

Quentin COSNEFROY

UMR 5199 PACEA, Université de Bordeaux – CNRS – Ministère de la Culture, Pessac, France

quentin.cosnefroy@u-bordeaux.fr

L'ÉVOLUTION EN MARCHÉ : CE QUI FAÇONNE NOTRE SQUELETTE

Introduction : les hominines, ces primates

Homo sapiens est aujourd'hui la seule espèce humaine vivante. Elle constitue le dernier représentant d'une radiation évolutive ayant regroupé, au cours des derniers millions d'années, de nombreuses formes aujourd'hui disparues : les hominines. Ce terme désigne l'ensemble des taxons plus étroitement apparentés aux humains actuels qu'aux chimpanzés et bonobos, nos plus proches parents vivants, dont la divergence avec la lignée humaine est estimée entre 6 et 8 millions d'années par des données génétiques (Caccone & Powell, 1989; Raaum et al., 2005; Langergraber et al., 2012). Les hominines appartiennent plus largement à l'ordre des primates, et plus particulièrement à la super-famille des hominoïdes, c'est-à-dire des grands singes. Ce groupe comprend actuellement les gibbons et siamangs (hylobatidés), les orangs-outans, les gorilles, les chimpanzés et bonobos, ainsi que les humains.

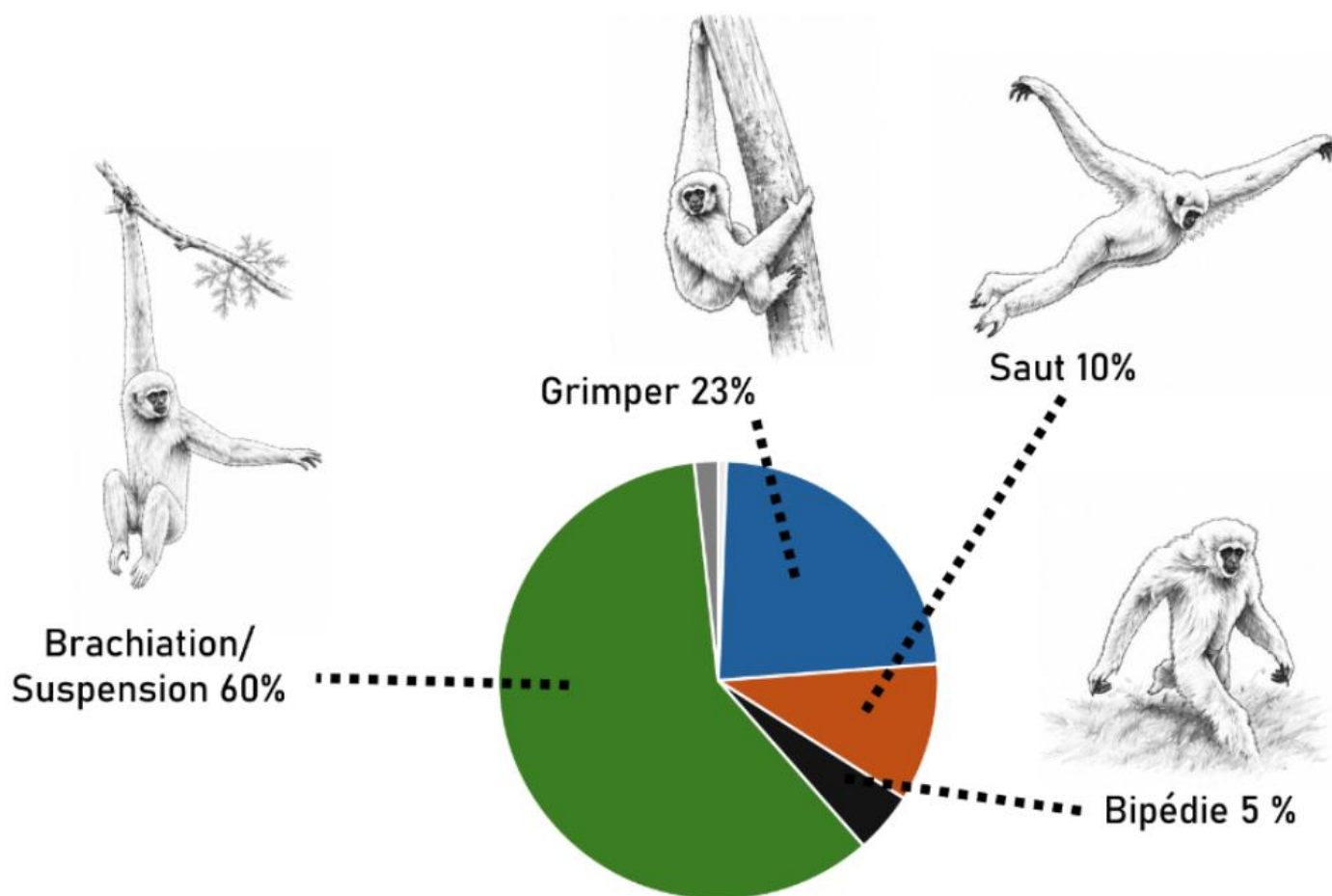


Fig. 1. Exemple du répertoire locomoteur des Hylobatidés. Le répertoire positionnel est la combinaison des différents modes de posture et de locomotion. Données de répertoire d'après : Chivers, 1972; Fleagle, 1976; Gittins, 1983; Srikosamatara, 1984 et Fan et al., 2013.

Parmi les nombreux traits morphologiques, comportementaux et développementaux caractérisant les hominines au sein des primates, la bipédie occupe une place centrale. Cette capacité à adopter ponctuellement une posture redressée et une locomotion sur les membres postérieurs n'est pas propre à notre espèce : elle est observée, dans des contextes variés et à des fréquences variables, chez de nombreux autres primates (Berillon et al., 2016). Cependant, à l'inverse des autres primates qui ont un répertoire positionnel (combinaison de différents modes de posture et de locomotion, figure 1), chez

Homo sapiens la bipédie constitue un mode permanent chez l'adulte (Adolph et al., 1998, 2003; Onis, 2007; Van Dam et al., 2011). Son acquisition et son développement ont probablement joué un rôle majeur dans le succès adaptatif et la diversification des hominines au cours des 7 derniers millions d'années (Ma). (Wheeler, 1991; Bramble & Lieberman, 2004)

