

ÉTUDE COMPARATIVE DES DÉPLACEMENTS DU CENTRE DE GRAVITÉ DU CORPS PENDANT LA MARCHÉ PAR UNE NOUVELLE MÉTHODE D'ANALYSE TRIDIMENSIONNELLE. MISE À L'ÉPREUVE D'UNE HYPOTHÈSE ÉVOLUTIVE

Christine TARDIEU

U.R.A. 1137 CNRS, Laboratoire d'Anatomie comparée du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, France

ABSTRACT. – Comparative study of the displacements of the body center of gravity by a new method of three dimensional analysis. Testing an evolutionary hypothesis.

"In chimpanzee, since the abducted limb position removes the feet further from the center of gravity than in humans, relatively larger vertical and lateral displacements of the center of gravity are necessary to maintain balance during the single stance phase of walking" (Jenkins, 1972). Thus, in bipedal humans, the lateral and vertical displacements of the body center of gravity could be minimized, allowing for the maximum efficiency of this mode of locomotion, a mode which has become exclusive for *Homo*. The aim of the present study was to test the hypothesis that the progressive reduction of "secondary" displacements (lateral and vertical) of the body center of gravity would constitute a valid index of the efficiency of bipedal walking and of its degree of evolution. This progressive minimisation could have represented a selective pressure in the evolution of hominid bipedal locomotion during the long Plio-Pleistocene phase of colonization of the open field environment.

As a result a new method of three-dimensional analysis of walking has been developed in order to obtain simultaneously the trajectory of the body center of gravity as well as the trajectories of the centers of gravity of different body parts.

Contrary to the expected results, the lateral and vertical amplitudes of the body center of gravity are much lower in the chimpanzee than in humans. The greater lateral and vertical displacements in humans are possible because they are organised in two periodic curves in phase with each other. This organisation is possible as the result of the specific distribution of the masses of different body parts and the range of possible movements – particularly of the lower limb – which allow the walker to make small and regular dynamic compensatory movements. On the other hand, the "jerky" pattern of walking in the chimpanzee is due mainly to the absence of a simple periodic displacement of the body center of gravity. The different distribution of the masses of body parts – adapted for a different mode of locomotion – and the more restricted range of possible movements force the chimpanzee to make large and irregular dynamic compensatory movements. He has to vary the moments of inertia of peripheral body parts by abrupt acceleration and deceleration, particularly of its large and massive arms.

In the context of this "rope-walker" gait, implying a continuous dynamic control by the chimpanzee, we show that the small height of its body center of gravity above the ground is a highly adaptative feature, since it permits the strong and irregular movements of dynamic adjustment necessary for this precarious equilibrium. The chimpanzee must rely on velocity as an important factor of its dynamic equilibrium. We argue that the body center of gravity of the early hominids was still very low above the ground. This very small height of the body center of gravity can be interpreted as an adaptative feature : it could indicate that the bipedal dynamic equilibrium was still precarious, that velocity was still used as an important factor of its optimisation and that movements of dynamic adjustment were still necessary, weaker than in the chimpanzee but far stronger than in the young child. We also discuss the critical functional meaning of the obliquity of the femoral diaphysis in early hominids.

RÉSUMÉ

De nombreuses études du squelette locomoteur des premiers hominidés plio-pleistocènes, en particulier celui d'*Australopithecus afarensis*, ont montré que la bipédie de ces premiers australopithèques n'était qu'occasionnelle coexistant avec des aptitudes arboricoles encore marquées et que leur modèle était très probablement différent de celui de l'homme actuel. Nous avons entrepris de tester l'hypothèse suivant laquelle la minimisation progressive des déplacements secondaires (latéraux et verticaux) du centre de gravité du corps serait un bon indice de l'efficacité de la marche bipède et de son degré d'évolution.

Une méthode nouvelle d'analyse tridimensionnelle de la marche associée à une modélisation volumique du corps a été mise au point permettant de quantifier expérimentalement les déplacements des centres de gravité du corps et de ses différentes parties et a été appliquée à la marche d'un homme adulte, d'un enfant de 3 ans et d'un chimpanzé de 9 ans.

Les résultats permettent de proposer une interprétation dynamique des trois modèles bipèdes. Nous montrons que la hauteur plus ou moins forte du centre de gravité du corps par rapport au sol est un paramètre déterminant de l'équilibre de chaque sujet et que son élévation a joué un rôle très important dans l'évolution de la marche des premiers hominidés.

INTRODUCTION

Suivant l'interprétation biomécanique traditionnelle de la marche «chaloupée» du chimpanzé, comparée à l'enjambée humaine, des déplacements latéraux et verticaux du centre de gravité du corps beaucoup amples que chez l'homme seraient nécessaires, en lien avec la position abductée de son membre inférieur qui éloigne genou et cheville de la ligne médiane du corps (fig. 1). Jenkins écrivait en 1972 : «In chimpanzee, since the abducted limb position removes the feet farther from the center of gravity than in humans, relatively larger vertical and lateral displacements of the center of gravity are necessary to maintain balance during the single stance phase of walking». (Cf. aussi Fleagle, 1988 : p. 251). En effet chez l'homme, l'adduction permanente des genoux permet de rapprocher la charge transmise par le membre inférieur de la verticale de gravité du corps pendant les phases de simple appui de la marche, et ainsi de minimiser les déplacements, en particulier latéraux, du centre de gravité du corps.

