



**HAL**  
open science

## Sur les traces de nos ancêtres : que nous apprennent les empreintes de pieds fossiles ?

Jérémy Duveau

► **To cite this version:**

Jérémy Duveau. Sur les traces de nos ancêtres : que nous apprennent les empreintes de pieds fossiles ?. Bulletin : Société d'études et de recherches préhistoriques Les Eyzies, 2022. hal-03753761

**HAL Id: hal-03753761**

**<https://hal.science/hal-03753761>**

Submitted on 22 Aug 2022

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

**Jérémy Duveau**

UMR 7194 Histoire Naturelle de l'Homme Préhistorique, Muséum national d'Histoire naturelle, Centre national de la recherche scientifique, Université de Perpignan Via Domitia, Paris, France.DFG  
Centre of Advanced Studies 'Words, Bones, Genes, Tools', Eberhard Karls University of Tübingen, Rümelinstrasse 23, D-72070 Tübingen, Allemagne.

## **SUR LES TRACES DE NOS ANCÊTRES : QUE NOUS APPRENNENT LES EMPREINTES DE PIEDS FOSSILES ?**

### **I-Introduction :**

La paléoanthropologie est une branche de la paléontologie se concentrant sur l'évolution humaine et par conséquent sur le groupe des hominines incluant l'ensemble des espèces appartenant à la « lignée humaine » depuis sa séparation avec la lignée du chimpanzé. Les recherches en paléoanthropologie, et plus généralement en paléontologie, sont classiquement représentées comme portant sur des restes osseux fossilisés. Effectivement, ces restes conservés dans le temps suite à des processus de minéralisation fournissent de nombreuses informations biologiques et comportementales sur des individus du passé. Ils renseignent ainsi sur l'anatomie, l'âge, la stature, la masse corporelle, le régime alimentaire, les capacités cognitives et motrices ou encore les caractéristiques génétiques d'individus disparus dont certains ont vécu il y a plusieurs millions d'années (pour une synthèse plus complète voir Aiello *et* Dean, 1990 ; White *et al.*, 2011 ; Begun, 2012 ; Henke *et* Tattersall, 2015). Toutefois, les os fossilisés ne sont pas le seul type de matériel dont disposent les paléoanthropologues. En effet, un type de vestige particulier est de plus en plus utilisé en paléoanthropologie : les empreintes de pieds. Alors que les restes fossilisés donnent une image de l'individu tel qu'il était au moment de sa mort, les empreintes de pieds représentent quant à elles de très brefs moments de vie, telles des photographies du passé. Par cette échelle de temps particulière, les empreintes fournissent de nombreuses informations qui sont bien souvent complémentaires de celles obtenues à partir des restes osseux. Cet article aura justement pour but d'expliquer quelles informations les empreintes de pieds apportent en donnant non seulement des repères méthodologiques essentiels à l'étude de ce matériel si particulier mais aussi en présentant des exemples révélateurs du potentiel des empreintes de pieds en paléoanthropologie.

Cette immersion dans l'étude des empreintes de pieds amène à parler d'une science particulière : l'ichnologie. L'ichnologie se définit comme l'étude (*logos* en grec) des traces (*ichnos*) reflétant une activité biologique. Cette science s'intéresse donc évidemment aux traces de déplacement (comme les empreintes de pieds) mais également dans son sens large aux traces de reproduction (comme les coquilles d'œufs), de digestion (comme les coprolithes qui sont des excréments fossilisés) ou d'activités physico-chimiques (comme les stromatolithes qui sont des structures sédimentaires provenant de l'activité de bactéries parfois très anciennes). En portant sur les traces d'activités biologiques, et non directement sur les restes anatomiques des producteurs de ces traces, l'ichnologie est par nature très interprétative.

Du fait de cette nature interprétative, l'ichnologie est reliée historiquement à un certain folklore (pour une étude complète voir Mayor *et* Sarjeant, 2001). Dès l'Antiquité, l'historien grec Hérodote, ayant vécu au V<sup>e</sup> siècle avant J-C, reporte dans ses écrits avoir observé une empreinte de pied dont la taille importante (plus d'un mètre de long) indiquerait qu'elle aurait été réalisée par le demi-dieu Héraclès (soit Hercule dans la mythologie latine). Cette « empreinte » n'a pour l'heure jamais été retrouvée mais il est probable qu'il s'agisse d'une dépression formée suite à l'action d'agents naturels comme l'érosion. Au Moyen-Âge, de nombreuses traces ayant probablement été réalisées par des dinosaures ont été associées à des créatures fantastiques (comme des dragons) ou religieuses (fig.1). Le folklore autour de se poursuit même de nos jours comme en attestent les empreintes associées au célèbre Yeti dont on sait maintenant que certaines d'entre elles ont été laissées par des ours (Lan *et al.*, 2017).



Fig. 1. L'une des « pistes du diable » (Ciampate del Diavolo) près de Roccamonfina (Italie). Considérées par le folklore local comme des traces laissées par un individu démoniaque marchant sur de la lave en fusion, elles ont en réalité été laissées par des *Homo heidelbergensis* marchant dans des cendres volcaniques il y a 350 000 ans (Avanzini et al., 2008).

Bien que l'intérêt pour les empreintes de pieds remonte au moins à l'Antiquité grecque, les toutes premières études scientifiques sur ce type de matériel sont bien plus récentes. De telles études scientifiques se définissent par un raisonnement suivant des critères stricts et reproductibles et intégrant des hypothèses, des observations et des interprétations. Cette reproductibilité, essentielle au raisonnement scientifique, s'oppose aux raisonnements subjectifs qui étaient et qui sont encore parfois employés dans l'étude des empreintes de pieds, que ce soit dans leur identification ou dans leurs interprétations. Les toutes premières études scientifiques notables sur les empreintes de pieds d'hominines ont

eu lieu au début du XX<sup>e</sup> siècle au cours des années 20, période plus récente que les toutes premières études paléoanthropologiques réalisées sur des os de Néandertaliens ou d'*Homo erectus* pendant le XIX<sup>e</sup> siècle (King, 1864 ; Dubois, 1896). Ces premières études ichnologiques ont notamment été menées sous l'impulsion de Henri Bégouën et Henri Vallois, deux préhistoriens français renommés, qui ont étudié des empreintes laissées par des *Homo sapiens* du Paléolithique supérieur dans plusieurs grottes du sud de la France comme celles du Tuc d'Audoubert et du Pech Merle (Bégouën et Vallois, 1927). Il faut attendre ensuite la seconde moitié du XX<sup>e</sup> siècle pour observer le premier essor de l'étude des empreintes de pieds tout d'abord par la poursuite des études sur les empreintes découvertes en grottes par Léon Pales dans les années 50 et 60 (Pales, 1954) puis par la découverte d'un site exceptionnel qui sera traité plus longuement par la suite : celui de Laetoli en Tanzanie dans les années 70 (Leakey et Hay, 1979). Enfin, un second essor a lieu depuis une quinzaine d'années sous l'influence d'une part de la découverte de plusieurs sites d'importance mais également du développement des techniques de recherche, d'identifications, de conservations et d'analyses des empreintes de pieds.

Toutefois et malgré ces découvertes récentes couplées à ce développement technique, les empreintes de pieds représentent un vestige rare et peu étudié par rapport aux artefacts archéologiques ou aux assemblages squelettiques plus courants. Cette rareté des empreintes de pieds est perceptible en prenant l'exemple des Néandertaliens qui sont le taxon humain fossile le plus connu à ce jour. Bien que les restes squelettiques des Néandertaliens ou leurs artefacts archéologiques ont été trouvés sur des dizaines et des dizaines de sites à travers l'Eurasie, seulement 6 sites ont mis au jour des empreintes de pieds attribués à ce taxon (Duveau et al., 2021 ; Mayoral et al., 2021). Cette plus grande rareté des empreintes de pieds est évidemment liée à leur plus grande fragilité, notamment dans les sites en plein air où elles sont soumises à des agents climatiques, comme le vent ou la pluie, pouvant les endommager voire les détruire rapidement. Il n'en demeure pas moins que les empreintes de pieds peuvent être particulièrement utiles dans les études paléoanthropologiques. Pour pouvoir comprendre leur potentiel et les informations qu'elles peuvent fournir aux paléoanthropologues, il faut tout d'abord s'intéresser à la définition même des empreintes de pieds ainsi qu'aux méthodes utilisées lors de leur étude.

## II-Qu'est ce qu'une empreinte de pied ?

Une empreinte de pied est tout simplement le résultat de la déformation du substrat par le pied. Par cette définition, la forme d'une empreinte, sa morphologie, va dépendre de plusieurs facteurs. Elle est évidemment reliée à la forme du pied de l'individu et va donc dépendre de caractéristiques biologiques comme l'anatomie du pied mais également la taille et la masse corporelle de l'individu. L'empreinte étant produite au cours d'un mouvement, sa morphologie est également impactée par les caractéristiques biomécaniques de l'individu comme sa vitesse ou sa façon de se déplacer. La morphologie d'une empreinte de pied dépend donc des caractéristiques biologiques et biomécaniques de l'individu qui l'a réalisée mais également de la nature du sol dans laquelle elle a été laissée (Marty *et al.*, 2009 ; Bennett *et Morse*, 2014). En effet suivant la composition minéralogique ou granulométrique d'un sol, par exemple si une empreinte est réalisée dans du sable grossier ou sur un sol argileux, la morphologie des empreintes peut être très variable. Par ailleurs, même pour un sol de même composition minéralogique et granulométrique, la morphologie des empreintes est variable par exemple sous l'effet de l'humidité. Cet impact de l'humidité est particulièrement visible sur une plage, les empreintes réalisées sur un sable sec loin de la ligne de rivage auront une morphologie très différente des empreintes réalisées dans un sable très humide à proximité de la ligne de rivage (fig.2).