L'identification d'adaptations squelettiques associées à une bipédie habituelle chez les fossiles représente donc un enjeu central de la paléanthropologie. Elle intervient directement dans les discussions relatives à la position phylogénétique de certains fossiles, en particulier ceux datés du Miocène (23 – 5,3 Ma), afin de discuter de leur attribution aux hominines et par extension, à un lien étroit avec notre espèce (Böhme et al., 2019; Alba et al., 2024; Spassov et al., 2026). La reconnaissance des caractères anatomiques du squelette est ainsi essentielle pour documenter les premières étapes de l'évolution humaine. Ici, nous présenterons plusieurs approches permettant d'inférer les comportements locomoteurs chez les fossiles.

1. Reconstruire les comportements des fossiles : la morphologie externe du squelette

L'un des principaux champs de recherche de la paléanthropologie consiste à reconstituer les comportements locomoteurs des espèces disparues. Contrairement aux primates actuels, les comportements des formes fossiles ne peuvent pas être observés, ils doivent être déduits. Une des seules trace directe des comportements locomoteurs sont les empreintes fossilisées attribuées à des hominines (Bennett et al., 2009; Dubeau et al., 2019; Hatala et al., 2024). Elles ont par exemple permis de montrer, à Laetoli (Tanzanie) la présence d'une locomotion bipède chez *Australopithecus afarensis* il y a environ 3.5 Ma (Leakey & Hay, 1979). Hormis ces rares évidences directes, l'analyse repose donc presque exclusivement sur les vestiges squelettiques conservés dans le registre fossile. Le principe général est celui de l'anatomie comparée et fonctionnelle : les relations observées aujourd'hui entre certains caractères anatomiques et les comportements locomoteurs associés sont utilisées comme cadre comparatif pour interpréter les fossiles. Pour cela, des corrélations sont établies chez les primates actuels entre anatomie et comportements locomoteurs, se basant notamment sur l'observation des comportements en milieu naturel (Rose, 1977; Hunt, 1991; Doran, 1997; Sarringhaus et al., 2014; Drummond-Clarke et al., 2022) ou en captivité (Berillon et al., 2010; Druelle & Berillon, 2013). Ces liens forme-fonction servent de référence pour inférer les capacités locomotrices des taxons éteints et à évaluer dans quelle mesure un fossile présente des caractères associés à la bipédie, au grimper, à la suspension ou encore à différentes formes de quadrupédie arboricole ou terrestre.

