ANTHROPOLOGIE • XXXIII/1–2, pp. 69–78 • 1995

CHRISTINE TARDIEU

HOMOPLASIE DE L'ANGLE D'OBLIQUITE FEMORALE CHEZ L'HOMME ET LES GRANDS SINGES. DEMONSTRATION MORPHOGENETIQUE

RESUME: Nous présentons une analyse comparative de l'angle bicondylaire fémoral chez des populations jeunes et adultes d'une part chez l'homme, d'autre part chez l'orang-outan, le chimpanzé et le gorille. L'analyse morphogénétique conduit à remettre en question la validité du plan de référence de la mesure de cet angle lorsque l'on compare hommes et grands singes. En effet, on observe un processus de croissance très différent de la suture épiphysaire séparant la diaphyse de son épiphyse distale.

Chez l'homme, la zone de contact diaphyse-épiphyse reste plane durant tout le processus d'ossification de l'épiphyse cartilagineuse jusqu'à sa fusion avec la diaphyse. C'est la diaphyse distale qui subit le remodellage angulaire, dû à une apposition métaphysaire plus forte du côté interne de la métaphyse distale.

Chez les grands singes, cette surface suturale se creuse de sillons sur la diaphyse s'adaptant à des crêtes sur l'épiphyse, séparant zones de contact trochléenne et condyliennes. Cet encastrement étroit permettrait de prévenir tout décollement épiphysaire au cours de la croissance dans le contexte d'une vie arboricole. Nous proposons chez les trois genres de jeunes grands singes, outre la mesure de l'angle bicondylaire classique, celle des angles d'obliquité diaphysaires antérieur et postérieur qui prennent en compte la morphologie hétérogène de cette suture. L'analyse comparée des graphiques de croissance de ces trois angles chez les jeunes grands singes montre un développement très irrégulier de ces angles, faiblement corrélés avec l'allongement du fémur et entre eux. A l'inverse chez les enfants humains, les angles bicondylaire et diaphysaire sont fortement corrélés avec l'allongement du fémur et entre eux.

Nous montrons que le remodellage caractéristique du fémur humain ne se retrouve jamais chez les grands singes. Chez ces derniers, l'obliquité du fémur est souvent un phénomène épiphysaire, dû à la plus forte hauteur du condyle interne sur le condyle externe. Cette relation n'est cependant pas systématique. Nous concluons sur l'absence d'homologie entre l'angle bicondylaire fémoral chez l'homme et chez les grands singes.

MOTS-CLES: Fémur – Genou – Epiphyse fémorale – Morphogenèse – Enfants – Grands singes

INTRODUCTION

La position adductée des genoux chez l'homme place cette articulation intermédiaire dans une position médiane par rapport à l'articulation de la hanche, ce qui permet au genou et à la cheville d'être placés presque directement sous le centre de gravité du corps. Par rapport aux primates non humains dont le membre inférieur est en position abductée, le polygone de sustentation se trouvant restreint chez l'homme, l'appui statique est moins efficace; les déplacements, eux, sont en revanche plus économiques car la charge transmise par le membre inférieur se trouve rapprochée de la verticale de gravité du corps, lors des phases de simple appui de la marche et de la course (Walmsley, 1933; Heiple and Lovejoy, 1971; Tardieu, 1983).

On sait que le caractère morphologique qui permet

chez l'homme cette adduction de tout le membre inférieur est l'angle bicondylaire du fémur, appelé aussi angle d'obliquité, de divergence, d'inclinaison ou encore angle condylodiaphysaire.

Ce caractère a été l'objet de nombreuses études anthropologiques chez l'adulte (Parsons, 1914, Twiesselmann, 1961; Tardieu, 1983). De nombreux travaux de paléontologie humaine ont étudié cet angle afin de donner une interprétation de la très forte obliquité fémorale que l'on observe chez les premiers hominidés fossiles, les australopithèques, dès trois millions d'années (LeGros Clark, 1947; Robinson, 1972; Lovejoy et al. 1973; Johanson et Coppens, 1976; Day, 1978; Tardieu, 1981 et 1991, Stern and Susman, 1983).

Nous avons montré (Tardieu et Trinkaus, 1994) que la diaphyse est initialement droite chez le foetus et le nouveau-né, que l'angle d'obliquité du fémur se forme chez l'enfant en lien étroit avec l'apprentissage de la marche et qu'il correspond à un remodelage angulaire de la diaphyse fémorale exclusivement. Nous avons montré que cet angle n'apparaît pas chez les enfants non marchants. Cet angle ne doit pas être confondu avec l'angle tibio-fémoral, étudié par Salenius et Vankka (1975) au cours de la croissance infantile. L'évolution de cet angle, formé par les axes des diaphyses fémorale et tibiale, a une signification physiologique et non morphogénétique comme le précédent.

L'angle d'obliquité du fémur est-il un caractère exclusif de l'homme? Ou est-il partagé par d'autres primates non humains, comme le suggèreraient certaines mesures effectuées par Vallois (1920), Halaczek (1972), et récemment par quelques primatologues (mesures non publiées), en particulier chez l'orang-outan? Cette suggestion a, en effet, entraîné depuis quelques années une certaine remise en cause du statut diagnostique de cet angle, jusqu'alors considéré comme exclusif des hominidés et associé à leur marche bipède.

Il serait intéressant d'observer le développement de ce caractère chez de jeunes primates non humains afin de voir s'il s'agit du même processus morphogénétique de remodelage angulaire de la diaphyse, ou si l'inégalité de hauteur des deux condyles fémoraux (Tardieu, 1982; Bacon, 1992) joue un rôle dans la genèse de cet angle. Ce caractère d'obliquité fémorale observé chez l'adulte est-il homologue chez l'homme et chez les primates non humains? Nous avons recherché une réponse ontogénétique à cette question.

MATERIEL

Orangs-outans: – 18 fémurs de jeunes et 11 fémurs d'adultes (*Pongo pygmeus*),
Chimpanzés: – 19 fémurs de jeunes et 19 fémurs d'adultes (*Pan troglodytes*),
Gorilles: – 13 fémurs de jeunes et 18 fémurs d'adultes (*Gorilla gorilla*),
Hommes: – 37 fémurs d'enfants et 29 fémurs d'adultes,
– 73 radiographies de fémurs d'adultes.

Les fémurs des jeunes individus doivent posséder diaphyse et épiphyse distale, cette dernière étant détachée mais intacte.

La répartition des jeunes a été choisie afin d'être homogène dans les quatres genres étudiés, présentant un nombre équivalent de nouveaux-nés, de jeunes et de subadultes.

