



HAL
open science

Des empreintes de pieds aux caractéristiques des hominines : biologie, locomotion, comportements.

Jérémy Duveau

► **To cite this version:**

Jérémy Duveau. Des empreintes de pieds aux caractéristiques des hominines : biologie, locomotion, comportements.. Annales de la Fondation Fyssen, 2024, 37, pp.119-139. hal-04650120

HAL Id: hal-04650120

<https://hal.science/hal-04650120>

Submitted on 16 Jul 2024

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.



Distributed under a Creative Commons Attribution - NonCommercial - NoDerivatives 4.0 International License

Des empreintes de pieds aux caractéristiques des hominines : biologie, locomotion, comportements

Jérémy DUVEAU^{a,b}

^a *Postdoctorant au DFG Center for Advanced Studies "Words, Bones, Genes, Tools : Tracking Linguistic, Cultural and Biological Trajectories of the Human Past", Eberhard Karls University of Tübingen, Allemagne.*

^b *Chercheur associé de l'UMR 7194 Histoire Naturelle de l'Homme Préhistorique, CNRS, Muséum national d'Histoire naturelle, Université Perpignan Via Domitia, Paris, France.*

Résumé :

Dans les recherches sur l'évolution humaine, les empreintes de pieds sont un vestige particulier représentant de brefs moments de vie, échelle temporelle inaccessible à partir des restes squelettiques et des artéfacts archéologiques plus courants. Toutefois, l'étude des empreintes est complexe du fait de leur rareté et des nombreux facteurs impactant leur morphologie. Cet article se propose de détailler les informations biologiques, biomécaniques et comportementales qu'il est possible d'obtenir à partir de la morphologie des empreintes de pieds en s'appuyant sur une étude expérimentale et son application à deux sites à empreintes fossiles : Larache et Matalascañas. Les résultats obtenus soulignent l'originalité des informations fournies par les empreintes mais également des incertitudes qui leur sont propres et qu'il est nécessaire de prendre en compte afin de mieux comprendre l'évolution humaine.

Mots-Clés :

Empreintes de pieds, hominines, biologie, locomotion, comportements.

From footprints to the features of hominins : biology, locomotion, behaviours

Abstract :

In studies of human evolution, footprints are a particular vestige representing brief moments of life, a time scale inaccessible from more common skeletal remains and archaeological artifacts. However, the study of footprints is a challenging task due to their rarity and the many factors impacting their morphology. This article explains the biological, biomechanical and behavioural information that can be obtained from footprint morphology, based on an experimental study and its application to two fossil footprint sites : Larache and Matalascañas. The results obtained highlight the originality of the information that footprints provide, but also the uncertainties that are specific to them and that need to be taken into account in order to better understand human evolution.

Keywords :

Footprints, hominins, biology, locomotion, behaviours.

Introduction :

La connaissance que nous avons de l'évolution humaine, tant biologique que culturelle et comportementale, provient majoritairement des restes osseux fossilisés des hominines et d'un matériel archéologique de nature diverse (industries, structures d'occupations, restes d'animaux...). Toutefois, depuis quelques années un vestige particulier apporte de nouvelles informations sur notre évolution : les empreintes de pieds.

Résultant de la déformation du substrat suite à son interaction avec le pied, les empreintes représentent une échelle temporelle particulière : de brefs moments de vie souvent associés à des instantanés (Hatala *et al.*, 2020 ; Duveau, 2021). En effet, les empreintes sont un matériel particulièrement fragile qui doit être rapidement recouvert de sédiments pour être protégé et conservé à travers le temps. C'est pourquoi des empreintes issues d'une même surface représentent de très courtes périodes. Cette échelle temporelle est intéressante puisqu'elle est inaccessible à partir des vestiges paléoanthropologiques (restes osseux fossilisés) ou archéologiques (industries, structures d'occupation, restes d'animaux...) plus courants pour lesquels la période représentée est souvent difficile à estimer (e.g. Farizy, 1994). De par l'échelle temporelle particulière qu'elles illustrent, les empreintes de pieds peuvent offrir des informations originales et essentielles pour notre compréhension de l'évolution humaine : sur la

taille et la composition des groupes, leurs caractéristiques locomotrices et leurs comportements (e.g. Bennett *et Morse*, 2014 ; Bustos *et al.*, 2018 ; Duveau *et al.*, 2019). Les pistes de Laetoli sont probablement l'exemple

le plus célèbre et évocateur du potentiel des empreintes. Découvertes au milieu des années 70 par Mary Leakey et son équipe, ces pistes vieilles de 3,7 millions d'années représentent la première preuve directe d'une bipédie chez les hominines fossiles (Leakey *et Hay*, 1979 ; Masao *et al.*, 2016 ; McNutt *et al.*, 2021).

Cependant, l'étude des empreintes est une tâche complexe. D'une part, malgré une succession de découvertes au cours des deux dernières décennies, les empreintes de pieds sont relativement rares au sein du registre fossile par rapport au nombre de restes osseux fossilisés ou d'artefacts archéologiques (Lockley *et al.*, 2016 ; Hatala *et al.*, 2023). D'autre part, leur morphologie résulte de la combinaison de plusieurs facteurs qu'il est nécessaire de comprendre afin d'inférer aux mieux les caractéristiques des individus ayant laissé des empreintes. La morphologie d'une empreinte dépend des caractéristiques corporelles (stature, masse, anatomie) et locomotrices (posture, démarche, vitesse) de l'individu mais également de la nature du substrat (minéralogie, granulométrie, humidité...) et des phénomènes taphonomiques intervenant après la formation de l'empreinte (e.g. Bennett *et Morse*, 2014). Du fait de cette combinaison de facteurs, de plus en plus d'études expérimentales se développent dans le but d'étudier l'impact d'un facteur particulier en contrôlant tous les autres (D'Août *et al.*, 2010 ; Dingwall *et al.*, 2013).

Dans ce contexte, cet article a pour but de montrer la diversité des informations qu'il est possible d'obtenir à partir des empreintes de pieds en s'appuyant sur les recherches que j'ai conduites au cours des deux dernières années. Pour cela, je me focaliserai sur (1) des études

“De par l'échelle temporelle particulière qu'elles illustrent, les empreintes de pieds peuvent offrir des informations originales et essentielles pour notre compréhension de l'évolution humaine : sur la taille et la composition des groupes, leurs caractéristiques locomotrices et leurs comportements.”

expérimentales menées dans le but de quantifier la relation entre la morphométrie des empreintes et les caractéristiques des individus et (2) sur leurs applications à deux sites fossiles : Larache et Matalascañas. Après avoir pré-

senté les sites et le corpus expérimental, cet article détaillera les trois types d'informations qu'il est possible d'inférer à partir des empreintes : les caractéristiques biologiques, locomotrices et comportementales. Pour chacune de ces caractéristiques, les méthodes, résultats et discussion seront présentés.

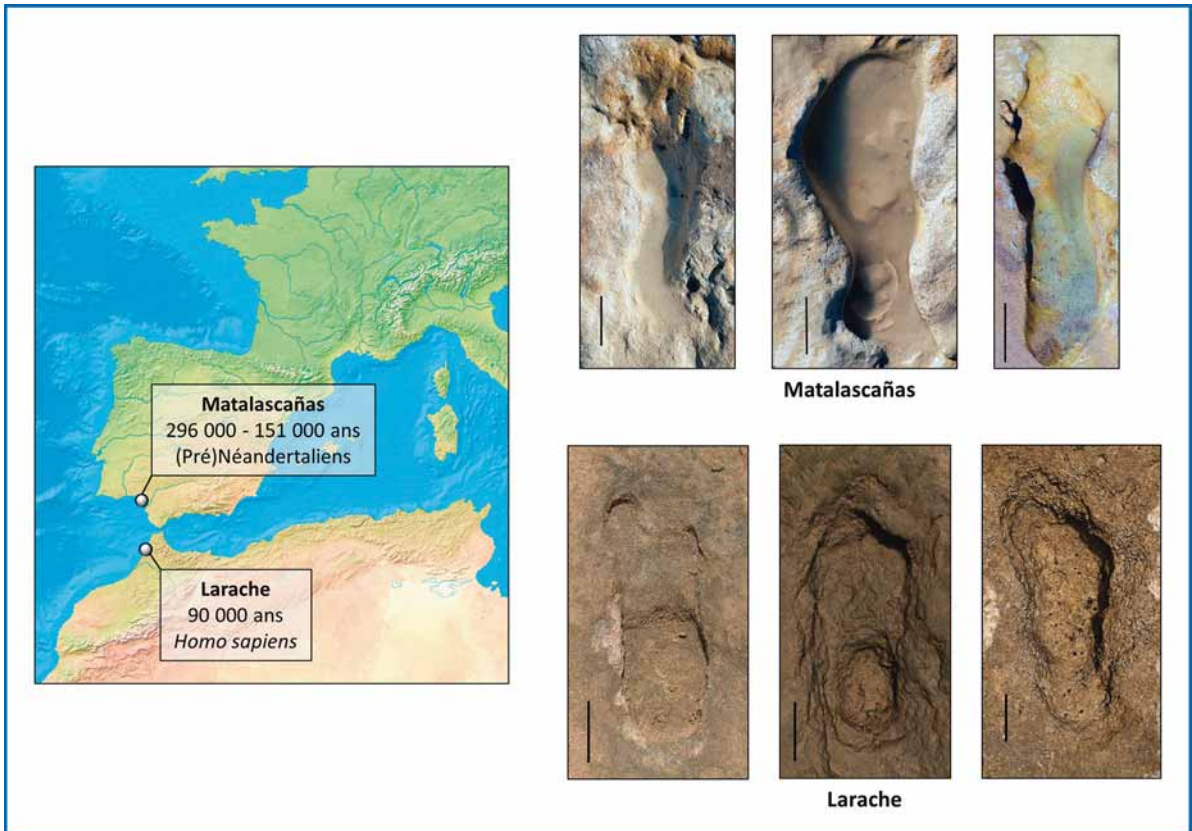


Figure 1 : Localisation des sites de Matalascañas (Espagne) et de Larache (Maroc) et photographies des empreintes de pieds découvertes (barre d'échelle : 5 cm ; photos : E. Mayoral et M. Sedrati)

Empreintes de pieds et sites étudiés :

Au cours de cet article, deux sites à empreintes seront particulièrement traités : le site espagnol de Matalascañas et le site marocain de Larache (fig.1). Ces deux sites présentent certaines similarités, en étant notamment localisés en milieux côtiers, mais ont été occupés par deux taxons humains différents : des Néandertaliens et des *Homo sapiens*.

