

**Analyse morphofonctionnelle des os longs de deux colobes fossiles:
Mesopithecus et *Dolichopithecus***

Thomas Ingicco

Directed by: Brigitte Senut, Dominique Gommery.

Departement de Prehistoire Muséum National d'Histoire Naturelle 1, rue René Panhard 75013, Paris, France. UMR 5198 et UPR 2147 du CNRS et USM 204 du MNHN.

ingicco@mnhn.fr

Abstract

Le colobe fossile *Mesopithecus* (Wagner, 1839) a longtemps été considéré comme un quadrupède terrestre (Gaudry, 1862; Ciochon, 1993; Delson, 1994). Une récente étude morphométrique portant sur son calcanéum a conclu à une locomotion plus arboricole qu'on ne le pensait (Youlatos, 1991). Une étude morphofonctionnelle des os longs de ce primate fossile par comparaison avec des espèces actuelles est entreprise ici. *Dolichopithecus* (Depéret, 1889), lui-même décrit comme très terrestre (Gabis, 1961; Ciochon, 1993; Delson, 1994), est également étudié ici. Après une description détaillée des os longs de ces fossiles nous remarquons l'existence d'une mosaïque de caractères terrestres et arboricoles. Une locomotion semi-terrestre du fait de la sur-représentation des caractères terrestres par rapport aux caractères arboricoles est alors proposée. Le paysage miocène de Pikermi où a été découvert le mésopithèque en très grand nombre a souvent été considéré comme très ouvert et a même été comparé à l'actuelle savane est africaine. Cette hypothèse déjà contestée au profit d'une reconstitution plus fermée de type forêt équatoriale comme on en trouve aujourd'hui en Asie du sud-est est ici remise en question ; ces deux modèles ne convenant pas avec nos conclusions, nous proposons plutôt un paléo-environnement intermédiaire de type forêt galerie.

Keywords: primates fossiles, locomotion, os longs, *Mesopithecus*, *Dolichopithecus*.

Introduction

Les primates fossiles *Mesopithecus* et *Dolichopithecus* sont connus par de nombreux restes postcrâniens décrits comme appartenant à des colobes terrestres. Toutefois une récente étude morphométrique du calcanéum de *Mesopithecus* conclue à une locomotion plus arboricole. Une réétude des os longs de ce fossile et de son possible descendant direct *Dolichopithecus* en considérant d'avantage leur morphologie est nécessaire.

Méthodologie

Les os longs des primates fossiles *Mesopithecus* et *Dolichopithecus* sont étudiés en

comparaison avec les primates actuels suivants : *Semnopithecus entellus*, *Macaca sylvanus*, *Colobus guereza*, *Cercopithecus lhoeti*, *Trachypithecus auratus*, *Nasalis larvatus*, *Cebus apella*, *Alouatta palliata*, *Theropithecus gelada*, *Hylobates concolor*, *Papio*, *Erythrocebus patas* et *Cercocebus aethiops*.

L'approche se veut qualitative avec une attention portée à chaque caractère qui existe sur les os longs et à leur conformation. La variabilité de chacun ces caractères est ensuite expliquée par la fonction qui lui est associée.

La nomenclature anatomique employée est la *Terminologica Anatomica* publiée en 1998 par la FCAT (Federative Committee on Anatomical Terminology).