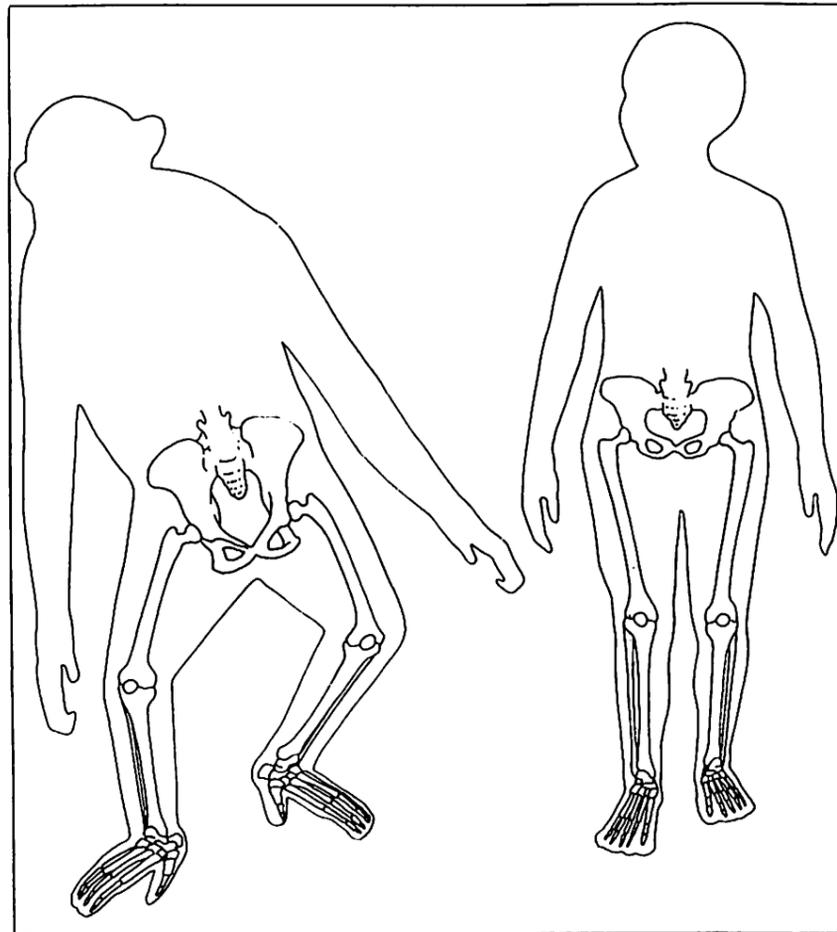


Fig. 1. - A) Abduction des genoux chez le chimpanzé.
B) Adduction des genoux chez les hominidés.
En marche bipède, le chimpanzé semble lors de chaque appui déporter l'ensemble de son corps à droite puis à gauche de la ligne médiane de la marche. On pouvait s'attendre à découvrir des déplacements latéraux et verticaux du centre de gravité du corps d'une amplitude bien supérieure à ceux de l'homme. Les résultats expérimentaux obtenus dans cette étude remettent en cause cette interprétation empirique.

D'où l'idée d'éprouver l'hypothèse suivant laquelle cette faible amplitude des déplacements secondaires (latéraux et verticaux) du centre de gravité du corps pendant la marche permettrait une efficacité maximale de ce mode de locomotion devenu exclusif chez *Homo* et que leur minimisation progressive aurait pu représenter une pression de sélection au cours de l'évolution de la locomotion des hominidés durant la longue phase d'affranchissement du milieu arboricole qu'ils connurent durant la période plio-pleistocène (Coppens, 1983 ; Senut, 1981, 1988-1989 ; Schmid, 1983 ; Rose, 1984 ; Susman *et al.*, 1984).

Afin de calculer expérimentalement les déplacements des centres de gravité du corps et de ses différentes parties pendant la marche, une nouvelle méthode informatisée d'analyse tridimensionnelle de la marche, associée à une modélisation volumique du corps, a été mise au point en collaboration avec ingénieurs et biophysiciens (Tardieu, 1987, 1990 a, à paraître). Elle utilise un modèle de discrétisation par éléments finis tridimensionnels : le corps est décomposé en 18 éléments hexaédriques et prismatique, dont chaque arête peut être courbe, formant un «maillage» de 260 points. Ce réseau organisé de points est dessiné sur chaque sujet revêtu d'un collant et d'une cagoule ajustés précisément à ses mesures. Les différentes étapes de cette méthode sont présentées brièvement sur le tableau I. Cette méthode a été appliquée à la marche d'un homme adulte (Eric), d'un enfant de 3 ans (Blandine) et d'un chimpanzé mâle de 9 ans (Max). Une femme adulte, deux enfants de 6 ans et 9 ans et un chimpanzé femelle de 6 ans ont été également photographiés.

ANALYSE CINÉMATIQUE DE LA MARCHÉ

Différence entre marche humaine et simiesque : remise en cause de l'interprétation communément admise.

1) «Pas périodique fortement synchrone» de l'homme adulte :

Nos résultats montrent que la trajectoire du centre de gravité du corps de l'homme adulte peut être interprétée comme la mise en phase de deux mouvements périodiques, l'un latéral de nature sinusoïdale (fig. 2), l'autre vertical d'allure cycloïdale, la période du second étant égale à la moitié de celle du premier. La faible fréquence des images photographiques (6 images/seconde) étant la rançon de leur haute résolution qui seule permettait l'indispensable précision sur les points du réseau, il est clair que le nombre de points expérimentaux dont nous disposons est insuffisant pour décider de la courbe théorique qui passe par eux. Nous avons cependant proposé l'hypothèse de ces deux mouvements périodiques car elle rejoint les travaux de Fisher (1899) effectués à partir d'une méthode toute autre dite «indirecte» (Tardieu, 1987 : p. 135-140, 1990 b). On peut se reporter aussi aux travaux de Iida et Yamamuro (1987).

