

Sur les traces de pas de Laetoli en Tanzanie

Following the footsteps of Laetoli in Tanzania

Yvette Deloison *

Résumé

Deux pistes d'empreintes de pas, G1 et G2, ont été découvertes en 1978 par M.D. Leakey dans des couches volcaniques datées de 3,5 millions d'années, à Laetoli en Tanzanie. Trois empreintes, les n° 26, 27 et 28 de la piste G2 sont présentées ainsi que trois de la piste G1 : 34, 35 et 36. L'étude de ces traces apportent un ensemble de renseignements sur le pied des hominidés, à savoir : marche en varus avec abduction de l'hallux et grande laxité du pied. Ces caractéristiques sont à rapprocher des os fossiles de pieds datés de 3 millions d'années provenant d'Hadar en Ethiopie. Les pieds qui ont laissé ces empreintes possédaient des traits anatomiques évoquant ceux d'un pied préhensile.

Abstract

Two trails of footprints, G1 and G2, were discovered in 1978 by M.D. Leakey in volcanic layers dated at 3,5 million years at Laetoli in Tanzania. Three footprints, the n° 26, 27 and 28 from the G2 trail are presented as well as three from the G1 trail : 34, 35 and 36. Study of these footprints afford a whole range of information concerning the hominid foot, that is : an inturned walk with abduction of the hallux and considerable laxity of the foot. These characteristics resemble those of the fossil foot bones dated at 3 million years coming from Hadar in Ethiopia. The feet which left these footprints possessed anatomical traits calling to mind those of a prehensile foot.

Mots clés : Australopithèque, empreintes, bipédie.

Key words : *Australopithecus*, footprints, bipedy.

Introduction

En 1978, M.D. Leakey découvrait en Tanzanie, à Laetoli, dans de la cendre volcanique datée de 3,5 millions d'années, un ensemble d'empreintes de pas se partageant essentiellement en deux pistes (Clarke, 1979; Leakey, 1979, 1981, 1987).

La piste G1 est constituée d'empreintes

de petites dimensions; la piste G2 d'empreintes de grandes dimensions qui représentent très probablement la superposition de plusieurs pistes d'empreintes. Le résultat final est représenté par des empreintes qui apparaissent grandes en superficie, mais très complexes à analyser. De plus, des termites y ont laissé leurs traces, ainsi que d'autres animaux dont des lagopèdes.

* Yvette Deloison, Chargée de Recherches au C.N.R.S., URA 49, Laboratoire d'Anthropologie, Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, Musée de l'Homme, place du Trocadéro, 75116 Paris, France

L'interprétation donnée à ces empreintes varie selon les auteurs : bipédie de type humain pour certains auteurs tels que Leakey et Hay (1979), Day et Wickens (1980), Lovejoy (1981), Tuttle (1985, 1987), Robbins (1987), White et Suwa (1987), tandis que d'autres, tels que Susman *et al.* (1984) et Deloison (1991), voient dans ces traces une bipédie d'un modèle particulier se rapprochant de celle utilisée occasionnellement par les grands singes actuels.

Ce travail est centré sur l'étude de trois empreintes de la piste G1, empreintes dont les caractéristiques peuvent être rapprochées de celles qui ont déjà été observées sur les fossiles de pieds d'Australopithèques (Deloison, 1984, 1985a, 1985b).

Matériel et méthodes

1. Matériel

Le matériel fossile comprend :

- le moulage de trois empreintes de pas appartenant à la piste G2 et de trois empreintes de la piste G1 de Laetoli, Tanzanie;
- les moulages de deux calcanéums droit (AL 333-8) et gauche (AL 333-55); le moulage d'un premier cunéiforme gauche (AL 333-28), et le moulage de la partie proximale d'un premier métatarsien droit (AL 333-54);
- les os originaux appartenant au pied gauche d'un même individu (AL 333-115), soit :
 - . les extrémités distales des cinq métatarsiens,
 - . la partie proximale de la première phalange

- des orteils latéraux (II, III, IV, V),
- . deux deuxième phalanges des orteils IV et V,
- . la partie proximale de la troisième phalange du rayon IV.

