

Paléontologie humaine et préhistoire (Anthropologie physique)

Morphogenèse de l'endostructure osseuse de l'ilion humain

Virginie Volpato

Forschungsinstitut Senckenberg, Senckenberganlage 25, 60325 Frankfurt am Main, Allemagne

Reçu le 29 octobre 2007 ; accepté après révision le 3 juin 2008

Disponible sur Internet le 9 août 2008

Présenté par Yves Coppins

Résumé

L'acquisition progressive pendant le stade infantile humain de la posture orthograde et de la locomotion bipède est responsable d'importants changements morphostructuraux de l'os au niveau du bassin et de l'articulation coxofémorale. Cette étude utilise des techniques d'analyse numérique d'images radiographiques et de relevés microtomographiques à haute résolution pour caractériser les propriétés texturales du réseau trabéculaire et les variations topographiques de l'enveloppe corticale dans une série ontogénétique de 15 ilions d'individus âgés entre 0 et 40 ans. Les résultats suggèrent que les principales structures de l'architecture trabéculaire fonctionnelles à la distribution et dissipation des charges posturales et locomotrices sont déjà reconnaissables à partir de la tranche d'âge d'un à deux ans, en association avec l'initiation d'une marche bipède non assistée. **Pour citer cet article : V. Volpato, C. R. Palevol 7 (2008).**

© 2008 Académie des sciences. Publié par Elsevier Masson SAS. Tous droits réservés.

Abstract

Bone endostructure morphogenesis of the human ilium. Through the human infantile stage, the progressive acquisition of the orthograde posture and bipedal locomotion is responsible for important morphostructural bony changes at the pelvis and the coxofemoral joint. This study uses digital processing techniques applied to a set of radiographic and microtomographic images to characterise the textural properties of the trabecular network and the topographic variation of the cortical shell in an ontogenetic series of 15 ilia from individuals aged between 0 and 40 years. The results suggest that the main structures of the trabecular architecture which are functional to the distribution and dissipation of the postural- and locomotor-related loads, are already recognizable at the age of 1–2 years, in association with the adoption of bipedal walking. **To cite this article: V. Volpato, C. R. Palevol 7 (2008).**

© 2008 Académie des sciences. Publié par Elsevier Masson SAS. Tous droits réservés.

Mots clés : Endostructure osseuse ; Morphogenèse ; Ilion ; Biomécanique ; Bipédie

Keywords: Bone endostructure; Morphogenesis; Ilium; Biomechanics; Bipedalism

Abridged English version

Introduction

Bone tissue responds and adapts to the external and internal biomechanical loads by alteration of its shape, mass and microstructure. Measurements of the topo-

Adresse e-mail : vvolpato@senckenberg.de.

graphic variation of the cortical shell and trabecular thickness, of bone volume fraction and degree of textural anisotropy (struct orientation) provide accurate information about the nature, direction, and magnitude of the loads and the intimate relationships between individual and biomechanical environment [3,9,17,20,23,24].

In humans, the progressive acquisition throughout the infantile stage of a full orthograde posture and mature bipedalism is responsible for important morphostructural changes at the pelvis and the sacroiliac and coxofemoral joints [33,34]. During this period, the functional setting of a characteristic trabecular pattern at the proximal femur clearly reflects a shift in the loading regimes associated with the initiation of unassisted bipedal walking as obligatory locomotion mode [27].

While the modalities and age-related phases of functional structuration of the trabecular network of the human proximal femur have been detailed qualitatively and quantitatively [1,27,28], the setting dynamics of the so-called “anthropic” model [12,13,22] of the iliac cancellous architecture (Fig. 1) and its relationships with the cortical shell are still poorly known [2,3,8,15,29].

In order to assess at what stage of development the structural features functionally connected with the distribution and dissipation of the postural- and locomotor-related loads are recognizable in the human ilium, this study applies advanced digital images processing techniques to characterize the textural properties of the trabecular network and the topographic variation of the cortical shell in an ontogenetic series.

Material and methods

The sample consists of 15 ilia from normal individuals representing the neoperinatal (P, 0–3 months; $n = 2$), the infantile (I, 1–2 years; $n = 5$), the juvenile (J, 5–10 years; $n = 5$), and the adult (A, 20–40 years; $n = 3$) age stages. The specimens, all from modern osteoanthropological collections, have been detailed by radiography (RX) and high-resolution ($45.5 \mu\text{m}$) microtomography (SR- μCT). The record has been digitally processed according to the protocols developed by Macchiarelli et al. [13], Mazurier et al. [14], and Volpato et al. [37].

On each ilium, the following three textural parameters of the cancellous network [16,19] have been measured on seven regions of interest (ROI) sampling the iliac body and the blade (Fig. 2): trabecular thickness (tb.th.), given as the mean value of a minimum of five randomly selected rod-like struts measured according to the half maximum height method [31]; trabecular bone volume (BV/TV), given as the ratio of trabecular bone area to

the total investigated area; degree of anisotropy (DA), an indicator of preferential orientation of the trabeculae, measured according to the line fraction deviation method (LFD; [6]) using the maxLFD value and its coefficient of variation [37].

On the 3D microtomographic-based reconstructions (software AMIRA v4.0, Mercury Computer Systems, Inc.), the thickness variation of the cortical shell has been measured according to four transversal parallel sections (s1–s4; Fig. 2).

Quantitative analyses have been performed by means of ImageJ v1.33 (National Institutes of Health) and MPSAK v2.9 (National Prehistoric Museum of Rome, in [4]) software packages. Estimated intra- and interobserver error of the measurements does not exceed 4 and 8%, respectively [37].

Results and discussion

In the investigated series of human ilia, the 2–3D characterization of the structural properties and comparative analysis of the age-related endostructural changes show that, since the age of 1–2 years (stage I), the trabecular architecture displays, at least qualitatively, the main topographic features typical of the adult condition (A) (Fig. 3).