METHODE

Longueur du fémur

La longueur du fémur chez le jeune permet d'apprécier le degré de croissance de l'individu, car nous ne disposions de l'âge, chez les primates non humains, que pour cinq individus. Cette longueur est la distance mesurée entre le sommet de la tête fémorale et le plan infracondylaire, le fémur reposant sur ce dernier.

Angle bicondylaire du fémur

Chez les jeunes et les adultes, nous avons mesuré l'angle bicondylaire classique : angle formé par l'axe de la diaphyse et la perpendiculaire au plan infracondylaire en son milieu, correspondant au milieu de la trochlée.

Angles d'obliquité diaphysaire

Nous avons observé les surfaces de contact entre diaphyse et épiphyse distale au cours de la croissance chez l'homme et les primates non humains. Cette observation préalable présente d'importantes implications méthodologiques. En effet, chez l'homme seul, le plan infradiaphysaire est plat et présente donc un plan de référence adéquat pour la mesure de l'angle d'obliquité diaphysaire: la diaphyse est "posée" sur l'épiphyse distale, dont la surface de croissance est également plane.

A l'inverse, chez les primates non humains, le plan infradiaphysaire est creusé d'un sillon transversal médio-latéral séparant les surfaces de contact trochléenne et condyliennes. Ce sillon correspond à une crête transversale sur l'épiphyse distale. Le plan infradiaphysaire est également creusé, à peu près en son milieu, d'un sillon longitudinal antéropostérieur séparant les surfaces de contact des condyles externe et interne, correspondant à une crête sur l'épiphyse. Les surfaces de contact ne sont pas planes mais boursoufflées et irrégulières: la diaphyse est "encastrée" dans l'épiphyse. Les irrégularités fortes du plan infradiaphysaire créent ainsi une obliquité artificielle. En effet dans sa partie antéro-interne en particulier, la surface infradiaphysaire fait une saillie très forte. Pour rendre compte de l'obliquité réelle

éventuelle de la diaphyse, il faut trouver une référence correcte tenant compte de la signification de ces saillies superficielles :

a) Chez les enfants humains:

Nous avons mesuré l'angle d'obliquité diaphysaire classique (Tardieu et Trinkaus, 1994): l'appui naturel de la diaphyse correspond à la totalité du plan infradiaphysaire, incluant les parties trochléenne et condyliennes de contact avec l'épiphyse distale. L'angle est formé par l'axe de la diaphyse et la perpendiculaire au plan infradiaphysaire en son milieu.

b) Chez les jeunes primates non humains:

Nous avons déterminé comme mesures les plus significatives sur la diaphyse des grands singes *(Figure. 1)*:

- l'angle d'obliquité diaphysaire antérieur: le fémur repose sur les deux saillies antérieures, correspondant aux deux becs de la diaphyse les plus saillants. C'est la position la plus immédiate de la diaphyse. Cet angle mesure une certaine obliquité diaphysaire, liée au développement plus ou moins fort du bec antéro-interne par rapport au bec antéro-externe. Ces deux becs antérieurs appartiennent à la partie trochléenne de la diaphyse contactant la partie trochléenne de l'épiphyse distale.
- l'angle d'obliquité diaphysaire postérieur: un dispositif spécial permet de ne faire reposer le fémur que sur les deux saillies postérieures de la diaphyse, éliminant les deux becs antérieurs qui sont toujours beaucoup plus développés que ces dernières. Ces deux saillies postérieures appartiennent à la partie condylienne de la diaphyse contactant la partie condylienne de l'épiphyse distale.

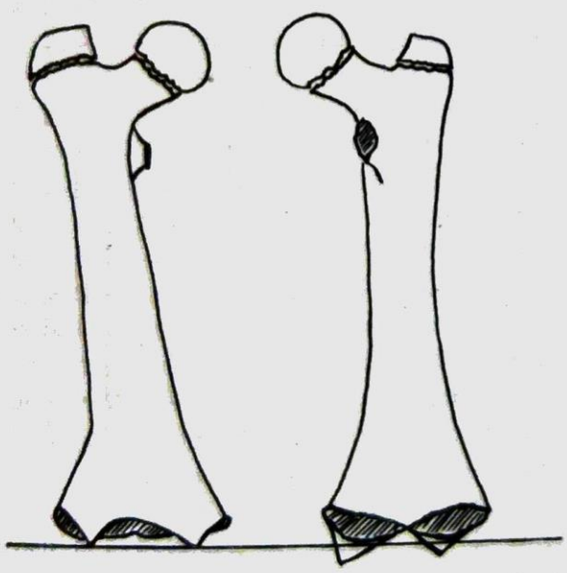

FIGURE 1. Méthode de mesure des deux angles d'obliquité diaphysaire, antérieur et postérieur, effectuée sur les fémurs de jeunes orang-outans, chimpanzés et gorilles. A gauche, le fémur est posé sur la partie antérieure, trochléenne, du plan infradiaphysaire, qui présente deux becs plus ou moins saillants distalement. A droite, le fémur est posé sur la partie postérieure, condylienne, du plan infradiaphysaire. C'est par rapport à ce plan infradiaphysaire horizontal que l'on mesure les angles diaphysaires antérieur (à gauche) et postérieur (à droite), formés par l'axe de la diaphyse et la perpendiculaire à ce plan au point d'échancrure, correspondant au milieu de la trochlée.

RESULTATS

Resultats Quantitatifs

Angle bicondylaire chez les adultes

On observe sur le *Tableau 1* que les moyennes des grands singes restent très éloignées de celles de l'homme. Le chimpanzé et le gorille ne dépassent pas une moyenne de 2° (données Tardieu) ou de 3° si on inclut les données de Vallois pour le gorille. L'orang-outan atteint une moyenne de 5,3° (données Tardieu) et de 6° si on inclut les données de Halaczek, ce qui reste inférieur de 2,3° à la moyenne la plus basse des populations humaines.

On note la présence de valeurs négatives chez le chimpanzé et le gorille. Chez l'orang-outan, nous n'avons observé aucune valeur négative, Halaczek a cependant relevé une valeur négative faible de 1°.

TABLEAU 1. Valeur de l'angle bicondylaire du fémur chez différentes populations d'orang-outans, chimpanzés, gorilles et hommes adultes. Les mesures effectuées par l'auteur sont comparées à celles publiées dans la littérature. Les valeurs moyennes avec mention de l'écart-type et les valeurs extrêmes sont affichées.