L'humérus

Parmi les espèces étudiées, *Hylobates* est celui qui possède la tête humérale la plus globuleuse. Elle forme véritablement la moitié d'une sphère. Viennent ensuite les singes qui ont une locomotion quadrupède arboricole. Ainsi *Cebus* et *Alouatta* ont une *caput humeri* moins globuleuse qu'*Hylobates* mais tout de même très sphérique. A ce groupe on peut ajouter les genres *Nasalis*, *Trachypithecus*, *Colobus* et enfin assez étonnement *Macaca sylvanus* femelle. *Erythrocebus* quant à lui possède une *caput humeri* moins globuleuse, plus allongée antéro-postérieurement. Le genre *Mesopithecus* se situe entre les deux derniers groupes, à savoir entre les quadrupèdes arboricoles et *Erythrocebus*. Enfin une dernière forme de *caput humeri* regroupe les espèces terrestres que sont *Macaca*, *Cercopithecus*, *Cercocebus*, *Theropithecus*, *Papio* et *Semnopithecus*. Chez ces derniers la *caput* n'est plus globuleuse mais allongée antéro-postérieurement. Malheureusement l'extrémité proximale de l'humérus n'est pas conservée chez le fossile *Dolichopithecus*.

Fischer (1977) a démontré par l'étude d'une suite de radiographies analysées par ordinateur, qu'il existe deux centres de rotation à l'articulation. Ainsi jusqu'à 50° d'abduction du bras, l'articulation se meut autour d'un point fixe situé au niveau postérieur et distal de la *caput humeri*. Dans le second temps de l'abduction, pour passer de 50° à 90°, le centre de rotation se situe dans la partie proximale de la tête de l'humérus plus ou moins entre les tubercules.

Lors de l'abduction du membre supérieur la base et le sommet de la *caput humeri* ont un rôle important. Ainsi une tête humérale bien globuleuse comme nous le rencontrons chez les primates arboricoles, facilitera l'abduction au-dessus de 90°. A l'inverse la conformation que nous retrouvons généralement parmi les primates terrestres est celle d'une tête humérale bien globuleuse dans sa partie distale, et légèrement aplatie dans sa partie proximale. Ainsi l'abduction du bras jusqu'à 50° sera facile, mais se compliquera au-dessus de ces 50°.

Durant les déplacements quadrupèdes au sol, les mouvements parasagittaux sont favorisés. En revanche, la locomotion utilisant les branches comme substrat où comme suspensoir demande une plus grande propension à l'abduction et ce pour saisir les supports dans un environnement

de 360° une fois dans les arbres, ou bien ne serait-ce que pour grimper aux arbres. L'espèce fossile *Mesopithecus pentelicus* présente donc une propension à l'abduction au-dessus des 50° à l'instar des espèces les plus arboricoles.



Fig. 1. (Ingicco) *Caput humeri* de *Mesopithecus* en vue proximale.

Les primates quadrupèdes terrestres possèdent un trochiter fortement développé proximale et qui dépasse même pour la plupart la *caput humeri*. Chez l'homme, l'abduction est limitée à 90° par le trochiter qui vient buter sur la capsule articulaire. Pour s'élever d'avantage le bras doit alors effectuer une rotation externe (Kapandji, 2005). Chez les primates quadrupèdes terrestres la butée du trochiter doit arriver avant 90°. En revanche chez les primates arboricoles le trochiter est peu étendu proximo-distalement et ne dépasse jamais la hauteur de la tête humérale. Chez *Mesopithecus* la morphologie du trochiter est intermédiaire à ce qu'on observe chez les actuels. En effet il dépasse à peine en hauteur la tête humérale.

Chez tous les primates l'extrémité distale de l'humérus est orientée vers l'avant selon une angulation de plus ou moins 45°. Toutefois ce caractère est accentué chez les quadrupèdes terrestres par la position très avancée sur la diaphyse de la zone articulaire de l'humérus. C'est là ce qu'on observe chez *Semnopithecus*, *Macaca*, *Cercopithecus*, *Theropithecus*, *Papio*, *Erythrocebus*, *Cercocebus*, *Nasalis* mais aussi chez les genres fossiles *Mesopithecus* et *Dolichopithecus*. A l'inverse la zone articulaire de l'humérus apparaît dans le prolongement de la diaphyse chez les espèces arboricoles tels que *Colobus*, *Trachypithecus*, *Cebus* et *Alouatta*. *Hylobates* quant à lui présente une zone articulaire de l'humérus intermédiaire, moyennement déjetée antérieurement.