Starting from a rather homogeneous neoperinatal (P) morphology of radial type (a common immature structural condition in mammals), the early setting of a functionally-related trabecular pattern is achieved through:

- an increase in structural heterogeneity of the network as a whole;
- a development of a distinct sacropubic (*spb*) and ilioischiatric (*iib*) bundles, which run through the blade towards the iliac body and cross at supra-acetabular level forming a “chiasma” of greater density (*tc*);
- a progressive destructuration of the iliac fossa;
- the generalized increase in trabecular thickness ($\bar{x}P = 137 \mu\text{m}$ versus $\bar{x}I = 169 \mu\text{m}$);
- site-related differential densification of the network;
- a local decrease in textural anisotropy (Fig. 4).

An age-related significant proportional decrease of the surrounding cortical shell thickness is also recorded along both the body and the blade (Fig. 5). This trend results in a “sandwich-like” construction, which assures a quite effective morphostructural compromise between load resistance capacity and the constraints imposed by the rheologic properties of the bone [3].

Following the infantile stage, the maturational trend of the iliac trabecular architecture continues through:

- loss of general density ($\bar{x}I = 33\%$ versus $\bar{x}A = 25\%$);
- densification of the antero-superior cristal portion (ROI 3);
- an increase in trabecular density heterogeneity;
- a localized decrease of the degree of textural anisotropy.

This structural process, which runs in correspondence with ontogenetic changes deeply affecting the external gross morphology of the sacroiliac and coxofemoral joints and of the femur [1,33,34], is primarily of functional nature, as it coincides with the growing action of the principally compressive loads associated to the adoption of unassisted bipedalism [32].

Functional research developed on immature series dealing with the site-specific structural properties and changes affecting the trabecular mesh and the cortical bone is relatively scarce [8,15,27,28]. Even if based on a limited number of cases, our preliminary results on the human ilium clearly illustrate the main age-related dynamics involved in the process of topographic setting of the cancellous network and their functional relationships with the progressive adoption, at the infant stage, of the orthograde posture and bipedal walking.

In the perspective to add new valuable elements to the study of the locomotor behaviour in fossil Primates, including hominids, the relative influence of the genetic and environmental-biomechanical factors in the morphogenesis of the trabecular architectures and on the relationships between external morphology and inner conformation need clarification yet.

1. Introduction

En tant que tissu mécanosensible, l'os répond et s'adapte aux charges biomécaniques externes et internes auxquelles il est soumis, par altération de sa forme, de sa masse et de sa microstructure. Dans les limites imposées par la forme externe de chaque élément squelettique (le « contenant ») et par la nature même du matériel (propriétés rhéologiques), la distribution de l'os cortical et l'agencement local du réseau trabéculaire (le « contenu ») tendent à refléter les différentes contraintes sitespécifiques de nature fonctionnelle [3,20,23]. Par conséquent, les mesures de variation topographique d'épaisseur de l'enveloppe externe et des travées internes, de la fraction du volume osseux et du degré d'anisotropie texturale (orientation des trabécules) fournissent des estimations valables sur la nature, la

direction et la magnitude des charges et, en général, sur les relations individu–milieu biomécanique [9,17,24].

L'analyse de l'organisation endostructurale des composants de l'articulation coxofémorale des Primates montre que, selon le type de comportement postural et locomoteur, les charges en compression, flexion et torsion sont d'importantes variables influençant la distribution de l'os cortical et l'agencement fin du réseau trabéculaire [13,21,26]. Par rapport à celle du squelette des singes pronogrades et clinogrades, l'articulation coxofémorale humaine (posture orthograde) subit des charges d'une magnitude variant entre 2,4 et cinq fois le poids du corps [5,18].

Comme l'a montré récemment une étude microtomographique de la structure spongieuse du fémur proximal [27], la mise en place au cours de la morphogenèse du modèle fonctionnel caractéristique de la condition humaine reflète les changements des patrons de charges, associés à l'acquisition de la bipédie non assistée, comme système obligatoire de déplacement. Après l'âge d'un an environ, le réseau trabéculaire humain montre une augmentation de sa complexité structurale, marquée par une plus forte hétérogénéité texturale, un degré d'anisotropie majeur, et l'établissement de la mise en place fonctionnelle des archétypes des arcades trabéculaires typiques des adultes de notre taxon [30].

Au cours des dynamiques de mise en place et d'optimisation morphofonctionnelle du réseau trabéculaire de l'épiphyse proximale du fémur pendant les phases d'apprentissage à la marche, le bassin joue un rôle biomécanique majeur. En effet, son orientation spatiale, pour laquelle l'angle d'incidence du sacrum est le pivot, influence la formation des courbures vertébrales et la direction de l'axe du membre inférieur, représenté par l'angle bicondylaire fémoral [33,34].

Par rapport aux patrons architecturaux des grands singes actuels, l'agencement trabéculaire de l'ilium humain adulte (Fig. 1) se caractérise par : un faisceau ilioischiatique (*iib*) distinct et un faisceau sacropubien (*spb*) non divisé et plus robuste que le précédent ; un chiasma trabéculaire (*tc*) de *ca.* 100° issu du croisement, en position supra-acétabulaire, de ces deux faisceaux principaux ; un faisceau supérieur (*sb*) et un faisceau antérieur (*ab*) bien distincts ; une aire de densité relative accentuée au niveau de la marge antérosupérieure de l'aile (*hdc*) ; la présence des faisceaux iliocotyloïdien (*icb*), péricotyloïdien (*pcb*) et postérieur (*pb*) développés ; un système de trabécules radiales (*rt*) autour de la marge acétabulaire ; une densité majeure dans les régions péricotyloïdienne et supra-acétabulaire ; une faible densité au niveau de la fosse iliaque [12,13,22].