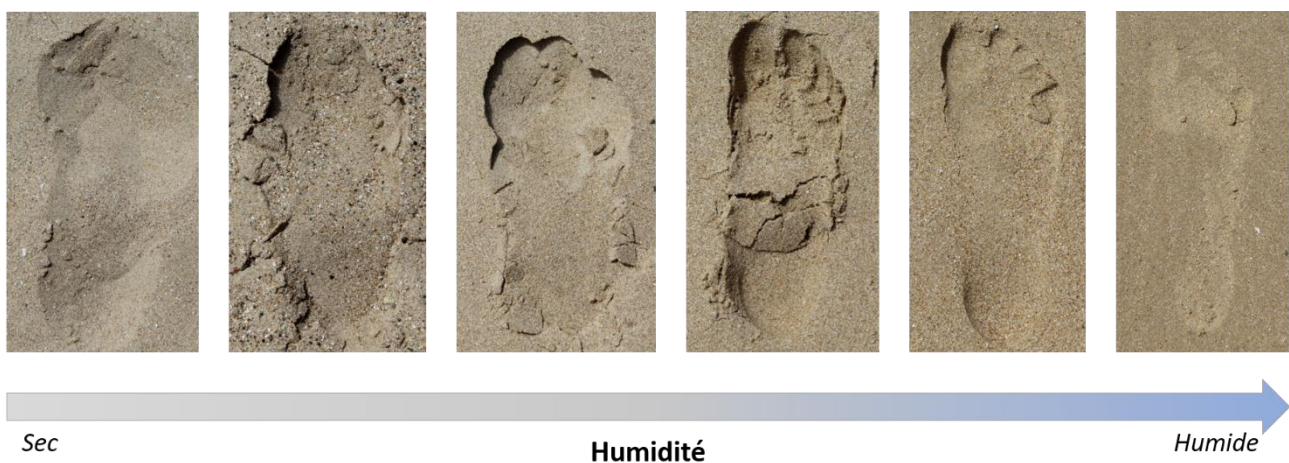


Fig. 2. Variation de la morphologie d'empreintes de pieds réalisées par un même individu en fonction de l'humidité du sol.

Ainsi, ces différents facteurs que sont les caractéristiques biologiques et biomécaniques ainsi que la nature du sol impactent la morphologie d'une empreinte au moment de sa formation. Cependant, la morphologie d'une empreinte fossile peut également être impactée par des phénomènes taphonomiques qui ont lieu entre la formation des empreintes et leur découverte (Marty *et al.*, 2009 ; Bennett *et Morse*, 2014). Certains de ces phénomènes vont favoriser la conservation des empreintes, c'est par exemple le cas du recouvrement des empreintes par du sédiment apporté par le vent, ce sédiment venant protéger et en quelque sorte « fossiliser » les empreintes de pieds (bien que le terme de fossilisation puisse être impropre dans ce cas puisqu'il n'y a pas de modification ou de remplacement minéralogique comme pour les restes osseux). D'autres phénomènes vont par contre modifier la morphologie des empreintes de pieds, voire même les détruire. C'est par exemple le cas de l'érosion éolienne, des précipitations, du ruissellement ou d'un piétinement secondaire (fig.3).

## III-Comment étudier des empreintes de pieds ?

L'importance de ces agents taphonomiques combinée à la fragilité des empreintes imposent d'utiliser des techniques adaptées lors de l'étude des empreintes. L'étude des empreintes peut être divisée en plusieurs étapes.



### 1-Recherche et découverte :

La première étape concerne la recherche et la découverte des empreintes. Les empreintes ne peuvent pas être trouvées sur n'importe quel type de terrain. Il faut que le sol soit suffisamment meuble pour qu'une empreinte puisse se former et suffisamment rigide pour qu'elle soit conservée (Bennett *et* Morse, 2014). Par ailleurs, bien que dans certains cas, des empreintes de pieds ont été trouvées fortuitement, leur découverte peut également se faire lors de fouilles paléontologiques ou archéologiques. Lors de ces fouilles il est indispensable de fouiller de la façon la plus

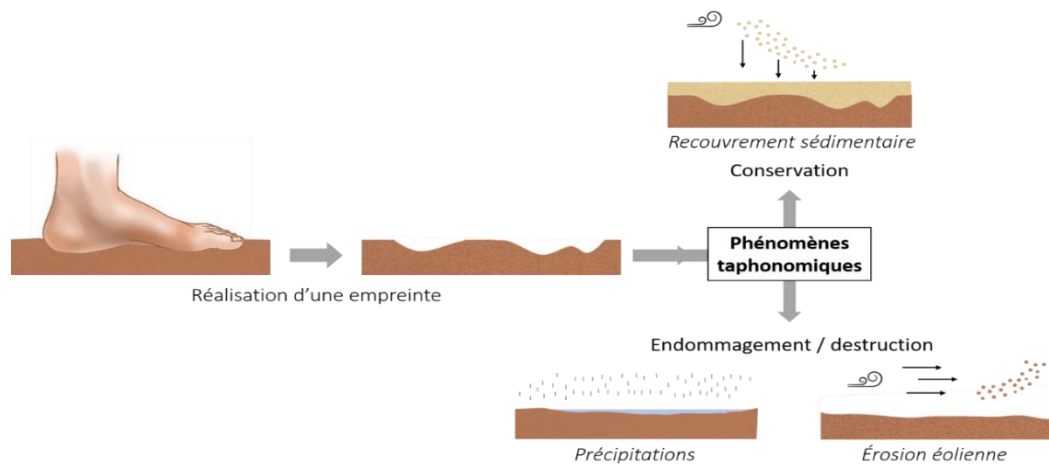


Fig. 3. Impact d'agents taphonomiques sur les empreintes de pieds.

délicate possible afin de ne pas endommager les empreintes qui sont particulièrement fragiles.

### 2-Identification :

Une fois la trace trouvée, il convient d'identifier le taxon (par exemple une espèce comme *Homo erectus*) qui l'a réalisé et la partie anatomique concernée (empreinte de pied, de main...). Cette étape d'identification peut être poursuivie et confortée en laboratoire et elle se base en général sur des critères morphologiques stricts et reproductibles. Par exemple les empreintes de pieds de notre espèce, *Homo sapiens*, et plus généralement du genre humain, doivent refléter un talon arrondi et des orteils relativement courts dont le premier orteil, appelé hallux, doit être adducté (fig.4). Un hallux est dit adducté quand son axe longitudinal est parallèle à celui des autres orteils contrairement aux autres grands singes, comme le chimpanzé, dont l'hallux est dit abducté (opposé aux autres orteils) et permet des capacités de préhension du pied absentes chez *Homo sapiens*. Les empreintes doivent également refléter une voûte plantaire. En effet, le pied humain a une architecture composée par un système d'arches, deux arches longitudinales et une arche transversale, dont le rôle est primordial dans la marche bipède. Cette voûte plantaire se reflète par un rétrécissement médiolatéral du milieu des empreintes.

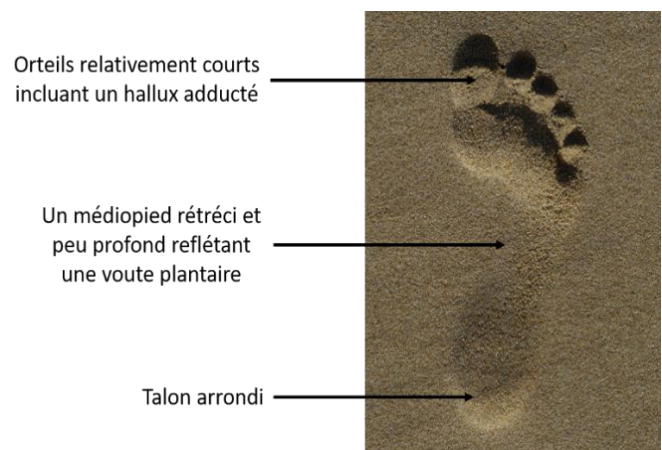


Fig. 4. Caractéristiques morphologiques des empreintes de pieds humains.

### 3-Relevé et conservation :

La troisième étape de l'étude d'une empreinte se déroule toujours sur le terrain et concerne le relevé et la conservation de l'empreinte. Cette conservation est souvent nécessaire pour les sites où les empreintes finiront par être détruites au cours du temps, notamment les sites en plein air. La conservation peut être permise notamment par l'utilisation de moulages mais aussi et surtout par la modélisation en 3D de ces empreintes.

De telles modélisations sont de plus en plus utilisées. Elles permettent de conserver numériquement les empreintes et de faciliter leur diffusion à des chercheurs ou des musées par exemple. Elles permettent par ailleurs de réaliser des analyses morphologiques à très haute résolution. Plusieurs techniques peuvent être utilisées pour



Fig. 5. Modélisation en 3D d'une empreinte de pied par photogrammétrie.

modéliser les empreintes en 3D comme des scanners de terrain ou la photogrammétrie qui permet avec l'aide d'un logiciel de modéliser en 3D une empreinte à partir de sa couverture photographique suivant différents points de vue. Chaque technique de numérisation a ses avantages et ses défauts. Par exemple, la photogrammétrie permet d'avoir accès à la texture et aux couleurs des empreintes (fig.5) qui ne sont pas toujours accessibles à partir de scanners. Ces derniers offrent de leur côté une résolution souvent bien plus importante que celle obtenue à partir de la photogrammétrie.

Outre l'utilisation de moulages et de modèles 3D, plusieurs données de terrain primordiales pour l'étude des empreintes sont recueillies. Il peut s'agir par exemple de la nature du sol, des dimensions des empreintes ou encore de la position de l'empreinte dans l'espace au regard de la position d'autres empreintes ou de matériel archéologique associé. Certains outils de mesures, tels que les tachéomètres, permettent d'enregistrer de façon très précise les coordonnées du matériel découvert au cours de fouilles.