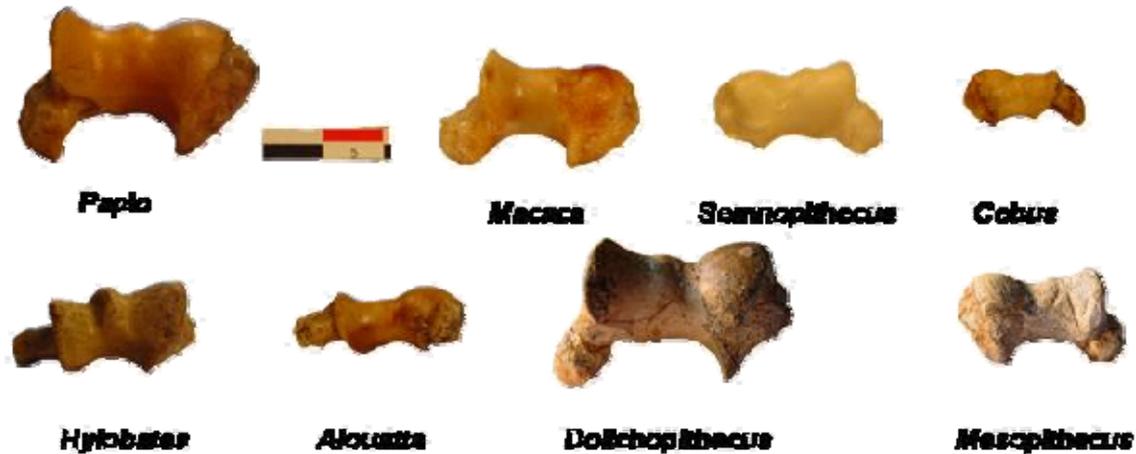


Fig. 2. (Ingicco) Articulation distale d'humérus en vue distale.

Les primates ne peuvent se déplacer sur les branches qu'avec les membres fléchis et ce parce qu'ils ont des ongles et non des griffes ce qui les empêche de bien s'agripper (Rose, 1973; Fleagle, 1988; Ziemer, 1978). En revanche ils se déplacent sur le sol avec les membres en extension. Ainsi les forces transmises au support varient selon que l'animal se déplace sur le sol ou bien sur une branche.

La position de la zone articulaire de l'humérus chez les quadrupèdes terrestres permet de diriger les forces vers l'avant de l'humérus, alors que cette transmission des forces est faite par une flexion plus importante du coude chez les arboricoles ; une zone articulaire de l'humérus déjetée en avant n'est donc pas utile chez ces derniers et représenterait même une instabilité puisque cette fois trop de poids reposerait sur la partie antérieure de l'humérus.

De même, la zone articulaire de l'humérus dans le prolongement de la diaphyse permet d'augmenter l'angle d'excursion de l'avant bras et ainsi allonger les enjambées ce qui permet de répartir le poids de l'animal sur une plus grande surface et donc d'alléger sont impact sur les branches, supports flexibles et fragiles (Schmitt, 1999; Larson, 1998). Ceci permet aussi aux singes de courir sur les branches tout en amortissant les vibrations du substrat. C'est pourquoi chez *Alouatta*, qui est coureur sur branches, la zone articulaire de l'humérus est légèrement plus dans le prolongement de la diaphyse. Les quadrupèdes terrestres en revanche se déplacent sur un sol beaucoup plus stable.

Le mouvement de flexion extension de l'avant-bras sur le bras se fait par l'intermédiaire

de la trochlée. Chez les quadrupèdes terrestres et les brachiateurs la trochlée est étroite médio-latéralement en vue antérieure alors qu'elle est large antérieurement chez les quadrupèdes arboricoles. La trochlée de *Mesopithecus* et *Dolichopithecus* est clairement assimilable à celle des quadrupèdes terrestres. La conformation de la trochlée des spécimens fossiles correspond au groupe marcheur terrestre défini par Botez (1926).