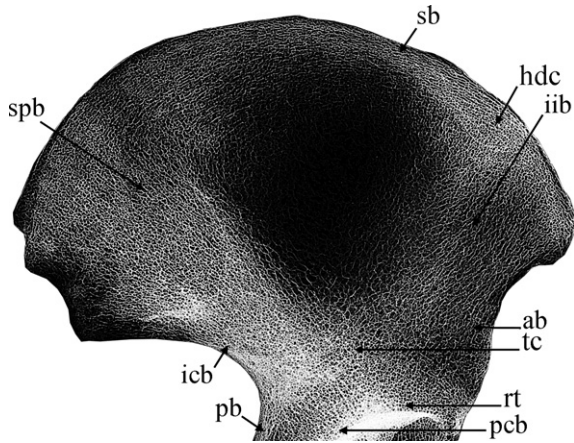


Fig. 1. L'architecture trabéculaire de l'ilion humain adulte. *ab*, faisceau antérieur; *hdc*, épaisseur cristalline; *icb*, faisceau iliootyloïde; *iib*, faisceau ilioischiatique; *pb*, faisceau postérieur; *pcb*, faisceau péricotyloïde; *rt*, trabécules radiales; *sb*, faisceau supérieur; *spb*, faisceau sacropubien; *tc*, chiasma trabéculaire (mod. d'après [12]). Contour approximatif; dimensions non à l'échelle.

Trabecular architecture of the adult human ilium. *ab*, anterior bundle; *hdc*, high crystal density; *icb*, iliocytyloid bundle; *iib*, ilioischial bundle; *pcb*, pericytoid bundle; *pb*, posterior bundle; *rt*, radial trabeculae; *sb*, superior bundle; *spb*, sacropubic bundle; *tc*, trabecular chiasma (mod. from [12]). Contour approximate; dimensions not to scale.

Alors que les modalités et les phases de structuration fonctionnelle du réseau trabéculaire du fémur proximal ont été détaillées à travers l'âge, du point de vue qualitatif et quantitatif, [1,27,28] et interprété dans une perspective évolutive [11,21,25], les dynamiques de mise en place du modèle « anthropique » de l'architecture de l'ilion et ses relations au cours de l'ontogenèse avec l'enveloppe corticale restent à préciser [2,3,8,15,29].

Cette étude, à caractère méthodologique et d'exploration préliminaire, utilise des techniques d'analyse numérique d'image et de modélisation 2–3D à haute résolution, pour caractériser les propriétés texturales du réseau trabéculaire de l'ilion humain dans une série ontogénétique et vérifier à quelle phase du développement les structures liées à la distribution et dissipation des charges posturales et locomotrices sont reconnaissables.

2. Matériel et méthodes

L'échantillon analysé consiste en 15 ilions représentant les stades néopérinatal (P, 0–3 mois; $n=2$), infantile (I, un à deux ans; $n=5$), juvénile (J, cinq à dix ans; $n=5$) et adulte (A, 20–40 ans; $n=3$). Les spécimens ont été détaillés soit, par radiographie (RX), soit par microtomographie (SR- μ CT).

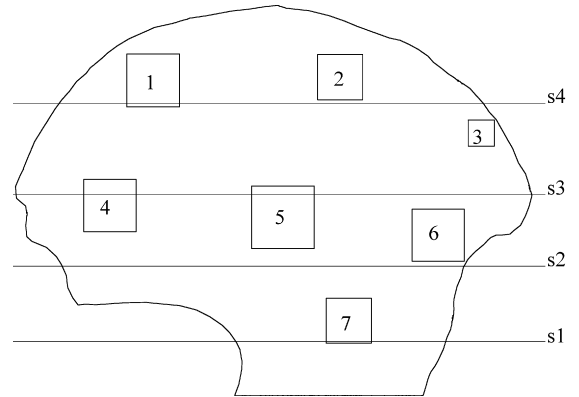


Fig. 2. Localisation sur l'ilion des sept régions d'intérêt (ROI 1–7) et des quatre sections transversales (s1–4) considérées. Dimensions non à l'échelle.

Location on the ilium of the seven regions of interest (ROI 1–7) and of the four transversal sections (s1–4) considered. Dimensions not to scale.

Les images radiographiques sont issues d'un corpus représentant environ 200 individus normaux des deux sexes, d'âge compris entre 0 et 40 ans, provenant des collections du Musée national de préhistoire de Rome, de l'Institut d'anthropologie de l'université de Vienne, du Musée national d'histoire naturelle de Paris [36]. Cette base de données a été réalisée sous conditions standardisées et les images ont été numérisées et élaborées selon un protocole calibré d'analyse numérique [13,37].

Les relevés microtomographiques ont été effectués sur la ligne médicale ID 17 du Centre européen de radiation synchrotron (ESRF) de Grenoble, à une résolution spatiale de 45,5 μ m (protocole d'acquisition décrit dans [14]).

Pour chaque ilion, les variations des propriétés texturales du réseau trabéculaire [16,19] ont été mesurées sur sept régions d'intérêt (ROI) de forme carrée, sélectionnées. Comme schématisé en Fig. 2, les ROI échantillonnent respectivement: le faisceau supérieur, *sb*, et la zone immédiatement sous-jacente (ROI 1 à 3); le faisceau sacropubien, *spb* (ROI 4); la fosse iliaque (ROI 5); le faisceau ilioischiatique, *iib* (ROI 6); le chiasma trabéculaire, *tc* (ROI 7). La taille des ROI a été calibrée en fonction de la largeur maximale de chaque spécimen et, dans notre échantillon, varie entre 3,57 mm² (ROI 3, spéc. néopérinatal) et 378,15 mm² (ROI 5, spéc. adulte).