Le matériel de comparaison comprend :

- 33 squelettes de pieds humains adultes d'origines diverses;
- 22 squelettes de pieds de chimpanzés adultes (*Pan troglodytes*);
- le moulage d'une empreinte de pied de chimpanzé effectué par R.J. Clarke.

Le matériel fossile appartient au Laboratoire d'Anthropologie du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, et au Department of Anthropology (Cleveland Museum of National History). Les empreintes de pas correspondant aux pistes G1 et G2 ont été moulées directement sur place par R.J. Clarke lors du dégagement de ces traces. Le matériel de comparaison appartient au Laboratoire d'Anthropologie et au Laboratoire d'Anatomie Comparée du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, au Laboratoire d'Anatomie de l'Université René Descartes Paris V, à l'Anthropologisches Institut der Universität und Museum, Zürich, et au Department of Primatology of the British Museum of National History, London.

2. Méthodes

Les méthodes utilisées pour la comparaison de ces empreintes avec les os fossiles et les os de primates actuels sont essentiellement la biométrie et l'anatomie comparée.

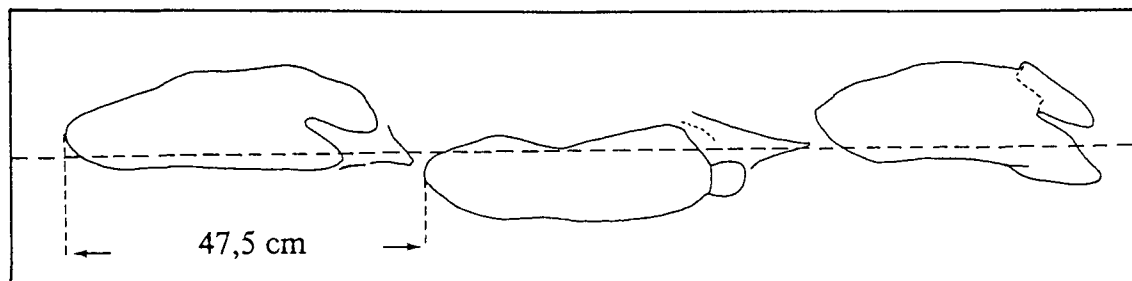


Fig. 1 Disposition des trois empreintes 26, 27 et 28 de la piste G2.

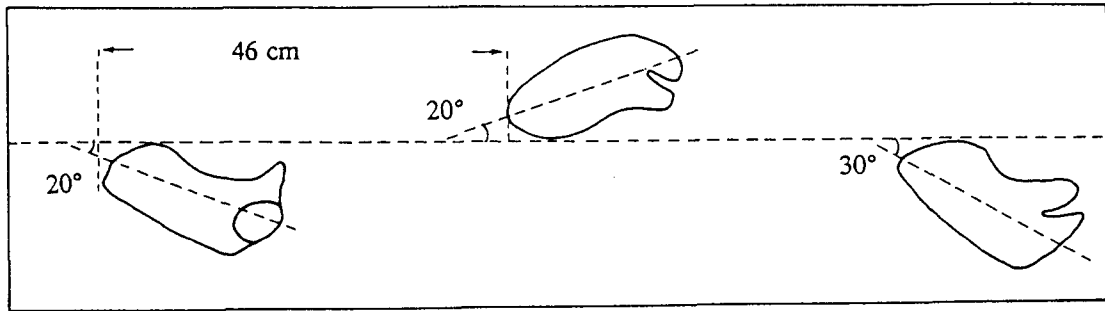


Fig. 2 Disposition des trois empreintes 34, 35 et 36 de la piste G1.

Résultats

Parmi les dix empreintes observées correspondant aux pistes G1 et G2, nous avons choisi de présenter les empreintes 26, 27 et 28 de la piste G2 (fig. 1 et 3) et trois empreintes de la piste G1 : 34, 35 et 36 (fig. 2 et 4). Ces dernières traces se révèlent nettement plus précises, grâce à une meilleure conservation qui facilite leur interprétation.

Les principales dimensions relevées sur ces 6 empreintes figurent dans les tableaux 1 et 2.

La figure 1 montre la disposition des empreintes G2/26, G2/27 et G2/28 par rapport à la ligne de déplacement. Ces grandes traces sont parallèles entre elles, régulièrement espacées de 47,5 cm. Elles représentent successivement des empreintes de pieds gauche, droit puis gauche.