Le site de Matalascañas se situe sur la côte au sud-ouest de l'Espagne à une cinquantaine de kilomètres au sud-est de la ville de Huelva au sein du parc national de Doñana. C'est en 2020 que près de 87 empreintes de pieds ont été découvertes au sein d'une surface sableuse (Mayoral *et al.*, 2021) à proximité de nombreuses traces animales (Neto de Carvalho *et al.*, 2020). Ces empreintes de pieds sont en grande majorité isolées, seules quelques pistes composées de 2 à 3 empreintes ont été découvertes. Le contexte

chronologique du site est incertain : suivant les études, les datations obtenues vont de 296 000 (Mayoral *et al.*, 2022) à 151 000 ans (Neto de Carvalho *et al.*, 2023). Le cadre chronologique, bien que variable, et la présence potentielle d'industrie lithique moustérienne (Neto de Carvalho *et al.*, 2023) permet d'attribuer les empreintes de pieds à des représentants de la lignée néandertalienne.

Le site de Larache est situé au nord-ouest du Maroc sur la côte atlantique entre les villes de Rabat et de Tanger. En 2022, 85 empreintes de pieds ont été découvertes dans deux surfaces sableuses de granulométrie fine à moyenne probablement issues de la même période d'occupation (Sedrati *et al.*, 2024). L'assemblage ichnologique est composé à la fois d'empreintes isolées mais également de plusieurs pistes. Les caractéristiques stratigraphiques semblent montrer que ces empreintes datent du Pléistocène supé-

rieur, ce qui est attesté par une datation OSL à 90 000 ans (Sedrati *et al.*, 2024). En l'absence de matériel archéologique ou paléanthropologique associé, les empreintes ont été attribuées à des *Homo sapiens* sur la base du contexte chronologique (Sedrati *et al.*, 2024).

Les caractéristiques des hominines ayant laissé leurs empreintes sur ces deux sites ont été inférées à partir d'études expérimentales menées dans des conditions de substrat similaires. Ces études reposent sur un total de 50 participants d'âges variés (1-36 ans), originaires d'Europe et ne présentant aucune pathologie. Il a été demandé aux participants de réaliser des empreintes pieds nus en utilisant une marche habituelle. Les empreintes ont ensuite été modélisées en 3D par photogrammétrie en utilisant le logiciel Agisoft Metashape (v.2.0). Les modèles 3D obtenus ont ensuite fait l'objet des analyses morphométriques. Les études expérimentales ont été divisées en deux parties. La première partie avait pour but d'étudier les relations entre morphométrie des empreintes et les caractéristiques biologiques tandis que la seconde s'est concentrée sur les caractéristiques locomotrices.

Des empreintes de pieds aux caractéristiques biologiques des individus :

De par leur lien évident avec l'anatomie du pied, les empreintes sont régulièrement utilisées pour inférer différentes caractéristiques biologiques : la stature, la masse corporelle, l'âge ainsi que le sexe. Ces estimations sont réalisées dans des contextes paléanthropologiques mais également médicolégaux.

La stature est la donnée biologique la plus estimée à partir des empreintes de pieds. Son estimation se base sur le ratio fortement corrélé entre la longueur du pied et la taille des individus (entre 13 et 16% suivant les populations) dont les premières quantifications eurent lieu dès la fin du XIX^e siècle (Topinard, 1877). Toutefois, il est important de rappeler que la longueur de l'empreinte n'est pas uniquement liée à la longueur du pied et est notamment impactée par la nature du substrat dans lequel l'empreinte a été formée. Dans ce contexte l'étude expérimentale réalisée a permis de quantifier les relations entre la stature des individus et différentes caractéristiques morphométriques (dimensions, surfaces, volumes) des empreintes (fig.2). Comme attendu

et de façon similaire à d'autres études expérimentales (Dingwall *et al.*, 2013), les longueurs totales des empreintes (notamment entre la base du talon et les trois premiers orteils) sont les variables les plus corrélées à la stature des individus. Cependant, d'autres variables plus rarement mesurées comme les longueurs tarsométatarsiennes sont également fortement corrélées, ce qui peut s'avérer utile pour estimer une stature à partir d'une empreinte de pied incomplète (Duveau, 2022). Les largeurs, surfaces et profondeurs montrent quant à elles des corrélations nettement moins importantes (fig.2). A partir des équations obtenues expérimentalement, des statures ont été estimées pour les sites de Larache et de Matalascañas. Les empreintes de Matalascañas correspondent à des statures comprises entre 104 et 188 cm (moyenne : 144 cm ; Mayoral *et al.*, 2021) alors que les empreintes de Larache correspondent à des statures comprises entre 121 et 189 cm (moyenne : 160 cm ; Sedrati *et al.*, 2024)

Une approche expérimentale similaire a été utilisée pour la masse corporelle. Toutefois, la corrélation entre cette masse et les caractéristiques morphométriques des empreintes est nettement plus faible que pour la stature. La superficie des empreintes est la variable la plus corrélée mais le coefficient de corrélation associé est trop faible ($r < 0.5$) pour pouvoir estimer de manière fiable une masse à partir d'empreintes de pieds fossiles.

L'âge des individus peut également être estimé à partir de la longueur des empreintes en se basant sur la croissance du pied. Cependant, cette estimation est soumise à de fortes incertitudes car la stature (et par conséquent la longueur du pied) d'individus de même âge peut fortement varier. C'est pourquoi, il est préférable d'estimer une classe d'âge (enfants, adolescents, adultes) plutôt qu'un âge précis. Une telle estimation a été faite pour les deux sites à empreintes fossiles. Dans les deux cas, les différentes classes d'âges sont représentées mais les profils diffèrent. A Matalascañas, les adolescents sont majoritaires (Mayoral *et al.*, 2021) alors qu'à Larache, la distribution est plus équilibrée (Sedrati *et al.*, 2024).

Dans certaines études, le sexe est estimé à partir de la morphologie des empreintes de pieds (e.g. Bennett *et Morse*, 2014 ; Villmoare *et al.*, 2019) mais les critères diagnostiques sont loin

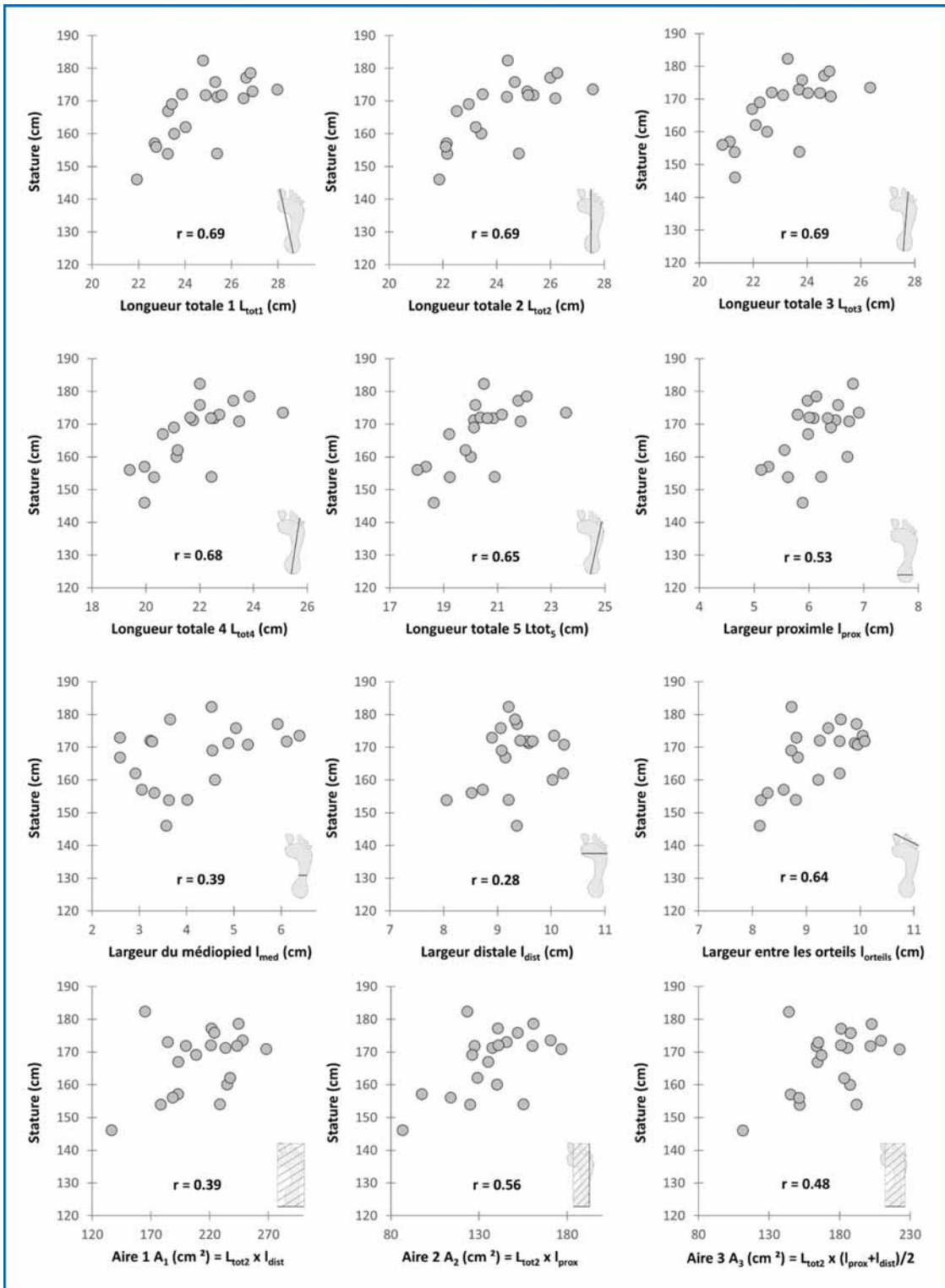


Figure 2 : Variation de la stature des individus en fonction des dimensions et des surfaces de leurs empreintes de pieds (modifiée d'après Duveau, 2022)

d'être consensuels. Les études morphométriques menées sur les empreintes expérimentales n'ont montré aucune différence de conformation entre des hommes et des femmes de même âge. La seule différence notable est une longueur des empreintes en moyenne plus importante chez les hommes que chez les femmes. Cette différence de longueur est due au dimorphisme sexuel de la taille chez les populations modernes. Cette particularité peut permettre dans certains cas d'inférer la présence de femmes (correspondant aux empreintes les plus petites) et d'hommes (correspondant aux empreintes les plus longues). Cependant, de telles estimations ne peuvent pas être faites sur un échantillon incluant les différentes classes d'âges (une empreinte attribuée par sa longueur à une femme adulte peut avoir été réalisée par un adolescent). Si les différentes classes d'âge sont représentées, seule la présence d'hommes adultes peut être déduite à partir des statures les plus importantes comme c'est le cas à Larache ou à Matalascañas (Mayoral *et al.*, 2021 ; Sedrati *et al.*, 2024).