Angle bicondylaire	N	X ± E.T.	Valeurs extrêmes
Données:	ORANGS		
Tardieu	11	5,3°±2,5°	2°–10°
Halaczek (1972)	14	6°	–1°–12°
Vallois (1920)	15	5°	1°–9°
	CHIMPANZES		
Tardieu	19	1,1°±2,1°	–2°–5°
Halaczek (1972)	18	2°	–4°–7°
Vallois (1920)	6	1°	0°–6°
	GORILLES		
Tardieu	18	2,1°±1,9°	–1°–5°
Halaczek (1972)	11	2°	–2°–6°
Vallois (1920)	7	3°	0°–5°
	HOMMES		
Tardieu (Ostéol.)	29	9,2°±1,6°	7°–11°
Tardieu (Radiogr.)	73	8,3°±1,6°	5°–11°
Twisselmann (1961)	197	8,5°±2,4°	
Parsons (1914)	145	10,1°±2,1°	
Ishisawa (1931)	59	10,2°±1,9°	
Ruff (commun. person.)	40	8,9°±1,6°	

Angles d'obliquité fémorale et diaphysaire chez les jeunes

A) Analyse des moyennes, écart-types et valeurs extrêmes:

Le *Tableau 2* présente les moyennes, écart-types et valeurs extrêmes des trois angles mesurés chez les jeunes orang-outangs, chimpanzés et gorilles et des deux angles mesurés chez les enfants humains.

a) Angle bicondylaire du fémur:

Les valeurs moyennes affichent les mêmes tendances que celles observées chez les adultes : la valeur la plus élevée est celle affichée par les enfants humains, soit 5,77°, les orang-outans présentent ensuite la valeur la plus élevée, soit 4,6°, tandis que les valeurs du chimpanzé et du gorille restent proches de 1°. Les valeurs minimales font apparaître des valeurs négatives chez les seuls gorilles.

TABLEAU 2 (Haut): Valeurs moyennes, écarts-types et valeurs extrêmes des trois angles fémoraux (angle bicondylaire, angles dipahysaires antérieur et postérieur) mesurés (en degrés) sur les fémurs de jeunes orang-outans, chimpanzés et gorilles.
(Bas): Valeurs moyennes, écart-types et valeurs extrêmes des deux angles fémoraux (angle bicondylaire, angle diaphysaire), mesurés (en degrés) sur les fémurs de jeunes enfants humains.
La première colonne indique la mesure de la longueur du fémur, prise comme indicateur de la croissance des individus. La dernière ligne indique le coefficient de corrélation R obtenu en traçant la droite de régression liant la longueur du fémur à chacun des angles mesurés.

	Longueur fémur	Angle bicondylaire	Angle diaph. Ant.	Angle diaph. post
Orangs (18)				
Moyenne	154.44	4.6	4.1	1.5
Ecart- Type	44.44	2.1	2	1.9
Mini	76	0	0	0
Maxi	268	9	8	5
R (L.F./Angle)		0.45	0.55	0.29
Chimp.(19)				
Moyenne	183.32	1.7	1.4	0
Ecart Type	59.37	1.8	1.5	0.6
Mini	100	0	0	−1
Maxi	282	6	4	2
R (L.F./Angle)		0.27	0.41	0.2
Gorilles (13)				
Moyenne	197.08	1.8	1.7	−2.4
Ecart- Type	62.96	3.4	2.8	2.3
Mini	114	−2	0	−6
Maxi	310	9	9	0
R (L.F./Angle)		0.59	0.5	0.25

	Longueur fémur	Angle bicondylaire	Angle diaphysaire
Enfants (37)			
Moyenne	239.4	5.77	5.02
Ecart Type	94.7	3.32	2.98
Mini	70	0	0
Maxi	413	11	10
R (L.F./Angle)		0.77	0.61

D'un point de vue comparatif, l'angle bicondylaire est cependant tout à fait insuffisant pour juger du processus morphogénétique de l'obliquité fémorale, puisque chez l'homme elle est diaphysaire (Tardieu et Trinkaus 1994) tandis que chez les primates non humains, la plus for-te hauteur du condyle interne par rapport au condyle externe semble jouer un rôle dans la genèse de cet angle.

b) Angle diaphysaire antérieur:

Les moyennes obtenues pour chacun des trois primates non humains sont très proches des valeurs moyennes de l'angle bicondylaire. Cela n'est vrai que pour les moyennes, les tableaux de croissance de chaque primate montrent que cette ressemblance ne se confirme pas individuellement. Aucune valeur négative n'apparaît. Les valeurs extrêmes sont de 9° chez les gorilles, de 8° chez les orang-outans et de 4° seulement chez les chimpanzés.

c) Angle diaphysaire postérieur:

On observe chez les trois jeunes grands singes des valeurs très proches de zéro. Quelques valeurs positives, rares, sont présentes chez l'orang-outan. Des valeurs négatives apparaissent, faibles chez le chimpanzé (1°) et fortes chez le gorille (6°).

Ce plan postérieur métaphysaire est la référence la plus adéquate pour comparer avec l'angle diaphysaire humain. La valeur moyenne obtenue pour l'angle diaphysaire humain est de 5,02°. Retenons sa valeur élevée, très supérieure à l'angle diaphysaire postérieur des trois grands singes. Elle ne doit pas être comparée à celles de l'angle diaphysaire antérieur des trois primates non humains, dont la signification fonctionnelle est différente.

B) Analyse de la croissance de ces angles:

On observe chez les quatre primates le même état du nouveau né, soit une valeur nulle pour les trois angles, définissant l'état initial de la diaphyse.

a) Croissance individuelle de chaque angle:

Chez les enfants humains, on observe une croissance assez régulière des deux angles mesurés en relation avec l'allongement du fémur. Les coefficients de corrélation affichés sur le *Tableau 2* sont les plus élevés, soit 0.77 pour l'angle bicondylaire et 0.61 pour l'angle diaphysaire.

A l'inverse chez les jeunes grands singes, les trois angles mesurés ne montrent pas une progression constante, ce qui illustre la grande variabilité de la croissance de ces angles. On constate cependant une certaine tendance à observer les valeurs les plus élevées sur les fémurs les plus longs, donc sur les individus les plus âgés.

