

Note sur la position de la tubérosité deltoïdienne (*tuberositas deltoidea*) et ses conséquences fonctionnelles

Note on the position of the humeral tuberosity (*tuberositas deltoidea*) and its functional implications

Jean-Luc Voisin *

Institut de paléontologie humaine, muséum national d'histoire naturelle, UMR 6569 du CNRS,
1, rue René-Panhard, 75013 Paris, France

Disponible sur Internet le 1^{er} avril 2004

Résumé

Ce travail présente une étude de la position de la tubérosité deltoïdienne chez les hominoïdes, les atèles et certains cercopithécoïdes. Les résultats montrent que les tubérosités deltoïdiennes les plus distales ne sont pas associées à des comportements brachiateurs extrêmes, mais au contraire aux grands singes africains et à l'homme. La plus courte extension de la zone d'insertion du deltoïde sur l'humérus des primates brachiateurs peut être associée à la nécessité, chez ces derniers, de développer un muscle brachial antérieur puissant. Ce muscle est en effet important pour les mouvements des bras lors de la brachiation.

© 2004 Elsevier SAS. Tous droits réservés.

Abstract

This work presents a study related to the position of the humeral tuberosity in hominoids, spider monkeys and some cercopithecoids. Results show that the most distal humeral tuberosities are not associated to extreme brachiator behaviours, contrary to great apes and human. The shortest extension of the deltoid's insertion area on the brachiator primates' humerus can be associated to the need of those ones to develop a strong *brachialis anticus*. Indeed, this muscle is very important for arm movements when brachiating.

© 2004 Elsevier SAS. Tous droits réservés.

* Auteur correspondant.

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

L'anthropologie 108 (2004) 1–9

www.elsevier.com/locate/anthro

© 2004 Elsevier SAS. Tous droits réservés.

doi:10.1016/j.anthro.2004.01.002

Mots clés : Humérus ; Tubérosité deltoïdienne ; Locomotion ; Hominoïdes ; *Ateles* ; Cercopithécoïdes

Keywords: Humerus; Humeral tuberosity; Locomotion; Hominoids; *Ateles*; Cercopithecoid

1. Introduction

La tubérosité deltoïdienne (*tuberositas deltoidea*), mieux connue sous le nom de V deltoïdien ou encore d'empreinte deltoïdienne, est située sur le bord antérieur de l'humérus et correspond à l'extrémité distale de l'insertion du muscle deltoïde sur la diaphyse humérale (Rouvière, 1982). Chez les grands singes (Panidae et Pongidae) et l'homme, les deux branches de cette tubérosité sont bien marquées alors que chez les Cercopithecoidea et les Cebidae c'est essentiellement la branche postérieure qui est présente (Olivier et Caix, 1959).

Il est classiquement admis que plus un primate est brachiateur, plus sa tubérosité deltoïdienne est distale, et donc que l'insertion du deltoïde est étendue (e.i. Botez, 1926 ; Inman et al., 1944 ; Asthon et Oxnard, 1964a ; Aiello et Dean, 1990). En d'autres termes, chez les singes quadrupèdes tels que *Papio* ou *Macaca*, la tubérosité deltoïdienne est située sur la moitié proximale de l'humérus alors que chez des singes beaucoup plus arboricoles, elle est localisée dans la moitié distale de la diaphyse (Inman et al., 1944). Cette structure est donc souvent utilisée dans l'interprétation des modes locomoteurs de primates fossiles. Le but de ce travail est de préciser la relation qui peut exister entre position de la tubérosité et mode locomoteur.

2. Matériels et méthode

2.1. Matériels

Le matériel est constitué de primates actuels (Tableau 1) provenant dans la mesure du possible d'individus sauvages et d'hommes de différentes régions du monde. Ce matériel provient des collections du Laboratoire d'Anthropologie Biologique du Musée de

Tableau 1

Effectif du matériel ostéologique étudié

Number of humerus studied. Whenever possible they come from non-captive specimen

Espèce Humérus

Homo sapiens sapiens 25

Pan troglodytes 33

Pan paniscus 18

Gorilla gorilla 37
Pongo pygmaeus 20
Hylobates sp. 31
Papio hamadryas 29
Colobus sp. 21
Procolobus sp. 19
Ateles sp. 12

J.-L. Voisin / *L'anthropologie* 108 (2004) 1–9

l'Homme, des Laboratoires d'Anatomie Comparée et des Mammifères et Oiseaux du Muséum National d'Histoire Naturelle, du Musée Royal d'Afrique Centrale de Tervuren (Belgique) et du *Mammals Group* du *Natural History Museum* de Londres (Royaume-Uni).