Bien qu'elles soient courantes, les estimations biologiques à partir des empreintes de pieds n'en restent pas moins incertaines. En effet, elles sont liées à 4 sources d'incertitudes qu'il est important de considérer. La première incertitude concerne les erreurs résiduelles, quantifiées à partir du coefficient de corrélation lors des analyses. Le deuxième type d'incertitude est propre aux empreintes de pieds, il s'agit de la variation intra-individuelle : chaque individu va produire des empreintes de dimensions et de conformations variées même s'il se déplace dans un même substrat avec la même démarche. Cette variation peut être plus ou moins importante suivant le type de substrat mais aussi suivant les variables morphométriques. L'étude expérimentale ayant été menée a permis de quantifier cette variation intra-individuelle en milieux côtiers. La longueur est la dimension montrant la variation la plus faible tandis que la largeur de l'empreinte montre la variation la plus forte (Duveau, 2022). Cependant, même pour la longueur, la variation reste importante : la longueur des empreintes est comprise entre 95 et 115% de la longueur du pied associé. Il est donc fondamental de prendre en compte ce type de variation d'autant plus quand les estimations biologiques ont lieu sur des empreintes isolées pour lesquelles nous ne pou-

vons pas accéder à la variation intraindividuelle. Par exemple, du fait de cette seule variation, une empreinte isolée dont la stature estimée est de 1 m 85 aurait pu être laissée par un individu dont la stature réelle est de 1 m 60. La troisième source d'erreur est inhérente à la paléoanthropologie puisqu'elle concerne les variations de proportions corporelles au cours de l'évolution humaine. Le rapport entre la longueur du pied et la stature peut différer suivant les espèces d'hominines mais le registre fossile est trop fragmentaire pour connaître ce rapport chez les autres espèces que la nôtre y compris chez les Néandertaliens pourtant bien représentés. Enfin, la quatrième et dernière source d'erreur correspond aux modifications taphonomiques. Suite à sa formation, la morphologie d'une empreinte peut être modifiée notamment du fait d'agents météorologiques comme le vent ou les précipitations, biaisant les estimations réalisées par la suite (Wiseman *et De Groote*, 2018).

Malgré ces incertitudes, l'étude des empreintes de pieds permet d'obtenir des informations sur la biologie des individus. Ces informations dressent une image de la composition de groupes aujourd'hui disparus. Toutefois, le groupe reflété par des empreintes n'est pas forcément représentatif de l'ensemble du groupe social. En effet, les empreintes illustrant de brefs moments de vie, elles peuvent refléter des périodes trop courtes au cours desquelles seule une partie du groupe est représentée. Par ailleurs, une grande majorité des sites à empreintes dont ceux de Matalascañas et de Larache sont des sites de « passage » et non d'occupation. Seule une partie du groupe social, par exemple sélectionnée pour conduire une tâche, a pu se déplacer et laisser les empreintes.

Des empreintes de pieds aux caractéristiques locomotrices des individus :

Un des aspects les plus évidents lors de l'observation des empreintes de pieds est qu'elles reflètent le comportement locomoteur des individus. Trivialement, il est aisé de savoir si des empreintes de pieds ont été laissées par un individu bipède ou quadrupède.

Les pistes d'empreintes fournissent également des données, comme les longueurs de pas et de foulées ou l'angle formé par le pied qui informement directement sur le comportement loco-

teur d'un individu. Ces données peuvent être utilisées pour estimer des vitesses de déplacement (Ruiz *et Torices*, 2013) ou simuler la locomotion d'espèces fossiles (Nicolas *et al.*, 2009). Tant dans le cas de Larache que de Matalascañas, les longueurs de pas et de foulées ainsi que les angles formés par les pieds s'intègrent à la variation observée expérimentalement chez les populations modernes.

La distribution des pressions plantaires est une donnée biomécanique importante pour comprendre la locomotion. Elle est inaccessible à partir des restes osseux fossilisés mais pourrait être estimée à partir de la profondeur des empreintes de pieds. Toutefois, la corrélation entre profondeur et pression plantaire est variable, la profondeur des empreintes étant également fortement impactée par la nature du substrat (*e.g.* Bates *et al.*, 2013 ; Hatala *et al.*, 2016). Dans ce contexte, j'ai cherché à connaître les relations expérimentales entre profondeur des empreintes et pressions plantaires enregistrées sur des plaques de pression. Cette recherche avait pour objectif d'une part de voir si des différences peuvent être perçues entre les empreintes les mieux conservées de Larache et de Matalascañas et le corpus expérimental. D'autre part, une comparaison de la profondeur suivant la dimension des empreintes a également été réalisée pour voir si des différences développementales peuvent être distinguées pour chaque groupe. De telles différences pourraient apporter des informations uniques sur l'apprentissage de la bipédie chez des groupes d'hominines fossiles si des empreintes de jeunes enfants sont découvertes.

La distribution de la profondeur a été caractérisée à partir d'analyses morphométriques (fig.3). Chaque empreinte a été divisée en 10 sections équidistantes et la position des zones de profondeurs maximales de chaque section a été marquée par un point-repère (fig.3-A). La distribution moyenne des profondeurs analysées par cette méthode entre les sites de Larache, Matalascañas et des empreintes expérimentales est assez similaire malgré quelques différences (fig.3-B). La distribution de profondeur ne suit pas un axe linéaire. Au niveau du talon, les profondeurs les plus importantes sont situées au centre. Puis, ces profondeurs sont dans des positions plus latérales au niveau du milieu du pied

avant d'avoir des positions beaucoup plus médiales à l'extrémité du pied. Cette distribution de profondeur est cohérente avec la distribution moyenne des pressions plantaires chez les populations modernes. Schématiquement, lorsque le pied prend appui sur le sol, il y a d'abord un contact important avec le talon puis une pression plus faible au niveau de la partie latérale du médio-pied et enfin des pressions très importantes au niveau des têtes métatarsiennes et des premiers orteils (surtout de l'hallux) marquant la phase de propulsion (Elftman *et Manter*, 1935 ; Vereecke *et al.*, 2003).

Bien que des similitudes puissent être trouvées entre configurations moyennes de profondeurs et de pressions plantaires, il convient également de regarder les variations inter- et intraindividuelles. La distribution de profondeur des empreintes peut-être très variable comme le montre l'Analyse en Composantes Principales (ACP) réalisées sur les coordonnées des points-repères (fig.3-C). Les deux premières composantes principales (PC) traduisent la position des profondeurs maximales au niveau du médio-pied et de l'avant-pied, peu de variations existe quant à la position des profondeurs maximales du talon (fig.3-C). La variation morphologique des empreintes expérimentales, représentées sur l'ACP par des valeurs moyennes individuelles intègre les empreintes de Matalascañas et de Larache. Il est donc impossible de différencier les sites entre eux du point de vue de cette distribution de profondeur. Par ailleurs, la position des empreintes expérimentales dans l'ACP ne dépend pas de la dimension des empreintes, et donc de l'âge des individus, puisqu'il est impossible de faire des distinctions morphologiques claires entre les 4 classes de longueur utilisées (fig.3-C). Outre la forte variation inter-individuelle, il existe également une forte variation intra-individuelle. Comme expliqué précédemment, un même individu produit des empreintes morphologiquement variable y compris dans leur distribution de profondeur (fig.4).

Il y a donc une forte variation inter- et intraindividuelle de la profondeur des empreintes. Une telle variation existe également dans la distribution des pressions plantaires. Il convient donc d'analyser la corrélation entre profondeur et pression plantaire non pas sur une échelle moyenne mais au cas par cas pour chaque indi-