En parallèle de la description directe des empreintes, des études complémentaires peuvent être réalisées. Il peut s'agir par exemple de décrire des vestiges archéologiques ou paléontologiques découverts à proximité qui auront un impact dans les interprétations réalisées sur les empreintes. Il peut également s'agir de prélèvements qui permettront après analyses de dater les empreintes. Suivant la nature du sol dans lequel les empreintes ont été réalisées mais également son âge et le matériel archéologique ou paléontologique qui s'y trouve, différentes techniques de datations peuvent être utilisées. Ces datations correspondent parfois à celles du matériel issu de la même surface que les empreintes ( $^{14}\text{C}$  sur des charbons, Uranium-Strontium/ESR sur des dents, thermoluminescence sur des silex chauffés...). Toutefois, dans la plupart des cas, l'âge des empreintes est inféré à partir d'un intervalle temporel obtenu en datant un niveau inférieur et un niveau supérieur de celui où se trouvent les empreintes.

#### 4-Traitement des données et interprétations :

Enfin, la dernière étape, qui est d'ailleurs la plus longue des quatre, concerne le traitement des données et les interprétations. Cette étape va avoir lieu au laboratoire où une première tâche cruciale sera d'inventorier les empreintes suivant différents critères (type d'empreintes, latéralité, nature du sol, dimensions, association avec d'autres empreintes...) ce qui permettra de faciliter les études ultérieures pouvant être menées plusieurs années après et/ou par d'autres chercheurs. Les empreintes feront ensuite l'objet d'analyses morphologiques et statistiques s'appuyant notamment sur des modèles 3D.

C'est également au cours de cette étape qu'une espèce pourra être attribuée aux empreintes. Cette attribution taxinomique peut se faire suivant deux méthodes. La première méthode consiste à créer ou assigner une espèce déjà existante à des empreintes en se référant uniquement aux caractéristiques morphologiques des empreintes, c'est ce qu'on appelle l'ichnotaxinomie et les espèces assignées sont qualifiées d'ichnoespèces. Cependant, cette méthode n'est que peu utilisée lors de l'étude des empreintes de pieds d'hominines, au contraire des études sur d'autres traces comme celles de dinosaures où elle est beaucoup plus courante (Kim *et al.*, 2008). La seconde méthode consiste à

associer aux empreintes une espèce d'hominine déjà connue et définie à partir d'assemblages osseux (comme *Homo neanderthalensis*, *Homo erectus*, *Australopithecus afarensis*...). Cette méthode est beaucoup plus utilisée que la première. Dans la grande majorité des cas, une espèce sera associée aux empreintes à partir du contexte chronologique (Bennett *et* Morse, 2014 ; Lockley *et al.*, 2016). Par exemple, pour des empreintes découvertes en Europe, si elles datent de 20 000 ans alors elles seront attribuées à *Homo sapiens*, seule espèce humaine qui était alors présente dans cette région. Si par contre, ces empreintes étaient datées à 100 000 ans, elles auraient été associées à des Néandertaliens. Dans certains cas exceptionnels, l'attribution d'une espèce à des empreintes peut être confortée par du matériel archéologique ou des assemblages squelettiques découverts dans les mêmes niveaux. L'empreinte de pied découverte sur le site de Biache-Saint-Vaast dans le nord de la France (Tuffreau, 1978, 1988) a ainsi été attribuée à un néandertalien non seulement sur la base de la datation du site (236 000 ans ; Bahain *et al.*, 2015) mais également à partir des caractéristiques néandertaliennes de restes crâniens découverts à proximité (Rougier, 2003 ; Guipert *et al.*, 2011). Bien que cette méthode d'attribution taxinomique soit très utilisée, elle n'est pas sans défaut comme le montrera un des exemples développés à la fin de cet article.

C'est à partir des différentes données obtenues au cours de cette étape (inventaire des empreintes, description morphologique, attribution taxinomique) qu'il est possible d'estimer et d'interpréter des informations diverses sur les individus ayant laissé les empreintes.

## IV-Que nous apprennent les empreintes de pieds ?

### 1-Distribution spatio-temporelle :

Certaines des informations fournies par les empreintes peuvent sembler évidentes mais sont pourtant essentielles pour notre compréhension de l'évolution humaine. Les empreintes renseignent ainsi sur la présence d'une espèce d'hominine dans une période et une région donnée ce qui peut apporter de nouvelles informations sur la distribution spatio-temporelle de la lignée humaine, notamment pour les périodes anciennes pour lesquelles peu de données sont disponibles. Par exemple, les empreintes de pieds découvertes sur la plage d'Happisburgh et âgées de 1 millions d'années à 780 000 ans représentent la toute première occurrence humaine en Grande-Bretagne (Ashton *et al.*, 2014 ; fig.6).

En relation avec cette distribution spatio-temporelle, le contexte de dépôt des empreintes de pieds informe sur les conditions environnementales et climatiques de l'époque où elles ont été réalisées. Outre la nature du sol dans lequel les empreintes ont été laissées qui est un bon indicateur de telles conditions, des études menées sur les pollens, les charbons ou même les restes fauniques découverts dans le même niveau qu'un échantillon d'empreintes sont révélateurs de l'environnement de l'époque où les empreintes ont été laissées.



Fig. 6. Les empreintes de pieds découvertes sur la plage d'Happisburgh, datées entre 1 millions d'années et 780 000 ans, représentent la première occurrence humaine connue en Grande Bretagne (Ashton *et al.*, 2014).

## 2-Caractéristiques biologiques :

Différents types d'informations permettant de caractériser les individus peuvent être obtenues à partir des empreintes. Tout d'abord, leur étude permet d'estimer des données biologiques comme la stature (c'est-à-dire la taille), la masse corporelle, l'âge voire parfois le sexe des individus (Bennett *et* Morse, 2014). De telles estimations peuvent être effectuées suivant deux types de méthodes différentes.

Le premier type de méthode consiste à utiliser les connaissances de pisteurs experts qui pourront donner directement des estimations biologiques après une observation des empreintes. Cette méthode particulière a notamment été utilisée par l'équipe menée par Andreas Pastoors lors de l'étude d'empreintes découvertes dans le sud de la France (Pastoors *et al.*, 2015 ;2017). Hormis l'aide apportée pour estimer des données biologiques, l'aide des pisteurs peut aussi être très utile lorsqu'il s'agit d'inférer le comportement des individus ayant laissé les empreintes.

Le second type de méthode consiste à utiliser les relations statistiques existant entre la morphologie des empreintes (dimensions et conformation) et les caractéristiques biologiques des individus. De telles relations se basent évidemment sur les proportions anthropométriques du corps humain qui sont non seulement très utilisées en paléoanthropologie et en anthropologie biologique mais également dans des études cliniques. Relativement à l'étude des empreintes de pieds, la relation la plus connue et sans doute la plus fiable lie la longueur du pied à la taille de l'individu. En effet, la longueur du pied d'un individu humain, enfant ou adulte, femme ou homme, correspond à environ 15% de sa stature (Topinard, 1877). Bien qu'il existe des variations suivant les populations modernes, ces variations sont assez faibles (le pourcentage oscille entre 13 et 17%) et cette relation est particulièrement robuste. Elle est d'ailleurs très utilisée dans le domaine judiciaire par la police scientifique pour estimer la taille d'un suspect ayant laissé des empreintes sur une scène de crime. C'est ainsi que de nombreuses études sur des empreintes de pieds d'hominines ont utilisé ce ratio de 15% pour déterminer des statures à partir des longueurs d'empreintes (Bégouën *et* Vallois, 1927 ; Citton *et al.*, 2017 ; Helm *et al.*, 2018). Toutefois, ce rapport de 15% relie la stature à la longueur du pied et non à la longueur de l'empreinte. Or, ces deux longueurs, bien qu'elles soient reliées, ne sont pas identiques. En effet, comme indiqué précédemment la morphologie d'une empreinte, incluant ses dimensions, ne dépend pas uniquement de la forme du pied mais aussi d'autres facteurs comme la nature du substrat. C'est pourquoi, la longueur d'une empreinte est rarement égale à celle du pied associé, elle peut être inférieure ou supérieure suivant son contexte de dépôt. C'est ainsi que les estimations de statures à partir d'empreintes de pieds se focalisent de plus en plus, non plus sur la relation stature-longueur du pied mais la relation stature-longueur d'empreintes (Dingwall *et al.*, 2013 ; Duveau, 2020). Pour définir une telle relation, des études menées dans un cadre expérimental sont réalisées (fig.7). Il est demandé à des individus de tout âge de se déplacer pieds nus sur un sol de même nature que celui où ont été trouvées des empreintes de pieds d'hominines. Les dimensions de ces empreintes expérimentales vont ensuite être mesurées et leur relation avec la stature des individus, préalablement déterminée, sera calculé. Cependant, bien qu'elles soient très utiles et plus justes que d'utiliser le ratio de 15%, de telles études expérimentales peuvent être contraignantes puisqu'il est souvent nécessaire de refaire une étude expérimentale pour chaque site, aucun site n'ayant des conditions de dépôts d'empreintes identiques.

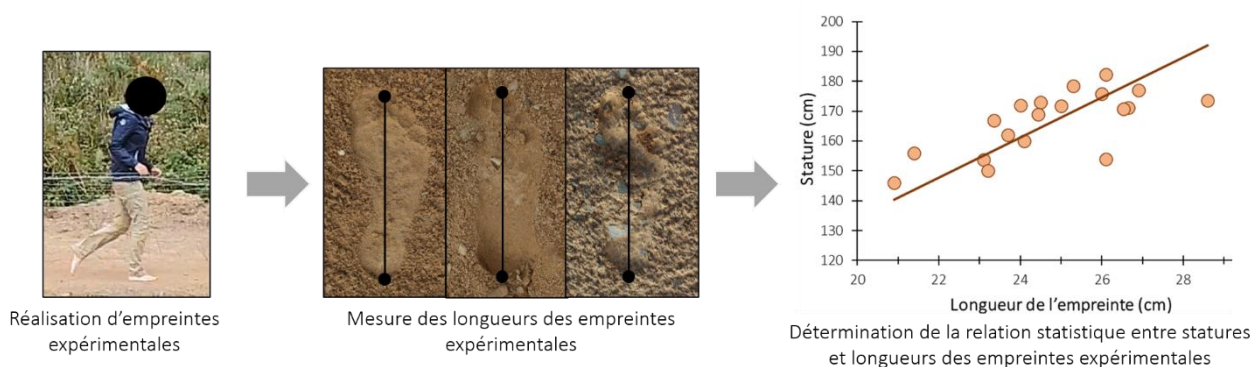


Fig. 7. Protocole expérimental permettant de déterminer la relation entre stature des individus et longueur de leurs empreintes de pieds.