Les espèces de primates ont été choisies en fonction de leur mode locomoteur dominant et de leur place dans la phylogénie.

Le terme grand singe regroupe les chimpanzés communs (*Pan troglodytes*), les bonobos (*Pan paniscus*), les gorilles (*Gorilla gorilla*) et les orangs-outans (*Pongo pygmaeus*), les trois premiers constituant les grands singes africains. Le terme hominoïde regroupe les hommes (*Homo sapiens sapiens*), les grands singes et les gibbons (Groves, 1993). Les humérus de gibbons proviennent des espèces *Hylobates concolor* et *Hylobates lar* et sont regroupés dans ce travail en un seul échantillon nommé *Hylobates* sp.

2.2. Méthode

La hauteur de la tubérosité deltoïdienne (HTD) traduit l'éloignement de cette tubérosité par rapport à l'extrémité proximale de l'humérus. Elle est calculée comme suit :

HTD = Delt / Hm.100

avec :

Delt : longueur entre le sommet de la tête humérale et le point le plus distal de la tubérosité deltoïdienne (Fig. 1) ;

Hm : longueur humérale totale (longueur comprise entre le sommet de la tête humérale et la zone capitulotrochléaire (Fig. 1).

Les longueurs Delt et Hm sont mesurées avec un pied à coulisse.

3. Résultats

La hauteur de la tubérosité deltoïdienne traduit l'éloignement de cette tubérosité par rapport à l'extrémité proximale de l'humérus. Cette hauteur ne permet pas de différencier nettement des groupes. En règle générale, ce sont les primates quadrupèdes qui présentent l'insertion la plus proximale comparativement aux primates à locomotion suspendue ou bipède (Fig. 2 ; Tableau 2). Ces résultats sont confirmés par de nombreux travaux antérieurs (i.e. Botez, 1926 ; Inman et al., 1944 ; Asthon et Oxnard, 1964a ; Aiello et Dean, 1990).

Cependant, il est classiquement admis que plus un primate est brachiateur, plus son insertion deltoïdienne est distale. Cette conception est beaucoup trop catégorique (Fig. 2).

En effet, les valeurs de l'indice traduisant la hauteur de la tubérosité deltoïdienne (HTD) montrent des différences importantes au sein des hominoïdes ainsi qu'un recouvrement important des valeurs (Tableau 2). Au contraire, la position de la tubérosité deltoïdienne semble beaucoup plus stable au sein des cercopithécoïdes, tout du moins parmi ceux étudiés ici (Tableau 2). Ensuite, ce ne sont pas les espèces les plus brachiatrices qui présentent les insertions les plus distales, mais l'homme et les grands singes africains, plus particulièrement les gorilles (Tableau 2 ; Fig. 2).

Les gibbons, les orangs-outans et les atèles, qui ne présentent pas de différences pour ce caractère, sont intermédiaires entre les hominoïdes et les cercopithécoïdes (Fig. 2).

J.-L. Voisin / *L'anthropologie* 108 (2004) 1–9 3

La distance entre la tête humérale et la tubérosité deltoïdienne est identique chez l'homme moderne et le chimpanzé commun (Tableau 3), alors qu'elle est plus distale chez les bonobos et les gorilles (Tableau 3). Cependant, les valeurs des deux dernières espèces sont totalement incluses dans la partie supérieure de l'intervalle de valeurs des chimpanzés communs.

Autrement dit, les test-*t* étant significatifs (Tableau 3), il est possible de distinguer trois groupes d'après la hauteur relative de la tubérosité deltoïdienne par rapport à la diaphyse humérale :

les cercopithécoïdes ;

les atèles, les orangs-outans et les gibbons ;

les grands singes africains et l'homme.

Autant chez les *Pongidae* et les *Cercopithecidae* la tubérosité deltoïdienne est nette (soit sous forme de V, soit sous forme d'une crête unique), autant chez les *Hylobatidae* et *Ateles*, ce V est très discret et parfois même invisible. En effet, 18 et 25 % des humérus de gibbons

Fig. 1. Caractères mesurés.