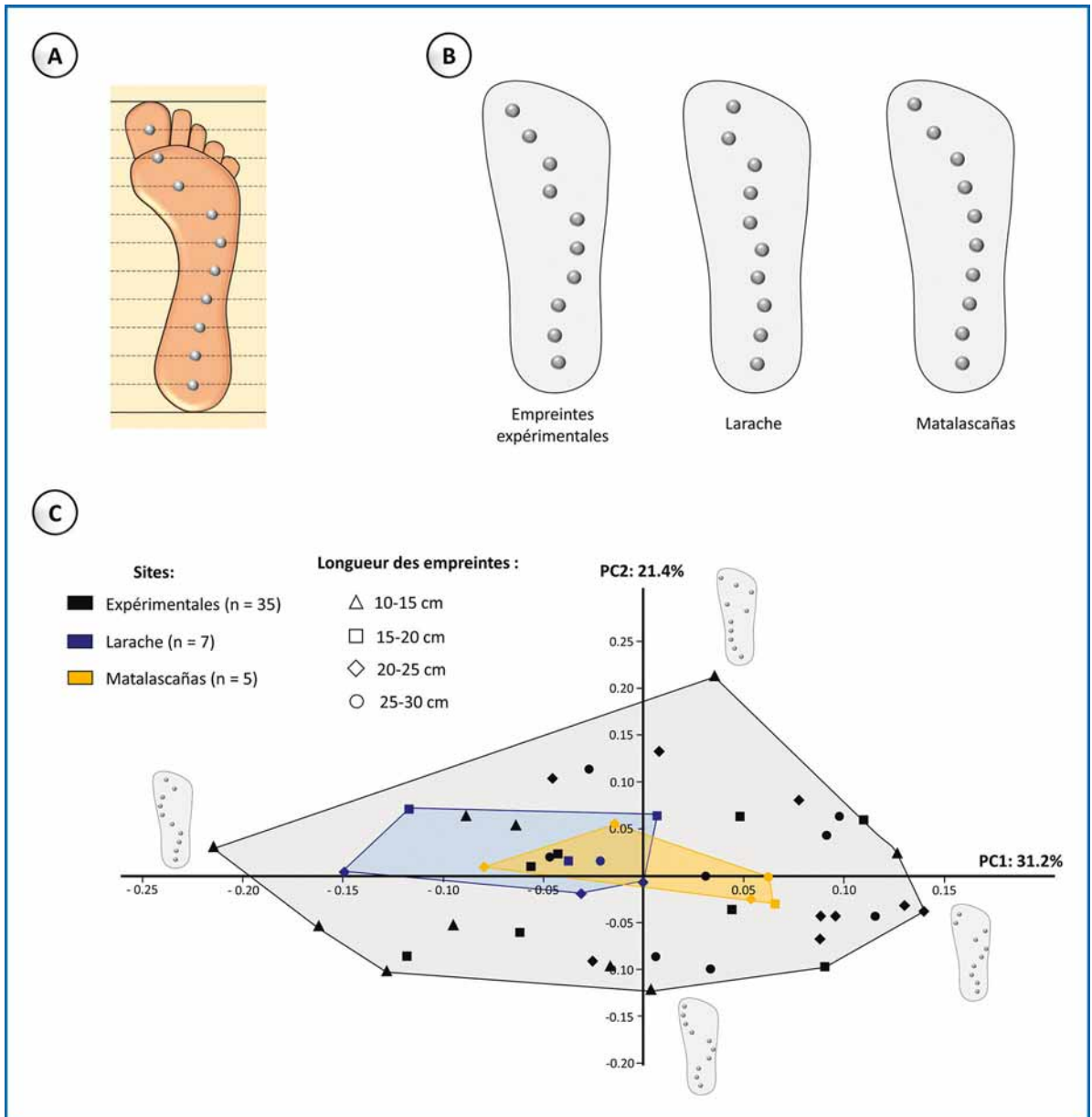


Figure 3 : Analyse de la distribution de profondeur des empreintes de pieds, les empreintes de pieds gauches ont été symétrisées pour que toutes les empreintes analysées correspondent à des empreintes droites. A-Position des points-repères : 10 points-repères ont été utilisés et positionnés sur des sections équidistantes perpendiculaires à l'axe longitudinal de l'empreinte, la position des points-repères sur chaque section correspond aux zones où la profondeur est la plus importante. B-Position moyenne des points-repères pour les empreintes de pieds expérimentales et les empreintes fossiles de Larache et de Matalascañas. C-Analyse en Composantes Principales réalisées sur les coordonnées des points-repères soumises à une Analyse Procustéenne Généralisée retirant les effets de dimensions et d'orientation pour se focaliser sur la conformation. Les empreintes de pieds expérimentales correspondent à une moyenne individuelle.

vidu et chaque empreinte. Une telle analyse montre que la corrélation est très variable pour ces deux niveaux. Tout d'abord, cette corrélation

va varier entre différentes empreintes même si elles ont été laissées par un même individu dans un substrat similaire et utilisant un unique type

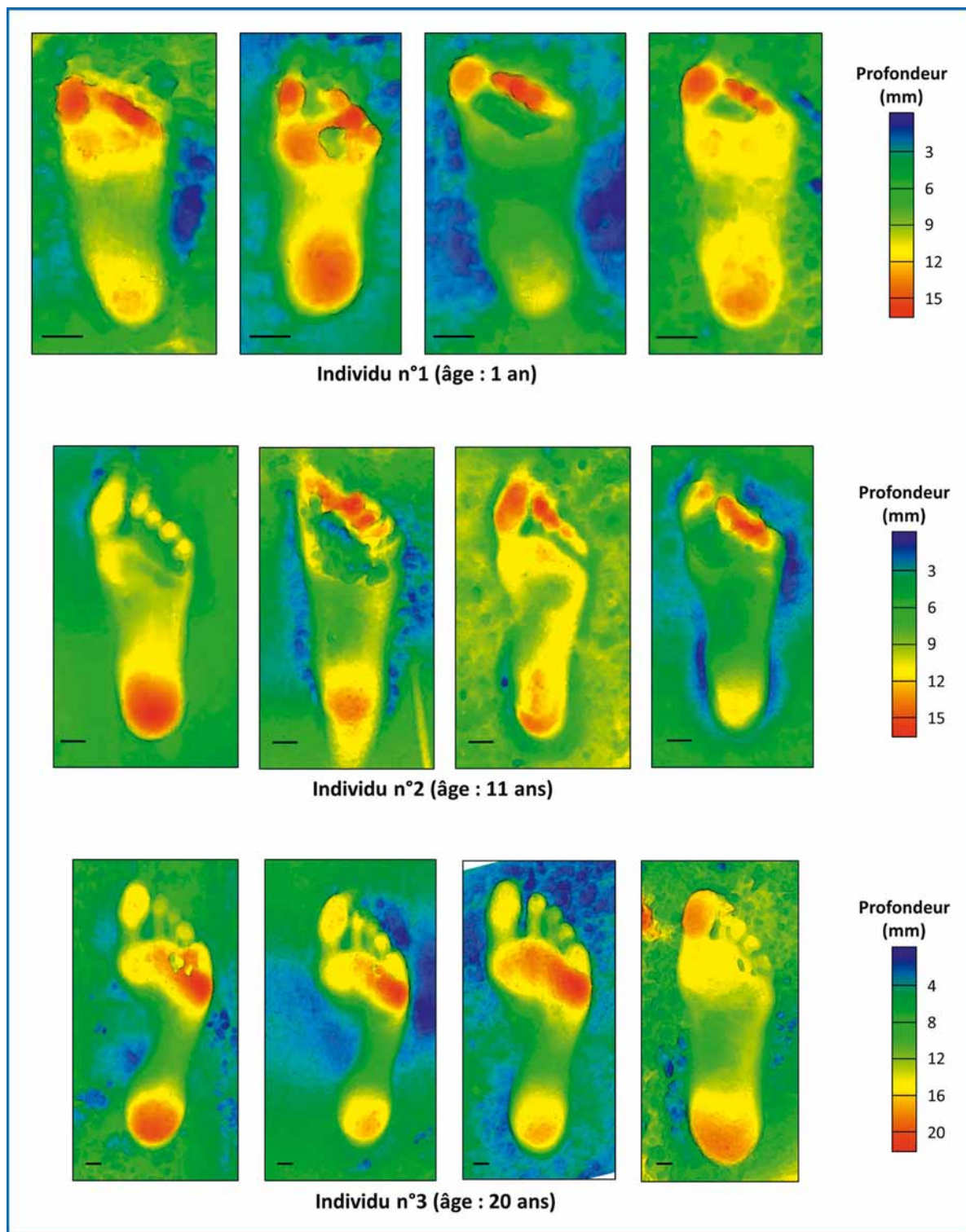


Figure 4 : Variation intra-et interindividuelle de la profondeur des empreintes de pieds expérimentales (barre d'échelle : 2 cm). Les cartes de profondeur ont été réalisées à partir du logiciel CloudCompare (v 2.13).

de démarche. Il y a également une variation de la corrélation au sein même de chaque empreinte, la profondeur de certaines parties comme l'avant-pied peut être plus corrélée aux pressions plantaires que d'autres comme le talon. Ces différences de corrélation au sein de l'empreinte peuvent être causées par plusieurs facteurs pouvant impacter sa morphologie : de très légères différences de minéralogie, d'humidité ou de topographie suivant les parties de l'empreinte, la remobilisation sédimentaire causée par le mouvement du pied ou des agents taphonomiques.

L'analyse réalisée a donc montré d'une part qu'il était impossible de distinguer les sites de Larache et Matalascañas du corpus expérimental à partir de variables morphométriques reflétant des caractéristiques locomotrices. Elle souligne également les fortes incertitudes lorsqu'il s'agit d'inférer la distribution des pressions plantaires à partir de la profondeur des empreintes.

Des empreintes de pieds aux comportements des individus :

Les empreintes de pieds représentant de brèves périodes de vie, une des questions que l'on peut naturellement se poser est : que faisaient les individus quand ils ont laissé leurs empreintes ? La réponse à cette question repose sur différentes méthodes. L'interprétation comportementale à partir d'empreintes se base généralement sur le contexte de la découverte notamment le matériel associé aux empreintes (qu'il soit paléoanthropologique, archéologique ou ichtologique) et les données environnementales. Sur le site de Matalascañas, l'orientation des empreintes humaines vers des traces animales a été interprétée comme un possible comportement de chasse auquel aurait pris part de jeunes individus pouvant indiquer des stratégies sociales complexes (Mayoral *et al.*, 2021). A Larache, les empreintes s'orientent vers le rivage ce qui pourrait induire la recherche et l'utilisation de ressources maritimes ou côtières (Sedrati *et al.*, 2024). Les interprétations comportementales peuvent également s'appuyer sur une approche dite « morpho-classificatoire » au cours de laquelle des pisteurs experts vont directement interpréter un comportement en observant les empreintes (Pastoors *et al.*, 2015 ; 2017).

Toutefois, quel que soit la méthode utilisée, il est difficile, voire impossible, de vérifier les comportements interprétés. Ces comportements

doivent être traités comme des hypothèses et non comme des faits. Dans le cas d'empreintes humaines se dirigeant vers des traces animales, est-ce qu'elles traduisent réellement un comportement de chasse ou uniquement différents taxons se dirigeant dans la même direction ? A cette question s'ajoute aussi la problématique de l'échelle temporelle représentée par les empreintes. Est-ce que les empreintes humaines ont été laissées avant ou après les traces animales ? Combien de temps les sépare ? Des observations menées lors de l'étude expérimentale ont montré que des empreintes issues d'une même surface pouvaient avoir été réalisées aussi bien à quelques minutes qu'à quelques jours d'intervalle. Inférer de façon fiable un comportement à partir d'empreintes de pieds est donc loin d'être aisé.

Conclusion

Les études menées au cours des deux dernières années ont permis de souligner à la fois le potentiel des empreintes de pieds mais aussi leurs limites. Oui, les empreintes de pieds fournissent des informations souvent originales sur la biologie et la locomotion des individus qui les ont laissées. Cependant, leur étude est soumise à différentes incertitudes qui leur sont propres et qu'il est nécessaire de prendre en compte. D'une part la morphologie des empreintes ne dépend pas uniquement des caractéristiques biologiques et biomécaniques des individus mais aussi de la nature du substrat pouvant induire une forte variation morphologique intraindividuelle. D'autre part, les empreintes représentant de brèves périodes de vie, il est difficile de leur associer un comportement précis s'écoulant dans le temps ou de savoir si elles sont représentatives de l'ensemble d'un groupe social. On retrouve ici à une échelle différente des restes osseux fossilisés un biais d'échantillonnage inhérent à la paléontologie.