1.1. La base du crâne et la posture orthograde

Le foramen magnum, ouverture située à la base du crâne et où s'insère la colonne vertébrale, constitue un indicateur de premier plan. Chez les humains actuels, il est en position antérieure et à la base du crâne, ce qui favorise l'équilibre de la tête au-dessus d'un tronc vertical : une posture orthograde. Chez les autres primates et en particulier les grands singes africains, il est positionné postérieurement, en cohérence avec une posture pronograde. La position et l'orientation du foramen magnum ont ainsi été largement discutées pour certains fossiles anciens. Une position antérieure du foramen magnum est présente chez *Sahelanthropus tchadensis* (Brunet et al., 2002; Zollikofer et al., 2005) et *Ardipithecus ramidus* (White et al., 2009; Suwa et al., 2009; Kimbel et al., 2014) démontrant une capacité à maintenir une posture orthograde chez ces deux taxons.

1.2. Le bassin et la stabilisation du corps

Le bassin représente probablement l'une des régions les plus informatives pour documenter la locomotion bipède. Chez *Homo sapiens*, il est relativement court et large, avec des ilions orientés latéralement. Cette configuration modifie en particulier l'action des muscles fessiers, qui sont des extenseurs et rotateurs de la hanche et interviennent notamment dans la stabilisation du centre de masse durant l'appui unipodal propre à la marche bipède. Chez les grands singes non-humains, le pelvis (on ne parle pas ici de bassin) est au contraire plus haut et plus étroit et l'ilion est orienté postérieurement. Les fessiers sont alors uniquement extenseurs de la hanche, favorisant les mouvements verticaux du grimper et horizontaux de la quadrupédie. Chez les hominines fossiles, la morphologie pelvienne des Australopithèques est plutôt similaire à celle d'*Homo sapiens* (Marchal, 2000), indiquant des adaptations à la bipédie, bien que la très forte largeur et l'évasement des ailes iliaques suggère une biomécanique de marche différente de celles observées chez l'humain actuel (Berge, 1994 ; O'Neill et al., 2023).

1.3. Les proportions des membres

Les rapports de longueur entre os des membres supérieurs et inférieurs constituent également des indicateurs importants de la locomotion. Chez *Homo sapiens*, les membres postérieurs sont relativement allongés, ce qui améliore l'efficacité énergétique de la marche et de la course terrestres. Chez les chimpanzés et gorilles, quadrupèdes, les proportions sont plus équilibrées, tandis que les orangs-outans et les gibbons possèdent des membres supérieurs relativement plus longs, favorisant une locomotion principalement arboricole (Yamanaka et al., 2005). Chez les hominines récents du Pléistocène comme *Homo neanderthalensis* et *Homo erectus*, les proportions des membres sont comparables à celles de notre espèce, suggérant une bipédie permanente. En revanche, chez d'autres hominines du Pliocène comme les Australopithèques, les proportions des longueurs des membres sont équilibrées et suggèrent une adaptation à des comportements sollicitant le membre antérieur comme la suspension (Susman et al., 1984; McHenry, 1986; Chevalier, 2006). Cette caractéristique, partagée avec les grands-singes, est également présente chez des taxons beaucoup plus récents comme *Homo floresiensis* (Jungers et al., 2009; Kaifu et al., 2024), encore présent sur l'île de Java il y a 50000 ans (Sutikna et al., 2016), ou encore chez *Homo naledi* (Chapman et al., 2025a; Chapman et al., 2025b), daté entre 236000 et 335000 ans (Berger et al., 2015; Dirks et al., 2017). Le fait que des hominines relativement récents aient des proportions corporelles très différentes de celles des humains actuels, remet largement en question l'idée préconçue d'une évolution linéaire des comportements locomoteurs dans la lignée humaine.