Comme nous venons de le voir, les estimations de stature sont possibles à partir des empreintes et sont très courantes dans la bibliographie. Il est également possible de déterminer l'âge d'un individu ou leur masse corporelle en établissant des relations entre ces variables et la morphologie des empreintes ou des estimations de stature préalablement réalisées. Cependant, de telles estimations sont bien moins fiables que celles portant sur la stature et il est souvent nécessaire de prendre en compte des incertitudes souvent conséquentes (Dingwall *et al.*, 2013 ; Duveau, 2020). L'estimation du sexe est encore plus problématique car il n'existe à l'heure actuelle aucun consensus permettant de différencier avec certitude un homme d'une femme à partir de la morphologie des empreintes de pieds (Bennett *et* Morse, 2014). Outre l'absence de consensus, une estimation du sexe à partir de la morphologie des empreintes, et par exemple de leurs dimensions, pourrait également être biaisé par la présence de jeunes individus. Ainsi des empreintes de faibles dimensions d'un échantillon pourrait certes avoir été réalisées par des femmes mais aussi par des adultes de petite taille ou par des jeunes individus. Pour l'heure, l'estimation du sexe à partir des empreintes reste peu fiable mis à part pour les empreintes de pieds les plus grandes qui correspondent généralement à des hommes étant donné le dimorphisme sexuel existant dans les tailles des hominines.

Les deux méthodes pour estimer des informations biologiques à partir des empreintes reposent donc sur des approches différentes mais peuvent être complémentaires, une des méthodes permettant de vérifier les estimations de l'autre. Cependant, dans le contexte d'études sur des empreintes d'hominines ayant pu vivre il y a plusieurs millions d'années, ces deux méthodes connaissent un même biais. En effet que ce soit grâce à la connaissance des pisteurs experts ou à l'utilisation de relations expérimentales entre la morphologie des empreintes et les données biologiques des individus, les estimations sont faites à partir d'empreintes réalisées par des individus modernes dont les caractéristiques et les proportions anatomiques, comme le rapport entre la longueur du pied et la stature, peuvent différer des espèces d'hominines, notamment des plus anciennes. Toutefois, les incertitudes liées à ces variations anatomiques entre les différentes espèces d'hominines sont difficilement quantifiables se frottant à l'aspect très fragmentaire du registre fossile. Le rapport entre la longueur du pied et la stature est actuellement inconnu chez les espèces d'hominines fossiles y compris pour les célèbres Néandertaliens ; seules des estimations indirectes permettent de l'approcher.

Outre ces estimations biologiques, il est possible d'obtenir des informations sur l'anatomie du pied des individus ayant laissé ces empreintes. Les empreintes de pieds, en représentant des moments de vie, permettent d'accéder directement à la forme globale du pied incluant les os mais aussi les tissus mous comme la peau et les muscles contrairement aux restes osseux fossilisés pour lesquels ces tissus mous ne sont pas conservés. Des informations anatomiques peuvent être obtenues par une observation directe des empreintes, en remarquant par exemple que les orteils sont relativement courts, que l'hallux n'est pas entièrement adducté ou que la voûte plantaire est peu prononcée. Des informations plus précises peuvent aussi être obtenues en réalisant des études de morphométrie géométrique qui vont permettre de quantifier et de comparer la forme des empreintes. Ces informations anatomiques obtenues par observation directe ou analyses statistiques peuvent ensuite être utilisées pour d'autres analyses et interprétations. Elles peuvent par exemple conforter une attribution taxinomique au regard des connaissances ostéologiques sur l'espèce attribuée. Elles sont également intégrées aux discussions et aux interprétations sur les caractéristiques locomotrices des individus ayant laissé les empreintes.

### 3- Caractéristiques locomotrices :

Ces interprétations sur les caractéristiques locomotrices sont l'un des principaux intérêts des empreintes qui reflètent directement le comportement locomoteur des individus. En cela, elles se différencient une nouvelle fois des restes osseux à partir

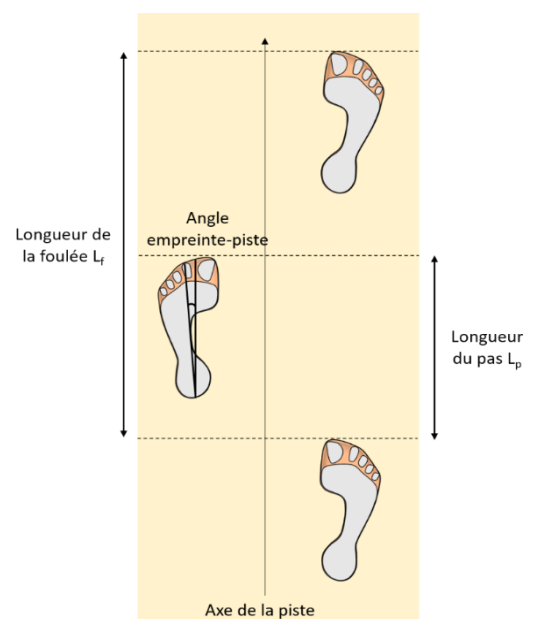


Fig. 8. Variables mesurables sur des pistes d'empreintes de pieds informant sur la mécanique de la marche des individus.

desquels des interprétations locomotrices ne sont faites que de façon indirecte. Des informations sur le comportement locomoteur peuvent être observées directement sur les empreintes sans nécessiter d'analyse. Il est par exemple possible de voir si l'individu ayant laissé les traces est bipède ou quadrupède.

Les caractéristiques mécaniques de la démarche des individus peuvent être analysées plus spécifiquement grâce à des variables relativement simples comme l'angle entre l'axe du pied et l'axe de la piste mais aussi par rapport aux longueurs de pas et aux longueurs de foulées (fig.8). Ces deux longueurs permettent également d'estimer la vitesse de déplacement en utilisant comme pour les données biologiques un cadre expérimental (*e.g.* Dingwall *et al.*, 2013).

D'autres types de données morphologiques peuvent nous informer sur les caractéristiques biomécaniques de la démarche des individus ayant laissé ces empreintes. C'est par exemple le cas de la profondeur des empreintes et plus précisément la distribution de profondeur. Cette distribution de profondeur peut par exemple être représentée par des cartes de couleurs réalisées à partir des modèles 3D pour lesquelles les couleurs les plus chaudes représentent les zones les plus profondes alors que les plus froides représentent les zones les moins profondes (fig. 9). L'intérêt d'étudier cette distribution de profondeur est qu'elle est reliée à la distribution des pressions plantaires au cours de la marche (D'Août *et al.*, 2010 ; Crompton *et al.*, 2012). Il est donc possible de faire des comparaisons entre la distribution de profondeur des empreintes ce qui permet de voir s'il existe des différences dans la mécanique de la marche entre les individus fossiles qui ont laissé ces empreintes et les populations modernes. Chez l'homme moderne, même s'il peut y avoir des variations, les traces laissées par le talon et l'avant-pied, notamment les premiers orteils, sont les zones les plus profondes. Cette profondeur est en lien avec le cycle de la marche au cours duquel le talon du pied rentre en contact avec le sol puis l'appui va se faire principalement au niveau des têtes métatarsiennes et des orteils lors de la phase de propulsion, le médio-pied n'exerçant que peu de pression. Il faut toutefois utiliser l'association entre pressions plantaires et profondeurs des empreintes avec parcimonie puisque la corrélation entre ces deux types de données peut fortement varier suivant la nature du sol où sont réalisées les empreintes (Hatala *et al.*, 2016a).

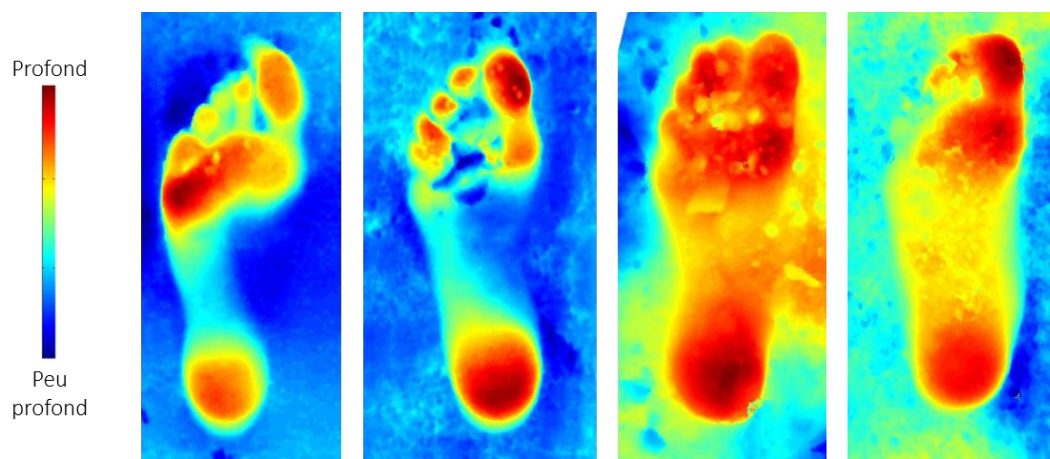


Fig. 9. Variation de la distribution de profondeur d'empreintes de pied gauche réalisées par un même individu.

#### 4-Interprétations comportementales :

Enfin, en parallèle des informations qu'elles apportent sur les caractéristiques biologiques et biomécaniques des individus qui les ont laissées, les empreintes, en représentant comme des photographies de moments de vie du passé, peuvent aussi renseigner sur les comportements de ces individus. Il est ainsi possible de faire des hypothèses sur la raison de leur présence sur le site ou sur le type d'activités qu'ils étaient en train de réaliser au moment où ils ont laissé leurs empreintes (simple déplacement, techniques de chasses, transport de ressources...). De telles hypothèses s'appuient sur l'ensemble du matériel associé aux empreintes de pieds, que ce soit par exemple des artefacts archéologiques ou des empreintes animales. Il faut toutefois garder à l'esprit que ces interprétations comportementales à partir d'empreintes de pieds ne sont que des hypothèses et qu'elles sont difficilement vérifiables.