Le premier graphique *(Figure 2)* présente l'évolution de l'angle bicondylaire en fonction de l'allongement du fémur pour les trois genres de jeunes grands singes étudiés. Le coefficient de corrélation est très faible pour les chimpanzés (0.27), faible chez les orang-outans

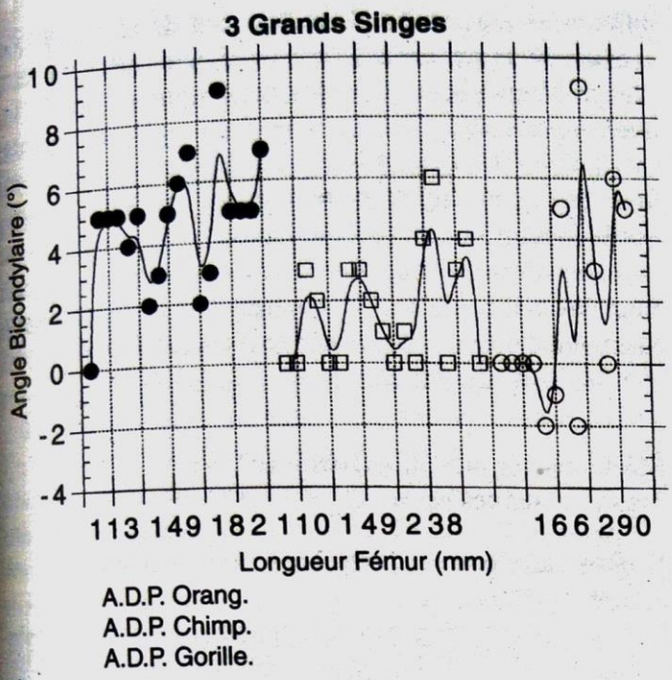

FIGURE 2. Graphique montrant la relation entre l'allongement du fémur (en mm.) et l'accroissement de l'angle bicondylaire du fémur (A. B., en degrés) chez les trois jeunes genres de grands singes étudiés. Sur l'axe des abcisses, l'échelle de la longueur du fémur n'est pas la même pour les trois genres présentés. Cette différence permet de les comparer sur le même graphique. On observe que les courbes d'ajustement présentent trois ou quatre pics très différenciés pour chacun des genres, souligant l'irrégularité de la croissance de cet angle.

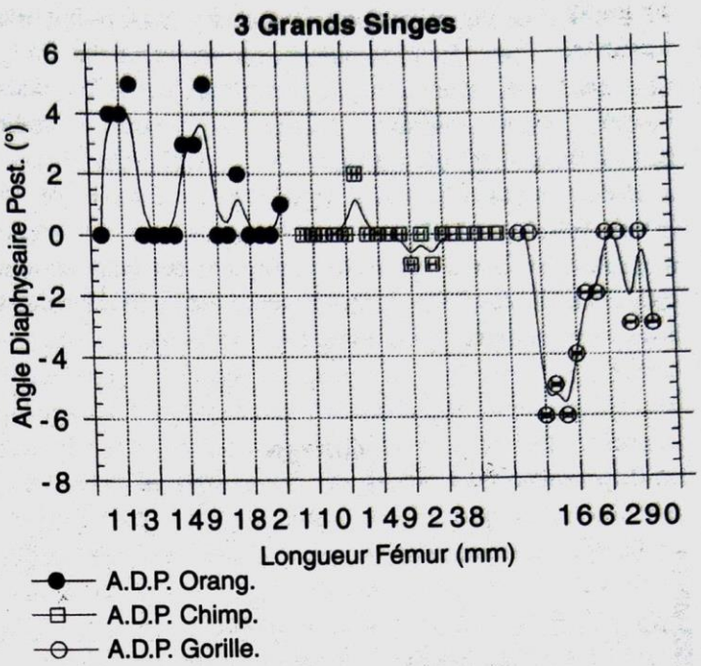

FIGURE 3. Graphique montrant la relation entre l'allongement du fémur (en mm.) et l'accroissement de l'angle diaphysaire postérieur du fémur (A. D. P., en degrés) chez les trois genres de jeunes grands singes étudiés. On note trois pics positifs de la courbe d'ajustement chez les jeunes orang-outans, trois pics négatifs chez les jeunes gorilles et une courbe presque plate chez les jeunes chimpanzés.

(0.45), plus élevé chez les gorilles (0.60). L'état initial du nouveau-né, soit un angle nul, évolue toujours positivement chez les orang-outans, se maintient souvent chez les chimpanzés et passe par des valeurs négatives chez les gorilles. C'est chez les gorilles que l'on observe le plus grand écart entre les valeurs extrêmes de l'angle bicondylaire (-2°/+9°).

Aucune valeur négative n'affecte jamais l'angle diaphysaire antérieur chez aucun des primates étudiés. Les valeurs initiales nulles se maintiennent chez 8 sujets jeunes parmi les 13 gorilles et les 19 chimpanzés. Les trois coefficients de corrélation sont assez faibles et proches les uns des autres, s'étendant de 0.41 à 0.55, plus élevés que ceux de l'angle bicondylaire sauf pour le gorille.

Le second graphique *(Figure 3)* présente l'évolution de l'angle diaphysaire postérieur en fonction de l'allongement du fémur chez les jeunes orang-outans, chimpanzés et gorilles. Les coefficients de corrélation sont très faibles: 0.29 chez les orang-outans, 0.2 chez les chimpanzés et 0.25 chez les gorilles.

Chez les orang-outans, la valeur initiale nulle de l'angle bicondylaire et de l'angle diaphysaire antérieur n'est jamais retrouvée, tandis que la valeur nulle de l'angle diaphysaire postérieur est maintenue chez dix sur dix-huit individus.

A l'inverse chez les chimpanzés et les gorilles, l'état initial des deux angles bicondylaire et diaphysaire antérieur se retrouve très fréquemment. L'état initial de l'angle diaphysaire postérieur se maintient toujours chez le chimpanzé ; il se maintient chez le gorille chez cinq sur treize individus ou atteint des valeurs négatives élevées pouvant atteindre jusqu'à 6°, chez huit individus.

b) Relations entre la croissance des trois angles:

Il faut remarquer que la combinaison initiale, caractéristique du nouveau-né, soit trois angles nuls, ne se prolonge jamais dans la croissance vers l'état adulte.

– Relation entre l'angle bicondylaire et l'angle diaphysaire antérieur:

Le troisième graphique *(Figure 4)* montre l'évolution conjointe de ces deux angles en fonction de l'allongement du fémur chez les jeunes orang-outans. Le coefficient de corrélation est plus élevé pour l'angle diaphysaire (0.55) que pour l'angle bicondylaire (0.45). On observe une grande proximité de valeurs entre ces deux angles. Chez cinq individus sur dix-huit ces valeurs sont identiques, chez cinq autres individus, elles ne diffèrent que de 1°, l'écart maximal étant de 4° dans un cas. Le coefficient de corrélation liant les deux angles entre eux est de 0.71.

Chez le chimpanzé et le gorille il n'en est pas de même, les valeurs des deux angles sont toujours plus faibles que chez l'orang-outan. Le coefficient de corrélation entre les deux angles est nul chez le chimpanzé et égal à 0.69 chez

le gorille. Les combinaisons entre ces angles sont très variables: chez le chimpanzé, en excluant les deux nouveaux-nés, dans cinq cas sur dix-sept, les deux valeurs sont identiques, dans sept cas, l'angle bicondylaire est plus grand que l'angle diaphysaire antérieur et dans cinq cas il est plus petit. Chez le gorille, la variabilité est extrême. En excluant les deux nouveaux-nés, dans trois cas sur onze seulement les valeurs sont identiques. L'écart maximum observé est de 5° dans deux cas symmétriques (0°/–5°et 5°/0°).