1.4. Le fémur et la marche

La morphologie du membre postérieur fournit des informations particulièrement riches sur les capacités à une forme de bipédie. Le fémur constitue un élément anatomique particulièrement informatif car il est l'unique os dans la cuisse. De fait, l'ensemble des contraintes mécaniques générées par la locomotion bipède y transitent. Plusieurs caractères morphologiques du fémur des humains actuels sont interprétés comme des adaptations à la bipédie.

Par exemple, l'angle bicondylaire, c'est-à-dire entre l'articulation fémoro-tibiale (le genou) et l'axe de la diaphyse fémorale, est ouvert. Cette caractéristique permet un rapprochement des genoux par rapport aux hanches, avec des fémurs convergents en distal (vers la partie inférieure). Cette configuration améliore la stabilité lors de la marche bipède, limitant l'oscillation latérale du centre de masse et réduisant de fait le coût énergétique de la locomotion bipède. Cette caractéristique est accompagnée d'un col fémoral long, permettant une largeur suffisante au niveau des hanches pour assurer cette morphologie adaptée. Cette morphologie est présente chez plusieurs espèces d'Australopithèques (Heiple & Lovejoy, 1971 ; Stern & Susman, 1983 ; Miller & DeSilva, 2024). Ces caractères sont probablement directement liés à la pratique de la bipédie car mis en place de manière synchrone à l'acquisition d'une marche debout durant la croissance et le développement (Tardieu, 1997, 1999, 2010).

1.5. La main : adaptation à la suspension et rétention de caractères

Certaines régions anatomiques conservent chez certains hominines des caractères fréquemment associés à la grimpe ou à la suspension chez les primates non-humains. C'est notamment le cas des phalanges de main longues et courbées. Ce caractère est observé chez de nombreux hominines fossiles dont *Ardipithecus ramidus*, *Australopithecus premetheus/africanus*, *Australopithecus afarensis*, *Australopithecus sediba* ou encore *Homo habilis* et *Homo naledi* (Napier, 1962; Richmond, 2007; Kivell et al., 2015, 2023). Ces potentielles adaptations à d'autres formes de locomotion ne remettent pas en question les capacités bipèdes de ces taxons, mais suggèrent la présence d'un répertoire positionnel comprenant la bipédie en association avec du grimper et/ou de la suspension arboricole. Toutefois, ces caractéristiques correspondent à la condition plésiomorphe, c'est-à-dire à l'état ancestral présent chez l'ensemble grands singes sauf chez l'humain actuel. Il peut donc être difficile de déterminer si leur présence chez certains hominines fossiles traduit simplement la conservation de caractères plésiomorphes hérités de l'ancêtre commun à tous les grands singes, ou si elle reflète de véritables adaptations fonctionnelles associées à des modes de locomotion sollicitant fortement le membre antérieur.

1.6. Les limites de l'approche morphologique

L'interprétation fonctionnelle par l'étude de la morphologie externe des fossiles comporte plusieurs limites. Cette morphologie externe du squelette traduit avant tout des adaptations établies sur le long terme au cours de l'évolution, et demeure en partie contrainte par l'héritage issus d'ancêtres primates majoritairement arboricoles. En ce sens, certains traits observés chez les hominines fossiles ne reflètent pas nécessairement des comportements locomoteurs réellement pratiqués au moment où vivaient ces individus, mais peuvent correspondre au maintien de caractères par héritage.

Par ailleurs, chez les primates actuels, la correspondance entre morphologie externe et comportements réellement pratiqués n'est pas toujours stricte : des espèces présentant des morphologies proches peuvent avoir des répertoires locomoteurs sensiblement différents selon leur environnement ou leur écologie (Pallas et al., 2025). Ces observations invitent à nuancer une lecture strictement adaptationniste de la morphologie du squelette, fondée sur l'idée d'une morphologie parfaitement optimisée pour certains comportements.

2. Reconstruire les comportements des fossiles : la structure interne du squelette

Si la morphologie externe du squelette renseigne principalement sur les adaptations évolutives à long terme, l'étude de la structure interne des os offre un accès plus direct aux contraintes mécaniques réellement subies par les individus au cours de leur vie. Le tissu osseux ne constitue pas une structure inerte : il est dynamique. Il se remodèle continuellement en réponse aux sollicitations mécaniques imposées par les activités quotidiennes, en particulier les déplacements. Grâce à cette propriété plastique de la structure interne du squelette, il est donc théoriquement possible de retracer les comportements pratiqués en étudiant la structure interne des fossiles.