## V-Quelques exemples :

Maintenant que les principales informations qu'il est possible d'obtenir à partir d'empreintes de pieds d'hominines ont été résumées, nous allons voir quelques exemples illustrant le potentiel des empreintes de pieds en paléanthropologie mais également certaines de leurs limites et contraintes.

### 1-Trachilos

Le premier exemple va d'ailleurs illustrer une de ces limites, celle portant sur l'attribution d'une espèce à des empreintes de pieds. Il s'agit de traces ayant été identifiées par des chercheurs comme des empreintes de pieds et associées à des hominines. Ces traces ont été découvertes en Grèce et plus précisément en Crète sur le site de Trachilos (fig.10). Une cinquantaine de traces ont été identifiées incluant deux pistes, une piste étant une succession d'empreintes attribuées à un même individu. Ces empreintes ont une forme relativement triangulaire, le talon étant nettement moins large que l'avant-pied (fig.10). Certaines empreintes montrent des traces qui ont été associées à des orteils, notamment un hallux qui serait adducté, caractéristique ayant poussé certains chercheurs à les associer aux hominines (Gierlinski *et al.*, 2017).

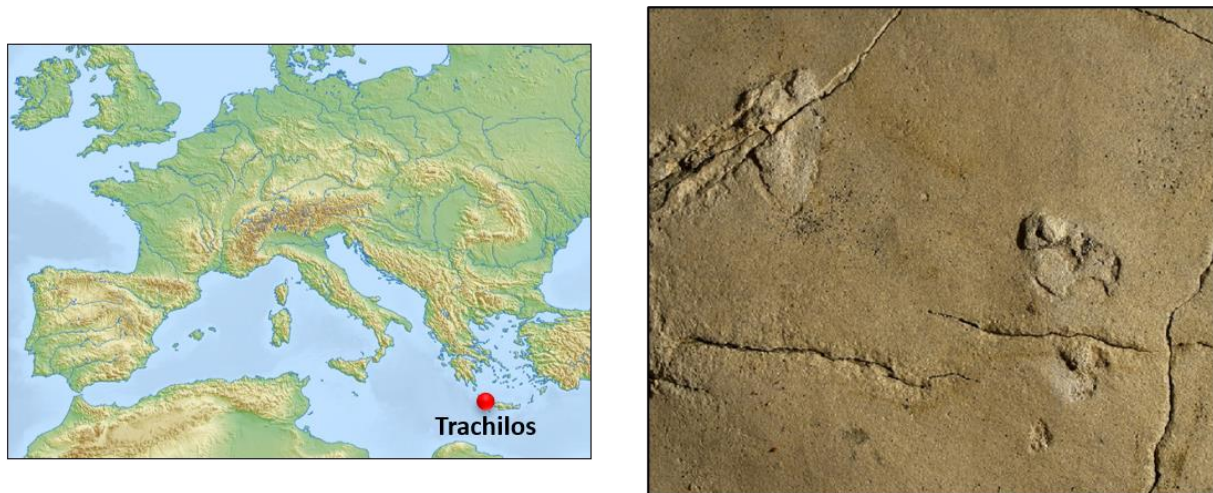


Fig. 10. Traces de Trachilos (Crète), vieilles de 6 millions d'années, attribuées par certains chercheurs à des hominines (Gierlinski *et al.*, 2017).

Le débat sur ces empreintes porte notamment sur l'attribution taxinomique des empreintes mais également sur leur datation puisqu'elles ont été datées à 6 millions d'années ce qui est très ancien à l'échelle l'évolution humaine et notamment en Europe. En effet, les premières occurrences des hominines en Eurasie datent d'environ 2 millions d'années soit près de 4 millions d'années avant le dépôt de ces traces. Il n'existe donc aucune espèce connue pour cette région à cette période que l'on pourrait associer à ces traces. Par ailleurs, la datation très ancienne, combinée à la conservation relativement pauvre de ces empreintes a soulevé des questions sur leur identification. D'une part il n'est pas certain qu'elles soient des empreintes de pieds, certains phénomènes climatiques comme le vent ou du ruissellement pouvant produire des traces similaires. D'autre part, si ces traces sont bien des empreintes de pieds, leur attribution aux hominines, c'est-à-dire à la lignée humaine, n'est pas certaine. En effet, il pourrait s'agir selon certains chercheurs d'ancêtres des grands singes non humains actuels (comme les chimpanzés ou les gorilles) ou d'autres primates actuellement inconnus dans le registre fossile qui présentent des convergences évolutives au niveau de leur pied les rapprochant morphologiquement des hominines (Crompton, 2017). Les convergences évolutives se rapportent à des mécanismes ayant conduit des espèces issues de différentes lignées à acquérir indépendamment les unes des autres des caractéristiques morphologiques, physiologiques ou comportementales proches. Certains exemples de convergence évolutive sont particulièrement célèbres comme les ailes des oiseaux et des chauves-souris ou les nageoires des cétacés par rapport à celles des requins ou des poissons par exemple. Le débat autour des empreintes de Trachilos n'est pas terminé et reste toujours ouvert. Malheureusement, l'étude de ces empreintes a été rendue compliquée par leur extraction par un fouilleur amateur souhaitant enrichir sa collection.



## 2-Laetoli

Le second exemple est beaucoup plus consensuel dans l'identification des empreintes de pieds. Il s'agit d'ailleurs de l'exemple le plus célèbre d'empreintes de pieds fossilisées : les pistes de Laetoli en Tanzanie. Deux pistes s'étendant sur une trentaine de mètres ont initialement été découvertes en 1976 par Mary Leakey et son équipe : la piste G1 composée de 39 empreintes et représentant un individu et la piste G2-3 composée de 31 empreintes ayant été laissée par un premier individu puis un second est venu marcher dans les pas du premier (Leakey *et* Hay, 1979 ; fig.11). Puis en 2016, un article a présenté la découverte de nouvelles empreintes découvertes à proximité : une piste de 13 empreintes (S1) et une empreinte isolée (S2) (Masao *et al.*, 2016 ; fig.11). Hormis les empreintes de pieds d'hominines, le site de Laetoli est notamment connu pour la découverte de centaines de traces animales.

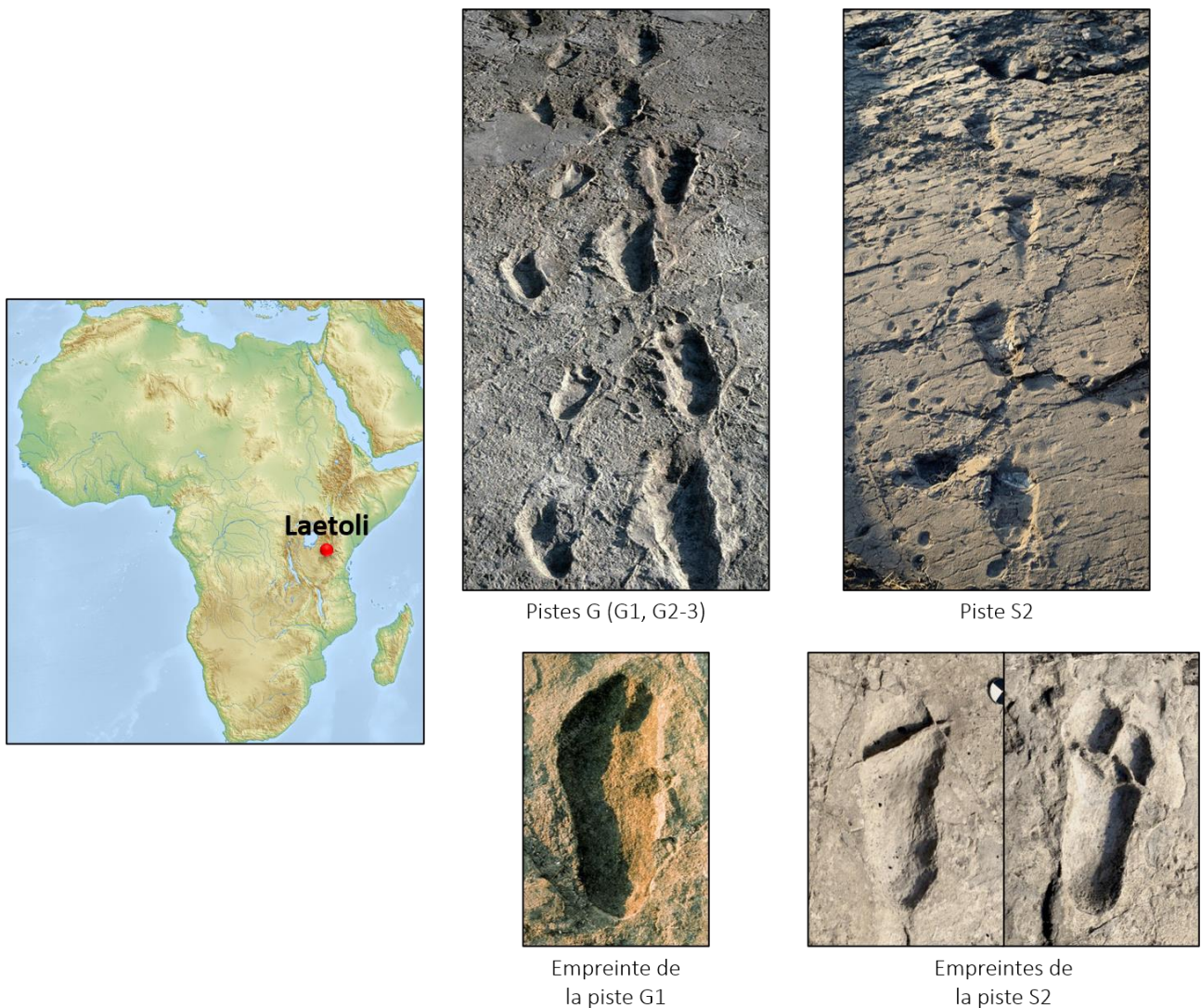


Fig. 11. Pistes et empreintes de pieds de Laetoli (Tanzanie) laissées il y a 3,7 millions d'années et ayant été attribuées à des *Australopithecus afarensis* (Leakey *et* Hay, 1979 ; Masao *et al.*, 2016)

Les empreintes de Laetoli datent de 3,7 millions d'années et ont été laissées dans des cendres volcaniques s'étant déposées suite à une éruption. Une pluie est venue les consolider peu de temps après leur formation puis elles ont été recouvertes et protégées par un autre dépôt de cendres. Elles ont été attribuées à des australopithèques sur la base de restes squelettiques trouvées dans la région et datant de la même période, et plus précisément à une espèce bien connue du grand public puisqu'il s'agit d'*Australopithecus afarensis* (White, 1980), la même espèce que la célèbre Lucy. Cependant, ce n'est pas Lucy elle-même qui a laissé ces empreintes puisqu'elles ont été laissées 500 000 ans plus tôt. Certains auteurs estiment qu'elles auraient pu être réalisées par une espèce encore inconnue (Tuttle *et al.*, 1990). L'étude des empreintes de Laetoli a fourni de nombreuses informations tant biologiques que biomécaniques.