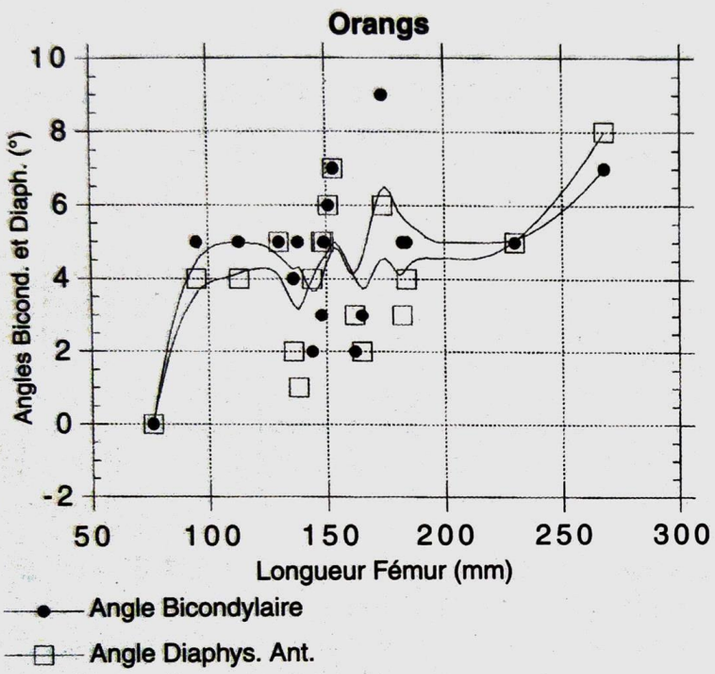

FIGURE 4. Graphique montrant la relation entre l'allongement du fémur (en mm.) et l'accroissement des angles diaphysaires antérieur et postérieur du fémur (A.D. A. et A. D. P., en degrés) chez les 18 jeunes orang-outans. On note une grande proximité de l'allure des deux courbes d'ajustement, ce qui n'est pas le cas chez les jeunes chimpanzés et gorilles.

– Relations entre les angles diaphysaires antérieur et postérieur:

L'angle diaphysaire antérieur est toujours plus élevé ou rarement égal à l'angle diaphysaire postérieur. Le coefficient de corrélation liant les deux angles entre eux est de 0.50 pour les jeunes orang-outans, 0.38 pour les jeunes chimpanzés et 0.44 chez les jeunes gorilles. Chez les orang-outans, la moyenne de cette différence est de 2,6° (E. T. = 1,9°), chez les chimpanzés, elle est de 1,4° (E. T. = 1,4°) et chez les gorilles, elle est de 4° (E. T.= 2,7°).

Chez les gorilles, cette différence plus élevée est significative, car le condyle interne est beaucoup plus développé que le condyle externe. Cela est d'autant plus vrai que dans huit cas sur treize, l'angle diaphysaire postérieur est négatif, atteignant des valeurs de –6°. Les différences maximales observées sont de 9°, 8° et 6°.

Chez l'homme, la différence maximale observée entre l'angle bicondylaire et l'angle diaphysaire est de 3°, la moyenne des écarts sur les 37 fémurs de jeunes enfants est de 0,8° (E. T. =1,1°). Le coefficient de corrélation liant ces deux angles entre eux est très élevé: 0.95, coefficient infiniment supérieur à tous ceux que l'on peut observer chez les trois jeunes grands singes. Argument supplémentaire tendant à montrer que la signification fonctionnelle de ces deux angles n'est pas la même que chez les primates non humains.

Mechanismes morphogenetiques sous-tendant ces resultats

Surfaces de contact entre la diaphyse fémorale et l'épiphyse distale

Le plan de référence infradiaphysaire de l'angle d'obliquité de la diaphyse chez l'homme n'a pas d'équivalent strict chez les primates non humains. On constate que chez l'homme la diaphyse est posée sur l'épiphyse et se soude ainsi chez l'adulte. A l'inverse, chez les primates non humains, elle est imbriquée par de nombreuses saillies dans l'épiphyse, et en se soudant se trouve étroitement encastrée dans celle-ci. Nous pensons que chez l'homme, se déplaçant exclusivement en position verticale, la gravité agit dans une direction unique qui explique cette atténuation ou même cette disparition de l'encastrement épiphysaire. A l'inverse nous pensons que l'encastrement observé chez les primates non humains est un dispositif permettant d'éviter tout décollement épiphysaire au cours de la croissance des jeunes. En effet, dans le contexte d'une vie arboricole, la gravité agit dans de multiples directions. Nous avons observé ce caractère d'encastrement sur tous les primates catarhiniens et platyrrhiniens que nous avons observés, et pensons qu'il s'agit d'un caractère général de primates non hominidés.

Nous pensons que l'angle d'obliquité diaphysaire postérieur des grands singes est la référence la plus adéquate de comparaison avec l'angle d'obliquité diaphysaire de l'homme. En effet, dans sa partie de contact trochléen, la diaphyse des grands singes est allongée par deux becs dont la saillie inégale, traduite par l'angle diaphysaire antérieur, ne reflète en réalité aucune obliquité diaphysaire proprement dite. La partie diaphysaire correspondant au contact condylien, traduite par l'angle diaphysaire postérieur, est par ailleurs beaucoup plus importante.

Distinction de trois types de remodelage du fémur au cours de la croissance chez les grands singes

Chez le nouveau-né des grands singes et de l'homme, l'état initial de la diaphyse et de l'épiphyse distale du fémur est le même : la diaphyse est droite et les deux

condyles sont de même hauteur et de même longueur développée. Au cours de la croissance des grands singes, le condyle interne se développe beaucoup plus que le condyle externe en hauteur et en longueur développée, cette tendance est extrême chez le gorille, en lien avec son poids plus élevé (Tardieu, 1983). Les trois types de remodelage du fémur sont liés à ce développement plus fort du condyle interne, phénomène épiphysaire, qui est intégré de façons différentes à la diaphyse et qui, soit favorise une obliquité fémorale positive, soit ne la favorise pas, soit peut favoriser une obliquité négative.

Le premier type est plus généralement observé chez l'orang-outan, le second chez le chimpanzé, le troisième chez le gorille, ce dernier n'étant que la tendance observée chez le chimpanzé poussée à l'extrême. Le remodelage du fémur humain, caractérisé par un angle d'obliquité diaphysaire élevé se répercutant exactement sur l'angle bicondylaire, est toujours très éloigné de ces trois types.