2.1. La structure interne des os longs : une archive biomécanique

Selon le principe généralement désigné sous le nom de loi de Wolff (Wolff, 1892), puis précisé par de nombreux travaux expérimentaux et cliniques (Beaupré et al., 1990 ; Frost, 2001 ; Currey, 2003), la quantité de matière osseuse ainsi que sa répartition spatiale varient en fonction des charges mécaniques appliquées de manière répétée. Les os longs des membres enregistrent ainsi, dans leur structure interne, une partie de l'histoire mécanique de l'individu (figure 2). Ces modifications sont regroupées sous le terme d'adaptation fonctionnelle de l'os (Ruff et al., 2006). Cette propriété est particulièrement importante en paléanthropologie, où les restes fossiles sont souvent fragmentaires. Lorsque les régions articulaires sont absentes ou trop altérées pour permettre une interprétation fonctionnelle classique, les diaphysaires des os longs deviennent une source d'information majeure (Ruff et al., 2006).

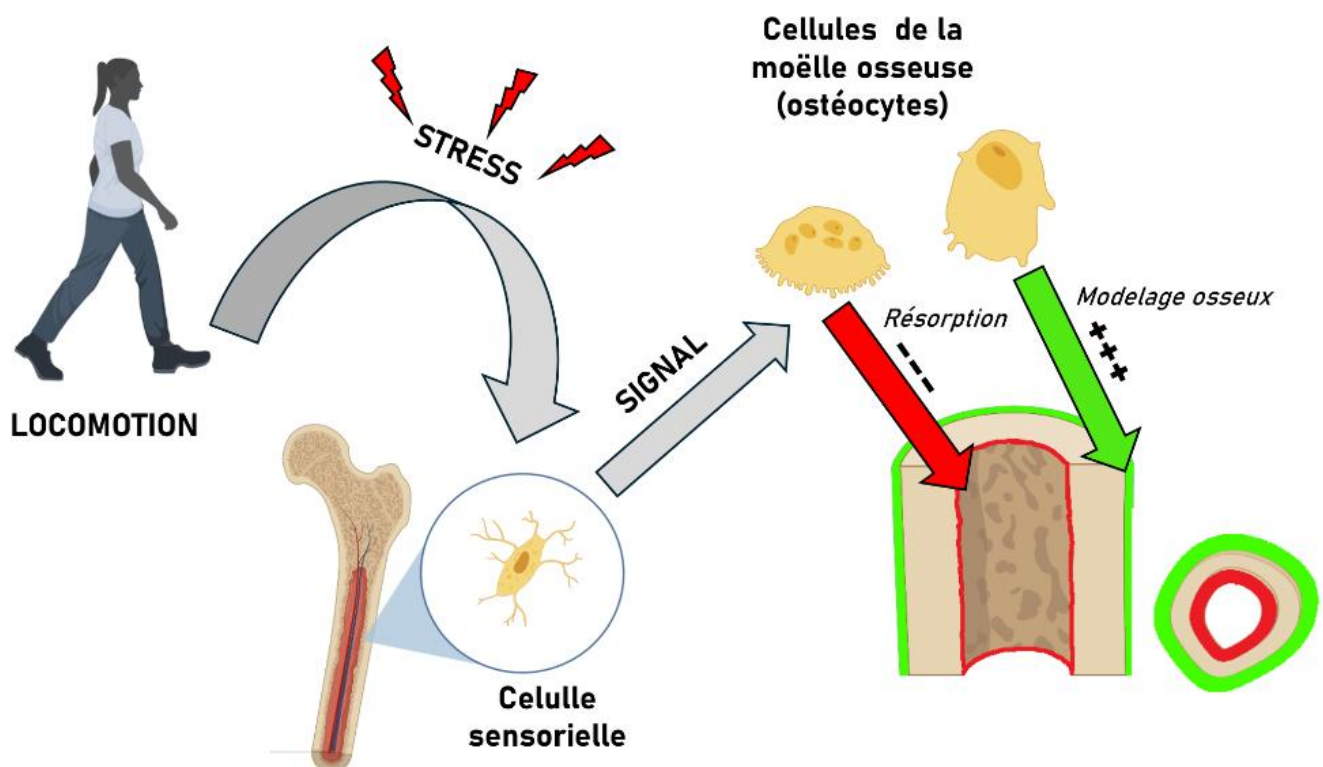


Fig. 2. Schéma synthétique de l'adaptation fonctionnelle de l'os.

