. Waterman, Studies on the evolution of the pelvis of man and other primates, *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 58 (1929) 585–642.