Tout d'abord, les statures estimées à partir des empreintes vont de 110 à 165 cm (Masao *et al.*, 2016). Sur le site G, la piste G1 correspondrait à un enfant potentiellement accompagné de ses parents. Cette variation entre 110 et 165 cm est importante d'autant plus si on la compare aux estimations de stature réalisées à partir des restes squelettiques d'australopithèques dont la moyenne est d'environ 130 à 140 cm. Ceci indiquerait que les australopithèques auraient pu être plus grands que ce que l'on pensait et qu'il y avait potentiellement un fort dimorphisme sexuel dans les tailles (Masao *et al.*, 2016).

Outre les informations biologiques, le principal apport des empreintes de Laetoli concerne la connaissance des comportements locomoteurs des hominines. Il s'agit en effet de la première preuve directe d'une marche bipède pour des espèces aussi anciennes. En effet, seules des empreintes de pieds ont été découvertes et aucune empreinte de main n'a été mise au jour attestant d'une démarche bipède. Les caractéristiques de cette bipédie sont débattues depuis des décennies et sont en lien avec les caractères morphologiques de ces empreintes (Leakey *et Hay*, 1979 ; fig.11). Ces empreintes reflètent un hallux relativement divergent qui n'est ni complètement adducté comme chez les populations modernes ni aussi divergent que chez les grands singes non humains actuels. Le talon est plus profond que l'avant-pied, ce qui est l'inverse des populations modernes. Par ailleurs, une voûte plantaire semble présente mais reste peu prononcée. Certains auteurs estiment que les caractéristiques morphologiques des empreintes de Laetoli, notamment la voûte plantaire et la distribution de profondeur, sont relativement proches de celles des populations modernes et par conséquent que la fonction du pied et la bipédie ont relativement peu changé au cours du temps (Leakey *et Hay*, 1979 ; Crompton *et al.*, 2012 ; Raichlen *et Gordon*, 2017). D'autres auteurs au contraire mettent en avant des caractères primitifs (aussi appelés plésiomorphes) comme le premier orteil en partie divergent pour mettre en évidence des caractères dits en mosaïques (Deloison, 1992 ; Berge *et al.*, 2006 ; Hatala *et al.*, 2016b), c'est-à-dire que les individus ayant laissé ces empreintes avaient des caractères proches de l'homme et d'autres proches des grands singes non humains. Comme souvent en paléontologie, la description morphologique varie peu en fonction des auteurs au contraire des interprétations fonctionnelles. Cependant, ce débat n'enlève en rien la qualité exceptionnelle des empreintes de Laetoli et ce qu'elles apportent. Ces empreintes ont d'ailleurs été utilisées à plusieurs reprises pour modéliser la marche des australopithèques à partir de la connaissance de leurs caractéristiques anatomiques mais aussi des distances entre leurs pas.

Sans prendre en compte le site très débattu de Trachilos, Laetoli est le seul site qui présente des empreintes de pieds n'appartenant pas au genre humain.



Fig. 12. Empreintes de pieds d'Ileret (Kenya), réalisées il y a 1,5 millions d'années et attribuées à des *Homo erectus* (Hatala *et al.*, 2017).

### 3-Ileret :

Le troisième exemple est celui du site d'Ileret au Kenya ayant été découvert dans les années 2000 par l'équipe du professeur Matthew Bennett (Bennett *et al.*, 2009). Plus d'une centaine d'empreintes ont été découvertes dans plusieurs surfaces datant de 1,5 millions d'années (fig.12). L'association d'une espèce à ces empreintes peut être débattue puisque plusieurs genres et espèces ont cohabité pendant cette période mais ces empreintes sont le plus régulièrement associées à des *Homo erectus*. Les analyses morphométriques menées sur ces empreintes ont montré qu'elles ont été laissées par un groupe d'adultes de différentes tailles reflétant un dimorphisme sexuel. Outre ces statures, le principal intérêt des empreintes d'Ileret est qu'elles reflètent morphologiquement une anatomie très proche de celle des populations modernes et une fonction du pied qui est pleinement humaine notamment au niveau de la distribution des pressions plantaires (Bennett *et al.*, 2009).

### 4-Le Rozel :

Le quatrième exemple sur lequel je vais revenir est celui du site du Rozel, site français se situant dans le département de la Manche à quelques kilomètres au sud de Cherbourg. Depuis 2012, dans le cadre de fouilles dirigées par Dominique Cliquet et son équipe, plusieurs centaines d'empreintes attribuées à des Néandertaliens ont été découvertes dans plusieurs niveaux datant d'environ 80 000 ans (Duveau *et al.*, 2019 ; fig.13). Ces empreintes sont associées à un riche matériel archéologique composé d'industries lithiques, de restes fauniques et de foyers (Cliquet *et al.*, 2018). L'un des principaux intérêts de ces empreintes est ce qu'elles nous donnent comme informations sur les groupes ayant occupé ce site il y a plus de 80 000 ans.

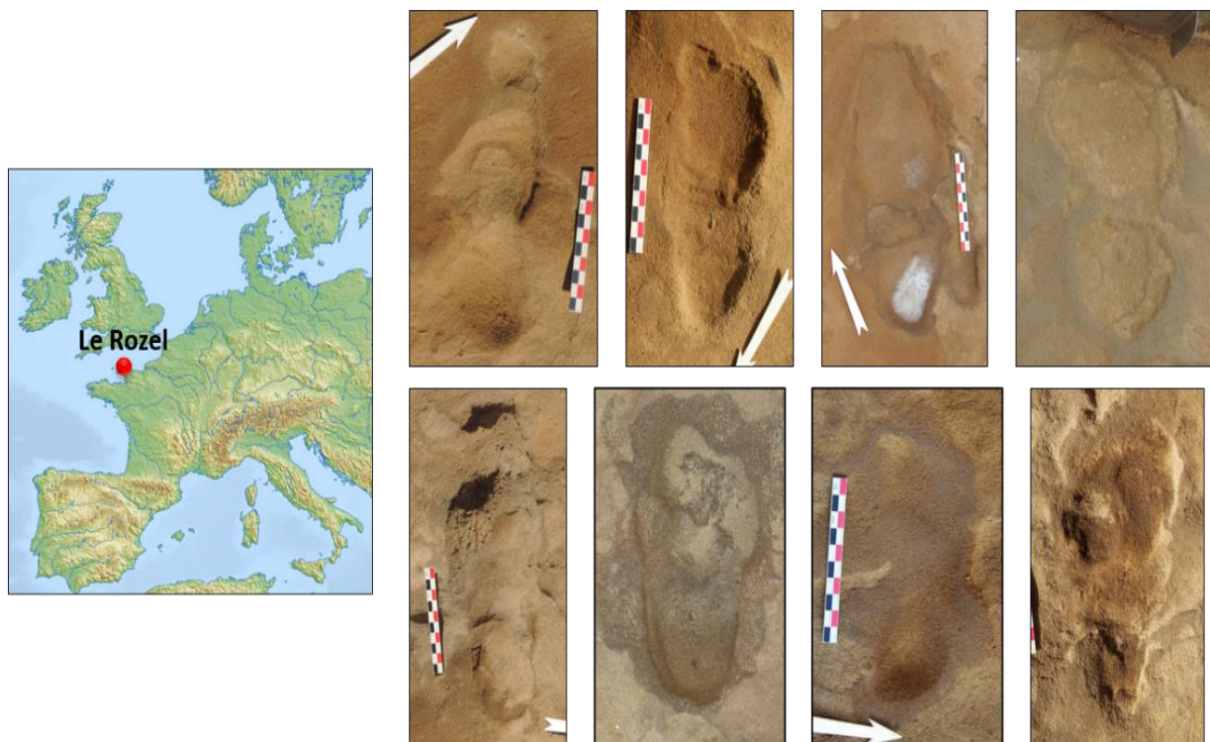


Fig. 13. Empreintes de pieds du Rozel (France) ayant été réalisées il y a 80 000 ans et attribuées à des Néandertaliens (Duveau, 2021).

À partir d'une phase expérimentale menée au cours de mon doctorat, une estimation de stature puis de classe d'âge a été réalisée pour chaque empreinte. Pour le niveau le plus dense ichnologiquement, il a été possible d'estimer que les empreintes ont été laissées par un groupe de petite taille composé à près de 90% d'enfants et d'adolescents, la faible part d'adultes étant surprenante notamment pour un site d'occupation saisonnière comme celui du Rozel (Duveau, 2021). La question est de savoir si les empreintes représentent totalement ou partiellement l'ensemble du groupe social. D'une part, les informations sur les groupes sociaux néandertaliens sont très rares au sein du registre fossile et d'autre part si les empreintes représentent bien l'ensemble du groupe social, la majorité d'enfants et d'adolescents questionnerait sur la distribution des activités et la participation des enfants à ces activités. Toutefois, il

est difficile d'attester que les empreintes représentent bien l'ensemble du groupe social et c'est l'une des limites de l'étude des empreintes de pieds. Comme les empreintes de pieds représentent de brefs moments de vie, il est possible qu'elles ne représentent qu'une image tronquée de l'occupation néandertalienne, une partie du groupe ayant pu être parti à la recherche de ressources lors de la brève période de formation de ces empreintes (Duveau, 2021).