La position des empreintes G1/34, G1/35 et G1/36 (fig. 2 et 4) est différente des précédentes; elles forment un angle variant de 20° à 30° par rapport à la ligne de déplacement. Elles sont espacées de 46 cm et représentent les empreintes de pieds droit, gauche puis droit du même individu. L'empreinte G1/34 forme un angle plus grand, 30°, car il marque un changement de direction de la ligne de déplacement.

Ces traces fossiles présentent un ensemble de caractères qui les différencient nettement de celles de l'Homme. Cependant, notons que si

ces traits anatomiques sont présents sur toutes les empreintes, certaines caractéristiques s'observent surtout sur les empreintes de la piste G1 (fig. 5, trait n° 7). Le centre de ces empreintes n'a pas été détérioré comme dans le cas de la piste G2.

Les caractères retenus pour l'étude de ces empreintes sont notés sur la figure 5 qui correspond au contour lissé de l'empreinte G1/34 :

(1) le bord latéral de l'empreinte est rectiligne et nettement plus creux que le bord médial, ce qui correspond à la position en varus du pied;

(2) le contour de la partie postérieure correspond à un talon étroit et dont la plante n'est pas plane comme chez l'Homme, mais s'inscrit en creux dans le sol, avec un point très profond (t) au centre du talon;

(3) le bord médial de l'empreinte présente un net renflement, en avant du talon, qui semble correspondre au muscle abducteur de l'hallux fortement développé;

(4) l'axe du premier rayon (axe 2) s'écarte médialement de l'axe morphologique du pied (axe 1) (Lessertisseur et Jouffroy, 1973 et 1978), ce qui indique un hallux varus;

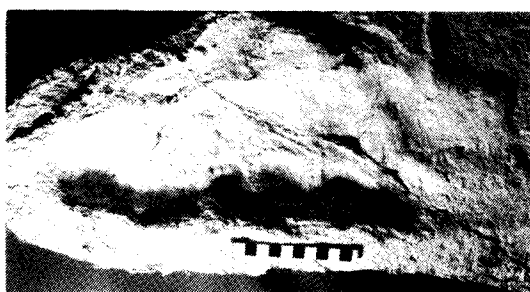
(5) il existe un espace entre l'empreinte du premier rayon et celle des orteils latéraux;

(6) les orteils latéraux constituent une seule empreinte dont le bord antérieur est oblique et arrondi;

(7) au centre de l'empreinte du pied, il existe un relèvement de la zone plantaire orienté transversalement (axe 3), qui semble correspondre à une flexion transversale du pied.

Tableau 1 Principales dimensions relevées sur trois empreintes de la piste G2.
Les dimensions sont données en mm.

Variables	G2 / 28	G2 / 27	G2/26
Longueur maximale	384,0	335,0	370,0
Longueur sans les orteils	300,0	270,0	260,0
Longueur du rayon I	70,0		120,0
Largeur maximale	132,0	115,0	130,0
Largeur métatarsophalangienne	133,0	110,0	125,0
Largeur transversale	129,0	110,0	110,0
Largeur max. moitié postérieure	90,0	110,0	110,0
Largeur du talon	67,0	93,0	75,0
Profondeur niveau orteil latéral	24,5	30,5	15,6
Profondeur niveau orteil I	27,5	24,4	28,0
Profondeur niveau base orteils	22,0	23,0	17<x<27
Profondeur niv. milieu empreinte	25,6	26,5	31,0
Profondeur au niveau du talon	29,2	35,4	35,0
Angle de l'hallux / axe 1	30°		20°
Angle de l'axe 1 / trajectoire	0°	0°	0°
Distance entre les empreintes	47,5 cm		47,5 cm



G2/28



G2/27



G2/26

Fig. 3 Moulages effectués par R.J. Clarke des trois empreintes
26, 27 et 28 de la piste G2 (Photographies Y. Deloison).

Tableau 2 Principales dimensions relevées sur trois empreintes de la piste G1.
Les dimensions sont données en mm.