En flexion complète, la lèvre médiale de la trochlée est en contact avec l'ulna et en extension maximale c'est la lèvre latérale qui est en contact avec l'ulna chez les cercopithecoïdes (Rose, 1988). Le coude des quadrupèdes terrestres est limité à des mouvements parasagittaux du fait de la saillie antérieure et distale de la lèvre médiale de la trochlée ; ceci s'ajoute à la faible largeur de la trochlée en vue antérieure. A l'inverse les primates arboricoles ne possèdent pas ces saillies de chaque côté de l'articulation ce qui permet des mouvements de l'avant-bras dans un plus grand nombre de directions et non pas uniquement en flexion-extension. Ceci permettrait aux animaux arboricoles de réduire le poids de leur corps sur les supports fragiles où ils évoluent (Jenkins, 1973).

L'ulna

On observe une *incisura trochlearis* en forme de sablier, autrement dit avec une constriction en son centre chez les espèces quadrupèdes arboricoles et brachiatrices confondues. En revanche chez les quadrupèdes terrestres la trochlée est rectangulaire de même

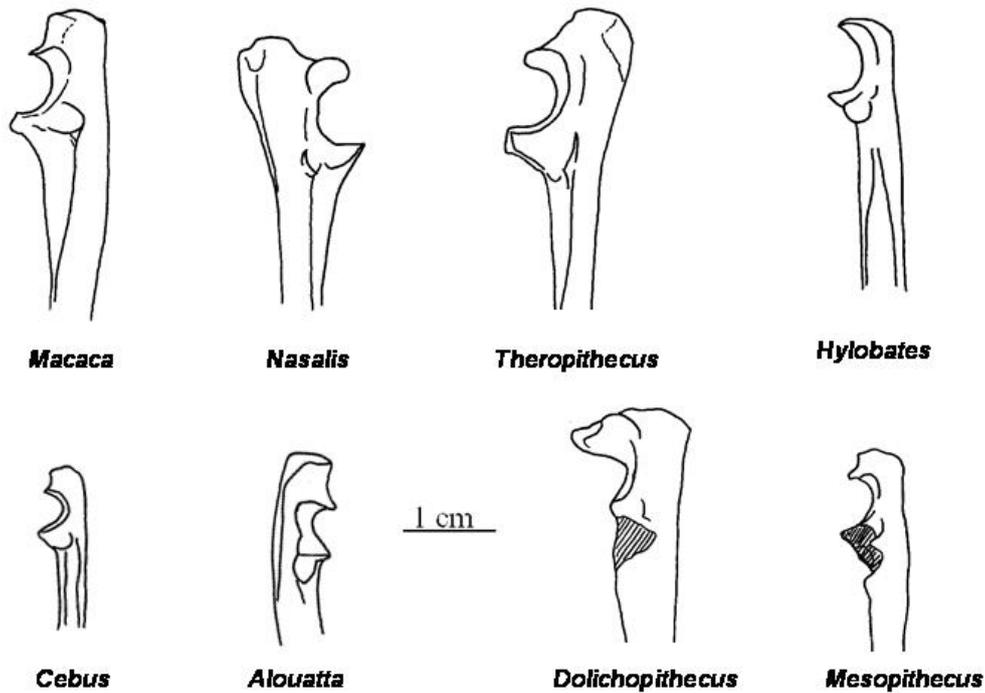


Fig. 3. (Ingicco) Extrémité proximale de l'ulna en vue latérale.

que chez *Mesopithecus* et *Dolichopithecus*.

L'articulation est ainsi limitée chez ces derniers. Le bec olécranien est saillant chez les quadrupèdes terrestres ce qui permet une bonne stabilité de l'articulation huméro-ulnaire lors de l'extension. Il est par contre peu saillant chez les arboricoles favorisant ainsi la flexibilité. *Mesopithecus* et *Dolichopithecus* quant à eux possèdent un bec olécranien saillant.