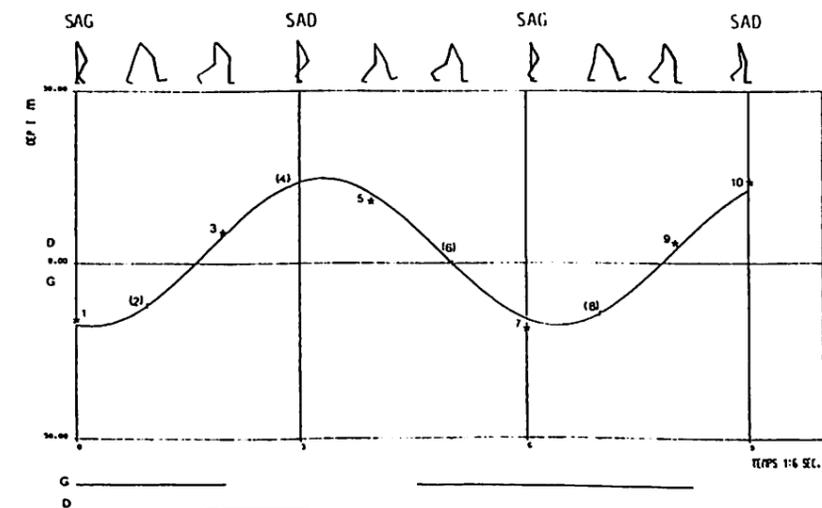
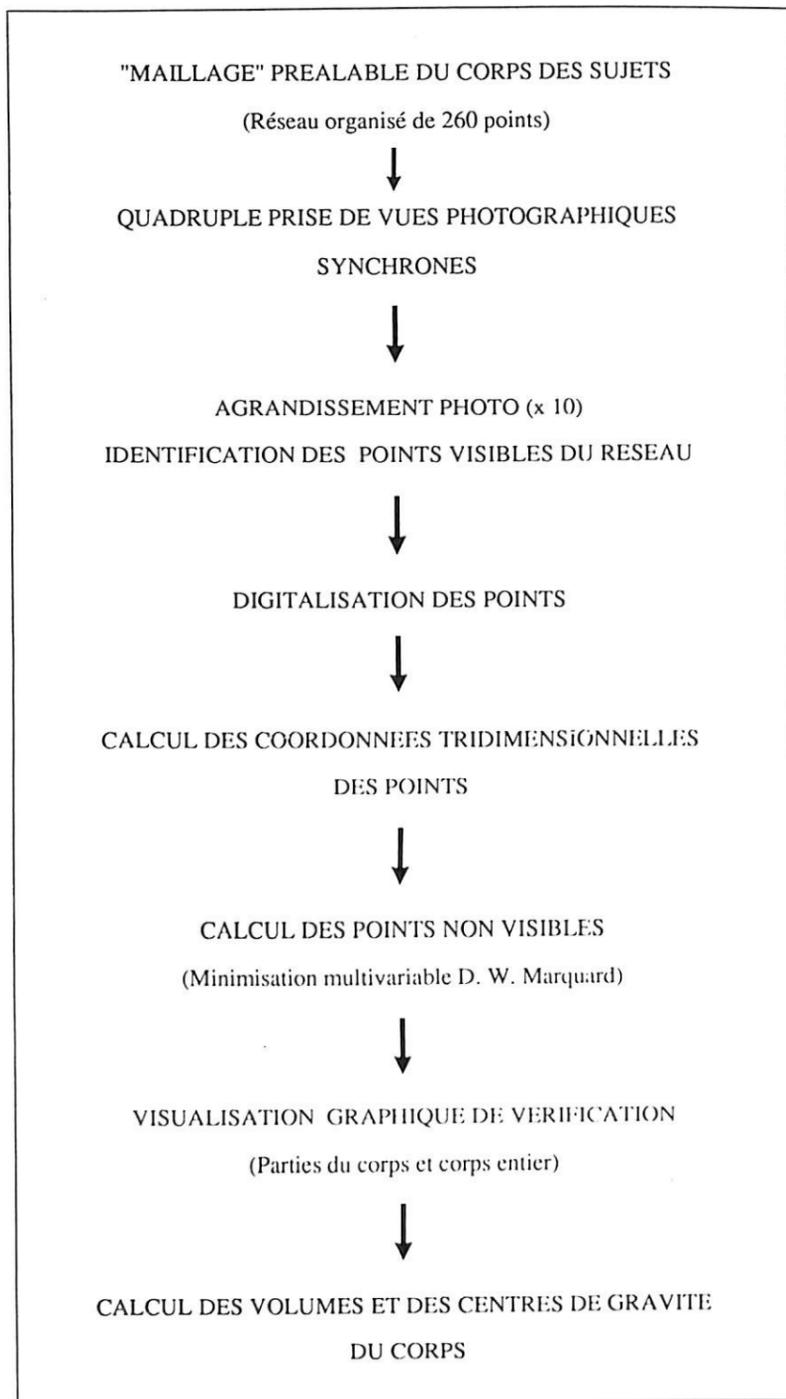


Fig. 2. - Trajectoire latérale du centre de gravité du corps de l'homme adulte.
SAG : Simple appui gauche (passage à l'aplomb de la jambe),
SAD : Simple appui droit

TABLEAU. I. — Schéma de la méthode d'analyse de la marche qui est à la base de cette étude. Le calcul des volumes et des centres de gravité du corps et de ses différentes parties est effectué par la méthode d'analyse numérique dite des «Eléments finis tridimensionnels».