L'étude qui a été réalisée repose sur une méthode morphométrique et un cadre expérimental particulier, celui d'un substrat sableux en milieux côtiers, permettant une application aux empreintes de Larache et de Matalascañas. Il sera évidemment nécessaire au cours de futures analyses de diversifier le type de substrat afin de recouvrir l'ensemble des conditions de dépôts rencontrés sur les sites fossiles. Par ailleurs, il serait intéressant d'intégrer une plus grande diversité de participants aux expérimentations en incluant différents comportements (individus

habituellement chaussés ou non), origines géographiques mais aussi taxons (humains et primates non humains).

Enfin, les informations apportées par les empreintes ne doivent pas être utilisées seules et indépendamment des autres types de matériel. Il est nécessaire d'utiliser une approche intégrative utilisant la complémentarité des données obtenues à partir de restes ostéologiques, ichtnologiques et archéologiques. C'est grâce à une telle approche combinée qu'il sera possible d'obtenir une image aussi précise que possible de notre évolution.

Remerciements :

En premier lieu, je souhaiterais adresser ma gratitude envers la fondation Fyssen ayant financé mes recherches au cours des deux dernières années. Je remercie également ma tutrice M. Soressi pour son suivi et ses commentaires sur mon projet. Je remercie aussi les membres du laboratoire DFG Center for Advanced Studies "Words, Bones, Genes, Tools" de l'Université de Tübingen, et en particulier K. Harvati et M. Doll, pour m'avoir accueilli et m'avoir permis de travailler dans des conditions optimales. Je suis également très reconnaissant envers E. Mayoral et M. Sedrati qui m'ont permis de travailler avec eux sur les empreintes fossiles de Matalascañas et de Larache. Je veux également exprimer ma grande gratitude envers toutes les personnes ayant participé aux expérimentations. Enfin, je souhaiterais remercier G. Berillon et C. Verna mais aussi les membres de l'International Research Network « Bipedal Equilibrium » pour leur conseil et support lors de l'élaboration de ce projet sur les empreintes de pieds.

Références bibliographiques :

- Bates, K.T., Savage, R., Pataky, T.C., Morse, S.A., Webster, E., Falkingham, P.L., Ren, L., Qian, Z., Collins, D., Bennett, M.R., McClymont, J., Crompton, R.H., 2013. Does footprint depth correlate with foot motion and pressure? *Journal of The Royal Society Interface* 10, 20130009.
- Bennett, M.R., Morse, S.A., 2014. Human footprints : fossilised locomotion? Springer.
- Bustos, D., Jakeway, J., Urban, T.M., Holliday, V.T., Fenerty, B., Raichlen, D.A., Budka, M., Reynolds, S.C., Allen, B.D., Love, D.W., Santucci, V.L., Odess, D., Willey, P., McDonald, H.G., Bennett, M.R., 2018. Footprints preserve terminal

Pleistocene hunt? Human-sloth interactions in North America. *Science Advances* 4, eaar7621.

- D'Août, 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.

- 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.

- Duveau, J., Berillon, 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). *PNAS* 116, 19409–19414.

- 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., 2022. From footprint morphometrics to the stature of fossil hominins : A common but uncertain estimate. *L'Anthropologie, Paléoanthropologie* 126, 103067.

- Elftman, H., Manter, J., 1935. Chimpanzee and human feet in bipedal walking. *American Journal of Physical Anthropology* 20, 69–79.

- Farizy, C., 1994. Spatial Patterning of Middle Paleolithic Sites. *Journal of Anthropological Archaeology* 13, 153–160.

- Hatala, K.G., Wunderlich, R.E., Dingwall, H.L., Richmond, B.G., 2016. Interpreting locomotor biomechanics from the morphology of human footprints. *Journal of Human Evolution* 90, 38–48.

- Hatala, K.G., Harcourt-Smith, W.E.H., Gordon, A.D., Zimmer, B.W., Richmond, B.G., Pobiner, B.L., Green, D.J., Metallo, A., Rossi, V., Liutkus-Pierce, C.M., 2020. Snapshots of human anatomy, locomotion, and behavior from Late Pleistocene footprints at Engare Sero, Tanzania. *Sci Rep* 10, 7740.

- Hatala, K.G., Roach, N.T., Behrensmeier, A.K., 2023. Fossil footprints and what they mean for hominin paleobiology. *Evolutionary Anthropology : Issues, News, and Reviews* 32, 39–53.

- 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.
- Masao, F.T., Ichumbaki, E.B., Cherin, M., Barili, A., Boschian, G., Iurino, D.A., Menconero, 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.
- Mayoral, E., Díaz-Martínez, I., Duveau, J., Santos, A., Ramírez, A.R., Morales, J.A., Morales, L.A., Díaz-Delgado, R., 2021. Tracking late Pleistocene Neandertals on the Iberian coast. *Scientific Reports* 11, 1–12.
- Mayoral, E., Duveau, J., Santos, A., Ramírez, A.R., Morales, J.A., Díaz-Delgado, R., Rivera-Silva, J., Gómez-Olivencia, A., Díaz-Martínez, I., 2022. New dating of the Matalascañas footprints provides new evidence of the Middle Pleistocene (MIS 9-8) hominin paleoecology in southern Europe. *Sci Rep* 12, 17505.
- McNutt, E.J., Hatala, K.G., Miller, C., Adams, J., Casana, J., Deane, A.S., Dominy, N.J., Fabian, K., Fannin, L.D., Gaughan, S., Gill, S.V., Gurtu, J., Gustafson, E., Hill, A.C., Johnson, C., Kallindo, S., Kilham, B., Kilham, P., Kim, E., Liutkus-Pierce, C., Maley, B., Prabhat, A., Reader, J., Rubin, S., Thompson, N.E., Thornburg, R., Williams-Hatala, E.M., Zimmer, B., Musiba, C.M., DeSilva, J.M., 2021. Footprint evidence of early hominin locomotor diversity at Laetoli, Tanzania. *Nature* 600, 468–471.
- Neto de Carvalho, C., Muñoz, F., Galán, J.M., Rodríguez-Vidal, J., Gómez, P., Toscano, A., Ruiz, F., Belo, J., Belaústegui, Z., Cáceres, L.M., Finlayson, G., Finlayson, S., Guzmán, F.G., Finlayson, C., 2020. First vertebrate tracks and palaeoenvironment in a MIS-5 context in the Doñana National Park (Huelva, SW Spain). *Quaternary Science Reviews* 243, 106508.
- Neto de Carvalho, C., Muñoz, F., Cáceres, L.M., Rodríguez-Vidal, J., Medialdea, A., Val, M. del, Cunha, P.P., García, J.M., Giles-Guzmán, F., Carrión, J.S., Belaústegui, Z., Toscano, A., Gómez, P., Galán, J.M., Belo, J., Cachão, M., Ruiz, F., Ramirez-Cruzado, S., Finlayson, G., Finlayson, S., Finlayson, C., 2023. Neanderthal footprints in the « Matalascañas trampled surface » (SW Spain) : new OSL dating and Mousterian lithic industry. *Quaternary Science Reviews* 313, 108200.
- Nicolas, G., Multon, F., Berillon, G., 2009. From bone to plausible bipedal locomotion. Part II : Complete motion synthesis for bipedal primates. *Journal of Biomechanics* 42, 1127–1133.
- Pastoors, A., Lenssen-Erz, T., Breuckmann, B., Ciquae, 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., Ciquae, 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.
- Ruiz, J., Torices, A., 2013. Humans Running at Stadiums and Beaches and the Accuracy of Speed Estimations from Fossil Trackways. *Ichnos* 20, 31–35.
- Sedrati, M., Morales, J.A., Duveau, J., M'rini, A.E., Mayoral, E., Díaz-Martínez, I., Anthony, E.J., Bulot, G., Sedrati, A., Le Gall, R., Santos, A., Rivera-Silva, J., 2024. A Late Pleistocene hominin footprint site on the North African coast of Morocco. *Sci Rep* 14, 1962.
- Topinard, P., 1877. *L'anthropologie*. C. Reinwald et cie.
- Vereecke, E., D'Août, K., Clercq, D.D., Elsacker, L.V., Aerts, P., 2003. Dynamic plantar pressure distribution during terrestrial locomotion of bonobos (*Pan paniscus*). *American Journal of Physical Anthropology* 120, 373–383.
- Villmoare, B., Hatala, K.G., Jungers, W., 2019. Sexual dimorphism in *Homo erectus* inferred from 1.5 Ma footprints near Ileret, Kenya. *Scientific Reports* 9, 7687.
- Wiseman, A.L.A., De Groot, I., 2018. A three-dimensional geometric morphometric study of the effects of erosion on the morphologies of modern and prehistoric footprints. *Journal of Archaeological Science : Reports* 17, 93–102.

Our knowledge of human evolution - biological, cultural and behavioural - is largely based on the fossilized bone remains of hominins and various archaeological materials (industries, occupation structures, animal remains, etc.). In recent years, however, a particular vestige has provided new information on our evolution : footprints.

Resulting from the deformation of the substrate following its interaction with the foot, footprints represent a particular temporal scale : brief moments of life often associated with snapshots (Hatala *et al.*, 2020 ; Duveau, 2021). Indeed, footprints are a particularly fragile material that must be quickly covered with sediment to be protected and preserved over time. This is why footprints from the same surface represent very short periods of time. This temporal scale is interesting because it is inaccessible from the more common paleoanthropological (fossilized bone remains) or archaeological (industries, occupation structures, animal remains...) materials, for which the period represented is often difficult to estimate (e.g. Farizy, 1994). Because of the particular temporal scale they illustrate, footprints may offer original and essential information for our understanding of

human evolution : on the size and composition of groups, their locomotor characteristics and behaviours (e.g. Bennett *et Morse*, 2014 ; Bustos *et al.*, 2018 ; Duveau *et al.*, 2019). The Laetoli trackways are probably the most famous and evocative example of the potential of footprints. Discovered in the 1970s by Mary Leakey and her team, these 3.7 million-year-old footprints represent the earliest direct evidence of bipedalism in fossil hominins (Leakey *et Hay*, 1979 ; Masao *et al.*, 2016 ; McNutt *et al.*, 2021).

However, the study of footprints is a complex task. On the one hand, despite a succession of discoveries over the last two decades, footprints are relatively rare within the fossil record compared with the number of fossilized bone remains

or archaeological artifacts (Lockley *et al.*, 2016 ; Hatala *et al.*, 2023). On the other hand, their morphology results from a combination of several factors that need to be understood in order to best infer the characteristics of the individuals who left them. Footprint morphology depends on the body (stature, body mass, anatomy) and locomotor (posture, gait, speed) characteristics of the individual, but also on the nature of the substrate (mineralogy, granulometry, humidity...) and taphonomic phenomena occurring after the track formation (e.g. Bennett *et Morse*, 2014). Because of this combination of factors, more and more experimental studies are being developed with the aim of studying the impact of one particular factor while controlling all the others (D'Août *et al.*, 2010 ; Dingwall *et al.*, 2013).