Variables	G1 / 36	G1 / 35	G1 / 34
Longueur maximale	197,0	190<x<225	200,0
Longueur sans les orteils	148,0	165,0	155,0
Longueur du rayon I	50,0	50<x<65	58,8<x<80
Largeur maximale	83<x<110	90,0	110,0
Largeur métatarsophalangienne	81,0	74<x<85	78<x<90
Largeur transversale	70,0	75,0	70<x<75
Largeur max. moitié postérieure	78,0	74<x<87	78<x<80
Largeur du talon	50<x<65	49<x<55	48<x<53
Profondeur niveau orteil latéral		15<x<16	10,4
Profondeur niveau orteil I		17,7	14,6
Profondeur niveau base orteils		16,8<x<21	18
Profondeur niv. milieu empreinte	11,0	20,6	16,8
Profondeur au niveau du talon	25,0	33,0	27,5
Angle de l'hallux / axe 1	50°	26°	35°
Angle de l'axe 1 / trajectoire	20°	20°	30°
Distance entre les empreintes		46 cm	46 cm

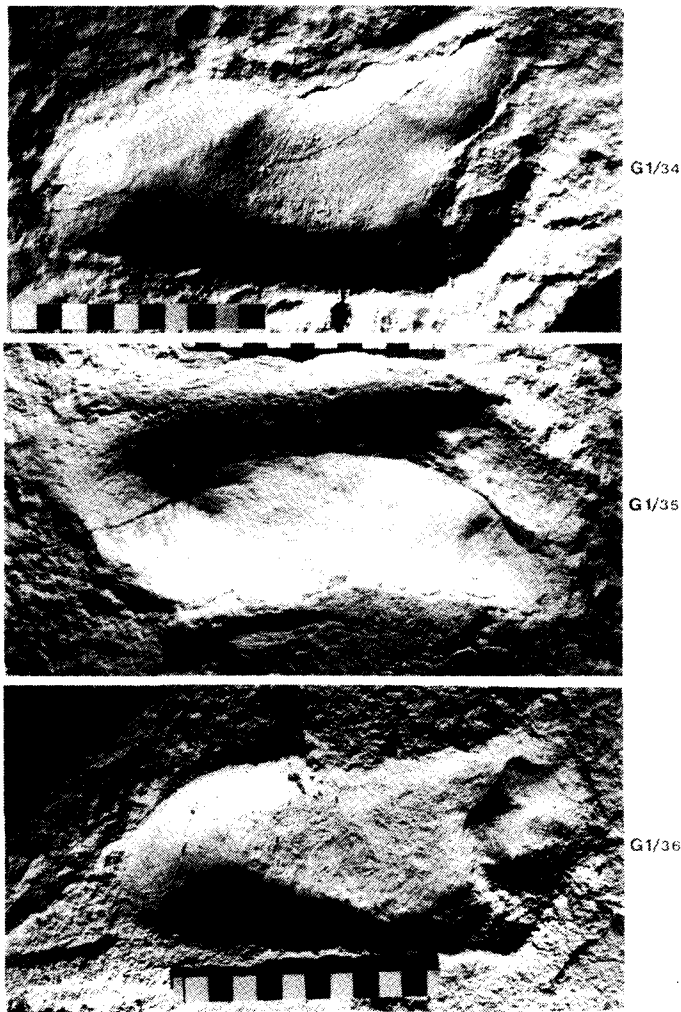


Fig. 4 Moulages effectués par R.J. Clarke des trois empreintes 34, 35 et 36 de la piste G1 (Photographies Y. Deloison).