Un autre type d'analyse intéressante sur les empreintes du Rozel a porté sur l'anatomie du pied des individus qui les ont laissées. Des analyses morphologiques et statistiques sur les empreintes les mieux conservées ont montré que les empreintes du Rozel se différenciaient morphologiquement des empreintes expérimentales. En fait, les empreintes du Rozel reflètent en moyenne un pied plus large et plus robuste et une voûte plantaire moins prononcée que les empreintes des populations modernes (Duveau *et al.*, 2019 ; fig.14). Cette particularité anatomique a permis de renforcer l'attribution taxinomique des empreintes du Rozel aux Néandertaliens puisqu'elle est cohérente avec ce qu'on observe sur les restes squelettiques de pieds néandertaliens : ces derniers sont plus larges et plus robustes mais aussi avec une voûte plantaire moins prononcée que les pieds d'*Homo sapiens*.

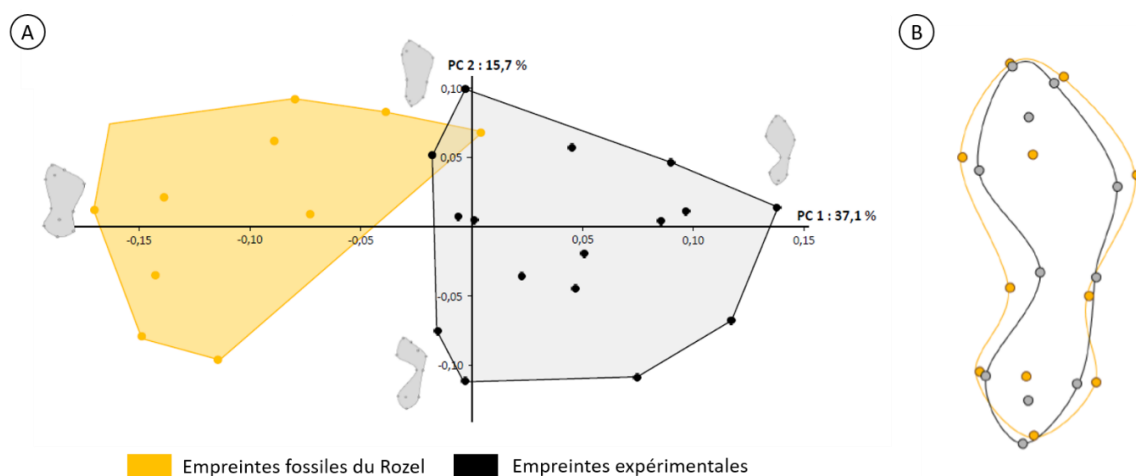


Fig. 14. Comparaison morphologique entre les empreintes de pieds du Rozel et des empreintes expérimentales laissées dans un substrat similaire. A-Analyses en Composantes Principales réalisées sur les coordonnées de 11 points-repères quantifiant le contour des empreintes de pieds. B-Forme moyenne des empreintes du Rozel par rapport à celle des empreintes expérimentales.

## 5-Matalascañas :

Le cinquième exemple est relativement similaire à celui du Rozel mais diffère dans certaines interprétations réalisées. Il s'agit des empreintes découvertes sur le site de Matalascañas dans le sud-ouest de l'Espagne. L'étude de ces empreintes est menée par l'équipe du professeur Eduardo Mayoral de l'Université de Huelva à laquelle j'ai eu la chance de me joindre. Ce sont 87 empreintes de pieds humaines datées d'environ 100 000 ans qui ont été découvertes sur ce site en 2020 (Mayoral *et al.*, 2021 ; fig.15). Sur la base de cette datation, les empreintes de Matalascañas ont été attribuées à des Néandertaliens, seul taxon humain connu en Europe au cours de cette époque.

Les analyses morphométriques réalisées sur ces empreintes ont montré qu'elles avaient été laissées par au moins 3 individus dont un enfant âgé de 6 à 8 ans. Un autre caractère important est l'orientation de ces empreintes humaines vers des traces animales notamment d'aurochs, de cerfs et d'oiseaux ce qui peut supposer un comportement de chasses de ces animaux. La présence d'un jeune enfant pour des comportements de chasse serait importante dans notre compréhension de la culture des néandertaliens mais toutefois il n'est pas encore certain que ces empreintes soient connectées à des techniques de chasse (Mayoral *et al.*, 2021).





Fig. 15. Empreintes de pieds de Matalascañas (Espagne) ayant été réalisées il y a plus de 100 000 ans et attribuées à des Néandertaliens (Mayoral *et al.*, 2021).

### 6-Willandra :

Enfin, le dernier site qui servira d'exemple est celui des lacs Willandra dans le sud de l'Australie où près de 560 empreintes de pieds incluant 23 pistes ont été laissées par des *Homo sapiens* il y a 20 000 ans (Webb *et al.*, 2006 ; Webb, 2007 ; fig.16). Outre le nombre très important d'empreintes qui ont été découvertes sur ce site, l'aspect incroyable de cette découverte vient des estimations de vitesse qui ont été faites à partir de la longueur de foulée. En effet, il a été montré que certains des individus ayant laissé ces empreintes ont pu courir à des vitesses supérieures à 35 km/h ce qui est proche de la vitesse moyenne d'Usain Bolt lors du record du monde sur 100 mètres (Webb, 2007).

Ce dernier exemple est peut-être plus anecdotique que les 5 autres relativement aux connaissances apportées dans notre compréhension de l'évolution humaine mais est révélateur de la variété d'informations que peuvent apporter les empreintes de pieds.

## VI-Conclusion :

Pour résumer les empreintes de pieds représentent une échelle temporelle unique tant en archéologie qu'en paléoanthropologie, celles de brefs moments de vie. Par cette échelle de temps particulière, elles permettent d'obtenir des informations inédites comme sur la taille et la composition des groupes qui les ont laissées mais aussi sur leurs caractéristiques locomotrices, paramètres rarement accessibles à partir des restes osseux fossilisés. Cependant, le potentiel de ces empreintes connaît quelques contraintes. En effet, les estimations réalisées sont basées sur des relations expérimentales définies sur des populations modernes et ne prennent pas en compte la variation des proportions corporelles au cours de l'évolution. Par ailleurs, en représentant des brefs moments de vie, les empreintes peuvent représenter une image biaisée du groupe occupant un site et se frottent ainsi à l'une des plus grandes limites de la paléontologie : il est impossible de savoir si un échantillon fossile est représentatif d'une population. Toutefois, les empreintes n'en sont pas moins utiles en fournissant des informations complémentaires de celles obtenues à partir de restes squelettiques ou d'artefacts archéologiques. Et c'est en considérant l'ensemble du matériel (empreintes de pieds, restes osseux, industrie lithique, restes fauniques...) à notre disposition qu'une meilleure compréhension de notre évolution sera possible, en assemblant les différentes pièces tel un puzzle.



## Références bibliographiques

AIELLO, L., DEAN, C., 1990. An introduction to human evolutionary anatomy. Academic Press.

ASHTON, N., LEWIS, S.G., GTOOTE, I.D., DUFFY, S.M., BATES, M., BATES, R., HOARE, P., LEWIS, M., PARFITT, S.A., PEGLAR, S., WILLIAMS, C., STRINGE, C. (2014). Hominin Footprints from Early Pleistocene Deposits at Happisburgh, UK. *PLOS ONE*. 9, e88329.

AVANZINI, M., MIETTO, P., PANARELLO, A., ANGELIS, M.D., ROLANDI, G. (2008). The Devil's Trails: Middle Pleistocene Human Footprints Preserved in a Volcanoclastic Deposit of Southern Italy. *Ichnos*. 15, 179–189.

BAHAIN, J.-J., FALGUÈRES, C., LAURENT, M., DOLO, J.-M., SHAO, Q., AUGUSTE, P., TUFFREAU, A. (2015). ESR/U-series dating of faunal remains from the paleoanthropological site of Biache-Saint-Vaast (Pas-de-Calais, France). *Quaternary Geochronology*, LED14 Proceedings. 30, 541–546.

BÉGOUËN, H., VALLOIS, H. (1927). Étude des empreintes de pieds humains du Tuc d'Audoubert, de Cabrerets et de Ganties. In : Congrès International d'Anthropologie et d'Archéologie Préhistoriques. Amsterdam. Presented at the Congrès International d'Anthropologie et d'Archéologie Préhistoriques., Amsterdam, pp. 323–37.

BEGUN, D.R. (2012). *A Companion to Paleoanthropology*. John Wiley & Sons.

BENNETT, M.R., HARRIS, J.W.K., RICHMOND, B.G., BRAUN, D.R., MBUA, E., KIURA, P., OLAGO, D., KIBUNJIA, M., OUMBO, C., BEHRENSMEYER, A.K., HUDDART, D., GONZALEZ, S. (2009). Early Hominin Foot Morphology Based on 1.5-Million-Year-Old Footprints from Ileret, Kenya. *Science*. 323, 1197–1201.

BENNETT, M.R., MORSE, S.A. (2014). *Human footprints: fossilised locomotion?* Springer.

BERGE, C., PENIN, X., PELLÉ, É. (2006). New interpretation of Laetoli footprints using an experimental approach and Procrustes analysis: Preliminary results. *Comptes Rendus Palevol, Cent ans après Marey : Aspects de la morphologie fonctionnelle aujourd'hui*. 5, 561–569.