A) Type observé le plus souvent chez l'orang-outan:

Sur la *Figure 5,* le fémur d'orang-outan présente un angle bicondylaire de 5°, un angle diaphysaire antérieur de 4° et un angle diaphysaire postérieur nul. L'angle bicondylaire est dû clairement au développement plus fort en hauteur du condyle interne. La diaphyse reste droite, tel qu'en témoigne l'angle diaphysaire postérieur nul, qui représente en fait la référence vraie de l'obliquité diaphysaire. L'angle diaphysaire antérieur reproduit presque exactement l'angle bicondylaire, c'est-à-dire que le bec antéro-interne de la diaphyse est plus saillant que le bec antéro-externe dans la même proportion que le condyle interne est plus élevé que le condyle externe. Ce décalage entre les deux angles diaphysaires, avec des valeurs toujours plus hautes pour l'angle antérieur.

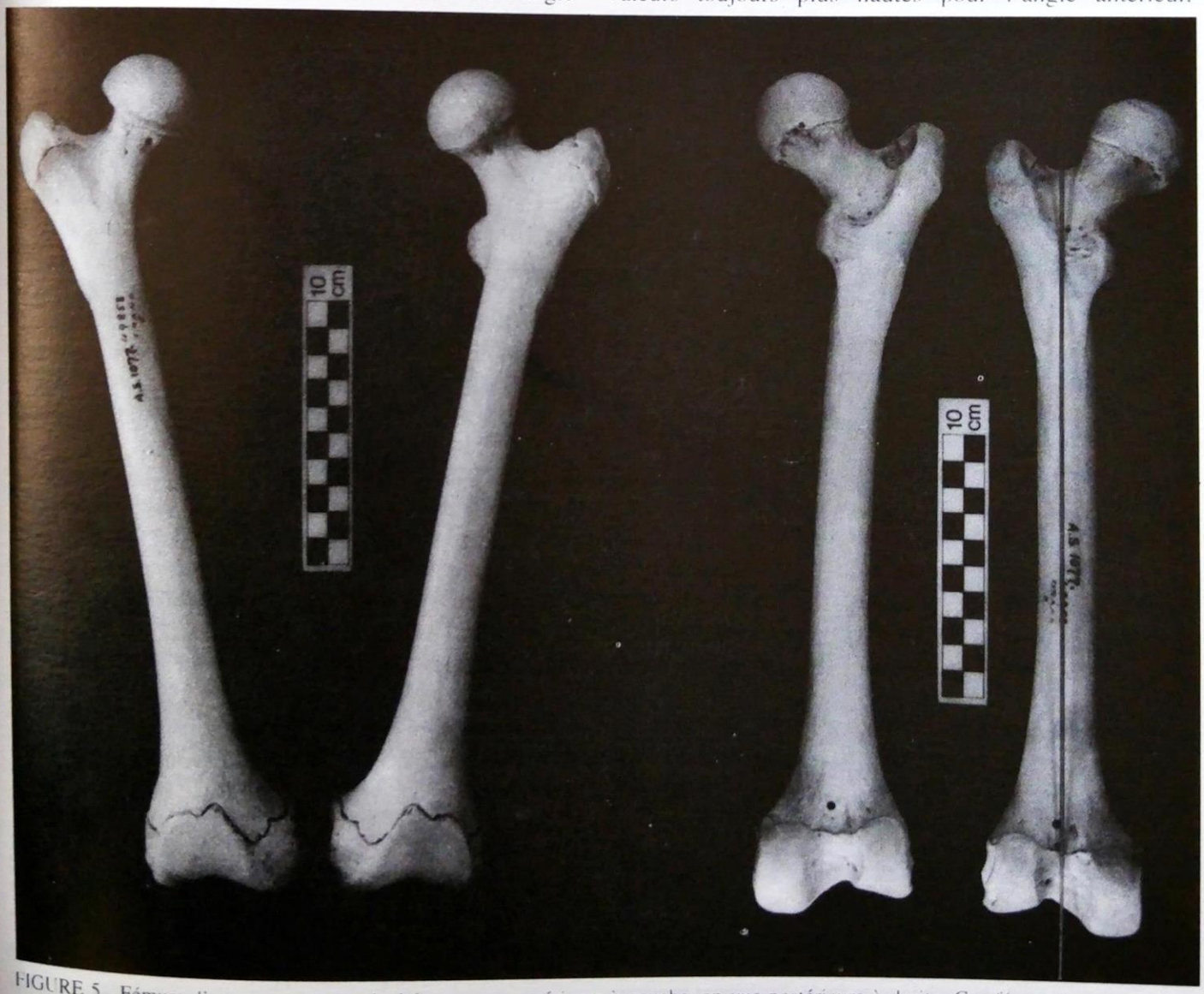

FIGURE 5. Fémurs d'un orang-outan subadulte, en vue antérieure à gauche, en vue postérieure à droite. Ces fémurs sont considérés comme le type le plus souvent rencontré chez les orang-outans. L'obliquité du fémur apparaît très forte en vue antérieure (angle bicondylaire de 5°), tandis que la vue postérieure montre que l'obliquité n'est due qu'à la plus forte hauteur du condyle interne par rapport au condyle externe. Ces fémurs ne montrent aucune obliquité diaphysaire (angle diaphysaire postérieur nul). La suture épiphysaire, bien visible, dessine, en vue antérieure, deux becs bien distincts, l'interne étant plus saillant que l'externe (angle diaphysaire antérieur de 4°).

pourrait être directement lié à ce développement plus fort du condyle interne.

Ce type de morphologie s'observe chez douze orang-outans sur dix-huit, chez sept chimpanzés sur dix-neuf et sur trois gorilles sur treize.

B) Type observé le plus souvent chez le chimpanzé:

Sur la *Figure 6*, le fémur de chimpanzé présente un angle bicondylaire nul, un angle diaphysaire antérieur de 4° et un angle diaphysaire postérieur nul. Malgré un condyle interne plus développé que le condyle externe, tel qu'on l'observe sur la vue postérieure de ce fémur, l'obliquité fémorale est nulle ainsi que l'angle diaphysaire postérieur. La saillie du bec antéro-interne est forte comme dans l'exemple précédent. La différence entre les deux angles diaphysaires (4°) pourrait être liée au plus fort développement du condyle interne.

On observe ce type de morphologie chez cinq chimpanzés sur dix-neuf, chez trois gorilles sur treize.

FIGURE 6. Fémur droit d'un chimpanzé subadulte, en vue antérieure à gauche, en vue postérieure à droite. Ce fémur est considéré comme le type le plus souvent rencontré chez les chimpanzés. L'obliquité du fémur est nulle aussi bien en vue antérieure qu'en vue postérieure (angle bicondylaire et angle diaphysaire postérieur nuls). La suture épiphysaire bien visible montre, en vue antérieure, deux becs dont l'interne est plus saillant que l'externe (angle diaphysaire antérieur de 4°). On observe, en vue postérieure, que le condyle interne est plus haut que le condyle externe. Cependant, contrairement aux fémurs d'orang-outan présentés en figure 4, cette prépondérance n'entraîne pas ici un angle bicondylaire élevé.