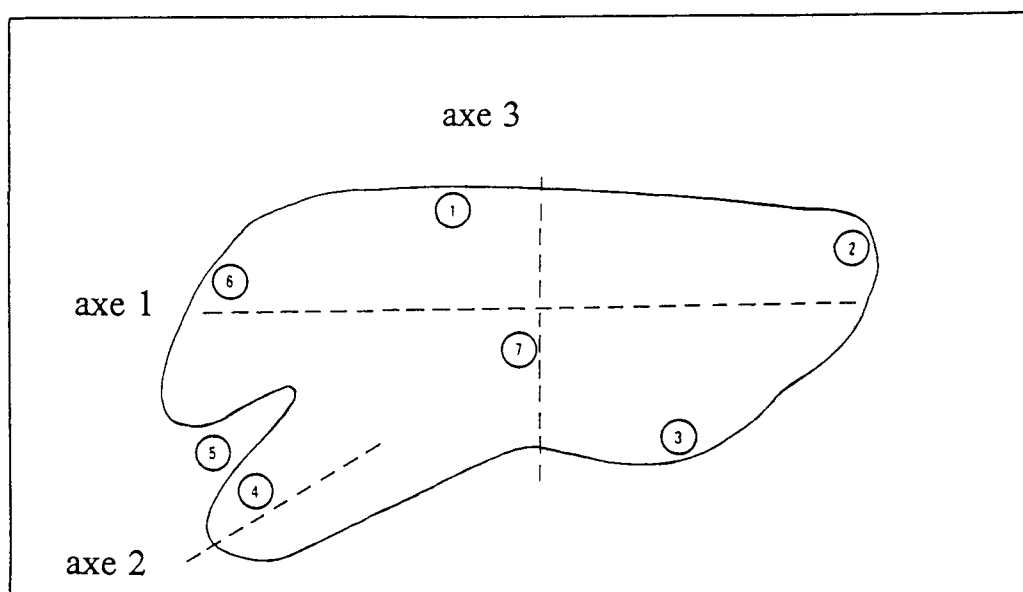


Fig. 5 Contour lissé de l'empreinte G1/34. Les différentes parties de l'empreinte sont numérotées de 1 à 7 (voir texte).

Discussion

Les résultats de cette étude montrent que le pied des Australopithèques d'Hadar présentait des caractéristiques différentes de celles de l'Homme moderne. Beaucoup de ces caractères, propres à leur genre, les situent en position intermédiaire entre l'Homme moderne et le chimpanzé (Deloison, 1985a, 1991).

Le pied de l'Australopithèque, dont la longueur peut être estimée à 18,5 cm, était plus long que celui de l'Homme relativement à sa stature (105 cm selon Jungers, 1988), mais toutefois plus court et plus massif que celui du chimpanzé.

Les nombreux métatarsiens et phalanges connus permettent d'évaluer la longueur des orteils à environ 30% de la longueur du pied. Elle s'avère alors nettement supérieure à celle de l'Homme (23%) et inférieure à celle du chimpanzé.

Les caractères anatomiques et biométriques mis en évidence dans cette étude laissent supposer que le pied des

Australopithèques présentait des caractères liés à la préhension, évoquant des possibilités de comportement arboricole chez ces Hominidés.

Certains auteurs avaient considéré qu'une légère protubérance se situant sur la face latérale des calcanéums d'Hadar pouvait être l'équivalent du tubercule latéral humain (Lewis, 1983; Latimer, 1988; Latimer et Lovejoy, 1989). Ainsi, Weidenreich (1940), constatant que ce tubercule n'existe que chez l'Homme, estimait que sa présence est décisive quant à la manière dont le poids du corps se répartit au niveau du pied. Le pied humain n'est pas posé en varus (c'est-à-dire sur le bord externe ou latéral) comme celui des autres Primates.

Comme cela a été noté dans de précédents travaux (Deloison, 1984, 1985b; Susman *et al.*, 1984), il n'y a pas de tubercule latéral comparable à celui de l'Homme sur les calcanéums AL 333-8, AL 333-37 et AL 333-55. L'absence de véritable tubercule latéral sur le calcanéum des fossiles impliquerait une position en varus du pied de l'Australopithèque, à la différence de celui de l'Homme dont le talon est stabilisé au sol par l'existence de ce tubercule. Ainsi que l'ont montré d'autres études, la transmission du poids corporel tout le long de la chaîne articulaire chez