Pour chaque ROI indépendamment segmentée et binarisée [31], les variables texturales suivantes ont été mesurées: épaisseur trabéculaire (tb.th.), correspondant à la valeur moyenne d'un minimum de cinq structures « en baguette », sélectionnées au hasard et mesurées selon la méthode du *half maximum height* [31]; volume osseux trabéculaire (BV/TV), correspondant au rapport

entre l'os trabéculaire et l'aire totale de la zone investiguée ; degré d'anisotropie (DA), indiquant l'orientation préférentielle des trabécules, mesuré selon la méthode du *Line Fraction Deviation* (LFD ; [6]) en utilisant la valeur du maxLFD et son coefficient de variation [37].

À partir des reconstructions 3D basées sur les relevés microtomographiques (logiciel AMIRA v4.0, Mercury Computer Systems, Inc.), les variations d'épaisseur de l'enveloppe corticale ont été mesurées au niveau de quatre sections transversales, parallèles à celle de référence définie par la largeur maximale de l'aile (s3) (Fig. 2). Pour chaque spécimen, de bas en haut, ces sections passent par : le centre du corps (s1) ; à mi-distance entre s1 et s3, i.e., dans la région de transition entre le chiasma et la fosse (s2) ; à mi-distance entre s3 et la crête (s4).

Les mesures ont été réalisées par les logiciels ImageJ v1.33 (National Institutes of Health) et MPSAK v2.9 [4]. Les tests effectués entre plusieurs observateurs sur le degré de reproductibilité et de répétitivité des mesures ne dépassent pas une erreur respectivement de 4 (intra) et 8 % (inter) [37].

3. Résultats

3.1. Modèles architecturaux

Le modèle trabéculaire de l'ilion néopérinatal (P) se caractérise par la présence de travées rectilignes et continues, structurées en éventail et remplissant le corps et la presque totalité de l'aile (Fig. 3a). Ce patron est plutôt homogène et globalement isotrope, avec de faibles différences topographiques. Néanmoins, une région à densité relative accentuée se situe à proximité de la grande échancrure sciatique, tandis qu'au niveau de la fosse, la densité est localement réduite. Les lignes principales de dissipation des charges typiques de la condition adulte (i.e., les faisceaux *iib* et *spb*) sont absentes.

Par rapport à l'ilion néopérinatal, le stade infantile (I) montre une conformation du réseau à plus forte hétérogénéité texturale. En effet, entre un à deux ans, la plupart des caractéristiques structurales de nature fonctionnelle de l'architecture iliaque deviennent apparentes (Fig. 3b). Cependant, par rapport à la condition adulte (A), le réseau se distingue par des faisceaux marginaux beaucoup moins structurés (notamment *ab* et *pb*), par un élargissement proportionnel du faisceau *iib* (dont la limite supérieure est peu distincte), par un agencement du réseau en cellules plus lâches au niveau du corps (essentiellement à hauteur du chiasma), par un très faible renforcement péricotyloïdien (faisceau *pcb*) et, surtout,

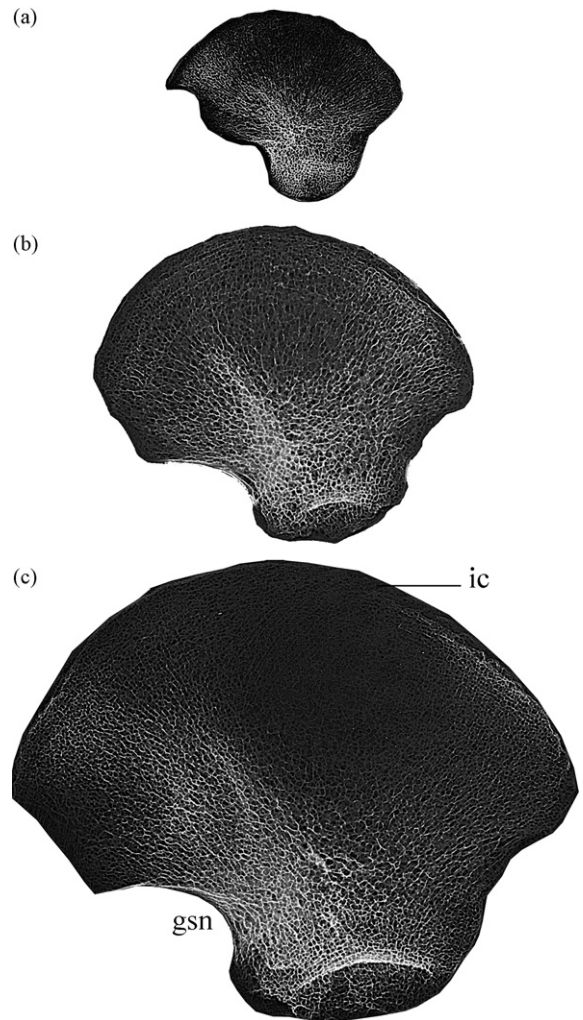


Fig. 3. Schématisation du processus de structuration fonctionnelle du réseau trabéculaire de l'ilion au cours de la croissance. a, 0–3 mois ; b, un à deux ans ; c, sept à huit ans. gsn, grande échancrure sciatique ; ic, crête iliaque. Contours approximatifs ; dimensions non à l'échelle. *Age-related structural patterning of the iliac cancellous network. a, 0–3 months ; b, 1–2 years ; c, 7–8 years. gsn, greater sciatic notch ; ic, iliac crest. Approximate contours ; dimensions not to scale.*

par l'absence d'un développement du réseau dans la zone du tubercule glutéal, le long de la marge antérieure de la crête iliaque (*hdc*). À ce stade, la fosse présente déjà un certain degré d'évidement.

Dans notre échantillon, la condition juvénile (J) apparaît pratiquement indistincte de celle adulte, même si les différences topographiques dans l'organisation structurale entre les faisceaux principaux, *iib* et *spb*, la région du chiasma et la fosse iliaque sont moins marquées. De plus, à ce stade, le renforcement trabéculaire sous-jacent au tubercule de la crête est déjà individualisé (Fig. 3c).