2.2. Le principe de la géométrie de section

La géométrie des diaphyses d'os long est impactée par les contraintes mécaniques. Elle peut donc théoriquement fournir des indices sur les modes de locomotion, l'intensité des déplacements ou la répartition relative des contraintes entre membres supérieurs et inférieurs.

L'interprétation fonctionnelle de ces paramètres repose en grande partie sur la théorie selon laquelle un os long peut être modélisé comme une structure soumise à des charges de compression, de tension, de flexion ou de torsion (Alexander, 1981; Huijskes, 1982). Dans ce cadre, plusieurs paramètres géométriques issus de sections perpendiculaires à l'axe longitudinal de la diaphyse sont utilisés pour estimer des propriétés biomécaniques, elles même liées à la pratique de certains comportements.

Par exemple, l'aire de la partie corticale dans la section renseigne sur la proportion de tissu osseux présent dans la section et est généralement considérée comme indicateur de résistance aux contraintes axiales de compression s'exerçant le long de l'axe longitudinal de l'os. Plus encore, c'est la répartition et l'orientation de cette matière osseuse dans la section (quantifiée par les seconds moments d'aire), qui est informative. En effet, la répartition et l'orientation de la corticale sont proportionnelles à la rigidité de l'os face aux contraintes de flexion. En d'autres termes, elles permettent d'identifier les directions dans lesquelles l'os est résistant, et donc de remonter à un comportement particulier.

L'étude de la structure interne repose aujourd'hui largement sur l'imagerie. Cette approche, non destructive, est effectuée en particulier via la tomodensitométrie à rayons X (par scanner médical ou microtomographe). Ces techniques permettent de reconstruire virtuellement les ossements, d'en extraire des coupes et de quantifier différents paramètres biomécaniques sans endommager les spécimens.

2.3. Quelques applications

Chez les primates actuels, la comparaison de la géométrie de section des os longs reflète en partie les modes locomoteurs dominants. Cela est particulièrement visible lorsque l'on fait le ratio des indices de robustesse entre le fémur et l'humérus. Par exemple, les orangs-outans majoritairement suspenseurs montrent une robustesse relative de l'humérus plus importante que des chimpanzés et gorilles majoritairement quadrupèdes. À l'inverse, chez les humains actuels, le fémur peut être jusqu'à cinq fois plus robuste que l'humérus. Ce contraste traduit la forte sollicitation mécanique et permanente du membre inférieur dans le cadre de la bipédie permanente chez notre espèce, tandis que le membre antérieur est soumis à des contraintes globalement plus faibles (Sarringhaus et al., 2022).

L'établissement de référentiels comparatifs tels que celui-ci constitue une base essentielle pour l'interprétation des hominines fossiles. Les résultats obtenus sur plusieurs taxons fossiles démontrent une diversité locomotrice, loin du schéma observé chez l'humain actuel. Par exemple, l'étude du squelette de Lucy (AL 288-1) montre que les propriétés structurelles de l'humérus sont comparables à celles du fémur, suggérant que les bras comme les jambes étaient intensément sollicités (Ruff et al., 2016). Ces données sont cohérentes avec l'hypothèse d'un répertoire positionnel, combinant bipédie terrestre et comportements arboricoles chez *Australopithecus afarensis*.

Au sein même des premiers représentants du genre *Homo*, des différences sont observées. Chez un individu attribué à *Homo habilis* (OH 62), les rapports de robustesse entre membre antérieur et membre postérieur sont relativement proches de ceux observés chez les *Australopithecus afarensis*, suggérant que les bras restaient encore fortement sollicités. À l'inverse, des spécimens attribués à *Homo erectus* (le squelette de l'adolescent du Turkana KNM-WT 15000, et l'adulte KNM-ER 1808) montrent une dominance nette du membre postérieur, similaire à la condition observée chez l'humain actuel. Cette différence entre différents représentants du genre *Homo* est interprétée comme le signal d'un répertoire positionnel chez *Homo habilis* et d'une bipédie exclusive chez *Homo erectus* (Ruff, 2008, 2009).