2) « Pas périodique faiblement synchronisé » du jeune enfant :

Dans l'évolution de la marche de l'enfance à l'état adulte, on observe que le mouvement périodique latéral s'installe en premier ; une période d'apprentissage semble nécessaire avant que le déplacement vertical du centre de gravité soit synchronisé avec le déplacement latéral. L'enfant ne suit pas rigoureusement la piste de marche tracée au sol, il s'en écarte légèrement à l'inverse l'adulte qui la suit sans difficulté. Les mouvements antéro-postérieurs des bras sont associés à de légers mouvements latéraux destinés à compenser des difficultés ponctuelles de l'équilibre dynamique.

3) « Pas de l'équilibriste » du chimpanzé :

Contrairement à toute attente, l'amplitude latérale et l'amplitude verticale du déplacement du centre de gravité du corps ne sont pas plus élevées chez le chimpanzé que chez l'homme si on rapporte ces valeurs à la taille du sujet. Ces résultats expérimentaux infirment donc l'interprétation empirique de la marche du chimpanzé que nous avons exposée initialement. Ce qui caractérise la trajectoire du centre de gravité de l'homme par rapport à celle du chimpanzé ne serait donc pas la faible amplitude du mouvement du centre de gravité mais la parfaite périodicité de celui-ci.

Le chimpanzé dévie de la piste de marche ; encore moins que l'enfant, il ne peut tenir la direction initiale tracée. La « précision » inattendue de la trajectoire de son centre de gravité signifie qu'elle s'écarte très faiblement de la ligne médiane de sa marche et non de la piste perpendiculaire au plan frontal du sujet au départ. Le chimpanzé serait tel un équilibriste sur un fil tendu dont le centre de gravité n'oscille que très faiblement, mais qui a besoin de balanciers pour maintenir son équilibre.

L'abduction du membre inférieur du chimpanzé pendant la marche est un concept impropre, il faut parler de la seule abduction de la cuisse qui peut se trouver compensée par une forte adduction de la jambe (fig. 3) et, pendant certaines phases de la marche par une inversion du pied, permettant au marcheur de maintenir une « voie » relativement étroite. La voie de Max était plus large cependant que celle de l'enfant qui mesurait la même taille mais très variable (Tardieu, en préparation).

Dans ce mouvement d'abduction proximale et d'adduction distale, on observe sur la photographie du chimpanzé que les articulations du membre inférieur « encaissent » une rotation inverse très importante qui serait impossible chez l'homme dont le membre inférieur se déplace pendant l'enjambée dans une position presque parasagittale⁽¹⁾. Cette orientation inverse des deux segments du membre inférieur, cuisse et jambe, est permise chez le chimpanzé grâce à la morphologie particulière de l'articulation fémoro-tibiale qui autorise une forte rotation « combinée » au mouvement de flexion-extension, liée à la disposition en « pas-de-vis » de l'articulation : la longueur développée du condyle interne du fémur est beaucoup plus forte que celle du condyle externe (Tardieu, 1983 : p. 52-55).

Cette position arquée du membre inférieur est rendue possible également grâce à la forte laxité articulaire du genou : le faible encastrement du massif des épines tibiales dans l'échancrure intercondylienne du fémur permet en effet une forte mobilité des ménisques, en particulier du ménisque externe annulaire dont l'insertion tibiale est simple et qui se déplace antéro-postérieurement et en rotation sur un plateau tibial très convexe. A l'inverse, chez l'homme, l'encastrement du pivot de rotation tibial dans l'échancrure fémorale est très précis et

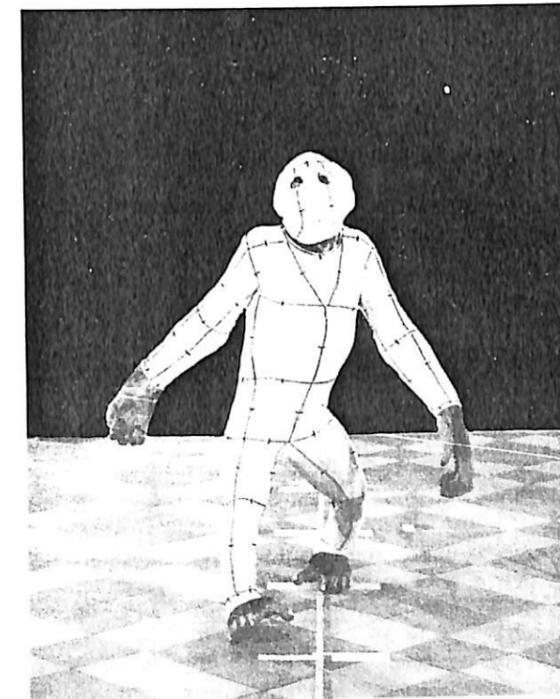


Fig. 3. — Chimpanzé (Julie, 6 ans) en phase de double appui. On observe, malgré la forte abduction de la cuisse, la forte adduction compensatrice de la jambe qui permet une « voie » relativement étroite.

(1) Yamazaki *et al.* (1979) ont par ailleurs montré, dans leur analyse biomécanique de la marche, que la bipédie des primates non humains, en particulier du chimpanzé, « applique une force très élevée sur l'articulation du genou ».

la mobilité des ménisques est limitée : le ménisque externe présentant deux insertions tibiales et une forme en croissant ne peut se déplacer que faiblement sur un plateau tibial qui est concave, son déplacement n'est donc presque qu'antéro-postérieur (Tardieu, 1986 a,b).

ANALYSE DYNAMIQUE DE LA MARCHÉ

Les paramètres de l'équilibre dynamique.