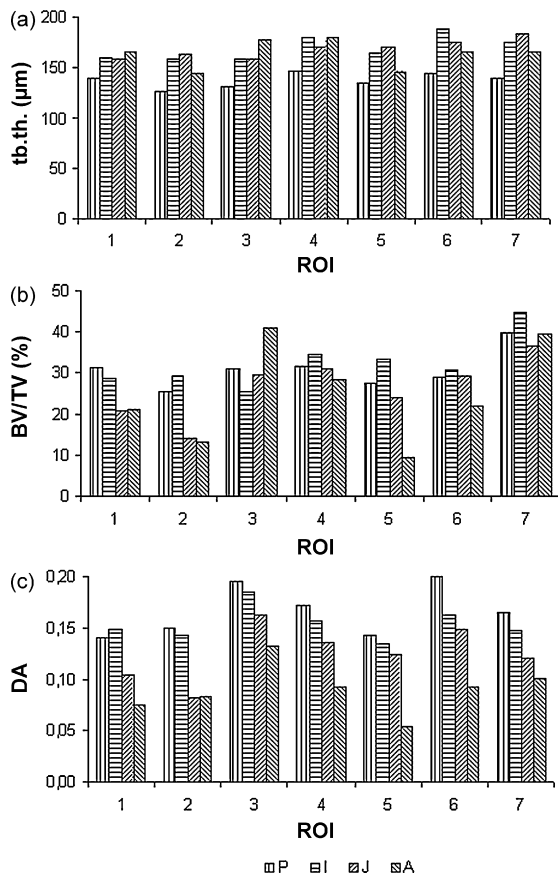


Fig. 4. Variation topographique (a) de l'épaisseur trabéculaire (tb.th.), (b) du volume osseux trabéculaire (BV/TV) et (c) du degré d'anisotropie du réseau (DA) mesurés sur sept régions d'intérêt (ROI 1–7) pour les stades néopérinatal (P, 0–3 mois), infantile (I, un à deux ans), juvénile (J, cinq à dix ans) et adulte (A, 20–40 ans). Voir Fig. 2 pour la localisation des ROI.

Topographic variation of (a) the trabecular thickness (tb.th.), (b) the trabecular bone volume (BV/TV), and (c) the degree of anisotropy of the network (DA) measured on seven regions of interest (ROI 1–7) for the stages neoperinatal (P, 0–3 months), infantile (I, 1–2 years), juvenile (J, 5–10 years), and adult (A, 20–40 years). See Fig. 2 for the location of the ROI.

3.2. Propriétés texturales du réseau trabéculaire

Pour l'ensemble des sept régions d'intérêt (ROI), les travées les plus minces (variable tb.th.) caractérisent le stade néopérinatal ($\bar{x}P = 137 \mu\text{m}$), alors que les valeurs infantiles et juvéniles sont indistinctes ($\bar{x}I = 169 \mu\text{m}$ versus $\bar{x}J = 168 \mu\text{m}$). À l'âge d'un à deux ans, les trabécules s'épaississent sur la totalité des ROI, avec un développement plus marqué au niveau du faisceau *iib* (ROI 6) (Fig. 4a). Comparé à cette tranche d'âge, celle juvénile se caractérise par un très faible épaissement au niveau des ROI 2, 5 et 7 et par un amincissement des travées sur *iib* et *spb* (ROI 4, 6). En moyenne, les

valeurs des adultes sont comparables ($\bar{x}A = 163 \mu\text{m}$). Toutefois, les trois spécimens ici analysés montrent un amincissement des travées au niveau de la fosse et du *tc* (ROI 2, 5, 7) et un certain épaissement le long de la portion cristale antérieure (ROI 3).

Les valeurs majeures du volume osseux trabéculaire (BV/TV) ont été relevées pour le stade infantile ($\bar{x}I = 33 \%$), tandis que les plus faibles caractérisent les adultes ($\bar{x}A = 25 \%$). Bien que proches de la condition néopérinatale ($\bar{x}P = 31 \%$), les spécimens d'âge infantile s'individualisent par une densification ponctuelle du réseau, surtout au niveau du *tc* et à la base de la fosse (ROI 5, 7) (Fig. 4b). Par la suite, BV/TV diminue ($\bar{x}J = 26 \%$; $\bar{x}A = 25 \%$), surtout au niveau de la fosse (ROI 1, 2, 5) et du faisceau *iib* (ROI 6). Toutefois, chez les adultes, on note une augmentation de densité au niveau de la portion antérieure de la crête (ROI 3), phénomène déjà initié au stade juvénile. Globalement, le degré d'hétérogénéité du BV/TV entre les différentes ROI augmente au cours de la croissance (de 36 à 77%). Aussi, la zone chiasmatique s'individualise dès la naissance et, à tout âge, le faisceau *spb* (ROI 4) est toujours plus dense que *iib* (ROI 6).

Le degré d'anisotropie (DA) diminue au cours de la croissance jusqu'à l'âge adulte (Fig. 4c). Ce phénomène est associé ici à une déstructuration progressive forte, surtout au niveau de la fosse et du faisceau *iib*. Autour de la région chiasmatique, le réseau devient de plus en plus isotrope. Dans son ensemble, l'architecture trabéculaire montre un degré d'hétérogénéité structurale croissant du stade infantile (27%) à adulte (60%).

3.3. Enveloppe corticale

À titre de modèle de référence, les variations topographiques d'épaisseur du tissu cortical le long des quatre sections transversales virtuelles de l'ilion (s1–s4), réalisées entre le centre du corps (s1) et la partie supérieure de l'aile (s4) pour un représentant des stades néopérinatale (P), infantile (I) et juvénile (J), sont comparées dans la Fig. 5.