In this context, the aim of this article is to show the diversity of information that can be obtained from footprints, based on the research I have carried out over the last two years. To this end, I will focus on (1) experimental studies performed with the aim of quantifying the relationship between footprint morphometry and individual characteristics,

and (2) their application to two fossilsites: Larache and Matalascañas. After presenting the sites and the experimental material, this article will detail the three types of information that can be inferred from foot-

prints : biological, locomotor and behavioural characteristics. For each of these characteristics, methods, results and discussion will be presented.

Footprints and sites :

In this article, I will focus on two footprint sites : the Spanish site of Matalascañas and the Moroccan site of Larache (fig.1). These two sites have some similarities, notably being located in coastal environments, but were occupied by two different human taxa : Neandertals and *Homo sapiens*.

The Matalascañas site is located on the southwest coast of Spain, some 50 km southeast of the city of Huelva in the Doñana National Park. In

“Because of the particular temporal scale they illustrate, footprints may offer original and essential information for our understanding of human evolution : on the size and composition of groups, their locomotor characteristics and behaviours.”

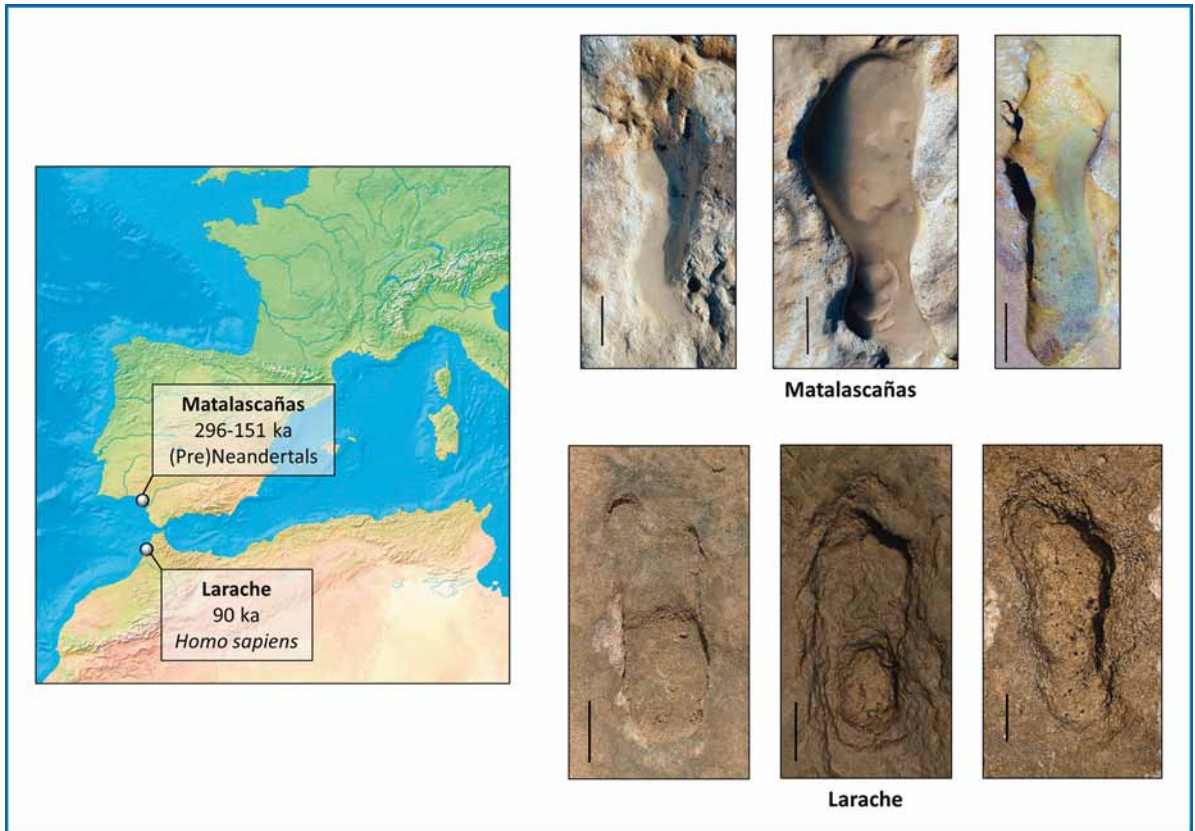


Figure 1 : Location of the Matalascañas (Spain) and Larache (Morocco) sites and photographs of some footprints found. (scale bar : 5 cm ; photos : E. Mayoral and M. Sedrati)

2020, 87 footprints were discovered on a sandy surface (Mayoral *et al.*, 2021), close to numerous animal tracks (Neto de Carvalho *et al.*, 2020). Most of these footprints are isolated, with only a few trackways including 2 to 3 footprints. The chronological context of the site is uncertain : depending on the study, the dates obtained range from 296,000 (Mayoral *et al.*, 2022) to 151,000 years (Neto de Carvalho *et al.*, 2023). The chronological framework, albeit variable, and the presence of Mousterian lithic industry (Neto de Carvalho *et al.*, 2023) allow to attribute the footprints to individuals of the Neandertal lineage.

The Larache site is located in northwest Morocco on the Atlantic coast between the cities of Rabat and Tangier. In 2022, 85 footprints were discovered in two sandy surfaces of fine to medium grain size, probably from the same period of occupation (Sedrati *et al.*, 2024). The ichnological assemblage is made up of both isolated footprints and several trackways. The

stratigraphic characteristics seem to show that these prints date from the Upper Pleistocene, as attested by an OSL dating to 90,000 years (Sedrati *et al.*, 2024). In the absence of associated archaeological or paleoanthropological material, the footprints were attributed to *Homo sapiens* on the basis of chronological context (Sedrati *et al.*, 2024).

The characteristics of the hominins who left their footprints at these two sites were inferred from experimental studies conducted under similar substrate conditions. These studies were based on a total of 50 participants of varying ages (1-36 years old), from Europe and with no pathology. Participants were asked to make barefoot impressions using a habitual walk. The footprints were then photogrammetrically modelled in 3D using Agisoft Metashape software (v.2.0). The resulting 3D models were then subjected to morphometric analyses. The experimental studies were divided into two parts. The first part inves-

tigated the relationship between footprint morphometry and biological characteristics, while the second focused on locomotor characteristics.

From footprints to biological characteristics :

Because of their obvious link with foot anatomy, footprints are regularly used to infer various biological characteristics : stature, body mass, age and sex. These estimates are made in both paleoanthropological and forensic contexts.

Stature is the most widely estimated biological data from footprints. Its estimation is based on the highly correlated ratio between foot length and individual height (between 13 and 16%, depending on the populations) which was first quantified in the late 19th century (Topinard, 1877). However, it is important to remember that footprint length is not solely linked to foot length, and is also affected by the nature of the substrate in which the footprint is formed. In this context, the experimental study carried out enabled to quantify the relationships between the stature of the individuals and various morphometric characteristics (dimensions, surfaces, volumes) of the footprints (fig.2). As expected, and similar to other experimental studies (Dingwall *et al.*, 2013), total footprint lengths (notably between the base of the heel and the first three toes) are the variables most correlated with individual stature. However, other more rarely measured variables, such as tarsometatarsal lengths, are also highly correlated, which can be useful for estimating stature from an incomplete footprint (Duveau, 2022). Widths, areas and depths show much lower correlations (fig.2). Based on the equations obtained experimentally, statures were estimated for the Larache and Matalascañas sites. The Matalascañas footprints correspond to statures between 104 and 188 cm (mean : 144 cm ; Mayoral *et al.*, 2021), while the Larache footprints correspond to statures between 121 and 189 cm (mean : 160 cm ; Sedrati *et al.*, 2024).

A similar experimental approach was used for body mass. However, the correlation between this mass and the morphometric characteristics of the footprints is much weaker than for stature. Footprint area is the most correlated variable, but the associated correlation coefficient is too low ($r < 0.5$) to reliably estimate body mass from fossil footprints.

The age of individuals can also be estimated from the length of footprints, based on foot growth. However, this estimate is subject to considerable uncertainty, as the stature (and therefore foot length) of individuals of the same age can vary greatly. For this reason, it is preferable to estimate an age class (children, adolescents, adults) rather than a precise age. Such an estimate was made for the two fossil sites. In both cases, the different age classes are represented, but the patterns differ. At Matalascañas, adolescents are in the majority (Mayoral *et al.*, 2021), whereas at Larache, the distribution is more balanced (Sedrati *et al.*, 2024).

In some studies, sex is estimated from footprint morphology (e.g. Bennett *et Morse*, 2014 ; Villmoare *et al.*, 2019) but diagnostic criteria are far from consensual. Morphometric studies carried out on the experimental footprints have shown no difference in shape between males and females of the same age. The only notable difference is a greater average footprint length in males than in females. This difference in footprint length is due to the sexual dimorphism in the stature of modern populations. In some cases, this may allow us to infer the presence of females (corresponding to the smallest footprints) and males (corresponding to the longest footprints). However, such estimates cannot be made on a sample including all age groups (a print attributed by its length to an adult woman may have been made by an adolescent male). If the different age classes are represented, only the presence of adult males can be deduced from the largest statures, as is the case at Larache or Matalascañas (Mayoral *et al.*, 2021 ; Sedrati *et al.*, 2024).