Fig. 1. Measured characters.

et d'atèles respectivement, ne présentent pas de traces de l'insertion du deltoïde. Cette particularité est donc spécifique aux formes brachiatrices.

4. Interprétations

La descente de l'insertion du deltoïde, traduite par la descente du tubercule deltoïdien le long de la diaphyse humérale, est classiquement interprétée comme un avantage mécanique lors de l'abduction, ce qui explique la différence observée entre les *Cercopithecoidea*, par rapport aux *Hominoidea* et aux *Ateles*. Cette interprétation est exacte dans son ensemble, mais les différences observées au sein de chaque groupe méritent d'être précisées.

Sur la face antérieure de la diaphyse humérale, entre la palette humérale et l'extrémité distale du deltoïde, s'insère le brachial antérieur (*brachialis anticus*) dont le rôle est primordial lors de la flexion de l'avant-bras sur le bras (Tuttle et Cortright, 1988). Les

Fig. 2. Variations de la hauteur de la tubérosité deltoïdienne (HDT).

Fig. 2. Variations of the height of *tuberositas deltoidea* (HDT).

Tableau 2

Valeurs moyennes et amplitudes de variation de l'indice représentant la hauteur de la tubérosité deltoïdienne (HDT)

Mean and range of variation of the index of high of the *tuberositas deltoidea* (HDT)

Espèces moyenne -2d moyenne +2d

Homo sapiens sapiens 49,1 54,5 59,8

Pan troglodytes 48,6 55,3 61,9

Pan paniscus 53,7 58,5 63,3

Gorilla gorilla 52,7 58,8 64,9

Pongo pygmaeus 44,3 49,0 53,7

Hylobates sp. 40,3 49,5 58,7

Papio hamadryas 38,0 44,7 51,5

Colobus sp. 39,2 43,9 48,6

Procolobus sp. 33,6 42,3 51,0

Ateles sp. 41,7 47,6 53,4

J.-L. Voisin / L'anthropologie 108 (2004) 1–9 5

insertions de ce muscle ne s'étendent guère au-dessus de la tubérosité deltoïdienne chez les primates (Miller, 1932 ; Jouffroy, 1962 ; Swindler et Wood, 1973) malgré la présence d'insertions sur les cloisons intermusculaires interne et externe (Jouffroy, 1962). La surface d'insertion du brachial antérieur dépend donc de l'étendue de l'insertion deltoïdienne (Fig. 3).

Le brachial antérieur est le plus actif et le plus sollicité des muscles du bras chez les orangs-outans lorsque l'animal se hisse (Tuttle et Cortright, 1988)¹. Au contraire, lorsque l'animal se déplace par *fist-walking*, ou lors de tout autre déplacement palmigrade dérivé, le brachial antérieur n'est que faiblement sollicité. De même il est silencieux, ou presque, lors de la suspension passive (Tuttle et Cortright, 1988).

La position de la tubérosité deltoïdienne par rapport à la tête humérale est donc certainement liée à des fonctions particulières, en rapport avec la locomotion, car elle montre le développement relatif du brachial antérieur par rapport au deltoïde. En effet, la tubérosité deltoïdienne étant plus proximale chez les orangs-outans, les gibbons et les atèles que chez les grands singes africains, cela traduit un développement relatif plus important du brachial antérieur chez les trois premiers que chez les gorilles et les chimpanzés.

Or, le brachial antérieur a un rôle majeur dans l'action du grimper (Tuttle et Cortright, 1988), qui est un mode de déplacement très fréquemment utilisé chez les gibbons et surtout chez les orangs-outans et les atèles (Asthon et Oxnard, 1964b ; Gebo, 1996). Les gorilles, qui possèdent la tubérosité deltoïdienne la plus distale au sein des primates étudiés dans ce

¹ Il existe peu de données électromyographiques sur le brachial antérieur chez les primates non humains en dehors du travail de Tuttle et Cortright (1988).