À tous les niveaux analysés, l'enveloppe corticale est proportionnellement plus épaisse au stade P. Dans cette série ontogénétique, l'inverse est évidemment vrai pour le volume trabéculaire, qui montre une structuration progressive du réseau à travers l'accentuation sitospécifique du degré d'hétérogénéité texturale (cf. supra). Dans l'ilion néopérinatale, l'épaisseur corticale majeure est trouvée sur le côté latéral de la portion comprise entre le chiasma (s2; 1,75 lat. versus 1,08 mm méd.) et la partie centrale de l'aile (s3; 1,23 lat. versus 1,00 mm méd.). Dans ce même volume, le même modèle de

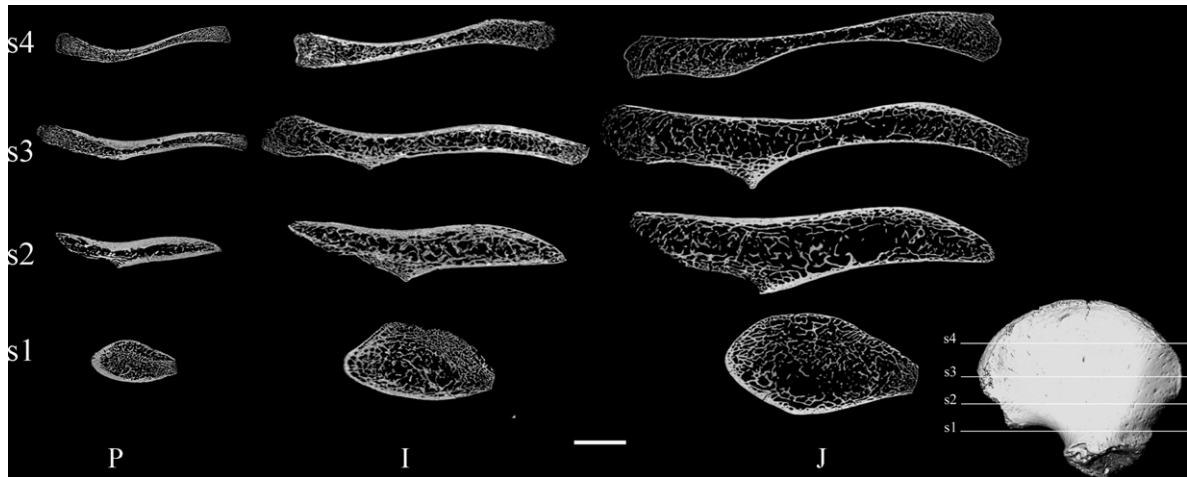


Fig. 5. Variations de l'épaisseur corticale de l'ilium au cours de la croissance, selon les quatre sections transversales (s1–s4) montrées dans la Fig. 2 pour les stades néopérinatal (P, 0–3 mois), infantile (I, un à deux ans) et juvénile (J, cinq à dix ans). Face latérale de l'ilion positionnée vers le haut. Barre d'échelle = 1 cm.

Age-related cortical thickness variation of the ilium following the four transversal sections (s1–s4) shown in Fig. 2 for the neoperinatal (P, 0–3 months), infantile (I, 1–2 years), and juvenile (J, 5–10 years) stages. Lateral aspect of the ilium to the top. Scale bar = 1 cm.

distribution proportionnelle de l'os est aussi observé pour les conditions I et J.

Dans tous les cas examinés, les variations topographiques d'épaisseur corticale, mesurées selon la direction antéropostérieure de chaque section, sont modestes sur les côtés médial et latéral.

4. Discussion

La caractérisation bi- et tridimensionnelle de l'endostructure osseuse d'une série d'ilions humains en croissance montre que, à partir de la tranche d'âge d'un à deux ans (stade infantile, I), l'architecture trabéculaire et le tissu cortical présentent déjà des propriétés texturales locales et une conformation topographique comparables au modèle adulte (A), au moins du point de vue qualitatif. En effet, à partir d'un patron néopérinatal (P) à morphologie radiale (condition structurale immature, typique également d'autres Mammifères [36]), l'agencement du réseau osseux s'effectue plutôt rapidement par :

- complexification et augmentation de l'hétérogénéité architecturale ;
- individualisation des faisceaux sacropubien (*spb*) et ilioischiatique (*iib*), qui traversent l'aile et le corps de l'ilion en se croisant au niveau supra-acétabulaire ;
- apparition d'un chiasma trabéculaire fonctionnel ;
- déstructuration et évidement de la fosse iliaque ;
- augmentation généralisée des épaisseurs des travées et différentielle de la densité osseuse ;

- développement sitospécifique d'une isotropie texturale ;
- diminution proportionnelle du volume cortical (majeur au stade P).

Après ce stade I, la maturation de l'architecture trabéculaire se poursuit par :

- perte locale de densité ;
- densification de la portion cristale antérosupérieure ;
- augmentation progressive de l'hétérogénéité de distribution de la densité trabéculaire ;
- diminution ponctuelle du degré d'anisotropie.

En correspondance avec les changements ontogénétiques des caractères morphologiques externes de l'articulation coxofémorale (*e.g.*, le développement des angles d'incidence du sacrum et bicondyalaire du fémur, l'augmentation de la résistance de la diaphyse fémorale [1,33,34]), ce processus de structuration est de nature fonctionnelle, puisqu'il coïncide avec l'établissement d'un régime de forces compressives, associées à l'acquisition de la locomotion bipède non assistée [32].