Ces approches comparatives reposent toutefois sur une condition rarement réunie dans le registre fossile : disposer, pour un même individu, d'au moins un élément du membre supérieur et d'un élément du membre inférieur suffisamment conservés pour être analysés conjointement. Or, pour la majorité des fossiles, les restes sont souvent isolés, incomplets et dispersés, sans connexion anatomique évidente. Dans ces conditions, les associations entre humérus, radius, fémur ou tibia d'un même individu demeurent exceptionnelles. Cette rareté des associations entre différentes régions anatomiques impose donc de développer d'autres approches fondées sur l'étude d'un os isolé (Cosnefroy, 2025). Il devient alors nécessaire d'extraire un maximum d'information à partir d'un unique fragment. Lorsqu'un seul os est disponible, l'interprétation fonctionnelle devient plus délicate, car le signal enregistré dans sa structure résulte de l'interaction entre plusieurs facteurs comme l'âge ou la masse corporelle de l'individu. Plus encore, la forme des sections et l'orientation de la corticale révèle l'influence conjointe de l'histoire phylogénétique du taxon, du dimorphisme sexuel ou simplement de la variabilité individuelle.

2.4. La structure interne du fémur : locomotion, mobilité et phylogénie

L'étude de la structure interne du fémur, lorsqu'il est isolé, livre des informations précieuses sur les contraintes locomotrices mais aussi sur les affinités biologiques entre groupes et la variabilité des populations passées.

Chez plusieurs représentants du genre *Homo* au Pléistocène, la comparaison des sections fémorales met en évidence des différences nettes de forme et de robustesse, malgré une bipédie pleinement acquise (figure 3). Par exemple, des spécimens attribués à *Homo heidelbergensis*, *Homo neanderthalensis* et *Homo sapiens* mais conservent des propriétés structurelles distinctes. Ces contrastes indiquent que la structure interne du fémur ne reflète pas uniquement le mode locomoteur, elle porte également l’empreinte de l’histoire évolutive propre à chaque lignée (Cosnefroy et al., 2024a). Autrement dit, la structure fémorale présente généralement une plus grande proximité entre individus appartenant à un même taxon qu’entre taxons différents, y compris lorsque celles-ci partagent un mode de locomotion bipède comparable comme *Homo sapiens* et *Homo neanderthalensis* (Cosnefroy et al., 2025a; Cosnefroy, 2025). Cette dimension phylogénétique, loin de constituer une limite, représente aussi un atout majeur : même lorsqu’un fossile est réduit à un fragment diaphysaire isolé, sa structure interne peut contribuer à discuter son attribution taxonomique.