L'apophyse coronoïde est légèrement orientée distalement chez les espèces arboricoles alors qu'elle regarde antérieurement chez les quadrupèdes terrestres. Chez les fossiles *Mesopithecus* et *Dolichopithecus* l'apophyse coronoïde est légèrement orientée distalement, rappelant les primates arboricoles.

L'orientation distale du *processus coronoideus* autorise plus de liberté à l'articulation du coude qu'une apophyse regardant antérieurement. Chez les quadrupèdes terrestres la stabilité de l'articulation est renforcée, la trochlée humérale étant solidement bloquée dans la grande cavité sigmoïde.

Le radius

La *caput radii* est uniquement ronde en vue proximale chez *Hylobates*. Elle l'est moins chez

Colobus, *Trachypithecus*, *Cebus* et *Alouatta*. Et elle est encore moins ronde chez *Semnopithecus*, *Macaca*, *Cercopithecus*, *Nasalis*, *Theropithecus*, *Cercocebus*, *Papio* et *Erythrocebus*. Chez ces derniers la *caput radii* présente un allongement médio-latéral net. Cet allongement est moins important chez le groupe de *Colobus* et n'est pas médio-latéral cette fois mais plutôt antéro-postérieure.

Il est évident que plus la *caput radii* est arrondie, plus la pronosupination sera importante. Un allongement unidirectionnel de la *caput radii* permet une stabilité plus importante de l'articulation radio-ulnaire en pronation (Rose, 1988). En pronation la *caput radii* vient donc se bloquer dans l'*incisura radialis* chez la majorité des primates quadrupèdes terrestres. Les mouvements de pronosupination sont limités par une *caput radii* allongée médio-latéralement (Senut, 1989). Les singes quadrupèdes arboricoles présentent quant à eux une forme plus intermédiaire avec une *caput radii* légèrement allongée et une angulation ouverte entre les deux cavités.

Les fossiles rapportés aux genres *Mesopithecus* et *Dolichopithecus* sont à rapprocher de cette dernière configuration avec une tête radiale moyennement ronde.



Fig. 4. (Ingicco) *Caput radii* de *Mesopithecus* (gauche) et *Dolichopithecus* (droite) en vue proximale-

Le fémur

Chez les fossiles apparentés à *Dolichopithecus* la *caput femoris* ne présente pas d'extension sur la face postérieure du col. En revanche chez *Mesopithecus* l'extension est moyenne. Cette extension se retrouve chez les quadrupèdes terrestres. Elle permet une plus grande extension de la jambe. Lors de l'extension de la jambe, la *caput femoris* tourne dans l'acetabulum si bien qu'au début de l'extension la face proximale de la tête fémorale est en contact avec le bord proximal du cotyle puis en fin de mouvement c'est la face postérieure qui est en contact. D'ailleurs cette morphologie se retrouve également chez les primates sauteurs.

Chez les quadrupèdes terrestres le grand trochanter possède une face proximale très développée ce qui lui donne une forme de crochet. Les primates arboricoles à l'inverse possèdent un grand trochanter uniquement développé proximo-distalement avec une face proximale peu développée. Chez *Mesopithecus* le grand trochanter est en forme de crochet comme nous l'observons chez les quadrupèdes terrestres actuels. Chez *Dolichopithecus* le grand trochanter n'est jamais conservé. L'insertion du muscle pyramidal qui est principalement abducteur de la hanche est placée plus haute et plus près de la tête ce qui permet de garder la jambe proche du reste du corps. En plus d'une stabilité accrue, le développement proximal du grand trochanter augmente le bras de levier et donc la force du muscle. Au contraire un faible développement du grand trochanter favorise plutôt la vitesse de mouvement (Jablonsky, 2005). La présence d'un bourrelet sur la face postérieure du col du fémur permet d'accentuer le fléchissement des tendons des muscles obturateurs et des muscles jumeaux (Bacon, 2001). La rotation externe de la hanche est ainsi plus importante. On retrouve cette saillie chez les

quadrupèdes arboricoles ainsi que chez les fossiles *Mesopithecus* et *Dolichopithecus*.