Chez les gorilles, les valeurs de l'angle diaphysaire postérieur sont fortement négatives, tandis que chez les chimpanzés, on n'observe que deux valeurs négatives faibles. Ce type de morphologie n'est jamais présent chez l'orang-outan.

Il est intéressant de noter que, dans ce type, les deux angles diaphysaires ne sont jamais nuls, signifiant que l'on ne retrouve jamais la morphologie initiale du nouveau-né caractérisée par deux condyles égaux et trois angles nuls. A l'inverse, on trouve quatre chimpanzés présentant deux angles diaphysaires nuls, mais associés à un angle bicondylaire élevé, qui les rattache donc au premier type.

C) Type observé le plus souvent chez le gorille:

Le groupe des gorilles est composite, puisqu'il inclut des individus des deux types précédents. Cependant il possède une caractéristique propre qui est de présenter des valeurs négatives pour l'angle bicondylaire du fémur. Il s'agit de la tendance poussée à l'extrême du type précédent. En effet l'angle diaphysaire postérieur est très souvent négatif chez le gorille, ce qui correspond à un relèvement du plan postérieur diaphysaire du côté interne. Ce relèvement, qui peut être très prononcé, est probablement un mécanisme morphogénétique diaphysaire lié au développement beaucoup plus fort du condyle interne par rapport au condyle externe. Dans trois cas chez le gorille, on observe, associé à un angle diaphysaire postérieur négatif, un angle bicondylaire négatif également. Dans un cas, les deux valeurs négatives sont égales (–2°), dans les deux autres cas les valeurs négatives diaphysaires postérieures sont très supérieures à celles de l'angle bicondylaire. Dans ces trois cas, l'angle diaphysaire antérieur est nul. La différence entre les deux angles diaphysaires, l'angle postérieur étant toujours inférieur, est toujours probablement à corréler avec la prépondérance très forte du condyle interne.

DISCUSSION

Conclusions sur les trois types observés chez les grands singes.

On observe chez les grands singes étudiés une grande variabilité et donc une grande plasticité du remodelage de la diaphyse et de l'épiphyse distale du fémur au cours de la croissance, en lien avec le développement plus fort du condyle interne par raport à l'externe. Il serait simpliste de penser que l'angle bicondylaire élevé, caractéristique du premier type, n'est que le reflet direct de la plus forte hauteur du condyle interne. Cette assimilation est fausse. En effet, s'il existe une relation évidente entre les deux paramètres, elle est cependant occultée dans de nombreux cas, car d'autres paramètres interfèrent dans cette relation un phénomène complexe

d'encastrement plus ou moins prononcé du côté interne par raport au côté externe de la diaphyse dans l'épiphyse intervient. L'angle diaphysaire antérieur ne mesure qu'une partie de ce phénomène d'encastrement. Quand cet angle est très élevé, les deux becs antérieurs sont très inégalement développés. Mais on observe également des becs très développés mais également développés, qui aboutissent à un angle diaphysaire antérieur nul, ainsi chez le gorille dont le fémur est le plus long et le plus robuste (angle bicondylaire de 5°, angle diaphysaire postérieur de –3°). L'angle diaphysaire antérieur ne représente qu'une obliquité superficielle de la diaphyse qui n'est d'ailleurs jamais systématique. Cette très forte inégalité des deux becs antérieurs peut en effet coexister avec une obliquité diaphysaire postérieure nulle, telle sur le gorille dont le fémur est le plus oblique (avec 9° pour les angles bicondylaire et diaphysaire antérieur).

De plus, le fémur du gorille en particulier, loin d'afficher un angle bicondylaire très élevé par suite du développement plus fort du condyle interne, peut afficher des valeurs négatives, consécutives au relèvement du plan métaphysaire condylien postéro-interne de la diaphyse.

Enfin, au cours de la croissance, on voit la diaphyse accuser une courbure médio-latérale, à concavité médiale, chez le chimpanzé et le gorille, toujours plus forte chez ce dernier, qui contribue à l'obliquité négative du fémur. Il est à noter que chez l'orang-outan, la diaphyse reste toujours rectiligne, sans accuser aucune courbure médio-latérale dans aucun cas de figure.

Remodelage caractéristique du fémur humain

Nous avons montré sur un échantillon plus large (Tardieu et Trinkaus 1994) ce que cet échantillon de 37 fémurs de jeunes enfants confirme: la diaphyse fémorale initialement droite chez le foetus et le nouveau-né acquiert un angle d'obliquité élevé, jusqu'à 6° environ, en lien étroit avec l'apprentissage de la marche, i.e. entre un an et demi et quatre ans environ. Cet angle peut continuer à croître jusqu'à l'âge de sept ans environ et au delà éventuellement, mais on observe dès l'âge de sept ans la variabilité angulaire qui est caractéristique des adultes. Ce remodelage angulaire de la diaphyse est dû à une apposition métaphysaire du côté interne de la diaphyse plus important que du côté externe, associée aux modifications de charge du membre inférieur liées au redressement (Pauwells 1979). L'obliquité fémorale est donc chez l'homme un phénomène diaphysaire dont le plan de réference est le plan métaphysaire, situé à l'extrémité distale de la diaphyse. On sait que pour tous les os longs, la croissance des épiphyses, proximale et distale, est indépendante de celle de la diaphyse (Dubreuil 1929). Les épiphyses se développent à partir d'un cartilage de croissance sphérique dont l'activité est centripète, contrairement aux diaphyses qui s'allongent sous l'effet d'un cartilage de croissance disquaire dont l'activité est axiale (Pous et al. 1980).

La hauteur et la longueur développée du condyle interne et du condyle externe sont à peu près identiques sur le fémur humain (Tardieu 1983, Bacon 1992). La faible différence observée entre l'angle bicondylaire et l'angle d'obliquité diaphysaire le confirme.

Comparaison entre l'homme et les grands singes

Il apparaît clairement que le type de remodelage exclusivement diaphysaire, caractéristique du fémur humain, n'est pas présent chez les trois genres de grands singes que nous avons étudiés.

En effet dans le premier type décrit, l'angle bicondylaire du fémur élevé n'est que la conséquence de la plus forte hauteur du condyle interne sur l'externe, donc un phénomène exclusivement épiphysaire. La référence la plus adéquate de l'obliquité de la diaphyse, comparable avec celle de l'homme se trouve être l'angle diaphysaire postérieur qui est le plus souvent nul. Le caractère d'obliquité fémorale élevée chez l'adulte n'est donc pas homologue chez l'homme et chez les primates non humains.