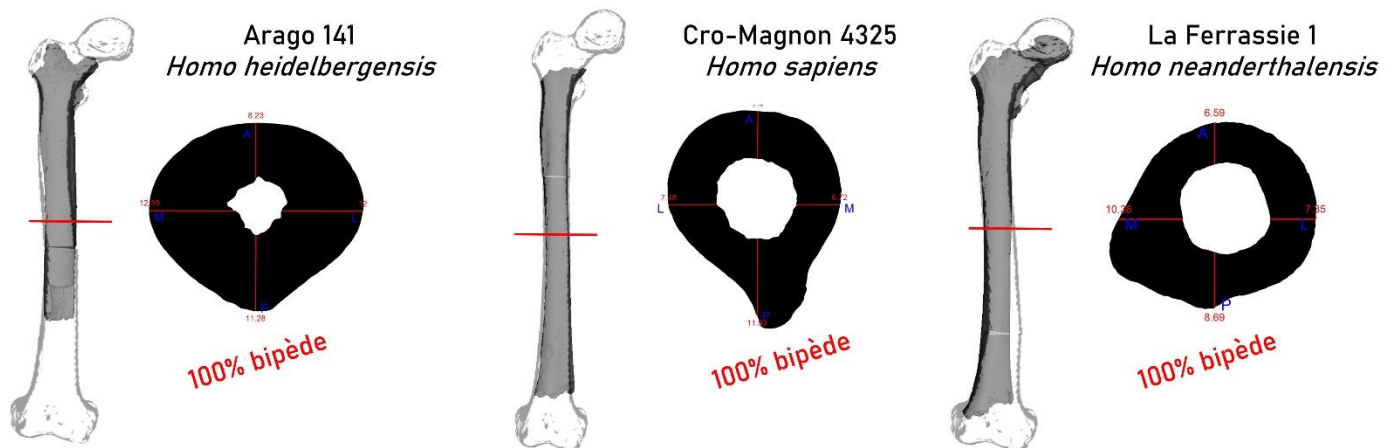


Fig. 3. Différences dans la géométrie de section fémorale (à mi-diaphyse) entre trois spécimens fossiles attribués au genre *Homo* et datés du Pléistocène Moyen et Supérieur.

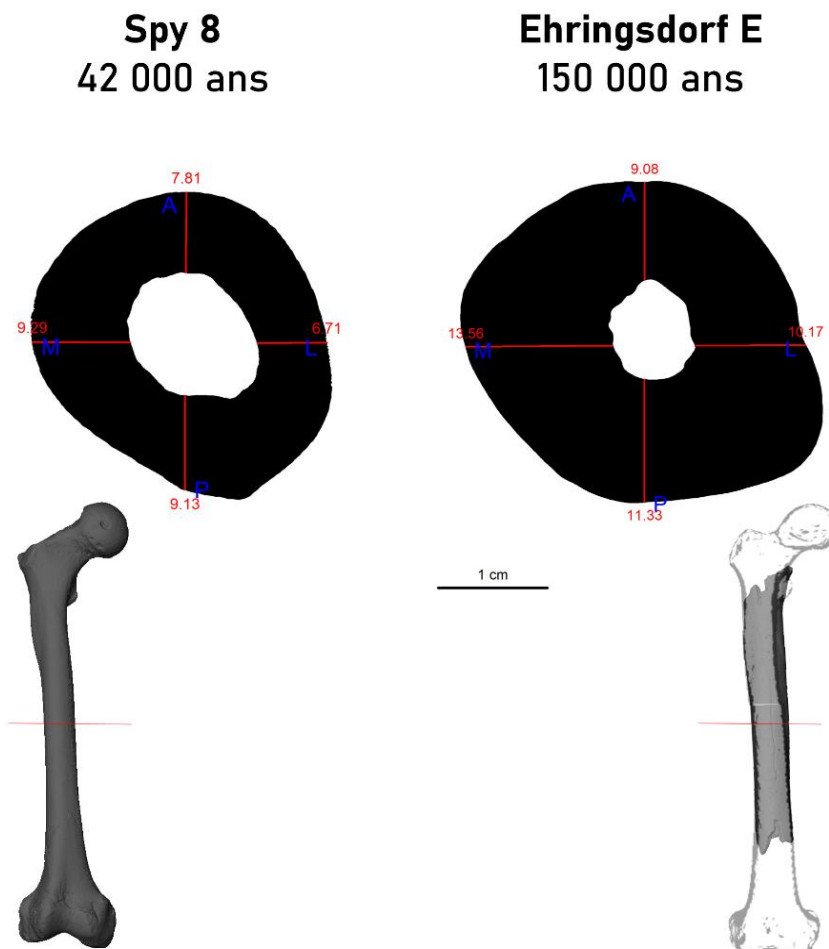


Fig. 4. Différences dans la géométrie de section fémorale (à mi-diaphyse) entre deux spécimens fossiles Néandertaliens.

Cet intérêt ne se limite pas aux comparaisons entre espèces. La structure interne des os permet également d’explorer la variabilité biologique au sein d’une même espèce, y compris lorsque les restes disponibles sont très fragmentaires (Cosnefroy et al., 2025b). Outre *Homo sapiens*, les Néandertaliens constituent, à ce titre, un cas d’étude particulièrement favorable en raison de l’abondance relative de leur registre fossile. La comparaison de sections fémorales de Néandertaliens provenant de régions et de chronologie variées met par exemple en évidence des variations de robustesse marquées (Cosnefroy et al., 2024b, figure 4).

Ces différences ne remettent pas en cause l’unité taxonomique du groupe, mais traduisent l’existence d’une diversité biologique intra-spécifique,