Dans le cadre du processus d'ossification de type péri-chondral de l'ilion [29], la mise en place de ces contraintes biomécaniques stimule une réponse ostéogénique générant, par remodelage osseux, un agencement textural fonctionnel à la résistance et dissipation des charges [35]. Localement, le tissu trabéculaire s'arrange d'une façon hétérogène sous forme d'un réseau relatif

vement lâche de baguettes connectées, pour faire front à de faibles stress ($<0,13 \text{ g cm}^{-3}$), ou en plaques attenant à l'enveloppe corticale épaissie pour résister à de plus fortes charges ($>0,20 \text{ g cm}^{-3}$) [7]. En association avec l'activité des muscles environnants et des tissus ligamentaires, les charges sont absorbées et distribuées à travers les faisceaux *spb* et *iib* et véhiculées jusqu'au chiasma supra-acétabulaire (*tc*), gardant ainsi les pics de stress dans l'os trabéculaire presque isotropes [3]. Dans l'agencement progressif de la maille, le renforcement dans la zone du tubercule glutéal, le long de la marge antérieure de la crête iliaque (*hdc*), témoigne aussi de l'engagement des muscles glutéal moyen et abdominal oblique externe.

En parallèle au processus de mise en place d'une architecture trabéculaire de type fonctionnel, ce travail montre aussi une réduction proportionnelle importante du volume cortical à partir de l'âge d'un an environ, qui intéresse le corps et l'aile iliaque. L'établissement progressif de cette construction « en sandwich » garantit un compromis morphostructural efficace entre les nécessités de résistance aux stress et les contraintes imposées par les propriétés rhéologiques du tissu osseux [3]. À ce propos, Dalstra et Huiskes [3] ont montré que la partie latérale de l'enveloppe corticale de l'ilion adulte, au-dessus de l'acétabulum, et celle proche de la grande échancrure sciatique, rendent compte d'un fort renforcement fonctionnel lié au transfert des charges dans le cadran antérosupérieur de l'acétabulum. Dans notre série ontogénétique, cette conformation est déjà mise en place chez le nouveau-né, probablement en relation avec les sollicitations liées à l'activité motrice exercée *in utero* [10].

Les études quantitatives concernant les variations topographiques des propriétés structurales de la maille trabéculaire et de l'os cortical, mesurées sur des séries d'individus immatures, sont relativement rares [8,15,27,28]. Pour la première fois au mieux de nos connaissances, nos résultats préliminaires détaillent les dynamiques de structuration du tissu osseux de l'ilion au cours de la morphogenèse et l'enregistrement d'une « signature » fonctionnelle, en probable liaison avec la maturation de la marche bipède. Toutefois, dans la perspective d'apporter des éléments critiques à la compréhension de l'évolution des comportements posturaux et locomoteurs chez les Primates fossiles, notamment chez les hominidés, l'influence relative des facteurs génétiques et environnementaux–biomécaniques dans la morphogenèse de l'architecture osseuse et dans le déterminisme des relations intimes entre morphologie externe et conformation interne de l'ilion devra être précisée.

Remerciements

L'auteur est reconnaissant envers le Musée national de préhistoire de Rome, l'Institut d'anthropologie de l'université de Vienne et le Musée national d'histoire naturelle de Paris pour la mise à disposition du matériel ostéologique, et envers la ligne ID 17 du Centre européen de radiation synchrotron de Grenoble ID17 pour la collaboration technique. Un remerciement particulier à A. Bravin (Grenoble), L. Bondioli (Rome), C. Lefèvre (Paris), R. Macchiarelli (Poitiers), A. Mazurier (Poitiers), C. Nemoz (Grenoble), P. Sardini (Poitiers), P. Tafforeau (Grenoble), T.B. Viola (Vienne), D.S. Weaver (Wiston-Salem). L'auteur remercie les deux *referees* anonymes pour leur substantielle contribution. Recherche supportée par le CNRS et la région Poitou-Charentes.

Références

- [1] D.R. Carter, T.E. Orr, D.P. Fyhrie, Relationships between loading history and femoral cancellous bone architecture, *J. Biomech.* 22 (1989) 231–244.
- [2] M. Dalstra, R. Huiskes, The pelvic bone as a sandwich construction: a three dimensional finite element study, *Proc. ESB* 7 (1990) B32.
- [3] M. Dalstra, R. Huiskes, Load transfer across the pelvic bone, *J. Biomech.* 28 (1995) 715–724.
- [4] C. Dean, B. Wood, A digital radiographic atlas of great apes skull and dentition, in: L. Bondioli, R. Macchiarelli (Eds.), *Digital Archives of Human Paleobiology*, ADS Solutions, CD-ROM, Milano, 2003.
- [5] J.G. Fleagle, *Primate Adaptation and Evolution*, Academic Press, San Diego, 1999.
- [6] W.G.M. Geraets, Comparison of two methods for measuring orientation, *Bone* 23 (1998) 383–388.
- [7] L.J. Gibson, The mechanical behaviour of cancellous bone, *J. Biomech.* 18 (1985) 317–328.
- [8] F.H. Glorieux, R. Travers, A. Taylor, J.R. Bowen, F. Rauch, M. Norman, et al., Normative data for iliac bone histomorphometry in growing children, *Bone* 26 (2000) 103–109.
- [9] S.A. Goldstein, R. Goulet, D. McCubbrey, Measurement and significance of three-dimensional architecture to the mechanical integrity of trabecular bone, *Calcif. Tissue Int.* 53 (1993) 127–133.
- [10] C. Gomez, V. David, N.M. Peet, L. Vico, C. Chenu, L. Malaval, et al., Absence of mechanical loading *in utero* influences bone mass and architecture but not innervation in Myod-Myf5-deficient mice, *J. Anat.* 210 (2007) 259–271.
- [11] C.O. Lovejoy, R.S. Meindl, J.C. Ohman, K.G. Heiple, T.D. White, The Maka femur and its bearing on the antiquity of human walking: applying contemporary concepts of morphogenesis to the human fossil record, *Am. J. Phys. Anthropol.* 119 (2002) 97–133.
- [12] R. Macchiarelli, L. Bondioli, V. Galichon, P.V. Tobias, Hip bone trabecular architecture shows uniquely distinctive locomotor behaviour in South African australopithecines, *J. Hum. Evol.* 36 (1999) 211–232.
- [13] R. Macchiarelli, L. Rook, L. Bondioli, Comparative analysis of the iliac trabecular architecture in extant and fossil primates by