Tableau 3

Test-*t* comparant la moyenne de l'indice deltoïdien entre différentes espèces de primates avec un risque de 1 %
t-test comparing the mean of the deltoïd index (HDT) between two primates species with 1% risk

Group n mean sd

Pan troglodytes 31 55,2 3,3

Homo sapiens sapiens 25 54,5 2,7

Separate Variance *t* = 1,0 DF = 54,0 Pr = 0,3

Pooled Variance *t* = 0,9 DF = 54,0 Pr = 0,4

Group n mean sd

Pan paniscus 18 58,5 2,4

Homo sapiens sapiens 25 54,5 2,7

Separate Variance *t* = 5,2 DF = 38,9 Pr = 0,0

Pooled Variance *t* = 5,1 DF = 41 Pr = 0,0

Group n mean sd

Pan paniscus 18 58,5 2,4

Pan troglodytes 31 55,2 3,3

Separate Variance *t* = 4,0 DF = 44,6 Pr = 0,0

Pooled Variance *t* = 3,7 DF = 47,0 Pr = 0,0

Group n mean sd

Gorilla gorilla 37 58,7 3,1

Pan paniscus 18 58,5 2,4

Separate Variance $t = 0,3$ DF = 42,1 Pr = 0,8

Pooled Variance $t = 0,3$ DF = 53,0 Pr = 0,8

6 J.-L. Voisin / *L'anthropologie* 108 (2004) 1–9

travail, grimpent peu, comparé aux chimpanzés et aux orangs-outans. Le brachial antérieur des gorilles est donc peu développé contrairement au deltoïde en regard des orangs-outans. Par ailleurs, le deltoïde est très sollicité lors des déplacements par *knuckle-walking* (Larson et Stern, 1986, 1987). En effet, la position dorsale de la scapula nécessite un contrôle musculaire important de l'articulation glénohumérale lors du *knuckle-walking*.

Celui-ci semble être réalisé, en partie, par le deltoïde. Les déplacements par *knucklewalking* étant le mode locomoteur le plus utilisé chez les gorilles, le développement du deltoïde est alors favorisé par rapport à celui du brachial antérieur. Au contraire, les chimpanzés et l'homme présentent une insertion du deltoïde plus développée que celle des gibbons ou des orangs-outans, mais moins que celle des gorilles. Chez les chimpanzés, les déplacements arboricoles représentent une part importante du répertoire locomoteur ce qui nécessite un brachial antérieur développé. Cependant, les déplacements par *knuckle-*

Fig. 3. Emplacement des différentes insertions musculaires sur la partie proximale de l'humérus et sur la diaphyse.

Fig. 3. Position of the muscular insertions on the diaphysis and the proximal part of the humerus.

J.-L. Voisin / *L'anthropologie* 108 (2004) 1–9 7

walking sont aussi très fréquemment utilisés. Ce mode de déplacement, relativement proche du *fist-walking* des orangs-outans, nécessite un deltoïde puissant et un moindre développement du brachial antérieur. La morphologie humérale des chimpanzés traduit donc leur plus grande polyvalence locomotrice par rapport aux gorilles. L'homme nécessite un deltoïde relativement puissant afin de réaliser correctement l'élévation du bras, associée à l'orientation nettement latérale de la cavité glénoïdale. Dans le même temps, un brachial antérieur puissant est nécessaire pour que le membre supérieur conserve une fonction d'organe manipulateur et transporteur. Les limites d'insertions du deltoïde et du brachial antérieur, chez les chimpanzés et l'homme, répondent à des équilibres de contraintes différents, qui entraînent une morphologie identique pour ce caractère.

Il faut cependant noter que l'insertion du deltoïde s'étend, en moyenne, plus distalement le long de la diaphyse chez les bonobos que chez les chimpanzés communs (Tableau 3).

L'amplitude des valeurs des bonobos est moins importante et correspond à la limite supérieure de l'intervalle des chimpanzés communs. En moyenne, la tubérosité deltoïdienne présente la même position le long de la diaphyse chez les bonobos et les gorilles (Tableau 3). Il existe des différences importantes dans les proportions des divers modes de déplacement entre les deux espèces de chimpanzés. Entre autres, les bonobos pratiquent beaucoup plus fréquemment la quadrupédie plantigrade lors des déplacements arboricoles que les chimpanzés communs (Susman et al., 1980 ; Doran, 1993).

5. Conclusion

Contrairement à ce qui est classiquement admis, les tubérosités deltoïdiennes les plus distales ne sont pas associées à des comportements brachiateurs extrêmes. Au contraire, elles traduisent, au sein des hominoïdes, un mode locomoteur avec une part importante de déplacements quadrupèdes de type *knuckle-walking*. Les espèces les plus brachiatrices montrent une position moins distale de la tubérosité deltoïdienne, et par conséquent un développement plus important du brachial antérieur, indispensable au grimper et à la brachiation.