L'analyse des trajectoires analytiques des différentes parties du corps et de leur incidence sur la trajectoire globale permet de proposer une interprétation dynamique des trois modèles bipèdes. La hauteur plus ou moins forte du centre de gravité du corps par rapport au sol pendant la marche s'est révélée un paramètre déterminant de l'équilibre dynamique de chaque sujet.

La « précision » de la trajectoire du centre de gravité du corps du chimpanzé est obtenue au prix de mouvements amples et irréguliers des masses périphériques. Pour contrôler son équilibre, le chimpanzé utilise des variations importantes des moments d'inertie des différentes parties de son corps en particulier de ses bras longs et massifs. Ce sont des réajustements instantanés successifs consécutifs à ces mouvements importants de balanciers amplifiant et faisant varier l'inertie des masses transversales qui permettent de « tenir » la précision de la trajectoire de son centre de gravité. D'où l'importance du concept de contrôle dynamique de la marche chez le chimpanzé.

Ces résultats expérimentaux interprétés en termes dynamiques aboutissent donc à une conclusion diamétralement opposée à la conception de la marche du chimpanzé communément admise : contrairement à l'apparence des observations empiriques, l'enveloppe des déplacements autorisés du centre de gravité du corps doit être nécessairement étroite chez le chimpanzé, sinon ils ne pourraient plus être contrôlés et entraîneraient une perte d'équilibre irrattrapable. L'amplitude très faible du déplacement, en particulier latéral, qui a été obtenue expérimentalement chez Max est significative de cette faible enveloppe.

Dans le contexte de ce « pas d'équilibriste » nécessitant un contrôle dynamique continu de la part du marcheur, la faible hauteur du centre de gravité du corps du chimpanzé par rapport au sol pendant la marche – membre inférieur court (Robinson *et al.*, 1971), hanche et genou fléchis – est un caractère hautement adaptatif dans la mesure où il rend possibles les mouvements amples de compensation nécessaires à cet équilibre précaire. Un centre de gravité élevé serait incompatible avec les conditions de cet équilibre dynamique (Tabl. II).

TABLEAU II. – Résultats expérimentaux concernant la hauteur du centre de gravité du corps pendant la marche chez *Homo* et *Pan*.

cm	Adulte	Enfant	Chimpanzé
Taille maximum mesurée	180	93	94
Taille moyenne pdt marche*	178	92	89
Hauteur moyenne du centre de gravité pdt marche**	102 ± 2	51 ± 1	47
% taille maximum	56,7 %	54,8 %	50 %

* Taille tenant compte de la flexion et (ou) de la position oblique des membres inférieurs.

** Hauteur du centre de gravité du corps calculée dans notre étude par la méthode des éléments finis tridimensionnels.

Pour une taille identique, le chimpanzé présente une hauteur barycentrique plus faible que l'enfant, soit 50 % de la taille contre 54,8 % chez l'enfant.

Chez l'homme des déplacements latéraux et verticaux du centre de gravité relativement plus grands sont permis parce qu'ils sont organisés en deux courbes harmoniques mises en phase l'une avec l'autre. Cette organisation est rendue possible grâce à une répartition spécifique des masses corporelles et à des capacités de mouvements articulaires spécifiques, en particulier extension de la hanche et du genou (Cf. Preuschoft et Witte, 1991). Dans ce contexte différent, la forte hauteur du centre de gravité du corps par rapport au sol pendant la marche est un caractère hautement adaptatif qui permet au marcheur en translation uniforme, des mouvements d'ajustement dynamique faibles et réguliers. L'équilibre dynamique est ainsi optimisé dans cette marche « décontractée » sans que le sujet fasse intervenir des variations de sa vitesse, un travail musculaire faible permettant une interaction subtile entre les forces d'inertie et de gravité.

A l'inverse le chimpanzé, comme le fait l'enfant mais à un degré bien moindre, doit faire intervenir des variations de sa vitesse pour maintenir son équilibre dynamique ; il accélère par saccades induisant une marche rapide à la limite de la course. La répartition différente des masses corporelles (adaptées à un autre mode de locomotion) et des capacités de mouvements articulaires plus limités (hanche et genou fléchis) imposent au chimpanzé de recourir à des accélérations et des décélérations brutales des différents segments corporels, donc un travail musculaire très coûteux pour lutter contre l'inertie et la gravité.

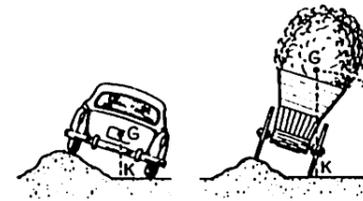


Fig. 4. – La stabilité d'un véhicule est augmentée en abaissant le centre de gravité et en donnant aux roues plus d'écartement.

En statique, il est bien évident qu'un centre de gravité bas est favorable à l'équilibre ainsi qu'un polygone de sustentation large (fig. 4). En dynamique, la comparaison entre un sujet pédalant sur un grand bicycle de cirque (forte hauteur du centre de gravité de l'ensemble) et un sujet roulant sur une petite bicyclette (faible hauteur du centre de gravité de l'ensemble) montre que, dans le premier cas, l'équilibre est contrôlé à l'aide de très faibles mouvements d'ajustement dynamique, tandis que, dans le second cas, le cycliste peut effectuer, sans risquer de chuter, des mouvements plus amples du guidon, mouvements qui induisent des déplacements du cycle à droite puis à gauche déviant et redressant instantanément sa trajectoire. En outre, plus le cycliste roule vite, plus l'équilibre est aisé. C'est à l'équilibre du petit cycliste que l'on pourrait comparer l'équilibre du chimpanzé, dont les mouvements de compensation dynamique amples et irréguliers dévient et corrigent sa trajectoire de manière instantanée et qui doit utiliser la vitesse comme facteur d'optimisation.