Le tibia

Il existe deux types de gouttière rétro-malléolaire chez les primates actuels. La première, celle que l'on rencontre chez les quadrupèdes terrestres se situe sur l'épiphyse tibiale et non sur la malléole. Elle ne s'étend pas distalement. La seconde s'observe chez les primates arboricoles. Elle est longue distalement et se prolonge sur la malléole du tibia. Il existe cependant deux exceptions : *Colobus* et *Cercopithecus*. La gouttière est chez eux peu profonde alors qu'elle l'est nettement chez tous les autres. Il est alors difficile de juger de leur extension distale. Chez *Mesopithecus* la gouttière rétro-malléolaire est profonde. Elle est toujours limitée sur l'épiphyse distale du tibia. Chez *Dolichopithecus* le tibia n'est pas conservé. Une gouttière rétro-malléolaire étendue distalement et recevant le tendon du muscle tibial postérieur, favorise l'inversion du pied (Bacon, 2001 ; Bacon and Godinot, 1997).

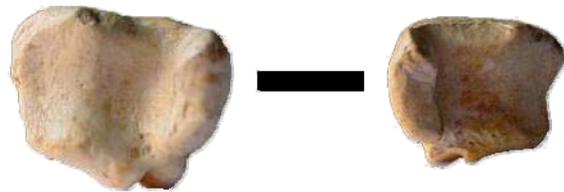


Fig. 5. (Ingicco) Articulation distale du tibia de *Mesopithecus* en vue distale.

Conclusion

La mosaïque de caractères à la fois terrestres et arboricoles laisse penser que la locomotion des fossiles *Mesopithecus* et *Dolichopithecus* était de type semi-terrestre (les caractères des os longs qui traduisent un comportement terrestre sont plus abondants et plus marqués).

L'environnement de type savane est-africaine proposé (Orgetta, 1979) pour ces primates est peu probable. Le milieu dans lequel les deux colobes fossiles évoluaient devait être d'avantage fermé de type forêt-galerie comme le proposait Delson (1994). Ils devaient passer une partie de leur temps au sol, et monter dans les arbres pour se nourrir et pour dormir.