CITTON, P., ROMANO, M., SALVADOR, I., AVANZINI, M. (2017). Reviewing the upper Pleistocene human footprints from the 'Sala dei Misteri' in the Grotta della Bàsura (Toirano, northern Italy) cave: An integrated morphometric and morpho-classificatory approach. *Quaternary Science Reviews*. 169, 50–64.

CLIQUET, D., AUGUSTE, P., JEAN, P.C., DUPRET, L., DUVEAU, J., GARNIER, N., JAMET, G., LAISNÉ, G., MARCOUX, N., MERCIER, N. (2018). Le site paléolithique moyen du "Pou" au Rozel (Manche) : des aires de travaux spécialisés et des habitats vieux d'environ 80 000 ans. Un premier bilan. Presses universitaires de Rouen-Le Havre.

CROMPTON, R.H., PATAKY, T.C., SAVAGE, R., D'AOUD, K., BENNETT, M.R., DAY, M.H., BATES, K., MORSE, S., SELLERS, W.I. (2012). Human-like external function of the foot, and fully upright gait, confirmed in the 3.66-million-year-old Laetoli hominin footprints by topographic statistics, experimental footprint-formation and computer simulation. *Journal of The Royal Society Interface*. 9, 707–719.

CROMPTON, R.H. (2017). Making the case for possible hominin footprints from the Late Miocene (c. 5.7 Ma) of Crete? *Proceedings of the Geologists' Association*. 128, 692–693.

D'AOUD, K., MEERT, L., GHELUWE, B.V., CLERCQ, D.D., AERTS, P. (2010). Experimentally generated footprints in sand: Analysis and consequences for the interpretation of fossil and forensic footprints. *American Journal of Physical Anthropology*. 141, 515–525.

DELOISON, Y., 1992. Empreintes de pas à Laetoli (Tanzanie). Leur apport à une meilleure connaissance de la locomotion des Hominidés fossiles. *Comptes rendus de l'Académie des sciences*. 315, 103–109.

DINGWALL, H.L., HATALA, K.G., WUNDERLICH, R.E., RICHMOND, B.G. (2013). Hominin stature, body mass, and walking speed estimates based on 1.5 million-year-old fossil footprints at Ileret, Kenya. *Journal of Human Evolution*. 64, 556–568.

DUBOIS, E., 1896. On *Pithecanthropus Erectus*: A Transitional form Between Man and the Apes. *The Journal of the Anthropological Institute of Great Britain and Ireland*. 25, 240–255.

DUVEAU, J., BERILLON B, G., VERNA, C., LAISNÉ, G., CLIQUET, D. (2019). The composition of a Neandertal social group revealed by the hominin footprints at Le Rozel (Normandy, France). *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 116, 19409–19414.

DUVEAU, J. (2020). Les empreintes de pieds du Rozel (Manche) : Instantanés de groupes humains au Pléistocène supérieur. Approche combinée morphométrique et expérimentale (Thèse de doctorat). Paris, Muséum national d'histoire naturelle.

DUVEAU, J. (2021). The Le Rozel footprints: snapshots of Neandertal groups in the Late Pleistocene. A combined morphometric and experimental approach. *Bulletins et mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris*. BMSAP. 33.

DUVEAU, J., BERILLON, G., VERNA, C. (2021). On the Tracks of Neandertals: The Ichnological Assemblage from Le Rozel (Normandy, France). In: Pastoors, A., Lenssen-Erz, T. (Eds.), *Reading Prehistoric Human Tracks: Methods & Material*. Springer International Publishing, Cham, pp. 183–200.

- GIERLINSKI, G.D., NIEDZWIEDZKI, G., LOCKLEY, M.G., ATHANASSIOU, A., FASSOULAS, C., DUBICK, Z., BOCZAROWSKI, A., BENNETT, M.R., AHLBERG, P.E. (2017). Possible hominin footprints from the late Miocene (c. 5.7 Ma) of Crete? Proceedings of the Geologists' Association. 128, 697–710.
- GUIPERT, G., de LUMLEY, M.-A., TUFFREAU, A., MAFART, B. (2011). A late Middle Pleistocene hominid: Biache-Saint-Vaast 2, North France. *Comptes Rendus Palevol.* 10, 21–33.
- HATALA, K.G., DEMES, B., RICHMOND, B.G. (2016a). Laetoli footprints reveal bipedal gait biomechanics different from those of modern humans and chimpanzees. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences.* 283, 20160235.
- HATALA, K.G., WUNDERLICH, R.E., DINGWALL, H.L., RICHEMOND, B.G., (2016b). Interpreting locomotor biomechanics from the morphology of human footprints. *Journal of Human Evolution.* 90, 38–48.
- HATALA, K.G., ROACH, N.T., OSTROFSKY, K.R., WUNDERLICH, R.E., DINGWALL, H.L., VILLMOARE, B.A., GREEN, D.J., BRAUN, D.R., HARRIS, J.W.K., BEHRENSMEYER, A.K., RICHMOND, B.G., 2017. Hominin track assemblages from Okote Member deposits near Ileret, Kenya, and their implications for understanding fossil hominin paleobiology at 1.5 Ma. *Journal of Human Evolution.* 112, 93–104.
- HELM, C.W., McCREA, R.T., CAWTHRA, H.C., LOCKLEY, M.G., COWLING, R.M., MAREAN, C.W., THESEN, G.H.H., PIGEON, T.S., HATTINGH, S. (2018). A New Pleistocene Hominin Tracksite from the Cape South Coast, South Africa. *Scientific Reports.* 8, 3772.
- HENKE, W., TATTERSALL, I. (2015). *Handbook of paleoanthropology.* Springer.
- KIM, J.Y., KIM, K.S., LOCKLEY, M.G., MATTHEWS, N. (2008). Hominid Ichnotaxonomy: An Exploration of a Neglected Discipline. *Ichnos.* 15, 126–139.
- KIM, W., 1864. The reputed fossil man of the Neanderthal. *Quarterly journal of science.* 1, 88–97.
- LAN, T., GILL, S., BELLEMAIN, E., BISCHOF, R., NAWAZ, M.A., LINDQVIST, C. (2017). Evolutionary history of enigmatic bears in the Tibetan Plateau–Himalaya region and the identity of the yeti. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences.* 284, 20171804.
- LEAKEY, M.D., HAY, R.L., 1979. Pliocene footprints in the Laetoli Beds at Laetoli, northern Tanzania. *Nature.* 278, 317–323.
- LOCKLEY, M., MELDRUM, J., KIM, J.Y. (2016). Major Events in Hominin Evolution. In: Mángano, M.G., Buatois, L.A. (Eds.), *The Trace-Fossil Record of Major Evolutionary Events: Volume 2: Mesozoic and Cenozoic, Topics in Geobiology.* Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 411–448.
- MARTY, D., STRASSER, A., MEYER, C.A. (2009). Formation and Taphonomy of Human Footprints in Microbial Mats of Present-Day Tidal-flat Environments: Implications for the Study of Fossil Footprints. *Ichnos.* 16, 127–142.
- MASAO, F.T., ICHUMBAKI, E.B., CHERIN, M., BARILI, A., BOSCHIAN, G., IURINO, D.A., MENCONERO M, S., MOGGI-CECCHI, J., MANZI, G. (2016). New footprints from Laetoli (Tanzania) provide evidence for marked body size variation in early hominins. *eLife.* 5, e19568.
- MAYOR, A., SARJEANT, W.A.S. (2001). The folklore of footprints in stone: From classical antiquity to the present. *Ichnos.* 8, 143–163.
- MAYORAL, E., DIAZ-MARTINEZ, I., DUVEAU, J., SANTOS, A., RAMIREZ, A.R., MORALES, J.A., MARALES, L.A., DIAZ-DELGADO, R. (2021). Tracking late Pleistocene Neandertals on the Iberian coast. *Scientific Reports.* 11, 1–12.
- PALES, L., 1954. Les empreintes de pieds humains de la "Tana della Bàsura"(Toirano). *Rivista di studi liguri.* 5–12.
- PASTOORS, A., LENSSEN-ERZ, T., BREUCKMANN, B., CIQAE, T., KXUNTA, U., RIEKE-ZAPP, D., THAO, T. (2017). Experience based reading of Pleistocene human footprints in Pech-Merle. *Quaternary International, With the back to the art. Context of Pleistocene cave art.* 430, 155–162.
- PASTOORS, A., LENSSEN-ERZ, T., CIQAE, T., KXUNTA, U., THAO, T., BÉGOUËN, R., BIESELE, M., CLOTTES, J. (2015). Tracking in caves: experience based reading of Pleistocene human footprints in French caves. *Cambridge Archaeological Journal.* 25, 551–564.
- ROUGIER, H., 2003. *Étude descriptive et comparative de Biache-Saint-Vaast 1 (Biache-Saint-Vaast, Pas-de-Calais, France) (PhD Thesis).*
- TOPINARD, P., 1877. *L'anthropologie.* C. Reinwald et cie.
- TUFFREAU, A., 1978. Les fouilles du gisement paléolithique de Biache-Saint-Vaast (Pas-de-Calais) : années 1976 et 1977 - premiers résultats. *Quaternaire.* 15, 46–55.
- TUFFREAU, A., 1988. Les habitats du Paléolithique inférieur et moyen dans le Nord de la France (Nord, Pas-de-Calais, Somme). *Revue archéologique de Picardie.* 1, 91–104.
- TUTTLE, R., WEBB, D., WEIDL, E., BAKSH, M., (1990). Further progress on the Laetoli trails. *Journal of Archaeological Science.* 17, 347–362.

WEBB, D., BERNARDO, D.V., HERMENGILDO, T. (2006). Evaluating and improving footprint measurement: orientation and lengths. *Anthropologie* (1962-), 44, 269–280.

WEBB, S. (2007). Further research of the Willandra Lakes fossil footprint site, southeastern Australia. *Journal of Human Evolution*. 52, 711–715.

WHITE, T.D., 1980. Evolutionary Implications of Pliocene Hominid Footprints. *Science*. 208, 175–176.

WHITE, T.D., BLACK, M.T., FOLKENS, P.A. (2011). *Human osteology*. Academic press.