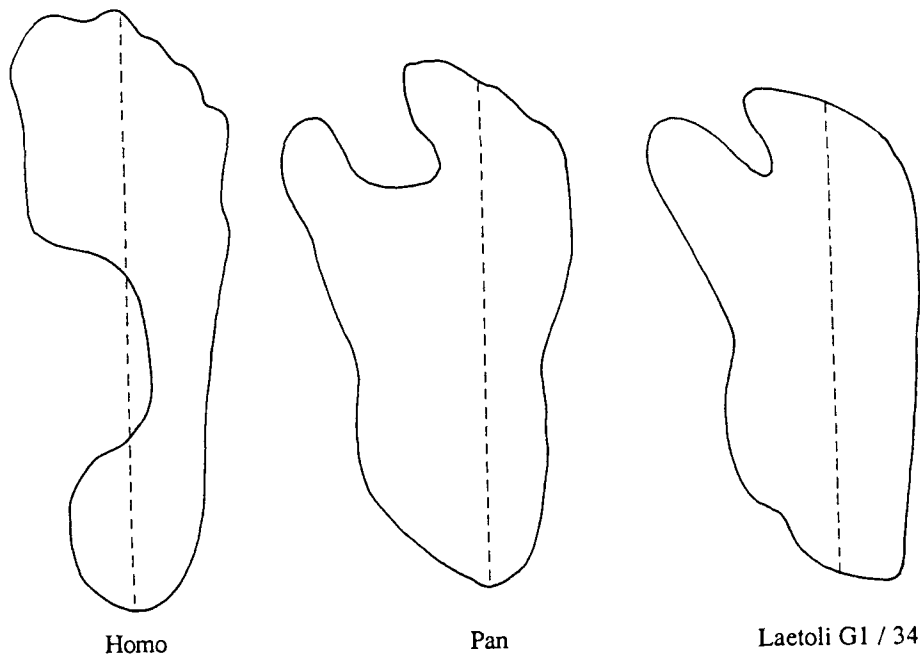


Fig. 6 Contour lissé de l'empreinte du pied droit de l'Homme, du Chimpanzé et de G1/34 de Laetoli. En pointillé, l'axe d'allongement de l'empreinte.

l'Australopithèque est différente de celle qui existe chez l'Homme (Senut et Tardieu, 1985; Berge, 1990). La position en varus du pied des Australopithèques est confirmée par trois autres caractères :

(1) l'inclinaison de l'axe postérieur du calcanéum qui, comme chez le chimpanzé, est incliné vers le côté latéral (fig. 2);

(2) la forme incurvée du calcanéum en vue dorsale qui rappelle celle du calcanéum du chimpanzé (fig. 1);

(3) la saillie du tubercule des péroniers (*trochlea peronealis*) sur la face latérale qui indiquerait une morphologie des muscles péroniers comparable à celle du chimpanzé.

La première articulation cunéo-métatarsienne de l'Australopithèque, si l'on se réfère aux os du pied AL 333-54 et AL 333-28, était une articulation mobile se présentant sous la forme d'une articulation trochoïde, à la différence de celle de l'Homme. On peut donc imaginer que cette morphologie permettait la rotation du premier rayon autour du cunéiforme, et par conséquent l'ouverture de la première commissure chez l'Australopithèque d'Hadar, comme on l'observe chez le chimpanzé. La

rotation du premier rayon sur le cunéiforme devait donner à l'Australopithèque la possibilité d'une certaine préhension du pied, cette aptitude étant confirmée par la courbure et la longueur des orteils.

Comme l'ont déjà suggéré Latimer *et al.* (1982), Stern et Susman (1983) et Susman *et al.* (1984), les orteils des Australopithèques, comparés à ceux de l'Homme, étaient en effet beaucoup plus longs, aplatis et fortement incurvés. Robinson (1972) a d'ailleurs noté que les phalanges des orteils des Australopithèques ressemblent plus à des phalanges de mains qu'à des phalanges de pieds. Selon Susman (1983), les phalanges de l'Australopithèque d'Hadar sont, dans leur forme générale, plus proches de celles des grands singes africains que de celles de l'Homme.

En 1978, M.D. Leakey avait attribué les empreintes de Laetoli à un Hominidé bipède, ancêtre de l'Homme. Les opinions sont actuellement partagées quant à l'interprétation de ces empreintes. Selon Leakey et Hay (1979), Day et Wickens (1980), Lovejoy (1981), Tuttle (1981, 1985, 1987), Robbins (1985, 1987), White

et Suwa (1987), les empreintes sont semblables à des empreintes humaines. Selon Susman *et al.* (1984) ainsi que R.J. Clarke (1985), les empreintes n'étaient pas complètement semblables à celles de l'Homme, en particulier dans le mécanisme de transfert du poids corporel durant la marche bipède.