Biological estimates based on footprints are common, but uncertain. In fact, they are linked to 4 sources of uncertainty that are important to consider. The first uncertainty concerns residual errors, quantified thanks to the correlation coefficient. The second type of uncertainty is specific to footprints, and concerns intra-individual variation : each individual will make footprints of varying sizes and shapes, even if they move in the same substrate with the same gait. This variation may be greater or lesser depending on the type of substrate, but also on morphometric variables. The experimental study carried out enabled us to quantify this intra-individual variation in coastal

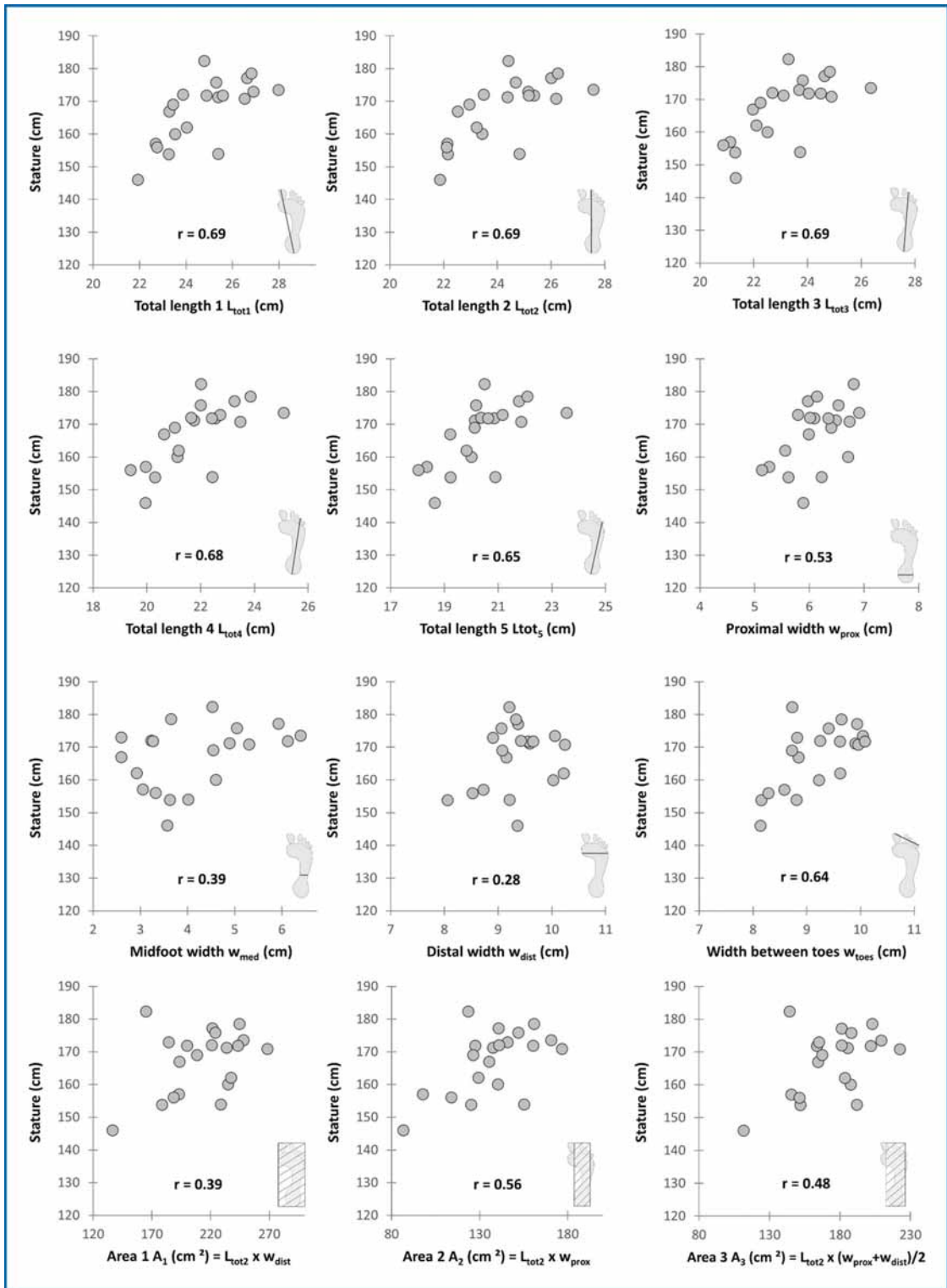


Figure 2 : Variation in individual stature as a function of the morphometric characteristics of their footprints (modified from Duveau, 2022)

environments. Length is the dimension showing the least variation, while footprint width shows the greatest variation (Duveau, 2022). However, even for length, the variation remains significant : the length of the footprints is between 95 and 115% of the length of the associated foot. It is therefore essential to take this type of variation into account, all the more so when biological estimates are made on isolated footprints for which we cannot access intra-individual variation. For example, due to this variation alone, an isolated footprint with an estimated stature of 1 m 85 could have been left by an individual whose actual stature is 1 m 60. The third source of error is inherent to paleoanthropology, since it concerns variations in body proportions of hominin species. The relationship between foot length and stature may differ between hominin species, but the fossil record is too fragmentary to know this relationship for other species than our own, including the well-represented Neandertals. The fourth and final source of error is taphonomic modifications. Following its formation, the morphology of a footprint can be modified by climatic or biological agents such as wind or precipitation, biasing the biological estimates that can be made (Wiseman *et De Groote*, 2018).

Despite these uncertainties, the study of footprints delivers information on the biology of individuals. This information provides a picture of the composition of groups that have now disappeared. However, the group reflected by footprints is not necessarily representative of the social group as a whole. Indeed, as footprints illustrate brief moments in the life of a group, they may reflect periods that are too short, during which only part of the group is represented. Furthermore, the vast majority of hominin footprint sites, including Matalascañas and Larache, are “passage” sites, not occupation sites. Only part of the social group, for example selected to carry out a task, could have left footprints.

From footprints to locomotor characteristics :

One of the most obvious aspects of footprints is that they reflect the locomotor behaviour of individuals. Trivially, it is easy to know whether footprints have been left by a biped or a quadruped.

Footprint trackways also provide data, such as step and stride lengths or the angle formed by the

foot, that directly inform on the locomotor characteristics of an individual. These data can be used to estimate speeds (Ruiz and Torices, 2013) or simulate the locomotion of fossil species (Nicolas *et al.*, 2009). In the case of both Larache and Matalascañas, step lengths, stride lengths and foot angles are included in the morphological range of the experimental footprints.

The distribution of plantar pressures is an important biomechanical data for understanding locomotion. It is inaccessible from fossilized bones but can be estimated from footprints based on their depth distribution. However, the correlation between depth and plantar pressure is variable, footprint depth is also strongly impacted by the nature of the substrate (e.g. Bates *et al.*, 2013 ; Hatala *et al.*, 2016). In this context, I investigated the experimental relationships between footprint depth and plantar pressures recorded on pressure plates. The aim of this research was, on the one hand, to see whether any differences could be perceived between the best-preserved footprints from Larache and Matalascañas and the experimental assemblage. On the other hand, a comparison of depth versus size was also carried out to see if developmental differences could be distinguished for each group. Such differences could provide unique insights into the learning of bipedalism in fossil hominin groups if footprints made by young children are discovered.

Footprint depth distribution was characterized by morphometric analyses (fig.3). Each footprint was divided into 10 equidistant sections, and the position of the maximum depth area in each section was marked by a landmark (fig.3-A). The average distribution of depths analysed by this method between the Larache, Matalascañas and experimental footprint sites is fairly similar, despite some differences (fig.3-B). The depth distribution does not follow a linear axis. At heel level, the greatest depths are located in the centre. These maximal depths are located to more lateral positions in the midfoot impression, and more medial positions at the ball of the foot. This pattern is consistent with the average distribution of plantar pressures in modern populations. Schematically, when the foot comes into contact with the ground, there is first of all significant contact with the heel, then less pressures on the lateral part of the midfoot and finally

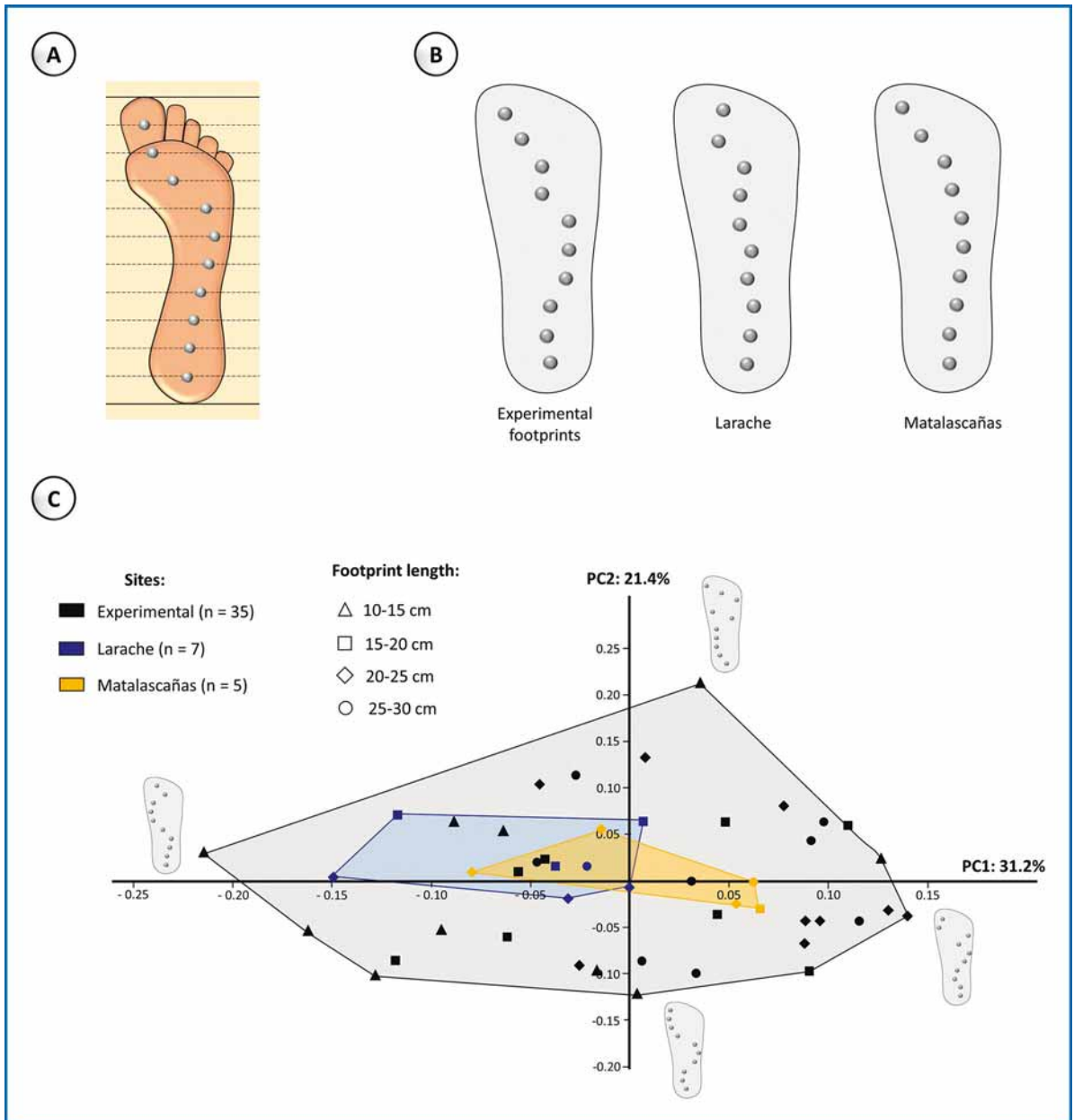


Figure 3 : Analysis of footprint depth distribution, left footprints were symmetrized so that all the footprints analysed corresponded to right footprints. A-Position of the landmarks used : 10 landmarks were positioned on equidistant sections perpendicular to the longitudinal axis of the footprint, the position of the landmark on each section corresponds to the areas of greatest depth. B-Average position of landmarks for experimental footprints and fossil footprints from Larache and Matalascañas. C-Principal Component Analysis performed on landmark coordinates subject to a Generalized Procrustean Analysis, removing dimensional and orientation effects to focus on shape. Experimental footprints correspond to individual averages.

very significant pressures on the metatarsal heads and first toes (especially the hallux) marking the propulsion phase (Elftman *et* Manter, 1935 ; Verecke *et al.*, 2003).