Références

- Bacon A.M., 2001, La locomotion des primates du Miocène d'Afrique et d'Europe, analyse fonctionnelle des os du membre pelvien et systématique, Cahiers de paléanthropologie, Paris, CNRS (éds), 126 p.
- Bacon A.M. & Godinot M., 1998, Analyse morphofonctionnelle des fémurs et des tibias des Adapids du Quercy : mise en évidence de cinq types morphologiques, *Folia primatol.*, 69, 1-21.
- Botez I.G., 1926, Etude morphologique et morphogénique du squelette du bras et de l'avant-bras chez les primates, Paris, Gaston Doin & Cie (éds), 174 p.
- Ciochon R.L., 1993, Evolution of the cercopithecoïd forelimb: phylogenetic and functional implications from morphometric analyses, *Geol. Sci.*, 38, 1-251.
- Delson E., 1994, Evolutionary of the colobine monkeys in palaeoenvironmental perspective, In: Davies G. & Oates J.F., *Colobine monkeys: Their Ecology, Behaviour and Evolution*, Cambridge Univ. Press, 11-43.
- Depéret C., 1889, Sur le *Dolichopithecus ruscinensis*, nouveau singe fossile du Pliocène du Roussillon, *C. R. Acad. Sci.*, 109, 982-983.
- Fischer L.P., Carret J.P., Gonon G.P. & Dimmet J., 1977, Etude cinématique des mouvements de l'articulation scapulo-humérale, *Rev. Chir. Orth.*, suppl. 11, 63, 108-112.
- Fleagle J.G. & Meldrum D.J., 1988, Locomotor behavior and skeletal morphology of two sympatric Pitheciine monkeys, *Pithecia pithecia* and *Chirotopes satanas*, *Am. j. Phys. Anthropol.*, 16, 227-249.
- Gabis R.V., 1961, Os des membres de *Dolichopithecus*, singe fossile du Pliocène du Roussillon.
- Gaudry A., 1862-1867, *Animaux fossiles et Géologie de l'Attique*, Paris, 474 p.
- Jablonsky N.G., 2005, *Theropithecus*, the rise and fall of a primate Genus, Cambridge, Cambridge Univ. Press, 536 p.
- Jenkins F.A., 1973, The functional anatomy and evolution of the mammalian humero-ulnar articulation, *Am. J. Anat.*, 137, 281-298.
- Kapandji A.I., 2005, *Physiologie articulaire, épaule, coude, pronosupination, poignet, main, T1*, Paris, Maloine (éds).
- Larson S.G., 1998, Unique aspect of quadrupedal locomotion in nonhuman primates In: Strasser E. & al., *Primate locomotion, recent advances*, New York, Plenum Press, 157-173, 482 p.
- Mayoux-Benhamou M.A., 2003, *Nomenclature d'anatomie*, Paris, Méd-line (éd), 283p.
- Orgetta M., 1979, Erste Ergebnisse einer palynologischen Untersuchung der lignite von Pikerimi, Attica, *Ann. Géol. Pays hellen*, hors série 2, 909-921.
- Rose M.D., 1973, Quadrupedalism in primates, *Primates*, 14, 337-358.
- Rose M.D., 1988, Another look at the anthropoid elbow, *J. Hum. Evol.*, 17, 193-224.
- Schmitt D., 1999, Compliant walking in primates, *J. Zool.*, 248, 149-160.
- Senut B., 1989, *Le coude des primates hominoïdes : anatomie, fonction, taxonomie, évolution.*, Presses du CNRS, Paris, 231 p.
- Wagner A., 1839, Fossile ueberreste von einem affenschadel un andern Säugerthieren aus Grieschenland, *Gelehrte Anzeigen Bayerisches Akad. Wiss.*, 38, 301-312.
- Youlatos D., 1991, Etude fonctionnelle multivariée de l'astragale et du calcanéum de *Mesopithecus pentelici*, Wagner 1839 (*Cercopithecoidea*, *Primates*), *Primatologie*, 2, 407-420.
- Zeimer L.K., 1978, Functional anatomy of the forelimb joints in the woolly monkey *Lagothrix lagothericha*, *Cont. Primatol.*, 14, 1-130.

Direttore Responsabile: Prof. Patrizio Bianchi

Aut. Trib. Ferrara n. 36/21.5.53

Comitato di Redazione della Sezione Museologia Scientifica e Naturalistica: D. Bassi, S. Capitani, C. Peretto, G. Zini.

Gli Annali dell'Università di Ferrara, Sezione Museologia Scientifica e Naturalistica (<http://eprints.unife.it/annali/museologia/>), vengono inviati in cambio di riviste scientifiche italiane e straniere; tali riviste sono cedute alla Biblioteca del Sistema Museale ed Archivistico d'Ateneo (S.M.A.) dell'Università di Ferrara.

Ogni comunicazione relativa alla stampa deve essere inviata a:

Redazione degli Annali, Sezione Museologia Scientifica e Naturalistica, c/o Biblioteca del Sistema Museale ed Archivistico d'Ateneo, C.so Ercole I d'Este 32, I-44100 Ferrara, Italia.

Stampato presso
Cartografica Artigiana snc
Ferrara
Novembre 2008