Le risque pour le chimpanzé bipède de perdre l'équilibre en chutant serait d'autant plus grand que son centre de gravité serait plus élevé. Pour parer à ce risque, il le maintient dans une position assez basse⁽²⁾ et réajuste son équilibre à chaque instant. Pour ce faire, il mobilise tout son corps, ses membres supérieurs en particulier : par des mouvements conjugués de balanciers, amples, irréguliers, accélérés parfois et non symétriques, il parvient à contenir les déplacements du centre de gravité de son corps à l'intérieur d'une enveloppe plus étroite que celle de l'homme comme l'indique le tableau II (5 cms de différence entre taille maximum et taille moyenne pendant la marche chez le chimpanzé).

APPLICATION DES RESULTATS À L'ÉVOLUTION DE LA MARCHÉ DES PREMIERS HOMINIDES

L'analyse morpho-fonctionnelle du squelette des plus anciens australopithèques (*Australopithecus afarensis* Johanson *et al.*, 1978) ces « bipèdes encore arboricoles » permet de montrer que :

– Leur pas n'était probablement plus un « pas d'équilibriste » : les membres supérieurs ne pouvaient servir de balanciers aussi efficaces que chez le chimpanzé car ils étaient beaucoup plus courts et de proportions comparables à ceux de l'homme actuel (Jungers, 1982) ; les membres inférieurs et le bassin avaient subi différentes modifications vers la bipédie : obliquité de la diaphyse fémorale (angle bicondylaire très élevé), faible hauteur du bassin (rapprochement des articulations sacro-iliaques et coxo-fémorales), repositionnement du sacrum vers l'arrière par rapport aux acetabula en particulier (Berge, 1986, 1990).

(2) Notons que sur la séquence photographique des deux chimpanzés (Max et Julie), hanches et genoux sont plus ou moins fléchis pendant la marche suivant la vitesse du sujet et que le genou présente une extension maximale en position de double appui, quand les deux membres inférieurs sont en position très oblique, tandis qu'il n'est jamais étendu quand le membre inférieur est au milieu de la phase de simple appui, c'est-à-dire dans la phase où le centre de gravité du corps serait au plus haut (comme c'est le cas chez l'homme) si le membre inférieur était vertical.

— Leur pas n'était pas encore un « pas périodique-synchrone » : le membre inférieur était encore court et le pied conservait certaines capacités préhensiles (Susman *et al.*, 1984, Deloison, 1991) et ne pouvait fonctionner comme un levier rigide entre talon et têtes des métatarsiens comme chez l'homme actuel. L'obliquité de la diaphyse fémorale, caractère hominidé interprété jusqu'alors comme l'indication d'une bipédie semblable à la nôtre (Heiple et Lovejoy, 1971) n'était pas significative (Cf. aussi Prost, 1980 ; Stern et Susman, 1991 ; Vancata, 1985 ; 1991) dans la mesure où elle n'était pas associée au cortège de caractères qui permettent de déduire chez l'homme moderne une position toujours adductée du membre inférieur pendant la marche.

1) Signification fonctionnelle de l'obliquité de la diaphyse fémorale. Rôle des caractères associés :

Ce cortège de caractères concerne les trois articulations du membre inférieur. Leur présence permet, en association avec l'obliquité fémorale, de déduire que le plan infracondyloïde du fémur est en position toujours horizontale pendant la marche, ce qui est la condition de l'adduction permanente des genoux. Au niveau de l'articulation du genou (Tardieu, 1983, 1986a), la forme elliptique du condyle fémoral externe, la saillie de la lèvre externe de la trochlée fémorale, la concavité du plateau tibial externe et la double insertion du ménisque externe sur le tibia sont quatre caractères diagnostiques permettant de montrer que la ligne de charge du membre inférieur pendant la marche s'est déplacée vers le condyle fémoral externe. Sur le fossile AL 129- 1a-1b (*Australopithecus afarensis*), les deux premiers caractères sont faiblement exprimés, le plateau tibial externe est très convexe et le ménisque externe ne présente qu'une seule insertion tibiale antérieure à l'épine externe : la ligne de charge du membre inférieur ne passait pas, comme chez l'homme, de façon permanente par le condyle externe pendant la marche.

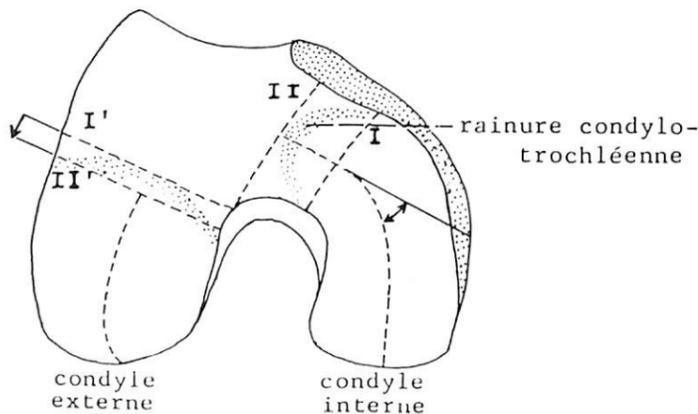


Fig. 5. — Empreintes des ménisques sur les condyles fémoraux dans le mouvement de rotation automatique terminale accompagnant l'extension totale du genou chez l'homme moderne. La morphologie différente du segment antérieur du condyle interne et l'absence de ces empreintes chez les premiers hominidés montrent que ce mécanisme n'était pas présent. Bien qu'il ne soit pas utilisé au cours de la marche, l'absence de ce mécanisme suggère une moindre capacité à l'extension du genou à la fois dans la station debout et pendant la marche.