En accord avec cette dernière opinion, la présente étude suggère que l'empreinte G1/34 semble avoir été laissée par un pied présentant bon nombre de caractères non-humains. Ainsi, le contour de cette empreinte se rapproche, par sa forme, davantage du contour de l'empreinte d'un pied de chimpanzé que de celle d'un pied humain, comme le montre la figure 6. Sur l'empreinte G1/34, de même que sur les autres empreintes de la même piste, plusieurs caractères semblent liés à des possibilités de préhension. Ainsi, peut-on citer la position en varus du pied,

associée à l'abduction du premier rayon, laquelle serait confirmée par le fort développement du muscle abducteur de l'hallux. En outre, on observe une flexion transversale plantaire traduisant une grande laxité du pied. Ce caractère n'existe pas chez l'Homme, mais est observé sur l'ensemble des traces de la piste G1. Cette piste ayant été imprimée dans un sol meuble et probablement humide, il semble que l'Hominidé qui a laissé ces traces ait utilisé ses possibilités de préhension pour accroître l'adhérence au sol, en pliant la plante du pied et les orteils latéraux tout en écartant le premier orteil.

Ceci correspond à une locomotion bipède différente de celle de l'Homme. Ces possibilités se révèlent semblables à celles observées sur la morphologie du pied des Australopithèques d'Hadar, ce qui conduit à admettre que ces empreintes de pas sont bien celles d'Australopithèques.

Remerciements

Je remercie R.J. Clarke pour le prêt de ses moulages et ses commentaires concernant cet article, ainsi qu' Y. Coppens et D.C. Johanson de m'avoir permis d'étudier les os fossiles d'Hadar. Mes remerciements vont également aux organisateurs du Colloque international "Cinq millions d'années l'aventure humaine", et plus particulièrement Michel Toussaint, qui m'a invitée à présenter ce travail. Cette étude a été financée par le C.N.R.S. (URA 49) et par le Collège de France.

Bibliographie

- BERGE, CH., 1990, Size and Locomotion Related Aspects of Hominid and Anthropoid Pelves : an Osteometrical Multivariate Analysis, in F.K. JOUFFROY, M.H. STACK and C. NIEMITZ (eds), *Gravity, Posture and Locomotion in Primates*, Firenze, "Il Sedicesimo".
- CLARKE, R.J., 1979, Early Hominid Footprints from Tanzania, *South African Journal of Science*, 75, pp. 148-149.
- CLARKE, R.J., 1985, Unpublished section of paper presented at Taung Diamond Jubilee Symposium, Bophuthatswana.
- DAY, M.H. and WICKENS, E.H., 1980, Laetoli Pliocene Hominid Footprints and Bipedalism, *Nature*, 286, p. 385-387.
- DELOISON, Y., 1984, Etude comparative de calcanéums de Primates et les rapports Chimpanzé-Australopithèque-Homme, *C. R. Acad. Sc. Paris*, 299, pp. 115-118.
- DELOISON, Y., 1985a, Comparative Study of Calcanei of Primates and Pan-Australopithecus-Homo relationship, in P.V. TOBIAS (ed.), *Hominid Evolution : Past, Present, Future*, New York A.R. Liss, Inc., pp. 143-147.
- DELOISON, Y., 1985b, Le pied des Australopithèques, *Dossiers Préhist. Archéol.*, 90, pp. 24-28.
- DELOISON, Y., 1991, Les Australopithèques marchaient-ils comme nous?, *Colloque international "Origines(s) de la bipédie chez les Hominidés"* (Cahiers de Paléanthropologie), Paris, Editions du C.N.R.S.