Dans le second type décrit, l'angle bicondylaire est nul et donc constitue un caractère totalement différent de celui que l'on observe chez l'homme dont l'angle bicondylaire est toujours élevé.

Dans le troisième type, l'angle bicondylaire est négatif, représentant une tendance morphogénétique opposée à celle que l'on observe chez l'homme. Le relèvement du plan diaphysaire postérieur dans sa partie interne, très prononcé chez certains gorilles, correspond à un mécanisme apparemment inverse de celui de l'apposition métaphysaire interne que l'on observe chez l'homme.

Il est sûr que chez l'homme, l'angle diaphysaire et l'angle bicondylaire augmentent régulièrement au cours de la croissance comme nous l'avons établi dans une étude longitudinale de ces deux angles (Tardieu et Trinkaus 1994). Par contre, il est possible que chez les grands singes, le processus d'encastrement complexe de la diaphyse dans l'épiphyse, s'effectuant de façon différencielle du côté interne et du côté externe, l'angle résultant d'obliquité fémorale puisse quelquefois décroître avec l'âge (se reporter aussi à Vallois 1920). Nous ne pouvons cependant pas diposer d'études longitudinales comme pour les enfants humains pour le prouver. De toutes façons, ces exemples montrent les influences très diverses et multidirectionnelles de la gravité chez ces primates hautement arboricoles.

Jenkins (1972) a montré, dans une étude cinéradiographique de la marche bipède du chimpanzé, que le plan infracondylaire du fémur n'était pas toujours horizontal et que, de ce fait, la signification fonctionnelle de l'angle

d'obliquité fémorale n'était peut-être pas la même que chez l'homme. Les arguments morphogénétiques que nous avons développés ici étayent la proposition de Jenkins. De plus, la fréquente occurrence de valeurs tantôt positives, tantôt négatives, de l'angle bicondylaire du fémur que nous avons observée au sein de la même espèce, chez le chimpanzé et le gorille, conforte l'idée que la position horizontale de réference du plan infracondylaire n'est pas fonctionnellement adéquate chez ces primates.

REMARCIEMENTS

Je remercie très vivement le Pr. J. Repérant et le Pr. A. Langaney, Directeurs des Laboratoires d'Anatomie Comparée et d'Anthropologie Biologique du Muséum National d'Histoire Naturelle (Paris), et le Pr. D. D. Martin, Directeur de l'Institut d'Anthropologie de Zürich pour les collections de primates dont j'ai pu disposer dans leurs laboratoires et le Pr. O. Gagey de l'Hôpital de Bicêtre (Paris) pour les radiographies dont j'ai pu disposer.

BIBLIOGRAPHIE

BACON A.-M., 1992: *Les os longs du membre pelvien chez les primates miocènes et plio-pleistocènes: morphologie fonctionnelle, taxinomie, phylogénie.* Thèse de Doctorat d'Etat, Paris, 151 p.

DAY H. M., 1978: Functional interpretation of the morphology of Early African hominids. In : Jolly C.I. (ed.), *Early hominids of Africa*: 311–345, Duckworth, Londres.

DUBREUIL G., 1929: *Leçons d'Embryologie humaine.* Vigot Frères, Paris.

HALACZEK B., 1972: *Die Langknochen der Hinterextremität bei Simischen Primaten.* Juris Druck und Verlag, Zürich

HEIPLE K. G., LVEJOY C.O., 1971: The distal femoral anatomy of Australopithecus. *Am. J. Phys. Anthrop.* 35: 75–84.

ISHISAWA M., 1937: Anthropologische Untersuchungen über das Squelett der Yoshiko-Steinzeitmenshen. III Teil. Die unteren Extremitäten. *J. Soc. Anthrop. Nippon.* 45: 1–192.

JENKINS F. A., 1972: Chimpanzee bipedalism: cineradiographic analysis and implications for the evolution of gait. *Science* 178: 877–879.

JOHANSON D., COPPENS Y., 1976: A preliminary anatomical diagnosis of the first Plio/Pleistocene hominid discoveries in the Central Afar, Ethiopia. *Am. J. Phys. Anthrop.* 45: 217–222.

LEGROS CLARK W. E., 1947: The importance of the fossil Australopithecinae in the study of human evolution. *Sci. Prog.* 35: 377–395.

LOVEJOY C. O., HEIPLE K. J., BURSTEIN A.H., 1973: The gait of Australopithecus. *Am. J. Phys. Anthrop.* 38: 757–780.

PARSONS F. G., 1914: The characters of the English thigh bone. *J. Anat. Physiol.* 48: 238–267.

PAUWELS F., 1979: *Biomécanique de l'appareil locomoteur.* Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.

POUS J. G., DIMEGLIO A., BALDET P., BONNEL F., 1980: *Cartilage de conjugaison et croissance. Notions fondamentales en Orthopédie.* Doin, Paris.

ROBINSON J. T., 1972: *Early hominid posture and locomotion.* University of Chicago Press, Chicago.

SALENIUS P., VANKKA E., 1975: The development of the tibiofemoral angle in children. *J. Bone Joint Surg.* 57–A: 259–261

STERN J. T., SUSMAN R. L., 1983: The locomotor anatomy of Australopithecus afarensis. *Am. J. Phys. Anthrop.* 60: 279–317.

TARDIEU C., 1981: Morphofunctional analysis of the articular surfaces of the knee-joint in Primates. In: Chiarelli A.B. and Corruccini R.S. (eds.), *Primate Evolutionary Biology* 68–80, Springer Verlag, Berlin.

TARDIEU C., 1983: *L'articulation du genou chez les Primates.* Presses du C.N.R.S., Paris.

TARDIEU C., 1991: Etude comparative des déplacements du centre de gravité pendant la marche. Mise à l'épreuve d'une hypothèse évolutive. In: Coppens Y. et Senut B. (eds.), *Origine(s) de la Bipédie chez les Hominidés:* 49-58, C.N.R.S., Paris.

TARDIEU C., TRINKAUS E., 1994: The early ontogeny of the human femoral bicondylar angle. *Am. J. Phys. Anthrop.* 95: 183–195

TWIESSELMANN F., 1961: Le fémur Néanderthalien de Fond-de-Forêt (Province de Liège). *Mém. Inst. Roy. Sci. Nat. Belgique* 148: 1–164.

VALLOIS H., 1920: L'épiphyse inférieure du fémur chez les Primates. *Bull. Mém. Soc. Anthrop. Paris* 10: 27–54

WALMSLEY T., 1933: The vertical axes of the femur. *J. Anat.* 67: 284–300.

Christine Tardieu
U.A. 1137 du CNRS
Laboratoire d'Anatomie Comparée
Museum National d'Historie Naturelle
55 rue Buffon
75 005 Paris
France