fossile à *Homo habilis* (Trinkaus, 1984). Nous suggérons que, pendant la marche de ces premiers hominidés, le plan infra-condyloïde du fémur n'était pas toujours horizontal, que l'adduction des genoux n'était pas permanente, que les genoux n'étaient pas étendus, bien que moins fléchis probablement que chez le chimpanzé et que les hanches n'étaient pas étendues (Stern et Susman, 1983). Adduction permanente et extension des genoux pendant la marche sont d'ailleurs deux aptitudes fonctionnellement liées à notre avis, la seconde imposant la première, l'une et l'autre permettant au marcheur une enjambée et une voie constantes.

Il faut ajouter au cortège précédent trois autres caractères, qui sont également absents sur le fossile AL 129- 1a : l'élargissement antérieur du condyle fémoral interne, l'incurvation de son segment antérieur en forme d'arc de cercle et la présence d'une rainure condylo-trochléenne sur les deux condyles fémoraux, empreinte ultime des ménisques dans le mouvement de rotation automatique terminale (fig. 5) accompagnant l'extension totale du genou chez l'homme (Tardieu, 1983, 1986a).

Ces deux séries de caractères, lorsqu'elles sont associées à l'obliquité fémorale, permettent seules de conclure à la pratique habituelle de l'extension du genou pendant les phases de simple et double appui de la marche.

L'obliquité fémorale très élevée chez *Australopithecus afarensis* n'était donc pas associée au cortège de caractères qui permettent de lui donner la signification fonctionnelle que l'on connaît chez l'homme actuel. A l'inverse sur le fossile KNM ER 1481 A-B, tous ces caractères associés sont présents confirmant l'attribution de ce

2) Faible hauteur du centre de gravité du corps chez l'*Australopithecus afarensis*. Rôle de son élévation au cours de l'évolution de la marche des hominidés :

Nous pouvons montrer que le centre de gravité du corps des premiers australopithèques était probablement encore très bas par rapport au sol : à la faible longueur du membre inférieur s'ajoute l'incapacité à étendre la hanche et le genou. Par rapport au chimpanzé, le raccourcissement du bassin (rapprochement des articulations sacro-iliaques et coxo-fémorales) déjà réalisé chez ces hominidés suggère une position du centre de gravité du tronc plus basse encore. Cette très faible hauteur du centre de gravité du corps par rapport au sol pendant la marche peut être interprétée comme un caractère adaptatif indiquant que l'équilibre dynamique bipède était encore précaire, que la vitesse était encore utilisée comme facteur important de son optimisation, que des mouvements de compensation dynamique étaient encore nécessaires, plus faibles que chez le chimpanzé mais beaucoup plus importants que chez le jeune enfant. Ces tout premiers hominidés n'étaient probablement pas encore capables de couvrir de longues distances au sol en position bipède, la longueur de l'enjambée et la largeur de la voie du marcheur devaient être encore inconstantes.

On peut souligner dans la période de deux millions d'années environ qui a séparé les premiers australopithèques, bipèdes encore occasionnels, des premiers *Homo erectus*, bipèdes permanents, la tendance continue à l'élévation du centre de gravité du corps par rapport au sol grâce à l'accroissement de la taille et à l'allongement différentiel du membre inférieur.

En termes dynamiques, l'évolution de la marche dans la lignée des hominidés montre donc l'évolution du compromis entre les exigences contradictoires de l'équilibre statique et de l'équilibre dynamique : tandis que chez l'homme moderne, l'équilibre dynamique est optimisé aux dépens d'une statique plus précaire, les premiers hominidés ont d'abord bénéficié d'une statique optimale aux dépens d'un équilibre dynamique fragile, cette adaptation initiale à la bipédie devant répondre également aux exigences d'une locomotion encore arboricole.

Soulignons que la très faible hauteur du centre de gravité du corps par rapport au sol était un élément clé de ce compromis adaptatif puisque, facteur essentiel de stabilité, il rendait plus aisés les amples mouvements d'ajustement dynamique encore nécessaires au déplacement bipède et au grimper arboricole.

REMERCIEMENTS

Je remercie très vivement Y. Coppens et B. Senut qui m'ont invitée à participer à ce colloque dont l'organisation minutieuse a permis la grande richesse, J.P. Gasc (« équipe locomotion », MNHN) et T. Montmerle (C.E.N., Saclay) pour l'aide précieuse qu'ils m'ont apportée dans l'interprétation physique des résultats ainsi que M. Tersis et M.F. Leroy pour leur participation active à la mise en œuvre de ce manuscrit.