Cependant, ce caractère est difficile à observer sur des fossiles car il est nécessaire de posséder un humérus complet. En outre, les variations au sein de chaque groupe sont importantes et le recouvrement des valeurs est donc considérable. Ce ne sont pas tant les variations entre individus, mais les variations entre espèces qui sont intéressantes.

Remerciements

Je tiens à remercier tout particulièrement Monsieur le professeur Henry de Lumley qui m'a accepté au sein du Laboratoire de Préhistoire du Muséum National d'Histoire Naturelle ainsi qu'à Madame Marie-Antoinette de Lumley qui suit l'avancement de mes travaux. Mes remerciements vont aussi aux professeurs André Langaney, Daniel Robineau, Wim Van Neer, Paula Jenkins et Chris Stringer qui m'ont autorisé à consulter respectivement les collections des Laboratoires d'Anthropologie Biologique du Musée de l'Homme (Paris, France), d'Anatomie Comparée du Muséum National d'Histoire Naturelle (Paris, France), du Musée Royal d'Afrique Centrale (Tervuren, Belgique) et du Natural History Museum, Zoological Group et Paleontological Group (Londres, Grande-Bretagne). Je remercie aussi toutes les personnes de l'Institut de Paléontologie Humaine qui m'ont apporté leur soutien.

Références

- Aiello, L., Dean, C., 1990. An Introduction to Human Evolutionary Anatomy. Academic Press, London.
- Asthan, E.H., Oxnard, C.E., 1964a. Functional adaptations in the primate shoulder girdle. Proceedings of the Zoological Society of London 142, 49–66.
- Asthan, E.H., Oxnard, C.E., 1964b. Locomotor patterns in Primates. Proceedings of the Zoological Society of London 142, 1–28.
- Botez, I.G., 1926. Étude morphologique et morphogénique du squelette du bras et de l'avant bras chez les primates. Archiv. Morph. Gen. Exp. 24, 1–174.
- Doran, D.M., 1993. Comparative locomotor behavior of chimpanzees and bonobos: the influence of morphology on locomotion. American Journal of Physical Anthropology 91, 83–98.
- Gebo, D.L., 1996. Climbing, brachiation, and terrestrial quadrupedalism: historical precursors of hominid bipedalism. American Journal of Physical Anthropology 101, 55–92.
- Groves, C.P., 1993. Primates. In: Wilson, D.E., Reeder, D.A. (Eds.), Mammal species of the World, a taxonomic and geographic reference. Smithsonian Institution Press, Washington and London, pp. 1206.
- Inman, V.T., Saunders, M., Abbott, L.C., 1944. Observations on the function of the shoulder joint. Journal of Bone Joint Survey 26, 1–30.
- Jouffroy, F.K., 1962. La musculature des membres chez les Lémuriens de Madagascar. Étude descriptive et comparative. Mammalia 26 (suppl. 2).
- Larson, S.G., Stern, J.T.J., 1986. EMG of scapulohumeral muscles in the chimpanzee during reaching and "arboreal" locomotion. American Journal of Anatomy 176, 171–190.
- Larson, S.G., Stern, J.T.J., 1987. EMG of chimpanzee shoulder muscles during Knuckle-Walking: problems of terrestrial locomotion in a suspensory adapted primate. Journal of the Zoological of London 212, 629–655.
- Miller, R.A., 1932. Evolution of the pectoral girdle and forelimb in the primate. American Journal of Physical Anthropology 17, 2–56.
- Olivier, G., Caix, M., 1959. L'humérus du Semnopitèque. Mammalia 23, 77–99.
- Rouvière, H., 1982. Anatomie humaine descriptive, topographique et fonctionnelle : membres, système nerveux central. Masson, Paris.
- Susman, R.L., Badrian, N.L., Badrian, A.J., 1980. Locomotor Behavior of *Pan paniscus* in Zaire. American Journal of Physical Anthropology 53, 69–80.
- Swindler, D.R., Wood, C.D., 1973. An atlas of primate gross anatomy; Baboon, Chimpanzee and Man. University of Washington Press, Washington.
- Tuttle, R.H., Cortright, G.W., 1988. Positional behavior, adaptive complexes and evolution. In: Schwartz, J.H. (Ed.), Orang-utan Biology. Oxford University Press, Oxford.