- means of digital image processing techniques: implications for the reconstruction of fossil locomotor behaviours, in: L. de Bonis, G.D. Koufos, P. Andrews (Eds.), *Hominoid Evolution and Climatic Change in Europe. Phylogeny of the Neogene Hominoid Primates of Eurasia*, Cambridge University Press, Cambridge, 2001, pp. 60–101.
- [14] A. Mazurier, V. Volpato, R. Macchiarelli, Improved non-invasive microstructural analysis of fossil tissues by means of SR-microtomography, *Appl. Phys. A Mater.* 83 (2006) 229–233.
- [15] D. McColl, R.L. Abel, I.R. Spears, G.A. Macho, Automated method to measure trabecular thickness from microcomputed tomographic scans and its application, *Anat. Rec. Part A* 288A (2006) 982–988.
- [16] A. Odgaard, Three dimensional methods for quantification of cancellous bone architecture, *Bone* 20 (1997) 315–328.
- [17] A. Odgaard, J. Kabel, B. van Rietbergen, M. Dalstra, R. Huiskes, Fabric and elastic principal directions of cancellous bone are closely related, *J. Biomech.* 30 (1997) 487–495.
- [18] A.E. Page, C. Allan, M. Jasty, T.P. Harrigan, C.R. Bragdon, W.H. Harris, Determination of loading parameters in the canine hip in vivo, *J. Biomech.* 26 (1993) 571–579.
- [19] A.M. Parfitt, M.K. Drezner, F.H. Glorieux, J.A. Kanis, H. Malluche, P.J. Meunier, et al., Bone histomorphometry: standardization of nomenclature, symbols, and units - report of the ASBMR histomorphometry nomenclature committee, *J. Bone Miner. Res.* 2 (1987) 595–609.
- [20] O.M. Pearson, D.E. Lieberman, The aging of Wolff's "law": ontogeny and responses to mechanical loading in cortical bone, *Yrbk. Phys. Anthropol.* 47 (2004) 63–99.
- [21] K.L. Rafferty, Structural design of the femoral neck in primates, *J. Hum. Evol.* 34 (1998) 361–383.
- [22] L. Rook, L. Bondioli, M. Köhler, S. Moyà-Solà, R. Macchiarelli, *Oreopithecus* was a bipedal ape after all: evidence from the iliac cancellous architecture, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 96 (1999) 8795–8799.
- [23] C. Ruff, B. Holt, E. Trinkaus, Who's afraid of the big bad Wolff? "Wolff's law" and bone functional adaptation, *Am. J. Phys. Anthropol.* 129 (2006) 484–498.
- [24] R. Ruimerman, P. Hilbers, B. van Rietbergen, R. Huiskes, A theoretical framework for strain-related trabecular bone maintenance and adaptation, *J. Biomech.* 38 (2005) 931–941.
- [25] T.M. Ryan, R.A. Ketcham, Femoral head trabecular bone structure in two omomyid primates, *J. Hum. Evol.* 43 (2002) 241–263.
- [26] T.M. Ryan, R.A. Ketcham, Angular orientation of trabecular bone in the femoral head and its relationship to hip joint loads in leaping primates, *J. Morphol.* 265 (2005) 249–263.
- [27] T.M. Ryan, G.E. Krovitz, Trabecular bone ontogeny in the human proximal femur, *J. Hum. Evol.* 51 (2006) 591–602.
- [28] B.L. Salle, F. Rauch, R. Travers, R. Bouvier, F.H. Glorieux, Human fetal bone development: histomorphometric evaluation of the proximal femoral metaphysis, *Bone* 30 (2002) 823–828.
- [29] L. Scheuer, S. Black, *The Juvenile Skeleton*, Elsevier Academic Press, London, 2004.
- [30] M. Singh, A.R. Nagrath, P.S. Maini, Changes in trabecular pattern of the upper end of the femur as an index of osteoporosis, *J. Bone Joint Surg.* 52A (1970) 457–467.
- [31] C.F. Spoor, F. Zonneveld, G. Macho, Linear measurements of cortical bone and dental enamel by computed tomography: applications and problems, *Am. J. Phys. Anthropol.* 91 (1993) 469–484.
- [32] D. Sutherland, The development of mature gait, *Gait Posture* 6 (1997) 163–170.
- [33] C. Tardieu, Ontogeny and phylogeny of femoro-tibial characters in humans and hominid fossils: functional influence and genetic determinism, *Am. J. Phys. Anthropol.* 110 (1999) 365–377.
- [34] C. Tardieu, J. Hecquet, A. Barrau, P. Lorida, C. Boulay, J. Legaye, et al., Le bassin, interface articulaire entre rachis et membres inférieurs : analyse par le logiciel DE-VISU, *C. R. Palevol* 5 (2006) 583–595.
- [35] C.H. Turner, Three rules for bone adaptation to mechanical stimuli, *Bone* 23 (1998) 399–407.
- [36] V. Volpato, Morphogenèse des propriétés texturales du tissu osseux et environnement biomécanique. Caractérisation non invasive du réseau trabéculaire et de l'os cortical du squelette appendiculaire de Mammifères actuels et fossiles, *Hominidés inclus*, thèse de doctorat (2007).
- [37] V. Volpato, T.B. Viola, M. Nakatsukasa, L. Bondioli, R. Macchiarelli, Textural characteristics of the iliac-femoral trabecular pattern in a bipedally-trained Japanese macaque, *Primates* 49 (2008) 16–25.