BIBLIOGRAPHIE

- BERGE Ch. (1986). — Effects of size and locomotor adaptations on the hominid pelvis. Evaluation of hominid bipedality with a new multivariate method. *Folia primatol.*, 46, 185-204.
- (1990). — Size — and locomotion — related aspects of hominoid and anthropoid pelvis : an osteometrical multivariate analysis. In F.K. Jouffroy ed., "Posture and locomotion in Primates", Il Sedicesimo : Firenze, 97-108.
- COPPENS Y. (1983). — Les plus anciens Hominidés. Groupe de travail de l'Académie pontificale des Sciences « Récent progrès dans nos connaissances concernant l'évolution des Primates », Rome, *Pontificiae Academia Scientiarum Scripta Varia*, 1983 : 1-9.
- DELOISON Y. (1991). — Les Australopithèques marchaient-ils comme nous ? In Y. Coppens and B. Senut eds., "Origine(s) de la bipédie chez les Hominidés", *Cah. Paléanthrop.*, CNRS : Paris, 177-186.
- FISCHER O. (1899). — Der Gang des Menschen, II theil, 130 p.
- FLEAGLE J.G. (1988). — Primate Adaptation and Evolution. New-york : Academic Press, 486 p.
- HEIPLE K.G. et LOVEJOY C.O. (1971). — The distal femoral anatomy of *Australopithecus*. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 75-84.
- IIDA H. et YAMAMURO T. (1987). — Kinetic Analysis of the center of gravity of the human body. *J. Biomechanics*, 20, 10, 987-995.
- JENKINS F.A. (1972). — Chimpanzee bipedalism : cineradiographic analysis and implications for the evolution of gait. *Science*, 178, 877-879.
- JOHANSON D.C., WHITE T. D. et COPPENS Y. (1978). — A new species of the genus *Australopithecus* from the Pliocene of Africa. *Kirtlandia*, 28, 1-14.

- JUNGERS W.L. (1982). – Lucy's limbs : skeletal allometry and locomotion in *Australopithecus afarensis*. *Nature*, 297, 676-678.
- PREUSCHOF H. et WITTE H. (1991). – Biomechanical reasons for the evolution of hominid body shape. In Y. Coppens and B. Senut eds., "Origine(s) de la bipédie chez les Hominidés", *Cah. Paléanthrop.*, CNRS : Paris, 59-78.
- PROST J.H. (1980). – Origin of bipedalism. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 52, 175-190.
- ROSE M.D. (1984). – Food acquisition and the evolution of positional behavior : the case of bipedalism. In D. Chivers, B.A. Wood and A. Bilsborough eds., "Food acquisition and processing in primates", Plenum Press : New-York, 509-524.
- ROBINSON J.T., FREEDMAN L. et SIGMON B.A. (1971). – Some aspects of Pongid and Hominid bipedality. *J. Hum. Evol.*, 1, 361-369.
- SCHMID P. (1983). – Eine Rekonstruktion des Skelettes von Al 288-1 (Hadar) und deren Konsequenzen. - *Folia primatol.*, 40, 283-306.
- SENUT B. (1981). – L'humérus et ses articulations chez les hominidés plio-pleistocènes. *Cah. Paléanthrop.* CNRS ed., Paris, 141 p.
- (1988-1989). – Climbing as a crucial preadaptation for human bipedalism, *Ossa*, 14, 35-44.
- STERN J.T. et SUSMAN R.L. (1983). – The locomotor anatomy of *Australopithecus afarensis*, *Am. J. Phys. Anthropol.*, 60, 279-317.
- (1991). – "Total morphological pattern" versus the "magic trait" : conflicting approaches to the study of early hominid bipedalism. In Y. Coppens and B. Senut eds., "Origine(s) de la bipédie chez les Hominidés", *Cah. Paléanthrop.*, CNRS : Paris, 99-112.
- SUSMAN R.L., STERN J.T. et JUNGERS W.L. (1984). – Arboreality and bipedality in the Hadar Hominids. *Folia primatol.*, 43, 113-156.
- TARDIEU Ch. (1983). – Analyse morphofonctionnelle de l'articulation du genou chez les Primates et les Hominidés fossiles. *Cah. Paléanthrop.*, CNRS : Paris, 1-108.
- (1986a). – Knee-joint in hominoid primates : osteology, meniscal dissection, rotation measurements. Application to Plio-Pleistocene hominids. In D.M. Taub et F.A. King eds., "Current perspectives in primate biology", Van Nostrand Reinhold : New-York, 182-192.
- (1986b). – Evolution of the knee menisci in Primates. In J.G. Else et P.C. Lee eds., "Primate evolution", Cambridge Univ. Press : Cambridge, 183-190.
- (1987). – Analyse expérimentale des déplacements des centres de gravité du corps par une méthode informatisée d'analyse tridimensionnelle de la marche. Thèse Doct. Etat, Paris.
- (1990a). – Nouvelle méthode d'analyse tridimensionnelle de la marche pour l'étude des déplacements des centres de gravité du corps chez l'homme et les primates non humains. Problématique évolutive. *C. R. Acad. Sci. Paris*, II, 310, 837-842.
- (1990b). – Interprétation biomécanique des trois modèles bipèdes : homme, enfant, chimpanzé. Implications évolutives. *C. R. Acad. Sci. Paris*, II, 310, 981-988.
- TARDIEU Ch., AURENGO A. et TARDIEU B. (à paraître). – New method of threedimensional analysis of bipedal locomotion for the study of the displacements of the body and body parts centers of gravity. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 20 p.
- TRINKAUS E. (1984). – Does KNM ER 1481 A establish *Homo erectus* at 2.0 myr BP ?, *Am. J. Phys. Anthropol.*, 64, 137-139.
- VANCATA V. (1985). – Morphological trends in the lower limb skeleton of the recent Hominoidea : analysis of the femur and tibia. In "Hominisation process – biotic and social development of mankind", Academic Verlag : Berlin, 210-212.
- VANCATA V. (1991). – The roots of hominid bipedality. In Y. Coppens and B. Senut eds., "Origine(s) de la bipédie chez les Hominidés", *Cah. Paléanthrop.*, CNRS : Paris, 143-158.
- YAMAZAKI N., ISHIDA H. et OKADA M. (1979). – Biomechanical analysis of Primate bipedal walking by computer simulation, *J. Hum. Evol.*, 8, 337-349.