- JUNGERS, W.L., 1988, *Lucy's Length* : Stature Reconstruction in *Australopithecus afarensis* (A.L. 288-1) with Implications for Other Small-bodied Hominids, *Am. J. Phys. Anthropol.*, 76, pp. 227-231.
- LATIMER, B.M., 1988, Functional Analysis of the Pliocene Hominid Ankle and Pedal Bones recovered from the Hadar Formation, *Ethiopia, 1974-1977 Collections*, Ph.D., August 1988, Biological Sciences.
- LATIMER, B.M. and LOVEJOY, C.O., 1989, The Calcaneus of *Australopithecus afarensis* and its Implications for the Evolution of Bipedality, *Am. J. Phys. Anthropol.*, 78, pp. 369-386.
- LATIMER, B.M., LOVEJOY, C.O., JOHANSON, D.C. and COPPENS, Y., 1982, Hominid Tarsal, Metatarsal and Phalangeal Bones recovered from the Hadar Formation, 1974-1977 Collections, *Am. J. phys. Anthropol.*, 57, pp. 701-719.
- LEAKEY, M.D., 1979, Footprints in the Ashes of Time, *National geographic*, pp. 446-457.
- LEAKEY, M.D., 1981, Tracks and Tools, *Phil. Trans. R. Soc. London*, 292, pp. 59-102.
- LEAKEY, M.D., 1987, The Hominid Footprints, in M.D. LEAKEY et J.M. HARRIS (eds), *Laetoly, a Pliocene Site in Northern Tanzania*, Oxford, Clarendon Press, pp. 490-496.
- LEAKEY, M.D. and HAY, R.L., 1979, Pliocene Footprints in the Laetoli Beds at Laetoli, Northern Tanzania, *Nature*, 278, pp. 317-323.
- LESSERTISSEUR, J. et JOUFFROY, F.K., 1973, Tendances locomotrices des primates traduites par les proportions du pied. L'adaptation à la bipédie, *Folia primatol.*, 20, pp. 125-160.
- LESSERTISSEUR, J. et JOUFFROY, F.K., 1978, Proportions longitudinales du pied humain comparées à celles du pied des autres primates, *Bull. Mém. Soc. Anthropol. Paris*, 5 (13), pp. 201-215.
- LEWIS, O.J., 1983, The Evolutionary Emergence and Refinement of the Mammalian Pattern of Foot Architecture, *J. of Anat.* 137, pp. 21-45.
- LOVEJOY, C.O., 1981, The Origin of Man, *Science*, 211, pp. 341-350.
- ROBBINS, L.M., 1985, *Footprints, Collection, Analysis and Interpretation*, Springfield, C.C. Thomas.
- ROBBINS, L.M., 1987, Hominid Footprints from the Site G, in M.D. LEAKEY and J.M. HARRIS (eds), *Laetoly, a Pliocene Site in Northern Tanzania*, Oxford, Clarendon Press, pp. 407-452.
- ROBINSON, J.T., 1972, *Early Hominid Posture and Locomotion*, Chicago, London, Univ. of Chicago Press.
- SENUT, B. and TARDIEU, C., 1985, Functional Aspects of Plio-Pleistocene Hominid Limb Bones : Implications for Taxonomy and Phylogeny, *The Hard Evidence*, New-York, A.R. Liss, pp. 193-201.
- STERN, J.T. jr. and SUSMAN, R.L., 1983, The Locomotor Anatomy of *Australopithecus afarensis*, *Am. J. Phys. Anthropol.*, 60, pp. 279-317.
- SUSMAN, R.L., 1983, Evolution of the Human Foot : Evidence from the Plio-pleistocene, *Foot and Ankle*, 3, pp. 365-376.
- SUSMAN, R.L., STERN, J.T. jr. and JUNGERS, W.L., 1984, Arboreality and Bipedality in the Hadar Hominids, *Folia Primatol.*, 43, pp. 113-156.
- TUTTLE, R.H., 1981, Evolution of Hominid Bipedism, and Prehensile Capabilities, *Phil. Trans. R. Soc.*, London, 292, pp. 89-94.
- TUTTLE, R.H., 1985, Ape Footprints and Laetoli Impressions : A Reponse to the Suny Claims, *Hominid Evolution : Past, Present, Future*, New-York, A.R. Liss, pp. 129-133.

- TUTTLE, R.H., 1987, Kinesiological Inferences and Evolutionary Implications from Laetoli Bipedal Trails G-I, G-2/3, and A, in M.D. LEAKEY and J.M. HARRIS (eds), *Laetoli, a Pliocene Site in Northern Tanzania*, Oxford, Clarendon Press, pp. 503-523.
- WEIDENREICH, F., 1940, The External Tubercle of the Human tuber calcanei, *Am. J. Phys. Anthrop.*, 26, pp. 473-487.
- WHITE, T.D. et SUWA, G., 1987, Hominid Footprints at Laetoli : Facts and Interpretations, *Am. J. Phys. Anthrop.*, 72, pp. 485-514.