Although similarities can be found between average depth and plantar pressure distributions, inter- and intra-individual variations must also be considered. Footprint depth distribution

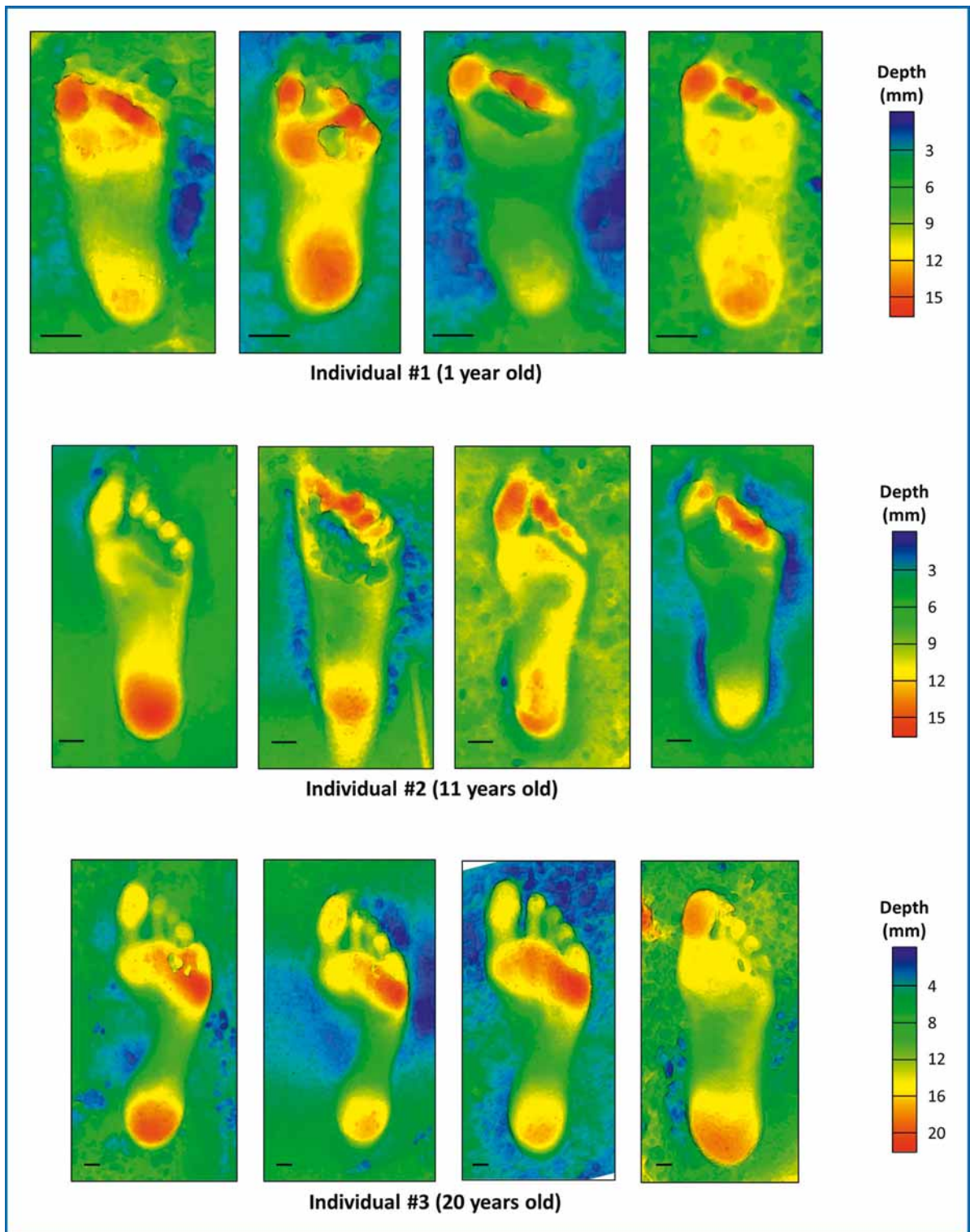


Figure 4 : Intra- and inter-individual variation in experimental footprint depths (scale bar : 2 cm). Depth maps were produced using CloudCompare software (v 2.13).

can be highly variable, as shown by the Principal Component Analysis (PCA) performed on landmark coordinates (fig.3-C). The first two principal components (PC) reflect the position of maximum depths in the midfoot and forefoot, while there is little variation in the position of maximum depths in the heel (fig.3-C). Morphological variation in the experimental footprints, represented on the PCA by individual mean values, includes the Matalascañas and Larache footprints. It is therefore impossible to differentiate between sites in terms of this depth distribution. Furthermore, the position of the experimental footprints in the PCA does not depend on the size of the footprints, and therefore on the age of the individuals, since it is impossible to make clear morphological distinctions between the 4 length classes used (fig.3-C). In addition to strong inter-individual variation, there is also strong intra-individual variation. As explained above, the same individual makes morphologically variable footprints, even in their depth distribution (fig.4).

There is therefore considerable inter- and intra-individual variation in footprint depth. Such variation also exists in the distribution of plantar pressures. Consequently, the correlation between depth and plantar pressure should be analysed not on an average scale, but on a case-by-case basis for each individual and each footprint. Such an analysis shows that the correlation is highly variable according to these two different levels. First of all, this correlation will vary between different footprints, even if they were left by the same individual in a similar substrate and using a single type of gait. There is also variation in correlation within each footprint itself, with the depth of some areas, such as the forefoot, being more correlated with plantar pressures than others, such as the heel. These differences in correlation within the footprint can be caused by a number of factors that can impact its morphology : slight differences in mineralogy, humidity or topography in different parts of the footprint, sediment remobilization caused by foot movement or taphonomic agents.

The analyses carried out showed that it was impossible to distinguish the Larache and Matalascañas sites from the experimental corpus on the basis of morphometric variables reflecting locomotor characteristics. It also highlights the

considerable uncertainties involved in inferring the distribution of plantar pressures from the depth of footprints.

From footprints to behaviours :

Since footprints represent brief periods of life, a natural question to ask is : what were the individuals doing when they left their footprints ? Different methods can be used to answer this question. Behavioural interpretations of footprints is generally based on the context of discovery, in particular the material associated with the footprints (whether paleoanthropological, archaeological or ichnological) and environmental data. At the Matalascañas site, the orientation of human footprints towards animal tracks has been interpreted as possible hunting behaviour involving young individuals, possibly indicating complex social strategies (Mayoral *et al.*, 2021). At Larache, the footprints are oriented towards the shore, which could indicate the search for and use of maritime or coastal resources (Sedrati *et al.*, 2024). Behavioural interpretations can also be based on a so-called “morpho-classificatory” approach in which expert trackers will directly interpret a behaviour by observing footprints (Pastoors *et al.*, 2015 ; 2017).

However, whatever the method used, it is difficult, if not impossible, to verify the behaviours interpreted. These behaviours must be treated as hypotheses, not facts. In the case of human footprints oriented towards animal tracks, do they really reflect hunting behaviour, or just different taxa moving in the same direction ? This question also raises the issue of the time scale represented by the footprints. Were the hominin footprints left before or after the animal tracks ? How much time separates them ? Observations made during the experimental study showed that footprints on the same surface could have been made over a period ranging from a few minutes to several days. Reliably inferring behaviour from footprints is therefore far from easy.

Conclusion

The studies that I carried out over the last two years have highlighted both the potential of footprints and their limitations. Yes, footprints often provide original information on the biology and locomotion of the individuals who left them. However, the study of footprints is subject to a number of inherent uncertainties that need to be

taken into account. On the one hand, the morphology of footprints depends not only on the biological and biomechanical characteristics of the individuals themselves, but also on the nature of the substrate, which can induce strong intra-individual morphological variation. On the other hand, as footprints represent brief periods of life, it is difficult to associate them with a precise behaviour or to know whether they are representative of an entire social group. Here, on a different time scale from fossilized bone remains, we find the sampling bias inherent in paleontology.

The studies that has been realised are based on a morphometric method and a specific experimental framework, a sandy substrate in coastal environments, enabling application to the Larache and Matalascañas footprints. It will of course be necessary in future analyses to diversify the substrate type in order to cover the full range of depositional conditions encountered in fossil footprint sites. In addition, it would be interesting to integrate a greater diversity of participants in the experiments, by including different behaviours (usually shod or unshod individuals), geographical origins and taxa (human and non-human primates).

Finally, the information provided by footprints should not be used in isolation from other

types of material. An integrative approach is needed, based on the complementarity of data obtained from osteological, ichnological and archaeological remains. It is through such a combined approach that it will be possible to obtain a picture of our evolution as accurate as possible.

Acknowledgements :

First of all, I would like to express my gratitude to the Fyssen foundation for funding my research over the past two years. I would also like to thank my tutor M. Soressi for her comments on my project. I would also like to thank the members of the DFG Center for Advanced Studies "Words, Bones, Genes, Tools" laboratory at the University of Tübingen, and in particular K. Harvati and M. Doll, for welcoming me and enabling me to work in optimal conditions. I am also very grateful to E. Mayoral and M. Sedrati for allowing me to work with them on the Matalascañas and Larache fossil footprints. I would also like to express my great gratitude to all those who took part in the experiments. Finally, I would like to thank G. Berillon and C. Verna and the members of the International Research Network "Bipedal Equilibrium" for their advice and support during the development of this project on footprints.